

Zur chemischen Zusammensetzung der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* in der Kieler Bucht

Gerald Schneider

*Institut für Meereskunde an der Universität Kiel; Düsternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel,
Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: On the chemical composition of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in Kiel Bight. The chemical composition of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* was investigated in March, May and July 1981 in Kiel Bight, western Baltic. The results of all determinations yielded low values compared with other zooplankton groups. Dry weight made up 1.95 to 2.28 % wet weight with a minimum occurring in May. Ash-free dry weight amounted to 28–37 % of the dry weight but exhibited a maximum in May. Carbon and nitrogen analyses yielded amounts of between 2.6–4.7 % of the dry weight and 0.5–1.0 % of the dry weight, respectively. Both elements reached lowest levels in May. Proteins reached a minimum in May, too, and values ranged between 2.5 and 5.1 % of the dry weight. However, lipids as well as carbohydrates exhibited highest values in May and ranged from 0.8 to 1.6 % and 0.8–1.1 % of the dry weight, respectively. The C : N values increased between March and July from 3.7:1 to 6.7:1, indicating a decline in protein content. To relate the biochemical compounds to organic matter I used three different approaches: (1) On the basis of ash-free dry weight, carbohydrates remained constant whereas lipids increased from March to July. A minimum of proteins occurred in May. The three compounds made up only 14–22 % of ash-free dry weight. (2) Organic matter approximately equals organic carbon content multiplied by 2. Proteins, lipids and carbohydrates summed up reached 61–100 % of this reference value and the seasonal course of these compounds changed in a drastic way: proteins decreased, whereas lipids as well as carbohydrates showed a relative maximum in May. (3) Finally, the carbon content of each biochemical compound was calculated in relation to total carbon content measured via C/N analysis. On this basis, 63–105 % of total carbon were recovered, and the course of seasonal changes agreed with that of the second approach. A comparison of these three approaches suggests that comparative calculations based on carbon measurements are more valid than those based on ash-free dry weight. The results show that seasonal changes in the amount of organic matter and the biochemical composition occurred. Dry weight was lowest in May, which could be due to the low salinity environment recorded at that time and the corresponding low salt content of the tissue. The observed relative maxima of lipids and carbohydrates in May may be explained by good food conditions since high zooplankton densities are characteristic for this month in Kiel Bight.

EINFÜHRUNG

Über die chemische Zusammensetzung planktischer Organismen sind wir heute im allgemeinen gut unterrichtet. Dies betrifft nicht nur die Höhe der organischen Substanz oder bestimmter Komponenten, sondern auch die jahreszeitliche Variation der chemischen Zusammensetzung.

Die Variationen können auf verschiedene Faktoren wie z. B. das Nahrungsangebot, die Bedingungen vor und nach der Eiablage, verschiedene abiotische Umweltbedingun-

gen und anderes zurückgeführt werden (z. B. Beers, 1966; Omori, 1969; Ikeda, 1974; Hirota, 1981; Raymont, 1983). Dagegen liegt für pelagische Coelenteraten nur ein vergleichsweise geringes Datenmaterial vor. Dabei hat sich gezeigt, daß die Absolutwerte für die organische Substanz bei den einzelnen Arten sehr viel stärker streuen als bei anderen Zooplanktongruppen (z. B. Larson, 1986). Auch über jahreszeitliche Veränderungen gibt es nur wenig Anhaltspunkte. So zeigt die Arbeit von Beers (1966), daß im Jahreslauf der Kohlenstoffgehalt von Hydromedusen und Siphonophoren zwischen 3 und 16 % vom Trockengewicht schwankt. Die genannten Unterschiede sind sicherlich zum Teil durch Verschiebungen im Artenspektrum der untersuchten Gruppen zu erklären, doch dürften Veränderungen innerhalb einer Art ebenfalls dafür verantwortlich sein. Obwohl Untersuchungen an pelagischen Coelenteraten in den letzten 10–15 Jahren in vermehrtem Maße durchgeführt wurden (Kremer, 1975; Reeve & Baker, 1975; Reeve & Walter, 1978; Kremer, 1982; Hoeger, 1983; Shenker, 1985; Kremer et al., 1986; Larson, 1986), hat dieser Punkt keine Beachtung gefunden. Die hier vorgelegte Arbeit gibt Ergebnisse von chemischen Untersuchungen an der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* wieder, die exemplarisch die saisonale Veränderung verschiedener Parameter dokumentieren.

MATERIAL UND METHODEN

Die Tiere wurden an der Station "Boknis Eck" (54° 32,0' N, 10° 03,0' E) in der westlichen Kieler Bucht mit einem Helgoländer Larvennetz (Ø 1 m, 300-µm-Gaze) im März, Mai und Juli 1981 gefangen.

