

# Ökologische Untersuchungen an *Pleurobrachia pileus*

## 1. Freilanduntersuchungen

W. GREVE

*Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation);  
Helgoland, Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT:** Ecological investigations on *Pleurobrachia pileus*. 1. Field studies. The tentaculate ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. belongs to the most abundant holoplanktonic zooplankters of the German Bight (North Sea). Its population dynamics have been studied from May 1966 to August 1968. Samples were taken mainly near the island Helgoland; hence the survey on population dynamics, which depend upon the complicated hydrographical conditions of the German Bight, is quite limited. Plankton samples were taken either as surface hauls in turbulent water, or as "HENSEN" vertical hauls or horizontal hauls with the "Knüppelnetz". In all three years the annual cycle of *P. pileus* reveals a characteristic population increase from March to the end of May, followed by a steep population decrease. Maximum abundances varied from about 20 individuals per m<sup>3</sup> to about 1 individual per m<sup>3</sup>. The population increase corresponds to the spring plankton bloom. The decrease is mainly due to the influence of *Beroe gracilis*, whose population dynamics were also studied, as well as those of *Bolinopsis infundibulum* and *Beroe cucumis*. If *P. pileus* and *B. gracilis* were abundant in spring, *P. pileus* could not be found during the subsequent summer, but reappeared in autumn and winter. In 1967, when *P. pileus* and *B. gracilis* were less abundant, representatives could be caught throughout the following months. The population dynamics of *Pleurobrachia pileus* and *Beroe gracilis*, as well as of *Bolinopsis infundibulum* and *Beroe cucumis*, provide examples of ecological feedback systems.

## EINLEITUNG

Die tentaculate Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. kommt in der Helgoländer Bucht häufig vor. Sie gilt als Feind und Nahrungskonkurrent von Nutzfischen bzw. deren Jugendstadien (LEBOUR 1922, 1923, FRASER 1970). Aus dem Untersuchungsgebiet liegen bis auf allgemeine Planktonuntersuchungen, die auch einzelne Angaben über *P. pileus* enthalten (z. B. HARTLAUB 1894, KÜNNE 1952, KÜHL 1965) keine speziellen Arbeiten über die Ökologie dieser Art vor.

Die Untersuchung, über die hier berichtet wird, wurde in den Jahren 1966 bis 1968 an der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland durchgeführt. Neben den Freilanduntersuchungen umfaßte sie Kulturversuche (vgl. GREVE 1970) und einen experimentellen Teil. Die Freilanduntersuchungen galten insbesondere der Populationsdynamik von *P. pileus* und den sie beeinflussenden ökologischen Faktoren. Hierbei wurden die Abundanz der Art bei Helgoland sowie teilweise die Größenvertei-

lung als Annäherung an die Altersstruktur der Population und die Tiefenverteilung ermittelt.

Jede derartige langfristige Planktonuntersuchung in der Deutschen Bucht wird durch die außerordentlich komplizierten hydrographischen Bedingungen in ihrer Aussage beeinträchtigt. Nach GOEDECKE (1968) mischen sich im Untersuchungsgebiet verschiedene Planktongemeinschaften, die aus der mittleren Nordsee, dem Kanal, den holländischen und den ost- und nordfriesischen Wattengebieten sowie der Mündung von Elbe und Weser stammen. Neben dem Einfluß der Tiden erschweren die sehr unregelmäßigen Windeinflüsse den Überblick über die herrschenden Bedingungen. Eine an einer festen Position durchgeführte Untersuchung kann daher nur eine Populationsveränderung beschreiben, die nicht zwangsläufig Abbild der Entwicklung der untersuchten Population ist. Das gilt sowohl für die Veränderungen in Abundanz und Altersstruktur wie für die Sukzession verschiedenartiger Populationen, die als biologische Umweltfaktoren in die Untersuchung ebenso einbezogen wurden wie verschiedene abiotische Faktoren.

#### MATERIAL UND METHODIK

In den drei Untersuchungsjahren wurde annähernd täglich entweder von dem Motorboot „Ellenbogen“ der Biologischen Anstalt Helgoland (BAH) oder von einer Mole aus auf der Reede von Helgoland zwischen der Hauptinsel und der „Düne“ Plankton gefangen. Die dazu verwandten Netze (Öffnungsdurchmesser 80 cm) wurden ohne Kegelaufsatz für 5 bzw. 10 min an der Oberfläche eingesetzt. Die Maschenweite betrug 280  $\mu\text{m}$  bzw. 150  $\mu\text{m}$ , die Geschwindigkeit im Wasser etwa 1,5 Knoten. Der in jedem Fall durch diese Art der Probennahme verursachte Fehler bei Rückschlüssen auf den Gesamtgehalt des Wassers an Ctenophoren wird durch die hohe Turbulenz auf der Reede verringert, die eine nur etwa 6 m tiefe Schwelle in einem tieferen Seegebiet darstellt, die mit erhöhter Geschwindigkeit und Turbulenz passiert wird. So ließen sich in einigen Versuchsfängen die Oberflächenproben kaum von Planktonproben aus dem bodennahen Wasser unterscheiden. Dennoch geht durch die situationsbedingte Methodik ein größerer Fehler in die Untersuchung ein, der erst 1968 durch die Benutzung einer anderen Methode behoben werden konnte. Dabei wurden auf einer Station in „Nordhafen“ bei Helgoland, einem 23 m tiefen Seegebiet, Horizontalfänge mit dem „Knüppelnetz“ (vgl. MIELCK & KÜNNE 1935) in 23 m, 10 m und an der Oberfläche mit dem Forschungskutter „Uthörn“ der BAH durchgeführt. Die Schleppgeschwindigkeit betrug etwa 1,5 Knoten. Es wurde darauf geachtet, daß das Netz beim Fieren und Hieven möglichst wenig fischte. Die Tiefenkontrolle erfolgte an der Oberfläche durch direkte Sicht, in 10 m Tiefe durch einen Schwimmkörper an einer in der Mitte der Netzoberkante befestigten 11 m langen Leine und in 23 m Tiefe durch den an der Trosse spürbaren Kontakt der Scherbretter mit dem Meeresboden. Die gefangenen Tiere wurden an Bord gehältert und innerhalb einer Stunde zur Meeresstation der BAH gebracht, wo sie bis zur Auszählung in einem Kühlraum (Temperatur etwa wie im Biotop) verblieben. Das Fangmaterial wurde je nach Fangvolumen mehrfach gehälftet und anschließend vermessen und gezählt. Mit Pipetten von definiertem Öff-

nungsdurchmesser war eine schnelle Einteilung in Größenklassen möglich. Als Maß für die Körpergröße diente somit der Maximalkörperdurchmesser, der nach KRUMBACH (1926) geringer variiert als die Länge gleichgroßer Individuen.

Als Vergleichsmaterial wurden fixierte Planktonproben herangezogen, die im Rahmen des „Schwerpunktprogramms Meer“ der BAH, der Arbeiten des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel auf dem Feuerschiff „P 8“ sowie auf der Station „Kabeltonne“ der BAH gewonnen worden waren. Außerdem erfolgte eine Schnittfahrt von der Elbmündung nach Helgoland am 8. Juli 1968, in deren Rahmen auf 9 Stationen Vertikalhols mit dem „Helgoländer Larvennetz“ durchgeführt wurden; die Fänge wurde lebend an Bord aufgearbeitet. Bei diesen Vergleichsuntersuchungen muß nach BARNES (1949) mit einem Fehler bis zu 90 % gerechnet werden, da es sich um kürzere Vertikalfänge handelt.

Neben Abundanz, Größe und Tiefenverteilung wurde der Parasitenbefall und der sonstige Zustand der Individuen von *P. pileus* kontrolliert. Analysen des Pharynxinhalts zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung wurden nicht durchgeführt, nachdem Vorversuche ergeben hatten (GREVE 1969), daß *P. pileus* noch im Netz und im Fangbecher die verschiedensten Organismen und Materialien frißt, mit denen der Mund in Kontakt kommt. Bei der geübten Fangmethodik waren solche Artefakte nicht auszuschließen (vgl. FRASER 1966, 1967; BOSSANYI 1959).

Eine der größten Schwierigkeiten bei der Planung der Untersuchung war die Auswahl der zu messenden ökologischen Faktoren, welche die Population beeinflussen können. Da nur wenige autökologische Daten vorlagen, mußte hier weitgehend willkürlich entschieden werden. Dabei erwies sich als günstig, daß die Meeresstation der BAH im Untersuchungsgebiet regelmäßig eine Anzahl von Faktoren mißt und auch Planktonproben sammelt (vgl. Jahresberichte der Biologischen Anstalt Helgoland 1966, 1967, 1968). Darüber hinaus wird durch eine Außenstelle des Deutschen Wetterdienstes auf Helgoland ständig eine Wetterregistrierung vorgenommen, die für die Untersuchung zugänglich gemacht wurde. Bei den Fangfahrten mit FK „Uthörn“ konnten außerdem Temperaturmessungen in den jeweiligen Fangtiefen durchgeführt werden.

Biotische Faktoren können einen euryhalinen und eurythermen Organismus wie *Pleurobrachia pileus* stärker in seiner Populationsdynamik beeinflussen als abiotische Faktoren. Aus diesem Grunde wurde auf sie besonders geachtet. Nach GESSNER (1940), REMANE (1940) und Beobachtungen der Mitarbeiter der BAH wurde eine Formenliste aufgestellt, die im Untersuchungszeitraum als Grundlage für die Überwachung des Zooplanktons diente, dessen Einfluß auf die Populationsdynamik von *P. pileus* vermutet wurde. Diese Formen wurden nach Unterproben aus den täglichen Planktonfängen von der Helgoländer Reede grobquantitativ registriert. Für jede Form wurde eine Mengendefinition in 4 Abundanzstufen (TISCHLER 1949) eingeführt, die eine überschlägige Kontrolle aller Formen ermöglichte. Als Faustregel der Definition diente die folgende Art der Einteilung, die jeweils von der höchsten beobachteten Individuendichte einer Form ausgeht: Massenhaft (+ + + +) =  $1-1/3$  des Maximums, häufig (+ + +) =  $1/3-1/9$ , regelmäßig (+ +) =  $1/9-1/27$  und selten (+) = weniger als  $1/27$  des Maximums.

