

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel

Untersuchungen über die Strobilisation von *Aurelia aurita* LAM. an einer Population der Kieler Förde

Mit 20 Abbildungen

Von HJALMAR THIEL¹⁾²⁾

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	198
II. Material und Methode	199
a. Das Material und der Lebensraum	
1. Die Fender	
2. Der Bewuchs	
3. Zur Hydrographie des Untersuchungsgebietes	
4. Der Salzgehalt	
5. Die Temperatur	
6. Der pH-Wert	
7. Die Nahrung	
8. Das Vorkommen der Scyphistomen in der Schleuse	
b. Die Methode der Bearbeitung	
1. Die Bestimmung der Strobilisationsrate	
2. Die Beobachtung einzelner Polypen	
III. Die Beobachtungen	206
a. Der Lebensablauf von <i>Aurelia aurita</i> in der Kieler Förde	
b. Das Auftreten von Medusen im Spätherbst	
c. Die Strobilisation	
1. Die Strobilisationsrate	
2. Experimentelle Untersuchungen zur Strobilisation	
d. Das Wachstum junger <i>Aurelia aurita</i>	
IV. Diskussion	219
a. Der Jahreszyklus	
b. Die Strobilisationszeit von <i>Aurelia aurita</i>	
c. Die Strobilisationsbedingungen	
V. Zusammenfassung	229
VI. Literaturverzeichnis	230

I. Einleitung

In der ökologischen Erforschung der Scyphozoen steht seit langem die Frage nach der Strobilisation und ihren Bedingungen an erster Stelle. Das liegt einerseits daran, daß durch die Strobilisation der Jahresrhythmus der Medusengeneration bestimmt wird,

¹⁾ Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

²⁾ Diese Arbeit stellt einen Teil meiner Dissertation dar. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Remane bin ich für die Anteilnahme am Fortgang meiner Arbeiten und die Unterstützung bei ihrer Durchführung zu tiefem Dank verpflichtet.

andererseits aber die Strobilisation wohl nur unvollkommen erfaßt wurde, denn nur durch indirekte Methoden — durch die Zeit des Auftretens der Ephyren — ist auf die Zeit und Auslösung der Strobilisation zurückgeschlossen worden.

Zahlreiche Scyphistomaansammlungen in der Kieler Förde ergaben nun zum ersten Male die Gelegenheit zur Beobachtung des Jahreszyklus der Scyphistomen im Freien, zur genauen Bestimmung der Strobilisationszeit und zum Vergleich mit den Geschehnissen in der Umwelt.

Von Beginn dieser Untersuchung an war mir bewußt, daß es im Rahmen dieser Arbeit nicht das Ziel sein konnte, die Strobilisationsbedingungen vollständig herauszufinden. Die ganz andersartige, durch die Methode gegebene Beobachtungsmöglichkeit ließ aber einige neue Ergebnisse erwarten.

II. Material und Methode

a. Das Material und der Lebensraum

Das Material stammt aus der Holtener Schleuse, die die Kieler Förde vom Nord-Ostsee-Kanal trennt. Die Scyphistomen besiedeln hier einen Biotop besonderer Art: In den 400 m langen Schleusenkammern und an dem sogenannten Leitwerk außerhalb der Kammern sind Fender aus Holz zum Schutz der Hafenanlagen ausgelegt worden. Sie bieten als Flöße sedentären Tieren und Algen besondere Lebensbedingungen und gestatten es den Scyphistomen in der Nähe der Oberfläche vorzukommen.

1. Die Fender.

Die Fender bestehen aus acht, etwa 25 m langen Balken, die einen Durchmesser von 25—40 cm haben und in zwei Lagen in einem Abstand von 30—40 cm übereinander angeordnet sind. Die oberen Balken reichen mit 10—15 cm über die Wasseroberfläche hinaus, die unteren liegen in etwa 40—90 cm Tiefe. Die Balken sind durch kurze Balken miteinander verbunden, so daß zwischen ihnen Fächer offenbleiben, in denen das freie Wasser ansteht. Die Lebensgemeinschaft, die sich an den Fendern herausgebildet hat, ist teilweise dadurch gegeben, daß alle Wasserstandsunterschiede, die im Untersuchungsgebiet allein durch Windeinfluß entstehen und bis zu zwei Metern über und unter Normal betragen können, ausgeglichen werden.

2. Der Bewuchs

Der Bewuchs der Fender unterscheidet sich besonders augenfällig von dem der eingerammten Pfähle des Leitwerks durch das Phytal, das an den festen Brückenbauten nur durch einen weitläufigen Bestand von *Ceramium diaphanum* gebildet wird. Von März bis Oktober ist an den die Fächer begrenzenden Balken ein dichtes Phytal entwickelt, vorwiegend aus *Enteromorpha* spec., *Cladophora rupestris*, *Bryopsis plumosa* und seltener auch aus *Ceramium diaphanum*. Das ganze Phytal erreicht nur eine Tiefe von 5—10 cm, da die Lichtintensität unter diesem Algenstreifen bereits so gering ist, daß eine weitere Ausbreitung nicht möglich ist. Im Frühjahr sind auch wattenbildende Diatomeen der Gattung *Melosira* und die Braunalge *Chorda tomentosum* sehr zahlreich vertreten.

Nur an den Stellen, an denen das Phytal nicht zur Ausbildung gelangen kann, wie unter den in der Mitte der Fender ausgelegten Gehbrettern, vermag sich der tierische Bewuchs bis an die Oberfläche auszubreiten. Hier finden sich wie an den Unterseiten der Balken *Mytilus edulis*, *Balanus crenatus* und *B. improvisus* und von den Hydroiden in besonders starken Kolonien *Laomedea lovéni*, *Clava multicornis* und in den Monaten März bis Mai *Campanulina lacerata*. Die unteren Balken sind zu etwa 70% mit *Mytilus edulis* besetzt, zwischen denen sich eine starke Detritusschicht abgelagert hat.

Die dem freien Wasser zugekehrten Außenseiten der Fender sind im Gegensatz zu den inneren Flächen ganz dem Licht ausgesetzt, so daß sich das Phytal hier in der ganzen Tiefe entwickeln kann, und der tierische Bewuchs außer *Mytilus edulis* zurückgedrängt wird. *Ceramium diaphanum* und die langen Wattestreifen von *Melosira* bilden den Hauptteil des Bewuchses.

Diese Verhältnisse gelten für den Außenhafen (Fördeseite) und finden sich im Binnenhafen (Kanalseite) in abgewandelter Form. Der Bewuchs von *Ceramium diaphanum* ist viel schwächer entwickelt, während die *Melosira*-watten häufiger auftreten.

Auch in der Fauna finden sich Unterschiede zwischen Außen- und Binnenhafen, von denen einige Beispiele nach SCHÜTZ und KINNE (1956), unveröffentlichtem Material, das Fräulein Dr. L. Schütz mir freundlicherweise zur Verfügung gestellt hat und nach eigenen Beobachtungen in Tabelle 1 zusammengestellt sind.

Tabelle 1
Faunenunterschiede zwischen Außen- und Binnenhafen der Holtener Schleuse

Art	Außenhafen	Binnenhafen
<i>Clava multicornis</i>	sehr stark	schwach
<i>Coryne sarsi</i>	sehr häufig	selten
<i>Harmothoe imbricata</i>	vorhanden	nicht vorhanden
<i>Balanus crenatus</i>	häufig	selten
<i>Diastylis rathkei</i> ¹⁾	vorhanden	nicht vorhanden
<i>Leptocheirus pilosus</i>	nicht vorhanden	vorhanden
<i>Heterotanaïs oerstedii</i>	nicht vorhanden	vorhanden
<i>Facelina droumondi</i>	sehr häufig	selten
<i>Membranipora crustulenta</i>	schwach	stark
<i>Membranipora membranacea</i>	stark	schwach
<i>Asterias rubens</i>	vorhanden	nicht vorhanden

Weitere Unterschiede habe ich bei den Scyphistomae und Strobilae von *Aurelia aurita* gefunden und näher untersucht. Sie werden im Zusammenhang mit den Beobachtungen dargestellt.

3. Zur Hydrographie des Untersuchungsgebietes

Die hydrographischen Verhältnisse sind für den Bereich der Neuen Schleuse in einem Gutachten für das Wasserbauamt Kiel-Holtenau von WYRTKI (1952) bearbeitet worden.

Im Außenhafen kann man sehr kurzfristige Temperaturschwankungen nachweisen, die maximal den jeweiligen Wert des Binnenhafens erreichen, so daß eine Wasserbewegung vom Kanal in die Förde stattfinden muß. Im Gegensatz dazu ist aber bekannt, daß die Hauptwassermasse von der Kieler Förde her in den Kanal eindringt, hier also offenbar gegenläufige Strömungen vorhanden sind.

Die Ursache für die Strömungen ist nach WYRTKI im unterschiedlichen Dichteaufbau von Förde und Kanal zu suchen, für den hauptsächlich der Salzgehalt, weniger die Temperatur eine Rolle spielt. In Abbildung 1a ist die Salzgehaltsschichtung dargestellt, wie sie sich bei geöffnetem Binnentor der Schleuse einstellt. Von der Sprungschicht in 8—10 m Tiefe steigen die Isolinien langsam zum Außentor hin an. Die oberen Schichten bestehen aus Kanalwasser, die unteren aus Fördewasser. Beim Schließen des Binnentores verändern sich die Verhältnisse nicht, aber beim Öffnen des Außen-

¹⁾ Das Vorkommen von *Diastylis rathkei* an den Fendern in der Holtener Schleuse ist auch insofern bemerkenswert, als diese Art sonst nur in mehr als 8 m Tiefe in detritusreichem Sand und Schlamm-
boden gefunden worden ist.

tores stehen zwei Wasserkörper senkrecht nebeneinander, die in gleicher Tiefe Dichteunterschiede aufweisen. Es bildet sich ein Gradientenstrom aus: das schwere Fördewasser dringt in die Schleusenkammer ein und unterschichtet sich dem leichten Kanalwasser, das seinerseits aus der Schleuse ausströmt und sich über das Fördewasser schichtet. Diese Strömung hält solange an, bis die Dichteunterschiede einigermaßen ausgeglichen sind, und sich eine Schichtung herausgebildet hat, die etwa den Verhältnissen in der Förde entspricht und in Abbildung 1b wiedergegeben ist. Damit hat sich aber wieder ein Dichteunterschied an dem geschlossenen Tor — dem Binnentor — herausgebildet. Nach dem Schließen des Außentores und dem Öffnen des Binnentores geschieht nun in ganz entsprechender Weise die Unter- bzw. Überschichtung der Wassermassen, bis sich wieder Verhältnisse eingestellt haben, die der Abbildung 1a entsprechen. Zwischen den Schichten findet ein geringer Wasseraustausch statt, der etwas erhöht wird, wenn Schiffe die Schleuse passieren.

Diese hydrographischen Bedingungen sind nun offenbar für die biologischen Unterschiede zwischen Außen- und Binnenhafen verantwortlich zu machen. Im Binnenhafen sind die Verhältnisse relativ konstant und nur langfristigen Schwankungen unterworfen, während für den Außenhafen die kurzfristigen Schwankungen hinzukommen, die durch den Gradientenstrom bedingt sind. Im Binnenhafen wird die Oberflächenschicht also gleichmäßig vom Kanalwasser gebildet, im Außenhafen findet ein dauernder Wechsel zwischen Förde- und Kanalwasser statt.

Die Geschwindigkeit des Gradientenstromes erreicht im Außenhafen maximal 60 cm/sec in 0,2 m Tiefe, läuft 20 Minuten unvermindert stark, fällt dann langsam auf 2,0 cm/sec innerhalb der nächsten 40 Minuten und hat nach weiteren 30 Minuten praktisch aufgehört. Im Binnenhafen treten dagegen nur ganz schwache Strömungen auf. In Abhängigkeit von diesen Bedingungen sind nun auch die anderen hydrographischen Faktoren zu verstehen, von denen ich nur Salzgehalt und Temperatur bestimmen konnte.

4. Der Salzgehalt

Während der ganzen Beobachtungszeit von Januar 1959 bis November 1961 wurde der Salzgehalt zweimal wöchentlich gemessen. Die refraktometrisch bestimmten Werte ergeben sich aus Tabelle 2. Sie erreichen eine Genauigkeit von $\pm 0,2\%$. Wegen der kurzfristigen Schwankungen im Außenhafen ist es schwierig, zu wirklich repräsentativen

Tabelle 2
Monatsmittel des Salzgehaltes in ‰ 1959—1961

Monat	1959		1960		1961	
	außen	binnen	außen	binnen	außen	binnen
I	12,7	10,1	14,6	13,3	16,0	13,5
II	13,0	10,2	15,8	13,0	12,7	12,2
III	14,1	13,2	15,5	14,1	16,4	13,0
IV	13,4	12,3	14,4	13,7	17,9	16,2
V	13,3	12,9	14,9	14,3	15,2	14,1
VI	12,3	12,0	14,8	13,9	13,6	13,2
VII	14,2	13,8	16,4	15,2	14,9	14,1
VIII	14,1	13,8	14,7	14,1	15,4	15,0
IX	13,4	13,2	15,6	14,7	15,8	15,2
X	16,7	15,3	14,0	13,8	15,2	14,2
XI	15,9	15,3	12,1	11,0	16,8	15,2
XII	15,6	14,8	14,0	11,2		
Jahr	14,1	13,1	14,7	13,6		

Werten zu gelangen. Da ich aber unabhängig vom Stand der Schleusentore die Proben entnommen habe, darf angenommen werden, daß die Werte die Verhältnisse einigermaßen widerspiegeln.

5. Die Temperatur

Die Temperatur wurde ebenfalls zweimal wöchentlich gemessen und ist in Tabelle 3 als Monatsmittel aufgeführt. Die Temperaturkurven sind in die Diagramme über den Strobilisationsverlauf mit aufgenommen (Abb. 10, Taf. 4; 11, Taf. 5; 14, Taf. 7 und 19, Taf. 10).

Für die Temperatur des Außenhafens ergibt sich natürlich die gleiche Schwierigkeit, wie sie für den Salzgehalt geschildert worden ist. Allgemein ist festzustellen, daß die Temperatur des Kanalwassers an der Oberfläche im Binnenhafen dem eines Binnengewässers stärker gleicht, d. h. im Sommer höhere, im Winter meist niedrigere Werte aufweist als das von der Förde abhängige Wasser des Außenhafens.

Tabelle 3
Monatsmittel der Temperatur in t° C 1959—1961

Monat	1959		1960		1961	
	außen	binnen	außen	binnen	außen	binnen
I	3,4	3,1	3,2	4,5	3,4	3,0
II	2,5	2,3	1,8	2,0	3,2	3,7
III	4,6	4,4	3,1	3,9	5,1	6,5
IV	8,3	9,2	5,8	6,7	8,0	9,0
V	13,2	14,7	11,2	12,4	11,8	13,3
VI	16,4	17,6	15,8	16,4	16,0	16,8
VII	19,7	20,5	15,7	17,7	16,8	17,7
VIII	21,1	22,2	18,4	20,3	16,6	17,2
IX	19,7	20,5	16,2	17,0	16,7	17,7
X	13,9	14,4	13,4	13,8	13,9	14,4
XI	9,6	10,0	9,3	10,2	9,8	10,0
XII	4,8	5,8	6,2	5,9		

6. Der pH-Wert

Bei mehreren Kanalbereisungen in den Jahren 1952 und 1953 ist der pH-Wert von BRANDHORST gemessen worden. Leider finden sich in seinem unveröffentlichten Material nur einzelne Werte, die im Außenhafen parallel zum Binnenhafen gemessen wurden. Die in Tabelle 4 aufgeführten Werte zeigen, daß der pH-Wert im Kanal niedriger als in der Förde ist, was durch das in den Kanal einströmende Süßwasser zu erklären ist. Die geringe Anzahl von Vergleichsmessungen kann aber die voraussichtlichen Unterschiede nur schwach andeuten.

Tabelle 4
pH-Werte für Außen- und Binnenhafen nach den Messungen von BRANDHORST

Datum	Außenhafen	Binnenhafen
27. V. 1952	8,2	8,1
28. V. 1952	8,1	8,1
15. IX. 1952	8,0	7,8
3. III. 1953	7,8	7,7
25. VI. 1953	8,4	7,9

7. Die Nahrung

Über die Nahrung kann ich nur einige allgemeine Feststellungen machen, die die Unterschiede zwischen Außen- und Binnenhafen zeigen. Im Frühjahr, wenn mit bloßem Auge sichtbare Planktonformen in größerer Zahl auftreten, sind im Außenhafen immer wesentlich mehr als im Binnenhafen zu beobachten. Sehr gut zeigen das die Hydromedusen *Sarsia tubulosa*, *Rathkea octopunctata*, und *Halitholus cirratus*, junge *Aurelia aurita* und die Ctenophore *Pleurobrachia pileus*, zu der sich im Frühjahr 1961 nach starkem Einstrom von Kattegatwasser in die westliche Ostsee noch *Bolinopsis infundibulum* in großer Zahl gesellte. Copepoden, die als Nahrung der Scyphistomen in Betracht kommen, sammeln sich im Außenhafen in den Fächern der Fender und in anderen Stillwassergebieten in dichten Schwärmen an, während im Binnenhafen immer nur einzelne Schwärme zu beobachten sind. Zur Zeit des Frühjahrsmaximums erlangen diese ganz beträchtliche Individuenzahlen. Ich habe aus zwei Schwärmen mittlerer Dichte mit einem Glas je 11 herausgeschöpft. Ein Glas enthielt 5500, das andere 7000 Copepoden bzw. Cladoceren, die sich nach Prozent und Individuen pro Liter folgendermaßen verteilen: *Centropages hamatus*, 90 % = 5600 Ind.; (2,2 Ind. im Mai); *Acartia longiremis*, 1 % = 65 Ind. (12,0 Ind. im Mai¹⁾); *Oithona similis*, einzelne, (75,0 Ind. im November); *Podon leuckarti*, 8 % = 500 Ind. (17 Ind. im September¹⁾); *Evadne nordmanni*, einzelne (0,3 Ind. im Mai¹⁾); Nauplien, einzelne (170,0 Ind. im Oktober). Die Prozentangaben stellen Schätzwerte dar und in den Klammern ist zum Vergleich jeweils der Wert hinzugesetzt worden, der von LOHMANN (1908) zur Zeit des Jahresmaximums der Arten bzw. Gattungen als Individuenzahl pro Liter gefunden worden ist. LOHMANN erhielt bei seinen wöchentlichen Proben, die er im Fahrwasser der Kieler Förde vor Laboe (Außenförde) genommen hat, als Maximalwerte im Jahreslauf wesentlich geringere Werte, so daß die besonders hohen Individuenzahlen der Schwärme deutlich werden.

Neben dem Plankton spielt als Nahrung der Detritus eine sehr wesentliche Rolle, was bei der Beobachtung der Polypen im Freien immer wieder festgestellt werden konnte. Der Detritusgehalt des Wassers im Bereich der Schleuse ist sehr stark von der Wasserdurchwirbelung abhängig. Dabei dürfte sich der Einfluß durch die Schiffspassagen zwar entsprechen, aber im ganzen ist er im Außenhafen viel kräftiger als im Binnenhafen.

8. Die Verteilung der Scyphistomen in der Schleuse.

Das Vorkommen der Polypen von *Aurelia aurita* ist fast ausschließlich auf die Fender beschränkt. Mit einem Pfahlkratzer konnten einzelne *Mytilus edulis* mit einem schwachen Polypenbesatz auch von den Brückenpfählen entnommen werden, während an den Fendern selbst und an den daran angehefteten *Mytilus edulis* z. T. große Flächen ganz dicht besetzt sind. Auf 5 cm langen Schalen von *Mytilus edulis* habe ich bis zu 300 Scyphistomen gezählt (Abb. 2.).

Welche Faktoren diese Unterschiede bedingen, ist nicht zu erkennen. Vielleicht ist die Wasserbewegung hier von Einfluß. Während sich zwischen den Fendern Stillwassergebiete ausbilden, die den Planulae mehr Gelegenheit geben, sich anzusetzen, ist diese Möglichkeit in der Tiefe gering. Solche Massenvorkommen fanden sich im Außenhafen viel häufiger als im Binnenhafen. In den Schleusenammern habe ich die Fender wegen des Schiffverkehrs nicht abgesucht. Das Vorkommen der Scyphistomen ist aber auch hier mit Sicherheit anzunehmen. An den Fendern besiedeln die Polypen besonders die Unterseite, finden sich aber auch bis dicht unter das Phytal.

b. Die Methoden der Bearbeitung

Durch das massenhafte Vorkommen der Polypen war ein Beobachtungsgebiet gegeben, das sich vor allem dadurch auszeichnete, daß hier der Lebenszyklus der Polypen

¹⁾ Angabe für die Gattung.

wegen des Vorkommens in Oberflächennähe unter den natürlichen Bedingungen zu verfolgen war und Versuche im Freien durchgeführt werden konnten.

1. Die Bestimmung der Strobilisationsrate

Die Strobilisationsrate ist das Verhältnis von strobilisierenden zu nicht strobilisierenden Polypen. Ihre Bestimmung wurde zuerst durch Auszählen im Biotyp versucht. Später wurde das Material für diese Zählungen ins Laboratorium gebracht und unter dem stereoskopischen Binokularmikroskop ausgezählt. Diese Methode benötigt über das Jahr hin eine sehr große Anzahl von Scyphistomen, da jeweils 500 Polypen notwendig waren, um zu sicheren Vergleichszahlen zu gelangen.

