Grundlagen der Populationsentwicklung verschiedener Scyphozoa (Cnidaria) der Deutschen Bucht

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften

vorgelegt im Department Biologie der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften der Universität Hamburg

von

Sabine Holst

aus Wedel

Hamburg 2008

Genehmigt vom Department Biologie der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften an der Universität Hamburg auf Antrag von Priv.-Doz. Dr. G. JARMS Weiterer Gutachter der Dissertation: Herr Professor Dr. O. GIERE Tag der Disputation: 14. Dezember 2007

Hamburg, den 30. November 2007



Professor Dr. Reinhard Lieberei Leiter des Departments Biologie

1 Einieitung	1
2 Material und Methoden	6
2.1 Probenahmen und Bestimmung der Medusen	6
2.2 Siedlungsversuche	.10
2.2.1 Substratwahl von Planulae	.10
2.2.2 Ansiedlung von Planulae bei herabgesetzter Salinität	.12
2.3 Zählungen von Planulae	.14
2.4 Kultivierungsmethoden	.15
2.4.1 Ansiedlung der Planulae zur Polypenbeobachtung	.15
2.4.2 Kultivierung der Polypen	.15
2.4.3 Aufzucht der Ephyren	.16
2.5 Untersuchungen der Einflusse abiotischer Faktoren auf Polypen und Strobilation	.18
2.5.1 Ontersuchung des Einnusses der Temperatur	.10
2.5.1.1 Experimente bei verschiedenen Temperaturbedingungen	. 10
verschiedenen Temperaturbedingungen	21
2.5.2 Untersuchung des Einflusses des Lichts	23
2.5.2.1 Experimente bei verschiedenen Lichtbedingungen.	.23
2.5.2.2 Dokumentation der Strobilation bei verschiedenen Lichtbedingungen	.23
2.5.3 Untersuchung des Einflusses herabgesetzter Salinität	24
2.5.3.1 Experimente bei herabgesetzter Salinität	.24
2.5.3.2 Dokumentation des Polypenzustands und der asexuellen Vermehrung bei	
herabgesetzter Salinität	.25
2.6 Statistische Methoden	26
3 Ergebnisse	27
3.1 Beschreibungen verschiedener Stadien im Lebenszyklus der untersuchten	
Scyphozoa	.27
3.1.1 Unterscheidung der Medusen verschiedener Arten	.27
3.1.2 Beschreibung der Gonaden und Larven	.29
3.1.3 Entwicklung der Polypen aus Planulae und Beschreibung der Polypen	.34
3.1.4 Asexuelle Vermehrung, Strobilation, Ephyren und ihre Entwicklung	37
3.2 Einflüsse abiotischer Faktoren auf die Ansiedlung, Entwicklung und Vermehrung	
	47
von Polypen	
von Polypen 3.2.1 Substratwahl von Planulae	.47
von Polypen	.47
von Polypen	.47 .51
 von Polypen	.47
 von Polypen	.47 .51 .51
 von Polypen	.47 .51 .51 .58 77
 von Polypen	
 von Polypen	47 51 51 58 77 84 85
 von Polypen	.47 .51 .58 .77 .84 .85 .87
 von Polypen	
 von Polypen	51 51 58 77 84 85 87 87 90

4 Diskussion	
4.1 Entwicklung und Ansiedlung der Planulae	
4.2 Polypenentwicklung, asexuelle Vermehrung und Strobilation	104
4.3 Morphologie und Entwicklung der Ephyren	106
4.4 Ökologie, Verbreitung und Strobilationszeiten verschiedener Scyphozoa	109
4.4.1 Aurelia aurita	110
4.4.2 Cyanea capillata	114
4.4.3 Cyanea lamarckii	117
4.4.4 Chrysaora hysoscella	118
4.4.5 Rhizostoma octopus	120
4.5 Auswirkungen der untersuchten abiotischen Faktoren auf Polypen und Strobil	ation. 122
4.6 Populationsdynamik der Scyphozoa	123
4.7 Schlussfolgerungen und Ausblick	130
5 Zusammenfassung	131
6 Literaturverzeichnis	134
7 Anhang	146
Abbildungsverzeichnis	151
Tabellenverzeichnis	154
Danksagung	

1 Einleitung

Die Medusen der fünf Scyphozoa Aurelia aurita (L.), Cyanea capillata (L.), Cyanea lamarckii Péron und Lesueur, 1809, Chrysaora hysoscella (Linneaus, 1766) und Rhizostoma octopus (Linneaus, 1788) treten in den Sommermonaten regelmäßig, manchmal auch massenhaft in der Deutschen Bucht auf (Russell 1970, Möller 1980a, Hay et al. 1990, Barz und Hirche 2007). *R. octopus* gehört zu den Rhizostomeae (Wurzelmundquallen), die anderen Arten gehören zu den Semaeostomeae (Fahnenmundquallen, Russell 1970, Werner 1984).

Die pelagischen Medusen werden bei den meisten Arten der Scyphozoa von einem benthischen Polypenstadium (Scyphistoma) gebildet. Der Lebenszyklus ist metagenetisch, die Polypengeneration vermehrt sich asexuell, die Medusengeneration sexuell. Auch die Populationen der fünf Scyphozoa der Deutschen Bucht entwickeln sich auf diese Weise (Abb. 1). In den Gonaden der Medusen gebildete Geschlechtszellen entwickeln sich nach der Befruchtung zu Larven (Planulae, Abb. 1a). Nach einer freischwimmenden Phase setzen sich die Planulae an Hartsubstraten fest und entwickeln sich zu sessilen Polypen (Scyphistomae, Abb. 1b). Der Polyp (Abb. 1c) wird nur wenige Millimeter groß. Er kann sich auf unterschiedliche Weise asexuell vermehren, z.B. durch Teilung oder Knospung (Abb. 1d). Außerdem werden Cysten als Dauerstadien erzeugt, die sich später excystieren und zu Polypen auswachsen (Abb. 1e). Zu bestimmten Zeiten erzeugt der Polyp durch die Strobilation, einer besonderen Form der asexuellen Vermehrung (Abb. 1f, g), mehrere junge Medusen (Ephyren, Abb. 1h). Diese wachsen in den Sommermonaten zu geschlechtsreifen Tieren heran (Abb. 1i).

Die Unterscheidung von Ephyren der verschiedenen, in der Deutschen Bucht auftretenden Arten der Scyphozoa ist äußerst schwierig (Künne 1952) und wird bei der Analyse von Planktonproben darum häufig vernachlässigt (z.B. Barz und Hirche 2007). Die Dokumentation des zeitlichen Auftretens der Ephyren verschiedener Arten im Plankton könnte wichtige Daten zur Populationsdynamik der Scyphozoa liefern. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollen vergleichende, morphologische Untersuchungen an Ephyren verschiedener Arten durchgeführt werden, um ihre Unterscheidung zukünftig zu erleichtern.

Die Scyphomedusen der Deutschen Bucht treten nur saisonal auf und degenerieren in der Regel nach der Reproduktion (Hamner und Jenssen 1974, Möller 1979, 1980b, Hay et al. 1990, Doyle et al. 2007a). Die Scyphistomae können dagegen viele Jahre überleben und mehrmals jährlich strobilieren (Thiel 1962a, Cargo 1990, Lucas 2001).



Abb. 1. Typischer Lebenszyklus der Scyphozoa (Abbildungen verschiedener Arten). a Planulae.
b Metamorphose von Planulae zu Polypen. c Polyp. d Entstehung eines Tochterpolypen durch Knospung. e Aus einer Cyste entwickelter Polyp und nicht entwickelte Cyste (links). f Beginnende Strobilation. g Strobilation im fortgeschrittenen Stadium. h Ephyra. i Meduse.

Die Mortalität der Planulae und Polypen ist vermutlich entscheidender für die Abundanzen der Medusen als die Mortalität der Ephyren und Medusen selbst (Gröndahl 1988a). Die Entwicklung der Polypenpopulation bildet die Grundlage für die Entstehung der Medusengeneration. Die Zahl der bei der Strobilation gebildeten Ephyren ist ausschlaggebend für die Größe der Medusenpopulation. Das Polypenstadium spielt also eine ganz wesentliche Rolle für die Populationsentwicklung der Scyphozoa. Untersuchungen der Planulae, Scyphistomae und Strobilae stehen deshalb im Mittelpunkt der hier durchgeführten Arbeiten.

Die Scyphistomae der meisten Scyphozoa sind wenig erforscht, häufig sogar gänzlich unbekannt (Mianzan und Cornelius 1999, Purcell 2005). Bei weniger als einem Viertel der etwa 200 beschriebenen Arten der Scyphozoa (Mianzan und Cornelius 1999) wurde der Lebenszyklus vollständig beschrieben (Tronolone et al. 2002).

Die Lebenszyklen der vier Semaeostomeae der Deutschen Bucht sind bekannt (Russel 1970, Tronolone et al. 2002). Die Aufzucht der Planulae von *R. octopus* blieb dagegen bisher erfolglos und auch die Siedlungsorte der Polypen konnten noch nicht gefunden werden (Thiel 1966, Russell 1970). Die Kultivierung von Polypen der nahe verwandten Art *Rhizostoma pulmo* wurde bereits beschrieben, die Aufzucht der Ephyren misslang jedoch (Paspaleff 1938).

Im Rahmen der hier durchgeführten Untersuchungen wurde der Lebenszyklus von *R. octopus* erstmalig dokumentiert (Holst et al. 2007). Zum ersten Mal konnten die verschiedenen Entwicklungsstadien einer zur Gattung *Rhizostoma* gehörenden Art anhand von lebendem Material beschrieben werden. Auch Untersuchungen zur Ökologie der Scyphistomae von *R. octopus* wurden erstmals durchgeführt.

Das Massenauftreten von Scyphomedusen hat in den letzten Jahren weltweit zugenommen (Lynam et al. 2006), die Gründe dafür sind noch wenig bekannt (Purcell 2005). Neben der Überfischung und Eutrophierung der Meere werden ansteigende Temperaturen im Zusammenhang mit dem globalen Klimawandel als Ursachen diskutiert (Graham 2001, Purcell 2005, Attrill et al. 2007). Auch die zunehmende Neueinwanderung einiger Scyphozoa in verschiedene Ökosysteme lässt sich auf klimatische und hydrographische Veränderungen zurückführen (Mills 2001, Xian et al. 2005, Kawahara et al. 2006).

Lange wurde die Rolle der Medusen in marinen Lebensräumen unterschätzt (Houghton et al. 2006a, Lynam et al. 2006). Als Räuber von Zoo- und Ichthyoplankton und Beute diverser Tiergruppen spielen sie jedoch eine wichtige Rolle im Nahrungsnetz mariner Ökosysteme (Purcell und Arai 2001, Arai 2005). Besonders in den produktiven Sommermonaten haben sie großen regulierenden Einfluss auf die Zusammensetzung des Planktons (Mills 1995, Brodeur et al. 2002, Purcell 2003).

Das Massenauftreten der Medusen wirkt sich negativ auf Fischerei, Aquakultur, Industrie und Tourismus aus. Die Medusenschwärme erbeuten Fischlarven und gefährden Fischzuchten, sie sind Nahrungskonkurrenten der Fische und verstopfen Fischernetze (Purcell und Arai 2001, Nagai 2003). Die Zunahme der Medusenzahlen stellt eine ernsthafte Bedrohung der durch Überfischung bereits geschwächten Fischpopulationen dar (Nagai 2003, Lynam et al. 2006).

Die gelatinösen Körper verstopfen zudem die Kühlwassersysteme von Industrieanlagen (Rasmussen 1973, Houghton et al. 2006a). Durch ihr häufig schmerzhaft wirkendes Nesselgift (Raupp et al. 1996) vertreiben die Quallen Badegäste von Stränden und schädigen so die Tourismusindustie (CIESM 2001).

Seitdem das zunehmende Massenauftreten von Medusen als ein großes ökologisches und wirtschaftliches Problem registriert wurde, verstärkten sich die Bemühungen, die Abundanzen und das zeitliche Auftreten verschiedener Arten zu erfassen (Möller 1980a, Cargo 1990, Hay et al. 1990, Janas und Witek 1993, Graham 2001, Båmstedt et al. 2003, Barz und Hirche 2005, Houghton et al. 2006a, Barz und Hirche 2007, Doyle et al. 2007a, Houghton et al. 2007). Die Daten wurden zur Erstellung von Simulationsmodellen genutzt, in denen das Medusenauftreten mit hydrographischen und klimatischen Gegebenheiten

korreliert wurde (Johnson et al. 2001, Lynam et al. 2004, 2005a, Barz et al. 2006). Diese Modelle sollen in Zukunft die Vorhersage von Massenauftreten der Quallen möglich machen, um mit einem entsprechenden Managementplan darauf reagieren zu können.

Die Entwicklung der Polypenpopulationen wurde in solchen Modellen meist vollkommen außer Acht gelassen (Molinero et al. 2005, Decker et al. 2007). Über die Auswirkungen klimatischer und hydrographischer Schwankungen auf die Polypen gibt es nur unzureichende Daten (Lynam et al. 2004, 2005a). Die hier durchgeführten Laborversuche sollen Basisdaten zu den Auswirkungen unterschiedlicher abiotischer Faktoren auf die Entwicklung von Polypenpopulationen liefern. Diese könnten zur Erstellung von Simulationsmodellen genutzt werden, die den gesamten Lebenszyklus der Scyphozoa berücksichtigen.

Die Planulae der Scyphozoa sind bei ihrer Ansiedlung auf Hartsubstrate angewiesen (Werner 1984, Graham 2001). Sie siedeln häufig epiphytisch auf Algen (Östman 1997) oder epizoisch, z.B. auf den Schalen von *Mya arenaria* (Rasmussen 1973) und anderen Muscheln (Cargo 1979, Östman 1997, Kozloff 1983, Miyake et al. 1997). In Laborversuchen wurde auch die Besiedlung künstlicher Hartsubstrate beobachtet (Brewer 1976, 1978, 1984, Cargo 1979, Pitt 2000, Lucas 2001, You et al. 2007) und in Hafenanlagen wurden Polypenansiedlungen an Molen und Schwimmstegen dokumentiert (Kozloff 1983, Miyake et al. 2002). Eine Zunahme künstlicher Hartsubstrate durch die Bebauung der Küsten könnte wachsende Polypenpopulationen zur Folge haben (Graham 2001).

Durch Substratwahlversuche soll in dieser Studie die Eignung von anthropogen ins Meer eingebrachten Materialen (Beton, Holz, Plastik und Glas) als Siedlungssubstrate für Planulae getestet werden.

Einige Scyphomedusen treten verstärkt in Flussmündungen und mesohalinen Gewässern auf. Es ist meist unbekannt, ob auch die Polypen in diesen Gebieten siedeln (Thiel 1966, Merck 1989, Olesen et al. 1994, Rippingale und Kelly 1995). Die Siedlungsfähigkeit von Planulae bei herabgesetzter Salinität soll deshalb in Laborexperimenten überprüft werden.

Langfristige Untersuchungen an Scyhphistomae, die natürliche, saisonale Schwankungen berücksichtigen, sind selten (Thiel 1962a, Hernroth und Gröndahl 1983, Gröndahl 1988b, Brewer und Feingold 1991). Die meisten Daten zur Ökologie der Polypen resultieren aus kurzfristigen Studien mit einer Dauer von einigen Wochen bis wenigen Monaten. In der vorliegenden Arbeit wurden nun erstmals langfristige Laborversuche von bis zu zwei Jahren durchgeführt, in denen natürliche, jahreszeitliche Temperaturschwankungen simuliert wurden. Viele Studien belegen die wichtige Rolle der Temperatur bei der Entwicklung der Polypenpopulation und der Strobilation (Custance 1966, Spangenberg 1968, Cargo 1974, Kakinuma 1975, Magnum et al. 1972, Yasuda 1979, Gröndahl 1988b, Brewer und Feingold 1991, Kikinger 1992, Purcell et al. 1999). Die Lichtverhältnisse könnten ebenfalls einen Einfluss auf die ungeschlechtliche Vermehrung und Strobilation der Scyphistomae haben (Custance 1966, Loeb 1973, Purcell 2007). Die Polypen können aber über mehrere Jahre bei Dunkelheit kultiviert werden und dabei ein- bis mehrmals jährlich strobilieren. Vergleichende Experimente bei Tageslicht und Dunkelheit sollen den Einfluss des Lichts auf die Strobilation klären.

Vermutlich ist auch die Salinität des Wassers ausschlaggebend für die asexuelle Vermehrung der Scyphistomae (Rippingale und Kelly 1995, Purcell 2005, 2007). Häufig ist die geographische Verbreitung verschiedener Scyphozoa durch bestimmte Salinitäten limitiert (Arai 1997). In Laborexperimenten wird die Beeinträchtigung der Strobilationsfähigkeit von Scyphistomae bei verringerter Salinität untersucht.

Durch Dokumentationen des Auftretens von Scyphomedusen in verschiedenen Gewässern konnte ihre Verbreitung beschrieben werden, während über die Verbreitung der Polypen nur sehr wenig bekannt ist (Russell 1970, Mianzan und Cornelius 1999). Dies trifft auch für die fünf Scyphozoa der Deutschen Bucht zu. Die Verbreitung ihrer Medusen wurde in mehreren Studien dokumentiert (Russell 1970, Möller 1980a, Hay et al. 1990, Barz und Hirche 2007, Doyle et al. 2007a). Siedelnde Polypen sind dagegen nur selten gefunden worden oder gänzlich unbekannt.

Da die Medusen hunderte, vielleicht sogar tausende Kilometer von ihrem Entstehungsort entfernt auftreten können, ist es schwierig, vom Fundort der Medusen auf den Siedlungsort der Polypen zu schließen (Mianzan und Cornelius 1999).

Laboruntersuchungen an Polypenkulturen sollen die Auswirkungen der abiotischen Faktoren Substrat, Temperatur, Licht und Salinität auf die Polypengeneration und die Strobilation aufklären. Die Ergebnisse sollen Rückschlüsse auf die Verbreitung der Polypenpopulationen und die Populationsentwicklung der Scyphozoa der Deutschen Bucht bei unterschiedlichen klimatischen und hydrographischen Gegebenheiten ermöglichen.

2 Material und Methoden

2.1 Probenahmen und Bestimmung der Medusen

Die Probenahmen wurden in der Deutschen Bucht (Nordsee) im Umkreis der Insel Helgoland in den Monaten Juni bis August der Jahre 2003 - 2005 durchgeführt. Das Nordseewasser hatte bei den Probenahmen eine Salinität von 32 ± 2 PSU. Die Medusen der Arten *A. aurita*, *C. capillata*, *C. lamarckii*, *Ch. hysoscella* und *R. octopus* wurden von Land oder vom Schiff aus mit Hilfe eines Stieleimers (Abb. 2) gesammelt und nach Arten getrennt in Eimern oder Wannen ins Labor der Biologischen Anstalt Helgoland (Alfred Wegener Institut) gebracht. Dort fanden Untersuchungen an den Gonaden und Mundarmen der Medusen, sowie die Ansiedlung der Planulalarven statt.



Abb. 2. Stieleimer, der zum Fang von Medusen verwendet wurde. Der Eimer mit einem Volumen von 5 L ist am Ende eines etwa 2 m langen Stiels befestigt. Durch das mit einem Plastiknetz abgedeckte Fenster (Pfeil) in der Wand des Eimers läuft ein Teil des Wassers nach dem Fang einer Meduse ab. Ein Teil des Wassers verbleibt mit der Meduse am Grund des Eimers, so dass Verletzungen durch das Trockenfallen der Meduse vermieden werden.

An einer Molenwand im Südhafen Helgolands wurden von Timo Kaminski im Sommer 2003 Polypen gefunden. Proben dieser Polypen wurden in Schraubgefäßen zur Untersuchung in das Zoologische Institut in Hamburg transportiert (2.4.2).

Die Bestimmung der Medusen erfolgte anhand ihrer charakteristischen Merkmale (Russell 1970). Die Meduse von *A. aurita* (Ohrenqualle) hat eine durchsichtig-bläuliche Färbung und ist an den kleeblattförmig angeordneten Gastralfilamenten oder Gonaden zu erkennen. Die Gastralfilamente säumen den Innenrand der vier Magentaschen, die in der Schirmmitte liegen (Abb. 3). Sind Gonaden entwickelt, umgeben sie die Magentaschen in gleicher Form. Die Tentakel sind fein, nur einige Zentimeter lang und unauffällig. Der Schirmrand ist ungelappt, im entspannten Zustand ist der flache Medusenschirm daher fast gleichmäßig rund (Abb. 3b). Die vier Mundarme liegen kreuzförmig ausgestreckt an der Schirmunterseite. Larven tragende Weibchen sind deutlich an den durch die Planulae hellbraun gefärbten Mundarmen zu erkennen (Abb. 3c). Auch bei der Aufsicht auf die Schirmoberseite ist die

braune Färbung der Mundarme Larven tragender Weibchen durch den Schirm hindurch gut zu erkennen (Abb. 3a, b).

Ch. hysoscella (Kompassqualle) hat meist eine braune Zeichnung auf der Schirmoberseite, die sehr unterschiedlich ausgeprägt ist. Bei einigen Individuen fehlt die Schirmzeichnung (Abb. 4a). Die braune Färbung der Randlappen ist bei allen Medusen vorhanden (Abb. 4a). Im schwimmenden Zustand unterscheidet sich *Ch. hysoscella* von den anderen Scyphomedusen der Deutschen Bucht durch die langen, schlanken, hell- bis dunkelbraun gefärbten Mundarme, die mehr als dreimal so lang wie der Schirmdurchmesser sein können (Abb. 4b). Bei genauerer Betrachtung lassen sich die kräftigen Tentakel am Schirmrand erkennen, die bei *Ch. hysoscella* eine feste Anzahl von 24 haben (Abb. 4c).

R. octopus (Blumenkohlqualle) hat eine bläuliche Färbung und keine Tentakel. Der Schirm und die stark entwickelten Mundarme haben eine feste, knorpelige Struktur (Abb. 5a, b). Die Meduse ist darum wesentlich formstabiler als die der anderen Arten und bewegt sich durch kräftige Pumpbewegungen des Schirms fort. Typisch sind die violett gefärbten Velarlappen, die den Schirmrand säumen. Es sind in der Regel 10 Velarlappen pro Oktant (Abschnitt zwischen zwei Rhopalien) vorhanden (Abb. 5c). Abweichungen dieser Anzahl der Velarlappen kommen vor.

Die Medusen der Arten *C. capillata* (Feuerqualle) und *C. lamarckii* (blaue Nesselqualle) haben eine sehr ähnliche Morphologie. Der Schirmrand hat acht tiefe Einschnitte (Abb. 6a), wodurch der Medusenschirm im fast entspannten Zustand sternförmig erscheint (Abb. 7a). Die Mundarme und die Gonaden sind bei reifen Tieren stark aufgefaltet und hängen unter dem Schirm, sodass die Medusen sehr voluminös wirken (Abb. 6b, 7b). Die zahlreichen, an der Schirmunterseite inserierenden Tentakel sind oft als feines, meterlanges Fangnetz unter dem Schirm ausgebreitet (Abb. 6c), das beim Schwimmen nachgezogen wird (Abb. 6b). Die Färbung der Medusen ist bei beiden Arten von *Cyanea* sehr variabel. *C. capillata* ist kräftig orange, dunkelrot bis dunkelbraun oder auch hellorange bis blassgelb gefärbt. Die Medusen von *C. lamarckii* sind kräftig blau bis violett oder hellblau bis blassgelb gefärbt (Abb. 7c). Die Unterscheidung der beiden Arten erfolgte durch Untersuchungen der Muskulatur an der Schirmunterseite der Medusen. In der Ring- und Längsmuskulatur der Medusen von *C. capillata* sind zapfenförmige Einstülpungen vorhanden, die bei Medusen von *C. lamarckii* fehlen (Russell 1970).

Zur Untersuchung des Auftretens dieses Merkmals bei jungen Medusen wurden in der Kieler Bucht (Ostsee) am 05.06.2006 13 kleine Medusen von *Cyanea* mit Keschern gefangen. Da *C. lamarckii* in diesem Teil der Ostsee nicht auftritt (Russell 1970), wurden die Medusen als *C. capillata* bestimmt. Die jungen Medusen wurden zur Vermessung und zu Untersuchungen der Muskulatur in Eimern ins Zoologische Institut in Hamburg gebracht.







Abb. 3. Aurelia aurita, Larven tragende Meduse (ca. 25 cm Schirmdurchmesser). a Schirmoberseite (seitliche Aufsicht) in kontrahiertem Zustand mit vier Magentaschen und am Schirmrand inserierenden, feinen Tentakeln.
b Schirmoberseite im entspannten Zustand, Schirm fast gleichmäßig rund. c Schirmunterseite (seitliche Aufsicht) in leicht kontrahiertem Zustand, Bruttaschen der kreuzförmig angeordneten Mundarme mit rötlich-braun gefärbten Larven. MT Magentasche, ML Mundarm mit Larven, T Tentakel.







Abb. 4. Chrysaora hysoscella, Medusen. a unterschiedliche Schirmzeichnung dreier Medusen und Meduse ohne Schirmzeichnung (oben, links). Braune Färbung der Randlappen bei allen Medusen vorhanden. Messbalken = 5 cm. b Schwimmende Meduse (Seitenansicht, Schirmdurchmesser ca. 20 cm) mit typischer Schirmzeichnung und lang ausgestreckten Mundarmen. c Nahaufnahme einer Meduse im Aquarium (Schirmdurchmesser ca. 20 cm), die 24 Tentakel inserieren am Schirmrand. RL Randlappen, M Mundarm, T Tentakel.







Abb. 5. *Rhizostoma octopus*, Meduse und Präparate. **a** Meduse (Seitenansicht) mit kräftigen Mundarmen und violetten Endkolben, sowie violetten Velarlappen am Schirmrand. **b** Präparat eines von vier paarigen Mundarmen mit Epauletten und Endkolben. **c** Ausschnitt aus dem Schirmrand. Zehn Velarlappen liegen zwischen zwei Rhopalarlappenpaaren, in deren Mitte sich je ein Rhopalium befindet (dunkle Punkte, Pfeile). **EK** Endkolben, **EP** Epaulette, **M** Mundarm, **RL** Rhopalarlappen, **VL** Verlarlappen.







Abb. 6. Cyanea capillata, Medusen (Schirmdurchmesser ca. 25 cm). a Schirmoberseite im entspannten Zustand, Schirmrand mit acht Einschnitten (vier Einschnitte mit Pfeilen gekennzeichnet) b Seitenansicht im kontrahierten Zustand. Unter dem Schirm hängende, stark entwickelte Gonaden und Mundarme. Die an der Schirmunterseite inserierenden Tentakel werden nachgezogen. c Seitenansicht im entspannten Zustand mit weit ausgebreitetem Tentakelnetz. G Gonade, M Mundarm, TN Tentakelnetz.





Abb. 7. Cyanea lamarckii, Medusen. a Schirmoberseite mit acht Einschnitten im Schirmrand (vier Einschnitte mit Pfeilen gekennzeichnet). Schirm in fast entspanntem Zustand sternförmig. b Seitenansicht, Schirm in kontrahiertem Zustand. Unter dem Schirm hängende Mundarme und Tentakel. c Verschiedene Farbvarianten bei Medusen unterschiedlicher Größe. Messbalken = 5 cm. M Mundarm, T Tentakel.

2.2 Siedlungsversuche

2.2.1 Substratwahl von Planulae

Die Substratwahlversuche wurden im Juli 2003 (*C. lamarckii, Ch. hysoscella*) und August 2003 (*C. capillata, R. octopus*) sowie im Juni 2004 (*A. aurita*) durchgeführt.

In den Versuchen wurde den Planulae die Möglichkeit zur Besiedlung fünf verschiedener Substrattypen geboten. Aus Holz (Kiefernleisten), Polyethylen (PET) und Glas wurden Plättchen von 4 cm² Größe zugeschnitten. Betonplättchen wurden aus gegossenem Betonspachtel ausgestochen. Die PET- und Glasplättchen waren 2 mm dick, bei Holz und Beton variierte die Dicke zwischen 1,5 und 2,5 mm. Die Substratplättchen wurden für vier Wochen in Seewasser gelegt. Das Wasser wurde wöchentlich gewechselt, um eventuell vorhandene Giftstoffe aus den Substraten herauszulösen.

Leere Muschelschalen von *Mya arenaria* wurden am Strand von St. Peter-Ording gesammelt und in 3 - 4 cm² große Stücke gebrochen. Die genauen Flächen der Muschelstücke wurden mit Hilfe des Computerprogramms analySis vermessen.

Die Substratplättchen wurden mit Epoxydharz an Halterungen befestigt, die aus Maschendraht mit Kunststoffbeschichtung gebogen wurden. Die Schnittstellen an den Drahthalterungen wurden mit Epoxydharz versiegelt, um das Rosten des freiliegenden Drahtes zu vermeiden. Die Halterungen wurden in Versuchsschalen (250 ml Glasschalen) gehängt, so dass die Substrate in 8 (\pm 1) mm Höhe über dem Schalenboden waagerecht ausgerichtet waren. Die verschiedenen Substrattypen wurden nebeneinander in der Schale angeordnet (Abb. 8). Die Schalen wurden vier Tage vor Versuchsstart bis zu 10 mm unter dem Schalenrand mit Seewasser befüllt um die Bildung eines Biofilms auf den Substraten zu ermöglichen.



Abb. 8. Versuchsaufbau der Substratwahlversuche mit Planulae. a Versuchsschale mit verschiedenen Substrattypen, befestigt an Halterungen aus kunststoffbeschichtetem Maschendraht. b Kühlung der Versuchsschalen im Durchflussbecken, der Wasserstand liegt unter dem Schalenrand, so dass kein Wasseraustausch stattfindet. B Beton, DB Durchflussbecken, DH Drahthalterung, G Glas, H Holz, MU Muschel, P Polyethylen, VS Versuchsschale.

Für die Substratwahlversuche wurden Planulae verwendet, die von reifen Weibchen abgegeben wurden, nachdem diese vorsichtig in frisches Seewasser umgesetzt worden waren. Sieben Medusen von *C. lamarckii* (7 - 15 cm Schirmdurchmesser) und vier Medusen von *Ch. hysoscella* (8 - 15 cm Schirmdurchmesser) wurden einzeln in 2000 ml Bechergläser gesetzt. Die größeren Medusen von *A. aurita* (24 cm und 25 cm Schirmdurchmesser) wurden in ein Kunststoffaquarium (30 L) gesetzt. Die Medusen von *C. capillata* (36 cm Schirmdurchmesser und 32 cm Schirmdurchmesser) wurden in zwei nacheinander durchgeführten Versuchen ebenfalls in Kunststoffaquarien gesetzt. Die abgegebenen Planulae wurden nach einer Stunde mit Pipetten vom Boden der Gefäße abgesaugt.

Planulae von *R. octopus* wurden mit einem 40 µm Sieb aus dem Umgebungswasser einer männlichen und einer weiblichen Meduse (je 16 cm Schirmdurchmesser) gefiltert, nachdem die reifen Tiere 2 Tage gemeinsam in einem belüfteten 100 L Hälterungsbecken ohne Wasseraustausch gehalten worden waren.

Die Planulae der verschiedenen Arten wurden jeweils in einem 250 ml Becherglas gesammelt. Direkt vor Versuchsstart wurde das Seewasser aus den Versuchsschalen zur Hälfte abgegossen und je 50 ml der gesammelten Planulae wurden in fünf Versuchsschalen

verteilt. Danach wurden die Schalen sofort bis zu 10 mm unter dem Schalenrand mit frischem Seewasser aufgefüllt.

Die Versuchsschalen wurden mit Kunststoffscheiben abgedeckt, die mit blauer Folie beklebt waren. Die Kühlung der Schalen auf $18 \pm 2^{\circ}$ C erfolgte in einem Seewasserbecken mit Durchfluss (Abb. 8b). Der Wasserstand des Durchflussbeckens lag etwa einen Zentimeter unter dem Rand der Schalen, sodass ein Austausch mit dem Wasser in den Schalen verhindert wurde.

Das Schwimm- und Siedlungsverhalten der Planulae wurde beobachtet und die Ansiedlungen auf den Substraten, den Drahtgestellen und dem Epoxydharz wurden gezählt. Zusätzlich wurden die Zahlen der Larven geschätzt, die auf dem Schalenboden, den Schalenwänden oder an dem Spannungshäutchen der Wasseroberfläche hängend gesiedelt hatten. Die erste Zählung der angesiedelten Planulae erfolgte zwei Tage nach Versuchsstart. Danach wurden die Zählungen bis zum zehnten Tag nach Versuchsstart im Abstand von zwei Tagen wiederholt, solange sich freischwimmende Planulae in den Versuchsschalen befanden.

Zum Zählen angesiedelter Planulae auf den Substratoberflächen und an den Seiten wurden die Versuchsschalen unter eine Stereolupe gestellt. Zum Zählen der unterseitig angesiedelten Planulae wurden die Substrate mit den Drahthalterungen aus den Versuchsschalen herausgenommen und umgedreht in einen mit Seewasser gefüllten Glasbecher gestellt. Die Substratunterseiten wurden waagerecht zur Wasseroberfläche ausgerichtet. Eine Folie mit aufgedrucktem Raster wurde über den Glasbecher gelegt, so dass sich die Unterseiten in vier Flächen von je einem Quadratzentimeter einteilen ließen. Die Ansiedlungszahlen auf diesen Flächen wurden dokumentiert und verglichen (2.6).

2.2.2 Ansiedlung von Planulae bei herabgesetzter Salinität

Die Siedlungsversuche mit Planulae bei herabgesetzter Salinität wurden im Juli und August 2005 durchgeführt. Larven tragende Medusen wurden im Labor einzeln in Bechergläser (*C. lamarckii, Ch. hysoscella*) oder in ein Aquarium (*C. capillata*) gesetzt. Die Gefäße enthielten frisches Seewasser mit einer Salinität von 32 PSU, entsprechend dem Salzgehalt des Seewassers beim Fang der Medusen (2.1).

Die Planulae wurden nach einer Stunde mit Pipetten vom Boden der Gefäße abgesaugt und in einen Glaskolben (1L Volumen) gegeben, der zur Hälfte mit Seewasser befüllt war. Durch Schwenken des Kolbens wurde verhindert dass sich die Larven am Grund absetzten. Je 10 ml des Seewassers mit Planulae wurden mit Pipetten in 36 Plastik-Schraubbecher überführt, um sechs Experimente mit je sechs Wiederholungen durchzuführen. Die Becher wurden bei 15° C in einem Kühlinkubator aufbewahrt.

In Experiment 1 wurde eine Salinität von 32 PSU beibehalten. In den anderen Experimenten erfolgte ein Herabsetzen der Salinität durch Zugabe von entionisiertem, auf 15°C temperiertem Wasser. Die Herabsetzung der Salinität wurde in mehreren Schritten im Abstand von 10 bzw. 14 Stunden vorgenommen (Tab. 1). Um für alle Experimente vergleichbare Versuchsbedingungen zu schaffen, wurden auch die Becher aufgefüllt, in denen die Salinität nicht geändert wurde. Dazu wurde Wasser verwendet, welches zuvor auf die entsprechende Salinität eingestellt und auf 15°C temperiert worden war.

In Experiment 1 wurde die natürliche Salinität des Seewassers von 32 PSU nicht verändert. In Experiment 2 wurde eine Salinät von 25 PSU, in Experiment 3 von 20 PSU, in Experiment 4 von 15 PSU und in Experiment 5 von 10 PSU eingestellt. In Experiment 6 wurde die Salinität bis auf 5 PSU herabgesetzt. Die Salinität des Wasser wurde mit Hilfe eines Refraktometers und der ph-Wert mit Hilfe eines ph-Meters überprüft. Die Aktivität und die sichtbaren Veränderungen der Larven bei verringerter Salinität wurden zweimal täglich, jeweils vor der weiteren Herabsetzung der Salinität, dokumentiert.

Experiment	Zeit	Zugabe entionisierten Wassers [ml]	Becherinhalt gesamt [ml]	Salinität [PSU]
1 - 6	-	0	10	32
2 - 6	Versuchsstart	1,38	11,38	28
2 - 6	nach 14 h	1,31	12,69	25
3 - 6	nach 24 h	1,66	14,35	22
3 - 6	nach 38 h	1,37	15,71	20
4 - 6	nach 48 h	2,62	18,33	17
4 - 6	nach 62 h	2,29	20,63	15
5 - 6	nach 72 h	4,76	25,38	12
5 - 6	nach 86 h	4,62	30,00	10
6	nach 96 h	11,25	41,25	7
6	nach 110 h	13,75	55,00	5

Tab. 1. Zeitplan für das Herabsetzen der Salinität in sechs Experimenten durch Zugabe entionisierten Wassers zur Ausgangsmenge von 10 ml Seewasser mit einer Salinität von 32 PSU.

Zur Überprüfung der Ansiedlungsfähigkeit von Planulae wurden 30 Kunststoffpetrischalen (55 mm Durchmesser) zur Besiedlung vorbereitet. Die Deckel der Schalen wurden mit je 10 ml natürlichem Seewasser (32 PSU Salinität) befüllt. Die Schalenböden wurde auf die befüllten Deckel aufgesetzt, sodass die Böden der Wasseroberfläche auflagen. Die befüllten

Petrischalen wurden zwei Tage stehengelassen, um die Bildung eines Biofilms an den Unterseiten der Schalenböden zu ermöglichen.

Zwei Tage nach Versuchsstart wurde das Seewasser aus den ersten 18 Petrischalen abgegossen. Die an 32, 25 und 20 PSU adaptierten Larven (Experiment 1 – 3) wurden mit je 10 ml Wasser aus den Kunststoffbechern in die Petrischalendeckel umgesetzt. Die Schalenböden wurden danach sofort wieder auf die Wasseroberfläche aufgesetzt.

Auf gleiche Weise wurden die an 15 PSU adaptierten Larven (Experiment 4) am dritten Tag nach Versuchsstart und die an 10 PSU adaptierten Larven (Experiment 5) am vierten Tag nach Versuchsstart aus den Kunstoffbechern in Petrischalen umgesetzt.

Im Abstand von 24 Stunden wurde die Zahl der Larven bestimmt, die an den schwimmenden Schalenböden angesiedelt waren. Am Ende des Versuchs wurden die noch freischwimmenden oder am Boden angesiedelten Larven in den Petrischalen mit einigen Tropfen Formalin (4 %) abgetötet und gezählt.

2.3 Zählungen von Planulae

Ende Juni 2005 wurden fünf Larven tragende Medusen von C. lamarckii sowie eine Meduse von C. capillata gesammelt. Diese wurden separat voneinander in Eimern ins Labor gebracht und dort vermessen und gewogen. Die abgetrennten Mundarme wurden in mit Seewasser gefüllten Bechergläsern so lange gespült, bis sämtliche Planulae aus den Mundarmen herausgelöst waren. Die Larven, die sich am Boden des Transporteimers angesammelt hatten, wurden mit Hilfe eines Schlauchs abgesaugt. Alle Planulae aus den Mundarmen einer Meduse wurden auf diese Weise gesammelt. Um größere Gewebeteile zu entfernen, wurde der Inhalt der Sammelbehälter durch ein Sieb (Maschenweite 1 mm) gegeben. Die Flüssigkeit mit den Larven wurde in Messkolben aufgefangen. Unter ständigem Schwenken des Kolbens (um das Absetzen der Planulae zu verhindern) wurde die Flüssigkeit dann nach und nach durch einen Planktonteiler nach Jensen (1982) gegeben. Der Vorgang wurde mit einer der acht erzeugten Unterproben wiederholt und mit einer daraus resultierenden Unterprobe nochmals durchgeführt, sodass Unterproben von 1/512 der Ausgangsprobe entstanden. Von diesen wurden drei Parallelproben mit einigen Tropfen Formalin (4%) versetzt. Die abgetöteten Larven wurden in einer Zählschale unter der Stereolupe ausgezählt.

2.4 Kultivierungsmethoden

2.4.1 Ansiedlung der Planulae zur Polypenbeobachtung

Den Planulae wurden Uhrgläser (40 mm Durchmesser) zur Besiedelung angeboten, die sich zur Beobachtung angesiedelter Polypen gut eignen. Die Uhrgläser wurden in Plastik- und Glasbehältern mit geradem Boden ausgelegt und mit gefiltertem Seewasser bedeckt. Die Planulae wurden mit Pipetten von den Böden der Eimer oder Wannen abgesaugt, in denen die reifen weiblichen Medusen nach Arten getrennt gehalten wurden. Die so gewonnenen Planulae wurden anschließend über die Uhrgläser in den Siedlungsbehältern verteilt. Die Ansiedlung erfolgte bei $18 \pm 2^{\circ}$ C bei Seewasserkühlung oder bei 15° C im Kühlinkubator. Im Sommer 2003 wurden Polypen aller fünf untersuchten Arten auf diese Weise auf Uhrgläsern angesiedelt. Den Planulae von *R. octopus* wurden in diesem Jahr zusätzlich PET-Plättchen zur Ansiedlung angeboten, die auf der Wasseroberfläche der Siedlungsbehälter verteilt wurden.

Mit den gleichen Methoden wurden im Sommer 2004 nochmals Planulae von *A. aurita*, *C. capillata* und *Ch. hysoscella* auf Uhrgläsern sowie Planulae von *C. lamarckii* an PET-Plättchen angesiedelt.

2.4.2 Kultivierung der Polypen

In einer Styroporbox vor Temperaturschwankungen geschützt wurden die jungen Polypen von Helgoland in das Zoologische Institut in Hamburg transportiert. Dort wurden sie zunächst bei 15° C im Kühlinkubator kultiviert, später auch bei anderen Temperaturen (2.5.1).