Von folgenden Planktonformen wurde die Abundanz annähernd täglich kon-

trolliert: *Noctiluca miliaris*, *Sarsia tubulosa*, *Sarsia eximia*, *Leuckartiara octona*, *Rathkea octopunctata*, *Phialidium* sp., *Eutonina indicans*, *Obelia* sp., *Aglantha digitalis*, *Aurelia aurita*, *Cyanea* sp., *Chrysaora hysoscella*, *Rhizostoma octopus*, *Pleurobrachia pileus*, *Bolinopsis infundibulum*, *Beroe gracilis*, *Beroe cucumis*, *Tomopteris* sp., *Autolytus prolifer*, Larven von Spioniden, Larven von *Lanice* sp., *Podon* sp., *Evadne* sp., *Calnus* sp., *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*, *Centropages typicus*, *Centropages hamatus*, *Acartia longiremis*, *Oithona* sp., *Caligus rapax*, *Mesopodopsis slabberi*, *Praunus flexuosus*, *Mysis mixta*, *Gastrosaccus spinifer*, *Hyperia galba*, Zoea-Larven, Nauplien von Cirripediern, Nauplien insgesamt, Muschelveliger, Schneckenveliger, Pluteus-Larven, Pilidium-Larven, Cyphonautes-Larven, Apendicularien, *Sagitta setosa*, *Sagitta elegans*, Fischeier, Fischlarven, Copepoden insgesamt, Polychaetenlarven insgesamt und kleine Medusen insgesamt.

Außerdem wurden Planktonzählungen am Material der Station „Kabeltonne“ durchgeführt und die in allen Planktonfängen enthaltenen Individuen der anderen drei in der südlichen Nordsee vorkommenden Ctenophorenarten *Bolinopsis infundibulum*, *Beroe gracilis* und *Beroe cucumis* genauer gemessen und gezählt.

## ERGEBNISSE

Die 1966 begonnenen, 1967 verstärkt durchgeführten und 1968 auf die Knüppelnetzfüge ausgedehnten Untersuchungen der Populationsdynamik von *Pleurobrachia pileus* ließen Abundanzschwankungen erkennen, die in allen drei Untersuchungsjahren parallel abliefen (Abb. 1). Vom März bis Ende Mai ist ein stetiger Anstieg der Individuendichte zu verfolgen, bis es im Mai zur echten Massenentwicklung von *P. pileus* kommt; dabei schwanken die Abundanzmaxima von Jahr zu Jahr um mehr als eine Zehnerpotenz. Die absolute Abundanzschwankung der mittleren Individuenkonzentration im Untersuchungszeitraum liegt zwischen 20 Individuen pro m<sup>3</sup> und bei negativem Fangergebnis weniger als 0,01 Individuum pro m<sup>3</sup>.

Übereinstimmungen lassen sich auch bei der Größe der Individuen in den einzelnen Jahren zu vergleichbaren Jahreszeiten feststellen (Abb. 2). Zu Beginn des Jahres ist der Anteil großer Individuen an der Gesamtpopulation (bei geringer Abundanz) am höchsten; anschließend dominieren kleine Individuen in der Hauptpropagationsphase, an die sich eine Wachstumsphase anschließt, die besonders 1968 deutlich zu erkennen ist.

Mit 5,5 mm Körperdurchmesser sind die jungen *P. pileus* geschlechtsreif. Zum Herbst hin treten erneut kleinere Individuen in geringer Anzahl als Hauptbestandteil der Population auf.

Die Tiefenverteilung von *Pleurobrachia pileus* (Tab. 1) wurde 1968 an den Fangtagen jeweils in den Morgenstunden um etwa 9.00 Uhr ermittelt, um eventuelle Einflüsse eines diurnalen Vertikalwanderungsrhythmus auszuschließen, obwohl schon RUSSEL (1925) keine Anzeichen für eine derartige Tagesperiodik bei *P. pileus* fand. So ist anzunehmen, daß die beobachteten Verteilungsunterschiede auf andere endogene oder exogene Einflüsse zurückzuführen sind. Von den vermutlich wichtigsten exogenen Faktoren wurden Temperatur (in allen Fangtiefen) und Windstärke und -richtung

(Wetterstation Helgoland) registriert. Außer dem Windwert zur Fangzeit wurde auch die höchste Windgeschwindigkeit der drei vor dem Fang liegenden Tage in die Auswertung einbezogen, um möglichst langfristige Einflüsse erkennen zu können. Außerdem sind noch mit aufgeführt der jeweilige Prozentsatz von Individuen, die durch Wimperreduzierung bewegungsunfähig waren.

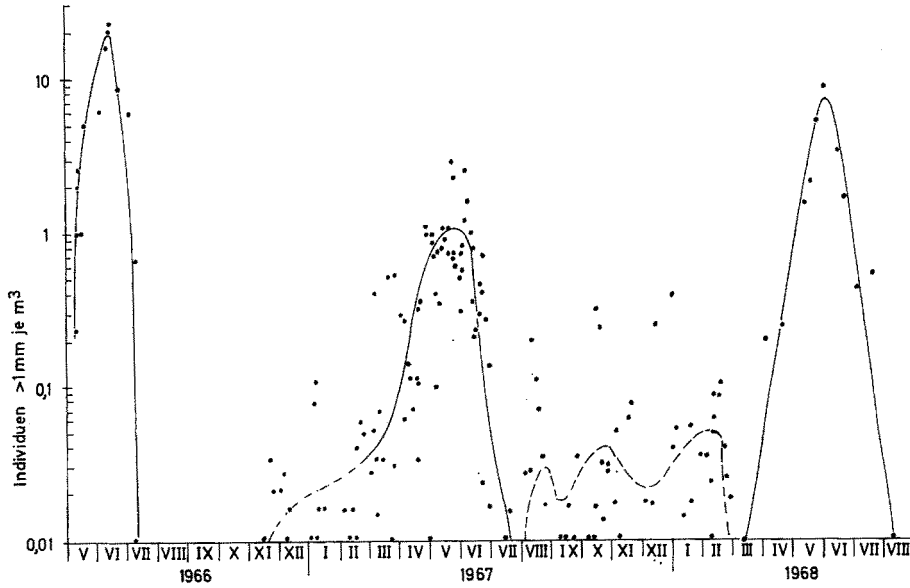


Abb. 1: Abundanz von *Pleurobrachia puleus* im Untersuchungszeitraum. Punkte: Meßwerte; Kurvenverlauf: nach Augenmaß eingetragen, bei unsicherem Verlauf gestrichelt

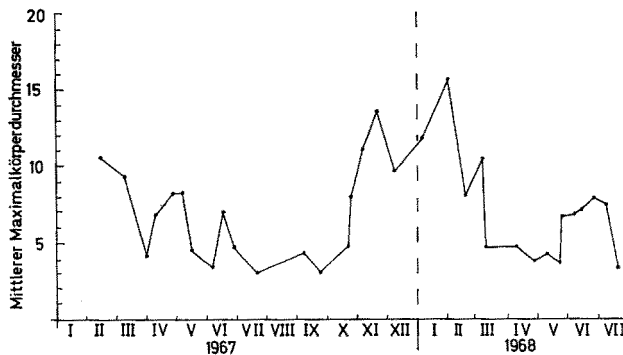


Abb. 2: Mittlerer Maximalkörperdurchmesser von *Pleurobrachia puleus* (Februar 1967 bis Juli 1968). Einzelwerte nach Planktonfängen bei Helgoland (Lebendmessungen)

Solche Wimperrückbildungen wurden erstmalig 1968 im Februar an Individuen aus der Ostsee (Kieler Förde) festgestellt, deren Lokomotionsapparat bis zum völligen Fehlen von Wimperplättchen reduziert war. In dem ruhigen Fördewasser konnte ein-

Tabelle 1

Tiefenverteilung von *Pleurobrachia pileus*. Nach den Knüppelnetzfangen im „Nordhafen“ bei Helgoland wurde das prozentuale Verhältnis der Abundanz von *P. pileus* in 0,10 und 23 m Tiefe berechnet. Angegeben ist auch der Anteil von Individuen mit Wimperreduzierung in jeder Fangtiefe und die dort gemessenen Temperaturen. Eingeklammerte Werte: Windrichtung und -stärke nach der Beaufort-Skala (erster Wert: Windstärke beim Fang; zweiter Wert: höchste Windstärke während der 3 vor dem Fangdatum liegenden Tage). Der Fang am 9. April wurde westlich vom „Nordhafen“ in der „Tiefen Rinne“ durchgeführt; am 13. Mai und 24. Juni 1968 liegt kein Fang aus 10 m vor

Datum (1968)	Wassertiefe (m)	Abundanz- verhältnis Basis: 100 (Anteil in % je Tiefe)	Anteil von Individuen mit Wimper- reduzierung (% je Fang)	Wasser- temperatur (° C)
4. März (NW 4-5; 8)	0	14	100	3
	10	59	50	3
	23	27	13	3
8. März (NW 6; 9)	0	19	68	3
	10	2	0	3
	23	79	39	3
9. April (NNW 6; 6) Tiefe Rinne	0	1	0	—
	10	2	29	—
	52!	97	5	—
29. April (SO 3; 3)	0	1	0	7,2
	10	39	0	6,9
	23	60	0	6,9
13. Mai (SW 5; 5)	0	53	—	7,9
	10	—	—	—
	23	47	—	7,8
21. Mai (NW 2; 4)	0	4	—	9,4
	10	32	—	7,8
	23	64	—	7,8
27. Mai (OSO 5; 6)	0	1	—	9,8
	10	4	—	9,6
	23	95	—	9,4
5. Juni (N 4; 4)	0	45	—	10,6
	10	40	—	10,6
	23	15	—	9,3
14. Juni (O 4; 4)	0	18	—	13,6
	10	62	—	11,3
	23	20	—	10,5
24. Juni (WNW 5; 5)	0	2	—	11,3
	10	—	—	11,3
	23	98	—	11,3
9. Juli (N 3; 7)	0	6	—	15,5
	10	29	—	14,6
	23	65	—	14,2
19. Juli (NNW 4; 4)	0	4	—	15,8
	10	12	—	14,0
	23	84	—	14,0

deutig ausgemacht werden, daß es sich hierbei bei den hauptsächlich an der Wasseroberfläche gefangenen Individuen nicht um Fangartefakte handelte, sondern um eine bei Individuen aus tieferen Wasserschichten nur selten zu beobachtende Reduktionserscheinung. Durch die an der Ostsee gewonnenen Kenntnisse waren auch an der Nordsee die entsprechenden Merkmale von Fangartefakten zu unterscheiden und deutlich nachzuweisen. Sie wurden nur bis Mitte April 1968 gefunden (vgl. Tab. 1). Auch in der Nordsee zeigte sich die Tendenz zum verstärkten Auftreten solcher Formen in Oberflächennähe.