1959 traten im Außenhafen große Massen des Nudibranchiers *Facelina droumondi* auf, die nahezu alle Bestände von *Aurelia aurita* abfraßen¹⁾. Diese Erfahrungen veranlaßten mich dazu, für das Jahr 1960/61 besondere Vorkehrungen zu treffen, die mir genügend Material sichern sollten. Im Juli erhielt ich vom Wasserbauamt Kiel-Holtenua 20 Holzblöcke von etwa 50 cm Länge und einem Querschnitt von 10 × 10 cm. Die Blöcke legte ich im Außenhafen in den Fächern der Fender so aus, daß sie durch Wellenschlag nicht herausgehoben und abgetrieben werden konnten, und sicherte sie mit zwei kurzen Stücken Perlenseil von 6 mm Stärke.

Alle Blöcke waren innerhalb von kurzer Zeit gut mit Scyphistomen besetzt. Ende August trug ich sie in den Binnenhafen, um zu vermeiden, daß die Polypen zu stark von *Facelina droumondi* abgefressen würden. Mitte Oktober konnte die Schneckengefahr als beendet betrachtet werden, so daß ich die Blöcke wieder in den Außenhafen bringen konnte. Die Hälfte der Blöcke verblieb aber im Binnenhafen, da ich die Unterschiede in der weiteren Entwicklung — besonders der Strobilisation — zwischen den beiden Schleusengebieten beobachten wollte. Eine weitere Maßnahme zur Sicherung der Polypenbestände erforderten die Herbststürme. Durch starke Wasserbewegung wurden die Blöcke so stark bewegt, daß auch von ihrer Unterseite der Bewuchs zum Teil abgescheuert wurde. Als vorteilhaft erwiesen sich dabei die angesiedelten Balaniden, denn sie schützten die Polypenbestände. Da aber dieser Schutz nicht von Dauer sein konnte, habe ich an jeder Ecke einer mit Polypen besetzten Blockfläche einen Nagel so eingeschlagen, daß die Blöcke daran gehindert wurden, die Fender zu berühren. Auf diese Weise konnte ich mir einen guten Polypenbestand für die Strobilisationszeit sichern. Eine Überschlagsrechnung ergab, daß sich auf jedem Block wenigstens 3—4000 Polypen befanden und das Material ausreichen mußte, daß etwa alle 14 Tage eine Probe zum Auszählen entnommen werden konnte. Diese Methode habe ich nur oberhalb von 1 % Strobilae angewendet, darunter nur registriert, ob überhaupt Strobilae vorhanden waren.

2. Die Beobachtung einzelner Polypen.

Während die Frage nach der Strobilisationsrate sich auf die ganze Population bezieht, erschien es zum Verständnis des Lebenslaufes der Polypen notwendig, einzelne

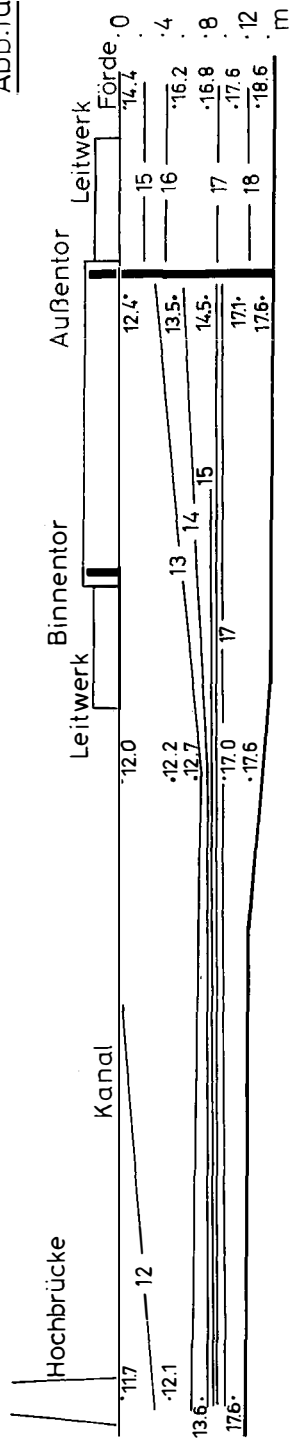
¹⁾ Nach den Untersuchungen von BRAAMS und GEELEN (1953) bevorzugen die meisten Nudibranchier eine bestimmte Coelenteratenart als Nahrung. Für *F. droumondi* ist das — wenigstens unter den im Beobachtungsgebiet vorkommenden Arten — zweifellos *Aurelia aurita*, denn die Hydroiden *Clava multicornis* und *Laomedea lovéni*, die im Bewuchs der Fender ebenfalls reichlich vorhanden waren, wurden nicht abgefressen.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 1)

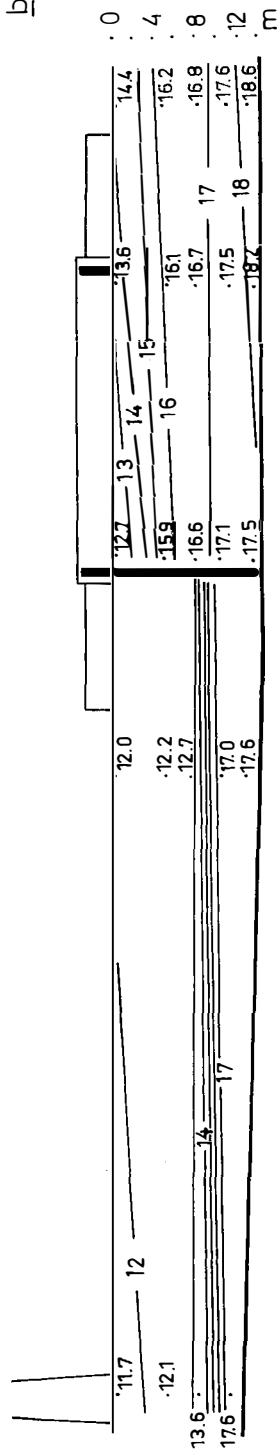
Abb. 1. Die Verteilung des Salzgehalts im Bereich der Holtenuaer Schleuse am 4. September 1952 (nach WYRTKI, 1952)

- a) Oben: bei geöffnetem Binnentor
- b) Unten: bei geöffnetem Außentor.

Abb.1a



b



Tafel 1 (zu H. Thiel)

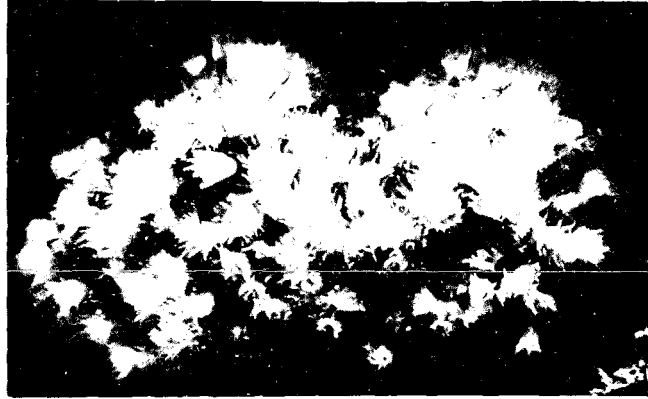


Abb. 2

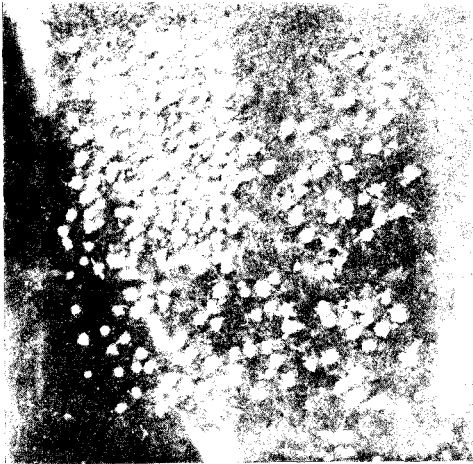


Abb. 3

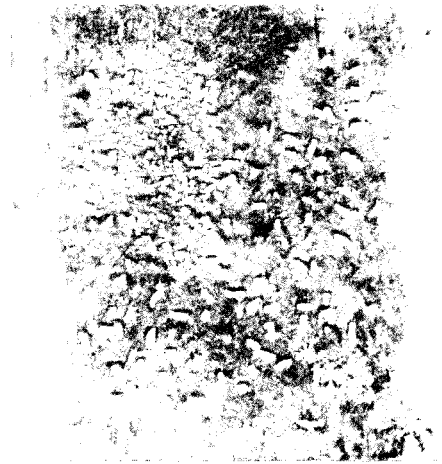


Abb. 4

Individuen unter den Bedingungen des natürlichen Lebensraumes über längere Zeit beobachten zu können. Hierzu siedelte ich vom Substrat gelöste Polypen oder Planulae auf Schieferplatten an, die ich in der Schleuse an den Fendern aushängte. Die hierfür konstruierten Rahmen aus Hart-PVC bestanden aus einer Grundplatte, die an den Fendern angeschlagen und auf die im rechten Winkel eine Schiene mit einem U-Profil aufgeschweißt wurde, die die Platte aufnehmen konnte. Durch eine Bohrung am Ende der Schiene wurde ein Kupfnagel gesteckt, der das Herausgleiten der Platte verhinderte. Zur Kontrolle der Polypen wurden die Platten herausgenommen, in eine flache Schale gelegt und die Tiere mit einer Lupe oder einem Binokular betrachtet. Um die einzelnen Polypen wiedererkennen zu können, wurde ein 1 cm²-Drahtnetz über der Platte befestigt und jedem Quadrat eine Zahl und ein Buchstabe zugeordnet, so daß jeder Polyp bezeichnet werden konnte. Zum sicheren Erkennen jedes Polypen war es aber notwendig, alle Exemplare in ein Planquadrat einzuzeichnen. Während der Beobachtungszeit gingen Polypen von den Platten verloren und ohne den genauen Lageplan wäre es dann oft nicht möglich zu entscheiden, welcher von den Polypen noch vorhanden ist. Die im August ausgebrachten Platten mußten wie die Holzblöcke von Ende August bis Mitte Oktober im Binnenhafen an den Fendern angeschlagen werden, um zu vermeiden, daß die Scyphistomen von *Facelina droumondi* abgefressen würden.

Bei allen Fragestellungen für die die Plattenmethode verwendet wurde, ging es immer um die Beobachtung der Einzelpolypen unter den Bedingungen des natürlichen Lebensraumes. Allerdings mußte der Bestand auf 125—150 Polypen reduziert werden, da sich so viele Planulae angesetzt hatten, daß es nicht möglich war, die einzelnen Individuen zu bezeichnen und wiederzuerkennen. Aus dem gleichen Grunde mußten alle Tochterpolypen fortgeschnitten werden. Diese Säuberung mußte ganz regelmäßig jede Woche durchgeführt werden, um die Übersicht über die Primärpolypen zu behalten. Auch der übrige Bewuchs wurde regelmäßig entfernt, der aus Balaniden, dem Polychaeten *Polydora ciliata* und den Bryozoen *Membranipora crustulenta* und *M. membranacea* während der Fortpflanzungszeit dieser Arten bestand, zur Hauptsache aber von *Laomedea lovèni* gebildet wurde, die ihre Kolonien immer wieder aus übersehenen Stolonenresten regenerierten.

Durch diese Eingriffe entsprachen die Verhältnisse nicht ganz den natürlichen Bedingungen, da vor allem Nahrungskonkurrenten ausgeschaltet wurden. Um eine gewisse Vergleichsmöglichkeit zu haben, ließ ich auf zwei Platten in einem kleinen Sonderfeld alle Tochterpolypen stehen (Abb. 3 und 4, Taf. 2; Abb. 5 und 7, Taf. 3). Dadurch wurde die Anzahl der einzeln zu beobachtenden Polypen geringer, da bis zur Strobilisationszeit die Primärpolypen zwar wegen ihrer Größe von den Tochterpolypen zu unterscheiden waren, die Restpolypen sich aber in der Masse der Tochterpolypen dann verloren. Außerdem gingen während der Beobachtungszeit immer wieder einige Polypen verloren, so daß am Ende der Untersuchungen etwa noch 50 % vorhanden waren. Da bei allen Berechnungen aber die für den Tag vorhandene Gesamtzahl zu Grunde gelegt wurde, blieben die Zahlen doch vergleichbar.

Zur Beobachtung der Polypen auf den Platten stellte mir die Kanalmeisterei auf dem Schirrhof der Holtener Schleuse in großzügiger Weise einen Arbeitsplatz zur Ver-

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 2. Eine Schale von *Mytilus edulis*, besetzt mit etwa 100 Scyphistomen von *Aurelia aurita*, ein mittlerer Besatz (2 ×).

Abb. 3. Platte I mit Scyphistomen. Oben links das Sonderfeld, in dem die Tochterpolypen nicht entfernt wurden (etwa 0,4 ×).

Abb. 4: Dieselbe Platte zur Zeit der Strobilisation (0,4 ×).

fügung. Während der Untersuchungen wurde besonders darauf geachtet, daß sich die Wassertemperaturen in den Schalen nicht wesentlich veränderten. Da ich das Nahrungsangebot nicht direkt untersuchen konnte, habe ich von den je zwei Platten im Außen- und Binnenhafen des Jahres 1959/60 jeweils die Polypen einer Platte mit *Artemia salina*, die im Laboratorium gezüchtet waren, gefüttert.

Besonders schwierig war es, für die Polypen einen quantitativen Nachweis zu führen, da ihre Größe — in der die Unterschiede sichtbar wurden — nicht durch feste Abmessungen festgelegt ist. Eine Möglichkeit ist in der Bestimmung der Trockensubstanz gegeben, die aber auch nur dann ohne große Fehler durchgeführt werden kann, wenn es gelingt, die Polypen unbeschädigt aber gleichzeitig ohne anhaftendes Substrat von ihrer Unterlage zu trennen. Nur in einem Fall konnte ich genügend Material erhalten, nämlich von den in dem Vorjahr ausgebrachten Platten, an denen noch Polypen saßen, die sonst keine Verwendung fanden. Von den glatten Glasplatten konnten die Polypen vollständig und ohne Substrat gelöst werden. Für je 20 Polypen wurde ein Filterpapier auf $\frac{1}{100}$ mg genau gewogen. Die Polypen wurden in destilliertem Wasser kurz abgespült, um alles anhaftende Salzwasser zu entfernen und auf die Filter ausgelegt, die anschließend bei 90°C für zwei Stunden getrocknet wurden. Nach dem Trocknen wurden sie für vier Stunden in den Wägeraum gestellt, um sich an die Luftfeuchtigkeit des Raumes anzupassen. Zum Schluß wurden die Filter wieder gewogen und nachdem durch drei leere Vergleichsfilter, die durch die ganze Behandlung mit hindurch geführt waren, der Einfluß der Luftfeuchtigkeit korrigiert war, ergab die Differenz das Trockengewicht in Milligramm von 20 Polypen. Diese Methode erreicht eine Genauigkeit von $\pm \frac{1}{10}$ mg.

III. Die Beobachtungen

a. Der Lebensverlauf von *Aurelia aurita* in der Kieler Förde

Die Medusen von *Aurelia aurita* werden von Mitte Juni an reif und setzen bis Mitte August, seltener bis Ende August ihre Larven ab, die sich bald an Hartsubstraten anheften. Nach etwa 2—3 Wochen haben die Primärpolypen ihre Planulafärbung verloren, sie sind jetzt weiß und tragen 16 Tentakel. Außerdem beginnt nun die Bildung von Tochterpolypen, die bis Mitte Dezember andauert. Während des ganzen Herbstes werden die Tochterpolypen als Lateralknospen gebildet, die mit einem dünnen Stiel am Polypen ansitzen, distal Mundfeld und Tentakelkranz und basal eine Fußscheibe ausbilden. Von Mitte bis Ende November nehmen die Stolonenknospen dann immer mehr zu und bilden Anfang Dezember etwa 95% aller Knospen (Abb. 5 u. 6, Taf. 3). Im Laufe des Dezember nimmt die Knospungstätigkeit in dem Maße ab, in dem die Strobilisation zunimmt, die mit einzelnen Exemplaren bereits im November beginnen kann. Auf die Strobilisation soll hier noch nicht näher eingegangen werden. Nach

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 3)

Abb. 5: Platte I. Ausschnitt am Rande des Sonderfeldes. Die großen Exemplare sind die Primärpolypen, die kleinen die Tochterpolypen (2,5 ×).

Abb. 6: Platte I. Ausschnitt mit Scyphistomen, die sich durch Stolonenknospen (durch Pfeil bezeichnet) fortpflanzen (2,5 ×).

Abb. 7: Platte I. Ausschnitt am Rande des Sonderfeldes zur Zeit der Strobilisation. Auch die später entstandenen Tochterpolypen — an ihrer geringen Größe zu erkennen — bilden Ephyren aus (2,5 ×).

Abb. 8: Platte I. Ausschnitt mit Strobilae. Die Strobilae haben z. T. Knospen vom Hydratyp gebildet. Die durch einen Pfeil bezeichnete Knospe erzeugt selbst eine Ephyra (4 ×).

Zu den Abb. 2—8; Die Wiedergabe entspricht nicht voll den Originalen; sie können vom Autor angefordert werden.

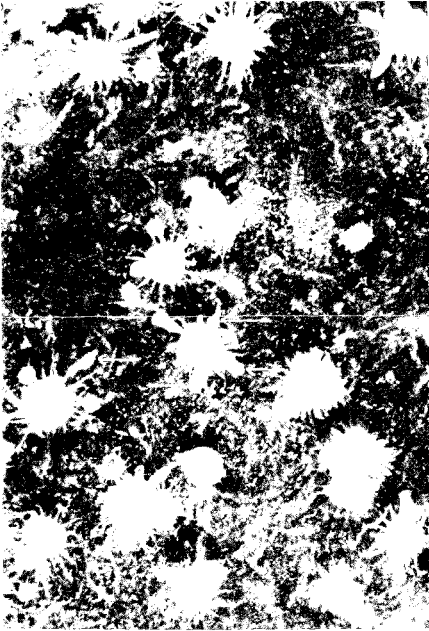


Abb. 6

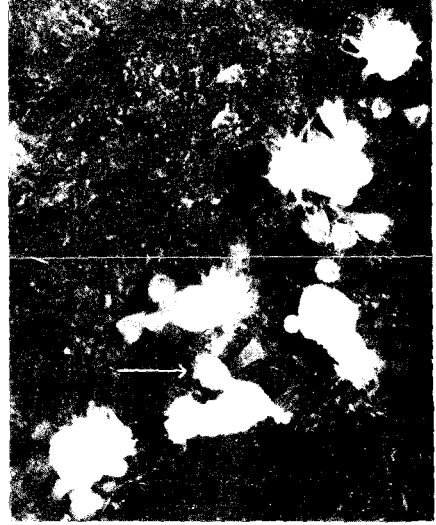


Abb. 8

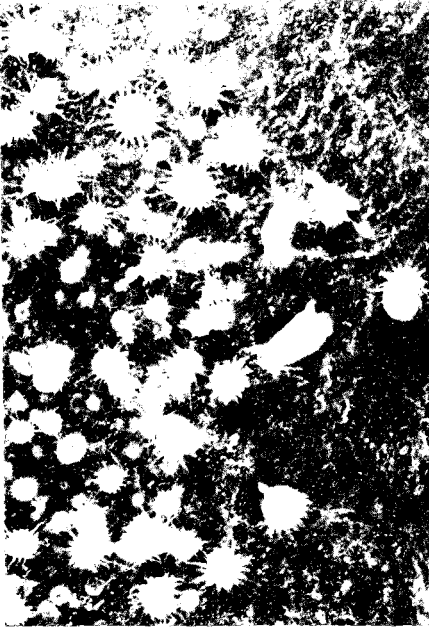
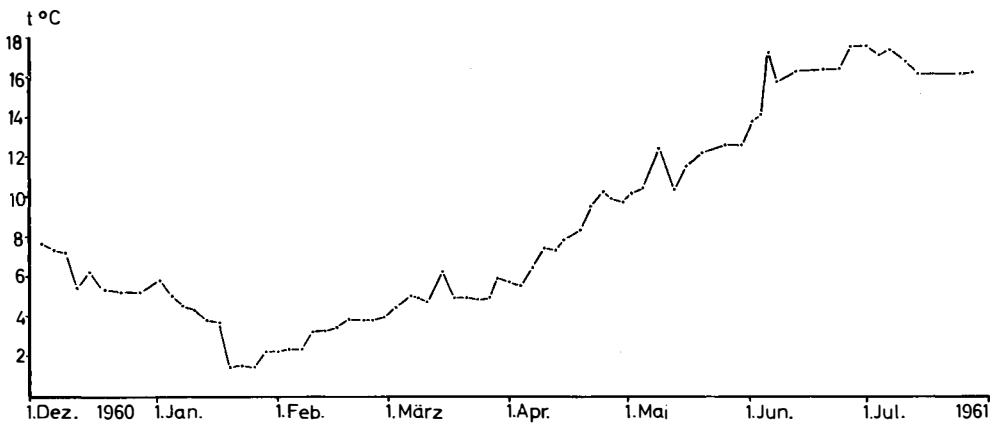
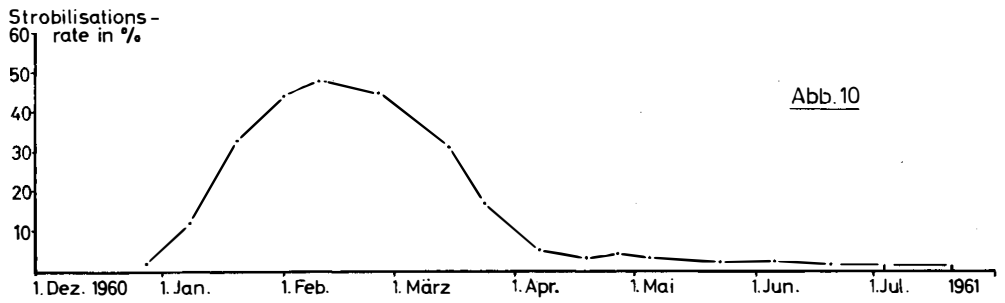
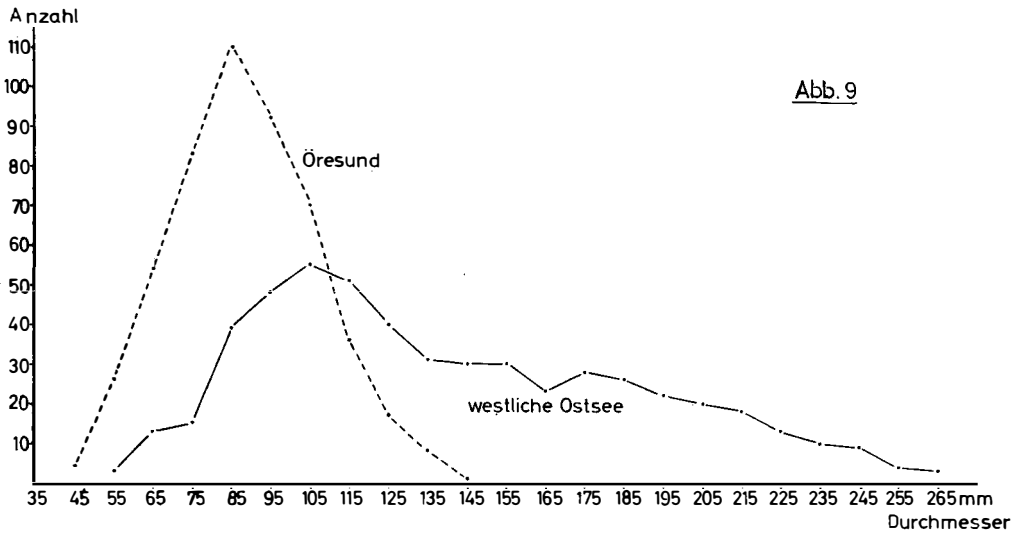