Das Trockengewicht wurde nach Trocknung bis zur Gewichtskonstanz (24–48 Stunden) bei 60 °C bestimmt. Anschließend wurde das Material gemörsert und die weiteren Bestimmungen an Unterproben des pulverisierten Materials durchgeführt. Das aschefreie Trockengewicht wurde nach vierstündiger Verbrennung bei 500 °C im Muffelofen bestimmt, während die Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte mit Hilfe eines Carlo-Erba-Elementar-Analysators, Modell 1106, gemessen wurden. Für die Erfassung der Kohlenhydrate verwendete ich die sogenannte Phenolmethode nach Dubois et al. (1956) und Handa (1966). Da auf die Bestimmung der wasserlöslichen Fraktion verzichtet wurde, wurde ein 24stündiger Langzeitaufschluß in 1 cm³ konz. H₂SO₄ durchgeführt. Als Standard wurde Glucose verwendet. Die Lipide wurden mit der Sulpho-Phospho-Vanilin-Methode nach Zöllner & Kirsch (1962) bestimmt. Zur Extraktion verwendete ich ein Chloroform/Methanol-Gemisch (2:1, v:v), das die Fette stärker extrahiert als andere Lösungsmittel (Barnes & Blackstock, 1973). Außerdem wurde ein Reinigungsschritt mit 0,02%iger CaCl₂-Lösung durchgeführt, der auf Folch et al. (1957) zurückgeht. Als Standard diente Linolsäure. Die Proteine wurden aus dem Stickstoffgehalt durch Multiplikation mit dem "Kjeldahl-Faktor" 6,25 berechnet. Da nicht der gesamte Stickstoff in den Proteinen gebunden ist, verminderte ich vor der Berechnung den Stickstoffgehalt um 20 % in der Annahme, daß dieser Anteil dem nicht in den Proteinen gebundenen Stickstoff entspricht (Mayzaud & Martin, 1975).

Die Proteine wurden somit nach

$$\text{Proteingehalt} = \text{Stickstoffgehalt} \times 0,8 \times 6,25$$

berechnet.

ERGEBNISSE

Das Trockengewicht der Ctenophoren schwankte zwischen 1,95 und 2,28 % vom Naßgewicht (Tabelle 1, Abb. 1 A), wobei ein Minimum im Mai auftrat. Das aschefreie Trockengewicht verhielt sich gegenläufig und erreichte im Mai mit 37 % des Trockengewichtes ein Maximum (Abb. 1 B).

Sowohl die Kohlenstoff- als auch die Stickstoffgehalte waren sehr niedrig (Abb. 1 C),

Tabelle 1. Die chemische Zusammensetzung von *Pleurobrachia pileus* im März, Mai und Juli 1981 nach Messung von "n" Unterproben

	März	Mai	Juli
Trockengewicht (% Naßgewicht)	2,16 ± 0,20 n = 30	1,95 ± 0,16 n = 31	2,28 ± 0,17 n = 20
Aschefreies Trockeng. (% Trockeng.)	31,36 ± 6,1 n = 30	37,2 ± 5,1 n = 31	27,5 ± 6,4 n = 20
Kohlenstoff (% Trockengewicht)	3,74 ± 0,30 n = 7	2,56 ± 0,33 n = 12	4,74 ± 0,13 n = 7
Stickstoff (% Trockengewicht)	1,01 ± 0,07 n = 7	0,49 ± 0,09 n = 12	0,72 ± 0,08 n = 7
C:N nach Gewicht	3,68 ± 0,08 n = 7	5,24 ± 0,08 n = 12	6,65 ± 0,93 n = 7
Proteine (% Trockengewicht)	5,05 ± 0,35 n = 7	2,45 ± 0,45 n = 12	3,60 ± 0,40 n = 7
Lipide (% Trockengewicht)	0,79 ± 0,13 n = 12	1,55 ± 0,20 n = 10	1,38 ± 0,15 n = 9
Kohlenhydrate (% Trockengewicht)	0,99 ± 0,06 n = 9	1,12 ± 0,08 n = 9	0,80 ± 0,08 n = 7

Tabelle 2. Die Unterschiede im Gehalt von *Pleurobrachia pileus* zwischen den einzelnen Untersuchungsmonaten: Angabe der Signifikanzniveaus, berechnet aus den Absolutwerten. *** = p < 0.001; ** = p < 0.01; n.s. = nicht signifikant; Anzahl der Messungen in Tabelle 1

	März-Mai	Mai-Juli
Trockengewicht	*** t _{test} = 4,536	*** t _{test} = 7,018
Aschefreies Trockengewicht	*** t _{test} = 4,104	*** t _{test} = 5,997
Kohlenstoff	*** t _{test} = 7,760	*** t _{test} = 20,32
Stickstoff	*** t _{test} = 13,10	*** t _{test} = 5,580
Lipide	*** t _{test} = 10,74	n.s. t _{test} = 2,076
Kohlenhydrate	** t _{test} = 3,900	*** t _{test} = 7,937