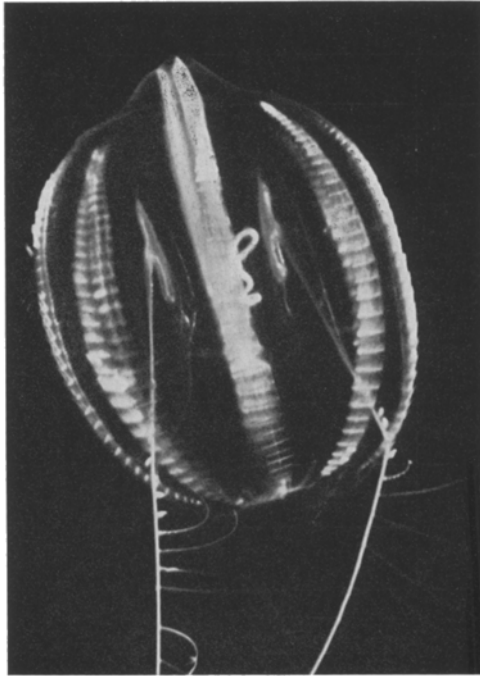


Abb. 3: *Pleurobrachia pileus* (Körperdurchmesser etwa 12 mm), befallen von einem Nematoden

An dieser Stelle sei erwähnt, daß bisher alle Versuche, derart geschädigte Individuen in Hälterungsgefäßen zur erneuten Nahrungsaufnahme zu veranlassen oder zur Eiablage zu bringen, scheiterten.

Die Tiefenverteilung von *Pleurobrachia pileus* wird charakterisiert durch die Anreicherung von Individuen in Bodennähe, die nur selten (13. Mai und 5. Juni) nicht anzutreffen ist. Die mittlere Verteilung aller 1968 im „Nordhafen“ durchgeführten Fänge in allen drei Fangtiefen ergibt ein Verhältnis von 1 : 3 : 6 (Oberfläche : 10 m : 23 m). Bei extremer Anreicherung in Bodennähe werden Verhältnisse erreicht, wie sie am 27. Mai 1968 angetroffen wurden. Die prozentualen Angaben von 1 : 4 : 95 an diesem Tag entsprechen den absoluten Stückzahlen von 75 : 371 : 8248 Individuen je Fang oder 0,14 Individuen pro m<sup>3</sup> : 0,65 Individuen pro m<sup>3</sup> : 15,2 Individuen pro m<sup>3</sup>.

Die Untersuchung an Lebendmaterial brachte mit sich, daß größere tierische Parasiten ohne spezielle Untersuchung erkannt werden konnten. Es dominierten dabei die von KÜNNE (1952) erwähnten Entwicklungsstadien von Nematoden (Abb. 3). Besonders im Winter wurden regelmäßig ein bis mehrere dieser Parasiten im Mesogloea-gewebe einzelner Individuen gefunden. So enthielten von 52 gefangenen Individuen am 11. Dezember 1967 18 Ctenophoren Nematoden, und zwar waren 11 *P. pileus* von je 1, 5 von je 2 und 2 Individuen von je 3 Nematoden befallen. In keinem Fall konnte jedoch eine sichtbare Schädigung des Wirts festgestellt werden. (In Hälterungsversuchen konnten keine deutlichen Unterschiede im Wachstum infizierter Tiere zu nichtinfizierten nachgewiesen werden.)

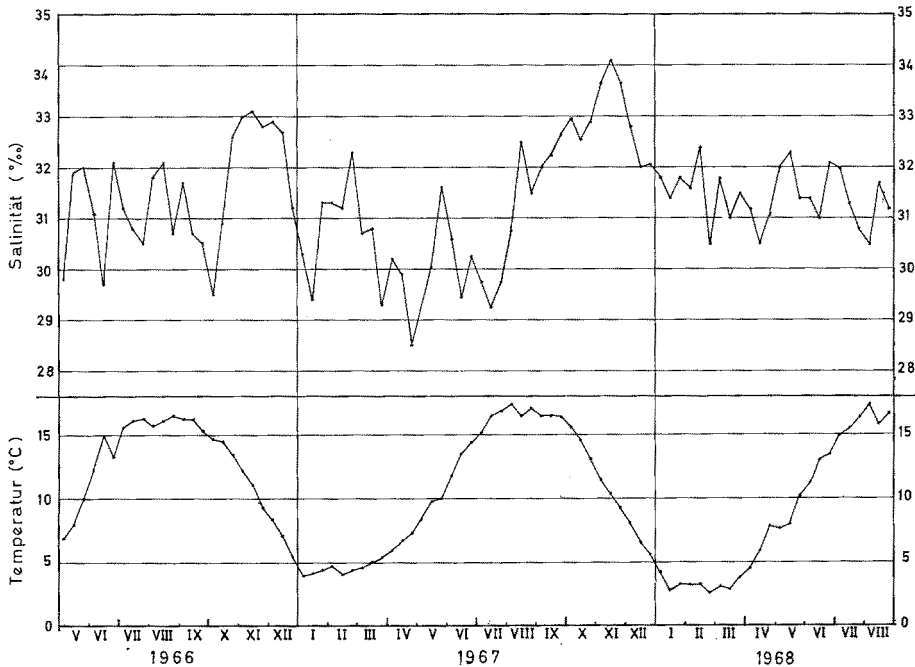


Abb. 4: Salzgehalt und Temperaturgang bei Helgoland im Untersuchungszeitraum. Einzelwerte: Dekadenmittel. (Nach Messungen von K. TREUTNER)

Ein weiterer Parasit, der im Gefäßsystem von *Pleurobrachia pileus* vorkommt, wurde im September 1967 und 1968 beobachtet. Der apostome Ciliat, der nach UHLIG (mündl. Mitteilung) zur Familie der Foettingeriidae gehört, befällt Copepoden; werden diese von *P. pileus* gefressen, so gelangen die Ciliaten über den Pharynx in das Magen-Darm-System, wo sie sehr schnell heranwachsen. Die hohe Befallrate, die besonders 1967 beobachtet wurde, kann jedoch durch den Kontakt der Ctenophoren mit den Copepoden im Fangbecher zwischen Fang und Auswertung entstanden sein. Es konnte nicht geklärt werden, ob diese Parasiten sich in *P. pileus* fortpflanzen.

Die abiotischen Faktoren, die in Verbindung mit den Knüppelnetzfangen ermittelt wurden, sind bereits zum Teil in Tabelle 1 aufgeführt worden; auch Tabelle 3



enthält Einzelangaben in Verbindung mit den durchgeführten Fängen. Einen generellen Überblick über Salzgehalts- und Temperaturgang in dem Untersuchungszeitraum gibt Abbildung 4.

Die Registrierung der biotischen Umweltfaktoren nach der Formenliste in Tabelle 1 ergab eine sehr heterogene Verteilung, wie sie aus Abbildung 5 ersichtlich ist, in der einige der Formen aus der Liste so dargestellt sind, wie sie sich in der Auswertung darstellen. Mehr als grobe Hinweise können daraus nicht gewonnen werden.

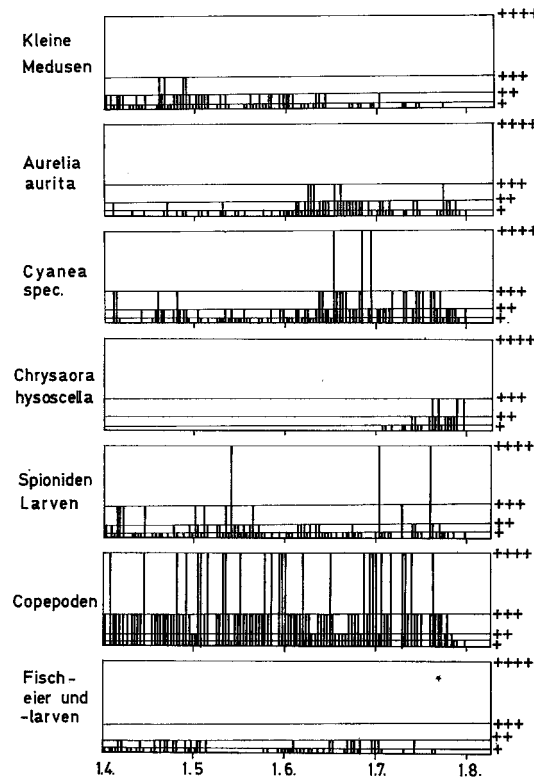


Abb. 5: Abundanz einiger Planktonformen aus Tabelle 1 im Frühjahr 1967. Die Strichlänge entspricht der Häufigkeit. (Nähere Angaben siehe Text)

Diese lassen sich jedoch ergänzen z. B. durch die Konzentrationen von Nährtieren von *P. pileus*, die sich aus den Planktonfängen ermitteln ließen, die auf der Helgoländer Reede als Vertikalholz durchgeführt wurden. Sie zeigen in den Vergleichsjahren 1967 und 1968 deutliche Unterschiede in den beiden Monaten höchster Abundanz von *P. pileus* im Mai und Juni (Tab. 2).