Abb. 5



Abb. 7



Tafel 4 (zu H. Thiel)

vollendeter Strobilisation bleibt ein Restpolyp zurück, der entweder keulenförmig gestaltet ist und weder Mundöffnung noch Tentakel besitzt, oder aber diese Organe bereits aufweist, wenn die letzten Ephyren noch vorhanden sind. Dieser Unterschied ist möglicherweise temperaturabhängig, da im Februar und zu Anfang März nur keulenförmige Restpolypen entstehen (bis etwa 5°C), während sie später sofort voll entwickelt sind. Die Restpolypen wachsen dann wieder heran und beginnen etwa Ende März bis April erneut mit der Bildung von Tochterpolypen und Podocysten. Nicht selten findet sich im Frühjahr auch die direkte Knospung, wie sie bei *Hydra* beobachtet wird (Abb. 8, Taf. 3). Dieser Knospungstypus führt häufig zu Polypenaggregaten mit zwei oder noch mehr Köpfchen. Allgemein gilt, daß diejenigen Polypen, die gerade nicht strobilisieren, nach irgendeinem Modus Knospen bilden und Tochterpolypen oder Podocysten erzeugen.

Im Anschluß an die Strobilisationszeit finden sich wieder Scyphistomaansammlungen auf den Substraten, die sich aus Polypen unterschiedlicher Herkunft zusammensetzen: Primärpolypen und Tochterpolypen, die bereits strobilisiert haben, sowie Tochterpolypen, die erst im Frühjahr entstanden sind. Da sich diese Polypen nicht voneinander unterscheiden lassen, kann nur festgestellt werden, daß sich die Scyphistomaansammlungen über mehrere Jahre erhalten können. Damit ist aber über die Lebensdauer des einzelnen Polypen nichts ausgesagt.

Von über 400 Primärpolypen, die im Juli 1960 auf den Schieferplatten angesiedelt wurden, und deren Lebensablauf genau verfolgt werden sollte, waren Anfang August 1961 noch 184 vorhanden. Von ihnen konnten keine länger als bis zum 23. Oktober gehalten werden. Während 94 Polypen durch unbekannte Einflüsse abgerissen und vor allem durch *Facelina droumondi* abgefressen wurden, starben die anderen 90 Polypen eines natürlichen Todes. Sie wurden dabei flach und breit, die Tentakel verkürzten sich, und das Mundrohr war weit geöffnet, so daß die Gastralwülste hervorquollen. Nahrung wurde zu diesem Zeitpunkt nicht mehr aufgenommen. Darauf reduzierten sich die Tentakel, die Polypenmasse kugelte sich ab und war schließlich fort. Auf den Platten war dann nur noch das Peridermnäpfchen vorhanden, das die Polypen um ihre Fußscheibe herum abgeschieden hatten.

Diese Beobachtungen zeigen, daß 50% der Primärpolypen — auch Tochterpolypen starben zum Teil ab — nicht viel älter als ein Jahr geworden sind, während die anderen 50%, da sie verloren gingen oder abgefressen wurden, ein längeres Leben und die Strobilisation im zweiten Jahr nicht beweisen können.

b. Das Auftreten von Medusen im Spätherbst

Mit Ende August sind normalerweise keine Aurelien in der westlichen Ostsee mehr zu beobachten. Als eine starke Ausnahme ist ein Exemplar zu betrachten, das ich am 23. September 1960 beim Tauchen vor der Brücke in Schilksee fand. Es war am Absterben und trug in den Mundarmen noch ganz vereinzelte Planulalarven. Im Jahre 1958 traten aber größere Zahlen von Medusen noch vom 26.—28. November auf. Seit dem 25. November wehte ein starker Südwestwind, und das bedeutet für die Kieler Förde Niedrigwasser mit oberflächlichem Ausstrom und Einstrom am Boden. Mit der Bodenströmung sind die Aurelien offenbar an die Oberfläche gekommen und angeschwemmt

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 4)

Abb. 9: Anzahl und Größe von *Aurelia aurita* zur Reifezeit aus der westlichen Ostsee im Juli 1957 und aus dem nördlichen Öresund im Oktober 1959.

Abb. 10: Die Strobilisationsrate in Prozent an den Fendern und der Temperaturverlauf im Außenhafen 1960/61.

worden. Ich hielt diese Tiere zunächst für die Reste der einheimischen Population. Die Fischer und Steintaucher berichten nämlich, daß im Herbst die Quallen in den Senken der westlichen Ostsee in großen Ansammlungen zusammengetrieben werden und am Boden liegen. Ich nahm deswegen an, daß durch die starken ablandigen Winde die Medusen an die Oberfläche gebracht waren. Das Vorhandensein von Larven sprach aber doch gegen diese Annahme.

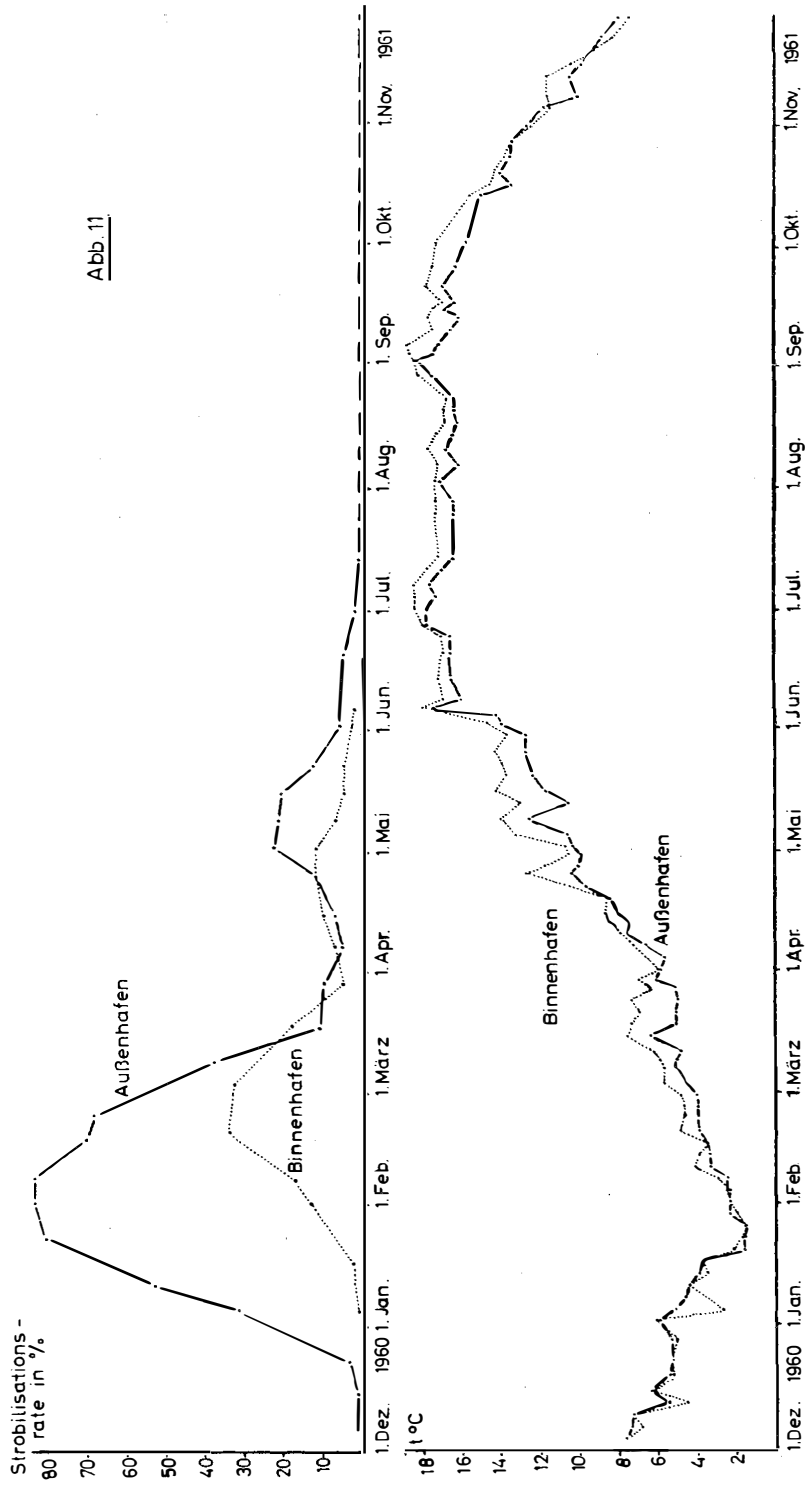
Das Problem konnte ein Jahr später während einer Segelfahrt gelöst werden, die mich vom 28. September bis zum 7. Oktober rund um Seeland führte. In der westlichen Ostsee, im großen Belt und im Kattegat gelangten nur einzelne *Cyanea capillata* zur Beobachtung, aber im Hafen von Mölle (Schweden; 1. X. 1959) am Nordausgang des Öresundes waren große Massen von *Aurelia aurita* zusammengetrieben. Bei der Weiterfahrt durch den Öresund in südlicher Richtung fanden sich bei ruhiger See bis etwa zur Linie Helsingör—Helsingborg eine große Anzahl der Medusen an der Oberfläche. Einzelne Aurelien konnte ich aber auch weiter südlich und im Smålands Fahrwasser beobachten, während im Hafen von Stubbe-Kjöbing auf Falster wieder eine größere Anzahl zusammengetrieben war. Alle diese Aurelien waren hochgeschlechtsreif und zeichneten sich durch eine rötliche Färbung der Planulae aus, während die Planulamasse bei den Aurelien aus der westlichen Ostsee gelb bis schwach braun ist.

Auch die Größe der Medusen war, verglichen mit den Exemplaren der westlichen Ostsee, geringer. Im Hafen von Mölle konnte ich genügend Aurelien bekommen, um die Variationsbreite des Schirmdurchmessers bestimmen zu können. Die Größenverteilung ist in Abb. 9 (Taf. 4) im Vergleich zu der Größe geschlechtsreifer Tiere aus der westlichen Ostsee nach M. E. THIEL (1959) dargestellt. Mit Hilfe des Signifikanztestes von STUDENT (nach FISHER, 1956) kann nachgewiesen werden, daß sich die beiden Meßreihen mit einer Signifikanz von über 99.9% voneinander unterscheiden, und so die Medusen als zu zwei verschiedenen Populationen gehörig angesehen werden können. Unterstützt wird diese Aussage noch durch die Beobachtung, daß *Aurelia aurita* in der westlichen Ostsee eine Größe bis 350 mm Durchmesser erreichen kann und die kleinsten geschlechtsreifen Exemplare 60 mm im Durchmesser haben, während bei den Medusen aus dem Öresund auch schon diejenigen mit erst 40 mm Planulae in den Mundarmen trugen.

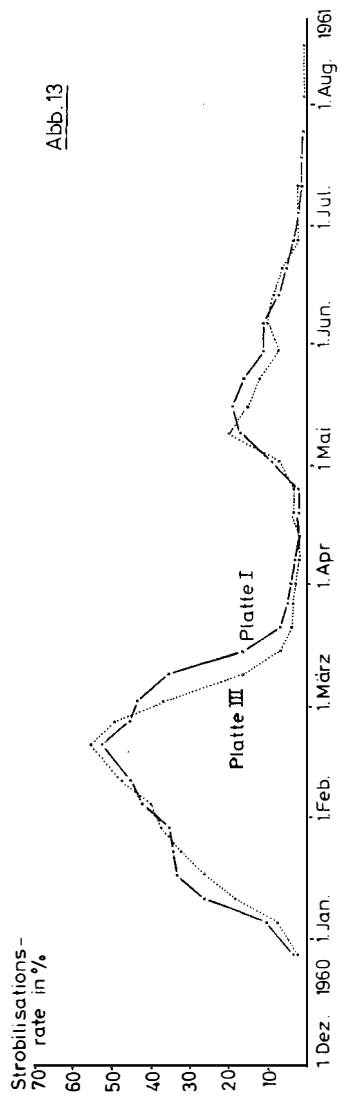
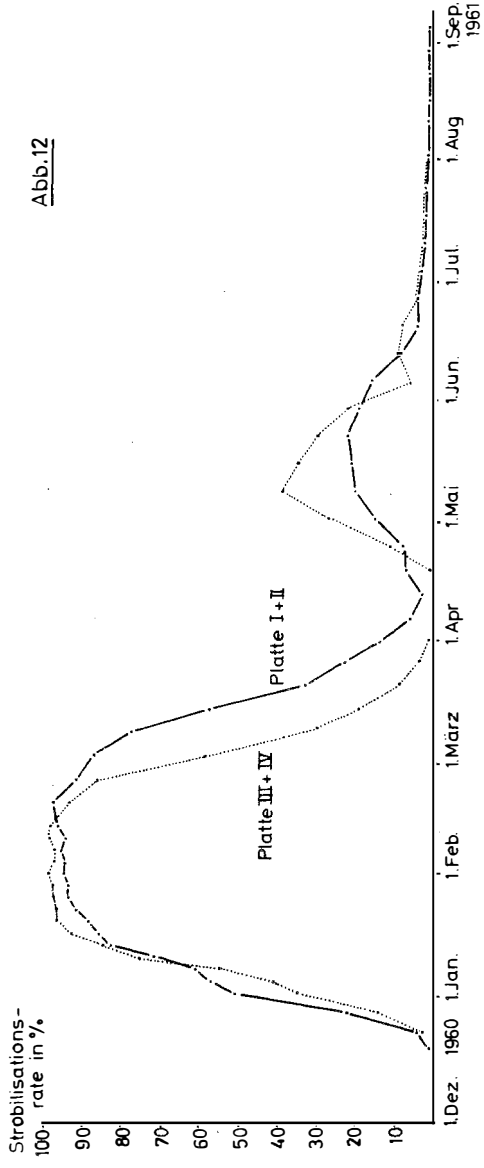
Diese Beobachtungen führten zu der Annahme, daß diese Tiere mit den Strömungen aus der östlichen und mittleren Ostsee herangetrieben worden waren. Der Hauptausstrom aus der Ostsee geschieht an der Oberfläche durch den Öresund. Nach DIETRICH (1951) werden im Öresund Ausstromlagen bei Nord-, Ost- und Südwinden beobachtet, und nur bei Winden aus westlichen Richtungen dringt das Wasser aus dem Kattegat auf diesem Wege in die Ostsee ein. Die Strombeobachtungen bei Leuchtturm DROGGEN zeigen bei sechs Messungen pro Tag für die Zeit vom 25. IX. bis zum 1. X. 59 — dem Beobachtungstag der Medusen — nach dem Nautisk-Meteorologisk Årbog 1959 (1960), daß die Strömungen in dieser Zeit mit ganz geringen Ausnahmen aus der Ostsee in das Kattegat gerichtet waren und die Medusen nur aus der Ostsee stammen können. Durch die verspätete Strobilisation in der östlichen Ostsee werden die Medusen später reif. Nach WICKSTRÖM (1932) und BOGUCKI (1933) erreichen sie nur eine Größe von 70—90 mm Durchmesser, und nach SEGERSTRÅLE (mdl. Mitt.) weist die Planulamasse der Aurelien von den finnischen Küsten eine rötliche Färbung auf.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 5)

Abb. 11: Die Strobilisationsrate in Prozent an den Holzblöcken im Außen- und Binnenhafen und der Temperaturverlauf 1960/61.
Von Mitte Juli bis Ende November finden sich im Außenhafen fortlaufend einzelne Strobilae.



Tafel 5 (zu H. Thiel)



Das Auftreten von *Aurelia aurita* in der westlichen Ostsee so spät im Jahr läßt sich also auf Medusen zurückführen, die aus der mittleren oder östlichen Ostsee herausgetrieben worden sind. Eine so große Anzahl, wie sie im Sund beobachtet werden konnte, wird sich westlich davon allerdings nur selten und nur unter besonderen Strömungsverhältnissen finden.

Im Herbst 1960 habe ich intensiv nach reifen Aurelien gesucht, bekam aber Material nur aus der Gegend nordöstlich von Bornholm vom 15. XI. 1960, das mir durch Herrn Kapitän Ohl vom Forschungskutter „Hermann Wattenberg“ mitgebracht wurde. Die Medusen waren reif, hatten ihre Larven aber bereits zum größten Teil abgesetzt. Diese spät im Jahr auftretenden Medusen aus der eigentlichen Ostsee dürfen in den normalen Jahreszyklus für die westliche Ostsee nicht mit aufgenommen werden, aber es bleibt zu prüfen, ob sie irgendeinen Einfluß auf das Gesamtbild der Population und auf die Strobilisationsrate gewinnen können.

c. Die Strobilisation

1. Die Strobilisationsrate

Die Strobilisationsrate ist das Verhältnis von strobilisierenden zu nicht strobilisierenden Polypen. Beim Auszählen der Strobilisationsrate wurden alle Individuen als Strobilae gewertet, die entweder die erste Einschnürung oder die Umbildung des Polypenrandes in eine Ephyra erkennen ließen.

Meine ersten Beobachtungen über die Strobilisation stammen aus den Jahren 1958/59. Bedeutungsvoll sind vor allem die Ergebnisse aus dem Herbst 1959, denn von Juli bis Oktober konnte ich fortlaufend einzelne Strobilae in einer Ansammlung von Scyphistomen beobachten, die mehrere 1000 Exemplare umfassend auf der Unterseite eines Fenderbalkens eine Fläche von etwa $1,5 \times 0,25$ m bedeckte. Die höchste Zahl fand ich am 18. September mit 45 bereits verfärbten Strobilae, so daß die Gesamtzahl noch höher gelegen haben wird, da ich frühe Strobilae, die noch die gleiche Färbung wie die Scyphistomen aufwiesen, unter den Beobachtungsbedingungen nicht unterscheiden konnte. In dieser Zeit setzte der starke Befall von *Facelina droumondi* ein, durch den mir die weiteren Beobachtungsmöglichkeiten genommen wurden. Die letzten Polypen und unter ihnen einige Strobilae fand ich am 13. Oktober.

Im Außenhafen hatte 1960 ein guter Besatz stattgefunden, so daß regelmäßig *Mytilus edulis* mit Scyphistomen von den Fendern entnommen werden konnten. Die Ergebnisse sind in Abbildung 10 (Tafel 4) dargestellt. Zwei weitere Ergebnisse erbrachte die Bestimmung der Strobilisationsrate von den Holzblöcken, die von Juli bis Oktober gleichen Bedingungen ausgesetzt waren und dann auf den Außen- und Binnenhafen verteilt wurden, um die unterschiedlichen Bedingungen dieser beiden Gebiete in den Versuch einzuführen. Die durch Auszählen unter dem Binokular erhaltenen Werte sind in Abbildung 11 (Taf. 5) dargestellt.