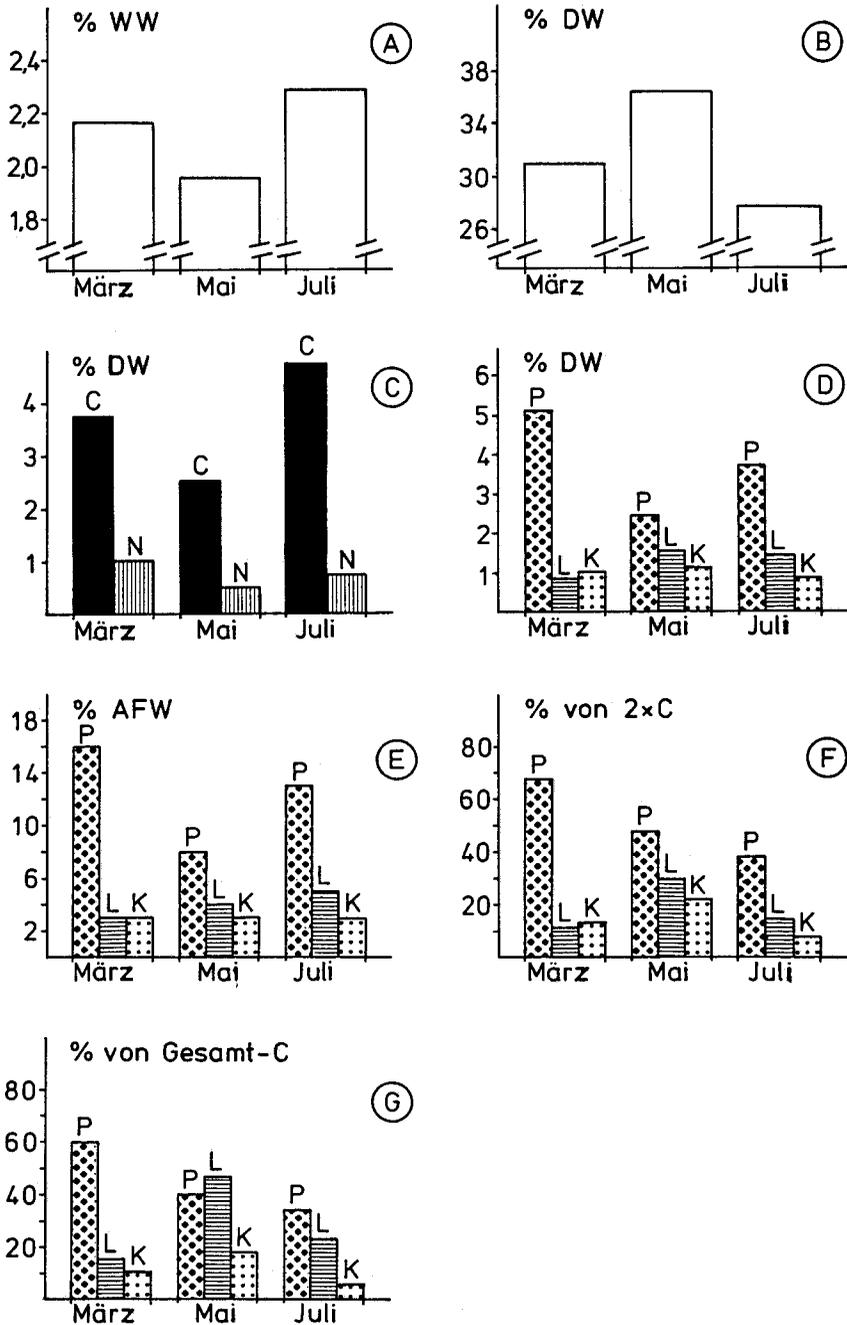


Abb. 1. Trockengewicht, aschefreies Trockengewicht und biochemischer Gehalt von *Pleurobrachia pileus*. A: Trockengewicht (DW) in % vom Naßgewicht (WW); B: Aschefreies Trockengewicht (AFW) in % vom Trockengewicht (DW); C: Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt (% DW); D: Biochemische Komponenten (% DW); E: Biochemische Komponenten in Relation zum aschefreien Trockengewicht (% AFW); F: Biochemische Komponenten in Relation zum doppelten Kohlenstoffgehalt (% $2 \times C$); G: Der Kohlenstoffanteil der biochemischen Komponenten in Relation zum Gesamtkohlenstoff (% Gesamt-C); C = Kohlenstoff, N = Stickstoff, P = Proteine, L = Lipide, K = Kohlenhydrate

doch stieg das C/N-Verhältnis vom März zum Juli an. Da der Hauptteil des Stickstoffes aus den Proteinen stammt, kann angenommen werden, daß ein Anstieg der C/N-Werte einen abnehmenden Proteinanteil an der organischen Substanz anzeigt.