Die als Feinde von *P. pileus* bekannten Scyphomedusen *Cyanea* sp. und *Chrysaora hysoscella* (HAGMEIER 1930) wurden durch Zählung an der Wasseroberfläche ermittelt. Ihre Zahl war 1967 größer als 1968; in beiden Jahren dominierten sie nicht im Zooplankton. Die Ökologie einer Ctenophorenpopulation kann durch andere

Ctenophorenpopulationen entscheidend beeinflusst werden (KAMSHILOV 1955, 1960a, b; GREVE 1970). Dies gilt auch für *Pleurobrachia pileus*.

Tabelle 2

Häufigkeit einiger Nahrungstiere von *Pleurobrachia pileus* im Wasser der Helgoländer Reede im Mai und Juni im Vergleich der Jahre 1967 und 1968. Angaben in Individuen/m<sup>3</sup> nach Vertikalfängen mit einem einfachen Planktonnetz. Die gemeinsam als Evertibratenlarven gezählten Formen entsprechen den in Tabelle 5 genannten Formengruppen. „P“: *Polydora* sp. als dominierende Form

Datum		groß		Copepoden mittel		klein		Evertibraten- larven	
1967	1968	1967	1968	1967	1968	1967	1968	1967	1968
2. 5.	3. 5.	0	19	810	150	525	45	207	57
–	6. 5.	–	16	–	427	–	173	–	1695 „P“
–	10. 5.	–	18	–	3020	–	556	–	250
16. 5.	15. 5.	21	14	1028	2700	1306	735	3231	260
22. 5.	20. 5.	5	6	731	2918	803	638	1536	258
–	24. 5.	–	0	–	4977	–	1117	–	258
29. 5.	29. 5.	0	7	874	6441	929	1357	718	186
Monatsmittel:		7	11	861	2949	898	660	1423	422
5. 6.	5. 6.	16	4	906	297	1016	75	1224 „P“	18
–	10. 6.	–	0	–	821	–	148	–	23
12. 6.	14. 6.	3	0	1445	495	1838	97	186	63
19. 6.	21. 6.	3	0	981	227	1753	55	587	121
26. 6.	26. 6.	0	0	3643	1452	3541	311	344	838
3. 7.	1. 7.	4	0	2049	254	1592	45	342	463
Monatsmittel:		5	1	1805	506	1948	104	537	218

Im Untersuchungsgebiet kommen neben *Pleurobrachia pileus* auch *Bolinopsis infundibulum* und die genannten *Beroe*-Arten vor. *Beroe gracilis* ist bisher nur aus diesem Meeresgebiet bekannt (KÜNNE 1939); die Art wurde im ersten Untersuchungsjahr nicht erkannt, da der von LILEY (1958) erstellte Bestimmungsschlüssel benutzt wurde, der sich jedoch irrtümlich auf die von KÜNNE für *Beroe cucumis* gegebene Beschreibung bezieht. Die zur Identifizierung der Arten in diesem Jahre durchgeführten Messungen ließen jedoch auch nachträglich die Dominanz von *B. gracilis* im Juli 1966 erkennen. In den Abbildungen 6 bis 8 ist die Abundanz der 4 Ctenophorenarten jeweils im Frühsommer wiedergegeben. Dabei sind nur die für 1968 angegebenen Abundanzwerte nach Knüppelnetzfangen ermittelt; in den beiden Vorjahren muß mit Abweichungen von den angegebenen Werten gerechnet werden (siehe Angaben zur Methodik). Immerhin zeigen die Kurven deutliche zeitliche Übereinstimmungen und quantitative Unterschiede in der Ctenophoren-Populationsdynamik der 3 Untersuchungsjahre. 1967 fällt ebenso bei *Bolinopsis infundibulum*, die nur ganz kurz in geringer Individuenanzahl auftaucht, wie bei *Beroe cucumis*, die in diesem Jahr überhaupt nicht gefunden wurde, aus der Reihe der Jahre. Im übrigen folgt je nach der maximalen Häufigkeit von *P. pileus* und *B. infundibulum* im 4- bis 6wöchigen Abstand ein Abundanzmaximum von *B. gracilis* bzw. *B. cucumis* in entsprechender Höhe. Der Rückgang der Population von *Bolinopsis infundibulum* stimmte zeitlich nicht allein

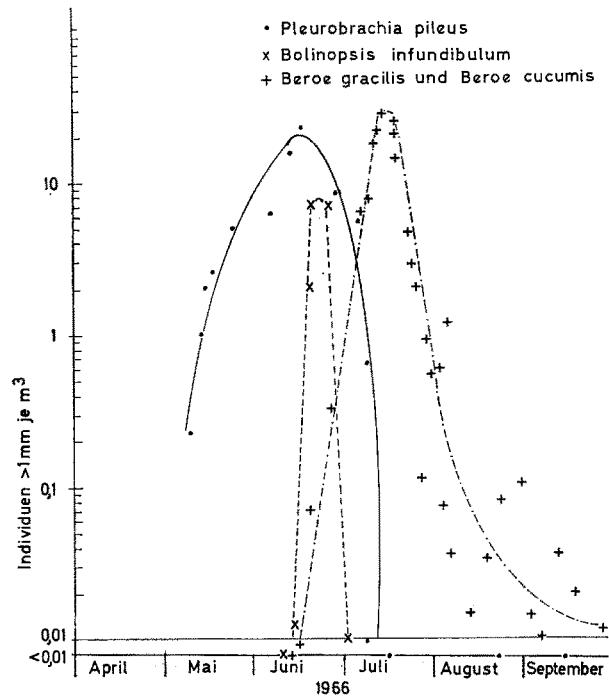


Abb. 6: Abundanz der 4 Ctenophorenarten der südlichen Nordsee bei Helgoland (1966). Die Kurven wurden nach Augenmaß gezogen. Einzelpunkte: Meßwerte

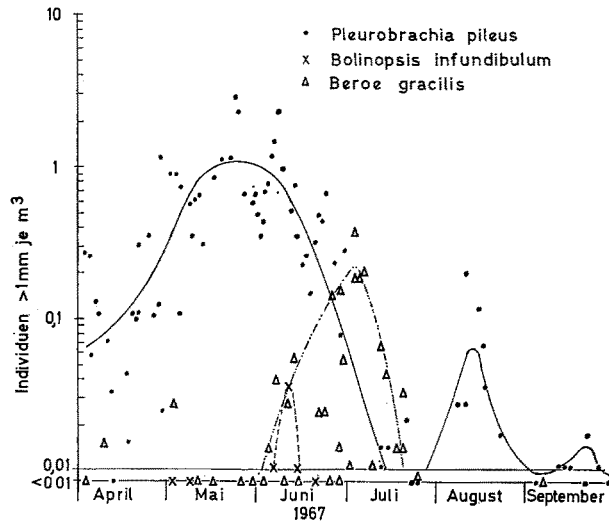


Abb. 7: Abundanz der 4 Ctenophorenarten der südlichen Nordsee bei Helgoland (1967)

mit der erhöhten Abundanz von *Beroe cucumis* überein, außerdem war sowohl am 9. Juli 1966 als auch am 30. Juni 1968 ein Sturmtag; danach war *Bolinopsis infundibulum* jeweils sehr selten.

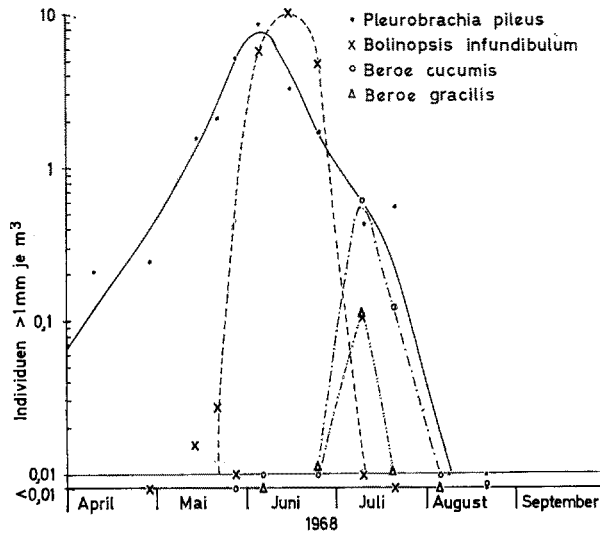


Abb. 8: Abundanz der 4 Ctenophorenarten der südlichen Nordsee bei Helgoland (1968)

Die Schwierigkeit, aus den bei Helgoland gewonnenen Werten Rückschlüsse auf eine größere Population zu ziehen, führte zu mehreren Versuchen, die Entwicklung der Ctenophoren-Populationen in einiger Entfernung von Helgoland mit den dort beobachteten Veränderungen zu vergleichen. Das dazu ausgewertete, fixierte Material der BAH der Jahre 1966 und 1967 ließ lediglich erkennen, daß bei unterschiedlicher Abundanz auf den 10 Stationen zwischen Cuxhaven und Helgoland *Pleurobrachia pileus* und *Beroe gracilis* (soweit identifizierbar) jeweils etwa gleichzeitig vorkamen.

Die Stationen, an denen im Rahmen des „Schwerpunktprogramms Meer“ 1966 und 1967 Proben genommen worden waren, wurden auch 1968 am 8. Juli, als bei Helgoland alle 4 Ctenophorenarten vorkamen, erneut als Fangorte angelaufen. In diesem Falle wurden an Bord von FK „Uthörn“ die Proben lebend untersucht, wodurch auch *Bolinopsis infundibulum* erfaßt werden konnte, für die es bisher keine Fixierungsmethode gibt (KRUMBACH 1926). Die Fänge wurden mit dem „Helgoländer Larvennetz“ als Vertikalhol durchgeführt. Tabelle 2 zeigt, daß die Abundanz von *P. pileus* und *Beroe gracilis* auf den küstennahen Stationen „T 12“ und „T 8“ höher ist als südlich von Helgoland im salzreicheren Wasser. Die 4 Arten wurden bei einem minimalen Salzgehalt von 23,6 ‰ (*P. pileus* und *B. gracilis*), 25,3 ‰ (*Bolinopsis infundibulum*) und 31,6 ‰ (*Beroe cucumis*) angetroffen. *B. cucumis* ist im küstenfernen salzreichen Wasser am häufigsten. Eine scharfe räumliche Begrenzung der Populationen ist nicht erkennbar (Tab. 3).