Neben diesen beiden Beobachtungsreihen konnte die Strobilisationsrate außerdem von den Polypen auf den Platten bestimmt werden, die hauptsächlich für die Beobachtung der Einzelpolypen ausgehängt worden waren. Dabei ergab sich die Notwendigkeit, alle Tochterpolypen nach der Lösung vom Primärpolypen von den Platten zu entfernen, um einen lockeren und gut übersichtlichen Bestand zu erhalten. Mit der

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 6)

Abb. 12: Die Strobilisationsrate in Prozent auf den Platten im Außenhafen 1960/61.

Abb. 13: Die Strobilisationsrate in Prozent der Sonderfelder auf den Platten I und III 1960/61

Hauptaufgabe wurde die Untersuchung der Auswirkung des Polypenalters auf die Strobilisation kombiniert. Zunächst wurden vier Platten durch Planulae besiedelt, von denen zwei sofort, d. h. Anfang August, ausgehängt wurden, während die übrigen zwei zunächst bei 5°C künstlich jung gehalten wurden, bzw. die Entwicklung verzögert wurde, denn sie entwickelten sich nicht weiter als bis zum 8-Tentakel-Stadium und behielten ihre Planulafärbung. Ende September wurden auch sie in der Schleuse angebracht. Ihre Strobilisationsrate wird aus Abbildung 12 (Taf. 6) deutlich. Um zu sehen, wie die Tochterpolypen die Strobilisationsrate verändern, wurde auf den Platten I und III je ein Sonderfeld belassen, von dem die Tochterpolypen nicht entfernt wurden. Diese Sonderfelder wurden allerdings erst am 18. Oktober für beide Platten gleichzeitig eingerichtet, so daß die Tochterpolypen recht jung waren, als die Strobilisation begann. Die Strobilisationsrate zeigt Abbildung 13. (Taf. 6).

Aus den Abbildungen 10—13 (Taf. 4—6) ist der Verlauf der Strobilisation 1960/61 zu ersehen. Danach kann die Strobilisation bereits Ende November beginnen, die Zahl der Strobilae bleibt aber bis in das zweite Drittel des Dezember sehr niedrig, um dann stark anzusteigen und zwischen Mitte Januar und Ende Februar das Maximum zu erreichen. Die Maxima können in ihrer Höhe recht stark voneinander abweichen. In den hier vorliegenden Beobachtungen schwankt das Maximum zwischen 34% auf den Holzblöcken des Binnenhafens und 80—85% auf den Holzblöcken des Außenhafens, wobei die fast 100% auf den Platten wegen der Sonderbedingungen unberücksichtigt gelassen wurden.

Mit einer der Zunahme der Strobilisationsrate bis zum Maximum entsprechenden Geschwindigkeit nimmt dann die Strobilisationsrate wieder ab, um zwischen Mitte März und Mitte April, meist in der ersten Aprilhälfte, fast ganz zu Ende zu gehen. Die Strobilisation nimmt dann aber noch einmal wieder zu, erreicht zwischen Anfang und Mitte Mai ein Nebenmaximum mit 12—40 %, oder ist wie im Binnenhafen gar nicht ausgebildet. Mit Ende Juni ist die Strobilisation dann praktisch abgeschlossen, aber während der restlichen Jahreszeit — bis Ende November — strobilisieren immer wieder einzelne Polypen. Das zeigen die Beobachtungen vom Herbst 1959, die nur bis Oktober durchgeführt werden konnten, da die Polypen von *Facelina droumondi* abgefressen wurden, und die Ergebnisse vom Herbst 1961. Die Frage, ob es sich bei den im Herbst strobilisierenden Polypen um eine bestimmte Gruppe — um Primärpolypen des Vorjahres, um im Frühjahr entstandene Tochterpolypen oder um Primärpolypen desselben Jahres — handelt, muß zunächst offen bleiben. Betrachtet man aber die Scyphistomen insgesamt, so ist als wesentliches Ergebnis festzuhalten, daß die Strobilisation während des ganzen Jahres stattfinden kann.

1961/62 entsprach die Strobilisationsrate auf einigen nicht weiter gepflegten Platten derjenigen von 1960/61 jedoch mit dem Unterschied, daß vom 1. Maximum der Strobilisation an eine Verzögerung von etwa drei Wochen eintrat (Abb. 14, Taf. 7) und das zweite Maximum relativ flach abfiel.

2. Experimentelle Untersuchungen zur Strobilisation

Die Untersuchungen, die neben der Bestimmung der Strobilisationsrate durchgeführt wurden, gliedern sich in zwei Gruppen: 1. die weitere Auswertung des von den Blöcken gesammelten Materials, 2. die Plattenexperimente. Die beiden Gruppen schließen sich an die Beobachtungen über die Strobilisation in der Holtener Schleuse an, die gezeigt hatten, daß die Ergebnisse von Außen- und Binnenhafen sich in keiner Weise deckten.

Die Ephyragröße ergab sich für den Außen- und den Binnenhafen als verschieden. In Tabelle 5 ist die Ephyragröße, gemessen von Sinneskolbenspitze zur gegenüberliegenden Spitze, wiedergegeben, wie sie sich als Mittelwert aus 100 Messungen darstellt.

Tabelle 5
Die Größe der Ephyren vom Außen- und Binnenhafen

	Mittelwert in mm	Schwankungsbreite in mm
Außenhafen	3,6	2,5—5,2
Binnenhafen	1,6	1,1—2,8

Die von einem Polypen gebildete Anzahl Ephyren ist neben der Ephyragröße charakteristisch für die beiden Gebiete. Im Außenhafen finden sich zur Zeit des Strobilisationsmaximums durchschnittlich 6 Ephyren (3—10) in einer Strobila, im Binnenhafen 1,8 (1—4) (Tab. 6).

Tabelle 6
Die Anzahl der Ephyren pro Strobila vom Außen- und vom Binnenhafen

Die Anzahl der Ephyren pro Strobila	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mittelwert
Außenhafen			5	13	16	32	20	9	4	1	6,0
Binnenhafen	49	27	18	6							1,8

Auf die Mißbildungen, die bei der Strobila auftreten und sich auf den Restpolypen übertragen, soll in einer späteren Arbeit genauer eingegangen werden. Die Anzahl solcher Umbildungen ist zwar unter den Bedingungen des natürlichen Lebensraumes sehr gering, aber doch für die beiden Untersuchungsgebiete deutlich verschieden. In Tabelle 7 sind die Werte von drei Beobachtungstagen zusammengestellt, an denen die Strobilisationsrate bestimmt und außerdem besonders auf diese Formen geachtet wurde.

Tabelle 7
Die Anzahl der Mißbildungen von Strobilae im Außen- und Binnenhafen

Datum	Anzahl untersuchter Polypen	Anzahl Mißbildungen	Prozent Mißbildungen
Außenhafen			
18. III. 1961	696	6	0,9
29. III. 1961	504	4	0,8
7. IV. 1961	556	3	0,5
Summe	1756	13	0,7
Binnenhafen			
18. III. 1961	690	9	1,3
29. III. 1961	667	10	1,5
7. IV. 1961	694	12	1,7
Summe	2051	31	1,5

Während sich die bisher beschriebenen Unterschiede auf die Strobilae beziehen, finden sich bei den Polypen bereits sehr starke Größendifferenzen zwischen den Beobachtungsstellen, die sich später auf die Strobilae und Ephyrae übertragen. Da eine Größemessung bei diesen Tieren der starken Formveränderung wegen nicht möglich ist, habe ich die Trockensubstanz als Vergleichsmaß für die Größe bestimmt.

Tabelle 8 ergibt die Meßwerte der Trockensubstanzbestimmung von je 5×20 Polypen wieder. In beiden Spalten weicht der erste Wert stärker von den vier folgenden Werten ab, als diese untereinander. Das ist dadurch zu erklären, daß ich zunächst eine Bestimmung mit nur 20 Tieren durchführte, um zu sehen, ob die Zahl von 20 Polypen meßtechnisch geeignete Werte ergeben würde. Als das Ergebnis positiv ausfiel, habe ich die nächsten 80 Polypen beider Proben in regelmäßiger Reihenfolge auf die Filter verteilt, so daß sich die Werte einigermaßen entsprechen mußten. Das Gewichtsverhältnis von Außen- zu Binnenhafem verhält sich etwa wie 5 : 1.

Tabelle 8

Das Trockengewicht der Scyphistomen vom Außen- und Binnenhafem in mg.

Filter	1	2	3	4	5	Mittelwert für	
						20	1
Polypen							
Außenhafem	6,04	7,63	7,06	7,53	7,41	7,13	1,38
Binnenhafem	1,62	1,02	1,43	1,24	1,43	0,36	0,07

Die Annahme, daß die Nahrungsbedingungen einen wesentlichen Einfluß auf die Strobilisation haben könnten, hat sich nicht nur aus den eigenen Beobachtungen ergeben, sondern ist bereits von anderen Autoren, besonders von LAMBERT (1935 u. 1936) ausgesprochen worden. Auf Grund der hydrographischen Verschiedenheiten im Bereich der Schleuse konnte vermutet werden, daß hier auch Nahrungsunterschiede vorhanden sind, und daß diese einen Einfluß auf die Strobilisation ausüben. Es war mir leider nicht möglich, durch regelmäßige Planktonfänge das jeweilige Nahrungsangebot festzustellen. Um aber dennoch den Einfluß der Ernährung zu untersuchen, habe ich statt dessen folgenden Fütterungsversuch durchgeführt: Scyphistomen wurden auf Platten angesiedelt und je zwei Platten wurden Ende Dezember im Außenhafem und im Binnenhafem in den Rahmen ausgehängt. Diese Platten nahm ich alle drei Tage aus ihren Rahmen heraus, legte sie in eine flache Schale, kontrollierte den Entwicklungsstand und fütterte die Polypen jeweils der einen Platte mit Nauplien von *Artemia salina*, während die anderen nicht gefüttert wurden.

Ende Januar und Anfang Februar begannen die Polypen auf den beiden Platten im Außenhafem und auf der Futterplatte im Binnenhafem zu strobilisieren. Die nicht gefütterten Polypen des Binnenhafens zeigten dagegen keinerlei Andeutung einer Ephyrenbildung. Dieser Unterschied erhielt sich auch während des Februar und des März. Die Platten dieses Versuches trugen zwischen 15 und 22 Polypen. Da von diesen die ungefütterten Polypen des Binnenhafens überhaupt nicht strobilisierten, während alle anderen Ephyren erzeugten, kann das Ergebnis durchaus als beweisend angesehen und der Unterschied zwischen Außen- und Binnenhafem wenigstens zum Teil auf die Nahrungsbedingungen zurückgeführt werden.

3. Der Lebenslauf der Scyphistomen nach den Einzelbeobachtungen auf den Platten.

Im Juli 1960 wurden von einer Meduse Planulae zum Ansatz auf vier Schieferplatten gebracht. Am 1. August wurden zwei Platten — künftig als Platten I + II bezeichnet —

im Außenhafen der Schleuse ausgehängt, während die beiden anderen — III + IV — für acht Wochen, d. h. bis zum 25. September, in einem Kühlraum bei 5° C gehalten wurden, um die Polypen künstlich jung zu halten.

In Abbildung 12 (Taf. 6) habe ich die Kurven der Strobilisationsraten der Platten I + II und der Platten III + IV dargestellt. Das Auffallendste an diesen Kurven ist ihre Zweigipfligkeit, die das Aufeinanderfolgen zweier Maxima der Strobilisation erkennen läßt, womit — da es sich ja bei dieser Versuchsreihe um die Beobachtung einzelner Polypen handelt — nachgewiesen ist, daß ein Teil der Polypen in der Lage ist, zweimal in einem Jahr zu strobilisieren. Wieviel Prozent der Polypen tatsächlich zu einer zweiten Strobilisation schreiten, kann aus der Kurvendarstellung nicht klar abgelesen werden. Bei der ersten Strobilisation haben alle Polypen Medusen erzeugt. Wenn die Kurve der Strobilisationsrate keine 100 % erreicht, so liegt das daran, daß die ersten Polypen bereits alle Ephyren abgegeben hatten, als die letzten mit der Strobilisation begannen. Das gleiche gilt für die zweite Strobilisationsperiode, nur noch in stärkerem Maße. Da es aber immer wieder geschieht, daß einzelne Polypen verloren gehen, werden bei der Berechnung natürlich diejenigen nicht mit berücksichtigt, die sich vor der zweiten Strobilisationsperiode von den Platten lösten. Berechnet man aber die Anzahl der Polypen, die ein zweites Mal strobilisierten, und benutzt den 2. Mai — an dem die meisten Polypen mit der zweiten Strobilisation begannen — als Stichtag für den Vergleich, so ergibt sich, daß auf den Platten I + II 40 % und auf den Platten III + IV 48 % ein zweites Mal strobilisiert haben.

Während das erste Maximum der Kurve der Strobilisationsrate fast 100 % erreicht, kommt ein so hoher Prozentsatz beim zweiten Maximum nicht zum Ausdruck. Dieser Unterschied erklärt sich dadurch, daß die durchschnittliche Strobilisationsdauer — bemessen in Tagen — bei der zweiten Strobilisation viel kürzer ist als bei der ersten, und damit die Überschneidungen der Strobilisationszeiten der einzelnen Polypen weniger zahlreich sind.

In Tabelle 9 ist die durchschnittliche Dauer der beiden Strobilisationsperioden und der Zwischenzeit dargestellt. Sie beträgt für die erste Periode 70 Tage auf den Platten I + II bzw. 58 Tage auf den Platten III + IV, für die zweite auf allen Platten aber nur 25 Tage.

Tabelle 9

Mittlere Dauer der ersten und der zweiten Strobilisation und der Zwischenzeit in Tagen

	Platte I + II	Platte III + IV
1. Strobilisation		
Anzahl Strobilae	118	64
durchschnittliche Dauer für 1 Strobila	70	58
Schwankungsbreite	35—98	45—75
Zwischenzeit		
Anzahl Strobilae	85	40
durchschnittliche Dauer für 1 Strobila	58	65
Schwankungsbreite	23—112	35—124
2. Strobilisation		
Anzahl Strobilae	79	38
durchschnittliche Dauer für 1 Strobila	25	25
Schwankungsbreite	14—56	14—35

Welche Faktoren die Strobilisationsdauer beeinflussen ist aus meinen Beobachtungen nicht herauszufinden. Ich vermute, daß die Dauer von der Anzahl der Ephyren pro Strobila abhängig ist. Ebenso wird aus der Schwankungsbreite der Zwischenzeit (Tab. 9) deutlich, daß die beiden Strobilisationen zum Teil sehr schnell aufeinander folgen können, zum Teil aber auch mehrere Monate dazwischenliegen.

Aber nicht nur die zweimalige Strobilisation eines Polypen im selben Jahr konnte durch diese Plattenbeobachtungen nachgewiesen werden, es ergab sich vielmehr ein Gesamtbild der Lebensabläufe der Scyphistomae. In Tabelle 10 (gegenüber S. 216) sind einige Beispiele für die Strobilisation einzelner Polypen zusammengestellt.

Besonders hervorzuheben ist zunächst das Auftreten von Hydratypknospen, die auch an Scyphistomen zu jeder Zeit entstehen können, aber die einzigen Knospen sind, die schon auftreten, während der Polyp noch strobilisiert. Häufig kommt es dabei vor, daß auch die Knospe noch ein oder zwei Ephyren ausbildet, so daß dann Doppelpolypen bzw. -strobilae vorhanden sind, bei denen beide Köpfchen strobilisieren (Abb. 8, Taf. 3), oder die strobilisierende Knospe an einem viel kleineren Restpolypen sitzt. In solchen Fällen ist die Ephyrazahl durch eine Summe angegeben, die aus mehreren Ziffern besteht (Nr. 8 u. 9). Unter der Annahme einer Strobilisationsbereitschaft des ganzen Gebildes habe ich solche mehrköpfigen Strobilae als nur eine Strobilisation gewertet. Im Gegensatz dazu stehen Polypen wie die Nummern 13 und 14, bei denen auch die Knospen vom Hydratyp strobilisieren, aber erst zu einem Zeitpunkt damit beginnen, in dem der Primärpolyp bereits alle Ephyren abgegeben hat, was sowohl vor (Nr. 14) als auch nach (Nr. 13) der zweiten Strobilisationszeit geschehen kann.

Außer einer zweiten Strobilisation (Nr. 3—6) habe ich denselben Polypen (Nr. 10—12) aber auch dreimal und sogar viermal (Nr. 13 u. 14) bei der Strobilisation beobachten können. Bei Nummer 13 bleibt allerdings unsicher, ob die zweite und die dritte Strobilisation als zwei verschiedene Strobilisationen gewertet werden dürfen, denn an dem Tage, an dem der Hauptpolyp als Restpolyp vorgefunden wurde, zeigte gleichzeitig die Hydratypknospe eine Ephyrenanlage. Da seit der vorhergegangenen Beobachtung sieben Tage vergangen waren, konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob die letzte Ephyra des Hauptpolypen noch vorhanden war, als die Ephyra an der Knospe bereits gebildet wurde. Kann bei diesem Exemplar nicht klar entschieden werden, ob drei oder vier Strobilisationen durchgeführt wurden, beweist Nummer 14, daß tatsächlich eine vierte Strobilisation in einem Jahr unter natürlichen Bedingungen möglich ist. Die Beispiele 10—14 sind in Abbildung 15 (Taf. 7) noch einmal zusammen mit dem Temperaturverlauf des Schleusenaußenhafens dargestellt.

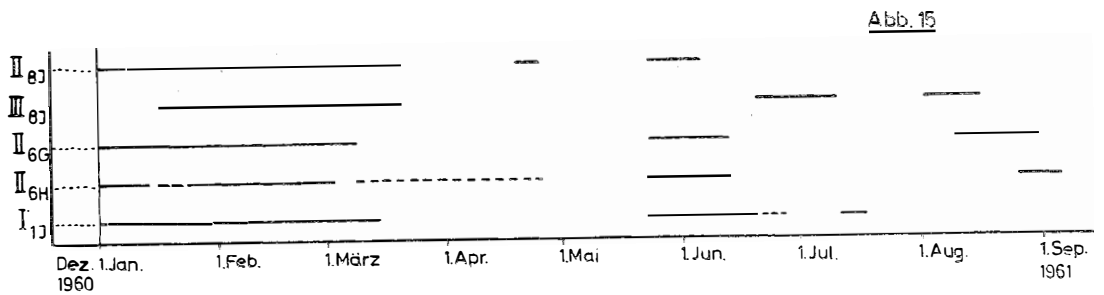
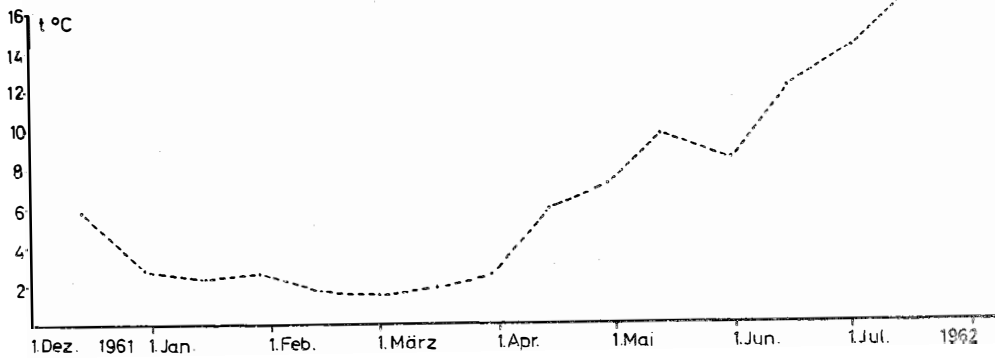
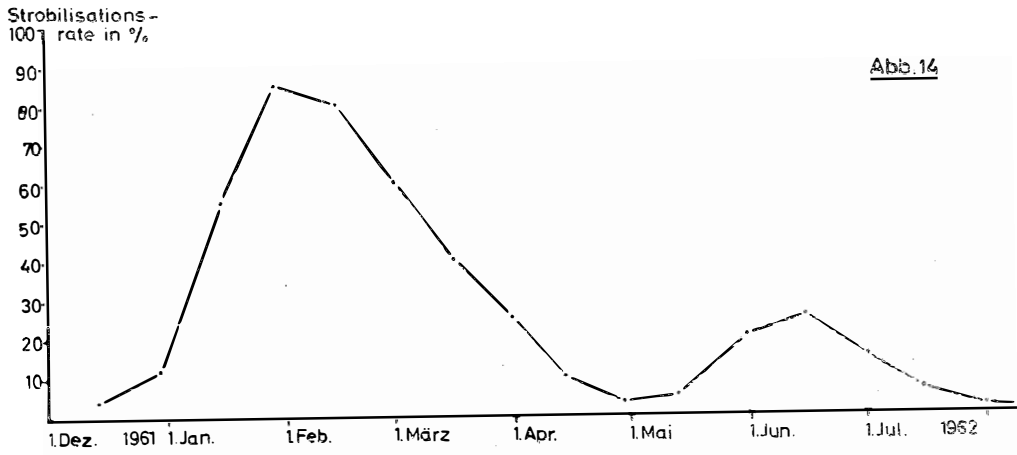
Beginn und Ende der Strobilisation konnten aufgrund der Einzelbeobachtungen genau festgestellt werden. Das war für die Beurteilung der Strobilisationsbedingungen sehr wünschenswert, denn in den meisten Fällen mußte aus dem Auftreten der Ephyren im Plankton auf die Strobilisationszeit zurückgeschlossen werden. Mit dieser Methode konnte aber bestenfalls die Zeit des Beginns erfaßt werden, in der sich die Ephyren von der Strobila gelöst hatten, nicht aber die Zeit des Beginns der Strobilisation, zu der oder