Die biochemischen Komponenten hatten ebenfalls sehr niedrige Anteile am Trockengewicht (Abb. 1 D), wobei die Proteine wie der Kohlenstoff, der Stickstoff und das Trockengewicht im Mai minimal waren. Sowohl die Lipide als auch die Kohlenhydrate zeigten dagegen in diesem Monat ein Maximum.

Da das Trockengewicht nicht mit der Menge der organischen Substanz gleichgesetzt werden kann, ist es sinnvoll, die Veränderungen der biochemischen Komponenten auf einer Basis zu betrachten, die für den organischen Gehalt charakteristisch ist. Häufig wird hierfür das aschefreie Trockengewicht benutzt. Auf dieser Basis nimmt der Anteil der Proteine vom März zum Mai ab, steigt zum Juli aber wieder an (Abb. 1 E).

Dies steht aber im Gegensatz zu den Schlußfolgerungen aus dem Verlauf der C/N-Werte. Der Lipidanteil steigt vom März zum Juli kontinuierlich an, während die Kohlenhydrate konstant bleiben. Die drei Stoffklassen machen lediglich zwischen 14 und 22 % vom aschefreien Trockengewicht aus. Da allerdings der größte Teil der organischen Substanz aus diesen drei Stoffklassen besteht, kann das aschefreie Trockengewicht nicht als repräsentativ für die organische Substanz angesehen werden. Es ist daher als Biomasseparameter bzw. als Bezugsbasis für andere Parameter wie Kohlenstoff oder Stickstoff nicht brauchbar.

Eine weitere Möglichkeit, die Höhe der organischen Substanz abzuschätzen, resultiert aus der Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes. Nach Cushing et al. (1958; siehe hierzu auch Shenker, 1985, S. 171) und Lenz (1977) macht der Kohlenstoff etwa die Hälfte der organischen Substanz aus. Nimmt man daher den doppelten Kohlenstoffgehalt als Referenzwert, so erreicht die Summe der drei Stoffklassen 61–100 % dieses Wertes. Die saisonalen Veränderungen zeigen nun ein ganz anderes Verhalten (Abb. 1 F): Der Anteil der Proteine verringert sich zwischen den Untersuchungsmonaten, was in Einklang mit dem Anstieg der C/N-Werte steht. Die Lipide und Kohlenhydrate dagegen erreichen im Mai ein deutliches Maximum.

Als dritte Möglichkeit kann der Kohlenstoffgehalt der einzelnen Komponenten berechnet und mit den gemessenen C-Werten verglichen werden. Mit Hilfe der Tabellen in Corner & Cowey (1968), Parsons et al. (1973) und Raymond et al. (1975) läßt sich berechnen, daß der Kohlenstoff 40 % des Gewichtes der Kohlenhydrate ausmacht, während dieser Anteil bei den Lipiden 77 % und bei den Proteinen 44 % beträgt. Die Kalkulation zeigt für *Pleurobrachia pileus*, daß 63–105 % des Gesamtkohlenstoffes aus den drei untersuchten Stoffklassen stammen. Die saisonale Veränderung stimmt mit den Ergebnissen der vorher erwähnten Abschätzung überein (Abb. 1 G). Allerdings dürfte die Rolle der Lipide überschätzt sein. Saisonale Unterschiede in Gehalt und Zusammensetzung von *P. pileus* waren also durchaus vorhanden.

DISKUSSION

Die Ergebnisse zeigen, daß ganz offensichtlich das aschefreie Trockengewicht sowohl als Maß für die tatsächlich vorhandene organische Substanz bei Coelenteraten als auch als Bezugsgröße für andere Parameter denkbar ungeeignet ist. Seine Verwendung führt nicht nur zu einer Überschätzung des organischen Gehaltes, sondern auch zur

Verfälschung saisonaler Unterschiede in der biochemischen Zusammensetzung. Zumindest die erste Beobachtung ist nicht neu. Nach den Daten von Mullin & Evans (1974), Reeve & Baker (1975) und Kremer (1977) liegt der Anteil des Kohlenstoffs am aschefreien Trockengewicht bei Ctenophoren lediglich zwischen 3 und 9 %. Dieser Anteil ist bei anderen Coelenteratengruppen höher. Shenker (1985) gibt für die Scyphomeduse *Chrysaora fuscescens* einen Kohlenstoffwert von 28 % des aschefreien Trockengewichtes an, während sich nach den Daten aus Larson (1986) berechnen läßt, daß der Kohlenstoff bei einer Reihe von Hydro- und Scyphomedusen zwischen 15 und 40 % des aschefreien Trockengewichts ausmacht.