Der dritte Versuch, Aufschluß über die weiträumige Populationsdynamik der 4 Ctenophorenarten zu erhalten, führte zur Untersuchung von Material, das von der

Tabelle 3

Häufigkeit der 4 Nordsee-Ctenophoren in Larvennetzfangen auf 9 Stationen zwischen der Elbmündung und Helgoland (8. Juli 1968). Die taxonomische Zuordnung erfolgte am lebenden Material; Beroideen unter 10 mm Körperlänge sind, soweit sich ihre Artzugehörigkeit nicht ermitteln ließ, als *Beroe* sp. angeführt. Einzelwerte: Individuenzahl pro Fang; Salzgehalts- und Temperaturmessungen beziehen sich jeweils auf Oberflächen- und bodennahes Wasser; Stationsangaben nach Seezeichen bzw. etwa aequidistanten Zwischenstationen

Station	Wassertiefe (m)	<i>Pleurobrachia pileus</i>	<i>Bolinopsis infundibulum</i>	<i>Beroe gracilis</i>	<i>Beroe cucumis</i>	<i>Beroe</i> sp.	Temperatur (°C)	Salzgehalt (S‰)
T 17	16	5	0	5	(1?)	11	17,8 17,3	19,8 23,6
T 12	16	14	1	10	0	60	17,6 17,2	23,5 25,3
T 8	13	15	2	10	0	38	17,4 16,9	24,3 28,7
Elbe 2	20	3	0	4	(1?)	6	17,4 16,3	27,4 31,3
Station 5	21	2	0	4	2	3	16,8 15,9	30,5 31,6
Station 4	21	3	0	5	2	9	17,1 15,5	27,9 31,9
H 1	20	4	2	5	3	7	16,8 15,1	30,5 32,1
H 2	27	2	2	18	0	42	16,7 15,3	29,6 31,9
Tiefe Rinne	52	4	0	10	8	50	16,6 14,2	29,9 32,5

Planktonabteilung des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel auf dem Feuerschiff „P 8“ gesammelt worden war. 37 Planktonproben aus der Zeit vom 29. April 1966 bis zum 23. Juli erwiesen sich als brauchbar. Sie wurden bei Stillwasser mit einem einfachen Planktonnetz als Vertikalfänge gewonnen; zur Fixierung diente 5%iges Formalin. Dadurch konnten von den im Juni gefangenen *Bolinopsis infundibulum* nur noch Bruchstücke (Reste mit Wimpern) wiedergefunden werden. Auch die in Tabelle 4 angegebenen großen *P. pileus* waren zu einem großen Teil zerfallen, konnten jedoch eindeutig als solche erkannt werden. Die Beroideen waren nicht mehr zu bestimmen. Die Aussage, die aus dem Kieler Material gewonnen wurde, läßt zwar keine Aussage über die absolute Abundanz der Ctenophoren im Untersuchungszeitraum zu, sie zeigt aber recht große zeitliche Übereinstimmungen mit der vor Helgoland registrierten Populationsdynamik der 4 Ctenophorenarten. Leider lagen in der Zeit des Dominanzwechsels von *P. pileus* und *B. infundibulum* zu *B. gracilis* und *B. cucumis* nur schlecht fixierte Planktonproben vor, die einen genaueren Verlauf dieser populationsdynamisch interessanten Entwicklungsphase nicht erkennen lassen.

Die außer den genannten biotischen Faktoren für die Populationsdynamik von *Pleurobrachia pileus* wichtigen Faktoren, wie Verteilung und Häufigkeit von Fischen, die als Ctenophorenfeinde bekannt sind (FRASER 1970), und die Verteilung der Bo-

Tabelle 4

Vorkommen und Größe der Nordsee-Ctenophoren bei Feuerschiff „P 8“ im Mai bis Juli 1966. Bei *Pleurobrachia pileus* ist der maximale Körperdurchmesser, bei *Beroe* sp. die maximale Körperlänge jeweils nach einer Einteilung in 3 Größenklassen angegeben. Von *Bolinopsis infundibulum* konnten nur Reste mit Wimpern identifiziert werden. Die Zooplanktonproben wurden durch Mitglieder des Instituts für Meereskunde, Kiel, vom Feuerschiff aus entnommen

Datum (1966)	<i>Pleurobrachia pileus</i> (maximaler Körper- durchmesser in mm)			<i>Beroe</i> sp. (maximale Körper- länge in mm)			Reste mit Wimpern (hauptsächlich <i>Bolinopsis</i> <i>infundibulum</i> )
	1-5	5-10	10-15	1-5	5-10	10-15	
29. 4.	10	6	0	0	0	0	0
	12	3	0	0	0	0	0
1. 5.	17	6	0	0	0	0	0
	16	2	0	0	0	0	0
3. 5.	0	0	0	0	0	0	0
	13	2	0	0	0	0	0
5. 5.	3	2	0	0	0	0	0
7. 5.	13	0	0	0	0	0	0
9. 5.	16	6	0	0	0	0	0
26. 5.	6	3	0	0	0	0	0
30. 5.	7	3	0	0	0	0	0
1. 6.	9	5	3	0	0	0	0
3. 6.	9	1	0	0	0	0	0
5. 6.	6	1	1	0	0	0	0
7. 6.	6	1	0	0	0	0	wenig
	20	5	0	0	0	0	viel
9. 6.	11	0	0	0	0	0	viel
	8	0	0	0	0	0	viel
11. 6.	5	3	3	0	0	0	viel
	11	1	0	0	0	0	viel
16. 6.	7	6	0	0	0	0	viel
	4	3	0	0	0	0	viel
18. 6.	13	4	0	2	1	0	viel
	4	2	0	0	0	0	viel
20. 6.	8	1	0	0	0	0	wenig
7. 7.	0	0	0	7	1	0	0
9. 7.	0	0	0	11	0	0	0
	0	0	0	27	0	0	0
11. 7.	0	0	0	10	1	0	0
	0	0	0	12	0	0	0
13. 7.	0	0	0	13	0	0	0
17. 7.	0	0	0	1	1	0	0
19. 7.	0	0	0	8	0	1	0
21. 7.	0	0	0	1	1	0	0
23. 7.	0	0	0	3	2	1	0

denfauna, die bei der Vertikalverteilung von *P. pileus* von besonderer Bedeutung ist, konnten nicht untersucht werden.

#### DISKUSSION

Die Ergebnisse der dreijährigen Freilanduntersuchungen an *Pleurobrachia pileus* zeigen, daß diese Ctenophore im Ökosystem der Deutschen Bucht regelmäßig in der Zeit von Anfang Mai bis Ende Juni eine wichtige Rolle spielt, wenn sie mit einer

mittleren Abundanz von bis zu 20 Individuen pro  $m^3$  bei Helgoland vorkommt. Sie bildet zu diesem Zeitpunkt in allen drei Jahren die dominierende Form des Makrozooplanktons, da kleinere Medusen und die großen Scyphomedusen vor oder nach dieser Periode ihr Abundanzmaximum hatten. Diese Ergebnisse stimmen überein mit den Angaben von HARTLAUB (1894), KÜNNE (1952) und KÜHL (1965), die z. T. auch das zweite Abundanzmaximum von *P. pileus* im September und Oktober registrierten. Die Populationsentwicklung in der Helgoländer Bucht und in der Elbmündung deckt sich jedoch nicht mit den Populationschwankungen, die an anderer Stelle im

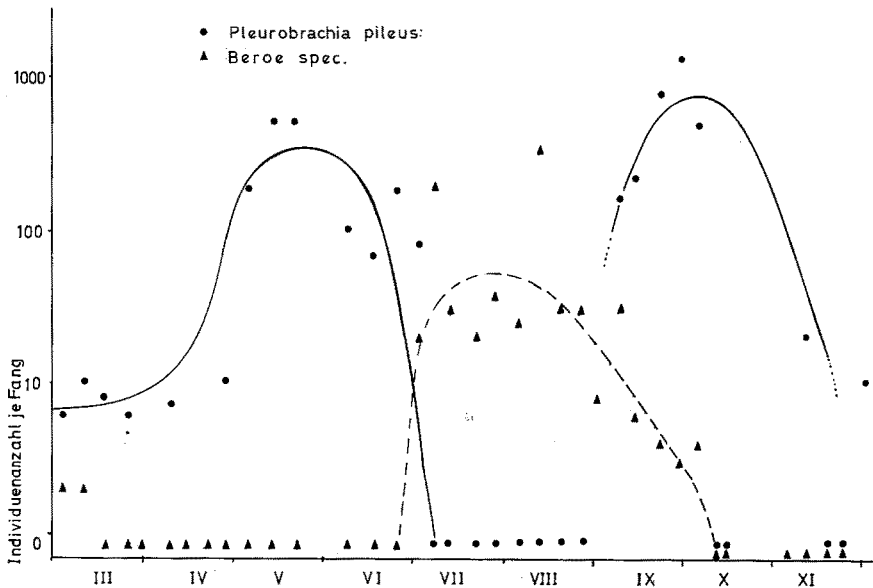


Abb. 9: Abundanz (gefangene Individuen je Netzfang) von „*Pleurobrachia*“ (*P. pileus*) und „*Beroe*“ (wahrscheinlich *B. gracilis*) vor Plymouth. (Nach RUSSEL 1933)

Bereich der Nordsee und den Britischen Inseln unter klimatisch vergleichbaren Bedingungen angetroffen wurden. So fand RUSSEL (1933) vor Plymouth zwar zeitlich etwa gleichliegende Abundanzmaxima im Mai und Oktober (Abb. 9), das Herbstmaximum übertraf jedoch deutlich das Fröhsommermaximum. RUSSEL registrierte auch das Vorkommen von *Beroe* in Sukzession von *P. pileus*, ohne jedoch eine Verbindung herzustellen, die nach dem zeitlichen Abstand der Abundanzmaxima naheliegt. Ebenfalls 2 Abundanzmaxima fand REES (1939) im „Bristol-Channel“, ein größeres im Juni/Juli und ein kleineres im Januar. SCOTT (1914) berichtet von großen *P. pileus*-Mengen im Juli in der Irischen See, FRASER (1963, 1966, 1967, 1970) beobachtete 30 Jahre hindurch vor der schottischen Nordseeküste regelmäßig ein kleineres Abundanzmaximum im Juni und eine größere Individuendichte von *P. pileus* im September/Oktober. KRAMP (1909, 1915) berichtet aus dem Großen Belt und Kattegatt von einer Abundanz bis zu 1,2 *P. pileus* pro  $m^3$  im Mai.