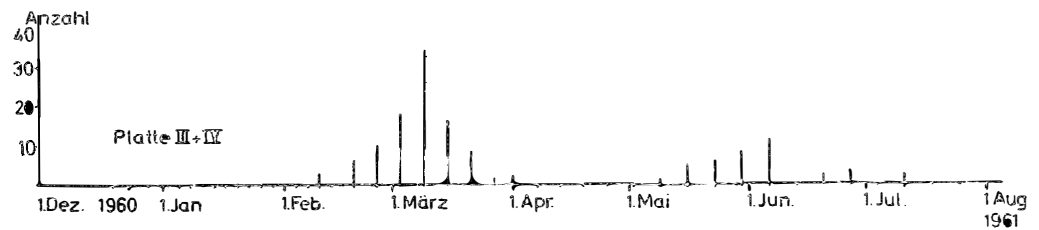
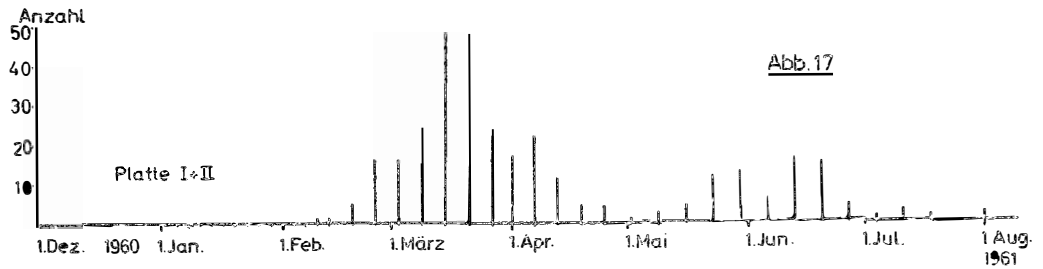
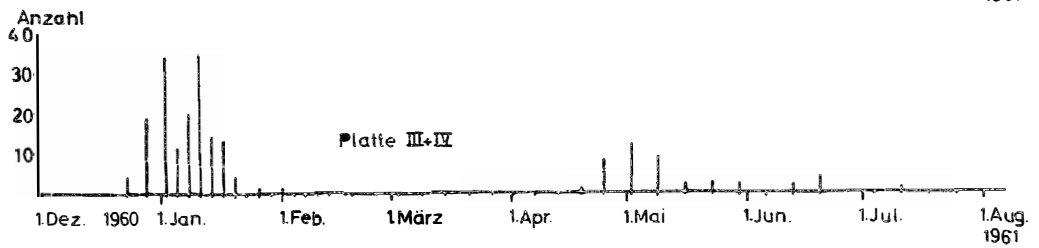
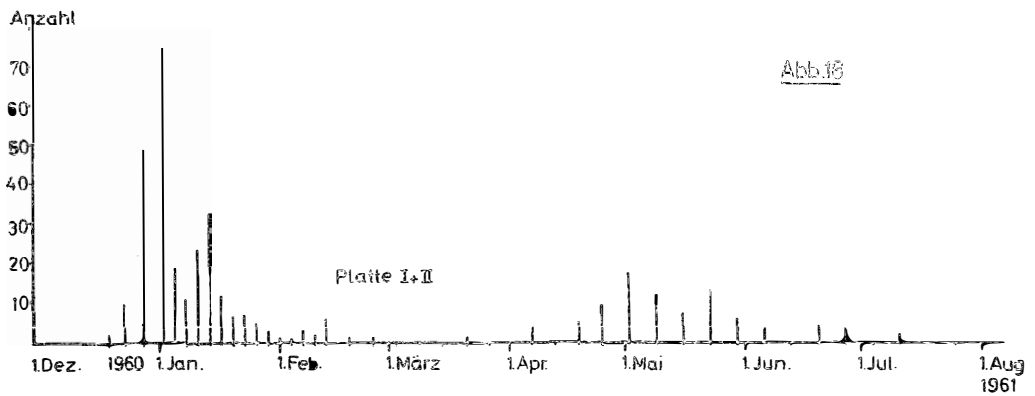
Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 7)

Abb. 14: Die Strobilisationsrate in Prozent auf ungepflegten Platten im Außenhafen 1961/62 und der Temperaturverlauf.

Abb. 15: Die Strobilisationszeiten von fünf verschiedenen Polypen als Beispiele für die mehrfache Strobilisation im Laufe eines Jahres (1961). Temperaturverlauf siehe Abbildung 11. Vier Polypen begannen mit der Strobilisation vor Beginn der regelmäßigen Beobachtungen im Dezember.

————— Strobilisation des Hauptpolypen
— — — — — Strobilisation der Hydratypknospen.





Tafel 8 (zu H. Thiel)

vor der die Strobilisationsbedingungen wirksam sein müssen. In den Abbildungen 16 und 17 sind die Werte bzw. Kurven für die Platten I + II und III + IV aufgetragen. Während für den Beginn der ersten Strobilisation keine Parallelercheinungen im Nahrungsangebot festgestellt werden konnten, fällt der Beginn der zweiten Strobilisation mit einem Massenaufreten von Copepoden und Cladoceren zusammen. Schon in den Vorjahren konnte ich im Stillwasser zwischen und hinter den Fendern Copepodenschwärme von großer Dichte beobachten (S. 203). In Abhängigkeit von der Wasserbewegung waren die Schwärme verschieden stark. Bei der Wasserdurchwirbelung, die beim Fahren der Schleusentore oder bei der Durchfahrt größerer Schiffe entsteht, wurden die Schwärme aufgelöst, bildeten sich aber nach Beruhigung des Wassers bald wieder neu. Vier Wochen lang waren die Schwärme zu beobachten (22. IV. — 23. V.), deren ungewöhnliche Dichte aber erst deutlich wird, wenn man die Zahlen mit der Dichte zur Zeit des Maximums der einzelnen Arten vergleicht, wie es auf Seite 203 nach den Angaben von LOHMANN (1908) geschehen ist.

Der Einfluß des Alters der Polypen auf die Strobilisation wurde ebenfalls durch Plattenversuche zu erkennen gesucht. Es ist bereits erwähnt worden, daß die Platten I + II im August ausgehängt, die Platten III + IV aber zunächst für acht Wochen im Kühlschrank bei 5° C auf früherem Entwicklungsstadium gehalten wurden. Betrachtet man nun die einzelnen Unterschiede zwischen den Untersuchungsreihen, so zeigt die Kurve der Strobilisationsrate in Abbildung 10 (Taf. 4) zunächst Unterschiede, die durch den Einfluß der Tochterpolypen zu erklären und hiermit eingerechnet sind. Da sie aber noch nicht mit strobilisieren, erniedrigen sie die Strobilisationsrate sehr stark. Vergleicht man dagegen anhand der Abbildung 12 (Taf. 6) die Platten I + II mit den Platten III + IV, so sieht man, daß die Hauptstrobilisationszeit bei den später angebrachten Platten einen engeren Kurvenverlauf zeigt, als diejenige der früher ausgehängten Platten. Ganz entsprechend zeigen die Abbildungen 16 und 17 (Taf. 8), daß Anfang und Ende der Strobilisation auf den Platten III + IV einander näher liegen als auf den Platten I + II. Das bedeutet aber, daß die jüngeren Polypen zwar später mit der Strobilisation beginnen, aber auch eher damit fertig sind. Diese Beziehung läßt sich durch die Größe der Polypen und die damit zusammenhängenden Folgeerscheinungen erklären.

Die Größe der Polypen konnte in diesem Fall nicht durch ihre Trockensubstanz bestimmt werden, da ja der Verlauf der Strobilisation weiter verfolgt werden sollte. So kann ich hier über die Größe nur angeben, daß bei den Polypen tatsächlich Unterschiede bestanden haben. Aber wie ich für den Außen- und Binnenhafen zeigen konnte (Tab. 6, S. 211), ist die Anzahl der Ephyren pro Strobila von der Polypengröße abhängig. Ihre Zahl mag daher hier als Ausdruck der Polypengröße gewertet werden. Es zeigt sich, daß die Unterschiede in der Zahl der Ephyrae auf den Platten I + II und III + IV deutlich den Einfluß des Alters auf die Strobilisation belegen. Platten I + II trugen zusammen 265 für diese Frage auswertbare Strobilae, die im Durchschnitt 6,3 Ephyren erzeugten. Die entsprechenden Zahlen auf den Platten III + IV sind 154 bzw. 3,7

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 8)

- Abb. 16: Die Anzahl der Scyphistomen, die in der Zeit zwischen dem vorhergegangenen und dem Beobachtungstag mit der Strobilisation begonnen haben, für den der Wert eingetragen worden ist. Platten I—IV, Außenhafen 1961. Beobachtungsperiode dreitägig von Anfang Januar bis Mitte Februar, später sechstägig. Alle Beobachtungstage sind eingetragen.
- Abb. 17: Die Anzahl der Scyphistomen, die in der Zeit zwischen dem vorhergegangenen und dem Beobachtungstag die Strobilisation beendet haben, für den der Wert eingetragen worden ist. Platten I—IV, Außenhafen 1961. Beobachtungsperiode sechstägig. Alle Beobachtungstage sind eingetragen.

(Tab. 11). Mit der Anzahl der Ephyren pro Strobila ist die Dauer der Strobilisation und damit der Unterschied im Kurvenbild zwar noch nicht unbedingt gegeben, aber die durchschnittliche Strobilisationsdauer in Tagen unterscheidet sich für die erste Strobilisation doch deutlich. Sie beträgt 70 Tage für die Platten I + II, 58 Tage für die Platten III + IV (Tab. 9, S. 213).

Tabelle 11
Anzahl Ephyren pro Strobila für die erste und zweite Strobilisation auf den Platten I + II und III + IV

	Platten I + II	Platten III + IV
1. Strobilisation		
Anzahl Strobilae	265	154
Summe Ephyrae	1669	567
Ephyrae pro Strobila	6,3	3,7
2. Strobilisation		
Anzahl Strobilae	85	40
Summe Ephyrae	344	170
Ephyrae pro Strobila	4,0	4,3

Diese Unterschiede sind zwar offenbar auf das Alter der Polypen zurückzuführen, sie können aber nur als ein Durchschnittswert angesehen werden, da die Strobilisation auch unter gleichen Bedingungen sehr verschieden schnell verlaufen kann (Vergl. die Schwankungsbreite in Tab. 9, S. 213).

Verfolgt man nun den Kurvenverlauf weiter über das zweite Maximum bis zum Ende der Strobilisation, so ist von einem Unterschied, der durch Alter und Größe bedingt ist, nichts mehr zu erkennen. Vermutlich haben sich die Unterschiede dadurch wieder ausgeglichen, daß die Restpolypen bei der Regeneration unter den gleichen Bedingungen standen, während die Primärpolypen verschiedenen Bedingungen ausgesetzt waren. Die Kurven für die Sonderfelder, in denen die Tochterpolypen nicht fortgeschnitten waren (Abb. 13, Taf. 6), laufen weitgehend parallel. Die Rate der zweiten Strobilisation bei den Einzelbeobachtungen steigt dagegen auf den Platten III + IV viel stärker als auf den Platten I + II. Das mag daran liegen, daß die Strobilisation auf den Platten III + IV eher beendet war und dadurch eine durchschnittlich längere Zeit zwischen den zwei Strobilisationsperioden eingetreten ist. Sie betrug für die Platten III + IV 65 Tage für die Platten I + II dagegen nur 58 Tage (Tab. 9, S. 213). Die mittlere Dauer der zweiten Strobilisation unterscheidet sich mit 25 Tagen nicht mehr.

Diese Darstellung zeigt recht deutlich, daß ein Einfluß des Polypenalters auf die Strobilisation zwar vorhanden, aber nur sehr geringfügig ist, jedenfalls dann, wenn man Polypen vergleicht, die Anfang August bzw. Ende September unter die Vergleichsbedingungen gebracht wurden.

Die Besprechung des Einflusses des Polypenalters auf die Strobilisation kann aber nicht abgeschlossen werden, ohne diejenigen sehr spät entstandenen Polypen zu erwähnen, die nicht Tochterpolypen der einheimischen Population darstellen, sondern die Primärpolypen der erst sehr spät im Jahr aus der mittleren bzw. östlichen Ostsee eingeschwemmten Medusen sind.

Für diese Versuche verwendete ich die Planulae von sechs Medusen, die ich aus der Gegend nordöstlich von Bornholm im November 1960 erhalten hatte. Nur sehr wenige

Tabelle 12. Zehn Beispiele zur Entwicklung der Strobila in der Stagnationszeit

Polyp	2. Januar	5. Januar	8. Januar	11. Januar	14. Januar	17. Januar	20. Januar	23. Januar	26. Januar	29. Januar	1. Februar	4. Februar	7. Februar	10. Februar	13. Februar
I1F	1 Ephyra, weiß	=	=	=	=	2 Ephyren, weiß	3 Ephyren, weiß	=	=	3 Ephyren, schwach rosa	4 Ephyren, schwach rosa	=	=	=	=
I2E	3 Ephyren, weiß	=	4 Ephyren, weiß	4 Ephyren, sehr schwach gefärbt	4 Ephyren, schwach rosa	4 Ephyren, rosa	4 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{1}{4}$ resorbiert	4 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{1}{2}$ resorbiert	4 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{3}{4}$ resorbiert	4 Ephyren, rosa, Tentakel fast resorbiert	4 Ephyren, rosa, Tentakel fast resorbiert	4 Ephyren, rot, Tentakel resorbiert, Ephyrarand.	5 Ephyren, rot Ephyra 4+5 noch weiß	5 Ephyren, schwach rosa, Ephyra 5 noch weiß	3 Ephyren, rot
I6A	1 Ephyra, weiß	=	=	2 Ephyren, weiß	=	3 Ephyren, weiß	=	=	3 Ephyren, sehr schwach gefärbt	=	3 Ephyren, schwach rosa	=	=	3 Ephyren, schwach rosa, Ephyrarand	=
I6G	Polyp	2 Ephyren, weiß	3 Ephyren, weiß	=	4 Ephyren, weiß	=	4 Ephyren, sehr schwach gefärbt	4 Ephyren, schwach rosa	=	4 Ephyren, rosa	=	4 Ephyren, rosa, Ephyrarand	4 Ephyren, rosa, Tent. $\frac{1}{4}$ res. Ephyrarand	5 Ephyren, rot, Tentakel $\frac{1}{2}$ resorbiert	5 Ephyren, rot, Tentakel fast resorbiert
I7K	Polyp	Polyp	Polyp	1 Ephyra, weiß	=	2 Ephyren, weiß	=	=	=	=	=	=	2 Ephyren, weiß, Ephyrarand	=	2 Ephyren, schwach rosa, Ephyrarand
I9E	4 Ephyren, weiß	5 Ephyren, weiß	6 Ephyren, sehr schwach gefärbt	7 Ephyren, schwach rosa	7 Ephyren, rosa	7 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{1}{4}$ resorbiert	7 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{1}{2}$ resorbiert	7 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{3}{4}$ resorbiert	7 Ephyren, rosa, Tentakel fast resorbiert	7 Ephyren, rosa, Tentakel resorbiert	7 Ephyren, rot	7 Ephyren, rot, Ephyrarand	8 Ephyren, rot	5 Ephyren, rot, Ephyrarand	3 Ephyren, rot, Ephyrarand
II5E	Polyp	Polyp	2 Ephyren, weiß	3 Ephyren, weiß	4 Ephyren, weiß	=	=	5 Ephyren, sehr schwach gefärbt	6 Ephyren, sehr schwach gefärbt	=	7 Ephyren, sehr schwach gefärbt	7 Ephyren, schwach rosa	7 Ephyren, schwach rosa, Tent. $\frac{1}{4}$ res.	7 Ephyren, schwach rosa, Tent. $\frac{1}{2}$ res.	7 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{3}{4}$ resorbiert
II11A	Polyp	1 Ephyra, weiß	2 Ephyren, weiß	3 Ephyren, weiß	=	4 Ephyren, weiß	=	5 Ephyren, weiß	6 Ephyren, weiß	6 Ephyren, schwach rosa	=	=	7 Ephyren, schwach rosa	=	=
IV9F	Polyp	1 Ephyra, weiß	=	=	=	2 Ephyren, weiß	=	2 Ephyren, sehr schwach gefärbt	=	2 Ephyren, schwach rosa, Ephyrarand	=	3 Ephyren, rosa	3 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{1}{4}$ resorbiert	3 Ephyren, rosa, Tentakel $\frac{1}{2}$ resorbiert	3 Ephyren, rot, Tentakel $\frac{3}{4}$ resorbiert
IV10G	Polyp	Polyp	Polyp	Polyp	Polyp	1 Ephyra, weiß	=	=	=	=	=	=	=	1 Ephyra, weiß, Ephyrarand	2 Ephyren, weiß

Erläuterungen zur Tabelle:

Das Zeichen „ = “ bedeutet: nicht weiterentwickelt

„Ephyrarand“ bedeutet: der Rand des Restpolypen ist bereits dabei, sich zur Ephyra umzubilden, während noch keine Einschnürung erfolgt ist.

Planulae setzten sich fest und mit Sicherheit konnte die Zahl der Polypen auf den Platten erst festgestellt werden, als diese etwas gewachsen waren. Das war erst vier Monate nach dem Besatz, am 3. April 1961 der Fall. Nur 25 Planulae hatten sich festgesetzt und waren zu Polypen geworden. Die Anzahl ist eigentlich für die beabsichtigten Untersuchungen zu gering, da aber alle 25 Scyphistomen gleich reagierten, kann das Ergebnis doch als positiv gewertet werden. Während des April wuchsen die Polypen zu einer Größe heran, daß man sie wenigstens mit dem bloßen Auge erkennen konnte und begannen dann Mitte Mai mit der Ausbildung von Tochterpolypen. Bis Anfang August 1961 hatten sich nach Verlust einiger Polypen 14 Klone gebildet, die jeweils aus 50—150 Individuen bestanden. Die Strobilisation setzte dann im Dezember, etwa ein Jahr nach dem Ansetzen der Primärpolypen ein und zeigte einen Verlauf, der dem der in der Kieker Förde heimischen Polypen entsprach.

Der Einfluß der Temperatur auf die Strobilisation ist von früheren Autoren (VERWEY, 1942; LAMBERT, 1936 u. a.) immer wieder hervorgehoben worden. Ich habe deswegen in die Abbildungen 10 (Taf. 4) und 11 (Taf. 5) den Temperaturverlauf mit eingetragen. Das Maximum der Strobilisation liegt bei sehr niedrigen Temperaturen (1961 zwischen 4° fallender bis 4°C steigender Temperatur mit dem Minimum von 1,4°C) und wenn man die Kurve für den Beginn der Strobilisation (Abb. 16, Taf. 8) betrachtet, so liegt der Beginn der ersten Strobilisation bei einer Temperatur zwischen 6—5°C und 1,4°C. Für die zweite Strobilisation liegt er zwischen 8 und 12°C, wobei die Einzelwerte, die sich auf das ganze Jahr verteilen, unberücksichtigt geblieben sind. Besonders hervorzuheben ist die Strobilisation im August und September, also in der Zeit, in der die Temperatur ihr Maximum erreicht. Es handelt sich dann zwar immer nur um die Strobilisation einzelner Scyphistomae, aber in diesem Fall ist weniger die Anzahl von Bedeutung, als vielmehr die Tatsache, daß trotz solch hoher Temperatur die Strobilisation überhaupt stattfinden kann. Im August 1959 betrug die Temperatur, bei der Medusen gebildet wurden, im Außenhafen 22°C und im August 1960 im Binnenhafen 21°C. 1961 lag die Temperatur allgemein niedriger; sie erreichte ihr Maximum am 1. IX. mit 18,1°C. Diese Verhältnisse werden später noch genauer im Zusammenhang mit der Literatur zu besprechen sein. Ich möchte hier dagegen auf einen anderen Einfluß der Temperatur hinweisen, nämlich auf die Beziehungen zum Entwicklungsgang der Strobila.

Die regelmäßige Beobachtung einzelner Polypen im Winter 1959/60, die gut erkennbar an den Fendern im Binnenhafen saßen, hatte ergeben, daß offenbar mit fallender Temperatur die Entwicklung sehr stark gehemmt werden kann. Einzelne Polypen entwickelten sich über mehrere Beobachtungstage nicht weiter, um dann die Strobilisation fortzusetzen.

Die Scyphistomae bzw. Strobilae auf den Platten I—IV sollten nun im Winter 1960/61 auch über diese, als Stagnation der Entwicklung bezeichnete Erscheinung, Auskunft geben. Während für die bisher beschriebenen aus den Plattenversuchen erhaltenen Ergebnisse ein sechstägiger Beobachtungsrhythmus ausgereicht hätte, habe ich vom 2. Januar bis zum 13. Februar 1961 die Kontrolle alle drei Tage durchgeführt. Die Anzahl der an jedem Probenstag kontrollierten Polypen betrug zu Anfang dieser Zeit 436 und verringerte sich bis zum Ende auf 387, so daß eine genügend große Anzahl durch den ganzen Versuch hindurch beobachtet werden konnte.