Die von der Molenwand Helgolands stammenden Polypen (2.1) wurden bis zum Herbst bei 15° C, danach bei 10° C kultiviert.

Die Kultivierung erfolgte in Glasschalen mit 125 ml Volumen, die mit natürlichem Nordseewasser (35 ± 2 PSU Salinität) gefüllt wurden, welches zuvor durch einen Faltenfilter gegeben wurde. Jede Schale wurde mit ein bis drei von Polypen besiedelten Uhrgläsern oder PET-Plättchen bestückt.

Die Fütterung der jungen Polypen erfolgte in den ersten ein bis zwei Wochen mit einem Nahrungsbrei, der mit Hilfe eines Homogenisators aus Nauplien von *Artemia salina* hergestellt wurde. Der Nahrungsbrei wurde mit etwas Seewasser verdünnt und in Kunststoffbehältern mit geradem Boden ausgegossen. Die Uhrgläser wurden in den Nahrungsbrei gesetzt und die PET-Plättchen auf die Oberfläche des Nahrungsbreis verteilt, sodass die angesiedelten Polypen die Nahrung aufnehmen konnten. Nach 30 bis 60 Minuten wurden die Uhrgläser bzw. PET-Plättchen in 125 ml Glasschalen mit frischem, gefiltertem Nordseewasser gesetzt. Die Fütterung mit Nahrungsbrei erfolgte dreimal wöchentlich.

Sobald die Polypen in der Lage waren, lebende Nauplien von *A. salina* aufzunehmen, wurden diese zur Fütterung verwendet. Sie wurden mit einer Pipette direkt in die Kulturschalen gegeben. Danach wurden die Schalen in die Kühlinkubatoren zurückgestellt und im Dunkeln gehalten, um die Verteilung der Nauplien in den Schalen zu erreichen, die sich sonst im Licht sammeln (Jarms et al. 2002a). Nach ein bis zwei Stunden wurden die Uhrgläser oder PET-Plättchen in Schalen mit frischem, gefiltertem Seewasser umgesetzt. Das Seewasser wurde zuvor, entsprechend der Kultivierungstemperatur der Polypen, temperiert. Bei Temperaturen von 20, 15 und 12,5° C wurden die Polypen wöchentlich mit lebenden Nauplien von *A. salina* gefüttert. Bei 10 °C sowie 7,5° C und 5° C erfolgte die Fütterung zweimal in drei Wochen, also etwa im zehntägigen Rhythmus.

Zur Untersuchung der an den Unterseiten der Uhrgläser angesiedelten Polypen wurden die Uhrgläser in den Hälterungsschalen mit Hilfe von Pinzetten umgedreht. Die PET-Plättchen wurden zur Untersuchung ebenfalls umgedreht. Mit Hilfe eines Gummibandes wurden sie an einer Glasscheibe (Blockschälchendeckel) am Schalenboden fixiert.

2.4.3 Aufzucht der Ephyren

Die Ephyren wurden nach ihrer Ablösung von den Strobilae aus den Polypenkulturen entnommen und in Glasschalen mit frischem Seewasser umgesetzt. Ephyren von *A. aurita* und *C. capillata* wurden direkt nach ihrer Ablösung dreimal wöchentlich mit Nauplien von *A. salina* gefüttert. Vor jeder Fütterung erfolgte das Umsetzen in Glasschalen mit frischem Seewasser. Die Ephyren von *C. lamarckii, Ch. hysoscella* und *R. octopus* wurden in den ersten zwei bis drei Wochen mit Nahrungsbrei aus Nauplien von *A. salina* ernährt (2.4.2), in den sie täglich für 30 bis 60 Minuten gesetzt wurden, bevor sie in frisches, gefiltertes Seewasser zurückgesetzt wurden. Sobald sie kräftig genug waren lebende Nauplien zu fressen, wurden sie täglich mit diesen gefüttert.

Ephyren von *C. capillata* und *A. aurita* wurden in Glasschalen im Kühlinkubator bei 5° C bzw. 10° C aufgezogen. Die Ephyren der anderen Arten (*C. lamarckii, Ch. hysoscella, R. octopus*) wurden in den ersten drei bis vier Wochen nach ihrer Ablösung bei 15° C in Glasschalen kultiviert. Anschließend wurden sie in Aquarien mit Belüftung umgesetzt, in denen sie bei Raumtemperatur ($22 \pm 2^{\circ}$ C) weiter aufgezogen wurden. Auch von *A. aurita* wurden einige Ephyren in belüftete Aquarien umgesetzt, nachdem sie zunächst etwa zwei Wochen bei 10° C in Glasschalen kultiviert worden waren.

Die Belüftung der Aquarien erfolgte durch einen Schlauch, der mit einem Saugnapf am Boden des Aquariums befestigt wurde. Die Druckluft wurde so eingestellt, dass durch die aus dem Schlauch entweichenden Luftblasen eine leichte Strömung entstand. Diese bewirkte, dass die Ephyren im Wasser trieben und nicht längere Zeit am Boden des Aquariums lagen.

In den Aquarien wurden die Ephyren täglich durch Zugabe von Nauplien von *A. salina* gefüttert, ein Wasserwechsel wurde wöchentlich durchgeführt.

Die Vermessung der frisch abgelösten Ephyren erfolgte in einigen Fällen mit Hilfe einer Stereolupe mit Messokular, meist aber anhand von Fotos der Ephyren, die mit dem Computerprogramm analySis erstellt wurden (Abb. 9). Drei Durchmesser der Ephyren wurden dokumentiert: 1. der Gesamtdurchmesser der Ephyra, von der Spitze eines Rhopalarlappens zur gegenüberliegenden Spitze, 2. der Durchmesser von der Spitze eines Rhopaliums zur Spitze des gegenüberliegenden Rhopaliums und 3. der Durchmesser der Adradien, die von dem Spalt zwischen zwei Stammlappen zum gegenüberliegendem Spalt vermessen wurden. Für die Auswertung wurde der jeweils größte gemessene Durchmesser jedes Parameters verwendet.

Die Ephyren aller untersuchten Arten wurden direkt nach der Ablösung von der Strobila vermessen. Die morphologischen Veränderungen der Ephyren während der ersten Wochen ihrer Entwicklung wurden beobachtet. Die Veränderung der Durchmesser wurde bei Ephyren von *C. capillata*, *A. aurita* und *R. octopus* während ihres Wachstums in den ersten Wochen nach der Ablösung von der Strobila dokumentiert.



Abb. 9. *Cyanea capillata.* Beispiel für die Vermessung verschiedener Durchmesser einer Ephyra. **Rot**: Gesamtdurchmesser der Ephyra, von der Spitze eines Rhopalarlappens zur gegenüberliegenden Spitze. **Grün**: Durchmesser von der Spitze eines Rhopaliums zur Spitze des gegenüberliegenden Rhopaliums. **Gelb**: Durchmesser der Adradien, vom Spalt zwischen zwei Stammlappen zum gegenüberliegenden Spalt.

2.5 Untersuchung der Einflüsse abiotischer Faktoren auf Polypen und Strobilation

2.5.1 Untersuchung des Einflusses der Temperatur

2.5.1.1 Experimente bei verschiedenen Temperaturbedingungen

Zur Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die Entwicklung und asexuelle Vermehrung der Polypen wurden Laborexperimente durchgeführt, in denen die Polypen zeitlich parallel bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen kultiviert wurden.

Die Temperaturbedingungen dreier parallel durchgeführter Experimente sind in Tabelle 2 dargestellt. Die Temperaturänderungen erfolgten in Schritten von 2,5° C pro Monat.

In Experiment 15° C wurden die Polypen nach ihrer Ansiedlung bei konstanter Temperatur von 15° C kultiviert. In Experiment 15-5-15° C wurden, durch eine Abkühlung auf 5° C im Winter, die jahreszeitlichen Änderungen der Wassertemperatur in der Deutschen Bucht simuliert. In Experiment 15-10-15° C wurde parallel zum Experiment 15-5-15° C untersucht, welche Auswirkungen es auf die Vermehrung der Polypen und die Strobilation hat, wenn die Temperaturen in den Wintermonaten weniger stark absinken.

Die Polypen wurden über Zeiträume von mindestens 10 Monaten bei unterschiedlichen Temperaturen kultiviert, pro Experiment wurden 3 - 7 Wiederholungen durchgeführt (Tab. 3).

Die Entwicklung der Polypen wurde bei allen Arten im ersten Jahr nach ihrer Ansiedlung untersucht (einjährige Polypen), bei *A. aurita*, *C. capillata* und *R. octopus* wurden die Polypen auch im zweiten Jahr nach ihrer Ansiedlung beobachtet (zweijährige Polypen).

Mit zweijährigen Polypen von *R. octopus* wurden zusätzlich Experimente durchgeführt, in denen die Polypen von Juli bis Oktober bei 15° C und anschließend bei 20° C kultiviert wurden (Experiment 15-20° C, Tab. 3).

Monot		Experiment	
WONAL	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
15. Aug 15. Sept.	15	15	15
15. Sept 15. Okt.	15	15	15
15. Okt 15. Nov.	15	12,5	12,5
15. Nov 15. Dez.	15	10	10
15. Dez 15. Jan.	15	10	7,5
15. Jan 15. Feb.	15	10	5
15. Feb 15. Mär.	15	10	5
15. Mär 15. Apr.	15	10	5
15. Apr 15. Mai	15	10	7,5
15. Mai - 15. Jun.	15	10	10
15. Jun 15. Jul.	15	12,5	12,5
15. Jul 15. Aug.	15	15	15

Tab. 2. Kultivierungstemperaturen von Polypen in drei zeitlich parallel durchgeführten Experimenten zur Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die asexuelle Vermehrung und die Strobilation.

Zudem wurden Versuche durchgeführt, bei denen Polypen von *C. capillata* im ersten Jahr nach ihrer Ansiedlung mit einer Abkühlung auf 5° C (wie in Experiment 15-5-15° C, Tab. 2) und im zweiten Jahr bei konstanten 15° C (wie in Experiment 15° C, Tab. 2) kultiviert wurden (Experiment 5-15° C, Tab. 3).

Art, Alter	Substrat	Experiment	Polypen gesamt	Wieder- holungen	Beobachtungszeitraum
		15° C	79	6	Sept. 2003 - Sept. 2004
<i>A. aurita</i> , einiährio	<i>A. aurita</i> , einjährig		78	6	Sept. 2003 - Sept. 2004
		15-5-15° C	81	6	Sept. 2003 - Sept. 2004
		15° C	33	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
<i>A. aurita</i> , zweijährig	Uhrgläser	15-10-15° C	32	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15-5-15° C	35	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15° C	71	6	Okt. 2003 - Okt. 2004
<i>C. capillata</i> , einiährio	Uhrgläser	15-10-15° C	75	6	Okt. 2003 - Okt. 2004
o		15-5-15° C	81	6	Okt. 2003 - Okt. 2004
		15° C	11	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
C. capillata,	Libralägor	5 - 15° C	25	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
zweijährig	zweijährig		20	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
			24	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
	Uhrgläser	15° C	108	7	Okt. 2003 - Aug. 2004 und Okt. 2004 - Aug. 2005
Ch. hysoscella, einiährig		15-10-15° C	108	7	Okt. 2003 - Aug. 2004 und Okt. 2004 - Aug. 2005
		15-5-15° C	113	7	Okt. 2003 - Aug. 2004 und Okt. 2004 - Aug. 2005
	6 F F	15° C	86	6	Okt. 2004 - Aug. 2005
<i>C. lamarckıı</i> , einiähria	PEI- Plättchen	15-10-15° C	86	6	Okt. 2004 - Aug. 2005
- ,- 3		15-5-15° C	85	6	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15° C	43	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
<i>R. octopus</i> , einiährio	Uhrgläser	15-10-15° C	43	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
		15-5-15° C	39	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
		15-20° C	20	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
R. octopus,	PET-	15° C	31	4	Okt. 2004 - Aug. 2005
zweijährig	Plättchen	15-10-15° C	31	4	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15-5-15° C	31	4	Okt. 2004 - Aug. 2005

Tab. 3.	Größe	der	Versuchsgruppen	und	Anzahl	der	Wiederholungen	der	Experimente	zur
Untersu	chung de	es Eir	nflusses der Tempe	ratur a	auf die St	robila	ation.			

Art, Alter	Substrat	Experiment	Polypen gesamt	Wieder- holungen	Beobachtungszeitraum
		15° C	28	3	Sept. 2003 - Sept. 2004
<i>A. aurita</i> , einiährio	Uhrgläser	15-10-15° C	28	3	Sept. 2003 - Sept. 2004
.		15-5-15° C	28	3	Sept. 2003 - Sept. 2004
		15° C	33	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
<i>A. aurita</i> , zweijährig	Uhrgläser	15-10-15° C	32	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15-5-15° C	33	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15° C	28	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
<i>C. capillata</i> , einiährio	Uhrgläser	15-10-15° C	27	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
enganng		15-5-15° C	27	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
		15° C	11	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
<i>C. capillata</i> , zweijährig	Uhrgläser	15-10-15° C	20	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15-5-15° C	24	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
Chrysaora		15° C	60	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
hysoscella,	Uhrgläser	15-10-15° C	59	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
einjahrig		15-5-15° C	61	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15° C	29	3	Okt. 2003 - Mai 2004
<i>C. lamarckıı</i> , einiährig	Uhrgläser	15-10-15° C	30	3	Okt. 2003 - Mai 2004
- ,- 3		15-5-15° C	28	3	Okt. 2003 - Mai 2004
.		15° C	45	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
<i>C. lamarckıı</i> , einiährig	PEI- Plättchen	15-10-15° C	45	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
- ,- 3		15-5-15° C	45	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
		15° C	43	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
<i>R. octopus</i> , einiährio	Uhrgläser	15-10-15° C	43	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
<u>.</u>		15-5-15° C	39	3	Okt. 2003 - Okt. 2004
		15-20° C	20	3	Okt. 2004 - Aug. 2005
R. octopus,	PET-	15° C	31	4	Okt. 2004 - Aug. 2005
zweijährig	Plättchen	chen 15-10-15° C 31 4 (Okt. 2004 - Aug. 2005	
		15-5-15° C	31	4	Okt. 2004 - Aug. 2005

Tab. 4. Größe der Versuchsgruppen und Anzahl der Wiederholungen der Experimente zur Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf den Polypenzuwachs und die Cystenbildung.

2.5.1.2 Dokumentation des Polypenzustands und der asexuellen Vermehrung bei verschiedenen Temperaturbedingungen

Die Entwicklung des Zustands der Polypen und die verschiedenen Formen ihrer asexuellen Vermehrung bei unterschiedlichen Temperaturen (2.5.1.1) wurden verfolgt. Monatlich wurden die Polypenzahlen in den Kulturen ermittelt. Der Anstieg der Polypenzahl durch asexuelle Vermehrung (Zuwachs) bzw. die Abnahme der Polypenzahl durch Mortalität (sinkender Zuwachs) wurde dokumentiert. Überstieg die Mortalität den Zuwachs, ergaben sich negative Zuwachsraten.

Bei den monatlichen Zählungen wurde der Zustand jedes Polypen beurteilt. Dazu wurden 4 Zustandskategorien (ZK) festgelegt:

- ZK4: Guter bis sehr guter Zustand, Tentakel voll ausgestreckt oder leicht kontrahiert.
- ZK3: Guter Zustand, Tentakel aber deutlich verkürzt, Beutefang und Nahrungsaufnahme dennoch möglich.
- ZK2: Schlechter Zustand, Tentakel nur noch als Vorwölbungen vorhanden oder ganz reduziert, keine Nahrungsaufnahme möglich, in einigen Fällen Blasenbildung an der Körperwand.
- ZK1: Sehr schlechter Zustand, Polypenkörper nur noch als Gewebekugel vorhanden, keine Tentakel oder Mundöffnung erkennbar.

Um ein Gesamtbild des Zustands der Polypen einer Versuchsgruppe zu erhalten, wurde anhand der Zustandskategorien nach folgender Formel ein Zustandsindex (ZI) errechnet:

 $ZI = (n_{ZK4} * 4 + n_{ZK3} * 3 + n_{ZK2} * 2 + n_{ZK1} * 1) / n_{Start}$

 n_{ZK4} = Anzahl der Polypen der ZK4 n_{ZK3} = Anzahl der Polypen der ZK3 n_{ZK2} = Anzahl der Polypen der ZK2 n_{ZK1} = Anzahl der Polypen der ZK1 n_{Start} = Anzahl der Polypen bei Versuchsstart

Ein hoher Zustandsindex drückte einen guten Gesamtzustand der Polypen einer Versuchsgruppe aus. Da die Anzahl der Polypen in die Berechnungsformel des Zustandsindexes einbezogen wurde, kam im Zustandsindex auch ein Anstieg der Polypenanzahl bzw. die Mortalität der Polypen in den Versuchsgruppen zum Ausdruck. Der Zustandsindex stieg bei einer Vermehrung der Polypen oder sank bei ihrer Mortalität.

Die Zustandsindizes (Mittelwerte der Wiederholungen) wurden gemeinsam mit dem Polypenzuwachs (Mittelwerte der Wiederholungen) graphisch dargestellt. Der Kurvenverlauf

der Zustandsindizes entsprach dem der Zuwachsraten sofern der Zustand der Polypen sehr gut (ZK4) war. Verschlechterte sich der Zustand der Polypen sanken die Zustandsindizes gegenüber den Zuwachsraten ab.

Bei einsetzender Strobilation wurde zweimal wöchentlich geprüft, wie viele Strobilae in den Kulturen vorhanden waren, wie viele Ephyren sich innerhalb der Strobilae entwickelten und wie viele Ephyren sich bereits von den Strobilae gelöst hatten. Die Mittelwerte der in den Strobilae der selben Experimente erzeugten Ephyrenzahlen wurden berechnet.

Die Dauer einzelner Strobilationen wurde dokumentiert, wobei eine Einschnürung unterhalb des Tentakelkranzes des Polypen als Strobilationsbeginn und die Ablösung der letzten Ephyra als Strobilationsende bezeichnet wurde. In den Vergleich der Strobilationsdauer bei verschiedenen Temperaturen wurden nur solche Strobilationen einbezogen, die bei derselben Temperatur begannen und endeten.

Aus der Gesamtzahl der Strobilationen während des Beobachtungszeitraumes und den Polypenzahlen (Mittelwerte der monatlich gezählten Polypen) wurde der prozentuale Anteil strobilierender Polypen berechnet. Strobilierten die Polypen mehrmals während der Versuchszeit ergab sich durch diese Berechnung ein prozentualer Anteil strobilierender Polypen von über 100 %. Die prozentualen Anteile strobilierender Polypen (Mittelwerte der Wiederholungen) in den Experimenten mit unterschiedlichen Temperaturbedingungen (2.5.1.1) wurden verglichen.

Die von den Polypen produzierten Cysten wurden monatlich gezählt und die produzierten Cysten pro Polyp berechnet, wobei die Polypenanzahl zu Beginn des Experiments zur Berechnung eingesetzt wurde. Die monatlichen Anzahlen der pro Polyp produzierten Cysten (Mittelwerte der Wiederholungen) wurden graphisch dargestellt.

Zusätzlich wurden die produzierten Gesamtcystenzahlen am Ende der Beobachtungszeit summiert. Die während des Beobachtungszeitraums produzierte Gesamtcystenzahl pro Polyp wurde berechnet, wobei die gemittelte Polypenanzahl (Mittelwert der monatlich gezählten Polypen) in die Berechnung eingesetzt wurde. Die produzierten Gesamtcystenzahlen pro Polyp (Mittelwerte der Wiederholungen) in den Experimenten mit unterschiedlichen Temperaturbedingungen (2.5.1.1) wurden verglichen.

In den Tabellen 3 und 4 ist zusammengefasst, wie viele Polypen in den verschiedenen Experimenten eingesetzt wurden, wie viele Wiederholungen durchgeführt wurden, in welchen Zeiträumen die Versuche stattfanden und an welchen Substraten die Versuchspolypen angesiedelt waren.

2.5.2 Untersuchung des Einflusses des Lichts

2.5.2.1 Experimente bei verschiedenen Lichtbedingungen

Der Einfluss des Lichts auf die Strobilationszeiten und die Anzahl der produzierten Ephyren wurde an Polypen der Arten *A. aurita* und *C. capillata* untersucht. Für die Untersuchungen wurden auf Uhrgläsern angesiedelte Polypen im ersten Jahr nach ihrer Ansiedlung verwendet (einjährige Polypen, Tab. 5).

Mit Polypen beider Arten wurden zeitlich parallel die Experimente "Licht" und "Dunkel" bei gleichen Temperaturbedingungen wie in Experiment 15-5-15° C (2.5.1.1, Tab. 2) durchgeführt. Die Polypen beider Experimente wurden im selben Kühlinkubator kultiviert. Die Kulturen in Experiment "Licht" waren durch ein Glasfenster in der Tür des Kühlinkubators dem natürlichen Tageslicht ausgesetzt. Das Glasfenster war einem Außenfenster zugewandt und mit Pergamentpapier beklebt, um den Lichteinfluss bei direkter Sonneneinstrahlung zu dämpfen. Die Kulturen in Experiment "Dunkel" waren durch lichtundurchlässige Abdeckungen vom Licht abgeschirmt. Sie wurden nur zur Futterzugabe, zum Wasserwechsel und zur Untersuchung der Polypen kurzzeitig dem Licht ausgesetzt.

Die Versuchsgruppengrößen und Beobachtungszeiträume der durchgeführten Experimente sind in Tabelle 5 zusammengefasst.

		ou oblication.		
Art, Alter	Experiment	Polypen gesamt	Wiederholungen	Beobachtungzeitraum
A aurita, oiniöhrig	Licht	77	6	Sept. 2003 - Sept. 2004
A.auma, emjanny	Dunkel	81	6	Sept. 2003 - Sept. 2004
	Licht	27	3	Sept. 2003 - Sept. 2004

3

Sept. 2003 - Sept. 2004

Tab. 5. Größe der Versuchsgruppen und Anzahl der Wiederholungen der Experimente zur Untersuchung des Lichteinflusses auf die Strobilation.

2.5.2.2 Dokumentation der Strobilation bei verschiedenen Lichtbedingungen

26

Dunkel

C. capillata, einjährig

Die Erfassung der Strobilationszeiten, der Strobilationsraten und der produzierten Ephyrenzahlen erfolgte mit den gleichen Methoden wie in den Experimenten mit unterschiedlichen Temperaturbedingungen (2.5.1.2).

2.5.3 Untersuchung des Einflusses herabgesetzter Salinität

2.5.3.1 Experimente bei herabgesetzter Salinität

Zur Untersuchung der Auswirkung herabgesetzter Salinität auf die Polypen und die Strobilation wurden Polypen der Arten *A. aurita*, *C. capillata* und *C. lamarckii* im zweiten Jahr nach ihrer Ansiedlung verwendet (zweijährige Polypen). Diese wurden im ersten Jahr nach ihrer Ansiedlung (2004 - 2005) bei einer Salinität von 35 ± 2 PSU kultiviert.

Ab Mitte Oktober 2005 wurden die Polypen bei einer Temperatur von 15° C schrittweise an Seewasser mit herabgesetzter Salinität adaptiert, indem die besiedelten Uhrgläser bzw. PET-Plättchen in Seewasser mit geringerer Salinität umgesetzt wurden. Die Adaption auf die Salinität von 20 PSU erfolgte in zweitägigen Schritten von 2-3 PSU, das weitere Herabsetzen der Salinität erfolgte in fünftägigen Schritten (Tab. 6).

Das Seewasser wurde mit entionisiertem Wasser verdünnt, bis die gewünschte Salinität eingestellt war und auf 15° C temperiert. Die Kontrolle der Salinität erfolgte mit einem Refraktometer, das mit Standardseewasser (S = 34,992) geeicht wurde.

Tab. 6. Zeitlicher Ablauf des Herabsetzens der Salinität [PSU] in verschiedenen Experimenten. Angegeben sind die Daten (Oktober und November 2005) an denen die Versuchspolypen in Wasser mit der angegebenen Salinität umgesetzt wurden.

Experiment	14.10.	16.10.	18.10.	20.10.	22.10.	24.10.	26.10.	31.10.	04.11.	09.11.	14.11.
10 PSU / 8 PSU	33	30	28	25	22	20	18	15	12	10	8
12 PSU	-	-	33	30	28	25	22	20	18	15	12
20 PSU	-	-	-	-	-	33	30	28	25	22	20
28 PSU	-	-	-	-	-	-	-	-	33	30	28

Eine Woche nach der Adaption an die herabgesetzten Salinitäten wurde die Kultivierungstemperatur gesenkt. In den Kulturen von *A. aurita* und *C. lamarckii* wurde die Temperatur von 15° C auf 10° C, in den Kulturen von *C. capillata* von 15° C auf 5° C gesenkt. Die Temperaturänderungen erfolgten in 14-tägigen Schritten um je 2,5° C.

Mit jeder Art wurden vier Experimente mit je sechs Wiederholungen durchgeführt, bei denen die Polypen zeitlich parallel über mehrere Monate bei Salinitäten von 36, 28, 20 und 12 PSU kultiviert wurden (Tab. 7). In weiteren Experimenten wurden die Polypen in Wasser mit Salinitäten von unter 12 PSU umgesetzt. In den Kulturen von *C. lamarckii* und *C. capillata* wurde die Salinität von 12 PSU auf 10 PSU herabgesetzt. In den Kulturen von *A. aurita* wurde die Salinität bis auf 8 PSU gesenkt (Tab. 7). Die Polypen von *A. aurita* wurden drei Monate bei 8 PSU und danach wieder bei 12 PSU kultiviert, wobei die Salinität in zweitägigen Schritten um je 2 PSU erhöht wurde (Experiment 8 – 2 PSU, Tab. 7). Später wurde die Salinität dann erneut gesenkt, zunächst auf 10 PSU, zwei Tage später auf 8 PSU

(Experiment 12 - 4 PSU, Tab. 7). Schließlich wurde die Salinität in fünftägigen Schritten um je 2 PSU bis auf 4 PSU herabgesetzt.

Art, Alter	Substrat	Experiment	Polypen gesamt	Wieder- holungen	Beobachtungzeitraum
		36 PSU	162	6	Nov. 2005 - Mai 2006
		28 PSU	191	6	Nov. 2005 - Mai 2006
Λ aurita zweijähriα	Libraläsor	20 PSU	198	6	Nov. 2005 - Mai 2006
A. auma, Zweijanny	Ulligiasei	12 PSU	205	6	Nov. 2005 - Mai 2006
		8 - 12 PSU	177	6	Nov. 2005 - Mai 2006
		12 - 4 PSU	132	6	26.07 10.08.2006
	Uhrgläser	36 PSU	148	6	Nov. 2005 - Jun. 2006
		28 PSU	166	6	Nov. 2005 - Jun. 2006
C. capillata, zweijährig		20 PSU	159	6	Nov. 2005 - Jun. 2006
		12 PSU	152	6	Nov. 2005 - Jun. 2006
		10 PSU	121	6	09.1115.11.2005
		36 PSU	112	6	Nov. 2005 - Mär. 2006
<i>C. lamarckii</i> , zweijährig		28 PSU	125	6	Nov. 2005 - Mär. 2006
	PET-Plättchen	20 PSU	123	6	Nov. 2005 - Mär. 2006
		12 PSU	123	6	Nov. 2005 - Mär. 2006
		10 PSU	96	6	09.1115.11.2005

Tab. 7. Größe der Versuchsgruppen und Anzahl der Wiederholungen der Experimente zur Untersuchung des Einflusses herabgesetzter Salinität auf den Polypenzuwachs und die Strobilation.

2.5.3.2 Dokumentation des Polypenzustands und der asexuellen Vermehrung bei herabgesetzter Salinität

In den Kulturen mit Salinitäten von 36, 28, 20 und 12 PSU wurden die Polypen zweimal monatlich gezählt. Steigende und sinkende Polypenzahlen wurden als prozentualer Zuwachs bzw. negativer prozentualer Zuwachs der Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart graphisch dargestellt. Der Zustand der Polypen bei unterschiedlichen Salinitäten wurde nach den in 2.5.1.2 beschriebenen Kategorien beurteilt und ebenfalls graphisch dargestellt.

Bei einsetzender Strobilation wurden die Kulturen zweimal wöchentlich kontrolliert. Die Strobilae und die frei gewordenen Ephyren wurden gezählt. Das zeitliche Auftreten der Ephyren wurde kumulativ dargestellt.

Aus der Polypenzahl bei Versuchsbeginn und der Gesamtzahl der im Beobachtungszeitraum gezählten Strobilae wurde der prozentuale Anteil strobilierender Polypen bei verschiedenen Salinitäten (Mittelwerte der Wiederholungen) berechnet und verglichen. Aus der Gesamtzahl der im Beobachtungszeitraum aufgetretenen Strobilae und Ephyren wurde die durchschnittliche Anzahl produzierter Ephyren pro Strobila bei unterschiedlichen Salinitäten berechnet (Mittelwerte der Wiederholungen) und verglichen.

2.6 Statistische Methoden

Die statistische Auswertung wurde mit Hilfe des Computerprogramms SigmaStat (Version 3.2) durchgeführt. Testergebnisse mit p < 0.05 wurden als "signifikant" eingestuft.

Zur Auswertung der Siedlungsversuche wurde die prozentuale Verteilung angesiedelter Planulae an den Substratunterseiten (Vergleichsflächen von je 1 cm²) anhand des Friedmann-Tests (Rangvarianzanalyse) mit anschließendem Wilcoxon-Wilcox-Test (Köhler et al. 2002, Sachs 1999) auf signifikante Unterschiede geprüft.

Ein statistischer Vergleich des prozentualen Anteils strobilierender Polypen sowie der Anzahl der pro Strobila gebildeten Ephyren in den verschiedenen Experimenten wurde anhand einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) oder – bei nicht gegebener Normalverteilung bzw. Varianzhomogenität – anhand des H-Tests nach Kruskal-Wallis durchgeführt. Als Post hoc - Test wurde der Fisher's Least Significance Difference (LSD)-Test bzw. der Nemeyi-Test (Köhler et al. 2002, Sachs 1999) angewendet, wobei die Rangsummendifferenz mit ND bezeichnet wurde.

Beim Vergleich zweier Versuchsgruppen mit Normalverteilung wurde der t-Test angewandt. Lag keine Normalverteilung vor, erfolgte der Vergleich mit dem Rangsummentest (U-Test) nach Mann und Whitney, wobei der Rangsummenwert mit T bezeichnet wurde.

Zur Überprüfung von Korrelationen zwischen zwei Parametern wurde die Rangkorrelation nach Spearman verwendet.

3 Ergebnisse

3.1 Beschreibungen verschiedener Stadien im Lebenszyklus der untersuchten Scyphozoa

3.1.1 Unterscheidung der Medusen verschiedener Arten

Anhand ihrer deutlichen Unterscheidungsmerkmale (2.1) waren die Medusen der Gattungen *Aurelia, Cyanea, Chrysaora* und *Rhizostoma* auch im schwimmenden Zustand im Feld gut zu bestimmen. In der Ring- und Längsmuskulatur dreier untersuchter Medusen der Gattung *Cyanea* (Schirmdurchmesser 28 - 36 cm), die in der Umgebung Helgolands gefangen wurden, waren regelmäßige, zapfenförmige Einstülpungen vorhanden (Abb. 10a). Das Merkmal, anhand dessen die Medusen als *C. capillata* bestimmt wurden (2.1), war auch ohne Lupe erkennbar. Durch die regelmäßige Anordnung der Einstülpungen hatte die Ringmuskulatur eine quer zu ihrem Verlauf, radial verlaufende Streifenstruktur (Abb. 10b).

Die Muskulatur der Medusen von *C. lamarckii* wies feine, quer zur Muskulatur verlaufende Radialfurchen auf, die nur bei Vergrößerung mit der Stereolupe zu erkennen waren (Abb. 10c). Einstülpungen in der Muskulatur waren bei 15 untersuchten Medusen von *C. lamarckii*, mit Schirmdurchmessern von 7 - 18 cm, nicht vorhanden.

Bei jungen (aus der Ostsee stammenden) Medusen von *C. capillata*, mit geringen Schirmdurchmessern von 12 - 65 mm, waren keine Strukturen in der Muskulatur vorhanden. Nur bei der größten der 13 untersuchten Medusen mit einem Schirmdurchmesser von 85 mm traten Einstülpungen in der Ringmuskulatur auf (Tab. 8, Abb. 11 a,b).

Tab. 8. Schirmdurd	hmesser junger Medusen vor	n Cyanea capillata aus	der Ostsee (Kieler Bucht,
Yachthafen Strande	e, gefangen Anfang Juni bei	einer Salinität von 15 l	PSU) und Ergebnisse der
Untersuchung de	es Bestimmungsmerkmals	"Muskulatureinstülpung	gen". Dm Durchmesser,
Me Muskulatureinst	ülpungen, - nicht vorhanden, + [,]	vorhanden.	

Meduse Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Dm [mm]	12	16	16	18	19	19	20	21	23	40	55	65	85
Ме	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+





Abb. 10. Unterschiede in der Ringmuskulatur von *Cyanea capillata* und *Cyanea lamarckii.* **a**, **b** *Cyanea capillata*. Ringmuskulatur mit zahlreichen zapfenförmigen Einstülpungen (Pfeile) **a** bei Durchlicht und Vergrößerung mit der Stereolupe. **b** Senkrecht zur Muskelstruktur verlaufende Streifenstruktur ohne Vergrößerung mit der Stereolupe. **c** *Cyanea lamarckii*. Ringmuskulatur mit Radialfurchen (Pfeil) bei Durchlicht und Vergrößerung mit der Stereolupe. Alle Messbalken = 5 mm.



Abb. 11. *Cyanea capillata.* Muskulatur junger Medusen bei Durchlicht. **a** Meduse mit 65 mm Schirmdurchmesser ohne Strukturen in der Muskulatur. **b** Meduse mit 85 mm Schirmdurchmesser mit Einstülpungen in der Ringmuskulatur (Pfeil). **LM** Längsmuskulatur, **RM** Ringmuskulatur, **T** Tentakel. Messbalken = 2 mm.

3.1.2 Beschreibung der Gonaden und Larven

Alle fünf untersuchten Arten von Scyphomedusen hatten vier Gonaden mit interradialer Lage, alternierend mit der Lage der Mundarme (Abb. 12). Bei den untersuchten Medusen von *Cyanea* waren die Gonaden stark entwickelt und hingen aus den Subgenitalhöhlen an der Schirmunterseite heraus (Abb. 12b, 12c).

Die untersuchten Semaeostomeae waren Larven tragend, bei allen vier Arten wurden neben reifen Oocyten auch Embryonen in den weiblichen Gonaden gefunden. Die Planulae befanden sich bei *A. aurita, C. capillata* und *C. lamarckii* in den Bruttaschen der Mundarme weiblicher Medusen (Abb. 13a - c). Die Planulae von *Ch. hysoscella* befanden sich, neben Oocyten und Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien, in den Gonaden der Medusen. Bei vier untersuchten Medusen von *Ch. hysoscella* mit Schirmdurchmessern von 8 - 15 cm waren Oocyten und Spermienfolikel in nebeneinander liegenden Teilen derselben Gonade vorhanden (Abb. 13d).

Die männlichen und weiblichen Medusen von *R. octopus* hatten unterschiedlich gefärbte Gonaden. Die Gonaden der weiblichen Medusen waren orange-braun, die der Männchen blau gefärbt (Abb. 12e, f). In den weiblichen Gonaden der untersuchten Medusen mit 15, 16 und 21 cm Schirmdurchmesser befanden sich braune Oocyten mit deutlich erkennbarer Eimembran. Embryonen oder Planulae waren in den Gonaden nicht vorhanden. Proben der reifen männlichen Gonaden von Medusen mit 16 cm, 17 cm und 22 cm Schirmdurchmesser enthielten bewegliche Spermien.

Die Entwicklung der befruchteten Eier von *R. octopus* zu Planulae konnte bei der gemeinsamen Kultivierung einer weiblichen und einer männlichen Meduse verfolgt werden. Die von der weiblichen Meduse abgegebenen Oocyten sanken auf den Boden des Hälterungsbeckens. Nach 24 Stunden befanden sich dort Zygoten in verschiedenen Furchungsstadien (Abb. 14a). Weitere 24 Stunden später waren die ersten freischwimmenden Planulae zu beobachten (Abb. 14b), die sich nach ihrer Ansiedlung zu Polypen entwickelten (Abb. 14c, siehe auch 3.1.3).

Eine Übersicht über die Größen der Planulae der verschiedenen Arten zeigt Tabelle 9. Die Planulae von *R. octopus* waren mit einer Länge von 107 - 148 µm deutlich kleiner als die Planulae anderer Arten. Die Planulae einer Meduse von *Ch. hysoscella* hatten stark variierende Größen von 120 - 380 µm. Bei allen anderen untersuchten Arten waren die Unterschiede in den Größen der Planulae vergleichsweise gering (Tab. 9).



Abb. 12. Alternierende Lage der Gonaden und Mundarme an der Schirmunterseite von Medusen. **a** Aurelia aurita (\bigcirc). **b** Cyanea capillata (\bigcirc). **c** Cyanea lamarckii (\bigcirc). **d** Chrysaora hysoscella (\bigcirc). **e** Rhizostoma octopus (\bigcirc). **f** Rhizostoma octopus (\bigcirc), Mundarme entfernt. **G** Gonade, **M** Mundarm. Alle Messbalken = 5 cm.



Abb. 13. a - c Bruttaschen mit Planulae in den Mundarmen von Medusen verschiedener Arten. **a** Aurelia aurita. **b** Cyanea capillata. **c** Cyanea lamarckii. **d** Zwittrige Gonade einer Meduse von *Chrysaora hysoscella*, links weibliche Gonade (**WG**) mit Embryonen, rechts männliche Gonade (**MG**) mit Spermienfolikeln. **B** Bruttasche, **P** Planulae. Messbalken: **a**, **c**, **d** = 1 mm, **b** = 1 cm.



Tab. 9. Minimal- und Maximalgrößen sowie Mittelwerte vermessener Planulae verschiedener Scyphozoa. **Dm Meduse** Durchmesser beprobter Medusen, **m** Mittelwert, **n**_M Anzahl beprobter Medusen, **n**_P Anzahl vermessener Planulae, **Planula max** größte vermessene Planula, **Planula min** kleinste vermessene Planula, **Stabw** Standardabweichung.

Art	Datum	Dm Meduse [cm]	n _M	n _P	Planula max [µm]		Planula min [µm]		Planula m ± Stabw [µm]	
					Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite
A. aurita	02.07.2004	24	1	34	279	102	208	79	222 ± 25	95 ± 9
A. aurita	02.07.2004	25	1	28	285	99	228	66	243 ± 27	89 ± 11
C. capillata	30.06.2005	28	1	30	266	168	219	123	240 ± 18	148 ± 12
C. capillata	06.07.2004	32	1	30	265	191	211	129	237 ± 23	165 ± 15
C. lamarckii	12.07.2003	8-14	4	30	220	120	160	100	193 ± 15	112 ±10
Ch. hysoscella	16.07.2003	17	1	30	380	220	120	80	235 ± 94	140 ± 43
R. octopus	21.08.2003	16	1	32	148	87	107	77	127 ± 11	84 ± 8

Die Weibchen von *C. lamarckii* mit einem Schirmduchmesser von 13 - 18 cm trugen zwischen 790 000 und über 2,3 Millionen Planulae in den Bruttaschen der Mundarme (Abb. 15). Die Anzahl der Larven stieg linear mit dem Schirmdurchmesser ($R^2 = 0.95$). Ein Weibchen von *C. capillata*, mit einem Schirmdurchmesser von 28 cm, trug 1,8 Millionen Planulae in den Bruttaschen. Die genauen Larvenzahlen (Mittelwerte mit Standardabweichungen aus 3 Wiederholungen) und das Gewicht der verschiedenen Körperteile der Larven tragenden Medusen sind in Tabelle 10 zusammengefasst.



Abb. 15. Larvenzahlen (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 3) in den Bruttaschen von Medusen der Arten *Cyanea lamarckii* und *Cyanea capillata* mit verschiedenen Schirmdurchmessern.
Art	Durch- messer [cm]	Mundarme [g]	Gonade [g]	Schirm und Tentakel [g]	Gewicht [g]	Planulae Mittelwert ± Stabw
C. lamarckii	13	52,46	15,96	118,09	186,51	895147 ± 49156
C. lamarckii	14	52,68	16,42	119,88	188,98	779264 ± 53359
C. lamarckii	16	77,59	25,65	165,87	269,11	1652907 ± 81824
C. lamarckii	17	59,77	22,35	174,01	256,13	1952085 ± 96105
C. lamarckii	18	115,97	35,76	216,99	413,72	2356224 ± 286916
C. capillata	28	693,58	83,19	698,71	1483	1840981 ± 28433

Tab. 10. Gewicht verschiedener Körperteile von Medusen der Arten *Cyanea lamarckii* und *Cyanea capillata* mit verschiedenen Schirmdurchmessern und Anzahlen der Larven, die sich in den Mundarmen der Medusen befanden (Mittelwerte ± Standardabweichungen dreier Unterproben).

Abbildung 16a zeigt die Gonade einer weiblichen, Larven tragenden Meduse von *C. lamarckii*, deren Schirmunterseite in Abbildung 12c gezeigt ist. Die Bruttaschen der Mundarme dieser Meduse waren mit Planulae gefüllt, gleichzeitig befanden sich zahlreiche reife Oocyten in der Gonade.