Methodische Probleme erschweren insgesamt die Bestimmung von Biomasseparametern bei gelatinösen Planktern. Diese beginnen bereits bei der Ermittlung des Naßgewichtes, da es praktisch nicht möglich ist, anheftendes Wasser mittels saugfähiger Materialien zu entfernen. Darüber hinaus ist auch das Trockengewicht nur ein relatives Maß für die Biomasse. Einerseits ist das getrocknete Material aufgrund seines hohen Salzanteiles stark hygroskopisch, andererseits hat die gewählte Temperatur einen starken Einfluß auf die Trockengewichtswerte.

Larson (1986) gibt an, daß mit steigender Temperatur ein ebenfalls steigender Wasserverlust verbunden ist. Der Grund liegt in einem bestimmten Anteil "gebundenen" Wassers (elektrostatistisch an Proteine gebunden: Prosser, 1973), welches bei den normalen Trocknungsverfahren nicht ausgetrieben wird, wohl aber bei der Veraschung. Nach der eben zitierten Arbeit macht dieses "gebundene" Wasser 10–15 % vom Trockengewicht aus. Wenn man bedenkt, daß die organische Substanz in den pelagischen Coelenteraten nur etwa 5–30 % vom Trockengewicht ausmacht, so wird klar, daß bei der Bestimmung des aschefreien Trockengewichtes sehr starke Fehler auftreten. Dieser Fehler tritt bei Gruppen mit niedrigen Gehalten (Ctenophoren) deutlicher hervor als bei solchen, die einen höheren organischen Anteil haben (Hydromedusen, Scyphomedusen).

Aus dem Gesagten resultiert, daß sowohl das Trockengewicht als auch das aschefreie Trockengewicht wenig brauchbare Parameter für die Biomasseermittlung an gelatinösen Organismen sind. Vielmehr sollte – auch bei anderen Organismengruppen – die als Maß für die tatsächlich vorhandene organische Substanz wesentlich besser geeignete Kohlenstoffbestimmung herangezogen werden.

Die genannten Unwägbarkeiten sind wahrscheinlich mit ein Grund für die enorm breite Spanne der ermittelten Kohlenstoff- und Stickstoffwerte bei Ctenophoren. Tabelle 3 listet aus der Literatur bekannte Werte für verschiedene Ctenophorenarten auf. Die Spanne reicht von 1 bis 11 %. Dies ist aber sicherlich nur zum Teil auf die eben angesprochene Problematik zurückzuführen. Offensichtlich hängen die beobachteten Unterschiede auch mit Lebensraum und Lebensweise der Ctenophoren zusammen. Die niedrigsten Werte treten bei den ozeanischen, lobaten Gattungen *Ocyropsis* und *Eurhamphaea* auf. Etwas höhere Werte zeigen sich bei der neritischen, lobaten Gattung *Mnemiopsis*, während die neritische Cydippide *Pleurobrachia* fast doppelt soviel Kohlenstoff enthält wie die vorher genannte Gattung. Die höchsten Gehalte wurden allerdings bei der atentaculaten Gattung *Beroe* gemessen. Zu dieser Darstellung scheint der Wert der *Beroe ovata* von Kremer et al. (1986) nicht zu passen. Er muß aber wahrscheinlich in Relation zu den aus dem gleichen Gebiet stammenden Gattungen *Eurhamphaea* und *Ocyropsis* gesehen werden. Ähnliche Unterschiede ergeben sich auch aus Hoeger (1983). Die Summe der von ihm untersuchten biochemischen Komponenten war mit

Tabelle 3. Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt (% vom Trockengewicht) verschiedener Ctenophorenarten

Art	C	N	C/N	Autor
Tentaculifera				
Cydippea				
<i>Pleurobrachia pileus</i>	2,56–4,74	0,49–0,99	3,7–6,7	diese Arbeit
<i>Pleurobrachia bachei</i>	3,28	0,87	3,7	Reeve et al. (1978)
<i>Pleurobrachia bachei</i>	1,9			Reeve (1980)
Lobata				
<i>Eurhamphaea vexilligera</i>	0,88	0,24	3,7	Kremer et al. (1986)
<i>Ocyropsis maculata</i>	2,27	0,64	3,5	Kremer et al. (1986)
<i>Ocyropsis</i> sp.	1,18	0,30	3,9	Kremer et al. (1986)
<i>Mnemiopsis mccradyi</i>	1,75	0,50	3,5	Kremer et al. (1975)
<i>Mnemiopsis mccradyi</i>	1,43–1,85			Kremer (1982)
<i>Mnemiopsis mccradyi</i>	1,90			Reeve (1980)
<i>Mnemiopsis leidy</i>	1,70	0,50	3,4	Kremer (1975)
<i>Bolinopsis infundibulum</i>	1,40			Reeve (1980)
Tentaculata				
<i>Beroe ovata</i>	3,72	0,99	3,7	Kremer et al. (1986)
<i>Beroe</i> sp.	11,30	3,70	3,1	Ikeda (1974)
<i>Beroe</i> sp.	9,00	2,30	3,9	Ikeda & Mitchell (1982)