Schwierigkeiten machte dabei die Bestimmung des Entwicklungszustandes bei mittleren Strobilae. Zunächst konnte die Anzahl der ausgebildeten Ephyrascheiben als Maß verwendet werden, aber bei weiter fortgeschrittenen Strobilae mußte der Grad der Verfärbung mit herangezogen werden, ein zweifellos nicht ganz objektives Merkmal. Ich führte die Beobachtungen grundsätzlich unter den gleichen Bedingungen durch,

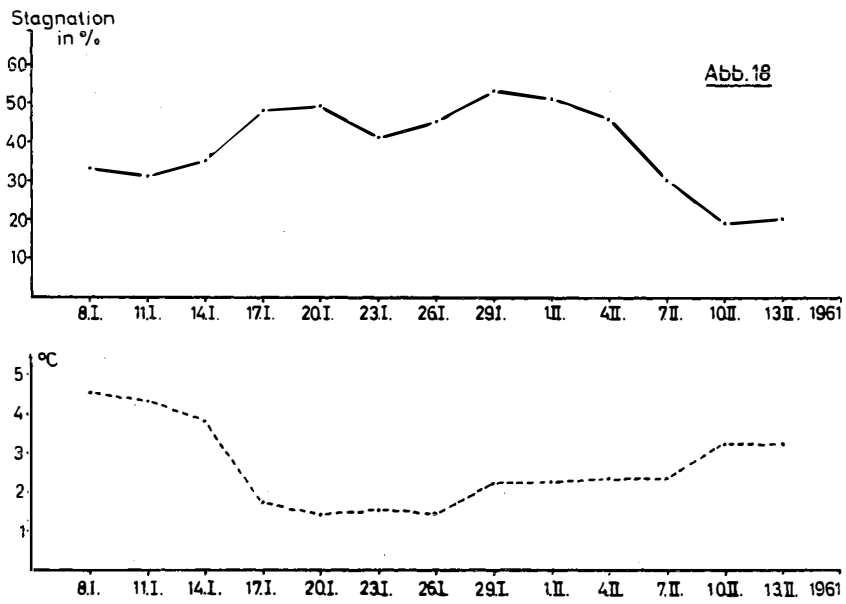
so daß z. B. durch die Beleuchtung keine Farbdifferenzen entstehen konnten. Spätere Stadien waren dann wieder gut durch den Grad der Tentakelreduktion zu charakterisieren oder dann durch die abnehmende Anzahl der Ephyren. In Tabelle 12 (gegenüber S. 220) sind einige Beispiele aufgeführt, die zeigen sollen, wie verschieden der Entwicklungsgang durch die Stagnation sein kann.

Betrachtet man nun die Gesamtheit der Polypen und berechnet das Verhältnis derjenigen Strobilae, die sich gegenüber der vorherigen Kontrolle nicht weiter entwickelt haben, zu denen, die sich weiter entwickelt haben, so erhält man die Stagnationsrate (Abb. 18, Taf. 9). Die Kurve zeigt, daß vom 8. I. zum 11. I. die Stagnation scheinbar abnimmt, aber durch die steigende Zahl der zwischen dem 8. und dem 11. mit der Strobilisation beginnenden Scyphistomae (Abb. 12, Taf. 6) wird diese Abnahme verständlich. Schwieriger zu deuten ist der Rückgang der Stagnation am 23. und 26. I., doch kann eine vollständig der Temperatur gegenläufige Kurve nicht erwartet werden. Stagniert nämlich die Entwicklung ein- oder zweimal, also 3 oder 6 Tage, so bedeutet das nicht unbedingt, daß die Entwicklung ganz aufgehört hat, sondern nur, daß sie so stark verlangsamt ist, daß ihr Fortgang innerhalb der Beobachtungsperiode nicht erkennbar wird. Erst nach Ablauf von zwei oder mehr Beobachtungsperioden kann die Weiterentwicklung festgestellt werden, die durch eine Summierung über mehrere Strobilae — wie ja die ganze Erscheinung nur durch eine große Anzahl Strobilae erfaßt werden kann — dann zum Rückgang der Stagnationsrate führt. Insgesamt zeigt das Ergebnis, daß die Entwicklung bei geringen Temperaturen verlangsamt wird, und aus Tabelle 12 (gegenüber S. 220) ist ersichtlich, daß sie bei einzelnen Tieren tatsächlich ganz aufhört. Bei der Strobila IV 10G (Tab. 12) dauerte die Stagnation ohne Unterbrechung 21 Tage, bei I 1F mit Unterbrechung 30 Tage.

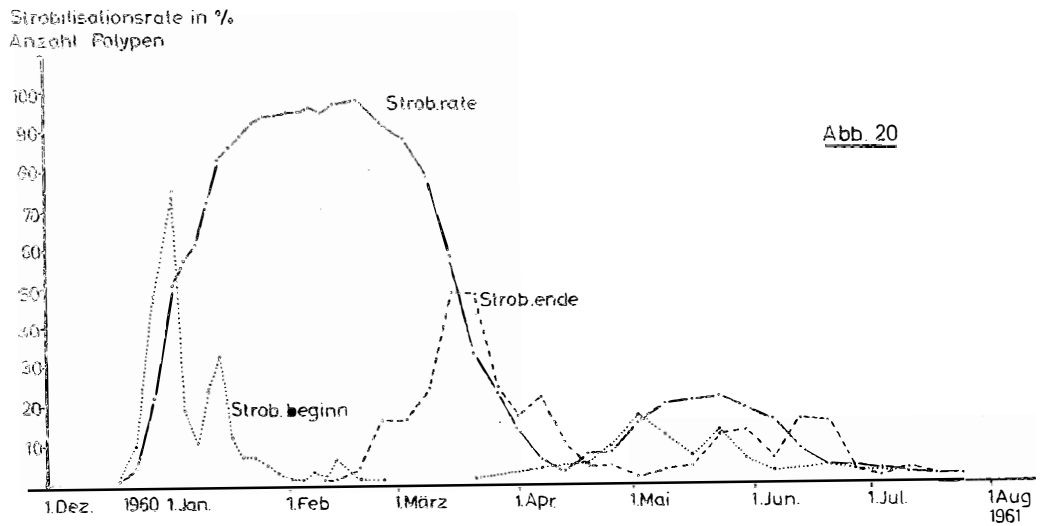
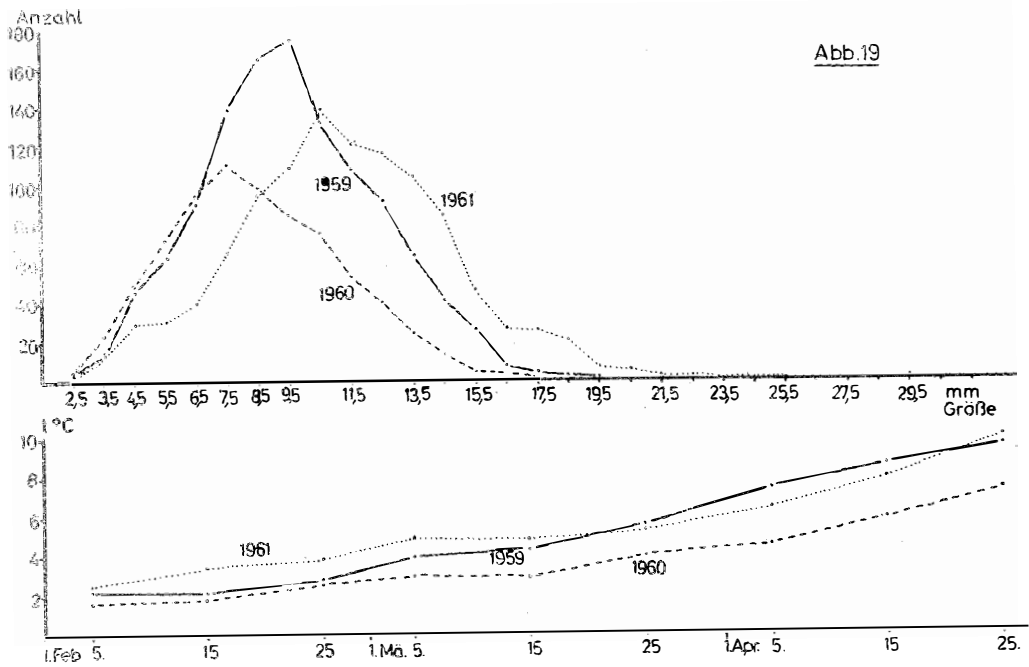
Aus der Beobachtung der Einzeltiere schien sich weiterhin zu ergeben, daß Strobilae auf frühen Stadien bei entsprechend geringer Temperatur stärker in ihrer Entwicklung gehemmt werden, als die Strobilae späterer Stadien. Um diese Annahme zu prüfen, habe ich die Stagnation vom 5. I. bis zum 13. II. 1961 für alle diejenigen Strobilae im Durchschnitt berechnet, die im Dezember entstanden sind, und diesen Wert mit der Stagnation der im Januar entstandenen Strobilae verglichen. Das Ergebnis ist aus Tabelle 13 zu ersehen. Um die Werte in der Tabelle vergleichbar zu machen, mußte die Anzahl der Strobilae auf dreitägige Beobachtungsperioden umgerechnet werden, da die Dauer der Beobachtung bei allen Strobilae, die im Dezember entstanden waren, vom 5. I. bis zum 13. II. 61 dauerte, während die Vergleichsgruppe erst während dieser Zeit nach und nach mit der Strobilisation begonnen hatte. Es wurde daher die Anzahl der Beobachtungsperioden für alle vom 5.—26. I. 61 entstandenen Strobilae berechnet und diese Anzahl durch die Gesamtzahl der Beobachtungsperioden dividiert. Die 209 Strobilae entsprachen demnach 158 Strobilae, die während der ganzen Beobachtungszeit vorhanden gewesen wären. Die Berechnung zeigt, daß auf ältere Strobilae im Mittel eine Stagnation von 0,9 Beobachtungsperioden entfällt, während der Vergleichswert bei den jüngeren Strobilae 2,0 beträgt. Die Beobachtungen ergaben (Tab. 12), daß der Entwicklungsgang der Strobilae nicht nur durch die niedrige Temperatur verlangsamt wird, sondern daß Zeiten eintreten können, in denen die Entwicklung vollständig stagniert.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 9)

Abb. 18: Die Stagnationsrate der Polypen auf den Platten I—IV und der Temperaturverlauf im Außenhafen 1961.



Tafel 9 (zu H. Thiel)



Tafel 10 (zu H. Thiel)

Tabelle 13

Die durchschnittliche Stagnation der im Dezember und im Januar entstandenen Strobilae nach der Beobachtung der Entwicklung von 404 Strobilae auf den Platten I—IV.

Anzahl Strobilae	Stagnation bei Beginn der Strobilisation	
	im Dezember	im Januar
Anzahl Strobilae	195	209
Umrechnung auf die während der ganzen Beobachtungszeit vorhandenen Strobila	195	158
Summe der Beobachtungsperioden mit Stagnation	171	311
Durchschnittliche Stagnation pro Strobila	0,9	2,0

Die Reaktion der Strobilae auf noch geringere Temperaturen — von etwa 0—1°C oder gar noch tiefer — konnte nicht untersucht werden, da sie im Untersuchungsgebiet nicht auftraten. Im Laboratorium gehaltene Strobilae entwickelten sich bei 0—1°C in keiner Weise weiter, so daß vermutet werden darf, daß auch im Freien die Entwicklung dann ganz aufhört.

d. Das Wachstum junger *Aurelia aurita*

In den Jahren 1959 bis 1961 konnte ich im April jeweils eine große Anzahl Aurelien in der Kieler Förde fangen. Da von VERWEY (1942) die Strobilisationszeit mit Hilfe der Größe der Medusen berechnet worden ist, habe ich zum Vergleich die Größenverteilung in den Fängen gemessen. Sie lassen sich recht gut vergleichen, da sie in den drei Jahren etwa zur gleichen Zeit gesammelt werden konnten. In Abbildung 19 (Taf. 10) sind die Werte mit den entsprechenden Kurven der Frühjahrstemperaturen dargestellt. Dazu ist zu bemerken, daß die Temperatur im Außenhafen der Holtener Schleuse gemessen wurde, die durch den Einfluß des Kanalwassers meist etwas über der Temperatur der Förde liegt. Die Unterschiede im Jahresgang der Temperatur werden aber auch durch diese Meßreihe deutlich. Die Bedeutung dieser Ergebnisse wird erst im Zusammenhang mit der Diskussion der anderen Ergebnisse besprochen werden. Hier soll nur schon darauf hingewiesen werden, daß offenbar ein Zusammenhang zwischen der Größe der Aurelien und der Temperatur des Wassers besteht. Der Unterschied wird besonders beim Vergleich von 1960 mit 1959 und 1961 deutlich.

IV. Diskussion

Die vorgetragenen Beobachtungen über den Lebenszyklus von *Aurelia aurita* gründen sich auf Untersuchungen im Freien, wo die Tiere unter ihren normalen Lebensbedingungen lebten, während bei allen früheren Untersuchungen das Material zufällig beim Dredgen gefunden, in Aquarien gehalten und beobachtet wurde. Zwar ist von GALIGHER

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 10)

Abb. 19: Die Größenverteilung von Ephyren und Metephyren am 14. April 1959, am 26. April 1960 und am 10. April 1961 und der Temperaturverlauf in den drei Jahren.

Abb. 20: Die Strobilisationsrate in Prozent ———, sowie Beginn und Ende — — — der Strobilisation einzelner Polypen auf den Platten I und II im Außenhafen 1961.

(1925) ein umfangreiches Vorkommen von der Küste der Montereybay (Kalifornien) beschrieben worden, doch hat er die Art nicht näher bestimmt, und seine Untersuchungen konnten zudem nicht häufig genug durchgeführt werden. USSING (1927) fand zahlreiche Scyphistomae von *Aurelia aurita* — bis zu 100 auf einer Schale von *Mytilus edulis* — im Mariagerfjord (Dänemark), doch auch er mußte sich bei seinen Untersuchungen weitgehend auf Aquarienbeobachtungen stützen und konnte nur wenige Kontrollproben aus dem Biotop selbst erhalten. LAMBERT (1936) hat zwar bereits Scyphopolypen in ihrem Lebensraum zur ständigen Beobachtung ausgesetzt, aber er macht keine besonderen Angaben über den Lebenslauf der Tiere.

a. Der Jahreszyklus

In der Kieler Förde finden sich die ersten Medusen mit Planularlarven in den Täschen an den Mundarmen etwa Mitte Juni, die Hauptzeit fällt in den Juli, und im August nimmt die Zahl bereits stark ab. Im September finden sich nur noch vereinzelte Exemplare, die aber nur ganz wenige Larven bei sich tragen.

Die Beobachtungen entsprechen den Angaben früherer Autoren für die westliche Ostsee (LOHMANN, 1908; M. E. THIEL, 1959), aber USSING (1927) fand im Mariagerfjord noch im Oktober zahlreiche Aurelien, mit einem Durchmesser von 40—90 mm und mit ausgewachsenen Planulae in den Bruttäschen und im November dann viele tote und sterbende Medusen bis zu einem Durchmesser von 120 mm. Im Januar 1923 konnte er noch einzelne Aurelien beobachten. Die Beobachtungen USSINGS lassen sich mit den Angaben aus der westlichen Ostsee nicht in Einklang bringen und sind auf Grund der übrigen Feststellungen USSINGS auch nicht verständlich, denn die Strobilisation geschieht nach ihm etwa in der gleichen Zeit wie in der westlichen Ostsee.

Leider gibt es aus neuerer Zeit über das Auftreten von *Aurelia aurita* in dänischen Gewässern nur eine sehr kurze Angabe bei KRAMP (1937), in der es heißt, daß Auftreten, Fortpflanzung und Entwicklung weitgehend *Cyanea capillata* entsprächen. Für diese Art liegt nach KRAMP die Strobilisation im März/April, und er nimmt eine zweite Strobilisation für den Sommer an, bei der bis in den Winter hinein Ephyren entstehen. Sollen diese Verhältnisse auch für *Aurelia aurita* gelten, so widersprechen sie denjenigen aus der westlichen Ostsee, und ich möchte deswegen annehmen, daß es sich bei den von USSING im Herbst und Winter 1922 gefundenen Aurelien und bei den von KRAMP auf eine Sommerstrobilisation zurückgeführten Medusen um solche handelt, die mit den Strömungen aus der eigentlichen Ostsee dorthin getragen worden sind. Das Auftreten der Medusen dieser Herkunft dürfte in den dänischen Gewässern noch häufiger sein als an den deutschen Küsten, da der Hauptausfluß aus der Ostsee durch den Öresund geschieht und die Medusen dadurch von der westlichen Ostsee ferngehalten werden. Die von USSING im Herbst gefundenen Medusen und die im Frühjahr gesammelten Scyphistomen und Strobilae haben offenbar zu zwei verschiedenen Populationen gehört, die im allgemeinen räumlich und zeitlich isoliert sind, daß eine gemeinsame Fortpflanzungsmöglichkeit nicht besteht. Die Kreuzung der beiden Populationen wäre nur dann möglich, wenn die Medusen durch die Strömungsverhältnisse bereits im Juli oder Anfang August zusammengetrieben würden. Darüber liegen indessen bisher keine Beobachtungen vor. (Vergleiche auch das Verpflanzungsexperiment S. 216—217).

Mit der Reifezeit der Medusen fällt das Ansetzen der Planulae zusammen. Die Primärpolypen wachsen meist schnell heran und beginnen dann mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospenbildung. Nach HAGMEIER (1930) werden die Knospen nur oberhalb von 10°C ausgebildet, nach meinen Beobachtungen jedoch findet auch im Dezember bei 6—5°C noch die Ausbildung von Knospen statt. Während aber bis Ende November die Knospen hauptsächlich als Lateralknospen entstehen, wechselt der

Tabelle 10. Der Lebenslauf einzelner Scyphistomen von den Platten 1960/61

Nr.	Polyp.	1. Strobilisation					1. Zw. zeit	2. Strobilisation				2. Zw. zeit	3. Strobilisation				3. Zw. zeit	4. Strobilisation				Bemerkungen
		Beginn Datum	Stagn. 3 tåg.	Ende Datum	Dauer i. Tg.	Ephyra zahl		Beginn Datum	Ende Datum	Dauer i. Tg.	Ephyra zahl		Beginn Datum	Ende Datum	Dauer i. Tg.	Ephyra zahl		Beginn Datum	Ende Datum	Dauer i. Tg.	Ephyra zahl	
1	I6G	23. I.	2 × 1 1 × 2	1. IV.	68	6															Keine zweite Strobilisation	
2	I2F	3 Eph. am 2. I.	1 × 1	25. II.	> 54	5															Die Strobilisation begann im Dezember 1960 vor Beginn der regelmäßigen Beobachtungen	
3	II3D	5. I.	1 × 1 1 × 4	3. III.	57	6	18	21. III.	17. IV.	17	1										Zweite Strobilisation. Zwischenzeit besonders kurz	
4	IV10E	8. I.	1 × 1 1 × 2 1 × 4	3. III.	54	3	60	2. V.	30. V.	28	6										Mittlere Dauer der ersten Zwischenzeit	
5	III10G	11. I.	1 × 1 1 × 3	9. III.	57	5	96	13. VI.	11. VII.	28	9										Lange erste Zwischenzeit. Hohe Anzahl Ephyren bei der zweiten Strobilisation	
6	II4E	5. I.	3 × 1	1. IV.	86	10	123	2. VIII.	16. VIII.	14	5										Besonders lange erste Zwischenzeit	
7	I8C	14. I.	3 × 2	7. IV.	83	5 +2 +1															Später Beginn. Hauptpolyp mit 7 Ephyren und drei Hydratypknospen mit 1, 1 bzw. 2 Ephyren	
8	I9K	19. II.	keine	19. IV.	59	7+1 +1 +2															Hauptpolyp mit 5 Ephyren, zwei Hydratypknospen mit 1 bzw. 2 Ephyren	
9	I1B	14. I.	5 × 1	21. III.	66	6	42	2. V.	23. V.	21	3 +3										Durch Hydratypknospe in Doppelpolyp. Bei zweiter Strobilisation gleichzeitig je drei Ephyren	
10	II8J	2 Eph. am 2. I.	1 × 1	21. III.	> 78	8	29	19. IV.	25. IV.	7	1	28	23. V.	6. VI.	14	3					3 × strobilisiert. Beide Zwischenzeiten kurz	
11	III8J	17. I.	1 × 2 1 × 3	21. III.	63	5	115	20. VI.	11. VII.	21	4	22	2. VIII.	16. VIII.	14	2					3 × strobilisiert. Erste Zwischenzeit besonders lang, zweite kurz	
12	II6G	6 Eph. am 2. I.	2 × 1	9. III.	> 66	9	75	23. V.	13. VI.	21	7	58	10. VIII.	29. VIII.	19	2					3 × strobilisiert. Beide Zwischenzeiten lang	
13	I1J	1 Eph. am 2. I.	1 × 1 1 × 4	15. III.	> 72	7	69	23. V.	20. VI.	28	3	0—7?	20. VI.	27. VI.	7	1	21	11. VII.	18. VII.	7	1	4 × strobilisiert, wenn die dritte Strobilisation begann, als die zweite bereits abgeschlossen war
14	II6H	1 Eph. am 2. I.	3 × 1	3. III.	> 60	7	6	9. III.	25. IV.	47	1	30	23. V.	13. VI.	21	2	77	29. VIII.	Verlust		1	4 × strobilisiert. Erste Zwischenzeit sehr kurz, da zweite Strobilisation an Hydratypknospe

Knospungstypus später, so daß man im Dezember meist Stolonenknospen vorfindet. Auch die Annahme (VERWEY, 1942), Strobilisation und Knospung schlossen einander aus, kann ich nicht bestätigen. Durch die Beobachtung einzelner Polypen auf den Schieferplatten konnte festgestellt werden, daß während des ganzen Jahres und auch während der Strobilisation Knospen gebildet werden, die sogar während oder bald nach der Strobilisation des Hauptpolypen zur Medusenbildung schreiten können. Bei der zweiten Strobilisation einunddesselben Polypen im Mai zeigte sich dann auch, daß zwar während der Strobilisation keine Knospen neu gebildet werden, daß die Einschnürungen zur Ephyrabildung aber bereits begannen, als noch Knospen am Polypen vorhanden waren. Die Knospungsphase im Anschluß an die Strobilisationszeit schließt nach den bisherigen Vorstellungen den Jahreslauf ab. Damit ist aber offenbar der Lebenslauf noch nicht beendet, denn nach LITTLEFORD (1939) haben sich Polypen von *Dactylometra quinquecirrha* vier Jahre lang halten lassen und strobilisierten in jedem Sommer. Ähnliche Angaben machte GOETSCH (1923) für unbestimmte Polypen.