Abb. 16. *Cyanea lamarckii.* **a** Gonade einer weiblichen Meduse mit Oocyten. **b** Junger, aus Planulocyste entwickelter Polyp und zahlreiche unentwickelte Planulocysten. **O** Oocyte, **PC** Planulocyste. Messbalken: $\mathbf{a} = 1$ mm, $\mathbf{b} = 0.5$ mm.

3.1.3 Entwicklung der Polypen aus Planulae und Beschreibung der Polypen

Die Planulae aller untersuchten Semaeostomeae sammelten sich nach dem Verlassen der Bruttaschen der weiblichen Medusen am Boden der Hälterungsgefäße. Nach ein bis mehreren Tagen schwammen die Larven von *C. capillata, C. lamarckii* und *Ch. hysoscella* auf und bewegten sich frei im Wasserkörper. Auch die Planulae von *R. octopus*, die sich nach der Befruchtung der Oocyten am Boden entwickelten, schwammen später auf. Die Planulae von *A. aurita* zeigten ein abweichendes Verhalten. Sie bewegten sich meist in engem Kontakt zu den Wänden der Versuchsschalen oder Hälterungsgefäße aufwärts, nur wenige schwammen frei im Wasser.

Die Fortbewegung der Planulae aller untersuchten Arten erfolgte unter Rotationsbewegungen um die eigene Körperachse. Nach dem Auftreffen auf ein Substrat oder eine Substratunterseite bewegten sich die Planulae parallel zur Substratfläche fort. An einigen Stellen stoppten die Larven ihre Fortbewegung und orientierten sich für einige Minuten vertikal zur Substratfläche. Dabei wurde der Sekunden bis mehrere Bewegungsvorderpol zum Substrat gerichtet, während die Planula weiterhin kreisende Bewegungen um die eigene Achse ausführte. Danach erfolgte entweder die Festheftung am Substrat oder die Bewegung über die Substratfläche wurde fortgesetzt. Zudem wurde das wiederholte Aufschwimmen und Ansetzen an verschiedene Substrate wurde beobachtet.

Nach dem Festsetzen an einem Substrat entwickelten sich die Planulae von *C. capillata, Ch. hysoscella, R. octopus* und *A. aurita* direkt zu Polypen (Abb. 14). Planulae von *C. lamarckii* bildeten dagegen weiße Cysten (Abb. 16b). Nur 15,2 % der über 2000 beobachteten Cysten (n = 2118) hatten sich am zehnten Tag nach der Ansiedlung der Planulae zu Polypen entwickelt.

Bei der Metamorphose der Planulae zu Polypen entwickelten die Arten *A. aurita*, *R. octopus* und *C. lamarckii* innerhalb von ein bis zwei Tagen nach der Festheftung vier Primärtentakel. *C. capillata* und *Ch. hysoscella* bildeten zunächst nur zwei Primärtentakel, zwei weitere Tentakel erschienen einen Tag später. Die beiden zuerst gebildeten Tentakel waren dann schon deutlich länger als später gebildete (Abb. 17).



Abb. 17. *Chrysaora hysoscella*. Metamorphose von Planulae zu Polypen. 1 angesiedelte Planula. 2 Tentakelloser Polyp mit Mundöffnung (Pfeil). 3 Polyp mit zwei gegenüberliegenden Primärtentakeln. 4 Polyp mit zwei Primärtentakeln und zwei dazwischen liegenden Tentakelknospen. 5, 6 Polypen mit vier Tentakeln. Primärtentakel länger als die beiden später gebildeten Tentakel. PT Primärtentakel. Messbalken = 0,5 mm.

Die Mundöffnung des Polypen entstand vor oder während der Tentakelbildung. Der Polyp war dann sofort zur Aufnahme des aus Artemiennauplien hergestellten Nahrungsbreis in der Lage (2.4.2) und verfärbte sich danach rötlich. Die Polypen nahmen im Laufe ihrer weiteren Entwicklung an Größe zu und bildeten in der Regel acht bis 16 Tentakel, einige Polypen bildeten bis zu 24 Tentakel. Ein Teil der jungen Polypen entwickelten sich nicht über das 4-Tentakel Stadium hinaus und ging schließlich ein. Besonders schnell lief die Entwicklung der Polypen von *A. aurita* ab. Sie entwickelten schon innerhalb von drei Tagen bis zu acht Tentakel und waren dann bereits in der Lage, lebende Nauplien von *A. salina* zu fangen. Die Scyphistomae der anderen Arten nahmen erst nach ein- bis dreiwöchiger Fütterung mit Nahrungsbrei lebende Nauplien auf.

Die ausgewachsenen Polypen der verschiedenen Arten erreichten eine Größe von 1,5 bis 2,5 mm. Die Körper der Scyphistomae war bei allen Arten in einen becherförmigen Hauptteil (Calyx) mit kurzem Stiel und basalem Fuß gegliedert (Abb. 18a, e, i, m, q). Am oberen Ende des Calyx befanden sich ein Tentakelkranz und eine zentrale Mundöffnung. Polypen, die mit dem Fuß am Untergrund saßen, streckten die Tentakel meist zur Seite aus und einige Tentakelenden lagen dem Boden auf (Abb. 18a, e, m). Polypen, die an Substratunterseiten angesiedelt waren, streckten ihre Tentakel lang nach unten aus.

Die Polypen der vier Arten der Semaeostomeae konnten aufgrund ihrer sehr ähnlichen Morphologie in den Laborkulturen nicht eindeutig unterschieden werden. Es gab einige Unterschiede in der Form und Gestalt der Polypen, aufgrund der großen Form- und Größenvariabilität innerhalb einer Art waren aber keine artspezifischen morphologischen Merkmale erkennbar. Die Polypen von *R. octopus* unterschieden sich durch ihr auffälliges, großes Manubrium von den Polypen der Semaeostomeae (Abb. 18q).



(vorherige Seite). Scyphistomae verschiedener Arten und Strobilae in verschiedenen Abb. 18. Entwicklungsstadien. a-d Aurelia aurita. a Scyphistoma. b Frühe Strobila mit vier Ephyrenanlagen. c Weit entwickelte Strobila mit sieben Ephyrenanlagen. d Sehr weit entwickelte Strobila mit vier Ephyren und Restpolyp mit regenerierten Tentakeln. e-h Cyanea capillata. e Scyphistoma. f Frühe Strobila mit zwei Ephyrenanlagen. g Weit entwickelte Strobila mit drei Ephyrenanlagen. h Sehr weit entwickelte Strobila mit drei Ephyren und tentakellosem, kleinem Restpolyp. i-I Cyanea lamarckii. i Scyphistoma. j Frühe Strobila mit fünf Ephyrenanlagen. k Weit entwickelte Strobila mit 16 Ephyrenanlagen und tentakellosem Restpolyp. I Von der Strobila gelöste Ephyrenkette mit sieben Ephyren. **m-p** Chrysaora hysoscella. **m** Scyphistoma. **n** Frühe Strobila mit drei Ephyrenanlagen. o Weit entwickelte Strobila mit vier Ephyrenanlagen. p Sehr weit entwickelte Strobila mit vier Ephyren und Restpolyp mit regenerierten Tentakeln. q-t Rhizostoma octopus. q Scyphistoma mit langem Manubrium und Cysten. r Frühe Strobila mit drei Ephyrenanlagen. s Weit entwickelte Strobila mit vier Ephyrenanlagen. t Sehr weit entwickelte Strobila mit drei Ephyren und Restpolyp mit regenerierten Tentakeln. C Calyx, CY Cyste, E Ephyra, **EA** Ephyrenanlage, **F** Fuß, **MÖ** Mundöffnung, MA Manubrium, RP Restpolyp, S Stiel, T Tentakel. Messbalken: a, b, e, k, l, q, r, s, t = 1 mm, c, d, f, **g**, **h**, **i**, **j**, **m**, **n**, **o**, **p** = 0,5 mm.

3.1.4 Asexuelle Vermehrung, Strobilation, Ephyren und ihre Entwicklung

Verschiedene Formen der asexuellen Vermehrung führten zum Anstieg der Polypenzahlen in den Kulturen. Die verschiedenen beobachteten Typen der asexuellen Vermehrung sind in Abbildung 19 am Beispiel verschiedener Arten dargestellt.

Die Bildung von Tochterpolypen erfolgte durch die Polypenknospung an der Körperwand (Abb. 19a) oder durch die Knospung am Ende eines vom Polypen gebildeten Stolos (Abb. 19b). Die Stolonenknospung kam aber nur bei *A. aurita* und *C. capillata* vor. Nach dem Knospungsprozess löste sich der Tochterpolyp als eigenständiges Individuum ab.

Bei der Vermehrung durch Längsteilung erweiterte sich der Tentakelkranz des Polypen durch die Bildung zusätzlicher Tentakel. Anschließend entstanden zwei Tentakelkränze mit je einer zentralen Mundöffnung (Abb. 19c). Nach der Bildung eines zweiten Fußteils entstanden schließlich zwei getrennte Polypen. Die Längsteilung kam bei mehreren Arten vor (*A. aurita*, *C. capillata*, *R. octopus*).

Die Querteilung wurde nur bei Scyphistomae von *A. aurita* beobachtet. Unterhalb des Tentakelkranzes bildete sich eine Einschnürung. Darunter entwickelte sich ein zweiter Tentakelkranz (Abb. 19d). Der obere Teil bildete später einen Fuß aus, mit dem er sich am Untergrund festheftete.

Cystenbildung war bei allen Polypenarten häufig (3.2.2.3). Die Cysten wurden entweder unter dem Polypenfuß (Podocysten, Abb. 19e) oder am Ende eines Stolos gebildet (Abb. 19f). Die Excystierung der zuvor gebildeten Cysten führte jedoch nur bei *C. capillata* (Abb. 19g) und *R. octopus* (Abb. 19h) zu einer deutlichen Zunahme der Polypenzahl (3.2.2.1), während sie bei allen anderen Arten nur selten vorkam.



Abb. 19. Unterschiedliche Formen der asexuellen Vermehrung von Polypen am Beispiel verschiedener Arten. a Cyanea capillata. Knospung eines Tochterpolypen an der Körperwand.
b Aurelia aurita. Knospung eines Tochterpolypen an einem Stolo. c Rhizostoma octopus, Polypenlängsteilung. Polyp mit zwei Tentakelkränzen (Pfeile). d Aurelia aurita, Polypenquerteilung. Polyp mit zwei übereinander liegenden Tentakelkränzen (Pfeile). e-g Cyanea capillata.
e Cystenbildung unter dem Polypenfuß (Pfeil). f Cystenbildung an einem Stolo (Pfeil). g Mehrere excystierte Tochterpolypen (Pfeile). h Rhizostoma octopus. Excystierter Tochterpolyp mit leerer Cystenhülle und nicht entwickelte Cyste (links). CH Cystenhülle, CY Cyste, ST Stolo, TO Tochterpolyp. Messbalken: a-d = 1 mm, e-h = 0,5 mm.

Strobilationen kamen bei allen Arten regelmäßig vor (3.1.3, Abb. 18) und liefen bei allen Arten nach dem gleichen Schema ab. Die Strobilation begann mit einer Einschnürung des Polypenkörpers unterhalb des Tentakelkranzes. Bei der polydisken Strobilation (mit mehreren Ephyren in einer Strobila) entstanden untereinander mehrere Einschnürungen, die entstehenden Segmente entwickelten sich zu einer Kette von Ephyren. Der obere, Tentakel tragende Polypenteil entwickelte sich zur ersten Ephyra der Kette, die Polypententakel wurden dabei zurückgebildet. Die Ephyren lösten sich durch Kontraktionsbewegungen von der Kette. Der Polypenrest bildete meist bereits vor der Ablösung der letzten Ephyra neue Tentakel (Abb. 18d, p, t) oder regenerierte spätestens nach der Strobilation vollständig zum Polypen. In der Regel lösten sich die Ephyren bei der Ablösung aneinander. Bei *C. lamarckii* lösten sich regelmäßig lange Ephyrenketten von der Strobila (Abb. 18l). Die nach der Ablösung von der Strobila zusammenhängenden Ephyren trennten sich bei der ersten Nahrungsaufnahme voneinander.

Die Dauer der Strobilation und die Anzahl der gebildeten Ephyren war bei verschiedenen Temperaturen und Salinitäten unterschiedlich (3.2.2.2, 3.2.4.3). In den Strobilae der untersuchten Arten entwickelten sich in der Regel mehrere Ephyren (polydiske Strobilation). Bei *C. capillata*, *C. lamarckii*, *Ch. hysoscella* und *R. octopus* kamen auch Strobilae mit nur einer Ephyra vor (monodiske Strobilation, 3.2.2.2).

Die Ephyren unterschiedlicher Arten hatten unmittelbar nach der Ablösung von den Strobilae eine sehr ähnliche Morphologie (Abb. 20a - e). Sie waren in der Regel octoradiär mit acht Stammlappen und einem zentralen Manubrium an der Schirmunterseite. Vom zentralen Magen zogen sich acht Gastraltaschen bis weit in die Stammlappen hinein, acht weitere kleine Gastraltaschen lagen dazwischen. Bei allen Arten von Ephyren kamen Individuen mit 4 - 7, 9 oder 10 Stammlappen vor. Jeder Stammlappen war distal in zwei Rhopalarlappen gespalten, zwischen denen je ein Rhopalium mit reflektierenden Statolithenkristallen lag.

Die frisch von der Strobila gelösten Ephyren verschiedener Arten hatten unterschiedliche Färbungen und Durchmesser und einige spezielle Merkmale. Die Ephyren von *A. aurita* waren farblos bis blassblau und hatten einen Durchmesser von 4 - 5 mm (Abb. 20a, Tab. 11). Die jungen Ephyren von *C. capillata* waren kräftig orangebraun gefärbt und hatten Durchmesser von 3 - 7 mm (Abb. 20b, Tab. 11). Bereits bei ihrer Ablösung von der Strobila waren zwischen den Stammlappen die Knospen der Ephyrententakel an der Schirmunterseite vorhanden (Abb. 20b). Die Ephyren von *C. lamarckii* waren blassblau bis milchig-weiß und hatten bei der Ablösung von der Strobila von der Strobila vergleichsweise kleine



Abb. 20. Aufsicht auf die Schirmunterseiten von Ephyren verschiedener Arten von Scyphozoa. a-e direkt nach der Ablösung von der Strobila. f-j drei bis vier Wochen nach der Ablösung von der Strobila. a, f Aurelia aurita. b, g Cyanea capillata. c, h Cyanea lamarckii. d, i Chrysaora hysoscella. e, j Rhizostoma octopus. Messbalken: a-e = 1 mm, f-j = 2 mm. GK Gastralkanal, GT Gastraltaschen, M Mundarm, MA Manubrium, NC Nesselzellcluster, RH Rhopalium, RL Rhopalar-lappen, SL Stammlappen, T Tentakel, TK Tentakelknospe, VL Velarlappen.

Durchmesser von 2 - 4 mm (Abb. 20c, Tab. 11). Tentakelknospen waren nicht entwickelt (Abb. 20c).

Die Ephyren von *Ch. hysoscella* waren blassgelb mit kleinen Durchmessern von 2 - 3 mm (Abb. 20d, Tab. 11). Auf der Schirmoberseite waren Flecke erkennbar, die sich aus dicht aneinander liegenden Nesselzellen zusammensetzten. Diese Nesselzellcluster traten in regelmäßigen Mustern auf. Die auffälligsten Cluster lagen paarweise an der Basis der Randlappen (Abb. 20d). Die Nesselzellcluster traten jedoch nur bei einigen Individuen bereits bei der Ablösung von der Strobila auf, bei anderen bildeten sie sich erst nach einigen Tagen. Die Ephyren von *R. octopus* waren gelblich bis hellbraun gefärbt und hatten einen Durchmesser von 3 - 6 mm (Tab. 11). Die vier perradialen Stammlappen waren etwas stärker als die interradialen ausgebildet (Abb. 20e).

In Abb. 21 ist das Wachstum der Ephyren verschiedener Arten dargestellt. Bei *A. aurita* und *R. octopus* nahmen die Durchmesser der Adradien schneller zu als die Gesamtdurchmesser und es entwickelte sich ein runder Medusenschirm (Abb. 20f, j, Abb. 21a, b). Bei *C. capillata* nahmen die Durchmesser der Adradien in den ersten Wochen dagegen gleichschnell zu und die Form der Medusen blieb sternförmig (Abb. 20g, 21c).

Tab. 11. Minimal- und Maximalgrößen sowie Mittelwerte der Durchmesser von Ephyren verschiedenerArten nach Ablösung von der Strobila. Angegeben sind die Gesamtdurchmesser von der Spitze einesRhopalarlappens zur gegenüberliegenden Spitze. D min kleinster Durchmesser, D max größterDurchmesser, m Mittelwert, n Anzahl vermessener Individuen, Stabw Standardabweichung,T_A Temperatur bei der Ablösung der Ephyra von der Strobila.

Art	n	T _A	D min	D max	m ± Stabw
C. capillata	29	5° C	3,5	7,1	5,0 ± 1,0
C. capillata	29	10° C	3,3	5,6	$4,5 \pm 0,4$
A. aurita	6	10° C	5,0	5,3	5,1 ± 0,1
A. aurita	6	15° C	3,7	4,3	$4,0 \pm 0,2$
R. octopus	12	10° C	2,7	5,8	$4,5 \pm 0,9$
C. hysoscella	12	15° C	1,7	3,3	$2,4 \pm 0,5$
C. lamarckii	12	15° C	1,8	3,9	$2,7 \pm 0,6$

Abb. 20f-j zeigt die Ephyren verschiedener Arten nach drei- bis vierwöchiger Kultivierung. In den ersten Wochen nach der Ablösung von der Strobila bildeten sich bei den Ephyren verschiedener Arten unterschiedliche Merkmale aus.

Bei *A. aurita* entstanden zunächst acht und kurz darauf weitere kurze, zarte Tentakel am Schirmrand. Die acht radialen vom zentralen Magen zum Schirmrand verlaufenden Kanäle bildeten Verzweigungen (Abb. 20f).

Ephyren, die in den Kulturen der auf Helgoland gefundenen Polypen (2.1) bei der Kultivierungstemperatur von 10°C entstanden, entwickelten die gleichen Merkmale. Die Polypen wurden als *A. aurita* bestimmt.

Die Tentakelknospen der jungen Ephyren von *C. capillata* entwickelten sich zu acht kräftigen Tentakeln zwischen den Stammlappen. Dabei entwickelten sich zwei Tentakel, die einander gegenüber lagen, schneller als die anderen (Abb. 20g).

Bei *C. lamarckii* entstanden erst nach einigen Wochen die ersten Tentakelknospen an der Schirmunterseite zwischen den Stammlappen (Abb. 20h). Auch die Ephyren von *Ch. hysoscella* bildeten acht Tentakel zwischen den Stammlappen, die sich aber zeitgleich entwickelten und direkt vom Schirmrand nach außen wuchsen. Am Schirminnenrand entstanden 16 deutlich voneinander abgegrenzte Magentaschen (Abb. 20i).



Abb. 21. Wachstum der Ephyren verschiedener Arten in den ersten Wochen nach Ablösung von der Strobila. Mittelwerte und Standardabweichungen dreier Parameter: 1. Gesamtdurchmesser der Ephyra (**Dm ges**), von der Spitze eines Rhopalarlappens zur gegenüberliegenden Spitze, 2. Durchmesser von der Spitze eines Rhopaliums zur Spitze des gegenüberliegenden Rhopaliums (**Dm R**) 3. Durchmesser der Adradien (**Dm A**), vom Spalt zwischen zwei Stammlappen zum gegenüberliegenden Spalt. **a** Aurelia aurita. **b** Rhizostoma octopus. **c** Cyanea capillata. **W** Woche.

Die Ephyren von *R. octopus* blieben tentakellos. Zwischen den Stammlappen wuchsen zwei Velarlappen aus (Abb. 22a - c). Bei der Entstehung der Velarlappen bildete sich zunächst eine Vorwölbung zwischen den Stammlappen (Abb. 22a), aus der sich zwei schmale Fortsätze entwickelten (Abb. 22b). Diese nahmen an Länge und Breite zu (Abb. 22c), bis sie nach etwa drei Wochen die Länge der Stammlappen erreicht hatten (Abb. 20j, Tab. 12).

Tab. 12. *Rhizostoma octopus.* Wachstum der Velarlappen von Ephyren im Vergleich zum Wachstum anderer Parameter in den ersten drei Wochen nach der Ablösung von der Strobila. **Dm A** Durchmesser der Adradien zwischen den Stammlappen, **Dm S** Durchmesser zwischen den Spitzen der Stammlappen, **Dm R** Durchmesser zwischen Spitzen der den Rhopalien, **Dm V** Durchmesser zwischen den Spitzen der Velarlappen, **n** Anzahl vermessener Ephyren.

Zeit nach Ablösung	n	Dm V	Dm S	Dm R	Dm A
1 Tag	12	-	4,5 (± 0,9)	3,2 (± 0,6)	1,9 (± 0,4)
1 Woche	6	3,1 (± 0,5)	5,8 (± 0,8)	4,6 (± 0,5)	3,0 (± 0,4)
2 Wochen	6	6,2 (± 1,0)	7,7 (± 0,9)	6,2 (± 1,3)	5,4 (± 1,3)
3 Wochen	6	9,1 (± 1,5)	9,5 (± 1,3)	8,2 (± 1,2)	8,1 (± 1,4)

Während der weiteren Entwicklung zur Meduse nahm die Anzahl der Velarlappen zu (Abb. 22d-f). Es entstanden zwischen 8 und 11 Velarlappen pro Oktant zwischen den Rhopalarlappen (Abb. 22e). Diese waren zunächst farblos und färbten sich später violett (Abb. 22f).

Am Schirmrand der Meduse von *R. octopus* entwickelte sich durch seitliche Kanalbildung von den Radiärkanälen aus ein wellenlinienförmiger Ringkanal (Abb. 22c). Die fortschreitende Entstehung des Gastralsystems von *R. octopus* zeigt Abbildung 23. Vom Ringkanal ausgehend entstanden durch laterale Kanalbildungen Verbindungen zu den Rhopalarkanälen und durch zentripetale Kanalbildungen Verbindungen zu den adradialen Kanälen (Abb. 23a-c). Weitere Verzweigungen des Kanalsystems ließen am Schirmrand ein Netzwerk von Gastralkanälen entstehen, durch welches die radialen Hauptkanäle miteinander in Verbindung traten (Abb. 23d).

Der zentrale Magen der heranwachsenden Meduse war in der Regel durch 16 Radiärkanäle mit dem Kanalnetzwerkwerk am Schirmrand verbunden (Abb. 20j). Diese Radiärkanäle entwickelten sich aus den 16 Gastraltaschen der Ephyra (Abb. 22a-c). In einigen Fällen bildeten sich noch zusätzliche Verbindungskanäle zwischen dem zentralen Magen und dem marginalen Kanalnetzwerk.



Abb. 22. *Rhizostoma octopus*. Entwicklung der Ephyra zur Meduse. **a** Ephyra drei Tage nach Ablösung von der Strobila, mit Vorwölbungen zwischen den Stammlappen und seitlichen Verbreiterungen der Gastraltaschen (Pfeile). **b** Ephyra eine Woche nach Ablösung von der Strobila mit paarigen Velarlappen zwischen den Stammlappen. **c** Ephyra zwei Wochen nach Ablösung von der Strobila mit zungeförmig ausgewachsenen Velarlappen, die Gastraltaschen haben sich zu Radiärkanälen entwickelt und sind durch einen Ringkanal miteinander verbunden. **d** Drei Monate alte Meduse mit vier Velarlappen pro Oktant zwischen den Rhopalien, Epaulettenring über den verzweigten Mundarmen und verzweigtem System aus Gastralkanälen am Schirmrand. **e** Ausschnitt aus dem Schirm einer sechs Monate alten Meduse mit acht und elf Velarlappen zwischen den Rhopalien. **f** Ausschnitt aus dem Schirm einer neun Monate alten Meduse mit violett gefärbten Velarlappen und violett gefärbtem Endkolben am Ende eines Mundarms. **EK** Endkolben, **EP** Epaulette, **GT** Gastraltasche, **M** Mundarm, **RH** Rhopalium, **RIK** Rinkanal, **RK** Radiärkanal, **RL** Rhopalarlappen, **VL** Velarlappen, **VW** Vorwölbung. Messbalken: **a** = 0,5 mm, **b**, **c** = 1 mm, **d**, **e** = 5 mm, **f** = 2 mm.



Abb. 23. *Rhizostoma octopus.* Entwicklung des Gastralsystems am Schirmrand. Dargestellt ist jeweils ein Ausschnitt zwischen zwei Rhopalarkanälen. **a-c** Vom Ringkanal aus entstehen durch laterale Kanalbildungen Verbindungen zu den Rhopalarkanälen (untere Pfeile), durch zentripetale Kanalbildungen entstehen Verbindungen zu den adradialen Kanälen (oberer Pfeile). **d** Verzweigtes Gastralsystem am Schirmrand zwischen den radialen Hauptkanälen. **AK** Adradialer Kanal, **RH** Rhopalium, **RHK** Rhopalarkanal, **RIK** Ringkanal. Alle Messbalken = 1 mm.

Bei der Aufzucht der Ephyren in den Laborkulturen konnte die Bildung des typischen Wurzelmundes von *R. octopus* verfolgt werden (Abb. 24). Wie die Ephyren der anderen Arten, hatte *R. octopus* nach der Ablösung von der Strobila ein vierlippiges, kreuzförmiges Manubrium (Abb. 24a). Nach einigen Tagen entwickelten sich kleine Oraltentakel an den Mundlippen (Abb. 24b). Die Lippen wuchsen am Ende flächig aus und falteten sich so auf, dass sie Mundrinnen bildeten, die zum Mundrohr führten. Während dieser Entwicklung entstanden zahlreiche kurze Oraltentakel an den Lippenrändern (Abb. 24c).



Abb. 24. *Rhizostoma octopus*. Entwicklung des Wurzelmundes. **a** Vierlippiges, kreuzförmiges Manubrium einer Ephyra, kurz nach der Ablösung von der Strobila. **b** Entstehung der Oraltentakel an den Mundlippen einer wenige Tage alten Ephyra. **c** Zu Mundrinnen aufgefaltete Mundlippen mit zahlreichen Oraltentakeln einer zwei Wochen alten Ephyra. **d** Mundlippen mit distalen Verzweigungen einer drei Wochen alten Ephyra. **e** Beginnende Epaulettenbildung (Pfeile) am Mundrohr einer vier Wochen alten Meduse. **f** Epaulettenbildung. Geschlossene Ausstülpung des Mundrohrs (Pfeil links) und nach außen geöffnete Ausstülpung des Mundrohrs (Pfeil rechts) mit Oraltentakeln. Messbalken: **a**, **c**, **d**, **f** = 1 mm, **b** = 0,5 mm, **e** = 2 mm.

Bei einem Ephyrendurchmesser von 9 - 10 mm verzweigten sich die Lippen, sodass acht Mundarme entstanden, die am distalen Ende in zwei Lippenpaare gespalten waren (Abb. 24d). Weitere Aufspaltungen ließen schließlich acht vielfach verzweigte Mundarme entstehen. Gleichzeitig begann die Bildung der Epauletten am Mundrohr (Abb. 24e). Zunächst entwickelten sich kleine, seitliche Ausstülpungen des Mundrohres. Sie waren anfangs geschlossen, später entstanden Öffnungen nach außen. Um die Öffnungen herum entwickelten sich kleine Oraltentakel (Abb. 24f). Durch zahlreiche solcher Ausstülpungen entstanden die Epauletten, die das Mundrohr der Meduse kranzförmig umgaben (Abb. 22d). Nach der Bildung der Epauletten entwickelten sich am distalen Ende der Mundarme violett gefärbte Endkolben (Abb. 22f). Abbildung 5b zeigt das Präparat eines der vier paarigen Mundarme einer adulten Meduse von *R. octopus*.

3.2 Einflüsse abiotischer Faktoren auf die Ansiedlung, Entwicklung und Vermehrung von Polypen

3.2.1 Substratwahl von Planulae

Bei *A. aurita*, *C. capillata*, *Ch. hysoscella* und *R. octopus* setzten sich die Planulae hauptsächlich innerhalb der ersten zwei Tage nach Versuchsstart (Zugabe der Planulae in die Versuchsschalen) an den Substraten in den Versuchsschalen fest (Abb. 25). Danach stiegen die Siedlungszahlen nur noch wenig. In einigen Fällen verringerten sich die Ansiedlungszahlen leicht, da sich Polypen vom Substrat lösten und auf den Schalenboden sanken. Die Planulae von *C. lamarckii* hatten sich am zweiten Tag nach Versuchsstart noch nicht angesiedelt. Vom vierten bis zum zehnten Versuchstag stieg die Zahl ihrer Ansiedlungen.

Bei Versuchende am zehnten Tag waren noch zahlreiche freischwimmende Planulae von *C. lamarckii* in den Schalen vorhanden. Die Planulae von *C. capillata*, *Ch. hysoscella* und *R. octopus* waren nach sechs Tagen zu 100 % angesiedelt, die Planulae von *C. capillata* nach acht Tagen (Abb. 25).



Abb. 25. Ansiedlungszahlen und zeitlicher Verlauf der Ansiedlung von Planulae verschiedener Arten von Scyphozoa. Angegeben wurden die Gesamtsummen angesiedelter Planulae an allen besiedelten Substratplättchen aller Wiederholungen. *Aa* Aurelia aurita, *Cc* Cyanea capillata, *Ch* Chrysaora hysoscella, *CI* Cyanea lamarckii, *Ro* Rhizostoma octopus.

Die Planulae aller Arten besiedelten zu über 80 % die Unterseiten der Substrate (Tab. 13a). Ein Teil der Planulae setzte sich nicht an den Substraten fest, sie besiedelten den Boden und die Wände der Versuchsschalen. Die Planulae von *C. capillata* siedelten zu über 35 % an Schalenwänden und Schalenboden (Tab. 13b). Die Drahtgestelle und der Epoxydharzkleber wurden von allen Arten zu unter 2 % besiedelt (Tab. 13b). Häufig wurde das Spannungshäutchen der Wasseroberfläche von Planulae besiedelt. Die Planulae von *A. aurita* siedelten zu 85 % am Wasserhäutchen, die Planulae anderer Arten zu 11 - 26 % (Tab. 13b). Die aus den Planulae entwickelten Polypen blieben am Wasserhäutchen hängen oder rissen nach ihrer Entwicklung ab und sanken zu Boden.

Alle in den Experimenten angebotenen Substrate wurden von Planulae besiedelt (Abb. 26).

Abbildung 27 zeigt die prozentuale Verteilung angesiedelter Planulae an den Unterseiten verschiedener Substrattypen am sechsten Tag nach Versuchsstart. Polyethylen und Glas gehörten zu den am häufigsten besiedelten Substraten. Muschelschalen wurden dagegen von keiner Art deutlich bevorzugt.

Bei allen Arten gab es Unterschiede in den Besiedlungszahlen der 1 cm^2 großen Vergleichsflächen verschiedener Substrattypen (Friedmann: *C. lamarckii*, n = 20, chi² = 56,6, Fg = 4, p < 0,001; *Ch. hysoscella*, n = 20, chi² = 38,6, Fg = 4, p < 0,001; *C. capillata*, n = 40, chi² = 17,9, Fg = 4, p = 0,001; *R. octopus*, n = 20, chi² = 12,3, Fg = 4, p = 0,015; *A. aurita* n = 20, chi² = 32,2, Fg = 4, p < 0,001). Die Unterschiede waren bei *C. capillata* und *R. octopus* geringer als bei den anderen untersuchten Arten (Wilcoxon-Wilkox, Tab. 14).

Tab. 13. Prozentuale Verteilung und Summen angesiedelter Planulae am sechsten Tag nach Versuchsstart. **a** Prozentuale Verteilung angesiedelter Planulae an den Oberseiten, Unterseiten und Seitenflächen der Substratplättchen, sowie Gesamtsummen (n) der an den Substratplättchen angesiedelten Planulae (Substrate gesamt). **b** Prozentuale Ansiedlungszahlen von Planulae an den Substraten im Vergleich zu den Ansiedlungszahlen in verschiedenen Bereichen der Versuchsschalen und Gesamtsummen (n) der Ansiedlungen in den Versuchsschalen (Schalen gesamt).

a	Art	C. lamarckii	Ch. hysoscella	C. capillata	R. octopus	A. aurita
	Wiederholungen	5	5	10	5	5
	Unterseiten [%]	$99,4\pm0,5$	$82,2\pm2,5$	$96,7\pm2,3$	$99,8\pm0,6$	95,1 ± 6,9
	Oberseiten [%]	$0,7\pm0,5$	$17,\!2\pm2,\!5$	$2,7\pm1,9$	0,1 ± 0,2	4,1 ± 6,0
	Seiten [%]	0,0	$0,6\pm0,2$	$0,6\pm0,7$	$0,2\pm0,4$	0,9 ± 1,2
	Substrate gesamt [n]	1764	3263	3720	1656	257

b	Art	C. lamarckii	Ch. hysoscella	C. capillata	R. octopus	A. aurita
	Wiederholungen	5	5	10	5	5
	Substrate [%]	74,1 ± 9,8	$71,8\pm2,8$	$46,0\pm24,1$	$74,\!6\pm4,\!4$	$8,5\pm4,7$
	Draht [%]	$0,2\pm0,2$	$0,4\pm0,3$	$0,6\pm0,4$	1,0 ± 1,7	0,1 ± 0,1
	Epoxydharz [%]	$0,1\pm0,1$	$0,1\pm0,1$	$0,7\pm0,4$	$0,3\pm0,6$	$0,0\pm0,1$
	Schalenboden [%]	0,00	11,1 ± 1,1	31,1 ± 19,2	0,0	5,8 ± 1,5
	Schalenwand [%]	0,1 ± 0,2	$5,6\pm0,5$	$4,4\pm2,5$	0,0	$0,7\pm0,2$
	Wasserhäutchen [%]	$25,5\pm9,9$	11,1 ± 1,1	$17,3\pm7,2$	$24,1\pm5,9$	$84,9\pm4,4$
	Schalen gesamt [n]	2273	4534	7478	2228	2951







Abb. 27. Prozentuale Verteilung angesiedelter Planulae an den Unterseiten verschiedener Substrattypen am sechsten Tag nach Versuchsstart. (Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen) a Cyanea lamarckii. b Chrysaora hysoscella. c Cyanea capillata. d Rhizostoma octopus. e Aurelia aurita. n Anzahl der Wiederholungen, PET Polyethylen.

Tab. 14. Statistischer Vergleich der Besiedlung unterschiedlicher Substrattypen durch Planulae verschiedener Arten. Getestet wurde Substrat 1 gegen Substrat 2. Angegeben sind die Rangsummendifferenzen und die Signifikanzen nach Wilcoxon-Wilcox. **n** Anzahl ausgewerteter Flächen (je 1 cm²), PET = Polyethylen, * signifikanter Unterschied (p < 0,05), ** hoch signifikanter Unterschied (p < 0,01).

Substrat 1	Substrat 2	C. lamarckii n = 20	<i>Ch. hysoscella</i> n = 20	C. capillata n = 40	<i>R. octopus</i> n = 20	A. aurita n = 20
PET	Beton	37,4**	47,5**	31,2	14,4	47,7**
PET	Glas	35,0**	10,1	4,1	11,9	36,9**
PET	Holz	59,5**	29,6*	43,0*	21,6	33,2**
PET	Muschel	63,9**	27,8*	32,2	27,9*	19,9
Muschel	Beton	26,4	19,6	0,1	13,6	27,9*
Muschel	Glas	28,9*	37,9**	28,1	16,1	17,1
Muschel	Holz	4,4	1,7	10,9	6,4	13,4
Holz	Beton	22,1	17,9	11,8	7,1	14,5
Holz	Glas	24,5	39,6**	39,0*	9,7	3,7
Glas	Beton	2,5	57,6**	27,1	2,6	10,8

3.2.2 Einfluss der Temperatur auf den Zustand und die asexuelle Vermehrung von Polypen

3.2.2.1 Zustand, Vermehrung und Mortalität der Polypen bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen

Aurelia aurita

Der Zustand der Polypen von *A. aurita* war bei allen Temperaturen gut bis sehr gut (ZK4, 2.5.1.2). Ein Anstieg der Polypenzahl (Zuwachs) in den Kulturen erfolgte überwiegend durch Knospungen (Abb. 19a). Einjährige Polypen (Polypen im ersten Jahr nach ihrer Ansiedlung) vermehrten sich nach einem Temperaturrückgang und anschließendem Temperaturanstieg (Experiment 15-10-15° C und Experiment 15-5-15° C) stärker als bei konstanter Temperatur (Experiment 15° C, Abb. 28). Nach der Versuchszeit von einem Jahr lag der Zuwachs einjähriger Polypen bei konstanter Kultivierungstemperatur von 15° C bei 62 %, in den Experimenten mit Temperaturrückgang wurden 181 % (Experiment 15-10-15° C) und 312 % (Experiment 15-5-15° C) Zuwachs erreicht (Abb. 28a).

In den Kulturen zweijähriger Polypen (Polypen im zweiten Jahr nach ihrer Ansiedlung) stieg die Polypenzahl von Oktober bis Februar nicht an. Die Vermehrung fand in allen Experimenten verstärkt im Frühjahr und Sommer statt (Abb. 28b). Zunächst vermehrten sich die Polypen bei konstanter Temperatur am stärksten (Abb. 28b), der Zuwachs lag im Juni bei 121 %. In den Experimenten mit Temperaturrückgang lagen der Zuwachs zu diesem Zeitpunkt dagegen nur bei 88 % (Experiment 15-10-15° C) bzw. 67 % (Experiment 15-5-15° C). Der Temperaturanstieg im Frühjahr und Sommer erhöhte die Vermehrungsraten der Polypen. Nach einer Temperaturerhöhung auf über 10° C im Juni überstieg der Zuwachs in den Experimenten 15-10-15° C und 15-5-15° C den Zuwachs in Experiment 15° C (Abb. 28b). Nach zehnmonatiger Versuchszeit waren die Polypenzahlen im August nach der Kultivierung bei konstanter Temperatur von 15° C um 149 %, nach der Kultivierung mit Abkühlung und anschließender Erwärmung auf 167 % (Experiment 15-5-15° C), bzw. 188 % (Experiment 15-10-15° C) gestiegen (Abb. 28b).





Abb. 28. Aurelia aurita. Zustandsindex (**Z**) der Polypen und prozentuale Zunahme der Polypenzahl (Zuwachs, **ZW**) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen (Mittelwerte, n = 3, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 21, 22). Die Skalen unter den Grafiken zeigen die Temperaturen in den verschiedenen Experimenten, angegeben sind die Temperaturen im Monat vor jedem Datenpunkt. **a** Einjährige Polypen (2003-2004). **b** Zweijährige Polypen (2004-2005).

Cyanea capillata

Die Polypen von *C. capillata* zeigten bei allen in den Experimenten gebotenen Temperaturbedingungen einen guten bis sehr guten Zustand (Abb. 29a, b). Nach der Ansiedlung waren zunächst sinkende Polypenzahlen im Herbst zu verzeichnen (negativer Zuwachs, Abb. 29a). Die Polypenzahlen stabilisierten sich am Jahresende.

In den Winter- und Frühjahrsmonaten gab es einen Anstieg der Polypenzahlen (Zuwachs, Abb. 29a) durch die Excystierung zuvor gebildeter Cysten (3.1.4, Abb. 19g, 3.2.2.3). Kalte Wintertemperaturen hatten einen steigernden Effekt auf die Anzahl der Excystierungen. Von Mitte Januar bis Mitte April stieg die Polypenzahl in Experiment 15-5-15° C um 62 % (Zuwachs von -25 % auf +37 %) und in Experiment 15-10-15° C um 34 % (Zuwachs von -18 % auf +16 %, Abb. 29a). Auch bei konstanter Temperatur (Experiment 15° C) traten in dieser Zeit Excystierungen auf, die Polypenzahl stieg um 18 % (Zuwachs von -29 % auf -11 %, Abb. 29a).

Junge Scyphistomae, die sich in den Kulturen einjähriger Polypen aus Cysten entwickelten, nahmen die als Futter zugesetzten Nauplien (*A. salina*) nicht auf. Sie starben nach einiger Zeit ab. Die Zuwachsraten und Zustandsindizes sanken in allen Experimenten nach der Excytierungsphase (Abb. 29a).

In den Kulturen zweijähriger Polypen blieben die Polypenzahlen von Oktober bis Januar in allen Experimenten nahezu konstant (Abb. 29b). Anschließend stiegen die Polypenzahlen in allen Experimenten durch Excystierungen (Zuwachs, Abb. 29b). Der Zuwachs war bei 5° C Wintertemperatur stärker als bei höheren Temperaturen. Bei 5° C war die Polypenzahl bis Mitte April um 116 % gestiegen (Experiment 15-5-15° C), bei 10° C um 39 % (Experiment 15-10-15° C), bei 15° C um 48 % (Experiment 15° C, Abb. 29b). Die excystierten jungen Polypen überlebten, und es kam bis zum Sommer zum weiteren Anstieg der Polypenzahlen durch Excystierungen (Abb. 29b).