12,8 % vom Trockengewicht bei *Beroe* am höchsten. *Pleurobrachia* zeigte eine Mittelstellung (6,1 %), und *Bolinopsis* hatte den niedrigsten Gehalt (2,4–3,1 %). Darüber hinaus lassen sich auch aus metabolischen Raten Rückschlüsse in diese Richtung ziehen. Nach Gyllenberg & Greve (1979) ist die spezifische Respiration von *Beroe gracilis* deutlich höher als die von *Bolinopsis infundibulum*. Die Respiration von *Eurhamphaea vexilligera*, *Ocyropsis maculata* und *Ocyropsis* spp. lag in der Untersuchung von Kremer et al. (1986) zwischen 0,09 und 0,18 mg O₂/g Trockengewicht/h, während die von *Beroe ovata* 0,39 mg O₂/g Trockengewicht/h betrug.

Dies alles läßt auf eine enge Kopplung zwischen systematischer Stellung, Lebensweise, organischem Gehalt und Höhe des Metabolismus schließen, wobei die aktiven, schlingend-räuberisch lebenden Beroidea sowohl die höchsten Gehalte als auch den höchsten Metabolismus zeigen.

Die genaueste Analyse zur biochemischen Zusammensetzung stammt von Hoeger (1983). Danach bilden die Proteine den höchsten Anteil. Er beträgt 3 % vom Trockengewicht bei *Pleurobrachia*. Die Lipide stehen mit 1,7 % an zweiter Stelle, während die Kohlenhydrate mit etwa 0,4 % nur eine untergeordnete Rolle spielen. Bei *Beroe gracilis* waren sämtliche Werte höher, bei *Bolinopsis infundibulum* niedriger. Ähnliche Ergebnisse ermittelten Morris et al. (1983) ebenfalls an *Bolinopsis infundibulum*. Zwei Drittel der drei Stoffklassen entfielen auf die Proteine, während fast der gesamte Rest Lipide waren. Die Kohlenhydrate zeigten ebenfalls nur sehr niedrige Werte. Raymont & Krishnaswamy (1960) bestimmten bei *P. pileus* sehr unterschiedliche Kohlenhydratgehalte, die sich zwischen 0,03 und 1,4 % vom Trockengewicht bewegten. Bei Hydromedusen und Siphonophoren lag die Variation der Kohlenhydratgehalte zwischen 0,2 und 0,8 %

des Trockengewichtes (Beers, 1966). Die von mir gefundenen Werte liegen somit für die Proteine und Lipide also durchaus im Rahmen der Beobachtungen anderer Untersuchungen, wobei allerdings die Kohlenhydratwerte deutlich höher waren. Die schon zitierte Arbeit von Raymond & Krishnaswamy (1960) zeigt aber, daß derart hohe Gehalte beobachtet werden können.

Nach den im Ergebnisteil präsentierten Daten sind saisonale Unterschiede im Gehalt von *P. pileus* durchaus nachzuweisen. Das beobachtete Minimum des Trockengewichtes im Mai ist auf das salzarme Wasser und eine Reduzierung des organischen Gehaltes zurückzuführen. Nach Tabelle 1 läßt sich berechnen, daß Tiere von 1 g Naßgewicht im März ein Trockengewicht von 21,6 mg aufwiesen, während es im Mai lediglich 19,5 mg, im Juli aber 22,8 mg waren. Der organische Gehalt (Summe der drei biochemischen Komponenten) der Ctenophoren betrug im März 1,5 mg, im Mai 1 mg und im Juli 1,3 mg. Die Veränderungen des Gesamttrockengewichtes pro Individuum von 2,1 mg zwischen März und Mai bzw. 3,3 mg zwischen Mai und Juli gehen lediglich zu einem geringen Teil (0,5 und 0,3 mg) auf Variationen der organischen Substanz zurück. Der größte Teil der Trockengewichtsveränderungen wird durch unterschiedliche Anteile anorganischen Materials erzeugt. Der mittlere Salzgehalt lag im Mai bei 13–14 %, während er im März 15 % und im Sommer 20 % betrug (Schneider, 1987). Da pelagische Coelenteraten nahezu die gleiche osmotische Konzentration wie das Meerwasser aufweisen (Prosser, 1973), verändert sich naturgemäß der Trockengewichtsanteil in Abhängigkeit von der Salinität des Umgebungsmediums. Coelenteraten aus vollmarinen Gewässern zeigen daher Trockengewichtswerte im Bereich von 4 % des Naßgewichtes (z. B. Hoeger, 1983; Larson, 1986), während Tiere aus Biotopen mit heruntergesetzten Salinitäten lediglich ein Trockengewicht von etwa 2 % des Naßgewichtes aufweisen (Kerstan, 1977; Schneider, 1988; diese Arbeit).