Die Knospungsphase kann nach meinen Ergebnissen aber auch durch eine neue Strobilisationsphase unterbrochen werden, wie es CLAUS (1883) zuerst für *Aurelia aurita* und *Chrysaora hysoscella* nachweisen konnte und es neuerdings GOHAR und EISAWY (1960) von *Cassiopea andromeda* berichten. Da diese Ergebnisse aber in Laboratoriumszuchten erhalten wurden, wurde bisher wegen des Auftretens der Ephyren in einer relativ begrenzten Jahreszeit angenommen, daß unter natürlichen Bedingungen jeder Polyp nur einmal strobilisieren kann. Meine Beobachtungen an einzelnen Polypen zeigen dagegen, daß unter natürlichen Bedingungen die Strobilisation mehrfach in einem Jahr stattfinden kann und die Knospungsphase also nicht zusammenhängend verlaufen muß (Tab. 10, Abb. 15, Taf. 7). Nach den Beobachtungen von LITTLEFORD und GOETSCH kann auch nicht auf ein durchschnittlich mehrjähriges Alter geschlossen werden, da die Verhältnisse unter den Bedingungen der Zucht nicht den natürlichen Gegebenheiten entsprechen. GALIGHER (1925) und LAMBERT (1936) stellten zwar fest, daß sich die Scyphistomaansammlungen für mehrere Jahre am gleichen Ort erhielten, damit ist aber nicht erwiesen, daß es sich auch um dieselben Polypen handeln muß, denn sie können auch an ihrem Standort durch Tochterpolypen ersetzt sein. Auch meine Beobachtungen können darüber noch keine allgemeingültige Auskunft geben. Dem von mir festgestellten Absterben von Polypen maß ich zunächst keine Bedeutung bei. Da diese Erscheinung später aber häufiger auftrat, — alle nicht durch Schneckenfraß oder in anderer Weise verlorengegangenen Polypen starben ab — ist es durchaus möglich, daß in jedem Sommer die Primärpolypen des Vorjahres eingehen und damit nicht wesentlich älter als nur ein Jahr werden. Die beschriebene langsame Reduktion kann als der natürliche Tod betrachtet werden.

b. Die Strobilisationszeit von *Aurelia aurita*

Viel häufiger als über die Scyphistomen und deren Knospung sowie über die Medusen und die Planulae ist in der Literatur über die Strobilisation und die Ephyren berichtet worden. Als Strobilisationszeit wurde in den meisten Fällen die Zeit des Erscheinens der Ephyren im Plankton gewertet. VERWEY (1942) stellt alle Angaben aus der Literatur zusammen und erweitert sie dadurch, daß er die Strobilisationszeit aus dem Auftreten der jungen Medusen mit Hilfe der Wachstumsgeschwindigkeit zurückberechnet.

Nach den Angaben von VERWEY ist Tabelle 14 zusammengestellt, aus der er auf eine Verschiebung der Strobilisationszeit von Südwest nach Nordost schließt. Beobachtungen aus neuerer Zeit, die in Tabelle 15 wiedergegeben sind, widersprechen zwar nicht direkt einem späteren Eintreten der Strobilisation in nordöstlicher Richtung, aber besonders die Angaben von KORRINGA für die Oosterschelde und von WERNER

für Sylt, die sich auf direkte Beobachtungen der Strobilisation gründen, sowie meine eigenen Beobachtungen weisen daraufhin, daß die Gebiete von England und Norwegen, der Nordseeraum und die westliche Ostsee zusammenzufassen sind. Offenbar sind in diesen Gebieten die Zeiten entweder tatsächlich sehr ähnlich, oder man kann auf Grund der bisherigen Beobachtungen die einzelnen Gebiete noch nicht genügend charakterisieren. Diesem Gebiet stehen dann die östliche Ostsee und das Weiße Meer gemeinsam gegenüber.

Tabelle 14

Das Auftreten der Ephyren von *Aurelia aurita* in verschiedenen Meeresgebieten nach VERWEY (1942)

Fundort	Jahreszeit	Autor
Irland, Valencia Harbour	Januar — März	BROWNE (1900)
Isle of Man, Port Erin	Januar — März	MOORE (1937)
Firth of Clyde	Februar — April	BROWNE (1906)
Plymouth	Februar — März	Plym. Mar. Fauna (1931)
Holland	Februar — Juni	VERWEY (1942)
Mariagerfjord	April — Juni	USSING (1927)
Hel (Polen)	Mai — Juni	BOGUCKI (1933)
SW-Finnland	Mai — Juni	WICKSTRÖM (1932)
Bergen	März	SARS (1841)
Bergen	September	BROWNE (1906)

Es sind auch wieder die direkten Beobachtungen der Strobilisation, die besonders deutlich zeigen, daß der Rückschluß vom Auftreten der Ephyren im Plankton auf die Strobilisation ein unvollständiges Bild ergibt. KORRINGA konnte Strobilae schon am 30. VIII. in der Oosterschelde nachweisen und fand im Oktober und November eine sehr starke Strobilisation der Scyphistomen, die auf den Schalen der von ihm untersuchten Austern saßen, während nach VERWEY Ephyren erst von Februar an im Plankton zu beobachten sind.

Meine Untersuchungen werden durch die erst kürzlich veröffentlichten Planktonzählungen aus der Kieler Förde von KÄNDLER (1961) ergänzt, in denen leider die

Tabelle 15

Das Auftreten der Ephyren von *Aurelia aurita* in verschiedenen Meeresgebieten nach anderen Autoren

Fundort	Jahreszeit	Autor
Helgoland	Dezember — Januar	THILL (1937)
Fehmarn Belt	Januar — Juni	KÄNDLER (1950) ¹⁾
Kieler Bucht	Januar — April	LOHMANN (1908) ¹⁾
Kieler Bucht	Oktober — Juli	KÄNDLER (1961) ¹⁾
Tvärminne	Mai — August	PALMEN (1954)
Weißes Meer	Juni	NAUMOW (1955)
Holland, Oosterschelde	September — November	KORRINGA (1953) ²⁾
Sylt	November — Dezember	WERNER (in M. E. THIEL, 1959) ²⁾

¹⁾ Die Autoren unterscheiden nicht zwischen den Ephyren von *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata*, so daß die Angaben nicht voll vergleichbar sind.

²⁾ KORRINGA und WERNER beobachteten die Strobilisation direkt.

Ephyren der beiden in dem Gebiet auftretenden Scyphomedusenarten nicht getrennt aufgeführt werden. Innerhalb von sechs Jahren fand KÄNDLER im Oktober insgesamt 11 und im November 8 Ephyren, keine dagegen im August und September, obwohl ich auch in diesen Monaten Strobilae gefunden habe. Aber die Zahl der Ephyren in dieser Zeit ist offenbar so gering, daß sie sich in den Weiten des Meeres verlieren und nur zufällig gefangen werden. Das relativ häufigere Auftreten der Ephyren in der Kieler Förde als in der Kieler Bucht dürfte sich durch das zahlreicher vorhandene Substrat in der Förde erklären lassen.

Über den Lebenslauf der Ephyren, die erst so spät im Jahr entstehen, ist nichts bekannt. Es müßten entsprechend der späten Strobilisationszeit fast während des ganzen Jahres wenigstens einige junge und reife Medusen vorhanden sein. Da sie aber bisher nicht beobachtet werden konnten, muß angenommen werden, daß sie sich nicht entwickeln können und absterben. Durch Laboratoriumsexperimente konnte dann auch gezeigt werden, daß Ephyren, die bei 20°C gehalten wurden, keine Nahrung aufnahmen, während die selben Tiere bei 6—8°C *Artemianauplien* fraßen und sofort zu wachsen begannen.

In der Kieler Förde findet die Strobilisation also während des ganzen Jahres statt, und es kann deswegen nicht mehr von einer eigentlichen Strobilisationszeit gesprochen werden, sondern nur noch von zwei Hauptzeiten der Strobilisation. Sie fallen nach der Berechnung der Strobilisationsrate für das Jahr 1960/61 in die Zeit von Ende Dezember bis Ende März und von Ende April bis Ende Mai. Der Vorgang der Strobilisation ist offenbar von der Temperatur abhängig, so daß die Kurven für die Strobilisationsrate durch unterschiedliche Temperaturen in verschiedenen Jahren umgestaltet werden können. Eine Abhängigkeit ergibt sich schon durch die schnellere Entwicklung der Strobilae zur Zeit des zweiten gegenüber dem ersten Maximum, aber besonders der Verlauf der Kurve für 1961/62 zeigt eine Verzögerung im Vergleich mit 1960/61, die parallel mit geringeren Temperaturen verläuft.

Ist man aber darauf angewiesen, die Strobilisationszeit aus dem Auftreten der Ephyren bestimmen zu müssen, so geben meine Beobachtungen eine Umrechnungsmöglichkeit, die aus Abbildung 20 (Taf. 10) hervorgeht. Es sind aus den Abbildungen 12, 16 und 17 die Kurven für die Strobilisationsrate auf den Platten I + II, sowie die Kurve für Beginn und Ende beider bevorzugten Strobilisationszeiten zusammengestellt. Die Platten III + IV sind der Übersichtlichkeit wegen nicht berücksichtigt worden, lassen aber die gleiche Berechnung zu.

Rechnet man vom Maximum der Endkurve der ersten Strobilisation vier bis sechs Wochen zurück, so erhält man das Maximum der Strobilisationsrate, geht man aber 10 Wochen zurück, so findet man den Beginn der ersten Strobilisationszeit. Dieser letzte Wert stimmt gut mit den Angaben für die durchschnittliche Strobilisationsdauer überein, die sich für die Platten I + II zu 70 Tagen ergibt (Tab. 9, S. 213). Für die zweite Strobilisation betragen die entsprechenden Werte drei bis vier bzw. fünf bis sieben Wochen. Die Strobilisationsdauer betrug im Mittel 25 Tage. Die Verkürzung der Strobilisationsdauer kann zum Teil auf die geringere Ephyrenzahl zurückgeführt werden, ist aber sicher auch von der Temperatur abhängig, so daß bei einer Rückberechnung der vermutlichen Strobilisationszeit die in der Zwischenzeit herrschende Temperatur berücksichtigt werden muß. Besondere Vorsicht ist immer dann geboten, wenn die in einem Gebiet errechneten Werte auf Beobachtungen in einem anderen Gebiet übertragen werden sollen, da die Reaktion auf gleiche Bedingungen bei verschiedenen Populationen sich durchaus nicht zu entsprechen brauchen.

Um für das Gebiet der westlichen Ostsee einen Anhaltswert für die Entwicklung der Ephyren zu geben, die sich Ende März im Plankton finden, kann der Beginn der Ent-

stehung in der Strobila auf gut zwei Monate zurückdatiert werden, während die Ephyren vom Juni nur vier Wochen vorher angelegt worden sind.

Im Gegensatz dazu ergibt die Bestimmung der Strobilisationszeit aus der Größe der jungen Medusen dazu den von VERWEY angegebenen Zeiten keine guten Werte. Würde man mit VERWEY annehmen, daß die Ephyren innerhalb von drei bis vier Wochen auf 10 mm heranwachsen oder innerhalb von 5 Wochen auf 13 mm, und mit diesem Werte die Strobilisationszeit errechnen, so ergäbe sich folgendes Bild: Am 26. April 1960 hat die größte Zahl der gemessenen Ephyren einen Durchmesser von 7 mm erreicht. Nach den Wachstumsangaben könnten diese Tiere etwa drei Wochen alt sein, wären also Anfang April zur Zeit des Strobilisationsminimums entstanden. Am 10. April 1961 maßen die meisten Medusen 10 mm im Durchmesser, müßten also vier Wochen alt und etwa am 10. März entstanden sein. Legt man das Maximum der Ephyrenabgabe etwa in die Mitte zwischen Maximum und Minimum der Strobilisationsrate, so würde das 1960 Ende Februar, 1961 Anfang März gewesen sein. Daraus wird deutlich, daß das Maximum der Ephyrenabgabe 1960 etwa fünf Wochen vor der aus der Medusengröße errechneten Zeit lag, während 1961 eine Differenz von nur einer Woche entstand.

In einem wirklichen Gegensatz zum Strobilisationsgeschehen im westlichen Europa stehen nach den Beobachtungen von PALMÉN (1954) die Verhältnisse an der finnischen Küste bei Tvärminne. PALMÉN fing in Trichterfallen, die zur Untersuchung von Chironomiden aufgestellt waren, in den Jahren 1952 und 1953 auch Ephyren von *Aurelia aurita*. 1952 fanden sich die Ephyren zahlreich von Mai bis Juli, selten auch im August, während sie 1953 nur im Mai und Juni auftraten und das Maximum bereits Anfang Juni lag. Greift man den Mai und den Juni als die Monate mit der stärksten Strobilisation heraus, so läßt sich den Angaben PALMÉNS entnehmen, daß 1952 die Temperatur in 4—5 m Tiefe zwischen 5 und 11°C, 1953 aber zwischen 6 und 19°C und das Maximum des Ephyraauftretens bei etwa 10°C lag. Zieht man zur Rückrechnung, um den Strobilisationsbeginn zu ermitteln — sofern das der anderen Population wegen überhaupt statthaft ist — die Beobachtungen aus der Kieler Förde heran, so zeigt sich, daß man mit einer Zeit von gut vier Wochen rechnen kann. Damit würde der Beginn der Strobilisation an der finnischen Küste in die Zeit April—Mai zu legen sein. Welche Umstände ein so anderes Verhalten in den finnischen Gewässern — und wohl auch im Weißen Meer — bedingen, soll im Zusammenhang mit den Strobilisationsbedingungen besprochen werden (S. 225).

Zuvor muß der erneute Anstieg der Strobilisation im April noch einmal erwähnt werden. Die Beobachtung der Einzelpolypen hatte ergeben, daß ein großer Teil der Scyphistomen ein zweites Mal strobilisieren, manche sogar drei oder vier Mal, und das zweite Maximum damit erklärt werden kann. Neben diesem Nachweis bestehen noch zwei andere Möglichkeiten zur Erklärung dieser Erscheinung, die als Arbeitshypothesen dienen können. Sie gründen sich beide auf im Spätherbst entstandene Scyphistomen. Diese können einerseits Tochterpolypen der einheimischen Population sein, andererseits aber Primärpolypen darstellen, die sich aus den Planulae der aus der mittleren bzw. östlichen Ostsee angetriebenen Medusen entwickelt haben. In beiden Fällen wären sie der geringen Wintertemperaturen wegen nicht in der Lage weiter heranzuwachsen, daß eine Strobilisation stattfinden könnte. Sie würden erst nach einer Wachstumsphase im Frühjahr strobilisieren.

Über die Tochterpolypen kann bisher wenig ausgesagt werden, aber auf Abbildung 7 (Taf. 3) ist zu erkennen, daß Polypen sehr verschiedener Größen strobilisieren können. Die unterschiedliche Größe ist hier auf das Alter zurückzuführen, denn es handelt sich um eine Aufnahme der Platte I am Rande des Sonderfeldes. Die großen Polypen stellen die von Anfang August an vorhandenen Primärpolypen dar, während die kleineren

erst nach dem 18. X. als Tochterpolypen gebildet wurden. Die Reaktion noch jüngerer Polypen ist mir nicht bekannt. Die auf den Platten angesiedelten Primärpolypen aus den Planulae von Mitte November 1960 nordöstlich von Bornholm gefangener Medusen strobilisierten im Frühjahr 1961 nicht, während deren Tochterpolypen 1961/62 wie die einheimischen Polypen Ephyren erzeugten.

Die Verschiebung der Strobilisationszeit von Südwest nach Nordost ist demnach — jedenfalls für den Bereich der Ostsee — modifikativ und ein Einfluß auf die Strobilisationsrate der im Spätherbst von der östlichen in die westliche Ostsee eingetriebenen Medusen und deren Nachkommen nicht nachzuweisen.

c. Die Strobilisationsbedingungen

Bei fast allen Untersuchungen, die sich mit der Strobilisation, dem Auftreten der Ephyren und der Strobilisationszeit beschäftigt haben, wurde nach den Umweltbedingungen gefragt, die einen Polypen zur Strobilisation veranlassen. LAMBERT kommt auf Grund zahlreicher Experimente zu dem Ergebnis, daß eine bestimmte niedrige Temperatur, gute Nahrungsbedingungen und ein reichlicher Gehalt des Wassers an Sauerstoff notwendig wären.

Auch die bereits mehrfach erwähnte Arbeit von VERWEY ist besonders diesem Fragenkomplex gewidmet. Der Autor untersucht gleichzeitig die Strobilisationszeit und -bedingungen auch für die weiteren Scyphozoenarten, die an der holländischen Küste vorkommen: *Cyanea lamarckii*, *Cyanea capillata*, *Chrysaora hysoscella* und *Rhizostoma pulmo* und kommt für alle in ganz entsprechender Weise zu dem Schluß, daß ein bestimmter Temperaturbereich notwendig ist. Die Temperatur stellt demnach die wesentliche Strobilisationsbedingung dar, während alle anderen Faktoren von untergeordneter Bedeutung sind. Für *Aurelia aurita* gibt VERWEY den Bereich 4—11°C an.

Für die in Tabelle 14 (S. 222) nach den Angaben VERWEYS zusammengestellten Beobachtungen läßt sich feststellen, daß dieser Temperaturbereich eingehalten wird. Es muß allerdings noch einmal hervorgehoben werden, daß mit der indirekten Methode, die Strobilisationszeit aus der Größe der jungen Medusen zu errechnen, die Zeit der Ephyralösung, aber nicht die Zeit des Strobilisationsbeginns erfaßt wird. Die Strobilisationsbedingungen müssen aber sicher vor oder bei Beginn der ersten Umbildungsprozesse vom Polypen zur Strobila vorhanden sein.

Mit großer Sicherheit kann die Temperatur bestimmend für die Verschiebung der Strobilisationszeit von Südwest nach Nordost angesehen werden, wenn man — wie bereits erwähnt — den Beobachtungen aus dem westlichen Europa diejenigen aus Osteuropa gegenüberstellt. Nach den Angaben von PALMÉN (1954) aus dem Gebiet von Tvärminne — und ähnliche Verhältnisse dürfen wohl auch für das Beobachtungsgebiet von NAUMOW (1955), das Weiße Meer, angenommen werden — treten die Ephyren zur Hauptsache im Mai und Juni auf, d. h. der Beginn der Strobilisation fällt in die Monate April und Mai. Diese Erscheinung — und damit auch die zeitliche Nordostverschiebung — lassen sich durch die niedrige Wassertemperatur während der Wintermonate erklären, deren langjährige Monatsmittel von LUTHER (1956) zusammengestellt sind (Tab. 16).

Die Fallen PALMÉNS standen über einer Bodentiefe von 1—16 m, in der in den Monaten Januar bis März und zum Teil noch im April die Temperatur unter 2—1°C bleibt, und die Strobilisation offenbar überhaupt nicht zuläßt.

Ich konnte durch meine Beobachtungen zeigen, daß bei niedriger Temperatur die Entwicklung der Strobilae langsamer verläuft und zum Teil stark stagniert. Meine Untersuchungen im Kühlraum scheinen zu ergeben, daß bei 0—1°C die Entwicklung einer Strobila vollständig aufhört und die Strobilisation entsprechend wohl gar nicht beginnen kann.

Tabelle 16

Die jahreszeitliche Verteilung der Temperatur im Schärenmeer vor Tvärminne nach LUTHER (1956) in t°C

Monate	Tiefe				
	0 m	5 m	10 m	20 m	30 m
I	0,7	0,8	1,0	1,3	1,8
II	0,0	0,2	0,2	0,5	0,8
III	0,5	0,3	0,3	0,1	0,2
IV	1,2	0,7	0,6	0,5	0,5
V	4,0	3,0	2,7	2,3	2,9
VI	9,7	8,4	7,0	5,0	3,4
VII	15,1	13,8	11,0	7,0	4,9
VIII	16,4	14,9	12,7	8,4	6,3
IX	13,0	12,3	11,4	9,5	8,3
X	8,8	8,8	9,0	9,1	8,8
XI	5,6	5,8	6,1	6,5	6,6
XII	2,8	2,0	3,1	3,3	3,8

Durch diese Verspätung der Strobilisation in der östlichen Ostsee werden die Medusen auch relativ später geschlechtsreif, und so ergibt sich eine Verschiebung des ganzen Jahreslaufes. Ein gewisser Ausgleich wird dadurch geschaffen, daß die Medusen auf geringerer Größe reif werden als in der westlichen Ostsee und bereits im August und September Planulae absetzen können.