Cyanea lamarckii

Im Sommer 2003 an Uhrgläsern angesiedelte Polypen von *C. lamarckii* zeigten schon in den ersten Monaten nach der Ansiedlung in allen Experimenten einen schlechten Zustand. Polypen, die mit dem Fuß am Untergrund saßen, nahmen bei der Fütterung häufig große Mengen von Nauplien auf, die weder vollständig verdaut, noch wieder ausgestoßen wurden. Der Zustand dieser Polypen verschlechterte sich, die Tentakel wurden zurückgebildet oder abgeworfen und die Polypen gingen ein. Bis Mitte Januar starben über 50 %, bis Mitte Mai 100 % der Polypen.

Im Sommer 2004 an PET-Plättchen angesiedelte Polypen hatten geringere Mortalitätsraten als die im Jahr zuvor an Uhrgläsern angesiedelten Polypen. In Experiment 15° C verringerte sich die Polypenzahl (negativer Zuwachs, Abb. 30) in den Kulturen bis



Abb. 29. *Cyanea capillata.* Zustandsindex (**Z**) der Polypen und prozentuale Zunahme der Polypenzahl (Zuwachs, **ZW**) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen (Mittelwerte, n = 3, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 23, 24). Die Skalen unter den Grafiken zeigen die Temperaturen in den verschiedenen Experimenten, angegeben sind die Temperaturen im Monat vor jedem Datenpunkt. **a** Einjährige Polypen (2003 - 2004). **b** Zweijährige Polypen (2004 - 2005).

Mitte April auf 83 % (-17% Zuwachs) und sank danach nur wenig auf 79 % (-21 % Zuwachs) im August.

Der Temperaturrückgang auf 10 bzw. 5° C hatte einen Anstieg der Mortalität zur Folge (Abb. 30). Nach der dreimonatigen Kultivierungszeit bei 5° C hatten bis Mitte April 50 % der Polypen überlebt. Bis Mitte Juni überlebten 45 % der Polypen in Experiment 15-10-15° C und 39 % der Polypen in Experiment 15-5-15° C. Polypen, die den Temperaturrückgang überlebten, zeigten sowohl bei 10° C als auch bei 5° C einen guten Zustand und einige strobilierten (3.2.2.2). Nach dem Temperaturanstieg im Juni blieben die Polypenzahlen in beiden Experimenten nahezu konstant (Abb. 30).



Abb. 30. *Cyanea lamarckii*, einjährige Polypen (2004 - 2005). Zustandsindex (**Z**) der Polypen und prozentualer Rückgang der Polypenzahl (negativer Zuwachs, **ZW**) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen (Mittelwerte, n = 3, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 25). Die Skalen unter den Grafiken zeigen die Temperaturen in den verschiedenen Experimenten, angegeben sind die Temperaturen im Monat vor jedem Datenpunkt.

Chrysaora hysoscella

In den Polypenkulturen von *Ch. hysoscella* traten bei allen Temperaturen hohe Mortalitätsraten auf (negativer Zuwachs, Abb. 31). Von Mitte Oktober bis Mitte August überlebten nur zwischen 48 % und 62 % der Polypen. Nach der Abkühlung auf 5° C im Winter verschlechterte sich der Zustand der Polypen (sinkender Zustandsindex in Experiment 15-5-15° C, Abb. 31). Der Zustand verbesserte sich nach anschließender Erhöhung der Temperatur im Frühjahr (Abb. 31).



Abb. 31. *Chysaora hysoscella*, einjährige Polypen (2003 - 2004 und 2004 - 2005). Zustandsindex (**Z**) der Polypen und prozentualer Rückgang der Polypenzahl (negativer Zuwachs, **ZW**) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen (Mittelwerte, n = 3, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 26). Die Skalen unter den Grafiken zeigen die Temperaturen in den verschiedenen Experimenten, angegeben sind die Temperaturen im Monat vor jedem Datenpunkt.

Rhizostoma octopus

Weniger als 20 % der im Sommer 2003 an Uhrgläsern angesiedelten Polypen von *R. octopus* überlebten das erste Jahr nach der Ansiedlung (negativer Zuwachs über 80 %, Abb. 32a). Viele Polypen entwickelten nur 4 - 8 Tentakel, nahmen bei der Fütterung keine Nauplien auf und starben schließlich.

Die an PET-Plättchen angesiedelten, zweijährigen Polypen zeigten deutlich höhere Überlebensraten (Abb. 32b).

Bei einer konstanten Kultivierungstemperatur von 20° C gab es im Frühjahr einen Anstieg der Polypenanzahl durch Excystierung um 14 % (Zuwachs von -7 % auf +7 %, Abb. 32b). Die excystierten Polypen überlebten jedoch nicht und die Polypenzahlen sanken nach der Excystierugsphase. In keinem der anderen Experimente gab es eine Vermehrung der Polypen, die Polypenzahlen gingen innerhalb der zehnmonatigen Versuchszeit um 20 % bis 21 % zurück (Abb. 32b). Nach einem Temperaturrückgang auf 5° C verschlechterte sich der Zustand der Polypen. Die Tentakel verkürzten sich und es wurde keine Nahrung mehr aufgenommen. Dennoch überlebte ein großer Teil der Polypen die dreimonatige Phase bei 5° C (Mitte Januar - Mitte April) und regenerierte sich nach anschließendem Temperaturanstieg (Abb. 32b).



Abb. 32. *Rhizostoma octopus.* Zustandsindex (**Z**) der Polypen und prozentuale Zunahme bzw. Rückgang der Polypenzahl (Zuwachs bzw. negativer Zuwachs, **ZW**) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Die Skalen unter den Grafiken zeigen die Temperaturen in den verschiedenen Experimenten, angegeben sind die Temperaturen im Monat vor jedem Datenpunkt. **a** Einjährige Polypen (2003 - 2004, Mittelwerte, n = 3, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 27). **b** Zweijährige Polypen (2004 - 2005, Mittelwerte, n = 4, bei 20° C n = 3, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 28)

3.2.2.2 Strobilation bei verschiedenen Temperaturbedingungen

Aurelia aurita

Die Strobilationszeiten einjähriger Polypen von *A. aurita* bei unterschiedlichen Kultivierungstemperaturen sind in Abb. 33 dargestellt.

In den Experimenten mit einem Temperaturrückgang (Abb. 33 b, c) waren deutlich mehr Strobilationen zu beobachten als bei konstanter Kultivierungstemperatur von 15° C (Abb. 33a). Nach einem Temperaturrückgang auf 5° C Wintertemperatur strobilierte keiner der Polypen (Abb. 33c). Auch nach einer anschließenden Temperaturerhöhung von 5° C auf 10° C bzw. 15° C kam es nicht mehr zur Strobilation (Abb. 33c). Bei 10° C Wintertemperatur kamen dagegen auch im Winter und Frühjahr Strobilationen vor (Abb. 33b).

Der prozentuale Anteil strobilierender Polypen war bei konstanter Kultivierungstemperatur in Experiment 15° C, deutlich geringer (5 %), als in den Experimenten in denen eine Abkühlung auf 10° C bzw. 5° C stattfand (30 % bzw. 20 %, Abb. 34a, einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 2, F = 15,3, p < 0,001; LSD-Test: n = 6, LSD = 9,7, 15° C vs. 15-10-15° : p < 0,001; 15° C vs. 15-5-15° C: p = 0,004; 15-10-15° C vs. 15-5-15° C°: p = 0,05).

In den Kulturen einjähriger Polypen entstanden bei 15° C 2 - 6 Ephyren pro Strobila. Die Strobilationen fanden in Experiment 15-10-15° C sowie in Experiment 15-5-15° C überwiegend bei 10° C statt (Abb. 33b, c), in beiden Experimenten wurden 2 - 7 Ephyren pro Strobila produziert. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Ephyrenzahlen in den Strobilae der verschiedenen Experimente (Abb. 34b, Kruskal-Wallis: $n_1 = 4$, $n_2 = 18$, $n_3 = 14$, Fg = 2, H = 0,57, p = 0,75).

Die Beobachtungen der Strobilationen zweijähriger Polypen von *Aurelia aurita* bestätigten die Ergebnisse des ersten Jahres (Abb. 35). Bei konstanter Temperatur von 15° C kam es nur selten zu Strobilationen (Abb. 35a). Nach einem Temperaturrückgang auf 5° C endete die Strobilationsphase im Winter (Abb. 35c), während sie bei Wintertemperaturen von 10° C bis zum Frühjahr andauerte (Abb. 35b).



Abb. 33. Aurelia aurita, einjährige Polypen (2003 – 2004). Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen und Ephyren (Summen aus 6 Wiederholungen) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. **a** Experiment 15° C. **b** Experiment 15-10-15° C. **c** Experiment 15-5-15° C.



Abb. 34. Aurelia aurita. **a** Prozentualer Anteil einjähriger Polypen, die bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen im Versuchszeitraum September 2003 - September 2004 strobilierten. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen (n = 6). **b** Ephyrenzahlen in den Strobilae einjähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der Ephyrenzahlen in den Strobilae in Experiment 15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 6, n = 4), in Experiment 15-10 -5° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 18) und in Experiment 15-5-15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 14).

Der prozentuale Anteil der während des Versuchszeitraumes strobilierenden Polypen war im zweiten Jahr tendenziell höher als im ersten Jahr (Abb. 36a). Dies wurde besonders in Experiment 15-10-15° C deutlich, im ersten Jahr strobilierten 26 %, im zweiten Jahr 60 % der Polypen. Die Unterschiede waren jedoch nicht signifikant (Mann-Whitney: 15°C einjährig vs. 15° C zweijährig: n = 3, T = 9, p = 0,70, 15-10-15° C einjährig vs. 15-10-15° C zweijährig: n = 3, T = 6, p = 0,10, 15-5-15° C einjährig vs. 15-5-15° C zweijährig: n = 3, T = 7, p = 0,20).

Im ersten Jahr wurden bei 10° C maximal sieben Ephyren in einer Strobila erzeugt, im zweiten Jahr bis zu 12 Ephyren (Abb. 36b). Der Vergleich der pro Strobila erzeugten Ephyren ergab jedoch keinen signifikanten Unterschied zwischen dem ersten und dem zweiten Jahr.

Die Dauer der Strobilation bei 10° C lag zwischen 7 Tagen (Strobila mit 2 Ephyren) und 29 Tagen (Strobila mit 12 Ephyren). Die Strobilationsdauer stieg signifikant mit der Anzahl der in den Strobilae gebildeten Ephyren (Abb. 37, Spearman: n = 58, r = 0,318, p = 0,015).



Abb. 35. Aurelia aurita, zweijährige Polypen (2004 - 2005). Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen und Ephyren (Summen aus 3 Wiederholungen) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. **a** Experiment 15° C. **b** Experiment 15-10-15° C. **c** Experiment 15-5-15° C.



Abb. 36. Aurelia aurita. **a** Prozentualer Anteil strobilierender Polypen im ersten und im zweiten Jahr nach ihrer Ansiedlung. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen 1 - 3. **b** Vergleich der Ephyrenzahlen in den Strobilae ein- und zweijähriger Polypen. Mittelwerte und Standardabweichungen der Ephyrenzahlen in den Strobilae in den Experimenten 15-10-15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3 n_{einjährig} = 18, n_{zweijährig} = 26) und in den Experimenten 15-5-15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n_{einjährig} = 14, n_{zweijährig} = 19).



Abb. 37. Aurelia aurita. Ephyrenzahlen und Strobilationsdauer. **a** Strobilationsdauer in ein- und zweijährigen Polypenkulturen bei Strobilae mit unterschiedlicher Ephyrenzahl und bei unterschiedlichen Temperaturen. **b** Mittelwerte und Standardabweichungen der Dauer von Strobilationen mit 2 - 8 Ephyren pro Strobila ($n_2 = 5$, $n_3 = 7$, $n_4 = 13$, $n_5 = 15$, $n_6 = 9$, $n_7 = 3$, $n_8 = 4$).

Cyanea capillata

Während des Beobachtungszeitraums von 12 Monaten strobilierten die einjährigen Polypen von *C. capillata* bei einer konstanten Hälterungstemperatur von 15° C nicht (Abb. 38a).

Die ersten Strobilationen waren nach einem Temperaturrückgang auf 5°C im Januar zu beobachten (Abb. 38c). Bei einer Wintertemperatur von 5°C (Mitte Januar - Mitte März) gab es zahlreiche Strobilationen (Abb. 38c). Bei 10°C Wintertemperatur begann die Strobilationsphase erst Anfang März (Abb. 38b). In beiden Experimenten mit Temperaturrückgang wurden bis Anfang Juni Ephyren frei (Abb. 38b, c).

In Experiment 15-10-15° C strobilierten 39 %, in Experiment 15-5-15° C 78 % der einjährigen Polypen. Der prozentuale Anteil der während der zwölfmonatigen Versuchszeit strobilierenden Polypen, war bei einem Temperaturrückgang auf 5° C signifikant höher, als bei einem Temperaturrückgang auf 10° C (Abb. 39a, t-Test: n = 6, Fg = 10, t = 3,27, p = 0,008).

Bei 10° C wurden in den Kulturen einjähriger Polypen bis zu fünf, bei 5° C bis zu vier Ephyren pro Strobila produziert. Die Ephyrenzahlen pro Strobila waren in Experiment 15-10-15° C signifikant höher als in Experiment 15-5-15° C (Abb. 39b, Mann-Whitney: $n_1 = 28$, $n_2 = 79$, T = 1938, p = 0,003).

Bei einer konstanten Kultivierungstemperatur von 15° C traten während des zweijährigen Beobachtungszeitraums keine Strobilationen auf. Polypen, die im ersten Jahr bei 5° C Wintertemperatur kultiviert wurden und strobilierten, zeigten bei einer konstanten Kultivierungstemperatur von 15° C im zweiten Jahr keine Strobilation.

Die ersten Strobilationen traten bei ein- und zweijährigen Polypen nach einem Temperaturrückgang auf 5° C auf (Abb. 38, Abb. 40). In beiden Jahren setzte die Strobilation nach einem Temperaturrückgang auf 5° C einen Monat früher ein, als nach einem Temperaturrückgang auf 10° C (Abb. 38, Abb. 40).



Abb. 38. *Cyanea capillata*, einjährige Polypen (2003 - 2004). Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen und Ephyren (Summen aus 6 Wiederholungen) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. **a** Experiment 15° C. **b** Experiment 15-10-15° C. **c** Experiment 15-5-15° C.



Abb. 39. *Cyanea capillata.* **a** Prozentualer Anteil einjähriger Polypen, die im Versuchszeitraum Oktober 2003 - Oktober 2004 strobilierten. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen (n = 6). **b** Ephyrenzahlen in den Strobilae einjähriger Polypen bei verschiedenen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der Ephyrenzahlen in den Strobilae in Experiment 15-10-15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 28) und in Experiment 15-5-15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 79).

Der prozentuale Anteil strobilierender Polypen von *C. capillata* war im zweiten Jahr nicht wesentlich höher als im ersten Jahr (Abb. 41a). Zweijährige Polypen erzeugten aber deutlich mehr Ephyren innerhalb einer Strobila als einjährige (Abb. 42b). Im ersten Jahr wurden maximal 5 Ephyren, im zweiten Jahr bis zu 8 Ephyren pro Strobila gebildet. Der Vergleich der Anzahl erzeugter Ephyren pro Strobila im ersten und zweiten Jahr ergab sowohl für das Experiment 15-10-15° C als auch für das Experiment 15-5-15° C einen signifikanten Unterschied (Mann-Whitney 15-10-15° C: $n_1 = 15$, $n_2 = 18$, T = 169,0, p = 0,002; Mann-Whitney 15-5-15° C: $n_1 = 19$, $n_2 = 28$, T = 292,5, p < 0,001).

Die Dauer der Strobilation lag bei 10° C zwischen 7 und 34 Tagen, bei 5° C zwischen 10 und 48 Tagen (Abb. 42). Sowohl bei 10° C als auch bei 5° C verlängerte sich die Strobilationsdauer signifikant mit zunehmender Ephyrenzahl in der Strobila (Abb. 42, Spearman 10° C: n = 41, r = 0,56, p < 0,001; Spearman 5° C: n = 85, r = 0,76, p < 0,001).

Bei gleicher Ephyrenzahl in der Strobila liefen die Strobilationen bei 10° C deutlich schneller als bei 5° C ab (Abb. 43). Der Unterschied der Strobilationsdauer bei 10° C und 5° C war bei Strobilae mit gleicher Ephyrenzahl signifikant (Mann-Whitney 1 Ephyra: $n_{10^{\circ}C} = 9$, $n_{5^{\circ}C} = 29$, T = 89, p = 0,003; Mann-Whitney 2 Ephyrae: $n_{10^{\circ}C} = 5$, $n_{5^{\circ}C} = 23$, T = 22, p = 0,003; Mann-Whitney 3 Ephyrae: $n_{10^{\circ}C} = 5$, $n_{5^{\circ}C} = 19$, T = 22,5, p = 0,005; Mann-Whitney 4 Ephyrae: $n_{10^{\circ}C} = 9$, $n_{5^{\circ}C} = 7$, T = 91, p = 0,001; Mann-Whitney 5 Ephyrae: $n_{10^{\circ}C} = 10$, $n_{5^{\circ}C} = 6$, T = 27, p = 0,017).



Abb. 40. *Cyanea capillata*, zweijährige Polypen (2004-2005). Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen und Ephyren (Summen aus 3 Wiederholungen) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. **a** Experiment 15° C. **b** Experiment 15-10-15° C. **c** Experiment 15-5-15° C.



Abb. 41. *Cyanea capillata.* **a** Prozentualer Anteil strobilierender Polypen im ersten und im zweiten Jahr nach ihrer Ansiedlung. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen 1 - 3. **b** Vergleich der Ephyrenzahlen in den Strobilae ein- und zweijähriger Polypen. Mittelwerte und Standardabweichungen in den Experimenten 15-10-15° C (Strobilae der Wiederholungen 1 - 3, $n_{einjährig} = 15$, $n_{zweijährig} = 18$) und in den Experimenten 15-5-15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, $n_{einjährig} = 19$, $n_{zweijährig} = 28$).



Abb. 42. *Cyanea capillata.* **a** Strobilationsdauer in ein- und zweijährigen Polypenkulturen bei Strobilae mit unterschiedlicher Ephyrenzahl und bei unterschiedlichen Temperaturen. **b** Mittelwerte und Standardabweichungen der Dauer von Strobilationen mit 1 - 5 Ephyren pro Strobila bei 5° C und 10° C (5° C: $n_1 = 9$, $n_2 = 5$, $n_3 = 5$, $n_4 = 9$, $n_5 = 7$. 10° C: $n_1 = 29$, $n_2 = 23$, $n_3 = 19$, $n_4 = 7$, $n_5 = 3$.)



Abb. 43. *Cyanea capillata.* Strobilationsdauer bei 5° C und 10° C bei Strobilae mit 1 - 5 Ephyren. Mittelwerte und Standardabweichungen der Strobilationsdauer (5° C: $n_1 = 9$, $n_2 = 5$, $n_3 = 5$, $n_4 = 9$, $n_5 = 7$. 10° C: $n_1 = 29$, $n_2 = 23$, $n_3 = 19$, $n_4 = 7$, $n_5 = 3$).

Cyanea lamarckii

Im Sommer 2003 an Uhrgläser angesiedelte Polypen strobilierten in allen Experimenten. Aufgrund des schlechten Zustandes der Polypen und der hohen Mortalität (3.2.2.1) wurden die Ergebnisse zur Strobilation im Jahr 2003/2004 jedoch nicht in die Auswertung einbezogen.

Die im Sommer 2004 an PET-Plättchen angesiedelten Polypen strobilierten bei allen in den Experimenten gegebenen Temperaturbedingungen. Die ersten Strobilationen erfolgten in Experiment 15-10-15° C und Experiment 15-5-15° C nach einem Temperaturrückgang auf 10° C im November (Abb. 44b, c). Ohne Temperaturrückgang (Experiment 15° C) strobilierten die ersten Polypen im Dezember (Abb. 44a).

Viele der Polypen strobilierten mehrmals während des zehnmonatigen Versuchszeitraums, der prozentuale Anteil von Strobilationen pro Polyp lag in allen Experimenten bei über 100 % (Abb. 45a). In Experiment 15° C lag er bei 154 %, in den Experimenten mit Temperaturrückgang bei 166 % (Experiment 15-5-15° C), bzw. 181 % (Experiment 15-10-15°C, Abb. 45a). Zwischen den Experimenten gab es keinen signifikanten Unterschied im prozentualen Anteil strobilierender Polypen (einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 2, F = 0,89, p = 0,43).

In Experiment 15° C wurden 1 - 12 Ephyren in den Strobilae gebildet, in Experiment 15-10-15° C entstanden 1 - 10 Ephyren in den Strobilae, in Experiment 15-5-15° C waren es 1 - 4 Ephyren.

Die Anzahl der in den Strobilae gebildeten Ephyren war in Experiment 15° C signifikant höher als in den anderen beiden Experimenten. (Abb. 45b, Kruskal-Wallis: n = 50, H = 39,87, p < 0,001; Nemenyi: 15° C vs. 15-5-15° C: ND = 2639, p < 0,01, 15° C vs. 15-10-15° C: ND = 1760, p < 0,01, 15-10-15° C vs. 15-5-15° C: ND = 878, p > 0,05)


Abb. 44. *Cyanea lamarckii*, einjährige Polypen (2004 - 2005). Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen und Ephyren (Summen aus 6 Wiederholungen) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. **a** Experiment 15° C. **b** Experiment 15-10-15° C. **c** Experiment 15-5-15° C.



Abb. 45. *Cyanea lamarckii.* **a** Prozentualer Anteil einjähriger Polypen, die im Versuchszeitraum Oktober 2004 - August 2005 strobilierten. Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 6). **b** Ephyrenzahlen in den Strobilae einjähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der Ephyrenzahlen in den Strobilae in Experiment 15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 54), in Experiment 15-10 -5° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 51) und in Experiment 15-5-15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 50).

Bei 15° C wurden bis zu 12, bei 10° C maximal 10 und bei 5° C maximal 4 Ephyren pro Strobila produziert (Abb. 46a).

Die Dauer der Strobilationen variierte bei 15° C zwischen 3 und 24 Tagen, bei 10° C zwischen 3 und 27 Tagen und bei 5° C zwischen 6 und 27 Tagen (Abb. 46a).

Der Vergleich der Strobilationen mit 2 - 5 Ephyren bei 10° C und 15° C zeigte eine steigende Strobilationsdauer mit zunehmender Ephyrenzahl (Abb. 46b, Spearman 15° C: n = 53, r = 0,527, p < 0,001; Spearman 10° C: n = 63, r = 0,561, p < 0,001).

Die Strobilationsdauer stieg bei niedrigeren Temperaturen. Bei Strobilae mit 2 und 3 Ephyren wurde eine negative Korrelation von Temperatur (15° C, 10° C und 7,5° C) und Strobilationsdauer festgestellt. (Abb. 47, Spearman 2 Ephyren: n = 35, r = -0,52, p = 0,001; Spearman 3 Ephyren: n = 33, r = -0,67, p < 0,001).



Abb. 46. *Cyanea lamarckii.* **a** Strobilationsdauer in einjährigen Polypenkulturen bei Strobilae mit unterschiedlicher Ephyrenzahl und bei unterschiedlichen Temperaturen. **b** Mittelwerte und Standardabweichungen der Dauer von Strobilationen mit 2 - 5 Ephyren pro Strobila bei 5° C und 10° C (15° C: $n_2 = 3$, $n_3 = 11$, $n_4 = 7$, $n_5 = 6$; 10° C: $n_2 = 23$, $n_3 = 18$, $n_4 = 6$, $n_5 = 4$).



Abb. 47. *Cyanea lamarckii.* Strobilationsdauer bei unterschiedlichen Temperaturen bei Strobilae mit 2 - 5 Ephyren. Mittelwerte und Standardabweichungen der Strobilationsdauer (15° C: $n_2 = 3$, $n_3 = 11$, $n_4 = 7$, $n_5 = 6$; 10° C: $n_2 = 23$, $n_3 = 18$, $n_4 = 6$, $n_5 = 4$; 7,5° C: $n_2 = 3$, $n_3 = 2$; 5° C: $n_2 = 6$, $n_3 = 2$).

Chrysaora hysoscella

Die Polypen strobilierten während der zehnmonatigen Kultivierung nach einem Temperaturrückgang auf 10° C häufiger (Abb. 48b), als bei einer konstanten Temperatur von 15° C (Abb. 48a). Nach einem Temperaturrückgang auf 5° C strobilierte nur einer von 72 Polypen im April (Abb. 48c).

Der prozentuale Anteil strobilierender Polypen lag in Experiment 15-10-15° C bei 56 % in Experiment 15° C bei 23 % und in Experiment 15-5-15° C bei 8 % (Abb. 49a). Er war in Experiment 15-10-15° C signifikant höher als in den anderen Experimenten (Abb. 49a, einfaktorielle ANOVA: n = 7, Fg = 2, F = 10,30, p = 0,001; LSD-Test: 15° C vs. 15-10-15° C: LSD = 22,72, p = 0,006, 15-10-15° C vs. 15-5-15° C: p < 0,001, 15° C vs. 15-5-15° C: LSD = 22,72, p = 0,2).

In Experiment 15° C traten maximal 3 Ephyren pro Strobila auf. In Experiment 15-10-15° C entstanden maximal 6 Ephyren in einer Strobila, mehr als 3 Ephyren wurden aber nur bei 7 % der Strobilationen (n = 29) gebildet. Der Unterschied in der Anzahl der in den Strobilae gebildeten Ephyren waren in Experiment 15° C und Experiment 15-10-15° C nicht signifikant (Abb. 49b, Mann-Whitney: $n_{15°C} = 17$, $n_{15-10-15°C} = 29$, T = 382,5, p = 0,71).

Die Dauer der Strobilation betrug bei 15° C zwischen 5 und 22 Tagen, bei 10° C zwischen 4 und 24 Tagen (Abb. 50a). Die Strobilationsdauer stieg mit der Anzahl gebildeter Ephyren in der Strobila. Eine Korrelation von Strobilationsdauer und Ephyrenzahl zeigte sich sowohl bei 10° C als auch bei 15° C (Abb. 50b, Spearman 10° C: n = 29, r = 0,41, p = 0,029; Spearman 15° C: n = 17, r = 0,53, p = 0,027).

Tendenziell war die Strobilationsdauer bei 10° C länger als bei 15° C (Abb. 51). Ein signifikanter Unterschied der Strobilationsdauer bei 10° C und 15° C ließ sich nur bei Strobilae mit einer Ephyra nachweisen (Mann-Whitney: $n_{15^{\circ}C} = 8$, $n_{10^{\circ}C} = 12$, T = 51, p = 0,012).



Abb. 48. *Chrysaora hysoscella*, einjährige Polypen (2003 - 2004 und 2004 - 2005). Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen und Ephyren (Summen aus 7 Wiederholungen) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. **a** Experiment 15° C. **b** Experiment 15-10-15° C. **c** Experiment 15-5-15° C.



Abb. 49. *Chrysaora hysoscella.* **a** Prozentualer Anteil einjähriger Polypen, die in den Versuchszeiträumen Oktober 2003 - August 2004 und Oktober 2004 - August 2005 strobilierten. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen (n = 7). **b** Ephyrenzahlen in den Strobilae einjähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der Ephyrenzahlen in den Strobilae in Experiment 15° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 17) und in Experiment 15-10 -5° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 29).



Abb. 50. *Chrysaora hysoscella.* **a** Strobilationsdauer bei Strobilae mit unterschiedlicher Ephyrenzahl und bei unterschiedlichen Temperaturen. **b** Mittelwerte und Standardabweichungen der Dauer von Strobilationen mit 1 - 3 Ephyren pro Strobila bei 15° C und 10° C (15° C: $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $n_3 = 2$; 10° C: $n_1 = 12$, $n_2 = 13$, $n_3 = 2$).



Abb. 51. *Chrysaora hysoscella.* Strobilationsdauer bei Strobilae einjähriger Polypen mit 1 - 3 Ephyren bei 10° C und 15° C. Mittelwerte und Standardabweichungen der Strobilationsdauer (15° C: $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $n_3 = 2$; 10° C: $n_1 = 12$, $n_2 = 13$, $n_3 = 2$).

Rhizostoma octopus

Bei einjährigen Polypen, die einen schlechtem Zustand und hohe Mortalitätsraten aufwiesen (3.2.2.1, Abb. 32), wurden nur sehr wenige Strobilationen beobachtet. Bei konstanten 15° C (Experiment 15° C) gab es keine Strobilationen. Zwei monodiske Strobilationen traten in Experiment 15-10-15° C im Zeitraum 15. April - 15. Mai bei 10° C auf. Eine monodiske Strobilation und eine Strobila mit zwei Ephyren traten in Experiment 15-5-15° C in den Zeiträumen 15. April – 15. Mai bzw. 15. Mai - 15. Juni nach einer Temperaturerhöhung von 5° C auf 7,5° C bzw. auf 10° C auf.

Bei einer konstanten Temperatur von 15° C strobilierten auch zweijährige, auf PET-Plättchen angesiedelte Polypen von *R. octopus* nicht (Abb. 52a, 53a). Nach einem Temperaturanstieg von 15° C auf 20° C trat ebenfalls bei keinem der Polypen eine Strobilation auf. Nach einem Temperaturrückgang auf 10° C traten während der Wintermonate häufig Strobilationen auf (Experiment 15-10-15° C, Abb. 52b). Bei 5° C Wintertemperatur gab es keine Strobilationen (Experiment 15-5-15° C, Abb. 52c). Nach einer anschließenden Temperaturerhöhung von 5° C auf 7,5° C im April strobilierten einige Polypen (Abb. 52c). Weitere Strobilationen traten nach einem Temperaturanstieg in den Sommermonaten auf (Abb. 52b, c).

Der prozentuale Anteil strobilierender Polypen lag in Experiment 15-10-15° C bei 35 %, in Experiment 15-5-15° C bei 20 % (Abb. 53a). Unterschiede im prozentualen Anteil strobilierender Polypen waren statistisch nicht nachweisbar (Mann-Whitney: n = 4, T = 22, p = 0,34). Zweijährige Polypen produzierten maximal fünf Ephyren pro Strobila in Experiment 15-10-15° C bzw. drei Ephyren pro Strobila in Experiment 15-5-15° C (Abb. 53b). Einen statistisch nachweisbaren Unterschied gab es nicht (Mann-Whitney: $n_{15-10-15} = 9$, $n_{15-5-15} = 6$, T = 39,5, p = 0,34).

Die Dauer der Strobilationen lag bei 10° C zwischen 7 und 34 Tagen (Abb. 54a). Die Strobilationsdauer stieg mit zunehmender Ephyrenzahl in der Strobila (Abb. 54b).



Abb. 52. *Rhizostoma octopus*, zweijährige Polypen (2004 - 2005). Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen und Ephyren (Summen aus 4 Wiederholungen) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. **a** Experiment 15° C. **b** Experiment 15-10-15° C. **c** Experiment 15-5-15° C.



Abb. 53. *Rhizostoma octopus.* **a** Prozentualer Anteil zweijähriger Polypen, die im Versuchszeitraum Oktober 2004 - August 2005 strobilierten. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen (n = 4). **b** Ephyrenzahlen in den Strobilae zweijähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der Ephyrenzahlen in den Strobilae in Experiment 15-10-5° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 – 3, n = 9) und in Experiment 15-5 -5° C (Strobilae in den Wiederholungen 1 - 3, n = 6).



Abb. 54. *Rhizostoma octopus.* **a** Strobilationsdauer bei Strobilae zweijähriger Polypen mit unterschiedlicher Ephyrenzahl und bei unterschiedlichen Temperaturen. **b** Mittelwerte und Standardabweichungen der Dauer von Strobilationen zweijähriger Polypen mit 1 - 5 Ephyren pro Strobila bei 10° C ($n_1 = 14$, $n_2 = 4$, $n_3 = 1$, $n_6 = 1$).

3.2.2.3 Cystenbildung bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen

Die Abbildungen 55 - 61 zeigen die monatliche Zunahme produzierter Cysten pro Polyp bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen (bezogen auf die Polypenzahl bei Versuchsstart). In der Cystenproduktion der Polypen gab es starke individuelle Schwankungen. Bei jeder Art gab es einige Polypen, die während des Versuchszeitraumes keine Cysten bildeten. Polypen ohne Cystenproduktion kamen bei allen Temperaturbedingungen vor.

Die Abbildungen 62 - 64 zeigen die Mittelwerte der in den Experimenten pro Polyp gebildeten Cysten (bezogen auf die Mittelwerte der monatlichen Polypenzahlen). Dabei wurden auch die von Tochterpolypen gebildeten Cysten berücksichtigt.

Bei *A. aurita* lag die Hauptzeit der Cystenproduktion von ein- und zweijährigen Polypen in den Sommermonaten (Abb. 55, Abb. 56). In Experiment 15-5-15°C stagnierte die Cystenbildung bei 5°C (Januar bis April) in beiden Jahren nahezu. In den Experimenten 15°C und 15-10-15°C stiegen die Cystenzahlen bei 15°C bzw. 10°C auch in den Wintermonaten (Abb. 55, Abb. 56). Der Temperaturrückgang im Winter wirkte sich nicht negativ auf Gesamtzahl produzierter Cysten während der Beobachtungszeit aus.

Einjährige und zweijährige Polypen produzierten im Mittel 5 - 7 Cysten in zehn Monaten, maximal wurden im ersten Jahr 23, im zweiten Jahr 21 Cysten von einem Polypen produziert (Abb. 62). Die Anzahlen der während der zehnmonatigen Beobachtungszeit in den Experimenten produzierten Cysten pro Polyp unterschieden sich weder bei einjährigen, noch bei zweijährigen Polypen signifikant (Kruskal-Wallis einjährig: n = 3, Fg = 2, H = 1,69, p = 0,51; Kruskal-Wallis zweijährig: n = 3, Fg = 2, H = 6,2, p = 0,83).

Bei *C. capillata* war die Cystenbildung ein- und zweijähriger Polypen nach einem Temperaturrückgang während der Wintermonate im Vergleich zu der Cystenbildung bei konstanter Kultivierunstemperatur von 15° C deutlich geringer (Abb. 57, Abb. 58). Nach einer Temperaturerhöhung im Frühjahr und Sommer stieg die Cystenproduktion steil an (Experiment 15-10-15° C und Experiment 15-5-15° C, Abb. 57, Abb. 58).

Einjährige Polypen produzierten im Mittel 4 - 6 Cysten in zehn Monaten, es wurden maximal 11 Cysten von einem Polypen gebildet (Abb. 63a). Zwischen den Experimenten gab es keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl produzierter Cysten pro Polyp. (Kruskal-Wallis: n = 3, Fg = 2, H = 2,76, p = 0,30).

Zweijährige Polypen produzierten im Mittel 16 - 19 Cysten in zehn Monaten, es wurden maximal 26 Cysten von einem Polypen erzeugt. Es gab in den Experimenten keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl produzierter Cysten pro Polyp (Abb. 63b, Kruskal-Wallis zweijährig: n = 3, Fg = 2, H = 0.62, p = 0.83).

Die Cystenproduktion zweijähriger Polypen war in den Experimenten 15° C und 15-10-15° C signifikant höher als die Cystenproduktion einjähriger Polypen (Abb. 63, t-test 15° C: n = 3, Fg = 4, t = 4,38, p = 0,012; t-test 15-10-15° C: n = 3, Fg = 4, t = 10,77, p < 0,001). Ein Teil der Cysten wurde von excystierten Tochterpolypen erzeugt, deren Überlebensraten im zweiten Jahr höher als im ersten Jahr waren (3.2.2.1).

Polypen von *C. lamarckii* bildeten fast ausschließlich bei Temperaturen von über 10° C Cysten. Nach der Ansiedlung der Polypen im Juli wurden in allen Experimenten überwiegend von August bis Oktober Cysten produziert (Abb. 59). Danach stagnierte die Cystenproduktion in allen Experimenten während der Wintermonate. Bei konstanter Kultivierungstemperatur von 15° C stieg die Anzahl der Cysten ab März an, in den Experimenten mit Temperaturrückgang erst ab Juni (Abb. 59).

Bei konstanter Kultivierungstemperatur von 15° C überlebten deutlich mehr Polypen, als nach einem Temperaturrückgang (3.2.2.1), und die Cystenproduktion war höher (Abb. 59). Im Mittel wurden 7 – 9, maximal 19 Cysten produziert (Abb. 64a). Während des zehnmonatigen Versuchszeitraumes gab es zwischen den Experimenten keinen signifikanten Unterschied in der gebildeten Cystenanzahl pro Polyp (Kruskal-Wallis: n = 3, Fg = 2, H = 2,78, p = 0,30).

Nach der Ansiedlung der Polypen von *Ch. hysoscella* im Juli waren Cystenbildungen überwiegend bis zum Herbst, seltener im nächsten Sommer zu beobachten (Abb. 60). In den Wintermonaten kam es bei allen Temperaturen zur Stagnation der Cystenproduktion (Abb. 60). Durch das Ablösen einiger Cysten vom Substrat sanken die Cystenzahlen in Experiment 15° C und Experiment 15-5-15° C (Abb. 60).

Die Cystenproduktion von *Ch. hysoscella* war in allen Experimenten gering. In zehn Monaten wurden im Mittel nur 2 Cysten pro Polyp und maximal 8 Cysten von einem Polypen gebildet (Abb. 64b).

Die Polypen von *R. octopus* produzierten bei Temperaturen unter 15° C im Mittel nur eine Cyste, maximal 3 Cysten in zehn Monaten (Abb. 61, 64c). Bei konstanter Kultivierungstemperatur von 15° C bildeten die Polypen im Mittel 4 und maximal 10 Cysten, bei 20° C erzeugten sie im Mittel 14 und maximal 37 Cysten. Die mittlere Cystenproduktion war im Experiment mit konstanter Temperatur von 15° C deutlich höher als in den Experimenten mit Temperaturrückgang. Sie lag bei 20° C deutlich höher als bei 15° C (Abb. 64c).



Abb. 55. Aurelia aurita. Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.09.2003 - 15.09.2004. Mittelwerte und Standardabweichungen monatlicher Cystenzahlen der Wiederholungen (n = 3) bezogen auf die Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart.



Abb. 56. Aurelia aurita. Monatliche Cystenproduktion zweijähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.10.2004 - 15.08.2005. Mittelwerte und Standardabweichungen monatlicher Cystenzahlen der Wiederholungen (n = 3) bezogen auf die Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart.



Abb. 57. *Cyanea capillata.* Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.10.2003 - 15.09.2004. Mittelwerte und Standardabweichungen monatlicher Cystenzahlen der Wiederholungen (n = 3) bezogen auf die Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart.



Abb. 58. *Cyanea capillata*. Monatliche Cystenproduktion zweijähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.10.2004 - 15.08.2005. Mittelwerte und Standardabweichungen monatlicher Cystenzahlen der Wiederholungen (n = 3) bezogen auf die Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart.



Abb. 59. *Cyanea lamarckii.* Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.08.2004 - 15.08.2005. Mittelwerte und Standardabweichungen monatlicher Cystenzahlen der Wiederholungen (n = 4) bezogen auf die Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart.



Abb. 60. *Chrysaora hysoscella*. Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.08.2004 - 15.08.2005). Mittelwerte und Standardabweichungen monatlicher Cystenzahlen der Wiederholungen (n = 3) bezogen auf die Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart.



Abb. 61. *Rhizostoma octopus.* Monatliche Cystenproduktion zweijähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.10.2004 - 15.08.2005. Mittelwerte und Standardabweichungen monatlicher Cystenzahlen der Wiederholungen (bei 20° C n = 3, sonst n = 4) bezogen auf die Ausgangszahl der Polypen bei Versuchsstart.



Abb. 62. Aurelia aurita. Cystenbildung bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der in den Wiederholungen (n = 3) durchschnittlich gebildeten Cysten pro Polyp (gemittelte Polypenzahl im Beobachtungszeitraum) sowie Maximalwerte der von einem Polypen gebildeten Cysten. **a** Cystenbildung einjähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.10.2003 - 15.08.2004. **b** Cystenbildung zweijähriger Polypen im Beobachtungszeitraum 15.10.2004 - 15.08.2005.



Abb. 63. *Cyanea capillata*. Cystenbildung bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der in den Wiederholungen (n = 3) durchschnittlich gebildeten Cysten pro Polyp (gemittelte Polypenzahl im Beobachtungszeitraum) sowie Maximalwerte der von einem Polypen gebildeten Cysten. **a** Cystenbildung einjähriger Polypen, Beobachtungszeitraum 15.10.2003 - 15.08.2004. **b** Cystenbildung zweijähriger Polypen, Beobachtungszeitraum 15.10.2004 - 15.08.2005.



Abb. 64. Cystenbildung einjähriger Polypen verschiedener Arten bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen. Mittelwerte und Standardabweichungen der in den Wiederholungen (n) durchschnittlich gebildeten Cysten pro Polyp (gemittelte Polypenzahl im Beobachtungszeitraum) sowie Maximalwerte der von einem Polypen gebildeten Cysten. **a** *Cyanea lamarckii*, Beobachtungszeitraum 15.08.2004 - 15.08.2005 (n = 3). **b** *Chrysaora hysoscella*, Beobachtungszeitraum 15.08.2005 (n = 4).

3.2.2.4 Tabellarische Zusammenfassung der Ergebnisse aus 3.2.2.2 und 3.2.2.3

Tab. 15. Strobilationszeiten sowie Daten zur Ephyren- und Cystenprodukton der untersuchten Arten bei unterschiedlichen Kultivierungstemperaturen. **a** Konstante Temperatur von 15° C. **b** Temperaturrückgang auf 10° C im Herbst und Temperaturerhöhung auf 15° C im Sommer. **c** Temperaturrückgang auf 5° C im Winter und Temperaturerhöhung auf 15° C im Sommer. Die Quadrate zeigen die Monate der Strobilationszeiten, in den mit Punkten gekennzeichneten Monaten fanden Strobilationen nur in Ausnahmefällen statt. - keine Daten vorhanden.