Die Bedeutung der einzelnen biochemischen Komponenten ändert sich ebenfalls in den Untersuchungsmonaten. Spielten im März die Proteine eine dominierende Rolle, so verloren sie später an Bedeutung. Im Mai wurde ein Maximum der Lipide und Kohlenhydrate beobachtet, während der Anteil dieser Stoffklassen im Juli wieder niedriger war. Diese Maxima sind wahrscheinlich auf gute Nahrungsbedingungen zurückzuführen. In der Kieler Bucht kommt es zu dieser Zeit zur ersten großen Massenfaltung des Zooplanktons (zusammengefaßt bei Smetacek, 1985), so daß ein ausreichendes Futterangebot für die Rippenquallen vermutet werden darf. Im Juli ist die Situation wieder anders, da zu dieser Zeit die Ohrenqualle *Aurelia aurita* das Pelagial der Kieler Bucht beherrscht (Möller, 1978; Schneider, 1985). Es ist daher eine starke Nahrungskonkurrenz von seiten der Ohrenqualle zu erwarten.

Es kann allerdings nicht angenommen werden, daß im Mai in den Rippenquallen Speicherstoffe in Form von Lipiden und Kohlenhydraten angelegt wurden. Die Untersuchung von Lee (1974) zeigte, daß etwa 70 % der Lipide bei *Beroe cucumis* und *Pleurobrachia bachei* Phospholipide waren. Typische Speicherfette konnten nur in geringen Mengen nachgewiesen werden. Auch die Arbeit von Morris et al. (1983) an *Bolinopsis infundibulum* erbrachte, daß 67 % der Fette Phospholipide waren, während die Triglyceride nur 19 % ausmachten.

Hingegen zeigten die Hungerversuche von Hoeger (1983) an *P. pileus*, daß in den ersten Tagen sowohl die Lipide als auch die Polysaccharide sehr viel stärker abgebaut werden als die Proteine. Erst nach einem Zeitraum von etwa 10 Tagen werden alle

Bestandteile in etwa gleichem Ausmaß katabolisiert. In der Untersuchung von Raymond & Krishnaswamy (1960) wurde eine Tendenz zu niedrigeren Kohlenhydratwerten bei hungernden *Pleurobrachia* festgestellt.

Es mag daher sein, daß die im Mai untersuchten Ctenophoren eine "normale" Zusammensetzung aufwiesen, während vor allem die im März gefangenen Tiere hungerbedingte Minimalkonzentrationen an Fetten und Kohlenhydraten enthielten.

Insgesamt gesehen wird deutlich, wie unsicher die bisherigen Ergebnisse zur chemischen Zusammensetzung der Ctenophoren noch sind. Die präsentierten Daten zeigen, daß es saisonale Veränderungen des organischen Gehaltes gibt und daß die chemische Zusammensetzung bei *P. pileus* nicht konstant ist. Für den Bereich der Kieler Bucht wurde versucht, dies auf hydrographische und nahrungsbedingte Unterschiede zurückzuführen. Ähnliche Muster werden mit großer Wahrscheinlichkeit in anderen Meeresgebieten und bei anderen Arten auftreten, doch bleibt die Absicherung weiteren Untersuchungen vorbehalten.

LITERATUR

- Barnes, H. & Blackstock, J., 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovanilin method for total lipids. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 12, 103–118.
- Beers, J. R., 1966. Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso Sea off Bermuda. – *Limnol. Oceanogr.* 11, 520–528.
- Corner, E. D. S. & Cowey, C. B., 1968. Biochemical studies on the production of marine zooplankton. – *Biol. Rev.* 43, 393–426.
- Cushing, D. H., Humphrey, G. F., Banse, K. & Laevastu, T., 1958. Report of the committee on terms and equivalents. – *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 144, 15–16.
- Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. A. & Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. – *Analyt. Chem.* 28, 350–356.
- Folch, J., Lees, M. & Sloane-Stanley, G. H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. – *J. biol. Chem.* 226, 497–509.
- Gyllenberg, G. & Greve, W., 1979. Studies on oxygen uptake in ctenophores. – *Annls zool. fenn.* 16, 44–49.
- Handa, N., 1966. Examination of the applicability of the phenolsulfuric acid method to the determination of dissolved carbohydrates in sea water. – *J. oceanogr. Soc. Japan* 22, 79–86.
- Hirota, R., 1981. Dry weight and chemical composition of the important zooplankton in the Setonaikai (inland sea of Japan). – *Bull. Plankt. Soc. Japan* 28, 19–24.
- Hoeger, U., 1983. Biochemical composition of ctenophores. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 72, 251–261.
- Ikeda, T., 1974. Nutritional ecology of marine zooplankton. – *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 22, 1–97.
- Ikeda, T. & Mitchell, A. W., 1982. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. – *Mar. Biol.* 71, 283–298.
- Kerstan, M., 1977. Untersuchungen zur Nahrungsökologie von *Aurelia aurita* Lam. Dipl.-Arb., Univ. Kiel, 95 pp.
- Kremer, P., 1975. Excretion and body composition of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz): comparisons and consequences. In: 10th European Symposium on Marine Biology. Ed. by G. Persoone & F. Jaspers. Universa Press, Wetteren, 2, 351–362.
- Kremer, P., 1977. Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. – *Mar. Biol.* 44, 43–50.
- Kremer, P., 1982. Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. – *Mar. Biol.* 71, 149–156.
- Kremer, P., Canino, M. F. & Gilmer, R. W., 1986. Metabolism of epipelagic tropical ctenophores. – *Mar. Biol.* 90, 403–412.