In der klimatisch leicht abweichenden Ostsee ist *Pleurobrachia pileus* am häufigsten im Winter (Dezember bis März) (MÖBIUS 1873; KRUMBACH 1926). Obwohl die einzelnen Angaben eine lokale Regelmäßigkeit erkennen lassen – das gilt auch für die Ergebnisse BIGELOWs (1910, 1914, 1915, 1917, 1918) an der amerikanischen Atlantikküste – bleibt die Feststellung KRUMBACHs gültig: Es . . . „hat sich der Eindruck gefestigt, daß *Pleurobrachia* kommt und geht, ganz ohne Rücksicht auf Jahreszeit, Temperatur und Tiefe“ (KRUMBACH 1926, p. 26). Diese Unabhängigkeit von abiotischen Faktoren wird auch durch die vorliegende Untersuchung bestätigt (vgl. FRASER 1970). Die im Untersuchungsgebiet anscheinend günstigen Temperaturen von 8° bis 14° C können nur mit wenigen Temperaturangaben an anderen Orten verglichen werden, da diese in Verbindung mit dem Auftreten von *P. pileus* nicht immer verzeichnet werden. Zumindest die Temperatur in der Ostsee weicht jedoch stark von diesem Bereich ab. Dagegen sind nach NIKITINE (1929) die Populationen von *Pleurobrachia pileus* im Schwarzen Meer temperaturabhängig. Die 12° C-Isotherme bildet dort die obere vertikale Verbreitungsgrenze für adulte Individuen; kleinere *P. pileus* kommen jedoch auch bei höheren Temperaturen an der Wasseroberfläche vor. Das wird auch durch Temperaturangaben und Ctenophorenregistrierung von BACESCU et al. (1965) bestätigt. ACKEFORS (1969) stellte ebenfalls fest, daß die Wasserkörper unterhalb der Temperatursprungschicht von *P. pileus* in der Ostsee bevorzugt wurden. Hierbei kann jedoch auch die von LINDQUIST (1958) erwähnte Bevorzugung des salzreichen Tiefenwassers durch *P. pileus* von Einfluß sein (vgl. KRAMP 1915).

Im Untersuchungsgebiet selber liegen alle gemessenen Salzgehalte innerhalb des Toleranzbereichs von *Pleurobrachia pileus*, die von LINDQUIST (1958) bei 6,5 ‰ Salzgehalt angetroffen wurde und bei Schottland in atlantischem Wasser von 35 ‰ Salzgehalt lebt.

Von den anderen abiotischen Faktoren, die möglicherweise von Bedeutung sein können, bleibt besonders die Wirkung des Seegangs zu beachten, die zumindest einen Einfluß auf die Tiefenverteilung zu haben scheint (Tab. 1). Die 1968 ermittelte Vertikalverteilung an den verschiedenen Fangtagen ist jedoch nur beschränkt vergleichbar, da Temperatur, Windstärke und Windrichtung zu unterschiedliche Kombinationen ausweisen. Außerdem bleibt eine jahreszeitliche Übereinstimmung des Anstiegs der Abundanz von *P. pileus* im Frühjahr mit der Abnahme von Sturmtagen festzustellen. Eine direkte Abhängigkeit ist hier jedoch nicht nachzuweisen. Ebenfalls ohne erkennbaren Zusammenhang mit der Populationsdynamik von *P. pileus* steht die Erhöhung der Sonneneinstrahlung, die sich alleine deshalb nicht auswirken dürfte, da diese transparenten Ctenophoren weder über Lichtsinnesorgane noch über absorbierende Pigmente verfügen.

Einheitlicher als das Bild, das die Abundanzveränderungen in den verschiedenen Meeresgebieten wiedergibt, ist die Darstellung der Fortpflanzungsperioden. FRASER (1970) beobachtete eine Brutperiode im Frühjahr und eine im Herbst; ACKEFORS (1969) fand Jungtiere im April/Mai in der nördlichen Ostsee; in den südlichen Gebieten soll die Nachzucht früher zu registrieren sein. Auch BIGELOW (1928) fand Jungtiere von *P. pileus* hauptsächlich im März bis Mai im engeren Schelfbereich des „Gulf of Maine“; ältere Individuen traten später im küstenfernen Wasser auf. BIGELOW nimmt an, daß das ganze Jahr über eine Generation der anderen folgt; daß



diese Aussage der von FRASER (1970) nur scheinbar widerspricht, der zwei Generationen im Jahresablauf fand, zeigen die vorliegenden Ergebnisse. Zwar werden ab März ständig eben geschlüpfte Jungtiere von *P. pileus* im Plankton gefunden, solange die Art häufig vorkommt, im Jahresablauf dominieren Jungtiere jedoch nur im März, April, Mai und im September, falls es zu einer deutlichen neuen Propagationsphase kommt.

Der Vergleich der Entwicklung von Abundanz und Größenverteilung der Populationen von *P. pileus* bei Helgoland zeigt besonders deutlich, daß hier eine Mischung von Sukzessions- und Sequenzerscheinungen vorliegt. So nahm die Abundanz noch zu, als der Anteil der Jungtiere an der Gesamtpopulation bereits zurückging und die mittlere Individuengröße zunahm. Auch die Daten, die aus den „P 8“-Proben, dem Material des „Schwerpunktprogramm Meer“ und der Fahrt in die Elbmündung gewonnen wurden, geben hier keinen sicheren Hinweis auf die Herkunft der zusätzlichen Individuen. Eine weiträumigere Untersuchung könnte klären, ob im Wattengebiet an den Ostfriesischen Inseln und in den Mündungen von Weser und Elbe junge *P. pileus* im Frühjahr so häufig sind, daß während des Heranwachsens der Individuen die Population sich nach Norden auf die weitere Deutsche Bucht ausdehnt und so auch zu einem Ansteigen der Individuenabundanz größerer Ctenophoren bei Helgoland führt, die sich aus den vorher in den Wasserkörpern des Gebietes vorhandenen Jungtieren nicht ableiten läßt. Zwangsläufig folgt aus dieser Annahme, daß die in der Wachstumsphase der Population maßgeblichen Umweltfaktoren bei Helgoland kaum registriert werden konnten. Dennoch ist die Annahme naheliegend, daß die auf die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons folgende Propagationsphase der Copepoden und das Massenaufreten von Larven verschiedener benthischen Evertibraten die Grundlage des Populationswachstums waren; das wird auch durch die täglichen Planktonuntersuchungen bestätigt. Evertibratenlarven und Copepoden bilden die Ernährungsgrundlage junger und adulter *P. pileus*. Bevorzugt werden aktiv schwimmende Formen von 1 bis 6 mm Größe von den adulten Individuen. Der Nahrungsbedarf ist zumindest bei niedrigen Temperaturen gering, da *P. pileus* z. B. bei 6° C im Experiment 3 Monate ohne Nahrung überlebte (GREVE 1969). Die Nahrungsaufnahmerate kann jedoch auch bis auf 300 Copepoden pro Tag ansteigen. Bei einer den bei Helgoland herrschenden Bedingungen vergleichbaren Temperatur von 9° C in der Hauptwachstumsphase wurde im Laboratorium eine Nahrungsaufnahmerate von über 30 Copepoden pro Tag bei Individuen ermittelt, die ein vergleichbares Wachstum zeigten wie die im Freiland bei dieser Temperatur gefundenen Ctenophoren. Das entspricht bei einer Abundanz von 10 *P. pileus* pro m<sup>3</sup> einem Copepodenschwund von 300 Individuen pro m<sup>3</sup> pro Tag. Diese Größenordnung entspricht den in Tabelle 5 wiedergegebenen Verhältnissen. 1968 im Juni, als die Ctenophoren so häufig waren, betrug die mittlere Abundanz der Copepoden kaum mehr als 600 Individuen pro m<sup>3</sup>; 1967 war die Abundanz von *P. pileus* geringer, und im Juni konnte ein Monatsmittel von über 3700 Copepoden pro m<sup>3</sup> gemessen werden. Da unsere Kenntnisse des Ökosystems nicht ausreichen, um die Wirkung anderer Faktoren in diesem Zusammenhang auszuschließen, kann nur vermutet werden, daß *P. pileus* diesen Unterschied entscheidend mitverursacht hat. Ebenso bleibt nur zu vermuten, daß das geringere Nahrungsangebot im Mai 1967 das Populationswachstum weniger gefördert hat als das höhere im Folgejahr.

Ein wichtiger Unsicherheitsfaktor bei allen Versuchen, eine Kalkulation über die für die Population positiven und negativen Faktoren aufzustellen, ist der Einfluß der Benthosfauna. Durch die Anreicherung von *Pleurobrachia pileus* in Bodennähe verstärkt sich dieser Kontakt. Dabei kann sowohl ein negativer Einfluß durch das vagile Makrobenthos wie auch eine positive Wirkung durch die Anreicherung von Futterorganismen erwartet werden. Die letztere Möglichkeit wird durch die Angaben THORSONS (1946) unterstrichen, der darauf hinweist, daß ältere Polychaetenlarven bei der Substratsuche wochenlang über dem Sediment treiben können; auch BANSE (1955) beobachtete derartige Anreicherungen von Polychaetenlarven. Der Bereich über dem Sediment ist auch der Lebensraum vieler Fische, von denen einige Arten als Feinde adulter *Pleurobrachia pileus* bekannt sind (FRASER 1970).