а	Monat	Sep./ Okt.	Okt./	Nov./ Dez.	Dez./ Jan.	Jan./ Feb.	Feb./ Mär.	Mär./ Apr.	Apr./ Mai	Mai/ Jun.	Jun./ Jul.	Jul./ Aug.	% Strobi-	Ephy-	Cysten/
ľ	Temperatur [° C]	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	lation	Strobila	Polyp
Ī	A. aurita			•	•	•							4,7	4,3	5,1
	C. capillata												0	-	4,3
	C. lamarckii												153,6	4,8	8,7
	C. hysoscella							-		•		•	22,5	1,6	2,0
	R. octopus												0	-	4,2
b	Monat	Sep./ Okt.	Okt./ Nov	Nov./ Dez.	Dez./ Jan.	Jan./ Feb.	Feb./ Mär.	Mär/ Apr.	Apr./ Mai	Mai/ Jun.	Jun./ Jul.	Jul./ Aug.	% Strobi-	Ephy- ren/	Cysten/
Ī	Temperatur [° C]	15	12,5	10	10	10	10	10	10	10	12,5	15	lation	Strobila	Ројур
	A. aurita												29,6	4,9	6,0
	C. capillata												38,7	2,7	3,7
	C. lamarckii												180,6	2,9	10,3
	C. hysoscella					•							55,9	1,9	2,0
	R. octopus												34,9	2,2	1,3
С	Monat	Sep./ Okt.	Okt./ Nov.	Nov./ Dez.	Dez./ Jan.	Jan./ Feb.	Feb./ Mär.	Mär./ Apr.	Apr./ Mai	Mai/ Jun.	Jun./ Jul.	Jul./ Aug.	% Strobi-	Ephy- ren/	Cysten/
	Temperatur [° C]	15	12,5	10	7,5	5	5	5	7,5	10	12,5	15	lation	Strobila	Ројур
	A. aurita												19,9	4,9	7,1
	C. capillata									•			77,8	1,7	5,6
	C. lamarckii							•			•		165,7	2,1	<mark>6,6</mark>
	C. hysoscella		•					•			•	•	8,1	-	2,0
	R. octopus												20,2	1,7	0,1

Tab. 16. Strobilationsreaktion verschiedener Arten auf unterschiedliche Kultivierungstemperaturen.

Tomporatur	konstant	Herabs	etzung	Erhöhung			
remperatur	15° C	15 → 10° C	10 → 5° C	5 → 10° C	10 → 15° C		
A. aurita	selten	ja	nein	nein	nein		
C. capillata	nein	ja	ja	selten	nein		
C. lamarckii	ja	ja	ja	ja	ja		
C. hysoscella	ja	ja	selten	nein	ja		
R. octopus	nein	ja	nein	ja	ja		

Tab. 17. Strobilationsdauer [Tage] von Strobilae mit 1 - 5 Ephyren bei verschiedenen Temperaturen. - keine Daten vorhanden

Temperatur		15° C					10° C					5° C			
Ephrenzahl	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
A. aurita	-	-	-	-	-	-	12	16	18	16	-	-	-	-	-
C. capillata	-	-	-	-	-	12	15	22	24	26	21	31	35	39	39
C. lamarckii	-	6	8	13	14	-	10	14	15	17	-	19	19	-	-
C. hysoscella	6	11	11	1	1	11	14	19	-	-	-	-	-	-	-
R. octopus	-	-	-	-	i.	14	21	21	-	34	-	14	-	-	-

3.2.3 Einfluss des Lichts auf die Strobilation

Die Abbildungen 65 und 66 zeigen die Strobilationszeiten und das zeitliche Auftreten von Ephyren in parallel bei Tageslicht und Dunkelheit durchgeführten Experimenten.

Die Strobilationen und die Freisetzung der Ephyren von *A. aurita* erfolgten in Experimenten bei Tageslicht sowie in Experimenten bei Dunkelheit hauptsächlich im Herbst nach einer Temperatursenkung auf 10° C bzw. 7,5° C (Abb. 65). In Experiment "Dunkel" gab es von Mitte Oktober bis Mitte Januar Strobilationen, in Experiment "Licht" war die Strobilationsphase auf den Zeitraum von Mitte November bis Mitte Dezember beschränkt (Abb. 65).

Die Polypen von *C. capillata* strobilierten nach einer Temperatursenkung auf 5° C überwiegend von Mitte Januar bis Mitte Februar (bei Dunkelheit zu 79 %, bei Tageslicht zu 68 %, Abb. 66a). Die Ephyren wurden in beiden Experimenten größtenteils von Mitte Februar bis Mitte März frei (zu 77 % bzw. 86 %, Abb. 66b).



Abb. 65. Aurelia aurita. Strobilationszeiten und zeitliches Auftreten freischwimmender Ephyren in Polypenkulturen, die bei Dunkelheit oder bei Tageslicht kultiviert wurden. **a** Prozentuale Verteilung gebildeter Strobilae. **b** Prozentuale Verteilung frei gewordener Ephyren im Beobachtungszeitraum 15. September 2003 - 15. September 2004.



Abb. 66. *Cyanea capillata*. Strobilationszeiten und zeitliches Auftreten freischwimmender Ephyren in Polypenkulturen, die bei Dunkelheit oder bei Tageslicht kultiviert wurden. **a** Prozentuale Verteilung gebildeter Strobilae. **b** Prozentuale Verteilung frei gewordener Ephyren im Beobachtungszeitraum 15. September 2003 - 15. September 2004.

Bei Dunkelheit strobilierten 19 % der Polypen von *A. aurita*, bei Licht 23 %. Im Mittel wurden 5,5 bzw. 5,8 Ephyren pro Strobila gebildet (Abb. 67a).

Die Polypen von *C. capillata* strobilierten bei Dunkelheit zu 68 %, bei Tageslicht zu 58 %, es wurden im Mittel 2,1 bzw. 2,0 Ephyren produziert (Abb. 67b).

Der Vergleich der Experimente "Licht" und "Dunkel" ergab bei keiner der untersuchten Arten einen signifikanten Unterschied im prozentualen Anteil strobilierender Polypen oder in der Anzahl der produzierten Ephyren pro Strobila (*A. aurita* % Strobilation: Mann-Whitney, n = 6, T = 39,0, p = 1,0; *A. aurita* Ephyren pro Strobila: Mann-Whitney, n = 6, T = 37,0, p = 0,40; *C. capillata* % Strobilation: Mann-Whitney, n = 3, T = 13,0, p = 1,0; *C. capillata* Ephyren pro Strobila: Mann-Whitney, n = 3, T = 11,50, p = 0,70).



Abb. 67. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen und Anzahl produzierter Ephyren pro Strobila in Polyenkulturen, die bei Dunkelheit oder bei Tageslicht gehältert wurden. **a** Aurelia aurita. **b** Cyanea capillata.

3.2.4 Einfluss herabgesetzter Salinität auf Planulae, Polypen und Strobilation

3.2.4.1 Überleben und Ansiedlung von Planulae bei herabgesetzter Salinität

Nach dem Herabsetzen der Salinität von 32 auf 20 PSU zeigten die Larven von *C. lamarckii, C. capillata* und *C. hysoscella* eine leicht verlangsamte Fortbewegung gegenüber denen, die bei höheren Salinitäten kultiviert wurden. Die Laven veränderten ihre Form und streckten sich in der Länge (Abb. 68a-c). Die Aktivität der Planulae nahm mit der Verringerung der Salinität auf 12 PSU weiter ab und ihre Größe nahm zu (Abb. 68d-g). Bei 10 PSU war kaum noch Aktivität festzustellen und die Larven nahmen eine stark abgeflachte Form an (Abb. 68e, f). Nachdem die Salinität von 10 PSU auf 7 PSU herabgesetzt wurde, zerfielen die Planulae von *C. capillata* und *C. lamarckii* direkt nach Zugabe des entionisierten Wassers (Abb. 58g, h).

Die Planulae von *Ch. hysoscella* überlebten das Herabsetzen der Salinität auf 7 PSU. Einige Larven zeigten noch nach 24 Stunden eine geringe Aktivität. Erst nach dem Herabsetzen der Salinität auf 5 PSU zerfielen sie.

Durch die Verdünnung des Seewassers mit entionisiertem Wasser wurde kein Absinken des ph-Werts in den sauren Bereich festgestellt (Tab. 18).

Tab. 18. ph-Wert bei verschiedenen Salinitäten, die durch die Verdünnung von Seewasser mit entionisiertem Wasser eingestellt wurden.

Salinität	32	25	20	15	10	5
pH-Wert	8,1	8,05	7,95	7,85	7,7	7,4



Die Planulae aller untersuchten Arten siedelten nur bei Salinitäten von über 15 PSU an den schwimmenden Kunststoffböden der Petrischalen (Abb. 69). Nicht siedelnde Larven überlebten bei 15 PSU und 10 PSU bis zum Ende des Versuchs (6 Tage). Planulae von *Ch. hysoscella* hefteten sich kurzfristig auch bei der Salinität von 15 PSU an den Schalenböden an, lösten sich jedoch später wieder (Abb. 69c).

Am sechsten Tag nach Versuchsstart war bei *C. lamarckii* kein signifikanter Unterschied in der prozentualen Anzahl angesiedelter Planulae bei Salinitäten von 32 PSU und 25 PSU vorhanden. Bei 32 PSU und 25 PSU gab es signifikante Unterschiede zur prozentualen Anzahl angesiedelter Planulae bei 20 PSU. (Abb. 69a, einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 2, F = 26,53, p < 0,01. LSD-Test: n = 6, LSD = 14,22, 32 PSU vs. 25 PSU: p = 0,24; 32 PSU vs. 20 PSU: p < 0,001; 25 PSU vs. 20 PSU: p = 0,001).

Der prozentuale Anteil angesiedelter Larven von *C. capillata* am sechsten Tag nach Versuchsstart war bei 32 PSU signifikant höher als bei geringeren Salinitäten von 25 PSU und 20 PSU (Abb. 69b, einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 2, F = 19, 42, p < 0,001; LSD-Test: n = 6, LSD = 7,52, 32 PSU vs. 25 PSU: p < 0,001, 32 PSU vs. 20 PSU: p < 0,001, 25 PSU vs. 20 PSU: p = 0,85).

Bei *Ch. hysoscella* unterschieden sich die prozentualen Ansiedlungszahlen am sechsten Tag nach Versuchsstart bei Salinitäten von 25 PSU und 20 PSU signifikant. (Abb. 69c, Kruskal-Wallis: n = 6, Fg = 2, H = 14,36, p < 0,001; Nemenyi: 25 PSU vs. 32 PSU: ND = 32, p > 0,05; 32 PSU vs. 20 PSU: ND = 38, p > 0,05; 25 PSU vs. 20 PSU: ND = 70, p < 0,05).



Abb. 69. Prozentualer Anteil angesiedelter Planulae verschiedener Arten bei unterschiedlichen Salinitäten an Tag 3 - 6 nach Versuchsstart. a Cyanea lamarckii. b Cyanea capillata. c Chrysaora hysoscella.

3.2.4.2 Zustand und Mortalität von Polypen bei herabgesetzter Salinität

Die Polypen der untersuchten Arten A. aurita, C. capillata und C. lamarckii überlebten das Herabsetzen der Salinität von 36 PSU auf 12 PSU. Bei der Salinität von 12 PSU war die Tentakellänge der Polypen im Vergleich zur Tentakellänge bei höheren Salinitäten deutlich verkürzt (Abb. 70b, e). Weitere Anzeichen für eine Verschlechterung des Zustandes der Polypen waren nicht erkennbar und sie waren in der Lage Nauplien von A. salina zu fangen und aufzunehmen. Das Herabsetzen der Salinität auf 10 PSU überlebten die Polypen von C. capillata und C. lamarckii nicht (Abb. 70f). Die Polypen von A. aurita überlebten dagegen das Herabsetzen der Salinität auf 8 PSU. Die Tentakel wurden jedoch fast vollständig zurückgebildet (Abb. 70c) und die Polypen nahmen bei der Fütterung keine Nauplien auf.



Abb. 70. Veränderungen an Polypen nach dem Herabsetzen der Salinität in den Kulturen. a-c Aurelia aurita. a Polypen bei 36 PSU mit lang ausgestreckten Tentakeln. b Polypen bei 12 PSU mit verkürzten Tentakeln. c Polypen bei 8 PSU mit fast vollständig zurückgebildeten Tentakeln. d-f Cyanea capillata.
d Polypen bei 36 PSU mit lang ausgestreckten Tentakeln. e Polypen bei 12 PSU mit verkürzten Tentakeln. f Zerfallener Polyp zwei Tage nach der Salinitätsherabsetzung von 12 auf 10 PSU. Alle Messbalken = 1 mm.

Die Polypen von *A. aurita* vermehrten sich bei Salinitäten von 12-36 PSU. In der sechsmonatigen Versuchzeit gab es bei der Salinität von 36 PSU einen Anstieg der Polypenzahlen (Zuwachs) um 20,2 % (Abb. 71a). Bei herabgesetzter Salinität von 28, 20 und 12 PSU betrug der Zuwachs 5,6 %, 12,4 % und 5,2 %.

Der Zustand der bei 8 PSU kultivierten Polypen verschlechterte sich zunehmend und innerhalb von drei Monaten gingen 10 % der Polypen zugrunde (negativer Zuwachs, Abb. 71a). Nachdem die Salinität anschließend (Mitte Februar) wieder erhöht wurde, erholten sich



die überlebenden Polypen (Abb. 71b). Nach zweimonatiger Kultivierung bei einer Salinität von 12 PSU befanden sie sich in einem guten Zustand und 5 % der Polypen strobilierten.

Abb 71. *Aurelia aurita.* **a** Prozentualer Anstieg (Zuwachs) bzw. Rückgang (negativer Zuwachs) der Polypenzahlen bei verschiedenen Salinitäten. **b** Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten. Mittelwerte der Wiederholungen (n = 6, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 29). In Experiment 8 - 12 PSU (grüne Linie) wurden die Polypen bis Mitte Februar bei einer Salinität von 8 PSU kultiviert, anschließend bei 12 PSU. **A** Monatsanfang, **M** Monatsmitte.

Polypen, die drei Monate lang bei einer Salinität von 12 PSU kultiviert worden waren, zeigten keine gravierende Zustandsverschlechterung, nachdem die Salinität schrittweise bis auf 6 PSU herabgesetzt wurde (Abb. 72). Erst nach einer Herabsetzung der Salinität von 6 PSU auf 4 PSU verschlechterte sich der Zustand rasch und die Polypen starben innerhalb von drei Tagen (Abb. 72).



Abb. 72. Aurelia aurita. Verschlechterung des Zustands von Polypen nach Herabsetzen der Salinität in den Kulturen von 12 PSU auf 4 PSU. Mittelwerte der Wiederholungen (n = 6, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 30).

Die Polypen von *C. capillata* vermehrten sich bei den Salinitäten von 20-36 PSU (Abb. 73a). Nach dem Herabsetzen der Salinität blieb der Zustand der Polypen während der gesamten Versuchszeit in allen Experimenten gut (Abb. 73b). Der prozentuale Anstieg der Polypenzahl (Zuwachs) bei Salinitäten von 36, 28 und 20 betrug 91,4 %, 91,8 % und 132,9 % in 7,5 Monaten (Abb. 73a). Bei einer Salinität von 12 PSU blieb die Polypenzahl nahezu konstant (Abb. 73a).



Abb. 73. *Cyanea capillata.* **a** Prozentualer Anstieg (Zuwachs) der Polypenzahlen bei verschiedenen Salinitäten. **b** Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten. Mittelwerte der Wiederholungen (n = 6, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 31). **A** Monatsanfang, **M** Monatsmitte.

Die Polypenzahlen von *C. lamarckii* nahmen bei Salinitäten von 12 - 36 PSU in der viermonatigen Versuchzeit um 9 – 11 % ab (negativer Zuwachs, Abb. 74a). Der Zustand der Polypen war bei einer Salinität von 12 PSU etwas schlechter als bei höheren Salinitäten (Abb. 74b), die Polypententakel waren verkürzt und es wurden Blasenbildungen an der Körperwand beobachtet. Die Polypen waren jedoch in der Lage Nahrung aufzunehmen.



Abb. 74. *Cyanea lamarckii.* **a** Prozentualer Rückgang (negativer Zuwachs) der Polypenzahlen bei verschiedenen Salinitäten. **b** Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten. Mittelwerte der Wiederholungen (n = 6, Standardabweichungen siehe Anhang Tab. 32). **A** Monatsanfang, **M** Monatsmitte.

3.2.4.3 Strobilationsraten und Ephyrenzahlen bei herabgesetzter Salinität

Polypen von *A. aurita*, *C. capillata* und *C. lamarckii* strobilierten bei allen Salinitäten von 36 - 12 PSU. Abbildung 75 zeigt die zeitliche Verteilung der während der Beobachtungszeit produzierten Ephyren bei unterschiedlichen Salinitäten.

Bei Salinitäten von 36, 28 und 20 PSU wurden mehr als 50 % der Ephyren von *A. aurita* von Mitte Dezember bis Mitte Januar gebildet. Bei einer Salinität von 12 PSU wurde der größte Teil der Ephyren (57 %) erst Mitte April bis Mitte Mai produziert (Abb. 75a).

Die Ephyrenproduktion von *C. capillata* verzögerte sich bei der Salinität von 12 PSU gegenüber höheren Salinitäten. Bei 12 PSU wurden von Mitte Mai bis Mitte Juni 69 % der Ephyren frei. Bei höheren Salinitäten lag die Hauptzeit der Ephyrenbildung im Monat davor (Abb. 75b).

Ohne das Herabsetzen der Salinität (36 PSU) gab es bei *C. lamarckii* keinen signifikanten Unterschied in der Anzahl produzierter Ephyren in verschiedenen Monaten (Abb. 75c, einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 3, F = 0,69, p = 0,57). Bei Salinitäten von 28 PSU und 20 PSU wurden im ersten Monat nach dem Herabsetzen der Salinität (15. November bis 15. Dezember) nur wenige Ephyren frei (5,7 % und 0,1 %, Abb. 75c). Im zweiten Monat nach der Salinitätsänderung (15. Dezember bis 15. Januar) wurden deutlich mehr Ephyren produziert

als in den anderen Monaten (69 % und 71 %). Bei der Salinität von 12 PSU setzte die Strobilation deutlich später ein als in den anderen Experimenten, 63 % der Ephyren wurden im dritten Monat (15. Januar bis 15. Februar) und 35 % im vierten Monat (15. Februar bis 15. März) nach dem Herabsetzen der Salinität frei (Abb. 75c).

Über 50 % der Polypen von *A. aurita* strobilierten in den sechs Monaten nach Herabsetzen der Salinität bei 20 - 36 PSU, bei 12 PSU waren es nur 12 % der Polypen (Abb. 76a). Der prozentuale Anteil strobilierender Polypen von *A. aurita* war bei 12 PSU deutlich geringer als bei höheren Salinitäten (einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 3, F = 5,32, p = 0,008; LSD-Test: n = 6, LSD = 29,32; 36 PSU vs. 12 PSU: p = 0,008, 28 PSU vs. 12 PSU: p = 0,003, 20 PSU vs. 12 PSU: p = 0,003, 36 PSU vs. 28 PSU: p = 0,70, 36 PSU vs. 20 PSU: p = 0,63, 28 PSU vs. 20 PSU: p = 0,93).



Abb. 75. Zeitliches Auftreten von Ephyren in Polypenkulturen, die bei unterschiedlichen Salinitäten gehältert wurden (n = 6). Angegeben sind die monatlich gebildeten Ephyrenzahlen als prozentuale Anteile der in der gesamten Versuchszeit entstandenen Ephyrenzahl. **a** *Aurelia aurita*. **b** *Cyanea capillata*. **c** *Cyanea lamarckii*.

Die Polypen von *C. capillata* strobilierten in den sieben Monaten nach dem Herabsetzen der Salinität in allen Experimenten zu über 90 % (Abb. 76b). Es gab keinen signifikanten Unterschied im prozentualen Anteil strobilierender Polypen bei verschiedenen Salinitäten (Abb. 76b, einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 3, F = 0.6, p = 0.43).

Nach dem Herabsetzen der Salinität auf 12 PSU strobilierten die Polypen von *C. lamarckii* nur zu 16 %, bei allen anderen Salinitäten zu über 50 %. Der prozentuale Anteil strobilierender Polypen bei 12 PSU war im Vergleich zu den anderen Salinitäten signifikant unterschiedlich (Abb. 76c, einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 3; F = 26,13, p < 0,001; LSD-Test: n = 6, LSD = 15,57; 36 PSU vs. 12 PSU: p < 0,001, 28 PSU vs. 12 PSU: p < 0,001, 20 vs. 12 PSU: p < 0,001, 36 vs. 28 PSU: p = 0,02, 36 vs. 20 PSU: p = 0,04, 28 vs. 20 PSU: p = 0,77).

Polypen von *A. aurita* bildeten bei Salinitäten von 36 - 20 PSU im Mittel 6,1 - 8,7 Ephyren, bei einer Salinität von 12 PSU nur 2,5 Ephyren (Abb. 77a).

Die Ephyrenanzahl pro Strobila war bei einer Salinität von 12 PSU zur Ephyrenzahl pro Strobila bei Salinitäten von 28 PSU und 36 PSU signifikant verschieden. (einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 3, F = 5,14, p = 0,009; LSD-Test: n = 6, LSD = 3,63, 36 PSU vs. 12 PSU: p = 0,005, 28 PSU vs. 12 PSU: p = 0,002, 20 vs. 12 PSU: 0,052, 36 PSU vs. 28 PSU: p = 0,68, 36 PSU vs. 20 PSU: p = 0,29, 28 PSU vs. 20 PSU: p = 0,14).

In den Strobilae von *C. capillata* wurden bei einer Salinität von 12 PSU im Mittel 3,2 Ephyren gebildet. Es waren signifikant weniger als bei Salinitäten von 20 PSU und 28 PSU, bei denen im Mittel 5,1 bzw. 4,9 Ephyren in den Strobilae produziert wurden (Abb. 77b, einfaktorielle ANOVA: n = 6, Fg = 3, F = 6,65, p = 0,003; LSD-Test: n = 6, LSD = 1,05, 20 PSU vs. 12 PSU: p = 0,001, 28 PSU vs. 12 PSU: p = 0,003, 36 PSU vs. 12 PSU: p = 0,32, 36 PSU vs. 28 PSU: 0,03, 36 PSU vs. 20 PSU: p = 0,01, 28 PSU vs. 20 PSU: p = 0,003.

Polypen von *C. lamarckii* produzierten bei Salinitäten von 20 - 36 PSU im Mittel 6 - 8 Ephyren pro Strobila, bei einer Salinität von 12 PSU nur drei Ephyren (Abb. 77c). Die Ephyrenzahlen pro Strobila waren bei 12 PSU signifikant niedriger als bei Salinitäten von 28 und 36 PSU (Kruskal-Wallis: n = 6, Fg = 3, H = 16,82, p < 0,001; Nemenyi: 36 vs. 12 PSU: ND = 79, p < 0,05; 28 PSU vs. 12 PSU: ND = 92, p < 0,05; 20 PSU vs. 12 PSU: ND = 45, p > 0,05; 36 PSU vs. 28 PSU: ND = 13, p > 0,05; 36 PSU vs. 20 PSU: ND = 44, p > 0,05; 28 PSU vs. 20 PSU: ND = 47, p > 0,05).





Abb. 76. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen bei verschiedenen Salinitäten. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen (n = 6). a Aurelia aurita. b Cyanea capillata. c Cyanea lamarckii.



а

С



Abb. 77. Anzahl produzierter Ephyren pro Strobila bei verschiedenen Salinitäten. Mittelwerte und Standardabweichungen der Wiederholungen (n = 6). a Aurelia aurita. b Cyanea capillata. c Cyanea lamarckii.

4 Diskussion 97

4 Diskussion

4.1 Entwicklung und Ansiedlung der Planulae

Der Lebenszyklus der Scyphozoa beginnt mit der Befruchtung der reifen Eizelle und der anschließenden Entwicklung zur Planula. Die befruchteten Eizellen werden bei *A. aurita*, *C. capillata* und *C. lamarckii* durch Cilienströme vom Genitalsinus des Ovariums zu den Bruttaschen in den Mundarmen der Weibchen transportiert, bei *Ch. hysoscella* verbleiben die Embryonen dagegen in den Ovarien und entwickeln sich dort zu reifen Planulae (3.1.2, Widersten 1965). Die Untersuchungen an weiblichen Medusen von *R. octopus* bestätigen, dass diese nicht Larven tragend sind (3.1.2, Thiel 1966), wie auch die Medusen einiger anderer Arten der Rhizostomeae (Tab. 19). Widersten (1965) ging davon aus, dass die Befruchtung bei *Rhizostoma* meist im freien Wasser stattfindet, fand aber auch embryonale Stadien im Genitalsinus weiblicher Medusen aus schwedischen Gewässern. Solche Stadien waren in den weiblichen Gonaden der untersuchten Medusen von *R. octopus* aus der Deutschen Bucht nicht vorhanden (3.1.2).

Die Substratwahlversuche bestätigen eine bevorzugte Ansiedlung der Planulae der Scyphozoa an den Unterseiten von Substraten (3.2.1, Tab. 13a; Cargo und Schultz 1966, Brewer 1976, 1978, Cargo 1979, Kikinger 1992, Rippingale und Kelly 1995, Svane und Dolmer 1995, Pitt 2000). Dieses Siedlungsmuster entsteht durch das typische Verhalten der Planulae nach ihrer Entwicklung. Die Planulae der Semaeostomeae sammeln sich nach dem Verlassen der weiblichen Medusen am Boden, schwimmen später auf und gelangen dann zu den Substratunterseiten (3.1.3). Diese Kombination aus zunächst geopositivem und anschließend geonegativem Verhalten wurde bereits von Brewer (1976) für C. capillata beschrieben und ebenfalls für Chrysaora quinquecirrha bestätigt (Cargo 1979). Auch die Planulae von R. octopus gelangen an die Substratunterseiten, da die befruchteten Eier zu Boden sinken und die Larven nach ihrer Entwicklung von dort aus nach oben schwimmen (3.1.3). Negative Geo- und Phototaxis ist bei vielen marinen Invertebratenlarven zu beobachten und stellt vermutlich eine evolutive Anpassung dar (Svane und Dolmer 1995). Die Ansiedlung an den Unterseiten von Überhängen verringert die Mortalität durch UV-Strahlung, Sedimentation und Prädation (Svane und Dolmer 1995). Die Besiedlung von Substraten, die über dem Boden gelegen sind, verringert außerdem das Risiko hypoxischer Bedingungen und verbessert die Erreichbarkeit potentieller Futterorganismen (Brewer 1976).

Tab. 19	9. Merkmale von Planula,	Polyp und Strobilation der	Dactyliophorae	(Rhizostomeae).	e.B. eigene Beobachtungen,	n.d. nicht dokumentiert,	Z Information
aus Ze	ichnung entnommen.						

Autor (Jahr)	Art	Weibchen larven- tragend	Kulti- vierungs- temperatur	Planula Länge/ Breite [µm]	plank- tische Phase d. Planua [Tage]	ausgewachsene Polypen max. Höhe [mm] / Tentakel [n] / Form des Stiels	Manu- brium des Polypen	asexuelle Vermehr- ungs- formen	Temperatur bei Strobilation / andere Auslöser	Ephyren pro Strobila [n]	Strobi- lations- dauer [Tage]	Ephyren- durch- messer [mm]
Vorliegende Arbeit, Holst et al. (2007)	Rhizostoma octopus	nein	20 - 5° C	110 - 150 / 80-90	1 - 5	2,3 / bis zu 24 / kurz	groß und beweglich	Podocysten, Knospung (selten)	Änderung von 15 auf 10° C, 5 auf 10° C oder 10 auf 15° C	1 - 5	24 ± 4 bei 10°C	2,7 - 5,8
Paspaleff (1938)	Rhizostoma pulmo	nein	n.d.	500 / n.d.	n.d.	12 (inkl.Tentakel?)/ 32 / kurz	groß und beweglich	Knospung, Schwimm- knospen, Podocysten	Keine Strobilation bei Temperatur- änderung / Kaliumiodid	12 - 18 Segmente, keine Entwicklung zu Ephyren	keine Entwick- Iung zu Ephyren	keine Entwick- lung zu Ephyren
Calder (1973), Cargo (1971)	Rhopilema verrilli	ja	18° C, 10 - 12° C bis 20° C	165 - 310 / 75 - 100	3 - 10	2,5 / bis zu 20 / kurz	groß und beweglich	Podocysten	Anstieg von 9 auf 20° C / Erhöhung der Salinität	typischer- weise monodisk, bis zu 3	7	3
Lotan et al. (1992)	Rhopilema nomadica	nein	20° C	200 / n.d	3 - 4	2 / 16 / kurz (Z)	groß und beweglich	Podocysten, Knospung (selten)	konstant 20° C	5 - 6	7	1,5 bis 2,0
Ding und Chen (1981), Chen und Ding (1983)	Rhopilema esculenta	nein	12 - 33° C	95 - 150 / 60 - 90	3 - 4	3,5 (Z) / 16 / kurz (Z)	groß (Z)	Podocysten	Anstieg von etwa 10° C auf 18 - 27° C	bis zu 17	bis zu 14	1,5 bis 3,0
Calder (1982)	Stomolophus meleagris	nein	27° C	120 - 390 / 60 - 130	2 - 5	2/ 16/ kurz	groß und beweglich	Podocysten	konstant 25° C	1 - 3, typischerweise 2	3,5	1,5 bis 2,0
Pitt (2000), eigene Beob- achtungen	Catostylus mosaicus	ja	21° C	100 - 130 / 50 - 65	4-5	n.d./ 12-20/ kurz (e.B.)	groß und beweglich (e.B.)	Podocysten, Knospung, Teilung	konstant 21° C	häufig monodisk, bis zu 5	4	2
Kawahara et al. (2006)	Nemopilema nomurai	nein	23 - 9° C	170 / 130	4 - 8	n.d. (Durchmesser 0,8 - 1,1)/ 16 / kurz (Z)	groß und beweglich	Podocysten	Anstieg von 13° C auf 23° C	3 - 7	7	2,2 bis 3,8

Tab. 20. Merkmale von Planula, Polyp und Strobilation der Kolpophorae (Rhizostomeae). **e.B.** eigene Beobachtungen, **n.d.** nicht dokumentiert, **Z** Information aus Zeichnung entnommen.

Autor (Jahr)	Art	Weibchen Iarven- tragend	Kulti- vierungs- temperatur	Planula Länge/ Breite [µm]	plank- tische Phase d. Planua [Tage]]	ausgewachsene Polypen max. Höhe [mm] / Tentakel [n] / Fom des Stiels	Manu- brium des Polypen	asexuelle Vermehr- ungs- formen	Temperatur bei Strobilation/ andere Auslöser	Ephyren pro Strobila [n]	Strobi- lations- dauer [Tage]	Ephyren- durch- messer [mm]
Sugiura (1963, 1965)	Mastigias papua	ja	10 - 29° C	120 - 140 / n.d.	n.d.	2,3 / meist 16, max. 18 / lang und dünn	kurz (Z)	Schwimm- knospen	Anstieg auf über 20° C / Vermehrung der Zooxanthellen	monodisk	20° C: 12-18, 24° C: 6-7, 27° C: 3-4	1,5 - 2,7
Rippingale und Kelly (1995)	Phyllorhiza punctata	ja	10 - 25° C	300 - 500 / n.d	2 - 3	ca. 4 (Z) / 16 / lang und dünn	kurz	Schwimm- knospen	Anstieg von 16° C auf 24° C / längere Photoperiode	monodisk	n. d.	n. d.
Kikinger (1992)	Cotylorhiza tuberculata	ja	23 - 24° C	270 - 330 / 150 - 190	5	5 / 16, bis zu 20 / lang und dünn	kurz (Z)	Schwimm- knospen	mindestens 20 - 22° C	monodisk	3	1,5 - 2
Sugiura (1966)	Cephea cephea	ja	20° C	130 - 230 / n.d.	> 14	2,9 / 16 / lang und dünn	kurz (Z)	Schwimm- knospen	Anstieg von 20° C auf 25 - 30° C	monodisk	3 bis 5 bei 29-30° C	1,6 - 2,1
Gohar und Eisawy (1960)	Cassiopea andromeda	ja	n. d.	160 - 210 / 130	1 - 3	ca. 2 (Z) / 32 / lang und dünn	kurz (Z)	Schwimm- knospen, Teilung (selten)	n. d.	Typischer- weise monodisk, selten 2	n. d.	ca. 1,5 (Z)
Biegelow (1900)	Cassiopea xamachana	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n.d. / 32 (häufig mehr) / lang und dünn	kurz (Z)	Schwimm- knospen	n. d.	monodisk	n. d.	n. d.

Das Risiko einer Verdrängung durch Algen und andere lichtabhängige Siedlungskonkurrenten wird durch die Besiedlung der schattigen Unterseiten von Substraten stark vermindert (Cargo und Schultz 1966). Völlige Dunkelheit wirkt sich jedoch negativ auf die Überlebensraten der Planulae aus (Brewer 1976). Die Substratwahlversuche wurden darum nicht bei völliger Dunkelheit im Kühlinkubator, sondern bei Tageslicht durchgeführt, wobei die direkte Lichteinstrahlung durch das Abdecken der Versuchsschalen vermieden wurde (2.2.1).

Die hängende Lebensweise der Polypen hat mehrere Vorteile. Eine solche Position ermöglicht vermutlich einen effektiven Beutefang, da die lang nach unten ausgestreckten Tentakel (3.1.3) wie ein Fangnetz wirken. Für die Bildung von langen Strobilationsketten und das Ablösen der Ephyren ist die hängende Position vorteilhaft, da die Streckungs- und Ablösungsvorgänge von der Schwerkraft unterstützt werden.

Ähnliches gilt für das Ausstoßen unverdaulicher Nahrungsreste und anderer Partikel. Durch die Umkehr des Flagellenschlages der begeißelten entodermalen Gastrodermis sind die Polypen in der Lage unverdauliche Partikel auszustoßen (Chapman 1973). Hängen die Polypen an der Substratunterseite, unterstützt die Schwerkraft den nach außen gerichteten Geißelstrom und den Ausstoß von Fremdkörpern (Holst und Jarms 2006). Polypen, die mit dem Fuß am Untergrund sitzen, sind dagegen manchmal nicht in der Lage unverdaute Nahrungsbestandteile auszustoßen und gehen daran zugrunde (3.2.2.1, *Cyanea lamarckii*). Um dies zu vermeiden, ist die Kultivierung von Polypen in hängender Position, z.B. an schwimmenden Kunststoffsubstraten, empfehlenswert.

Die Planulae von *A. aurita* bevorzugen, wie die Planulae der anderen untersuchten Arten, die Substratunterseiten zur Ansiedlung (3.2.1, Tab. 13a). In den Versuchsschalen siedelten jedoch 85 % der Planulae von *A. aurita* nicht an den angebotenen Substratplättchen, sondern am Spannungshäutchen der Wasseroberfläche (3.2.1, Tab. 13b). Kroiher und Berking (1999) vermuten, die Besiedlung dieser Wasser-Luft Grenzschicht sei eine reguläre Siedlungsstrategie, bei der sich die Planulae zunächst unter der Wasseroberfläche anheften und dort zu Polypen metamorphosieren, die später das darunter liegende Benthal besiedeln. Aufgrund der Wasserbewegungen ist die Besiedlung des Wasserhäutchens unter natürlichen Bedingungen jedoch unwahrscheinlich. Diese Siedlungsform ist deshalb vermutlich als Artefakt bei Laborversuchen anzusehen (Korn 1966).

Die Besiedlung von treibenden Substraten kommt dagegen wahrscheinlich häufig vor. Polypenansiedlungen in Hafenanlagen an den Unterseiten von Schwimmstegen wurden bereits dokumentiert (Kozloff 1983, Miyake et al. 2002, Purcell 2007).

Die im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten hohe Zahl von Ansiedlungen der Planulae von *A. aurita* am Oberflächenhäutchen (3.2.1, Tab. 13b) ist auf ihr besonderes

4 Diskussion 101

Verhalten zurückzuführen. Die Larven bewegen sich an den Wänden der Versuchsschalen aufwärts und gelangen so an die Wasseroberfläche (3.1.3). Unter natürlichen Bedingungen erreichen die Planulae durch diese Aufwärtsbewegung in engem Kontakt zum Untergrund vermutlich geeignete Siedlungssubstrate. Da das Verhalten der Planulae von *A. aurita* von dem der anderen untersuchten Arten abweicht, sind möglicherweise auch ihre Siedlungshabitate unterschiedlich. Ein Vergleich der natürlichen Habitate ist aufgrund der geringen Kenntnisse der Siedlungsorte der Polypen verschiedener Arten bisher jedoch nicht möglich. Auffällig ist aber, dass Funde der Polypen von *A. aurita* sehr viel häufiger dokumentiert wurden als die anderer Arten (4.4.1).

Die Planulae verschiedener Arten siedelten, trotz kaum unterschiedlicher Wassertemperaturen in den verschiedenen Experimenten, innerhalb unterschiedlicher Zeiträume (3.2.1, Abb. 25). Sowohl zwischenartliche als auch innerartliche Unterschiede der Dauer des pelagischen Stadiums bei Planulae der Scyphozoa wurden häufig dokumentiert (Widersten 1968, Russell 1970). Neben der Temperatur bestimmen vermutlich noch zahlreiche andere Faktoren, z.B. der Sauerstoffgehalt und die Salinität des Wassers sowie die Strömungsverhältnisse, die Dauer der freischwimmenden Phase von Planulae (Schneider und Weisse 1985). Darüber hinaus ist entscheidend in welchem Entwicklungsstadium die Planulae sich beim Verlassen der weiblichen Meduse befinden (Widersten 1968).

Planulae haben eine hohe Toleranz gegenüber Schwankungen der Salinität (3.2.4.1, Abb. 68), jedoch setzen geringe Salinitäten die Siedlungsfähigkeit der Planulae herab (3.2.4.1, Abb. 69). Die Laborexperimente sind nicht direkt auf natürliche Bedingungen übertragbar. Während die Änderungen der Salinität in den Experimenten in sehr kurzen Zeiträumen erfolgten (2.2.2), kann eine Adaption an Salinitätsänderungen unter natürlichen Bedingungen meist langsamer erfolgen. In natürlichen Lebensräumen sind bei längeren Adaptionszeiten höhere Toleranzen gegenüber geringen Salinitäten zu erwarten.

Vermutlich haben Planulae die Fähigkeit, ihre Siedlungssubstrate aktiv zu wählen (Brewer 1984, Hofmann et al. 1996, Arai 1997). Sie können sich durch den Flagellenschlag ihres bewimperten Ektoderms effizient voran bewegen (Lesh-Laurie und Suchy 1991, Arai 1997). Das dokumentierte Verhalten der Planulae, die ihre Fortbewegung an der Substratfläche zeitweise stoppen, um ihren Bewegungsvorderpol zum Substrat zu richten (3.1.3), stellt möglicherweise ein aktives Suchverhalten nach einem geeigneten Siedlungssubstrat dar. Ein solches Verhalten wurde auch von Brewer (1984) bei Planulae von *Cyanea* dokumentiert.

Lichtsensitive Strukturen, wie sie bei Planulae der Cubozoa nachgewiesen sind (Nordström et al. 2003), wurden bei Planulae der Scyphozoa bisher nicht gefunden (Widersten 1968, Müller und Leitz 2002). Dennoch ist vermutlich die Kombination aus negativer Geo- und Phototaxis entscheidend für die Wahl des Siedlungssubstrates (Brewer 1976, Svane und Dolmer 1995). Darüber hinaus besitzen die Larven mechanosensitive und chemosensitive Zellen, die mit sensorischen Cilien ausgestattet sind, mit denen die Planulae die physikalische und chemische Beschaffenheit des Untergrunds wahrnehmen können (Müller und Leitz 2002).

Die physikalischen und chemischen Bedingungen der Substratoberfläche werden von den vorhandenen Bakterien und anderen biogenen Faktoren bestimmt, die die Ansiedlung der Planulae und ihre Metamorphose auslösen (Neumann 1979, Hofmann et al. 1996, Müller und Leitz 2002). Die Zusammensetzung des Biofilms spiegelt die physikalischen Umgebungsbedingungen des Substrates, z.B. die Lichtverhältnisse und den Gezeiteneinfluss, wider (Wieczorek und Todd 1998). Makrofouling-Organismen können zwischen unterschiedlichen Biofilmen differenzieren (Wieczorek und Todd 1998). Gelangt ein Substrate ins Wasser bildet sich ein Biofilm, der sich mit der Zeit verändert. Die Veränderung des Biofilms wirkt sich auf die Besiedlung des Substrates aus (Wieczorek und Todd 1998).

Auch die Ausrichtung und der Abstand des Substrats zum Boden sind ausschlaggebend für seine Besiedlung (Brewer 1976, Cargo 1979, Brewer 1984). In den Experimenten wurden die Siedlungssubstrate gleichzeitig, vier Tage vor der Zugabe der Planulae, mit Seewasser bedeckt (2.2.1). Alle Substratplättchen wurden in gleicher Ausrichtung und in derselben Höhe zum Boden fixiert (2.2.1). Damit konnte die Substratwahl aufgrund einer unterschiedlichen Bildungszeit des Biofilms oder aufgrund unterschiedlicher Positionen der Substratplättchen weitgehend ausgeschlossen werden. Dennoch wurden signifikante Unterschiede in der Besiedlung verschiedener Substrattypen gefunden (3.2.1, Tab. 14).