- Larson, R. J., 1986. Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the Northeast Pacific. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 99, 107–120.
- Lee, R. F., 1974. Lipids of zooplankton from Bute Inlet, British Columbia. – *J. Fish. Res. Bd Can.* 31, 1577–1582.
- Lenz, J., 1977. Seston and its main components. In: *Microbial ecology of a brackish water environment*. Ed. by G. Rheinheimer. Springer, Heidelberg, 39–60.
- Mayzaud, P. & Martin, J.-L. M., 1975. Some aspects of the biochemical and mineral composition of marine plankton. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 17, 297–310.
- Morris, R. J., McCartney, M. J. & Schulze-Röbbecke, A., 1983. *Bolinopsis infundibulum* (O. F. Müller): Biochemical composition in relation to diet. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 67, 149–157.
- Möller, H., 1978. Significance of coelenterates in relation to other plankton organisms. – *Meeresforsch.* 27, 1–18.
- Mullin, M. M. & Evans, P. M., 1974. The use of a deep tank in plankton ecology. 2. Efficiency of a planktonic food chain. – *Limnol. Oceanogr.* 19, 902–911.
- Omori, M., 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. – *Mar. Biol.* 3, 4–10.
- Parsons, T. R., Takahashi, M. & Hargrave, B., 1973. *Biological oceanographic processes*. Pergamon Press, Oxford, 322 pp.
- Prosser, A. L., 1973. *Comparative animal physiology*. Saunders, Philadelphia, 966 pp.
- Raymont, J. E. G., 1983. *Plankton and productivity in the oceans*. Pergamon Press, Oxford, 2, 1–824.
- Raymont, J. E. G. & Krishnaswamy, S., 1960. Carbohydrates in some marine planktonic animals. – *J. mar. biol. Ass. U.K.* 39, 239–248.
- Raymont, J. E. G., Morris, R. J., Ferguson, C. F. & Raymont, J. K. B., 1975. Variation of the amino acid composition of lipid-free residues of marine animals from the Northeast Atlantic. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 17, 261–267.
- Reeve, M. R., 1980. Comparative experimental studies on the feeding of chaetognaths and ctenophores. – *J. Plankt. Res.* 2, 381–393.
- Reeve, M. R. & Baker, L. D., 1975. Production of two planktonic carnivores (Chaetognath and Ctenophore) in south Florida inshore waters. – *Fish. Bull. U.S.* 73, 238–248.
- Reeve, M. R. & Walter, M. A., 1978. Nutritional ecology of ctenophores – a review of recent research. – *Adv. mar. Biol.* 15, 249–287.
- Reeve, M. R., Walter, M. A. & Ikeda, T., 1978. Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenophores. – *Limnol. Oceanogr.* 23, 740–751.
- Schneider, G., 1985. Zur ökologischen Rolle der Ohrenqualle (*Aurelia aurita* Lam.) im Pelagial der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel, 110 pp.
- Schneider, G., 1987. Role of advection in the distribution and abundance of *Pleurobrachia pileus* in Kiel Bight. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41, 99–102.
- Schneider, G., 1988. Chemische Zusammensetzung und Biomasseparameter der Ohrenqualle *Aurelia aurita*. – *Helgoländer Meeresunters.* 42, 319–327.
- Shenker, J., 1985. Carbon content of the neritic scyphomedusa *Chrysaora fuscescens*. – *J. Plankt. Res.* 7, 169–173.
- Smetacek, V., 1985. The annual cycle of Kiel Bight plankton: a long-term analysis. – *Estuaries* 8, 145–157.
- Zöllner, N. & Kirsch, K., 1962. Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen Lipoiden (allen bekannten Plasma-Lipoiden) gemeinsamen Sulpho-Phospho-Vanilin-Reaktion. – *Z. ges. exp. Med.* 135, 545–561.