Während also die Strobilisation durch eine untere Temperatur abgegrenzt und die Nordost-Verschiebung für Osteuropa gegenüber Westeuropa als temperaturabhängig erklärt werden kann, lassen meine Ergebnisse über die Strobilisation im Gebiet der Kieler Förde nur einen mittelbaren Einfluß der Temperatur erkennen.

Parallel zur Temperatur verlaufen während des Jahres verschiedene Erscheinungen, wie z. B. das Lichtangebot oder Planktonblüten. So konnte BARNES (1957) für das Abblühen der Balaniden bestimmte Diatomeenblüten verantwortlich machen. Zu der zweigipfligen Strobilisationskurve ließ sich aber bisher kein synchrones Geschehen in Beziehung setzen.

Aber nicht nur die zwei Maxima der Strobilisation und das Auftreten einzelner Strobilae während des ganzen Jahres sprechen für die Annahme, daß die Temperatur nicht von Bedeutung sein kann, sondern ganz besonders weisen diejenigen Polypen darauf hin, die mehrfach innerhalb eines Jahres Medusen erzeugt haben. Als Bedingung für die Strobilisation kommt also nur ein von der Jahreszeit unabhängiger Faktor und vielleicht eine Faktorenkombination in Frage, für die die Nahrung zunächst in Betracht kommt.

Aus der Literatur lassen sich zur Unterstützung dieser Annahme nur die Beobachtungen KORRINGAS (1953) an *Aurelia aurita* anführen. Er fand in der Oosterschelde eine starke Strobilisation im Oktober und November, die erste Strobila aber bereits am 30. VIII. 1943 bei einer Temperatur von über 17°C. KORRINGA, der die Scyphistomen und Strobilae auf den Schalen der von ihm untersuchten Austern feststellte, berichtet, daß auf Grund eines guten Nahrungsangebotes die Austern besonders gut gewachsen waren. Ob gleichzeitig auch für die Scyphistomen das Futter so reichlich vorhanden und geeignet war, daß es zur Strobilisation kommen konnte, ist damit noch nicht erwiesen, stellt aber einen Hinweis auf das Nahrungsangebot als Faktor dar.

Unter meinen Beobachtungen finden sich zwei direkte Beweise für den Einfluß der Nahrung auf die Strobilisation: 1. Beim Fütterungsexperiment konnten im Binnenhafen Scyphistomen zur Strobilisation geführt werden, während auf der Vergleichsplatte

keine Strobilae auftraten. Beim gleichen Experiment im Außenhafen strobilisierten die Polypen auf beiden Platten, wodurch gleichzeitig der Unterschied im Nahrungsangebot zwischen Außen- und Binnenhafen gezeigt wird. 2. Das gleichzeitige Auftreten dichter Copepoden- und Cladoceren Schwärme und zahlreicher neuer Strobilae, die auf den Platten und Blöcken im Außenhafen das zweite Maximum darstellten und 1962 gegenüber 1961 zeitlich parallel verschoben wurden.

Aber auch andere Ergebnisse lassen sich durch das Nahrungsangebot erklären. Vom zweiten Strobilisationsmaximum durch den ganzen Sommer bis hin zum Herbst können Strobilae beobachtet werden. Für sie sind offenbar Bedingungen notwendig, die auf engem Raum wirksam werden, und man kann sich das tatsächlich nur durch ein Futterangebot vorstellen, das ausreicht, die Strobilisation auszulösen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß sowohl Qualität als auch Quantität eine Rolle spielen können. Handelt es sich um eine bestimmte Nahrungsmenge oder um bestimmte Stoffe, die ein Polyp aufnehmen muß, um zu strobilisieren, so kann er entweder innerhalb sehr kurzer Zeit sehr häufig Nahrung bekommen — das dürfte der Fall beim zweiten Maximum sein — oder die Nahrung ist seltener, und ihre Speicherung führt nach einiger Zeit — nach Erreichen eines bestimmten Schwellenwertes — zur Strobilisation. Bei der dritten Möglichkeit wäre das Nahrungsangebot so gering, daß es auch bei einer Speicherung nicht zur Medusenbildung kommen kann. Polypen vor der Strobilisation und Strobilae enthalten tatsächlich in den Entodermzellen gespeicherte Stoffe, die sich mit Azan meist rot, seltener blau anfärben lassen. Die Einschlüsse nehmen mit der fortschreitenden Ausbildung der Medusen ab und beim Restpolypen und in den Ephyren finden sie sich gar nicht mehr.

Mit dieser Vorstellung könnte die Strobilisation im Sommer und im Herbst erklärt werden, und auch die Unterschiede zwischen den einzelnen Polypen, wie sie das ganze Jahr zu beobachten sind, deuten darauf hin. Abbildung 20 (Taf. 10) zeigt für die beiden Maxima wie unterschiedlich die Zeiten des Strobilisationsbeginns sind. So beginnt ein Teil der Polypen mit der zweiten Strobilisation in einer Zeit, in der das Nahrungsangebot durch die Copepoden und Cladoceren bereits seinem Ende entgegengeht. Diese Beobachtung weist wiederum darauf hin, daß das Erreichen eines gewissen Schwellenwertes und damit die Speicherung sehr wohl anzunehmen sind. Ebenso weist der Vergleich dicht beieinander stehender Polypen darauf hin: der eine Polyp strobilisiert nur einmal, der andere mehrfach, der eine strobilisiert früh im Jahr, der andere spät. Diese Beobachtungen zeigen, daß ein gleichmäßig auf alle Polypen wirkender Faktor für die Auslösung der Strobilisation nicht ausschlaggebend sein kann. Es entsteht vielmehr der Eindruck einer Zufälligkeit, eines ungleichmäßig verteilten Faktors, der im Nahrungsangebot — und vielleicht nur im Nahrungsangebot — gegeben ist.

Für das erste Strobilisationsmaximum lassen sich keine direkten Beziehungen zu Erscheinungen in der Umwelt finden. In der Zeit von Ende Dezember bis Anfang Februar, in der die meisten Polypen mit der Strobilisation beginnen, sind nach LOHMANN (1908) in größerer Zahl (Rechenvolumen) nur Copepoden und Larven von *Polydora* zu finden, und die Copepoden erreichen Anfang Februar ihr winterliches Minimum. In den vorhergegangenen Monaten, September bis November, war das Herbstmaximum der Copepoden zu beobachten, und unter dem Gesichtspunkt der „Speicherung und Summierung des Faktors“ ist es vorstellbar, daß der notwendige Schwellenwert erst nach langer Zeit erreicht wird und die Strobilisation erst relativ spät auf das maximale Nahrungsangebot folgt.

Auch die Unterschiede innerhalb der einzelnen Beobachtungsreihen lassen sich durch das Nahrungsangebot erklären. Die Strobilisation auf den Holzblöcken im Außen- und Binnenhafen nimmt einen absolut unterschiedlichen Verlauf

(Abb. 11, Taf. 5). Der Strobilisationsbeginn und das Maximum der Strobilisationsrate liegen im Binnenhafen viel später als im Außenhafen, das Maximum ist im Binnenhafen mit 34 % viel niedriger als im Außenhafen, und ein zweites Maximum tritt im Binnenhafen überhaupt nicht auf. Das geringere Nahrungsangebot und die geringere Speichermöglichkeit von Reservestoffen läßt offenbar eine frühere Strobilisation nicht zu, die hier etwa zur Zeit des Temperaturminimums beginnt. Da wegen der ungünstigen Bedingungen viele Polypen überhaupt nicht strobilisieren, erreicht das Maximum der Strobilisation nur einen geringen Wert, und die zweite Strobilisation fällt ganz fort, da die Copepoden und Cladoceren in wesentlich geringerer Dichte im Binnenhafen auftreten, und die viel kleineren Polypen die Crustaceen nicht so leicht fangen können. In diesem Zusammenhang sei noch einmal auf die Größenunterschiede hingewiesen, die sich zwischen den Scyphistomen auf den Holzblöcken im Außen- und Binnenhafen herausgebildet hatten und durch die Bestimmung der Trockensubstanz quantitativ nachgewiesen werden konnten. Später war der Unterschied auch durch die Anzahl der Ephyren pro Strobila und durch die Größe der Ephyren zu belegen. Beide Meßreihen ergaben mit dem t-Test nach STUDENT (cit. nach FISHER) eine Significanz von über 99,9 %. Ein solcher Beleg würde bei Populationsuntersuchungen dazu führen, die Polypen aus den beiden Beobachtungsgebieten als zu zwei verschiedenen Populationen gehörig zu betrachten. Da der Planulabesatz aber zur gleichen Zeit und am gleichen Ort geschah, und die ökologischen Unterschiede erst später in den Versuch eingeführt wurden, handelt es sich also nur um modifikative Abänderungen, die offenbar auf das Nahrungsangebot zurückgeführt werden müssen.

Während die niedrigen Maxima der Strobilisationsrate auf den Sonderfeldern der Platten I + III durch die noch nicht strobilisierenden Tochterpolypen — und vielleicht durch das relativ geringere Nahrungsangebot für die dicht nebeneinanderstehenden Polypen — erklärt werden kann, bleibt für den Unterschied in der Strobilisationsrate der Holzblöcke und der Fender im Außenhafen 1960/61 (Abb. 10, Taf. 4; Abb. 11, Taf. 5) eine Frage offen. In beiden Fällen handelt es sich um natürliche Polypenansätze, die unter den Bedingungen des gleichen Biotops dicht beieinander vorkommen und Tochterpolypen ausbilden. Zum Verständnis können auch hier nur Faktoren in Frage kommen, die auf kleinem Raum wirksam werden können, und das kann eigentlich nur die Nahrung sein. Auf den Holzblöcken sitzen die Polypen auf einer ebenen Fläche und sind alle gleichmäßig in den sie umgebenden Wasserraum hinein orientiert, und auch der Nahrungsstrom geht gleichmäßig an ihnen vorbei. Bei den Polypen an den Fendern bzw. auf den an den Fendern sitzenden *Mytilus edulis* ist die Gesamtfläche durch die Muscheln stark aufgegliedert, es entstehen viele tote Winkel, die von der Strömung und vom Nahrungsstrom nicht erreicht werden. Eine wesentliche Rolle können auch die Muscheln und die Balaniden als Nahrungskonkurrenten spielen. Ob die Unterschiede auf diese Weise — wieder durch das Nahrungsangebot — tatsächlich erklärt werden können, muß offen bleiben, aber eine andere Deutung läßt sich auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht geben.

Bisher ist die Strobilisation als eine Einzelerscheinung betrachtet worden, doch stellt sie ja neben der Knospung und der Podocystenbildung nur eine Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dar. Über die Podocystenbildung ist nur wenig bekannt, aber die Knospung findet unter natürlichen Bedingungen meist nur dann statt, wenn keine Medusen erzeugt werden. Diese beiden Typen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung schließen einander nahezu aus und werden daher entgegengesetzte oder graduell verschiedene Bedingungen verlangen. Bei der Züchtung von Scyphopolypen zeigt sich immer wieder, daß bei guter Fütterung Tochterpolypen gebildet werden, während das bei minimaler Versorgung nicht der Fall ist.

Beide Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung lassen sich also auf die erhaltene Nahrungsmenge zurückführen und sind demnach scheinbar graduell verschieden. Die Gewinnung der notwendigen Energie unterscheidet sich bei den beiden Typen aber deutlich. Während bei der Knospung fortlaufend Nahrung vom Mutter- und später auch vom Tochterpolypen aufgenommen, die Energie also offenbar für das Wachstum der Knospe sofort verbraucht wird, benötigt die Strobila während der Ausbildung der Ephyren für vier bis acht Wochen keine weitere Nahrungszufuhr mehr, die Energie muß bereits im Polypen vorhanden sein. Da nun die Knospungsphase bis an die Strobilisationszeit heranreichen kann, muß die Energie für die Ephyrenbildung also bereits während der Knospungsphase gespeichert worden sein. Daraus ergibt sich weiterhin, daß die Nahrung in verschiedene Komponenten — für die Knospung und für die Strobilisation — zerlegt wird. Diese Überlegungen führen also wieder zu der Speicherung der Nahrung bzw. bestimmter Komponenten als Voraussetzung für die Strobilisation. Da die Stoffwechselforgänge niederer Tiere von der Außentemperatur abhängig sind, wird diese unter Umständen auch in irgendeiner Form in das Geschehen eingreifen. Ihr Einfluß auf die Geschwindigkeit des Strobilisationsablaufes ist bereits besprochen worden (S. 210). Die Temperatur aber neben der Nahrung als Bedingung für die Strobilisation anzusehen, scheint nach meinen Ergebnissen nicht erforderlich zu sein. Immerhin findet die größte Zahl der Strobilisationen im Winter statt und somit wäre denkbar, daß der Schwellenwert bei geringen Temperaturen eher erreicht wird als im Sommer. Bei hohen Temperaturen müßte dann ein besonders großer Nahrungsbedarf gedeckt werden, um einen Polypen zur Strobilisation zu führen. Das erste und das zweite Maximum geben hierfür gute Beispiele: Beim ersten Maximum liegt ein langer Zeitraum vor der Strobilisation, in dem Nahrung aufgenommen und gespeichert wird, und die Ephyrenbildung findet bei geringen Temperaturen statt, während das zweite Maximum bei höheren Temperaturen mit einem sehr starken Nahrungsangebot synchron verläuft.

Unter diesen Gesichtspunkten müßten weitere Untersuchungen — möglichst auch an anderen Arten — durchgeführt werden, die das Nahrungsangebot in seiner artlichen und chemischen Zusammensetzung analysieren und von diesen Ergebnissen dann zum Laboratoriumsexperiment übergehen.

V. Zusammenfassung

1. Umfangreiche Scyphistomenvorkommen von *Aurelia aurita* in der Holtener Schleuse des Nordostseekanals gaben Anlaß zu Untersuchungen über die Ökologie ihrer festsitzenden Stadien.
2. Der Jahreszyklus wird mit den verschiedenen Phasen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dargestellt. Im Spätherbst in der westlichen Ostsee auftretende Medusen gehören nicht zur einheimischen Population. Sie werden aus der östlichen und mittleren Ostsee mit den Strömungen herangeführt.
3. Zwischen dem Außen- und dem Binnenhafen der Schleuse ergeben sich Unterschiede im Jahreszyklus der Scyphistomen und in den hydrographischen Bedingungen. Beide stehen offenbar in Zusammenhang.
4. Die Beobachtung einzelner Polypen läßt starke Unterschiede im Lebensablauf der Individuen erkennen. Neben den zeitlichen Differenzen ist vor allem hervorzuheben, daß die Polypen bis zu viermal in einem Jahr strobilisieren können.
5. Das Nahrungsangebot bzw. bestimmte Komponenten der Nahrung stellen die Bedingungen dar, die einen Polypen zur Strobilisation führen. Ein besonders

hohes Nahrungsangebot kann offenbar direkt die Ephyrenbildung hervorrufen (2. Maximum der Strobilisation), während in den meisten Fällen eine längere Zeit der Speicherung und Summierung der Komponenten vorausgehen muß (1. Maximum der Strobilisation). Das synchrone Auftreten zahlreicher Strobilae und dichter Copepoden- und Cladocerenschwärme (2. Maximum) zeigt, daß diese Crustaceen die für die Strobilisation geeignete Nahrung darstellen, bzw. die entsprechenden Komponenten enthalten. Eine bestimmte Temperatur kann offenbar nicht als Strobilisationsbedingung angesehen werden.

VI. Literaturverzeichnis

- BARNES, H. 1957: Processes of restoration and synchronisation in marine ecology. The spring diatom increase and the spawning of the common barnacle. *Balanus balanoides* (L.) Année biol. 33. — BOGUCKI, M. 1933: Sur la cycle évolutif de l'Aurelia dans les eaux polonaise de la Baltique. *Fragm. faun. Mus. Zool. Polon.* 2, 12. — BRAAMS, W. G. und GEELEN, H. F. M. 1953: The preference of some Nudibranchs for certain Coelenterates. *Extr. Arch. Néerl. Zool.* 10. — CLAUS, C. 1883: Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Tempisky, Prag und Freytag, Leipzig. — Dansk Meteorologisk Institut Charlottenlund 1960: Publicationer fra ... Nautisk — Meteorologisk Arbog 1959. — DIETRICH, G. 1951: Oberflächenströmungen im Kattegat, Sund und in der Beltsee. *Dtsch. Hydrogr. Zeitschr.* Bd. 4. — FISCHER, R. A. 1956: Statistische Methoden für die Wissenschaft. Oliver and Boyd, Edinburgh. — GALIGHER, A. E. 1925: On the occurrence of the larval stages of Scyphozoa in the Elkhorn Slough, Montereybay, California. *The Amer. Nat.* Vol. 49. — GOETSCH, W. 1923: Beiträge zum Unsterblichkeitsproblem der Metazoen. IV. Versuche mit Scyphozoen und Planarien. *Biol. Zentralbl.* 43. — GOHAR, H. A. F. and EISAWY, A. M. 1960: The development of *Cassiopea andromeda*. *Publ. Mar. Biol. Stat. Chardaque. Red. Sea*, No. 11. — HAGMEIER, A. 1930: Die Züchtung verschiedener wirbelloser Meerestiere. *Abderhalden's Handb. biol. Arbeitsmeth.* Abt. IX, 5. — KÄNDLER, R. 1950: Jahreszeitliches Vorkommen und unperiodisches Auftreten von Fischbrut, Medusen und Dekapodenlarven im Fehmarnbelt in den Jahren 1934—1943. *Ber. dtsh. wiss. Komm. Meeresf. N. F.* 12. — KÄNDLER, R. 1961: Über das Vorkommen von Fischbrut, Dekapodenlarven und Medusen in der Kieler Förde. *Kieler Meeresf. Bd.* 17. — KORRINGA, F. 1953: The shell of *Ostrea edulis* as a habit. *Extr. Arch. Néerl. Zool.* 10. — KRAMP, P. L. 1937: Polypdyr (Coelenterata) II. *Gopler Danmarks Fauna* 43. — LAMBERT, F. J. 1935: Observations of the scyphomedusae of Thames Estuary. *Travaux de la Stat. Zool. Wimereux XII.* — LAMBERT, F. J. 1936: Jellyfish. The difficulties of their study of their history and other problems. *Essex Nat.* Vol. 25. — LITTLEFORD, R. A. 1939: The life cycle of *Dactylometra quinquecirrha* L. Agassiz in the Chesapeake Bay. *Biol. Bull. Woods Hole*, Vol. 77. — LOHMANN, H. 1908: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, NF*, Bd. 10. — LUTHER, A. u. a. 1956: The Zoological Station Tvärminne. *Helsingfors Finland.* — NAUMOW, D. W. 1955: Die Vermehrung der Scyphomedusen *Aurelia* und *Cyanea* (Russisch). *Priroda* Bd. 44, 2. — PALMÉN, E. 1954: Seasonal occurrence of Ephyrae and subsequent instars of *Aurelia aurita* (L) in the shallow waters off Tvärminne, S. Finland. *Arch. Soc. 'Vanamo'* 8, 2. — SCHÜTZ, L. und KINNE, O. 1955: Über die Mikro- und Makrofauna der Holzpfähle des Nordostsee-Kanals und der Kieler Förde. *Kieler Meeresf. Bd.* XI, 1. — THIEL, M. E. 1959a: Beiträge zur Kenntnis der Wachstums- und Fortpflanzungsverhältnisse von *Aurelia aurita* (L). *Abh. Verh. Naturw. Verein Hamburg. N. F.* Bd. 3. — THIEL, M. E. 1959b: Semaestomae; Physiologie in *Bronns kl. Ordn. Tierreichs* Bd. 2, Abt. 2, Lfg. 6. — THIEL, M. E. 1962: Semaestomae; Ökologie, Geschichte ihrer Kenntnis, ihre Stammesgeschichte und Klassifikation. in *Bronns kl. Ordn. Tierreichs* Bd. 2, Abt. 2, Lfg. 7. — THILL, H. 1937: Beiträge zur Kenntnis der *Aurelia aurita*. *Z. wiss. Zool.* Bd. 150. — USSING, H. J. 1927: Bidrag til *Aurelia aurita's* Biologi i Mariagerfjord. *Vidensk. Med. Bd.* 84. — VERWEY, J. 1942: Die Periodizität im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen. *Arch. Néerl. Zool.* 6. — WICKSTRÖM, D. A. 1932: Beobachtungen über die Ohrenqualle (*Aurelia aurita* L.) in den Schären SW-Finnlands. *Mem. Soc. F. Fl. Fennica* 8. — WYRTKI, K. 1952: Gutachten S 37 A, Wasserbauamt Kiel-Holtenau.

Anschrift des Verfassers:
 Dr. HJALMAR THIEL
 Institut für Hydrobiologie
 und Fischereiwissenschaft
 Hamburg 36, Holstenwall 24