Die unterschiedlich starke Besiedlung verschiedener Substrattypen wurde bereits häufiger dokumentiert (Brewer 1976, 1978, 1984, Lotan et al. 1992, Pitt 2000). Die Beschaffenheit der Oberfläche spielt eine große Rolle bei der Substratwahl der Planulae. Hydrophobe werden gegenüber hydrophilen Oberflächen bevorzugt, da die hohe Bindungskraft der Wassermoleküle an hydrophilen Oberflächen der Ansiedlung entgegenwirkt (Brewer 1984).

Während frühere Studien die Bevorzugung rauer gegenüber glatter Oberflächen dokumentierten (Brewer 1976, 1978), zeigen die vorliegender Ergebnisse die Präferenz der Substrate Polyethylen und Glas (3.2.1, Abb. 27), die eine glatte Oberfläche aufweisen. Vermutlich entwickeln sich aufgrund der unterschiedlichen Beschaffenheit verschiedener Substrate unterschiedliche Biofilme auf ihrer Oberfläche, woraus ihre unterschiedliche Besiedlung durch Planulae resultiert.

Die Untersuchungen zeigten zwischenartliche Unterschiede in der Präferenz verschiedener Substrate (3.2.1, Abb. 27). Die Planulae von *C. capillata* und *R. octopus* zeigten weniger starke Präferenzen für bestimmte Substrattypen als die Planulae der anderen untersuchten Arten (3.2.1, Tab. 14). Möglicherweise haben die Planulae einiger Arten eine ausgeprägte Präferenz bestimmter Oberflächen, während die Planulae anderer Arten toleranter in der Substratwahl sind.

Die Zunahme künstlicher Hartsubstrate durch die Bebauung von Küstenregionen hat vermutlich wachsende Polypenpopulationen durch zunehmende Siedlungsmöglichkeiten der Planulae zur Folge (Graham 2001, Miyake et al. 2002).

Muschelschalen, die als natürliche Siedlungssubstrate der Scyphistomae bekannt sind (Korringa 1953, Cargo und Schultz 1966, Korn 1966, Kühl 1967, Rasmussen 1973, Cargo 1979, Östman 1997, Kozloff 1983, Miyake et al. 1997), wurden in den Laborversuchen nicht bevorzugt gegenüber künstlichen Substraten besiedelt (3.2.1, Abb. 27). Dieses Ergebnis zeigt, dass künstliche Substrate als Siedlungssubstrate für die Polypen der Scyphozoa gut geeignet sind. Die in den Experimenten verwendeten Substrattypen gelangen durch anthropogene Aktivitäten zunehmend in die Meere. Beton und Holz werden als Baumaterialien für Offshore-Plattformen und -Windparks sowie für Uferbefestigungen und Hafenanlagen genutzt. Polyethylen, Glas und behandeltes Holz gehören zu den Hauptbeständteilen des ins Meer gelangenden Mülls (Hartwig 2000, 2001). Die experimentell bestätigte Nutzbarkeit dieser künstlichen Hartsubstrate als Siedlungsflächen der Polypen hat möglicherweise entscheidenden Einfluss auf die Populationsentwicklung der Scyphozoa. Wachsende Polypenpopulationen bilden die Grundlage für die Massenentwicklung von Ephyren. Die Zunahme künstlicher Hartsubstrate in den Meeren ist wahrscheinlich eine der Ursachen für das zunehmende Massenauftreten von Medusen.

Darüber hinaus fördern die künstlichen Hartsubstrate die Verbreitung der Arten. Scyphistomae sind bei ihrer Ansiedlung auf Hartsubstrate angewiesen (Werner 1984, Kikinger 1992, Graham 2001). Weichsubstrate können zur Besiedlung nicht genutzt werden, da der Weichkörper der Polypen der Semaeostomeae und Rhizostomeae kein Außenskelett hat, also keinen mechanischen Schutz vor äußeren Einflüssen besitzt. Bei der Besiedlung von sandigen Untergründen haben die sessilen Polypen keine Überlebenschance, da der Weichkörper infolge von Sedimentumwälzungen (Bioturbation, Sedimentation, Strömungen) zerstört wird. Unter natürlichen Bedingungen können Sand- und Wattflächen nur als epiphytischer oder epizoischer Aufwuchs besiedelt werden. Scyphistomae siedeln, z.B. auf Algen, Hydrozoen, Seepocken, Muschelschalen, Polychaeten- oder Amphipodenröhren und Ascidien (Thiel 1938, Gröndahl 1988a, Miyake et al. 1997, Östman 1997). In Küstengebieten mit großen Sand- und Wattflächen werden die Siedlungsmöglichkeiten durch Befestigungs-, Industrie- und Hafenanlagen aber deutlich erhöht (Graham 2001).

Noch stärker tragen vermutlich die Baukonstruktionen in der Hochsee zur Ausbreitung der Scyphozoa bei, da sie als "Sprungbretter" für die Verbreitung genutzt werden können. Unter natürlichen Bedingungen gibt es in der Hochsee für Polypen keine geeigneten Siedlungssubstrate. Durch die Errichtung künstlicher Offshore-Plattformen werden jedoch großflächige Siedlungsmöglichkeiten geschaffen. Diese können von Planulae besiedelt werden, die mit den weiblichen Medusen in Hochseegebiete gelangen. Die daraus resultierende Polypenpopulation erzeugt dann Medusen, die Küsten erreichen können, die zuvor für die Medusen dieser Art unerreichbar waren. Finden die Planulae geeignete Siedlungsgründe, kommt es zur Neueinwanderung der Art. Neben der Einschleppung von Medusen in Ballasttanks und Polypen an Schiffsrümpfen könnte dies ein Grund für die zunehmende Neueinwanderung einiger Scyphozoa in verschiedene Ökosysteme sein (Mills 2001, Xian et al 2005, Kawahara 2006).

4.2 Polypenentwicklung, asexuelle Vermehrung und Strobilation

Die Planula entwickelt sich nach ihrer Ansiedlung bei den meisten Scyphozoa direkt zum Polypen (z.B. Calder 1982, Pitt 2000, Morandini et al. 2004, Widmer 2006, Holst et al. 2007). Die Planulae von *C. lamarckii* bilden dagegen direkt nach der Anheftung am Substrat Cysten, von denen sich nur wenige direkt zum Polypen weiterentwickelten (15 %, 3.1.3). Die Bildung solcher Planulocysten von *C. lamarckii* wurde bereits in früheren Arbeiten dokumentiert (Rees 1957, Widersten 1968, Gröndahl 1988b). Die Encystierung von Planulae wurde auch bei *C. capillata* beobachtet (Cargo 1974, Brewer 1976, Cargo 1984). Dies konnte durch die hier durchgeführten Untersuchungen jedoch nicht bestätigt werden. Nach bisherigen Kenntnissen ist die Planulocystenbildung auf die Arten der Gattung *Cyanea* beschränkt. Es handelt sich vermutlich um eine Anpassung an ungünstige Lebensbedingungen zum Zeitpunkt der Ansiedlung (Hargitt und Hargitt 1910, Brewer 1976, Gröndahl 1988b, Brewer und Feingold 1991, Arai 1997).

Die Beobachtungen der Metamorphose der Planula zum Polypen bestätigen, dass nicht alle Polypen vier Primärtentakel bilden (3.1.3, Russell 1970). Die hier dokumentierte Bildung von zwei Primärtentakeln bei *Ch. hysoscella* (3.1.3, Abb. 17) entspricht den Beobachtungen von Claus (1877), während Delap (1901) die Entwicklung von vier Primärtentakeln beschreibt. Auch bei *Chrysaora lactea* entstehen bei der Metamorphose der Planula zum Polypen zunächst zwei Primärtentakel (Morandini et al. 2004).

Die beobachtete Bildung von zwei Primärtentakeln bei *C. capillata* (3.1.3) bestätigt die Beschreibungen von Hargitt und Hargitt (1910).
Die Morphologie von Polypen verschiedener Arten der Scyphozoa ist sehr ähnlich und stark von äußeren Faktoren, wie dem Alter und dem Ernährungszustand, abhängig (Thiel 1938). Die Artbestimmung anhand morphologischer Polypenmerkmale ist deshalb nicht möglich (Östmann 1997). Ein deutlicher morphologischer Unterschied der Polypen von *A. aurita* und *C. capillata*, wie er von Gröndahl und Hernroth (1987) beschrieben wurde, konnte nicht bestätigt werden (3.1.3). Auch ein deutlicher Größenunterschied der Polypen (Hargitt und Hargitt 1910) war nicht erkennbar. Während die hier untersuchten Polypen der Semaeostomeae nicht zu unterscheiden waren, konnten die Polypen von *R. octopus* an dem ausgeprägten Mundrohr identifiziert werden (3.1.3, Abb. 18q). Ein solches Manubrium ist typisch für die rhizostomen Polypen der Unterordnung Dactylophorae (Tab. 19, Holst et al. 2007).

Eine Möglichkeit zur Unterscheidung der Polypen verschiedener Arten bietet die Untersuchung der Nesselkapseln (Cniden, Calder 1971, Calder 1983). Die sichere Bestimmung von Polypen anhand des Cnidoms ist aber nicht in allen Fällen möglich, da sich die Cniden-Ausstattungen bei Polypen unterschiedlicher Arten ähneln können (Calder 1983, Holst et al. 2007). Bisher ist eine eindeutige Bestimmung der Art bei natürlichen Polypenpopulationen nur bei der Strobilation der Polypen möglich. Die Artbestimmung kann dann anhand der Ephyren erfolgen, wie es bei den auf Helgoland gefundenen Polypen von *A. aurita* durchgeführt wurde (3.1.4). Die Entwicklung von Methoden der Artbestimmung durch genetische Analysen könnte die Bestimmung von Polypenfunden zukünftig vereinfachen.

Die verschiedenen Formen der asexuellen Vermehrung der untersuchten Scyphistomae (3.1.4, Abb. 19) sind für die Polypen der Scyphozoa typische Vermehrungsformen (Russel 1970, Arai 1997, Lucas 2001). Sie ermöglichen die Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen (4.4, 4.6).

Die Strobilationen der untersuchten Arten (3.1.4, Abb. 18) haben den gleichen Ablauf, wie die Strobilationen anderer Scyphozoa (Calder 1982, Pitt 2000, Morandini et al. 2004, Kawahara et al. 2006). Auch die im Rahmen dieser Arbeit erstmals beschriebene Strobilation von *R. octopus* verläuft nach diesem typischen Schema (3.1.4, Abb. 18r-t, Holst et al. 2007). Die ocotradiale Symmetrie der Ephyren und Medusen (3.1.4, Abb. 20) ist typisch für die Scyphozoa, es gibt jedoch einige Arten mit abweichender Symmetrie (Eggers und Jarms 2007).

Unterschiedliche Temperaturbedingungen und Salinitäten haben Auswirkungen auf die Strobilationszeiten, die Strobilationsdauer und die Anzahl gebildeter Ephyren (4.4, 4.5).

4.3 Morphologie und Entwicklung der Ephyren

Die in Laborkulturen entstandenen Ephyren ließen sich durch ihre unterschiedliche Größe, Färbung und Morphologie voneinander unterscheiden (3.1.4, Abb. 20). Zur Artbestimmung von Ephyren aus Planktonproben sind Größe und Färbung jedoch keine geeigneten Bestimmungsmerkmale, da sie vermutlich von Umweltbedingungen, wie Ernährung, Temperatur und Strömung abhängen (Russell 1970). Bei höheren Temperaturen während der Strobilation hatten frisch von der Strobila gelöste Ephyren von *A. aurita* und *C. capillata* kleinere Durchmesser als bei geringeren Temperaturen (3.1.4, Tab. 11). Möglicherweise ist dies auf die kürzere Strobilationsdauer bei wärmeren Temperaturen zurückzuführen (3.2.2.2, Abb. 42, Abb. 43). In Planktonproben im Gullmarfjord (West Schweden) aufgetretene Ephyren von *C. capillata*, die bei etwa 2° C gefangen wurden, hatten deutlich geringere mittlere Durchmesser von 1,2 mm (Gröndahl und Hernroth 1987) als die in den Laborproben bei 5° C gebildeten Ephyren mit einem mittleren Durchmesser von 5,0 mm, (3.1.4, Tab 11). Da der Durchmesser der entstehenden Ephyren auch von der Größe der Polypen abhängt (Russell 1970), ist neben der Temperatur wahrscheinlich auch der Ernährungszustand der Polypen für die Größe der Ephyren ausschlaggebend.

In den Laborkulturen konnten die Ephyren beider *Cyanea*-Arten anhand ihrer Färbung unterschieden werden (3.1.4, Abb. 20b, c). Die Beschreibungen mehrerer Autoren sprechen dafür, dass die kräftig orangebraune Färbung bei jungen Ephyren von *C. capillata* auch im Freiland auftritt (Hartlaub 1894, Mielck und Künne 1935, Gröndahl und Hernroth 1987). Die Ephyren von *C. lamarckii* sind dagegen zunächst blassblau bis farblos (3.1.4, Russell 1970), eine Färbung erscheint erst im Laufe der Entwicklung. Obwohl die bisherigen Beobachtungen darauf hindeuten, dass sich die Färbung der jungen Ephyren beider *Cyanea*-Arten deutlich unterscheidet, ist ihre Artbestimmung anhand der Färbung eine unsichere und daher ungeeignete Methode.

Die Unterscheidung der Ephyren von *A. aurita* und *C. capillata* ist durch die unterschiedliche Form der Gastraltaschen möglich (Russell 1970). Auch die Stammlappen der beiden Arten sind unterschiedlich geformt (Russell 1970, Gröndahl und Hernroth 1987). Zur Bestimmung junger Ephyren anderer Arten sind diese Merkmale jedoch ungeeignet, da die Unterschiede zu gering sind und ihre Ausprägung variabel ist (Russell 1970).

Typisch für die Ephyren der Gattung *Chrysaora* sind die regelmäßig angeordneten Nesselzellcluster auf der Schirmoberseite (Russell 1970, Gershwin und Collins 2002, Morandini et al. 2004). Diese sind aber nicht bei allen Ephyren schon direkt nach der Ablösung von der Strobila vorhanden (3.1.4). Sie sind zur Bestimmung sehr junger Ephyren also kein geeignetes Merkmal.

Ephyren, die in Planktonproben aus der Nordsee auftraten, blieben aufgrund ihrer morphologischer Ähnlichkeit häufig unbestimmt (z.B. Künne 1952, Barz und Hirche 2007). Die Ephyrenaufzucht im Labor zeigte jedoch, dass die Ephyren nach wenigen Wochen eindeutige Merkmale zur Bestimmung ihrer Art ausbilden (3.1.4, Abb. 20f-j, Russel 1970). Im fortgeschrittenen Entwicklungsstadium der Ephyren sind auch Unterschiede in der Ausprägung des Gastralsystems zur Bestimmung der Gattung geeignet (Russell 1970). Die bei den Laborbeobachtungen entstandenen Beschreibungen und Abbildungen (3.1.4, Abb. 20) könnten die Unterscheidung von Ephyren in Planktonproben aus der Deutschen Bucht und angrenzenden Seegebieten zukünftig erleichtern.

Die Unterscheidung der Medusen von C. lamarckii und C. capillata verursachte in früheren Studien häufig Schwierigkeiten (Lambert 1935, Verwey 1942, Künne 1952), da sie sich in ihrer Morphologie stark ähneln (3.1.1). Die Medusen von C. capillata haben eine nördlichere Verbreitung und erreichen einen größeren Schirmdurchmesser als die Medusen von C. lamarckii (Russell 1970, Hay et al. 1990, Barz und Hirche 2007). Die Verbreitungsgrenzen überschneiden sich aber in einigen Gebieten, wie z.B. in der Deutschen Bucht und der südlichen Nordsee. Die Größe ist als Bestimmungsmerkmal ungeeignet, da sie vom Alter der Tiere abhängt. Eine Bestimmung der Arten anhand ihrer Farbe (z.B. Houghten et al. 2006a), ist unsicher, da die Färbung sehr variabel ist (2.1, Russell 1970). Nach Thiel (1962b) ist die Unterscheidung der beiden Cyanea-Arten anhand ihrer unterschiedlichen Tentakelzahlen möglich. Diese Methode ist aber sehr aufwendig und zur Bestimmung im Feld daher unpraktikabel. Erst das von Russell (1970) angeführte und hier anhand von Fotos belegte Bestimmungsmerkmal der Einstülpungen in der Muskulatur der Meduse (3.1.1, Abb. 10) macht die schnelle und sichere Bestimmung möglich. Da dieses Merkmal aber erst bei größeren Medusen ausgeprägt ist (3.1.1, Tab. 8, Abb. 11), ist es zur Bestimmung der Ephyren und kleinerer Medusen unbrauchbar.

Das Ephyrenwachstum der Rhizostomeae *R. octopus* wurde im Rahmen dieser Arbeit erstmals beschrieben (Holst et al. 2007). In früheren Arbeiten wurde die Entwicklung der Ephyren von *R. octopus* ausschließlich an fixiertem Material rekonstruiert, jedoch nie an lebenden Tieren beobachtet. Die frühesten Stadien der beschriebenen, fixierten Ephyren hatten Durchmesser von 2,5 - 3,5 mm (Stiasny 1928, Russell 1970), und waren somit kleiner als die hier beobachteten, frisch abgelösten Ephyren mit Durchmessern von 2,7 - 5,8 mm (3.1.4, Tab. 11). Dennoch handelte es sich bei dem fixierten Material um weiter entwickelte Stadien, da bereits die Velarlappen, Oraltentakel an den Mundlippen oder ein Ringkanal vorhanden waren (Stiasny 1928, Russell 1970). Diese Merkmale entwickeln sich erst einige Zeit nach der Ablösung von der Strobila (3.1.4, Abb. 22, Abb. 24). Die Durchmesser der fixierten Ephyren sind vermutlich als Folge der Fixierung geschrumpft. Zudem sind die Entwicklungsbedingungen der Polypen und Strobilae in Laborkulturen durch gute Nahrungsbedingungen und stabile physikalische Faktoren wahrscheinlich vorteilhaft. Vermutlich erreichen die Polypen und die von ihnen gebildeten Ephyren darum einen größeren Durchmesser als unter natürlichen Bedingungen. Auch im Vergleich zu anderen Rhizostomeae haben die Ephyren von *R. octopus* einen größeren Durchmesser (Tab. 19).

Nach ihrer Ablösung von der Strobila entwickelten sich die Ephyren von *R. octopus* im Labor sehr viel langsamer als die natürlicher Populationen (3.1.4, Abb. 22). Unter natürlichen Bedingungen erreichen die Medusen innerhalb von 2,5 Monaten einen Schirmdurchmesser von 300 mm (Thiel 1966). Eine unzureichende Ernährung durch die ausschließliche Fütterung mit Nauplien von *A. salina* (2.4.3) ist vermutlich einer der Gründe für die vergleichsweise langsame Entwicklung der Medusen im Labor. Zudem sind die Strömungsbedingungen bei der Aufzucht im Aquarium nicht optimal und die Ephyren und Medusen werden durch das geringe Volumen des Aquariums beim Schwimmen eingeschränkt. Sie stoßen häufig an die Aquarienwände und den Boden, was ihre Entwicklung wahrscheinlich negativ beeinträchtigt. Dennoch bietet die Aufzucht von Ephyren im Labor eine gute Möglichkeit, ihre Entwicklung zu Medusen detailliert zu beobachten (z.B. Jarms et al. 1999, Jarms 2001, Jarms et al. 2002b, Morandini et al. 2004, Kawahara et al. 2006, Widmer 2006).

Die Entwicklung der Gastralkanäle der Ephyren von R. octopus wurde detailliert verfolgt (3.1.4, Abb. 23), da diese für die systematischen Gliederung der Ordnung Rhizostomeae von Interesse ist. Die Aufteilung in die beiden Unterordnungen Dactyliophorae und Kolpophorae (Russell 1970) stützt sich auf die unterschiedliche Bildung des Gastrovaskularsystems in den frühen Entwicklungsstadien der Meduse (Stiasny 1922, 1923, Thiel 1970, 1978, Uchida 1926). Die Entwicklung des Gastralsystems von *R. octopus* ist typisch für die Unterordnung Dactyliophorae, da zunächst ein Ringkanal entsteht, von dem aus später ein verzweigtes Netzwerk von Gastralkanälen gebildet wird. Die frühen Entwicklungsstadien der Ephyren der Dactyliophorae haben starke Ähnlichkeit mit den Entwicklungsstadien der Ephyren der Familie Ulmaridae (Semaeostomeae), zu der auch die Gattung Aurelia gehört (Uchida und Nagao 1963). Darum wird angenommen, dass die Verwandtschaft der Dactyliophorae zu den Ulmaridae näher ist als zu den Kolpophorae (Uchida 1926, Thiel 1970, 1978). Aktuelle, vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Entwicklung verschiedener Arten von Semaeostomeae und Rhizostomeae (Straehler-Pohl, unveröffentlichte Daten) untermauern die von Thiel (1970) postulierte These eines biphylethischen Ursprungs der Rhizostomeae. Auch die Unterschiede zwischen den Polypen und Strobilae der Unterordnungen Dactyliophorae und Kolpophorae sprechen gegen eine nahe Verwandtschaft der beiden

Gruppen (Tab. 19, Tab. 20).

Ein typisches Merkmal der Medusen der Dactyliophorae sind die 16 radiären Gastralkanäle, die in den zentralen Magen münden (Uchida 1926). Sie entwickeln sich aus den 16 Gastraltaschen der Ephyra (3.1.4, Abb. 22). Die Entwicklung von mehr als 16 radiären Gastralkanälen ist dagegen als Anomalie anzusehen (Stiansny 1929). Abweichungen von der octoradialen Symmetrie, wie die Mehr- oder Minderzahl der Stammlappen, sind bei den Medusen der Scyphozoa häufig zu finden (3.1.4, Thiel 1960, Kikinger 1992).

Die Entwicklung des vierlippigen Manubriums der Ephyra zum verzweigten Wurzelmund der Meduse wurde bereits von Russell (1970) beschrieben und konnte hier anhand von Fotos dokumentiert werden (3.1.4, Abb. 24). Dieser spezielle Wurzelmund bietet in Kombination mit dem netzartigen Gastralsystem Vorteile bei der Nahrungsaufnahme, der Verteilung der Nährstoffe und der Ausscheidung unverdaulicher Nahrungsreste (Thiel 1964, 1970).

4.4 Ökologie, Verbreitung und Strobilationszeiten verschiedener Scyphozoa

Die Untersuchungen des Einflusses der Temperatur (3.2.2) und der Salinität (3.2.4) lassen auf die unterschiedliche Entwicklung der Polypenpopulationen der untersuchten Arten bei unterschiedlichen Umweltbedingungen schließen.

Die experimentelle Simulation der Jahrestemperaturen in der Deutschen Bucht mit einer Temperaturabsenkung auf 5°C Wassertemperatur im Winter (Experiment 15-5-15°C, 2.5.1.1, Tab. 2), lässt Rückschlüsse auf die Entwicklung und die Strobilationszeiten der Polypenpopulationen bei diesen Temperaturen zu. Die Kultivierung bei 10°C im Winter (Experiment 15-10-15°C, 2.5.1.1, Tab. 2) demonstriert die möglichen Auswirkungen von weniger stark absinkenden Wintertemperaturen (durch klimatische Veränderungen) auf Polypen und Strobilation. Die parallel dazu durchgeführte, langfristige Kultivierung bei konstanter Temperatur von 15°C (Experiment 15°C, 2.5.1.1, Tab. 2) zeigt, welche Rolle die Temperaturabsenkung als Auslöser der Strobilation spielt.

Die Untersuchungen der Auswirkungen herabgesetzter Salinität auf die Planulae und Polypen (3.2.4) lassen Vermutungen über die Grenzen ihrer Siedlungs- und Vermehrungsfähigkeit im Brackwasser der Ostsee und in den Ästuaren zu.

Die Scyphistomae der verschiedenen, untersuchten Arten zeigten unterschiedliche Reaktionen auf die Veränderungen äußerer Faktoren (3.2.2, 3.2.4). Zusammen mit den Ergebnissen früherer Studien können aus den vorliegenden Untersuchungen Rückschlüsse auf eine unterschiedliche Verbreitung und unterschiedliche Strobilationszeiten der Polypen der Scyphozoa der Deutschen Bucht gezogen werden.

4.4.1 Aurelia aurita

Obwohl die verschieden Stadien im Lebenszyklus von *A. aurita* bereits in mehreren Studien untersucht wurden, gibt es vor allem in Bezug auf die Ökologie der Polypen immer noch viele ungeklärte Fragen (Lucas 2001).

Eine Temperaturabsenkung im Winter, entsprechend dem natürlichen Jahreszyklus in der Deutschen Bucht, wirkt sich bei Polypen von *A. aurita* positiv auf die asexuelle Vermehrung durch Knospung und Cystenbildung aus (3.2.2.1, 3.2.2.3). Es ist daher anzunehmen, dass die Polypen dieser Art in der Deutschen Bucht und angrenzenden Seegebieten in großer Zahl verbreitet sind. Ihr Vorkommen in diesen Gebieten wurde durch einige Freilandfunde dokumentiert [Themse Ästuar (Lambert 1935), Sylt (Künne 1952), Oosterschelde, Holland (Korringa 1953), Borkum und Wilhelmshaven (Kühl 1964, 1967), Helgoland (Harms 1993, 3.1.4), Gullmarfjord, Westschweden (Östmann 1997)].

Die Hauptzeit der Polypenvermehrung liegt nach den Laborbeobachtungen in den Sommermonaten, gekoppelt an einen Temperaturanstieg (3.2.2.1, Abb. 28). Die Strobilation findet dagegen hauptsächlich im Herbst infolge absinkender Temperaturen statt (3.2.2.2, Abb. 33, Abb. 35). Dieses Ergebnis deckt sich mit Beobachtungen an Polypen aus dem Gullmarfjord (Westschweden), bei denen die Hauptphase der Strobilation im Oktober und November liegt, während ab Juni verstärkt die asexuelle Vermehrung der Polypen durch Knospung stattfindet (Hernroth und Gröndahl 1985, Gröndahl 1988b).

Die Laborversuche bestätigen, dass ein Rückgang der Wassertemperatur die Strobilation von *A. aurita* auslöst (3.2.2.2, Abb.33, Abb. 35, Spangenberg 1968, Kato et al. 1973, Omori et al. 1995). Auch Hagmeier (1930, in Verwey 1942) beobachtete bei Polypen von *A. aurita* aus der Nordsee keine Strobilationen, als diese bei 13 - 15° C kultiviert wurden, erst nach einer Abkühlung auf 4 - 10° C traten Strobilationen auf.

Eine Temperaturänderung ist nicht bei allen Arten der Gattung *Aurelia* als Auslöser der Strobilation notwendig (Lucas 2001, Schroth et al. 2002). Auch in den Laborkulturen strobilierten einige Polypen ohne einen Temperaturrückgang (3.2.2.2, Abb. 33a, Abb. 35a). Bei der Auslösung der Strobilation könnten demzufolge auch endogene Prozesse eine Rolle spielen. Thiel (1962a) beobachtete bei Polypen der Kieler Förde zwei Strobilationshauptphasen im Winter und Frühjahr, daneben fanden vereinzelt auch Strobilationen in anderen Jahreszeiten statt. Vermutlich wird die Strobilation nicht ausschließlich durch die Temperatur gesteuert, sondern ist auch vom Ernährungszustand der Polypen abhängig (Thiel 1962a, Spangenberg 1968, Lucas 2001).

Jahreszeitliche Unterschiede der Strobilationszeiten von *A. aurita* in verschiedenen Untersuchungsgebebieten wurden in früheren Arbeiten auf die verschiedenen Temperaturbedingungen, aber auch auf ein unterschiedliches Nahrungsangebot in den Untersuchungsgebieten zurückgeführt (Thill 1937, Verwey 1942, Palmén 1954, Thiel 1962a, Hernroth und

Gröndahl 1983, Lucas 2001). Zeitliche Unterschiede im Auftreten des Zooplanktons, welches den Polypen als Nahrung dient, könnten deshalb neben der Temperatur, eine weitere Ursache für zeitlich verschiedene Strobilationsphasen in unterschiedlichen Gebieten sein (Thiel 1962a, Hernroth und Gröndahl 1983).

Anhand der vorliegenden Untersuchungsergebnisse und der Ergebnisse früherer Studien, lassen sich die unterschiedlichen Strobilationszeiten der Polypen von *A. aurita* in verschiedenen nordeuropäischen Gebieten folgendermaßen erklären:

In Gebieten mit Temperaturbedingungen, die denen der Deutschen Bucht (bzw. des Experiments 15-5-15° C) entsprechen, liegt die Hauptstrobilationszeit von *A. aurita* im Herbst (3.2.2.2, Abb. 33c, Abb. 35c). Hier wird die Strobilation durch einen langsamen Temperaturrückgang ausgelöst und setzt nach einer Abkühlung auf etwa 13 - 6° C ein [z.B. Deutsche Bucht (Künne 1952), Sylt (Thiel 1938), Oosterschelde Holland (Korringa 1953), Gullmarfjord, Westschweden (Hernroth und Gröndahl 1983,1985, Gröndahl 1988b)].

Eine Hauptstrobilationsphase findet aber nur dann im Herbst statt, wenn die Temperatur langsam absinkt. In verschiedenen Gebieten der Ostsee, mit rasch absinkenden Herbst- und kühlen Wintertemperaturen (Kieler Bucht, Kieler Förde, Isefjord, Kertinge Nor), liegt die Hauptstrobilationsphase dagegen im Winter oder Frühjahr. Dort beginnen zwar einige Polypen schon im Herbst mit der Strobilation, durch den schnellen Temperaturrückgang (auf 5° C oder darunter) wird diese jedoch verzögert oder gehemmt. Die Hauptstrobilationsphase liegt dann im Winter bis Frühjahr (Palmen 1954, Kändler 1961, Thiel 1962a, Russell 1970, Rasmussen 1973, Möller 1980b).

In Laborversuchen wurde beobachtet, dass sich Strobilae von *A. aurita* zu Polypen zurückentwickeln, wenn die Temperatur im Anfangsstadium der Strobilation auf 2 - 5° C fällt, im fortgeschrittenen Stadium findet bei diesen Temperaturen keine Weiterentwicklung der Ephyren statt (Kakinuma 1975). Bei unter 5° C laufen die Strobilationen auch unter natürlichen Bedingungen stark verlangsamt ab oder stagnieren (Thiel 1962a). Eine Strobilation kann dann bis zu drei Monaten dauern, während sie bei 8 - 10° C durchschnittlich nur 25 Tage dauert (Thiel 1962a).

In Gebieten der südwestlichen Nordsee und dem Englischen Kanal, in denen milde Herbstund Wintertemperaturen üblich sind, beginnt die Strobilationszeit von *A. aurita* erst im Winter oder Frühjahr (Verwey 1942, Lucas 1996, Lucas et al. 1997, Lucas 2001). Hier kommt es vermutlich aufgrund der späten Abkühlung zu einer Verzögerung der Strobilationsphase. Studien in Gebieten nahe des Englischen Kanals (Southampton Water, Horsea Lake) dokumentieren eine erst im Dezember einsetzende und sieben Monate andauernde Strobilationsphase von *A. aurita* (Lucas 1996, Lucas et al. 1997). In den Laborversuchen wurde die Strobilationsphase bei 10° C Wintertemperatur nicht unterbrochen, eine Hemmung durch kalte Temperaturen blieb hier aus (3.2.2.2, Abb. 33b, Abb. 35b). Milde Wintertemperaturen führen somit zu einer Verlängerung der Strobilationsphase der Polypen. Steigende Wassertemperaturen und mildere Winter, die durch einen Klimawandel auch in der Nord- und Ostsee verzeichnet werden (Franke und Gutow 2004, Wiltshire und Manly 2004, HELCOM 2007), führen folglich vermutlich zu einer gesteigerten Ephyrenproduktion von *A. aurita*.

Während ältere Arbeiten von einer weiten Verbreitung von *A. aurita* in den Küsten- und Schelfregionen zwischen 70° N und 40° S ausgehen (z.B. Möller 1980b, Janas und Witek 1993), handelt es sich nach neueren Untersuchungen um mehrere Arten der Gattung *Aurelia* (Dawson und Jacobs 2001, Schroth et al. 2002, Dawson 2003). Die im Nordatlantik und nordeuropäischen Gewässern vorkommenden Individuen sind einer Art zugehörig, die an das boreale Klima angepasst ist (Schroth et al. 2002, Dawson 2003). Die oben ausgeführten Zusammenhänge zwischen Temperatur und Strobilationsphasen sind auf andere Verbreitungsgebiete nicht anwendbar, da dort vorkommende Arten der Gattung *Aurelia* an andere klimatische Bedingungen angepasst sind (Dawson et al. 2001, Schroth et al. 2002, Dawson 2003).

Wie in Nord- und Ostsee sind die Strobilationsphasen der Polypen auch in anderen Gebieten mit jahreszeitlichen Temperaturunterschieden an bestimmte Temperaturen gekoppelt, z.B. in Japan (Yasuda 1979, Omori et al. 1995, Miyake et al. 1997, 2002), dem Schwarzen Meer (Mutlu 2001) und Tomales Bay, Californien (Hamner 1974). Ganzjähriges Auftreten der Ephyren von *Aurelia* ist aus tropischen Gebieten bekannt (Hamner et al. 1982, Dawson et al. 2001).

Das Heranwachsen der Ephyren von *A. aurita* zu jungen Medusen erfolgt, unabhängig von ihrer Entstehungszeit, im Frühjahr bis Frühsommer. In den kalten Winter- und Frühjahrsmonaten stagniert das Wachstum (Möller 1980b, Schneider 1989), und die Ephyren befinden sich in tiefen Wasserschichten (Rasmussen 1973, Hernroth und Gröndahl 1983, 1985). Bei der Überwinterung findet eine Weiterentwicklung der Ephyren statt, die eine morphologische Unterscheidung der im Herbst oder Frühjahr entstandenen Ephyren zulässt (Hernroth und Gröndahl 1983). Der Gesamtdurchmesser der Ephyren nimmt während des Winters jedoch kaum zu (Hernroth und Gröndahl 1983). Ephyren, die im Frühjahr im Plankton auftauchen, können also bereits im Herbst entstanden sein. Rückschlüsse, vom zeitlichen Auftreten der Ephyren und jungen Medusen verschiedener Arten im Plankton, auf die Strobilationszeiten ihrer Polypen (Verwey 1942, van der Veer und Oorthuysen 1985, Olesen et al. 1994) sind deshalb zweifelhaft. Sichere Aussagen zu den Strobilationszeiten verschiedener Arten und Populationen sind nur durch Untersuchungen möglich, die sich direkt auf die Beobachtung der Strobilae stützen (für *A. aurita* z.B.: Korringa 1953, Thiel 1962a, Hernroth und Gröhndahl 1983, 1985, Gröndahl 1988b).

Polypen von *A. aurita* können bis zu 30 Ephyren pro Strobila erzeugen (Berrill 1949). Bereits im ersten Jahr nach der Ansiedlung erzeugten Polypen von *A. aurita* bei der Strobilation mehr Ephyren als die Polypen der meisten anderen, hier untersuchten Arten (3.2.2.2). Die hohe Reproduktivität ist zusammen mit der großen Flexibilität der asexuellen Vermehrung und der guten Anpassungsfähigkeit an unterschiedliche Umweltbedingungen vermutlich der Grund für das weltweite Massenauftreten der Medusen der Gattung *Aurelia* (z.B. Möller 1980a, Gröndahl 1983, Purcell et al. 2000, Hamner et al. 1994, Olesen et al. 1994, Hamner et al. 1982, Papathanassiou et al. 1987, Ishi und Tanaka 2001, Mills 2001).

Sowohl der Polyp, als auch die Meduse von *A. aurita* können sich gut an variierende Umweltfaktoren adaptieren (Halisch 1933, Thill 1937, Russell 1970, Miyake et al. 1997, Dawson et al. 2001, Lucas 2001). Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen eine hohe Toleranz der Polypen gegenüber verringerter Salinität. Die Adaptionsfähigkeit an stark herabgesetzte Salintäten von 36 PSU auf bis zu 6 PSU (3.2.4.2), erklärt die erfolgreiche Verbreitung der Art in nordöstlichen Gebieten der Ostsee bis zum Finnischen Meerbusen (Verwey 1942, Palmen 1954). Medusen und Planulae von *A. aurita* sind im Bottnischen Meerbusen, bei einer Salinität von 6 PSU noch lebensfähig (Thill 1937). An der Südfinnischen Küste wurde das Auftreten von Ephyren und Polypen bei einer Salinität von 5,5 PSU dokumentiert (Palmén 1954, Wikström 1932).

Die Strobliation der Polypen von *A. aurita* wurde in den Laborversuchen nur bis zu Salinitäten von 12 PSU beobachtet (3.2.4.3, Abb. 75a), wahrscheinlich können die Polypen aber nach längerer Adaptionszeit auch bei niedrigeren Salinitäten strobilieren. Durch die Experimente wurde die steigende Anpassungsfähigkeit der Polypen an geringe Salinitäten nach mehrmonatiger Adaptionszeit bestätigt (3.2.4.2).

Herabgesetzte Salinitäten haben verringerte Ephyrenzahlen in den Strobilae zufolge (3.2.4.3, Abb. 77a). Im Binnenhafen der Holtenauer Schleuse wurden bei einer Salinität von 12 - 13 PSU weniger Ephyren pro Strobila (1 - 4) festgestellt als im Außenhafen (3 - 10) bei Saliniäten von 13 - 16 PSU (Thiel 1962a). Auch das überwiegende Auftreten von monodisken Strobilae von *A. aurita* an der finnischen Küste lässt sich möglicherweise auf die niedrige Salinität in diesem Gebiet zurückführen (Palmén 1954).

Die erfolgreiche Verbreitung von *A. aurita* in salzarmen Gewässern lässt eine hohe Toleranz der Planulae gegenüber niedrigen Salinitäten vermuten. In Laborversuchen entwickelten sich Planulae noch bei der Salinität von 4 PSU zu Polypen (Thill 1937). Bei der Salinität von 5 PSU wurde das Aufquellen der Planulae beobachtet, bei der Salinität von unter 1,8 PSU zerfielen die Larven (Thill 1937).

4.4.2 Cyanea capillata

Die Hauptvermehrungsphase der Polypen von *C. capillata* liegt im Winter (3.2.2.1). Die Polypenzahlen nehmen im Winter überwiegend durch die Excystierung der Cysten zu, die verstärkt in den Sommermonaten gebildet werden (3.2.2.1, Abb. 29, 3.2.2.3, Abb. 57, Abb. 58). Die Beobachtungen an Polypen von *C. capillata* an der Westküste Schwedens (Gröndahl und Hernroth 1987, Gröndahl 1988b) zeigen den Vorteil einer solchen Vermehrungsform. Die Cysten überleben das Abgrasen der Polypen durch die Nacktschnecke *Coryphella verrucosa*, die im Herbst auftritt. Nachdem der Räuber im Spätherbst verschwunden ist, entwickeln sich aus den Cysten neue Polypen und beginnen später zu strobilieren (Gröndahl 1988b).

Die Strobilationsphasen von *A. aurita* und *C. capillata* finden zeitlich versetzt statt (3.2.2.2, Abb. 33, Abb. 35, Abb. 38, Abb. 40, Gröndahl 1988b). Die beiden Arten haben vermutlich unterschiedliche Strategien, ihrer Vernichtung durch Nacktschnecken zu entgehen. Während *A. aurita* zur Sicherung der Reproduktion bereits vor dem Auftreten von *C. verrucosa* mit der Strobilation beginnt, entwickeln sich die Polypen und Strobilae von *C. capillata* erst nach dem Verschwinden des Fressfeindes.

Die Ephyrenfreisetzung von *C. capillata* findet von Februar bis Juni statt (3.2.2.2, Abb. 38, Abb. 40). Dieses Ergebnis deckt sich mit den Funden junger Medusen von *C. capillata* an der holländischen Küste, aus denen auf eine Strobilationszeit von März bis Juni geschlossen wurde (Verwey 1942). Auch im Gullmarfjord wurde eine Strobilationszeit von März bis Juni dokumentiert (Gröndahl 1988b). Bei Helgoland wurden Strobilae von *Cyanea* im Winter beobachtet (Hartlaub 1894).

Ein Jahresrythmus mit einer Cystenproduktion im Sommer und Excystierungen im Winter wurde auch bei *Cyanea* sp. im Niantic River, Connecticut festgestellt (Brewer und Feingold 1991).

Dieser Jahreszyklus ist weitgehend unabhängig von der Temperatur. Die Cystenbildung findet temperaturunabhängig vermehrt im Sommer statt (3.2.2.3, Abb. 57, Abb. 58) und die Entwicklung der Polypen aus den Cysten beginnt im Winter (3.2.2.1, Abb. 29). Da in den Laborversuchen äußere Faktoren, wie Wasserqualität, Nahrung und Lichtbedingungen konstant gehalten wurden, kommen diese als Auslöser der Excystierung nicht in Frage. Der Jahresrhythmus der Cystenbildung und Excystierung von *C. capillata* ist vermutlich endogen gesteuert.