Neben dem Makrobenthos und den genannten Fischarten muß nach HAGMEIER (1930) und LÉBOUR (1923) den großen Scyphomedusen *Chrysaora hysoscella* und *Cyanea* sp. ein größerer Einfluß auf die Population von *P. pileus* zugemessen werden. Beide Gattungen waren im Untersuchungszeitraum jedoch nicht sehr häufig. Die kleineren Hydromedusen sind nicht oder nur in geringem Maße in der Lage, größere *P. pileus* zu fangen und zu fressen; ihre ökologische Bedeutung für Jungtiere ist unbekannt. Die größte Bedrohung für diese 150 µm großen und größeren Jungtiere stellen wohl die filtrierenden Crustaceen des Zooplanktons dar; nach JØRGENSEN (1966) fressen z. B. die meisten Copepoden Futterorganismen, die nur wenig kleiner als die frischgeschlüpften *P. pileus*, dafür aber oft von fester Struktur sind. Daher kann erwartet werden, daß bei starker Copepodenabundanz, die die adulten *P. pileus* durch ein großes Nahrungsangebot zu erhöhter Eiproduktion anregt, nur wenige Jungtiere groß werden (vgl. GREVE 1969).

Alle anderen Feindformen treten jedoch in ihrer Bedeutung für die Populationsentwicklung von *Pleurobrachia pileus* im Untersuchungsgebiet zurück hinter *Beroe gracilis*. KAMSHILOW (1955, 1959, 1960a, b) hatte festgestellt, daß *Bolinopsis infundibulum* und *Beroe cucumis* so sehr voneinander beeinflusst werden, daß sie als ein ökologisches Regelsystem oder Biosystem (TISCHLER 1955) angesehen werden können; auch CONNELL (in HARDY 1964, p. 138) äußerte bereits die Vermutung, die Ctenophorensukzession betreffend: „I think that this is almost certainly associated with the fact that *Beroe* feeds very largely on other ctenophores and so does not appear until they are abundant.“ Der experimentelle Nachweis, daß *Beroe cucumis* ausschließlich Ctenophoren frißt, gelang KAMSHILOW; er experimentierte nur mit *Bolinopsis infundibulum*. GREVE (1970) konnte für *Beroe gracilis* und *Beroe cucumis* zeigen, daß ihre Spezialisierung noch weiter geht. So frißt *Beroe gracilis* ausschließlich *Pleurobrachia pileus* und *Beroe cucumis* vorzugsweise *Bolinopsis infundibulum*, wenn diese beiden Ctenophorenarten (andere standen nicht zur Verfügung) angeboten werden.

Diese experimentellen Befunde werden durch die vorliegende Freilanduntersuchung bestätigt. 1966 und 1968 konnte die Sukzession *Bolinopsis infundibulum* – *Beroe cucumis* (Abb. 5 und 7) registriert werden. Die beiden Arten dieses Biosystems zeichnen sich durch schnelleres Wachstum und größere Zartheit als die beiden anderen untersuchten Ctenophoren aus. So ist wohl auch zu erklären, warum *B. infundibulum* durch Stürme anscheinend geschädigt wurde; auch von *B. cucumis* ist ein Fall bekannt, in dem eine große Population durch Windeinfluß zerstört wurde (DAHLGEN 1931). Die

Sukzession *Pleurobrachia pileus* – *Beroe gracilis* ließ sich in allen drei Untersuchungs-jahren beobachten. Offensichtlich ist die Entwicklung der Population von *B. gracilis* in der Deutschen Bucht von der anderen Ctenophorenart abhängig. Das zeigte sich besonders deutlich 1967, als *P. pileus* weniger häufig war und damit auch *Beroe gracilis* sich nicht so stark vermehrte; dadurch wiederum wurde die Population von *P. pileus* nicht so stark reduziert, und im Sommer und Herbst kam *P. pileus* regelmäßig bis häufig vor.

### SCHLUSSBETRACHTUNG

Die Abhängigkeit *Beroe gracilis* von *Pleurobrachia pileus* und die kosmopolitische Verbreitung von *Pleurobrachia pileus* machen es wahrscheinlich, daß *B. gracilis* auch außerhalb der Deutschen Bucht vorkommt. Eine Literaturdurchsicht erhärtet diesen Verdacht. So beziehen sich die Ergebnisse RUSSELS (1935) (Abb. 8), in denen *Bolinopsis infundibulum* nicht genannt ist, wahrscheinlich ebenso auf *B. gracilis* wie eine Abbildung bei SCOTT (1915), in der *P. pileus* und *B. gracilis* aus der Irischen See zusammen dargestellt sind. *B. gracilis* scheint häufig als junge *B. cucumis* angesehen worden zu sein. RÖMER (1904) berichtet in diesem Zusammenhang von MILNE EDWARDS (1841), der zuerst beschrieb, daß die Vernetzung der Gefäße erst bei älteren Beroideen vorhanden sei. Somit können alle Hinweise auf „kleine Beroideen“ (BIGELOW 1910, 1928; MOSER 1903, 1908, 1909) sich möglicherweise auf *Beroe gracilis* beziehen. Die 2–3 cm großen „*Beroe cucumis*“ aus der Kieler Förde, von denen VANHÖFFEN (1895) berichtet, daß ihre Magengefäßstolonen noch nicht ausgebildet waren, müssen nach dieser Beschreibung *Beroe gracilis* gewesen sein. Mögliche Hinweise auf *Beroe gracilis* enthalten auch die Abbildungen von AGASSIZ (1860, Tafel I) und MAYER (1912).

Sukzessionen von Räuber und Beute finden sich in vielen Ökosystemen. Nur selten jedoch ist bei Episiten eine so weitgehende Spezialisierung wie bei *Pleurobrachia pileus* und *Beroe gracilis* festzustellen, die nur mit der wirtsspezifischer Parasiten vergleichbar ist. Die im Freiland zu beobachtende Populationsdynamik verläuft demgemäß nahezu ideal nach der von GAUSE (1934) im Laboratorium an Protozoen entwickelten Episitismus-Modell. Nach KÜHNELT (1965) sprechen derartige ausgeprägte Sukzessionen für ein phylogenetisch junges Ökosystem. Diese Aussage stützt sich darauf, daß normalerweise in alten ausgeglichenen Ökosystemen eine Vielzahl von Regulationsmechanismen starke Oszillationen einzelner Populationen verhindert. Solche Ökosysteme sind „stabil“; sie werden auch im marinen Bereich gefunden. In dem untersuchten, speziell im pelagischen Ökosystem können jedoch offensichtlich die Wechselbeziehungen zwischen zwei Populationen in diesem Falle die Sekundärproduktion entscheidend verändern und damit die Nahrungskette unterbrechen. Im Licht dieser Verhältnisse sollen auch die Konsequenzen der vom Menschen verursachten Ökosystemveränderungen betrachtet werden. Es kann nach den vorliegenden Ergebnissen eine Verhaltensänderung von *Beroe gracilis* als kleinste Auswirkung der Meeresverschmutzung zu einem Ausfall der natürlichen Populationsregelung von *Pleurobrachia pileus* führen. Damit wäre eine ganzjährige Dominanz der untersuchten Art im Plank-

ton der Deutschen Bucht möglich, denn *P. pileus* ist auch gegenüber wechselnden Nahrungsbedingungen ausgesprochen euryök; sie kann monatelang hungern und hat ein breites Nahrungsspektrum, darüber hinaus ist sie durch ihre schnelle Reproduktionsfähigkeit ganzjährig in der Lage, auf eine Verbesserung des Nahrungsangebots mit schnellem Abundanzanstieg zu reagieren. In diesem Zusammenhang sei auf die Dissogonie der Ctenophoren verwiesen, die REMANE (1956) auch für *Pleurobrachia pileus* beschrieben hat.

Die Fähigkeit der untersuchten Ctenophoren, sich in wenigen Tagen nach der Verbesserung ihrer Lebensbedingungen stark zu vermehren, kann die wesentliche Ursache sein, warum innerhalb dieser kleinen Klasse des Tierreichs mit nur etwa 80 Arten interne Biosysteme auftreten. Zumindest scheint ein Selektionsvorteil der Ctenophora vorzuliegen, der nur andere Mitglieder der gleichen Klasse in die Lage versetzt, als ökologische Regulatoren zu fungieren. Die Untersuchung anderer *Beroe*-Arten wird darüber Aufschluß geben.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Populationsdynamik der tentaculaten Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. 1780 wurde in den Jahren 1966 bis 1968 bei Helgoland untersucht.
2. Die in der hydrographisch komplizierten Deutschen Bucht ablaufende Populationsdynamik konnte durch die punktförmige Probennahme und die sie ergänzenden Messungen nur annäherungsweise erfaßt werden.
3. Der Jahresgang von *P. pileus* zeichnet sich im Untersuchungsgebiet aus durch einen in allen Untersuchungsjahren übereinstimmenden Abundanzanstieg unter Zunahme junger Individuen von März bis Mai. Im Juni wurden die höchsten Abundanzwerte ermittelt; der Rückgang der Population erfolgt anschließend sehr schnell bis zum völligen Fehlen von *P. pileus* in den Planktonfängen vor Helgoland.
4. In den Jahren 1966 und 1968, als *Pleurobrachia pileus* eine Abundanz von etwa 10 Individuen pro m<sup>3</sup> erreichte, fehlte sie im Spätsommer völlig. 1967, als ihre maximale Abundanz 1–2 Individuen pro m<sup>3</sup> betrug, war sie im Spätsommer und Herbst regelmäßig bis häufig im Plankton vertreten.
5. Der mittlere Körperdurchmesser der gefangenen *P. pileus* ist im Winter größer als im Sommer. Gegen Ende des Winters zeigen einzelne Individuen Reduktionserscheinungen an den Lokomotionsorganen.
6. Die Tiefenverteilung von *P. pileus* zeigt ganzjährig eine Präferenz der bodennahen Wasserschichten, die durch Seegangseinwirkungen anscheinend gefördert wird.
7. Die Massenentwicklung von *P. pileus* im Frühjahr folgt der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons und dem daran gebundenen Auftreten von Copepoden und Evertibratenlarven.
8. Der Populationsrückgang wird maßgeblich durch *Beroe gracilis* verursacht. Deren Population ist somit für die Populationsdynamik von *P. pileus* der einflußreichste biotische Faktor.