C. capillata hat eine nördlich boreale, circumpolare Verbreitung (Russell 1970). Die Medusen kommen bis in die südliche Nordsee und in den westlichen Teil der Ostsee vor, sowie in nordatlantischen und nordpazifischen Gewässern und entlang der amerikanischen Nord-Ostküste (Russell 1970). Medusenvorkommen in südlicheren Gebieten, wie an der Westküste Afrikas sind wahrscheinlich an kalte Strömungen gekoppelt (Russel 1970). Im

südlichen Teil der Nordsee sind die Medusen eher selten, sie dringen nicht bis in den Englischen Kanal vor und ihr Vorkommen in der Irische See ist auf den nördlichen Teil beschränkt (Verwey 1942, Russell 1970, Hey et al. 1990, Barz und Hirche 2007, Doyle et al. 2007a).

Polypenfunde von *C. capillata* sind noch seltener dokumentiert als die von *A. aurita* (Hartlaub 1894, Verwey 1942) An der Westküste Schwedens wurde die Besiedlung von Siedlungsplatten durch Polypen von *C. capillata* beobachtet (Gröndahl und Hernroth 1987, Gröhndahl 1988b).

Die Polypen von *C. capillata* sind warmen Temperaturen gegenüber weniger tolerant als die Polypen anderer Arten mit südlicher Verbreitung (Mangum et al. 1972). Zur Strobilation benötigen die Polypen einen Temperaturrückgang (3.2.2.2, Abb. 38, Abb. 40). Die Bildung der Ephyren ist von kühlen Wintertemperaturen abhängig, milde Wintertemperaturen sind darum limitierend für die Verbreitung der Art in südliche Gebiete.

Niedrige Wassertemperaturen im Winter hemmen die Strobilation von *C. capillata* nicht, wie es bei *A. aurita* der Fall ist. Im Gegensatz dazu setzt die Strobilation von *C. capillata* bei stärker zurückgehenden Wintertemperaturen früher ein. Dies wurde durch die Laboruntersuchungen in zwei aufeinander folgenden Jahren bestätigt (3.2.2.2, Abb. 38 und Abb. 40). Bei Polypen von *C. capillata* an der Westküste Schwedens wurde ebenfalls ein früheres Einsetzen der Strobilation bei niedrigeren Wintertemperaturen beobachtet (Gröndahl und Hernroth 1987). Der prozentuale Anteil strobilierender Polypen steigt bei kühleren Wintertemperaturen von 5° C im Vergleich zu 10° C Wintertemperatur (3.2.2.2, Abb. 39a).

Die Anzahl der produzierten Ephyren pro Strobila steigt jedoch bei wärmeren Temperaturen und die Dauer der Strobilation ist deutlich kürzer (3.2.2.2, Abb. 42, Abb. 43). Steigende Wintertemperaturen in Nord- und Ostsee (Franke und Gutow 2004, Wiltshire und Manly 2004, HELCOM 2007) könnten darum eine erhöhte Ephyrenproduktion zur Folge haben.

Es ist nicht bekannt, wie stark die abnehmende Salinität vom westlichen in den östlichen Teil der Ostsee die Verbreitung von *C. capillata* limitiert. Das Auftreten der Medusen wurde im Bornholmbecken (Barz und Hirche 2005, Barz et al. 2006), in polnischen Gewässern (Janas und Witek 1993) und bis zum Finnischen Meerbusen (Verwey 1942, Haahtela und Lassig 1967, Möller 1980a) dokumentiert. Zahlreiche Medusen gelangen mit dem salzreichen Nordseewasser des Jütlandstroms über Skagerrak und Kattegatt in die Ostsee (Gröhndahl und Hernroth 1987, Janas und Witek 1993, Barz und Hirche 2005, Barz et al. 2006). Dort treten sie noch bei geringen Salintäten von unter 10 PSU auf (Thiel 1938, Haahtela und Lassig 1967).

Nach Cargo (1984) kommen Polypen von *C. capillata* dagegen nur bei Salinitäten vor, die nicht weit unter 20 PSU liegen. Darum wurde angenommen, *C. capillata* könne sich im Brackwasser der Ostsee nicht reproduzieren (Båmstedt et al. 1997, Barz et al. 2006). Sollte

in der Ostsee keine Polypenpopulation von *C. capillata* existieren, wäre das dortige Auftreten der Medusen allein an den Nordseeeinstrom gebunden. Die Laboruntersuchungen zeigen jedoch, dass die Polypen von *C. capillata* geringe Salinitäten von 12 PSU überleben und bei diesen auch strobilieren (3.2.4.3, Abb. 75 - Abb. 77). Möglicherweise können unter natürlichen Bedingungen noch geringere Salinitäten toleriert werden, da dann eine Anpassung über lange Zeiträume möglich ist.

Limitierend für die Verbreitung der Polypen von *C. capillata* in der Ostsee könnte die Intoleranz der Planulae gegenüber niedrigen Salinitäten sein. Die Siedlungsversuche zeigen eine verminderte Siedlungsfähigkeit der Planulae von *C. capillata* bei niedrigen Salinitäten. Sie siedelten nur bei 20 PSU und höheren Salinitäten an den Substratunterseiten (3.2.4.1, Abb. 69b). Planulae von *A. aurita* können sich nach Thill (1937) noch bei 4 PSU zu Polypen entwickelten. Allerdings sind die Ergebnisse von Thill (1937) nicht mit den Ergebnissen der hier durchgeführten Versuche zu vergleichen, da die von ihm verwendeten Medusen aus der Ostsee stammten und bei einer Salinität von 7,3 PSU gefangen wurden. Die Planulae waren in diesem Fall schon an geringe Salinitäten adaptiert.

Die verminderte Siedlungsfähigkeit der Planulae von *C. capillata* ist auf die rasche Salinitätsänderung in den Experimenten zurückführen (2.2.2, Tab. 1). Unter natürlichen Bedingungen kann eine Anpassung in längeren Zeiträumen stattfinden. Im Experiment überlebten die Planulae von *C. capillata* eine innerhalb weniger Tage durchgeführte Herabsetzung der Salinität auf 10 PSU (3.2.4.1). Diese hohe Toleranz der Larven gegenüber niedrigen Salinitäten, macht ihre Siedlungsfähigkeit in der westlichen Ostsee wahrscheinlich.

Das Auftreten von Ephyren und kleinen Medusen von *C. capillata* wurde in der Kieler Bucht (3.1.1, Tab. 8; Thiel 1960) im Gotlandbecken (Mielck und Künne 1935) sowie in Dredgeproben in der nördlichen Ostsee und dem Finnischen Meerbusen (Haahtela und Lassig 1967) dokumentiert. Diese Funde lassen vermuten, dass die Polypen von *C. capillata* in der Ostsee siedeln und strobilieren. Die in der Kieler Bucht aufgetretenen, sehr jungen Ephyren von 2 - 3 mm Größe (Thiel 1960, Mielck und Künne 1935), wurden wahrscheinlich von dort strobilierenden Polypen erzeugt und nicht über Skagerrak und Kattegatt eingeschwemmt. In diesem Fall wäre die Westküste Schwedens nicht die nördliche Verbreitungsgrenze der Polypen von *C. capillata* in der Ostsee, wie bisher angenommen (Gröndahl und Hernroth 1987, Gröndahl 1988b).

Sicherlich gelangt der Hauptteil der Medusen von *C. capillata* über Skagerrak und Kattegatt aus der Nordsee in die Ostsee (Möller 1980a, Gröndahl und Hernroth 1987, Barz et al. 2006). Die Ergebnisse der Laborversuche zeigen jedoch, dass die Polypen von *C. capillata* geringe Salinitäten tolerieren können und demzufolge auch in der westlichen Ostsee überleben und sich hier reproduzieren könnten (3.2.4.3, Abb. 76b, 77b). Allerdings treten die Medusen von *C. capillata* in deutlich geringerer Zahl in der Ostsee auf als die Medusen von *A. aurita* (Schneider und Behrends 1998, Barz und Hirche 2005, Barz et al. 2006). Sollten die Polypen von *C. capillata* in der Ostsee siedeln, ist ihre Populationsgröße vermutlich deutlich geringer als die der Polypen von *A. aurita*. Das frühere Heranreifen und Siedeln der Larven von *A. aurita* könnte ein Grund dafür sein. Polypen von *A. aurita* fressen die Planulae von *C. capillata* und limitieren so möglicherweise ihre spätere Ansiedlung (Gröndahl 1988a).

Sollte eine Polypenpopulation von *C. capillata* in der westlichen Ostsee existieren und dort strobilieren, wäre das Auftreten der Medusen dieser Art in der Ostsee nicht allein vom Nordseewassereinstrom abhängig. Die Medusen sind als Räuber von Copepoden und Larvaceen Nahrungskonkurrenten der Fische (Purcell und Sturdevant 2001). Das starke Nesselgift der Medusen (Helmholz et al. 2007) hat auch bei Menschen eine schmerzhafte Wirkung (Raupp et al. 1996). Die Medusen haben darum bedeutenden Einfluss auf das Ökosystem der Ostsee und die hier ansässige Tourismusindustrie. Da es für populations-dynamische Abschätzungen und für Advektionsberechnungen zur Verdriftung der Medusen notwendig ist, die Siedlungs- und Strobilationsorte der Polypen zu kennen (4.6), sollten diese ausfindig gemacht werden. Solange die Siedlungsorte der Polypen nicht bekannt sind bleibt ungeklärt, ob eine Ostseepopulation von *C. capillata* existiert.

4.4.3 Cyanea lamarckii

Die Medusen von *C. lamarckii* haben eine südlichere Verbreitung und treten in der Deutschen Bucht und der südlichen Nordsee sowie in der Irischen See häufiger auf als die Medusen von *C. capillata* (Verwey 1942, Russell 1970, Hay et al. 1990, Barz und Hirche 2007, Doyle et al. 2007a). Auch die Polypen von *C. lamarckii* strobilieren vermutlich im südlichen Teil der Nordsee (Gröndahl 1988b).

Die Laboruntersuchungen bestätigen einen positiven Einfluss wärmerer Temperaturen auf die Entwicklung der Polypenpopulation und die Ephyrenproduktion von *C. lamarckii* (3.2.2.1, Abb. 30, 3.2.2.2, Abb. 44).

Planulocysten, die direkt nach der Ansiedlung der Planulae gebildet werden (3.1.2, Abb. 16b), sind typisch für *C. lamarckii* (Rees 1957, Widersten 1968, Gröndahl 1988b). Es ist unklar, ob diese Cystenbildung nur bei ungünstigen Lebensbedingungen auftritt (Gröndahl 1988a) oder eine spezielle, regelmäßig auftretende Überlebensstrategie der Art darstellt (Widersten 1968). Während Gröndahl (1988b) die Excystierung von Planulocysten bei ansteigenden Temperaturen beobachtete, wurde sie von Brewer und Feingold (1991) bei sinkenden Temperaturen dokumentiert. In den hier durchgeführten Untersuchungen kam die Excystierung von Planulocysten nur selten vor und konnte in keinen Zusammenhang mit den untersuchten Faktoren (Temperatur, Salinität) gebracht werden.

Im Gegensatz zur Strobilation von *C. capillata* ist die Ephyrenbildung bei *C. lamarckii* nicht von einem Temperaturrückgang abhängig, bei sinkender Temperatur setzt die Strobilation jedoch früher ein (3.2.2.2, Abb. 44). Die lange Strobilationsperiode der Polypen (3.2.2.2, Abb. 44) erklärt die lange Periode des Auftretens von Medusen sowie das gleichzeitige Auftreten von Ephyren und ausgewachsenen Medusen von *C. lamarckii* (Künne 1952, Verwey 1942).

Bei wärmeren Temperaturen werden in kürzerer Zeit deutlich mehr Ephyren pro Strobila gebildet als bei kühleren Temperaturen (3.2.2.2, Abb. 46, Abb. 47). Infolge des Anstiegs der Wassertemperaturen (Franke und Gutow 2004, Wiltshire und Manly 2004) ist darum mit zunehmenden Medusenzahlen von *C. lamarckii* in der Nordsee zu rechnen. Zudem ist die Ausbreitung der Art in nördlichere Gebiete zu erwarten, da ansteigende Temperaturen in diesen Gebieten das Überleben der Polypen und die Strobilation begünstigen (3.2.2.1, Abb. 30, 3.2.2.2, Abb. 44).

Mit dem Jütlandstrom dringen die Medusen von *C. lamarckii* bis in Skagerrak und Kattegatt und bis zur Schwedischen Westküste vor (Gröndahl 1988b). In Ausnahmefällen treten sie auch bis weit in den dänischen Teil der Ostsee auf (Rasmussen 1973). Das unregelmäßige Auftreten von *C. lamarckii* in diesen Gebieten lässt jedoch darauf schließen, dass die Polypen nicht in der Ostsee siedeln oder sich hier nicht reproduzieren (Gröndahl 1988b).

Gegenüber niedrigen Salinitäten zeigen die Planulae und Polypen von *C. lamarckii* ähnlich hohe Toleranzen, wie die von *C. capillata* (3.2.4.1, Abb. 69; 3.2.4.2, Abb. 74b). Die Strobilation findet noch bei Salinitäten von bis zu 12 PSU statt (3.2.4.3, Abb. 75 - Abb. 77). Vermutlich ist nicht die geringe Salinität in der westlichen Ostsee limitierend für die Ansiedlung und Reproduktion der Polypen von *C. lamarckii*, sondern die niedrigen Wassertemperaturen in diesem Gebiet. Ein Anstieg der Wassertemperatur in der Ostsee (HELCOM 2007) könnte die Ausbreitung der Polypen von *C. lamarckii* in dieses Gebiet zur Folge haben.

4.4.4 Chrysaora hysoscella

Das Auftreten der Ephyren von *Ch. hysoscella* wurde an der irischen, holländischen und dänischen Nordseeküste sowie bei Helgoland dokumentiert, das Vorkommen der Polypen an diesen Küsten wäre demnach möglich (Verwey 1942). Um in diesen Gebieten überleben zu können, müssten die Polypen den dortigen Temperaturrückgang im Winter tolerieren. Tatsächlich zeigen die hier durchgeführten Laborversuche, dass die Polypen von *Ch. hysoscella* eine dreimonatige Periode mit Wassertemperaturen von 5° C überleben. Niedrige Temperaturen wirken sich jedoch negativ auf den Zustand der Polypen von *Ch. hysoscella* aus (3.2.2.1, Abb. 31).

Die Strobilation von *Ch. hysoscella* findet fast ausschließlich bei Temperaturen von über 7,5° C statt (3.2.2.2., Abb. 48). In der Deutschen Bucht wäre die Strobilation von *Ch. hysoscella* demnach im Frühjahr und Sommer zu erwarten. Ephyrenfunde im Juli bei Helgoland bestätigen diese Annahme (Kühl 1964). Milde Wintertemperaturen in der Deutschen Bucht haben das frühere Auftreten und höhere Abundanzen von *Ch. hysoscella* zur Folge (Merck 1989). Dies ist wahrscheinlich auf eine beschleunigte Entwicklung der Ephyren und auf höhere Überlebensraten der Polypen bei wärmeren Temperaturen zurückzuführen (Merck 1989). Die Laborversuche bestätigen diese Vermutungen. Nach einem Temperaturrückgang auf 5° C im Winter strobilierten deutlich weniger Polypen (8,1 %) als bei milderen Wintertemperaturen von 10° C (55,9 %, 3.2.2.2, Abb. 49a; 3.2.2.4, Tab. 15). Die Strobilationen liefen bei höherer Temperatur außerdem schneller ab (3.2.2.2, Abb. 50, Abb. 51). Milde Winter werden an der Nordsee immer häufiger (Franke und Gutow 2004), ein zunehmendes Auftreten von Medusen von *Ch. hysoscella* ist darum wahrscheinlich.

Das Auftreten der Medusen wurde bisher überwiegend in den südlicheren Nordseegebieten dokumentiert (Russell 1970, Möller 1980a, Hay et al. 1990). In den nördlichen Bereichen der Irischen See treten die Medusen nur selten auf, während sie in der südlicheren Keltischen See häufiger sind (Doyle et al. 2007a). Ein Anstieg der Wassertemperaturen könnte aber zu einer Ausbreitung von *Ch. hysoscella* in nördlichere Gebiete führen.

Die Siedlungsversuche mit Planulae von *Ch. hysoscella* zeigen eine hohe Toleranz der Larven gegenüber geringer Salintät (3.2.4.1, Abb. 69c). Dieses Ergebnis untermauert die Vermutung, dass Polypen von *Ch. hysoscella* in den Ästuaren der Deutschen Bucht bei Salinitäten deutlich unter 35 PSU (Barz und Hirche 2007) siedeln und strobilieren (Merk 1989). Das Auftreten von jungen Kompassquallen mit weniger als 20 mm Durchmesser in Flussmündungsgebieten spricht für diese Theorie (Kühl 1964, 1967, Kühl und Mann 1967, Merk 1989). Polypen und Medusen der verwandten Art *Chrysaora quinuquechirra* kommen in mesohalinen Gebieten vor (Cargo 1990) und ihre Ephyrenproduktion ist bei 20 PSU höher als bei höheren oder geringeren Salinitäten (Purcell et al. 1999). Möglicherweise sind mesohaline Bedingungen auch für die Entwicklung der Polypen- und Medusenpopulation von *Ch. hysoscella* optimal. Eine Kultivierung der Polypen bei unterschiedlichen Salinitäten, wie sie mit den Arten *A. aurita, C. capillata* und *C. lamarckii* durchgeführt wurden (3.2.4.2 und 3.2.4.3), könnten zur Aufklärung dieser Frage beitragen.

Die Mortalitätsraten der Polypen von *Ch. hysoscella* waren bei allen Kultivierungstemperaturen hoch (3.2.2.1, Abb. 31). Vermutlich waren die Laborbedingungen für die Entwicklung der Polypen nicht optimal. Auch die geringe Cystenproduktion im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten (3.2.2.3, Abb. 64) ist wahrscheinlich auf ungünstige Kulturbedingungen zurückzuführen. Möglicherweise war das Nahrungsangebot mangelhaft, da ausschließlich mit Nauplien von *A. salina* gefüttert wurde. Delap (1901) dokumentierte bei der Aufzucht der Polypen von *Ch. hysoscella* kleine Hydromedusen (*Sarsia*) und Ctenophoren (*Pleurobrachia*) als bevorzugte Nahrung. Zum Beutespektrum der Medusen gehören Antho- und Leptomedusen sowie Ctenophoren, Chaetognathen, Siphonophoren und pelagische Polychaeten, während Copepoden nur ausnahmsweise gefressen und unverdaut wieder ausgeschieden werden (Merck 1989). Vermutlich ist gelatinöses Plankton zur optimalen Ernährung der verschiedenen Stadien der Art notwendig.

4.4.5 Rhizostoma octopus

Nach bisherigen Kenntnissen existieren mehrere Arten von *Rhizostoma* in unterschiedlichen Verbreitungsgebieten. *R. octopus* (Linneaeus, 1788) ist in Nordeuropa verbreitet, *R. pulmo* (Macri, 1778) im Mittelmeer und angrenzenden Seegebieten und *Rhizostoma luteum* (Quoy und Gaimard, 1827) an den Küsten Portugals, der Straße von Gibraltar und der Westküste Afrikas (Russell 1970). Die Einteilung der Gattung in drei Arten beruht auf morphologischen Merkmalen, wie der unterschiedlichen Anzahl von Velarlappen pro Oktant und der unterschiedlichen Form der Mundanhänge (Endkolben, Russell 1970). Thiel (1965) führte detaillierte, morphologische Studien an den Medusen von *R. octopus* durch, vergleichbare Untersuchungen zur Morphologie der beiden anderen Arten fehlen jedoch. Der Farbdimorphismus der Gonaden von *R. octopus* (3.1.2, Abb. 12e, f) wurde bereits in früheren Untersuchungen dokumentiert (Thiel 1965). Bei Medusen von *R. pulmo* aus dem Schwarzen Meer wurde dieser ausgeprägte Farbdimorphismus nicht gefunden (Paspaleff 1938). Nach eigenen Beobachtungen tritt er auch bei Medusen von *R. pulmo* im Mar Menor (Spanien) nicht auf. Die Unterschiede im Cnidom der Medusen (Avian et al. 1991, Holst et al. 2007) deuten auf die Existenz mehrerer Arten hin.

Anhand der bisher bekannten Daten ist nicht nachweisbar, ob tatsächlich drei Arten der Gattung *Rhizostoma* existieren. Die beschriebenen Unterschiede könnten auch morphologische Variationen derselben Art sein. Weitere morphologische Studien in Zusammenhang mit molekulargenetischen Analysen, wie sie bereits für *A. aurita* durchgeführt wurden (Dawson und Jacobs 2001, Schroth et al. 2002, Dawson 2003), könnten zur Aufklärung dieser Frage führen.

An der Süd- und Westküste Großbritanniens treten die Medusen von *R. octopus* regelmäßig und häufig zahlreich auf (Russell 1970, Houghton et al. 2006a, b, Doyle et al. 2007a, Houghton et al. 2007). Ihr Auftreten wurde auch bis zum Skagerrak und Kattegatt und sogar weiter bis in die Ostsee hinein beobachtet (Verwey 1942, Russell 1970). In mehreren früheren Arbeiten wurde diskutiert, ob *R. octopus* in der Deutschen Bucht heimisch ist oder nur als Gast auftritt, der von Westen oder Südwesten durch den Englischen Kanal eingetrieben wird (Künne 1952, Kühl 1964, 1967, Kühl und Mann1967, Thiel 1966). Schon nach Künne (1952) ließen die Funde junger Stadien bei Büsum, Cuxhaven und List die Fortpflanzung der Art in der Deutschen Bucht vermuten. Das Auftreten junger Ephyren von *R. octopus* mit 3 mm Durchmesser im Elbmündungsbiet lässt auf das dortige Vorkommen der Polypen und Strobilae schließen (Kühl 1964, Thiel 1966). Vermutlich ist die Art aus südlicheren Gebieten nach Norden eingewandert (Thiel 1966). Die Polypen konnten trotz intensiver Suche im Elbmündungsgebiet bisher nicht gefunden werden (Thiel 1966).

Die Laborversuche bestätigen, dass die Polypen von *R. octopus* bei den Temperaturbedingungen in der Deutschen Bucht existieren und strobilieren können (3.2.2.1, Abb. 32b, 3.2.2.2, Abb. 52). Wie bei vielen Arten der Rhizostomeae (Tab. 19, Tab. 20), ist die Strobilation von *R. octopus* an Temperaturänderungen gekoppelt. Strobilae bilden sich sowohl nach einer Abkühlung als auch nach einer Temperaturerhöhung (3.2.2.2, Abb. 52). In der Deutschen Bucht setzt die Strobilation vermutlich entweder im Herbst ein und stagniert im Winter oder sie beginnt erst bei der Erwärmung des Wassers im Frühjahr. Wahrscheinlich sind die Strobilationszeiten von *R. octopus* je nach Temperaturbedingungen variabel, wie es bei *A. aurita* der Fall ist (4.4.1). Funde von Ephyren und jungen Medusen deuten auf die Strobilation im Frühjahr und Sommer hin (Verwey 1942, Künne 1952, Kühl 1964, Thiel 1966). Möglicherweise überwintern die im Herbst gebildeten Ephyren, wie die von *A. aurita* (4.4.1), in tiefen Wasserschichten und tauchen im Frühjahr auf, um sich weiterzuentwickeln.

Die asexuelle Vermehrung der Polypen von *R. octopus* findet überwiegend durch Podocystenbildung statt, wie es für viele Rhizostomeae der Unterordnung Dactyliophorae typisch ist (Tab. 19). Paspaleff (1938) beobachtete bei Polypen von *R. pulmo* neben der Podocystenbildung auch die Bildung von Schwimmknospen. Diese Form der asexuellen Vermehrung kommt bei *R. octopus* und anderen Arten der Dactyliophorae nicht vor (Tab. 19). Schwimmknospen sind eine typische Vermehrungsform der Kolpophorae (Tab. 20).

Die Cystenbildung sowie die Excystierung sind bei *R. octopus* an warme Temperaturen gebunden (3.2.2.1, Abb. 32b, 3.2.2.3, Abb. 61, Abb. 64c) und finden wahrscheinlich ausschließlich im Sommer statt. Die verschieden Phasen der asexuellen Vermehrung wechseln vermutlich wie bei *A. aurita* mit den Jahreszeiten (4.4.1). Die Hauptzeiten der Strobilation liegen im Herbst oder Frühjahr, während das Wachstum der Polypenpopulation durch asexuelle Vermehrung hauptsächlich im Sommer stattfindet.

Kühle Wintertemperaturen von 5° C wirken sich ungünstig auf den Zustand der Polypen von *R. octopus* aus (3.2.2.1, Abb. 32b). Vermutlich ist die Deutsche Bucht zurzeit die nördliche Verbreitungsgrenze der Polypen, da für ihre optimale Entwicklung wärmere Temperaturen notwendig sind. Ansteigende Temperaturen durch klimatische Veränderungen könnten aber eine Ausweitung der Verbreitungsgrenze nach Norden begünstigen.

4.5 Auswirkungen der untersuchten abiotischen Faktoren auf Polypen und Strobilation

Trotz zwischenartlicher Unterschiede (4.4) sind allgemeine Auswirkungen der untersuchten Faktoren auf die Populationsentwicklung der Scyphozoa erkennbar.

1. Das Substrat: Alle untersuchten Arten von Planulae können künstliche Substrate zur Ansiedlung nutzen (3.2.1). Die Zunahme künstlicher Siedlungssubstrate durch anthropogenen Einfluss hat darum die Ausbreitung der Arten, die Zunahme von Polypenpopulationen und die gesteigerte Produktion von Ephyren zur Folge (4.1, Graham 2001, Miyake 2002, Holst und Jarms 2007).

2. Die Temperatur: In Gebieten mit jahreszeitlichen Temperaturunterschieden bestimmen diese die verschiedenen Phasen der asexuellen Vermehrung der Scyphistomae (4.4, Calder 1974, Cargo 1990, Brewer und Feingold 1991, Chen und Ding 1983, Gröndahl 1988b, Omori et al. 1995, Lucas 2001).

Temperaturänderungen sind bei vielen Arten Auslöser der Strobilation (4.4, Cargo und Schulz 1967, Calder 1974, Gröndahl und Hernroth 1987, Brewer und Feingold 1991, Kikinger 1992, Kawahara et al. 2006, Holst et al. 2007). Strobilationen können bei einigen Arten auch bei konstanten Temperaturbedingungen auftreten (3.2.2.2, Calder 1982, Lotan et al. 1992, Pitt 2000).

Steigende Temperaturen bewirken in mehrfacher Hinsicht eine Steigerung der Ephyrenproduktion. Wie bei *A. aurita*, kann sich die Strobilationsphase bei milderen Wintertemperaturen verlängern, da eine Hemmung der Strobilation durch kalte Temperaturen ausbleibt (4.4.1; 3.2.2.2, Abb. 33, Abb. 35). Höhere Temperaturen haben höhere Strobilationsraten der Polypen, eine Steigerung der Ephyrenproduktion pro Strobila und einen beschleunigten Ablauf der Strobilation zur Folge (Thiel 1962a, Yasuda 1979, Purcell et al. 1999, Purcell 2005, Purcell 2007). Dies konnte auch bei Polypen der Scyphozoa der Deutschen Bucht festgestellt werden (4.4; 3.2.2.2, Abb. 43, Abb. 47, Abb. 51). Ein Temperaturanstieg in Nord- und Ostsee (Franke und Gutow 2004, Wiltshire und Manly 2004, HELCOM 2007), hat folglich einen steigernden Effekt auf die Massenentwicklung von Medusen.

3. Das Licht: Die Überwucherung durch Algen und andere lichtabhängige Siedlungskonkurrenten ist ein indirekter, negativer Einfluss des Lichts auf Polypenpopulationen (4.1). Negative Phototaxis der Planulae und die Bevorzugung der Substratunterseiten (3.2.1, Brewer 1976, Cargo 1979) lassen darauf schließen, dass Polypen Habitate mit geringer Lichteinstrahlung bevorzugen.

Bei den hier untersuchten Arten konnte keine Abhängigkeit der Strobilationszeiten oder der Strobilationsraten vom Licht festgestellt werden (3.2.3, Abb. 65 – Abb. 67). Bei Polypenarten,

die in Assoziation mit symbiontischen Algen (Zooxanthellen) leben, spielt das Licht dagegen eine entscheidende Rolle bei der Strobilation (Sugiura 1969, Rahat und Adar 1980, Hofman und Kremer 1981, Hofmann et al. 1996). Auch in Laborversuchen mit Polypen von *Chrysaora quinquecirrha* und *Aurelia labiata* wurde ein Lichteinfluss auf die Strobilation festgestellt (Loeb 1973, Purcell 2007). Um die Rolle des Lichts bei der Entwicklung von Polypenpopulationen und der Strobilation zu klären, sind weitere Untersuchungen notwendig.

4. Die Salinität: Veränderungen der Salinität werden sowohl von den Planulae als auch von den Polypen der Scyphozoa gut toleriert (3.2.4.1, Abb. 68; 3.2.4.2, Abb. 70; Cargo 1974, Rippengale und Kelly 1995, Purcell et al. 1999, Purcell 2007). Vermutlich sind nur extreme Salinitätsschwankungen limitierend für das Vorkommen von Polypenpopulationen (Purcell und Decker 2005), sodass eine Besiedlung von Ästuaren und mesohalinen Gewässern generell möglich ist (Lambert 1935, Cargo 1990, Olesen et al. 1994, Purcell et al. 1999). Scyphistomae können sich aufgrund ihrer hohen Anpassungsfähigkeit an Salinitätsse, adaptieren.

Salinitätsschwankungen können eine reduzierte Ephyrenproduktion zur Folge haben (3.2.4.3, Abb. 77; Purcell et al. 1999, Purcell 2007). Der Einfluss der Temperatur auf die Strobilation ist dem Einfluss der Salinität jedoch vermutlich deutlich übergeordnet (Purcell 2007).

Insgesamt bestätigen die Experimente eine hohe Adaptionsfähigkeit der untersuchten Scyphozoa an schwankende, abiotische Faktoren. Durch diese hohen Toleranzen und die ausgeprägte Flexibilität der asexuellen Vermehrung haben die Scyphozoa gute Fähigkeiten, sich an Veränderungen in ihrer Umwelt anzupassen (Lucas 2001, Fautin 2002, Purcell 2005).

4.6 Populationsdynamik der Scyphozoa

Der metagenetische Lebenszyklus der Scyphozoa, mit seinen zahlreichen verschiedenen Möglichkeiten der asexuellen Vermehrung, erschwert die Untersuchung und Voraussage populationsdynamischer Prozesse gegenüber Arten mit nur einer Generation. Alle Stadien im Lebenszyklus der Scyphozoa dienen anderen Organismen als Beute und Medusen sowie Polypen ernähren sich überwiegend carnivor (Arai 1997). Die Populationsentwicklung der Scyphozoa ist daher eng mit dem vorhandenen Nahrungsnetz verknüpft.

Planulae entwickeln sich aus befruchteten Eizellen, die in großen Mengen in den Gonaden weiblicher Medusen heranreifen. In den Bruttaschen der Mundarme von *C. lamarckii* (3.1.2, Abb. 15) und *A. aurita* (Schneider 1988) können sich mehr als zwei Millionen Planulae

zeitgleich entwickeln. Diese Zahlen stellen aber nur einen Teil der tatsächlich produzierten Planulae pro Meduse dar, denn die Oocyten entwickeln sich nicht simultan. Während ein Teil der Planulae in den Bruttaschen heranreift, befinden sich noch große Mengen von reifen Oocyten in den Gonaden, aus denen sich weiter Planulae entwickeln können (3.1.2, Abb. 16a, Ishi und Takagi 2003). Zudem können bereits vor der Zählung der in den Mundarmen befindlichen Planulae große Mengen von Larven in das Wasser abgegeben worden sein. Insgesamt entwickeln sich aus den Oocyten jeder weiblichen Meduse somit mehrere Millionen Planulae. Die Larvenproduktion variiert von Jahr zu Jahr und wird möglicherweise von der Dichte des Medusenvorkommens und der Temperatur gesteuert (Schneider 1988, Schneider und Behrends 1998, Purcell 2005).

Mit der hohen Anzahl produzierter Larven gehören die Scyphozoa zu den r-Strategen (Lucas 2001). Die in Massen gebildeten Larven fallen als Teil des Zooplanktons vermutlich in großer Zahl verschiedenen Fressfeinden zum Opfer (Gröndahl 1988a). Die Siedlungsraten der Planulae sind von ihrer Mortalität und der Verfügbarkeit der Substrate abhängig. Bis zur Metamorphose zum Polypen fressen die Planulae nicht und müssen ein geeignetes Siedlungssubstrat finden, bevor ihre Energiereserven verbraucht sind (Schneider und Weisse 1985). Möglicherweise können sie ihre freischwimmende Phase aber durch die Aufnahme von gelöstem organischem Material verlängern (Arai 1997). Ein großer Anteil der Larven wird vermutlich gefressen oder stirbt bevor ein geeignetes Siedlungssubstrat erreicht wurde. Die zunehmenden Flächen künstlicher Hartsubstrate erhöhen die Siedlungsraten der Planulae wahrscheinlich erheblich (4.1).

Nachdem sich die erfolgreich gesiedelten Planulae zu Polypen entwickelt haben, vermehren sich diese auf vielfache Art asexuell (3.1.4, Abb. 19). Das zeitliche Auftreten der Vermehrungstypen ist durch physikalische Faktoren oder endogen gesteuert (4.4.1, 4.4.2, Arai 1997). Die Vermehrungsraten durch Knospung, Cystenbildung, Excystierung und Strobilation sind von verschiedenen abiotischen Faktoren abhängig (4.5).

Auch der Ernährungszustand der Polypen hat entscheidenden Einfluss auf die Vermehrungsraten (Thiel 1962a, Spangenberg 1968, Chen et al. 1985, Guo 1990, Purcell et al. 1999, Pitt 2000). Die Vermehrung und Strobilation der Polypen hängt deshalb mit der Nahrungsverfügbarkeit, also dem Auftreten des Zooplanktons zusammen (Thiel 1962a, Hernroth und Gröndahl 1983). Große Polypenpopulationen haben als Räuber diverser planktischer Larven vermutlich einen großen Einfluss auf deren Abundanzen (Gröndahl 1988a, Östman 1997). Da die natürlichen Siedlungsorte von Polyenpopulationen wenig bekannt sind, gibt es bisher jedoch keine quantitativen Untersuchungen über den räuberischen Einfluss von Polypen.

In Laborkulturen wurden von Polypen neben verschiedenen Arten von Artemia auch Protozoen, kleine Hydromedusen (Sarsia) und Ctenophoren (Pleurobrachia), Copepoden,

Dekapodenlarven, Rotatorien, Chaetognathen (*Sagitta*), Veligerlarven und Fischlarven gefressen (Delap 1901, Cargo 1974, Gröndahl 1988a, Arai 1997, Östman 1997). Außerdem werden auch Planulae anderer Arten von Scyphozoa sowie Planulae der eigenen Art als Beute genutzt (Cargo 1974, 1984, Gröndahl 1988a, 1988b, 1989). Angesiedelte Polypen können vermutlich den Bestand anderer Arten von Scyphozoa durch das Fressen ihrer Planulae limitieren (4.4.2, Gröndahl 1988a).

Neben den physikalischen Faktoren und den Nahrungsbedingungen bestimmen auch das Auftreten von Siedlungskonkurrenten sowie die Polypendichte selbst die Entwicklung der Polypenpopulationen (Keen 1987, Gröndahl 1988a, 1989). Die Fähigkeit der Scyphistomae hypoxische Bedingungen zu tolerieren, stellt wahrscheinlich einen entscheidenden Vorteil gegenüber Siedlungskonkurrenten dar (Condon et al. 2001). Auch die vermutliche Unabhängigkeit einiger Arten vom Licht (3.2.1, 4.5) könnte bei der Besiedlung von Substraten ein Vorteil gegenüber lichtabhängigen Fouling-Organismen sein und die Polypen vor der Überwucherung durch Siedlungskonkurrenten schützen (Cargo und Schultz 1966).

Einen großen Einfluss auf die Polypenpopulation haben Fressfeinde, vor allem in Form von Polypen fressenden Nacktschnecken (*Facelina bostoniensis, Coryphella verrucosa, Tenellia adspersa*, Thiel 1962a, Cargo und Schulz 1967, Hernroth und Gröndahl 1985, Gröndahl 1988b, Schneider und Behrends 1998). Teilweise fallen die Nudibranchier auch den Polypen zum Opfer, die an ihren Eisäcken fressen, aber auch die adulten Schnecken erbeuten (Schneider und Behrends 1998). Während sich Polypen sehr gut an Schwankungen in ihrer Umwelt adaptieren können (4.5), reagieren die Nacktschnecken möglicherweise sensibler auf schwankende physikalische Faktoren, Eutrophierung und andere Umweltveränderungen. Sollten die Nacktschneckenpopulationen zurückgehen, würde ein entscheidender Faktor zur Regulierung der Polypenpopulationen ausfallen.

Die von den Polypen produzierten Cysten stellen einen geeigneten Schutz der Polypenpopulation vor Fressfeinden und anderen ungünstigen Lebensbedingungen dar, sie können mehrere Jahre überdauern (Calder 1974, Black 1981, Lesh-Laurie und Suchy 1991). Vom Weidegang der Nacktschnecken bleiben die Cysten unbeeinträchtigt (4.4.2, Gröndahl 1988b, Cargo und Schulz 1967). Vermutlich excystieren sich die Polypen nach der Überdauerung ungünstiger Umstände und der Veränderung äußerer Faktoren (Gröndahl 1988b, Brewer und Feingold 1991, Pitt 2000, Kawahara et al. 2006). Durch welche Faktoren die Excystierung gesteuert wird, ist weitgehend unbekannt (Arai 1997). Die Excystierung von *C. capillata* unterliegt vermutlich einem endogen gesteuerten, jahreszeitlichen Rhythmus (4.4.2). Die Cysten von *R. octopus* entwickeln sich nur bei warmer Temperatur (3.2.2.1, 4.4.5). Bei allen anderen untersuchten Arten kam es in den Laborversuchen nur selten zu Excystierungen, ein Zusammenhang mit äußeren Veränderungen konnte nicht festgestellt werden. Der Ernährungszustand der Polypen ist sowohl für die Bildungsrate der Cysten, als auch für die Excystierungsrate ausschlaggebend (Guo 1990). Ein Polyp von *R. octopus* kann bei wöchentlicher Fütterung durchschnittlich vier Cysten pro Monat produzieren (3.2.2.3, Abb. 64c). Bei häufigerer Fütterung kann die Cystenproduktion deutlich gesteigert werden (Guo 1990). Die Cystenproduktion ist eine effektive Vermehrungsstrategie der Polypen, die ihre Anpassungsfähigkeit an schwankende Umweltbedingungen erhöht. Sie ist entscheidend für die Populationsentwicklung der Scyphozoa und sollte deshalb in zukünftigen Studien weiter erforscht werden.

Die Entwicklung der Polypenpopulation ist ausschlaggebend für die Populationsentwicklung der Scyphomedusen. Durch wachsende Polypenpopulationen wird die Ephyrenproduktion um ein Vielfaches gesteigert, da ein Polyp zahlreiche Ephyren erzeugen kann (3.1.4., Abb. 18, 3.2.2.2). Die Ephyrenzahlen in den Strobilae steigen bei höheren Temperaturen (3.2.2.2, Abb. 43, Abb. 47, Abb. 51) und hängen vom Ernährungszustand des Polypen ab (Thiel 1962a, Spangenberg 1968, Lucas 2001). Bei optimalen natürlichen Bedingungen erzeugen die Polypen der Scyphozoa der Deutschen Bucht möglicherweise höhere Ephyrenzahlen, als in den Laborexperimenten. Die Polypen von *Rhopilema esculenta* können bei guten Bedingungen bis zu 13-mal kurz hintereinander strobilieren und dabei bis zu acht Ephyren pro Strobilation erzeugen (You et al. 2007). Die Abundanzen und das zeitliche Auftreten der auffälligen Medusenpopulation hängen von der Entwicklung der unscheinbaren Polypenpopulation ab (Brewer und Feingold 1991).

Das Wachstum der Ephyren und Medusen der Scyphozoa ist vor allem von der Temperatur und den Nahrungsbedingungen abhängig (Bailey und Betty 1983, Olesen et al. 1994, Hansson 1997a, Båmstedt et al. 1997, Ishi und Båmstedt 1998, Båmstedt et al. 2001, Widmer 2005). Der Fraßdruck der Scyphomedusen auf das Zooplankton ist groß (van der Veer und Oorthuysen 1985, Larson 1986, 1991, Lucas et al. 1997, Schneider und Behrends 1998, Purcell 1992, Mutlu 2001, Purcell und Sturdevant 2001, Purcell 2003, Hansson et al. 2005). Planktonorganismen diverser Tiergruppen gehören zu ihrem Nahrungsspektrum, z.B. Protozoen, Hydromedusen, Scyphomedusen anderer Arten, Ctenophoren, Cladoceren, Copepoden, Mysidaceen, Cirripedia- und Dekapodenlarven, Rotatorien, Veligerlarven, Polychaetenlarven und Larvaceen (Strand und Hamner 1988, Merck 1989, Purcell 1992, Mills 1995, Hansson 1997b, Arai 2005, Browne und Kingsford 2005, Barz und Hirche 2005, 2007). Scyphomedusen sind somit Nahrungskonkurrenten von Fischen und Fische sowie Fischlarven gehören zu ihrem Beutespektrum (Möller 1980b, c, Bailey und Batty 1983, van der Veer 1985, Båmstedt et al. 1994, Duffy et al. 1997, Purcell und Arai 2001, Browne und Kingsford 2005, Lynam et al. 2005b, Titelman und Hansson 2006, Barz und Hirche 2007). Treten Scyphomedusen in Massen auf, dominieren sie häufig die Biomasse des Ökosystems und haben als Zoo- und Ichthyoplanktonräuber einen großen regulierenden Einfluss auf die

Organismen des Pelagials (Möller 1979, 1980c, Feigenbaum und Kelly 1984, Papathanassiou et al. 1987, Schneider und Behrends 1994, Behrends und Schneider 1995, Omori et al. 1995, Nielsen et al. 1997, Purcell und Arai 2001, Ishi und Tanaka 2001, Molinero et al. 2005, Purcell und Decker 2005, Uye und Shimauchi 2005, Xian et al. 2005, Attrill et al. 2007, Møller und Riisgård 2007c, Sötje et al. 2007).