9. Da *Beroe gracilis* Nahrungsspezialist ist, bilden beide Arten ein Regelsystem, das bei hoher Abundanz von *P. pileus* wirksam wird.
10. *Bolinopsis infundibulum* und *Beroe cucumis*, die synchron im gleichen Gebiet als ökologisches Regelsystem verwandter Struktur vertreten sind, haben nur einen geringen direkten Einfluß auf die Populationsdynamik von *Pleurobranchia pileus* und *Beroe gracilis*.
11. Die Konsequenzen der Abhängigkeit des Auftretens von *Beroe gracilis* von *P. pileus* werden diskutiert.

*Danksagungen.* Die vorliegende Arbeit stellt einen gekürzten, veränderten Auszug aus der Dissertation des Verfassers (GREVE 1969) dar. Für die Anregung zu dieser Untersuchung und die Unterstützung in allen Phasen der Arbeit danke ich dem Leiter der Biologischen Anstalt Helgoland, Herrn Professor Dr. O. KINNE. Außerdem danke ich allen Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland, die mir geholfen haben, insbesondere der Besatzung von FK „Uthörn“. Auch bei den Mitarbeitern der Planktonabteilung des Instituts für Meereskunde, Kiel, insbesondere deren Leiter, Herrn Prof. Dr. J. KREY, bedanke ich mich herzlich für den Zugang zu den Proben vom Feuerschiff „P 8“.

#### ZITIERTE LITERATUR

- ACKEFORS, H., 1969. Ecological zooplankton investigations in the Baltic proper 1963–1965. Rep. Inst. mar. Res. Lysekil (Ser. Biol.) **18**, 1–139.
- AGASSIZ, L., 1860. Ctenophorae. In: Contributions to the natural history of the United States. Little Brown, Boston, **3**, 153–301.
- BACESCU, M., MÜLLER, G., SKOLKA, H., PETRAN, A., ELIAN, V., GOMOIU, M. T., BODEAU, N. & STANESCU, S., 1965. Cercetari de Ecologie Marina in Sectorul Predaltic in Continule Anilor 1960–1961. In: Ecologie Marina, Acad. Republ. Pop. Romane, Bukarest, 185–344.
- BANSE, K., 1955. Über das Verhalten von Larven in geschichtetem Wasser. Kieler Meeresforsch. **11**, 188–200.
- BARNES, H., 1949. A statistical study of the variation in vertical plankton hauls with special reference to the loss of catch with divided hauls. J. mar. biol. Ass. U.K. **28**, 426–446.
- BIGELOW, H. B., 1910. Coelenterates from Labrador and Newfoundland collected by Mr. OWEN BRYANT from July to Oct. 1908. Proc. U.S. natn. Mus. **37**, 301–320.
- 1914. Exploration in the Gulf of Maine July and August 1912. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **58**, 29–148.
- 1915. Explorations of the coast water between Nova Scotia and Cheasapeake Bay July and Aug. 1913. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **59**, 149–359.
- 1917. Explorations of the coast waters between Cape Cod and Halifax 1914 and 1915. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. **61**, 161–358.
- 1928. Plankton of the Gulf of Maine, Ctenophores. Bull. Bur. Fish., Wash. **40**, 365–380.
- BOSSANYI, J., 1959. A simple apparatus for routine zooplankton counts. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. **24**, 452–455.
- DAHLGEN, W., 1931. Seasonal destruction of a ctenophore, *Beroe* in Barnegat Bay, New Jersey. Ecology **12**, 752–756.
- FRASER, J. H., 1962. The role of ctenophores and salps in zooplankton production and standing crop. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer. **153**, 121–123.
- 1963. Seasonal abundance of ctenophores in the Northern North Sea. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) P. 1.
- 1966. The biology of *Pleurobranchia* in Scottish waters. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) P. 1.

- 1967. *Pleurobrachia* in Scottish waters in 1966. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) L 2.
- 1970. The ecology of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in Scottish waters. J. Cons. int. Explor. Mer. **33**, 149–168.
- GAUSE, G. F., 1934. The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GESSNER, F., 1940. Meer und Strand, die Lebensgemeinschaften im Deutschen Meeresraum. VEB Dt. Verl. d. Wissensch., Leipzig, 426 pp.
- GOEDECKE, E., 1968. Über die hydrographische Struktur der Deutschen Bucht im Hinblick auf die Verschmutzung der Konvergenzzone. Helgoländer wiss. Meeresunters. **17**, 108–125.
- GREVE, W., 1969. Zur Ökologie der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. Math. nat. Diss. Kiel. 137 pp.
- 1970. Cultivation experiments on North Sea ctenophores. Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 304–317.
- HAGMEIER, A., 1930. Die Züchtung verschiedener wirbelloser Meerestiere. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Hrsg. von E. ABDERHALDEN. Urban & Schwarzenberg, Berlin, Abt. 9, Bd 5, 465–598.
- HARDY, A. C., 1964. The open sea, its natural history: The world of plankton. Collins, London, 355 pp.
- HARTLAUB, C., 1893. Die Coelenteraten Helgolands. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) **1**, 203–204.
- JAHRESBERICHT Biologische Anstalt Helgoland, **1966**, Ca 3 – Ca 69.
- Biologische Anstalt Helgoland, **1967**, Ca 3 – Ca 99.
- Biologische Anstalt Helgoland, **1968**, Ca 3 – Ca 84.
- JØRGENSEN, C. B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford, 358 pp.
- KAMSHILOV, M. M., 1955. The nutrition of a ctenophore, *Beroë cucumis* FABR., Dokl. Akad. Nauk. SSSR **102**, 399–405.
- 1959. Interrelationship between organisms and the part they play in evolution. Zh. obshch. Biol. **20**, 370–378.
- 1960a. Feeding of a ctenophore *Beroë cucumis*. Dokl. Akad. Nauk. SSSR **130**, 1138–40.
- 1960b. Biology of ctenophores off Murmansk. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea (= C.M.-I.C.E.S.) 157.
- KRAMP, P. L., 1915. Ctenophora from the Great Belt and Kattegatt 1909. Meddr. Kommn. Havunders. (Ser. Plankton) **1** (12), 3–20.
- KRUMBACH, T., 1926. Ctenophora. Tierwelt N.- u. Ostsee **3f**, 1–50.
- KÜHL, H., 1965. Veränderungen des Zooplanktons während einer Tide in der Elbmündung bei Cuxhaven. Botanica Gothoburg. **3**, 113–126.
- KÜHNELT, W., 1965. Grundriß der Ökologie. VEB G. Fischer, Jena, 402 pp.
- KÜNNE, C., 1939. Die *Beroë* der südlichen Nordsee, *Beroë gracilis* n. sp. Zool. Anz. **127**, 172–174.
- 1952. Untersuchungen über das Großplankton in der Deutschen Bucht und im Nordsylder Wattenmeer. Helgoländer wiss. Meeresunters. **4**, 15–17; 28–44.
- LEBOUR, M., 1922. The food of plankton organisms. J. mar. biol. Ass. U.K. **12**, 644–677.
- 1923. The food of plankton organisms 2. J. mar. biol. Ass. U.K. **13**, 70–92.
- LILEY, R., 1958. Ctenophora. Cons. int. Explor. Mer. Zooplankton sheet **82**, 1–5.
- LINDQUIST, A., 1958. Über das Vorkommen von *Pleurobrachia pileus* (O. F. MÜLLER) (Ctenophora) in den nördlichen Teilen der Ostsee. Commentat. biol. **17**, 1–10.
- MAYER, A. G., 1912. Ctenophores of the Atlantic Coast of North America. Publ. Carnegie Instn. **162**, 1–58.
- MIELCK, W. & KÜNNE, C., 1935. Fischbrut und Planktonuntersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer „Poseidon“ 1931. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) **19**, 1–118.
- MILNE EDWARDS, M. H., 1841. Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacées des Cotes de la France. Annls. Sci. nat. (Ser. Zool.) **16**.
- MÖBIUS, K., 1884. Die wirbellosen Tiere der Ostsee. Jber. Conmn, wiss. Unters. dt. Meere **4** (9), 65.

- MOSER, F., 1903. Die Ctenophoren der Siboga Expedition. Brill, Leiden, 32 pp.
- 1908. Japanische Ctenophoren. Beitr. Naturg. Ostasiens (Suppl. Bd) **1**, (4).
- 1909. Die Ctenophoren der deutschen Südpolarexpedition 1901–1903. Dt. Südpol-Exped. **11** (Zool. 3), 115–192.
- NIKITINE, B., 1929. Les migrations verticales saisonnières des organismes planktoniques dans la Mer Noire. Bull. Inst. Océanogr. Monaco **540**, 1–25.
- REES, C. B., 1939. The plankton of the upper reaches of the Bristol Channel. J. mar. biol. Ass. U.K. **23**, 397–425.
- REMANE, A., 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Tierwelt N.- u. Ostsee **1a**, 1–238.
- 1956. Zur Biologie des Jugendstadiums der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* (O. F. MÜLLER) Kieler Meeresforsch. **12**, 72–75.
- RÖMER, F., 1904. Die Ctenophoren. Fauna arct. **3**, 67–90.
- RUSSEL, F. S., 1925. The vertical distribution of marine macroplankton. J. mar. biol. Ass. U.K. **13**, 769.
- 1933. Seasonal distribution of macroplankton. J. mar. biol. Ass. U.K. **19**, 73–82.
- SCOTT, A., 1914. The mackerel fishery off Walney in 1913. Rep. Lancs. Sea-Fish. Labs. **22**, 19–25.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planctonic larvae in the sound. Meddr. Kommn. Danm. Fisk.-og Havunders. (Ser. Plankton) **4**, 1–523.
- TISCHLER, W., 1955. Synökologie der Landtiere. G. Fischer, Stuttgart, 414 pp.
- VANHÖFFEN, E., 1895. Die grönländischen Ctenophoren. Bibliothca. zool. **20**, 15–21.

Anschrift des Autors: Dr. W. GREVE  
Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation)  
2192 Helgoland  
Bundesrepublik Deutschland