Scyphomedusen stellen eine Gefahr für die durch Überfischung ohnehin schon geschwächten Fischpopulationen dar. In vielen Ökosystemen, die früher von Fischen dominiert wurden, nimmt das Massenauftreten von Scyphomedusen dramatisch zu (Nagai 2003, Lynam et al. 2006). Durch den Rückgang der Fischbestände fallen wiederum entscheidende Nahrungskonkurrenten der Quallen aus und ihre Entwicklungs- und Wachstumsbedingungen verbessern sich zunehmend (Purcell und Arai 2001, Xian et al. 2005, Lynam et al. 2006). In einigen Gebieten dominieren die Scyphomedusen zusammen mit anderem gelatinösem Plankton wie Hydromedusen und Ctenophoren bereits über die Fische (Nagai 2003, Lynam et al. 2006).

Die Entwicklung von Fischpopulationen ist stark vom zeitlichen Auftreten und den Abundanzen ihrer Beuteorganismen abhängig und auch die Bestände kommerziell genutzter Fischarten der Nord- und Ostsee (*Gadus morhua*, *Clupea harengus*, *Sprattus sprattus*) sind von Schwankungen der Nahrungsverfügbarkeit beeinflusst (Brander 2006, HELCOM 2007). Durch ihr weites Nahrungsspektrum sind Scyphomedusen wahrscheinlich weniger abhängig von speziellen Beuteorganismen als Fische und können sich besser an schwankende Zusammensetzungen des Zooplanktons anpassen (CIESM 2001). Steigende Temperaturen und Eutrophierung verbessern die Nahrungsbedingungen der Medusen zusätzlich, da diese eine Zunahme der Zooplanktonorganismen zur Folge haben, die zum Nahrungsspektrum der Medusen gehören (Purcell 2005).

Obwohl Scyphomedusen zu über 99 % aus Wasser und Salzen bestehen und ihr Nährwert entsprechend gering ist (Shenker 1985, Hsieh et al. 2001, Doyle et al. 2007b), gehören sie zum Beutespektrum vieler Tiergruppen wie Fische, Schildkröten und Seevögel (Heeger 2004, Arai 2005). Ihre schnelle Verdaubarkeit macht Medusen zu einer gut verwertbaren Energiequelle (Arai 2005). Der größte Teleostier, der Mondfisch (*Mola mola*), frisst überwiegend Medusen (Houghton et al. 2006c) und die Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea*) ernährt sich ausschließlich von ihnen (Houghton et al. 2006b).

Auch diverse Arthropoden gehören zu den Fressfeinden der Scyphomedusen (Arai 2005). Verschiedene Arten der Gattung *Hyperia* ernähren sich von den Gonaden der Medusen oder schmarotzen an der von den Medusen gefangenen Beute (Arai 2005, Dittrich 1988, Buecher et al. 2001, Möller 1980b). Darüber hinaus gibt es noch zahlreiche andere Invertebraten, die als Parasiten oder Kommensalen in Assoziation mit Scyphomedusen leben (Arai 1997, Browne und Kingsford 2005).

Große Aktinien verschlingen Scyphomedusen, wenn sie in ihre Tentakel gelangen (Fautin und Fitt 1991, Arai 1997, Jarms und Tiemann 2004) und einige Scyphomedusen fressen Scyphomedusen anderer Arten (Båmstedt et al. 1997, Hansson 1997b, Arai 2005). Fische sind die am besten untersuchten Fressfeinde der Medusen. Einige Arten besitzen morphologische Anpassungen an diese spezielle, große Beute, wie z.B. eine erweiterte Speiseröhre und einen vergrößerten Magen (Arai 2005). In Asien werden verschiedene Arten von Wurzelmundquallen in großen Mengen für den menschlichen Verzehr gefischt (Hseih et al. 1991, Omori und Nakano 1991). Da die Bestände essbarer Medusen in asiatischen Gewässern die Nachfrage nicht mehr decken, werden auch in australischen Gewässern und den USA Medusen für den asiatischen Markt gefischt (Arai 2005). Zusätzlich werden Scyphomedusen in Aquakulturen gezüchtet (Arai 2005, You et al. 2007). Aus Medusen gewonnene Polypeptide, Toxine und Kollagene werden auch für medizinische Zwecke und in der Kosmetikindustrie verwendet (You et al. 2007).

Trotz zahlreicher Fressfeinde ist der Prädationsdruck auf die Populationen der Scyphomedusen als gering einzuschätzen (Purcell 2007). Es ist daher unwahrscheinlich, dass es in den von Medusen dominierten Ökosystemen zu einer natürlichen Umkehr und dem Rückgang der Medusenzahlen durch die Zunahme ihrer Räuber kommt (Lynam et al. 2006).

Die Abundanzen von Scyphomedusen sind nicht nur von den Nahrungsbedingungen (bottom-up control) und den vorhandenen Prädatoren (top-down control) abhängig, sondern auch von den jährlichen klimatischen Schwankungen und den damit verbundenen hydrographischen und hydrodynamischen Bedingungen (Graham et al. 2001, Lynam et al. 2004, 2005a, Hay et al. 1990, Molinero et al. 2005, Purcell 2005, Barz et al. 2006, Attrill et al. 2007, Decker et al. 2007, Doyle et al. 2007a). In einigen Ökosystemen ist das Massenauftreten von Medusen an den Einstrom salzreicher Wasserkörper geknüpft (Cargo und King 1990, Nielsen et al. 1997, Barz et al. 2006). Das Auftreten der Medusen in der Nordsee ist mit den Indizes korreliert, die die klimatischen Schwankungen quantifizieren, wie der North Atlantic Oscillation Index (NAOI, Lynam et al. 2004, 2005a). Durch Korrelation klimatischer Gegebenheiten mit dem Auftreten von Medusen, könnten Simulationsmodelle zukünftig eine Voraussage des Medusenauftretens in verschiedenen Gebieten ermöglichen (Molinero et al. 2005, Decker et al. 2007).

Die Auswirkungen klimatischer Schwankungen auf die Polypenpopulationen und somit auf die Entstehung der Medusen sind dagegen bisher ungeklärt (Lynam et al. 2004, 2005a). Die Simulationsmodelle beschränken sich auf die Vorhersage des Auftretens von Medusen, über ihre Entstehung können dagegen keine Aussagen gemacht werden. Nur bei den wenigen Arten der Scyphozoa ohne Polypengeneration ist es möglich, vom Massenauftreten der Medusen bei unterschiedlichen klimatischen und hydrographischen Bedingungen direkt auf die Ursachen ihrer Entstehung zu schließen (Goy et al. 1989). Bei allen Arten, mit metagenetischem Lebenszyklus, müssen dagegen die Auswirkungen von Klima und Strömung auf die Entwicklung der Polypenpopulationen und die Strobilation berücksichtigt werden. Die vorliegenden Ergebnisse und andere Laboruntersuchungen (Purcell 2005, 2007) demonstrieren die Abhängigkeit der Strobilation von physikalischen Faktoren, die durch klimatische Schwankungen beeinflusst werden (Brander 2006, HELCOM 2007).

Die Strobilation der Scyphozoa der Deutschen Bucht findet im Winter und Frühjahr statt (4.4), also zu einer Zeit in der der Einfluss der Nordatlantischen Oscillation in Nord- und Ostsee am größten ist (Lynam et al. 2004, Pringee 2005, HELCOM 2007). Die Auswirkungen klimatischer Gegebenheiten auf die Entwicklung der Polypenpopulationen hängen stark von der Lage ihrer Siedlungsorte ab, die bisher jedoch weitgehend unbekannt sind. Der Einfluss der Nordatlantischen Oscillation auf das Makrobenthos ist beispielsweise abhängig von der Wassertiefe, in der die Organismen siedeln (Tunberg und Nelson 1998, Lynam et al. 2005a). Ohne die Kenntnis der Siedlungsorte der Polypen sind die Auswirkungen klimatischer Veränderungen auf die Polypenpopulationen deshalb nicht einschätzbar.

Die Berechnung der Advektion von Medusen mit Hilfe von dreidimensionalen Strömungsmodellen könnte in Zukunft eine Vorhersage des Auftretens von Medusen ermöglichen. Solche Zirkulationsmodelle sind jedoch nur anwendbar, wenn die Strobilationsorte der Polypen bekannt sind (Barz et al. 2006). Bei den Vorhersagen des Massenauftretens von Quallen anhand von Modellberechnungen und bei der Bekämpfung der Medusen durch ihr Abfischen bleiben die Polypenpopulationen unberücksichtigt. Diese stellen jedoch den Ursprung der Massenentwicklungen der Quallen dar. Nur durch das Auffinden der Lebensräume der Polypen und die weitere Erforschung der Polypenpopulationen ist eine Aufklärung der Ursachen der Massenentwicklungen von Medusen möglich.

Zur Erforschung der Siedlungsorte von Polypen können Zirkulationsmodelle genutzt werden. Die zurückgelegte Strecke, von der Strobilation bis zum Auftreten der Medusen, kann anhand theoretischer Strobilationszeiten der Polypen ermittelt werden und ermöglicht die Berechnung des Strobilationsortes (Johnson et al. 2001). Die theoretische Annahme von Strobilationszeiten ist allerdings eine Fehlerquelle bei dieser Berechnung. Bei bekanntem Alter der Medusen, wäre eine genauere Berechnung von Scyphomedusen. Wachstumsringe der Statolithen, die bei Medusen der Cubozoa nachgewiesen wurden (Gordon et al. 2004) treten nach bisherigen Kenntnissen bei den Scyphozoa nicht auf. Aktuelle Untersuchungen deuten aber darauf hin, dass die Anzahl und die Größe der Statolithen-kristalle in den Rhopalien der Scyphomedusen mit dem Alter zunehmen (Tiemann et al. 2006, Holst et al. 2007). Möglicherweise ist daraus eine Methode zur Altersbestimmung der Medusen abzuleiten. Zirkulationsmodelle zur Berechnung der Strobilationsorte von Scyphistomae wären dann einsetzbar.

4.7 Schlussfolgerungen und Ausblick

Die Ergebnisse dieser Arbeit verdeutlichen die entscheidende Rolle der Polypengeneration in der Populationsentwicklung der metagenetischen Scyphozoa. Die Strobilation der Polypen ist die Grundlage für die Entstehung der Medusengeneration. Faktoren, die regulierend auf die Populationen der Polypen und ihre Strobilationsraten wirken, haben darum auch Einfluss auf die Populationsentwicklung der Medusen.

Die hier durchgeführten Untersuchungen demonstrieren den starken Einfluss abiotischer Faktoren auf die Entwicklung der Polypengeneration und die Entstehung der Medusengeneration verschiedener Scyphozoa der Deutschen Bucht. Die Ergebnisse können für zukünftige populationsdynamische Untersuchungen genutzt werden. Darüber hinaus stellen sie eine Basis für die Entwicklung von Simulationsmodellen dar, mit deren Hilfe die Auswirkungen klimatischer und hydrographischer Einflüsse auf die Polypenpopulationen und deren Ephyrenproduktion ermittelt werden können.

Die Zunahme der Polypenpopulationen und die entsprechend gesteigerte Ephyrenproduktion ist vermutlich ein entscheidender Grund für das verstärkte Massenauftreten von Medusen. Anthropogene Einflüsse, wie die Bebauung der Meere und der Mülleintrag sowie die globale Klimaerwärmung gehören zu den Ursachen anwachsender Polypen- und Medusenpopulationen. Diese Umweltveränderungen werden von den Scyphozoa nicht nur gut toleriert, sondern forcieren die Ausbreitung der Arten und das Wachstum der Populationen, sodass auch zukünftig mit einer Zunahme des Massenauftretens von Quallen gerechnet werden muss.

Die Untersuchungen an Scyphistomae verschiedener Arten lassen klar erkennen, dass diese unterschiedliche ökologische Ansprüche haben. Ökologische Untersuchungen an Polypen sind darum nicht zu verallgemeinern. Es ist nicht möglich, nur eine Polypenart zu untersuchen und diese als Modellorganismus für die Polypen aller Arten der Scyphozoa heranzuziehen.

Die Ergebnisse der Laboruntersuchungen lassen Rückschlüsse auf die unterschiedliche Verbreitung der Scyphistomae verschiedener Arten in der Deutschen Bucht und den angrenzenden Seegebieten zu. Über die natürlichen Siedlungshabitate der Polypen ist jedoch nur wenig bekannt und ihre Verbreitungsgrenzen bleiben ungeklärt. Um den Einfluss hydrographischer und physikalischer Faktoren auf die Polypen einschätzbar zu machen, sind Untersuchungen der Polypenökologie im natürlichen Lebensraum erforderlich. Zur weiteren Aufklärung der Rolle von Polypen bei der Massenentwicklung von Medusen müssen ihre Siedlungsorte ausfindig gemacht werden.

5 Zusammenfassung

Das zunehmende Massenauftreten von Medusen der Scyphozoa gehört zu den aktuell weltweit beobachteten Veränderungen von marinen Ökosystemen. Die in Massen auftretenden Medusen verursachen wirtschaftliche Probleme in Fischerei, Aquakultur, Industrie und Tourismus, da sie Nahrungskonkurrenten und Räuber der Fische darstellen, Kühlwassersysteme verstopfen und Badegäste von den Stränden vertreiben.

Über die Ursachen der Massenentwicklungen von Medusen ist nur wenig bekannt, besonders die benthische Polypengeneration der Scyphozoa wurde bisher nur unzureichend untersucht. Die Polypenpopulationen bilden jedoch die Grundlage für die Entstehung der Medusenpopulationen, da die jungen Medusen (Ephyren) durch eine Form der asexuellen Vermehrung der Polypen (Strobilation) erzeugt werden. Der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit liegt darum in der Untersuchung der Larven (Planulae) und Polypen (Scyphistomae) der fünf Scyphozoa der Deutschen Bucht [*Aurelia aurita* (L.), *Cyanea capillata* (L.), *Cyanea Iamarckii* Péron und Lesueur, *Chrysaora hysoscella* (L.) und *Rhizostoma octopus* (L.)].

Durch die Züchtung der Polypen aus Planulae konnte ihre Entwicklung detailliert beschrieben werden. Der Lebenszyklus der Wurzelmundqualle *R. octopus* mit der Entwicklung von der Planula bis zur jungen Meduse wurde erstmalig dokumentiert.

Zudem wurden die verschiedenen Formen der asexuellen Vermehrung der Polypen (Knospung, Teilung, Cystenproduktion) und die Entwicklung der durch Strobilation entstandenen Ephyren verfolgt. Dabei gelang es, die morphologischen Unterschiede (z.B. die Tentakel- und Randlappenbildung) weniger Wochen alter Ephyren verschiedener Arten herauszuarbeiten. Die Darstellungen können eine Unterscheidung von Ephyren in Planktonproben aus der Deutschen Bucht und angrenzenden Seegebieten zukünftig erleichtern.

Für die Entwicklung von sessilen Benthosorganismen spielt die zur Verfügung stehende Siedlungsfläche eine entscheidende Rolle. Die hier durchgeführten Beobachtungen des Siedlungsverhaltens von Planulae deuten darauf hin, dass diese die Fähigkeit haben, das Siedlungssubstrat aktiv zu wählen. Alle fünf untersuchten Arten von Planulae zeigten eine deutliche Präferenz der Substratunterseiten. Die hängende Lebensweise bietet vermutlich verschiedene Vorteile beim Beutefang und bei der Strobilation.

Experimente zur Substratwahl zeigten, dass künstliche Substrate (behandeltes Holz, Polyethylen, Beton, Glas) von Planulae als Siedlungsflächen genutzt werden. Wahrscheinlich führt die Errichtung künstlicher Hartsubstrate an den Küsten (Uferbefestigungen, Hafenanlagen) und in der Hochsee (Offshore-Plattformen) sowie der Mülleintrag ins Meer zum Wachstum und zur Ausbreitung der Polypenpopulationen. Steigende

Polypenzahlen haben eine gesteigerte Ephyrenproduktion zur Folge, die vermutlich eine der Ursachen für das zunehmende Massenauftreten der Medusen ist.

Zu den wichtigsten abiotischen Umweltfaktoren, die regulierend auf die Entwicklung und Verbreitung der Populationen mariner Organismen wirken, gehören Temperatur, Licht und Salinität. Die Auswirkungen dieser Faktoren auf die Polypenpopulationen der Scyphozoa sind bisher nur wenig bekannt. In der vorliegenden Arbeit wurden erstmals langfristige Laborexperimente mit einer Dauer von bis zu zwei Jahren durchgeführt, um die Einflüsse abiotischer Faktoren auf die Entwicklung der Polypen und die Strobilation zu untersuchen.

In den Experimenten wurden die natürlichen, jahreszeitlichen Schwankungen der Wassertemperatur in der Deutschen Bucht mit Wintertemperaturen von 5° C simuliert. Parallel dazu wurden Experimente mit geringerem Temperaturrückgang auf 10° C im Winter sowie bei konstanter Kultivierungstemperatur von 15° C (bei *R. octopus* zusätzlich 20° C) durchgeführt. Temperaturänderungen waren bei den meisten untersuchten Arten Auslöser der Strobilation. Wärmere Temperaturen hatten eine Steigerung der asexuellen Vermehrung der Polypen zur Folge, bei mehreren Arten wurde eine erhöhte Ephyrenproduktion festgestellt. Diese wurde durch eine Verlängerung der Strobilationsphase (*A. aurita*), eine gesteigerte Ephyrenproduktion pro Strobila (*C. capillata, C. lamarckii*) und einen beschleunigten Ablauf der Strobilation (*C. capillata, C. lamarckii, Ch. hysoscella*) bei höheren Temperaturen bewirkt. Ein Temperaturanstieg in Nord- und Ostsee durch klimatische Veränderungen hat demzufolge einen steigernden Effekt auf die Ephyrenproduktion und somit auf die Massenentwicklung von Medusen.

Die Untersuchung des Lichteinflusses auf die Strobilation erfolgte durch die einjährige Kultivierung von Scyphistomae der Arten *A. aurita* und *C. capillata* bei Dunkelheit und Tageslicht. Es wurde kein Einfluss des Lichts auf die Strobilationszeiten, die Anzahl strobilierender Polypen oder die Anzahl der pro Strobila produzierten Ephyren festgestellt. Vermutlich spielt das Licht keine entscheidende Rolle bei der Strobilation der untersuchten Arten.

Die Kultivierung der Planulae und Polypen bei herabgesetzen Salinitäten zeigte ihre hohen Toleranzen gegenüber verringerter Salinität. Planulae überlebten eine Herabsetzung der Salinität auf 10 PSU (*C. capillata*, *C. lamarckii*) bzw. 7 PSU (*Ch. hysoscella*). Scyphistomae starben nach einer Salinitätssenkung auf unter 10 PSU (*C. capillata*, *C. lamarckii*) bzw. unter 6 PSU (*A. aurita*) und alle untersuchten Arten strobilierten noch bei Salinitäten von 12 PSU.

Polypenfunde im Freiland wurden bisher nur sehr selten dokumentiert und die Verbreitungsgrenzen der Polypen verschiedener Arten sind unklar. Die Ergebnisse der hier

durchgeführten Laborversuche lassen Rückschlüsse auf die Verbreitung der untersuchten Polypen und ihre Strobilationszeiten zu.

Die Polypen von *A. aurita* haben in der Deutschen Bucht und den dort angrenzenden Gebieten wahrscheinlich eine weite Verbreitung. Die Strobilation findet je nach Temperaturbedingungen vermutlich von Herbst bis Frühjahr statt. Die hohe Toleranz der Polypen gegenüber herabgesetzter Salinität erklärt die Verbreitung der Medusen bis in die östlichen Bereiche der Ostsee.

Die Strobilation der Polypen von *C. capillata* ist von einem Temperaturrückgang im Winter abhängig. Milde Wintertemperaturen sind darum vermutlich limitierend für die Verbreitung der Art in südliche Gebiete. Da die Polypen bei geringer Salinität von 12 PSU strobilieren können, wäre es im Gegensatz zu bisherigen Annahmen möglich, dass eine Polypenpopulation von *C. capillata* in der westlichen Ostsee existiert.

Die Polypen der Arten *C. lamarckii*, *Ch. hysoscella* und *R. octopus* strobilieren unter natürlichen Bedingungen vermutlich selten bei Temperaturen unter 10° C. Die Deutsche Bucht ist wahrscheinlich die nördliche Verbreitungsgrenze dieser Arten, da sie für eine optimale Entwicklung wärmere Temperaturen benötigen. Ansteigende Temperaturen durch klimatische Veränderungen könnten jedoch eine Ausweitung ihrer Verbreitungsgrenzen nach Norden zur Folge haben.

Anthropogene Einflüsse, wie die Bebauung der Meere und der Mülleintrag sowie die globale Klimaerwärmung führen zu Veränderungen abiotischer Faktoren in marinen Ökosystemen. Die Untersuchungen dieser Arbeit zeigen, dass solche Veränderungen wachsende Polypenpopulationen und eine gesteigerte Ephyrenproduktion zur Folge haben. Diese gehören zu den Ursachen der Massenentwicklungen von Medusen.

6 Literaturverzeichnis

Arai MN (1997) A functional biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, London

Arai MN (2005) Predation on pelagic coelenterates: a review. J Mar Biol Ass UK 85:523-536

- Attrill MJ, Wright J, Edwards M (2007) Climate-related increases in jellyfish frequency suggest a more gelatinous future for the North Sea. Limnol Oceanogr 52 (1):480-485
- Avian M, Del Negro P, Rottini Sandrini L (1991) A comparative analysis of nematocysts in Pelagia noctiluca and Rhizostoma pulmo from the North Adriatic Sea. Hydrobiologia 216/217:615–621
- Bailey KM, Batty RS (1983) A laboratory study of predation by *Aurelia aurita* on larval herring (*Clupea harengus*): Experimental observations compared with model predictions. Mar Biol 72:295-301
- Båmstedt U, Ishii H, Martinussen MB (1997) Is the scyphomedusa *Cyanea capillata* (L.) dependent on gelatinous prey for its early development? Sarsia 82:269-273
- Båmstedt U, Kaartvedt S, Youngbluth M (2003) An evaluation of accoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. J Plankton Res 25(11):1307-1318
- Båmstedt U, Martinussen MB, Matsakis S (1994) Trophodynamics of the two scyphozoan jellyfishes, *Aurelia aurita* and *Cyanea capillata*, in western Norway. ICES J mar Sci 51:369-382
- Båmstedt U, Wild B, Martinussen MB (2001) Significance of food type for growth of ephyrae *Aurelia aurita* (Scyphozoa). Mar Biol 139:641-650
- Barz K, Hinrichsen HH, Hirche H-J (2006) Scyphozoa in the Bornholm Basin (central Baltic Sea) The role of advection. J Mar Syst 60:167-176
- Barz K, Hirche H-J (2005) Seasonal development of scyphozoan medusae and the predatory impact of *Aurelia aurita* on the zooplankton community in the Bornholm Basin (central Baltic Sea). Mar Biol 147:465–476
- Barz K, Hirche H-J (2007) Abundance, distribution and prey composition of scyphomedusae in the southern North Sea. Mar Biol 151:1021-1033
- Behrends G, Schneider G (1995) Impact of *Aurelia aurita* medusae (Cnidaria, Scyphozoa) on the standing stock and community composition of mesozooplankton in the Kiel Bight (western Baltic Sea). Mar Ecol Prog Ser 127:39-45
- Berrill NJ (1949) Developmental analysis of scyphomedusae. Biol Rev 24:393–410
- Bigelow RP (1900) The anatomy and development of *Cassiopea xamachana*. Mem Boston Soc Nat Hist 5:193–237
- Black RE (1981) Metabolism and ultrastructure of dormant podocysts of *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa). J Exp Zool 218:175–182
- Brander K (2006) Assessment of possible impacts of climate change on fisheries. Kopenhagen, Berlin 2005. Veröffentlicht als Volltext im Internet unter http://www.wbgu.de/wbgu_sn2006_ex02.pdf
- Brewer RH (1976) Larval settling behavior in *Cyanea capillata* (Cnidaria: Scyphozoa). Biol Bull 150:183–199
- Brewer RH (1978) Larval settlement behavior in the jellyfish *Aurelia aurita* (Linnaeus) (Scyphozoa: Semaeostomeae). Estuaries 1(2):120–122
- Brewer RH (1984) The influence of the orientation, roughness, and wettability of solid surfaces on the behavior and attachment of planulae of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa). Biol Bull 166:11–21

- Brewer RH, Feingold JS (1991) The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantic River estuary, Connecticut. J Exp Mar Biol Ecol 152:49-60
- Brodeur RD, Sugisaki H, Hunt GL Jr (2002) Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. Mar Ecol Prog Ser 233:89–103
- Browne JG, Kingsford MJ (2005) A commensal relationship between the scyphozoan medusae *Catostylus mosaicus* and the copepod *Paramacrochiron maximum*. Mar Biol 146:1157-1168
- Buecher E, Sparks C, Brierley A, Boyer H, Gibbons M (2001) Biometry and size distribution of *Chrysaora hysoscella* (Cnidaria, Scyphozoa) and *Aequorea aequorea* (Cnidaria, Hydrozoa) off Namibia with some notes on their parasite *Hyperia medusarum*. J Plankton Res 23(10):1073-1080
- Calder DR (1971) Nematocysts of polyps of *Aurelia*, *Chrysaora*, and *Cyanea*, and their utility in identification. Trans Amer Micros Soc 90:269-274
- Calder DR (1973) Laboratory observations on the life history of *Rhopilema verrilli* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Mar Biol 21:109–114
- Calder DR (1974) Strobilation of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, under field conditions. Biol Bull 146:326-334
- Calder DR (1982) Life history of the cannonball jellyfish, *Stomolophus meleagris* L. Agassiz, 1860 (Scyphozoa, Rhizostomida). Biol Bull 162:149–162
- Calder DR (1983) Nematocysts of stages in the life cycle of *Stomolophus meleagris*, with keys to scyphistomae and ephyrae of some western Atlantic Scyphozoa. Can J Zool 61(6):1185-1192
- Cargo DG (1971) The sessile stages of a scyphozoan identified as *Rhopilema verrilli*. Tulane Stud Zool Bot 17(2):31–34
- Cargo DG (1974) Comments on the laboratory culture of Scyphozoa. In: Smith WL, Chanley MH (eds) Culture of marine invertebrate animals. Plenum Publishing Corporation, New York
- Cargo DG (1979) Observations of the settling behavior of planular larvae of *Chysaora quinquecirrha*. Int J Invertebr Reprod 1:279–287
- Cargo D (1984) Some laboratory techniques for the culture of Scyphozoa. United Nations Environment Programme-Workshop on jellyfish blooms in the Mediterranean, Athens:129-138
- Cargo DG, King DR (1990) Forecasting the abundance of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, in the Chesapeake Bay. Estuaries 13(4):486-491
- Cargo DG, Schultz LP (1966) Notes on the biology of the sea nettle, *Chrysaora quinquicirrha*, in Chesapeake Bay. Ches Sci 7(2):95-100
- Cargo DG, Schultz LP (1967) Further observations on the biology of the sea nettle and jellyfishes in Chesapeake Bay. Ches Sci 8(4):209-220
- Chapman DM (1973) Behavior and flagellar currents in coronate polyps (Scyphozoa) and comparisons with semaeostome polyps. Helgoländer wiss Meeresunters 25:214–227
- Chen J, Ding G (1983) Effect of temperature on the strobilation of jellyfish (*Rhopilema esculenta* Kishinouye Scyphozoa, Rhizostomeae). Acta Zool Sin 29:195-206 [In Chinese]
- Chen J, Ding G, Liu C (1985) Effect of nutritional conditions on the strobilation of edible medusa, *Rhopilema esculenta* Kishinouye. J Fish China 9:321-329 [In Chinese]

- CIESM (2001) Gelatinous zooplankton outbreaks: theory and practice. CIESM Workshop Series 14
- Claus C (1877) Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen (Discomedusen). Denkschr Akad Wiss 38:1–64
- Condon RH, Decker MB, Purcell JE (2001) Effects of low dissolved oxygen on survival and asexual reproduction of scyphozoan polyps *(Chrysaora quinquecirrha)*. Hydrobiologia 451:89-95
- Custance DRN (1966) The effect of a sudden rise in temperature on strobilae of *Aurelia aurita*. Seperatum Experientia 22:1-4
- Dawson MN (2003) Macro-morphological variation among cryptic species of the moon jellyfish, *Aurelia* (Cnidaria: Scyphozoa). Mar Biol 143:369–379
- Dawson MN, Jacobs DK (2001) Molecular evidence for cryptic species of Aurelia aurita (Cnidaria, Scyphozoa). Biol Bull 200:92-96
- Dawson MN, Martin LE, Penland LK (2001) Jellyfish swarms, tourists, and the Christ-child. Hydrobilogia 451:131-144
- Decker MB, Brown CW, Hood RR, Purcell JE, Gross TF, Matanoski JC, Bannon RO, Setzler-Hamilton EM (2007) Predicting the distribution of the scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha* in Chesapeake Bay. Mar Ecol Prog Ser 329:99-113
- Delap MJ (1901) Notes on rearing of Chrysaora isosceles in an aquarium. Ir Nat 10:25–28
- Ding G, Chen J (1981) The life history of *Rhopilema esculenta* Kishinouye. J Fish China 5:93–104 [in Chinese]
- Dittrich B (1988) Studies on the life cycle and reproduction of the parasitic amphipod *Hyperia* galba in the North Sea. Helgol Meeresunters 42:79-98
- Doyle TK, Houghton JDR, Buckley SM, Hays GC, Davenport J (2007a) The broad-scale distribution of five jellyfish species across a temperate costal environment. Hydrobiologia 579:29-39
- Doyle TK, Houghton JDR, McDevitt R, Davenport J, Hays GC (2007b) The energy density of jellyfish: Estimates form bomb-calorimetry and proximate-composition. J Exp Mar Biol Ecol 343:239-252
- Duffy JT, Epifanio CE, Fuiman LA (1997) Mortality rates imposed by three scyphozoans on red drum (*Sciaenops ocellatus* Linnaeus) larvae in field enclosures. J Exp Mar Biol Ecol 212:123-131
- Eggers N, Jarms G (2007) The morphogenesis of ephyra in Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa). Mar Biol 152:495-502
- Fautin DG (2002) Reproduction of Cnidaria. Can J Zool 80:1735-1754
- Fautin DG, Fitt WK (1991) A jellyfish-eating sea anemone (Cnidaria, Actiniaria) from Palau: *Entacmaea medusivora* sp. nov.. Hydrobiologia 216/217:453–461
- Feigenbaum D, Kelly M (1984) Changes in the lower Chesapeake Bay food chain in presence of the sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphomedusa). Mar Ecol Prog Ser 19:39-47
- Franke HD, Gutow L (2004) Long-term changes in the macrozoobenthos around the rocky island of Helgoland (German Bight, North Sea). Helgol Mar Res 58:303-310
- Gershwin LA, Collins AG (2002) A preliminary phylogeny of Pelagiidae (Cnidaria, Scyphozoa), with new observations of *Chrysaora colorata* comb. nov.. Journal of Natural History 36:127–148

- Gohar HAF, Eisawy AM (1960) The development of *Cassiopea andromeda* (Scyphomedusae). Publ Mar Biol Sta Ghardaqa 11:147–190
- Gordon M, Hatcher C, Seymour J (2004) Growth and age determination of the tropical Australian cubozoan *Chiropsalmus* sp.. Hydrobiologia 530/531:339-345
- Goy J, Morand P, Etienne M (1989) Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Schyphomedusa) in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables. Deep-Sea Res 36(2):269-279
- Graham WM (2001) Numerical increases and distributional shifts of *Chrysaora quinquecirrha* (Desor) and *Aurelia aurita* (Linné) (Cnidaria: Scyphozoa) in the northern Gulf of Mexico. Hydrobiologia 451:97–111
- Graham WM, Pagès F, Hamner WM (2001) A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. Hydrobiologia 451:199-212
- Gröndahl F (1988a) Interactions between polyps of *Aurelia aurita* and planktonic larvae of scyphozoans: an experimental study. Mar Ecol Prog Ser 45:87-93
- Gröndahl F (1988b) A comparative ecological study on the scyphozoans Aurelia aurita, Cyanea capillata and C. lamarckii in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982 to 1986. Mar Biol 97:541-550
- Gröndahl F (1989) Evidence of gregarious settlement of planula larvae of the scyphozoan *Aurelia aurita*: an experimental study. Mar Ecol Prog Ser 56:119-125
- Gröndahl F, Hernroth L (1987) Release and growth of *Cyanea capillata* (L.) ephyrae in the Gullmar Fjord, western Sweden. J Exp Mar Biol Ecol 106:91-101
- Guo P (1990) Effect of nutritional condition on the formation and germination of the podocyst of scyphistomae of *Rhopilema esculsenta* Kishinouye. J Fish China (Sui Chan Xue Bao) 14:206-211
- Haahtela I, Lassig J (1967) Records of *Cyanea capillata* (Scyphozoa) and *Hyperia galba* (Amphipoda) from the Gulf of Finland and the northern Baltic. Ann Zool Fenn 4:469-471
- Halisch W (1933) Beobachtungen an Scyphopolypen. Zool Anz 104:296-304
- Hamner WM, Gilmer RW, Hamner PP (1982) The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. Limnol Oceanogr 27:896-909
- Hamner WM, Hamner PP, Strand SW (1994) Sun-compass migration by *Aurelia aurita* (Scyphozoa): population retention and reproduction in Saanich Inlet, British Columbia. Mar Biol 119:347–356
- Hamner WM, Jenssen RM (1974) Growth, degrowth, and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. Amer Zool 14:833-849
- Hansson LJ (1997a) Effect of temperature on growth rate of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) from Gullmarsfjorden, Sweden. Mar Ecol Prog Ser 161:145-153
- Hansson LJ (1997b) Capture and digestion of the scyphozoan jellyfish Aurelia aurita by Cyanea capillata and prey response to predator contact. J Plankton Res 19:195-208
- Hansson LJ, Moeslund O, Kiørboe T, Riisgård HU (2005) Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark). Mar Ecol Prog Ser 304:117–131
- Hargitt CW, Hargitt GT (1910) Studies on the development of Scyphomedusae. J Morphol 21:217–262

- Harms J (1993) Check list of species (algae, invertebrates and vertebrates) found in the vicinity of the island of Helgoland (North Sea, German Bight) a review of recent records. Helgol Meeresunters 47:1-34
- Hartlaub C (1894) Die Coelenteraten Helgolands. Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland 4, Wiss Meeresunters Helgoland NF 1:161-206
- Hartwig E (2000) Die Müllbelastung der Insel Scharhörn 1992–1994. Seevögel 21
- Hartwig E (2001) Die Müllbelastung im Mündungsbereich der Elbe 1996. Seevögel 22
- Hay SJ, Hislop JRG, Shanks AM (1990) North Sea scyphomedusae: summer distribution, estimated biomass and significance particularly for 0-group gadoid fish. Neth J Sea Res 25:113–130
- Heeger T (2004) Quallen: gefährliche Schönheiten. Hirzel, Stuttgart
- HELCOM (2007) Climate Change in the Baltic Sea Area HELCOM Thematic Assessment in 2007. Balt Sea Environ Proc 111
- Helmholz H, Ruhnau C, Schütt C, Prange A (2007) Comparative study of cell toxicity and enzymatic activity of two northern scyphozoan species *Cyanea capillata* (L.) and *Cyanea lamarckii* (Péron & Léslieur). Toxicon 50:53-64
- Hernroth L, Gröndahl F (1983) On the biology of *Aurelia aurita* (L.): 1. Release and growth of *Aurelia aurita* (L.) ephyrae in the Gullmar Fjord, western Sweden. Ophelia 22:189-199
- Hernroth L, Gröndahl F (1985) On the biology of *Aurelia aurita* (L.). 3. Predation by *Coryphella verrucosa* (Gastropoda, Opisthobranchia), a major factor regulating the development of *Aurelia* populations in the Gullmar Fjord, western Sweden. Ophelia 24: 37-45
- Hofmann DK, Kremer BP (1981) Carbon metabolism and strobilation in *Cassiopea* andromedea (Cnidaria: Scyphozoa): significance of endosymbiotic dinoflagellates. Mar Biol 65:25-33
- Hofmann DK, Fitt WK, Fleck J (1996) Ceckpoints in the life-cycle of *Cassiopea* spp.: control of metagenesis and metamorphosis in a tropical jellyfish. Int J Dev Biol 40:331-338
- Holst S, Jarms G (2006) Responses of solitary and colonial coronate polyps (Cnidaria, Scyphozoa, Coronatae) to sedimentation and burial. J Exp Mar Biol Ecol 329:230-238
- Holst S, Jarms G (2007) Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea. Mar Biol 151:863-871
- Holst S, Sötje I, Tiemann H, Jarms G (2007) Life cycle of the rhizostome jellyfish *Rhizostoma octopus* (L.) (Scyphozoa, Rhizostomeae), with studies on cnidocysts and statoliths. Mar Biol 151:1695-1710
- Houghton JDR, Doyle TK, Davenport J, Hays GC (2006a) Developing a simple, rapid method for identifying and monitoring jellyfish aggregations from the air. Mar Ecol Prog Ser 314:159–170
- Houghton JDR, Doyle TK, Wilson MW, Davenport J, Hays GC (2006b). Jellyfish aggregations and leatherback turtle foraging patterns in a temperate coastal environment. Ecology 87(8):1967-1972
- Houghton JDR, Doyle TK, Davenport J, Hays GC (2006c) The ocean sunfish *Mola mola*: insights into distribution, abundance and behaviour in the Irish and Celtic Seas. J Mar Biol Ass UK 86:1237-1243
- Houghton JDR, Doyle TK, Davenport J, Lilley MKS, Wilson RP, Hays GC (2007) Stranding events provide indirect insights into the seasonality and persistence of jellyfish medusae (Cnidaria: Scyphozoa). Hydrobiologia 589:1-3
- Hsieh YHP, Leong FM, Rudloe J (2001) Jellyfish as food. Hydrobiologia 451:11–17

- Ishii H, Båmstedt U (1998) Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita* (L.). J Plankton Res 20:805-816
- Ishii H, Takagi A (2003) Developement time of planula larvae on the oral arms of the scyphomedusa *Aurelia aurita*. J Plankton Res 25:1447-1450
- Ishii H, Tanaka F (2001) Food and feeding of *Aurelia aurita* in Tokyo Bay with an analysis of stomach contents and a measurement of digestion times. Hydrobiologia 451:311-320
- Janas U, Witek Z (1993) The occurrence of medusae in the southern Baltic and their importance in the ecosystem, with special emphasis on *Aurelia aurita*. Oceanologia 34:69-84
- Jarms G (2001) The life cycle of *Nausithoe hagenbecki* sp. nov. (Scyphozoa, Coronatae). Mitt hamb zoo Mus Inst 98:13-22
- Jarms G, Båmstedt U, Tiemann H, Martinussen MB, Fosså JH (1999) The holopelagic life cycle of the deep-sea medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). Sarsia 84:55–65
- Jarms G, Morandini AC, Silveira dFL (2002a) Cultivation of polyps and medusae of Coronatae (Cnidaria, Scyphozoa) with a brief review of important characters. Helgol Mar Res 56:203-210
- Jarms G, Tiemann H, Båmstedt U (2002b) Development and biology of *Periphylla periphylla* (Scyphozoa: Coronatae) in a Norwegian fjord. Mar Biol 141:647–657
- Jarms G, Tiemann H (2004) *Actinostola callosa* (Verrill, 1882) (Actinostolidae, Anthozoa), a medusivorous sea anemone and its mass occurrence in the Lurefjord, Norway. Helgol Mar Res 58:15-17
- Jensen P (1982) A new meiofauna sample splitter. Ann Zool Fennici 19:233-236
- Johnson DR, Perry HM, Burke WD (2001). Developing jellyfish strategy hypotheses using circulation models. Hydrobiologia 451:213–221
- Kändler R (1961) Über das Vorkommen von Fischbrut, Decapodenlarven und Medusen in der Kieler Förde. Kiel Meeresforsch 17:48-64
- Kakinuma Y (1975) An experimental study of the life cycle and organ differentiation of *Aurelia aurita* Lamarck. Bull Mar Biol Stat Asamushi 15:101–113
- Kato K, Aochi M, Ozato K (1973) Developmental aspects of strobilation in *Aurelia aurita*. The Second International Symposium on Cnidaria: 179-194
- Kawahara M, Uye S, Ohtsu K, Iizumi H (2006) Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in East Asian waters. Mar Ecol Prog Ser 307:161–173
- Keen SL (1987) Recruitment of Aurelia aurita (Cnidaria: Scyphozoa) larvae is positiondependent, and independent of conspecific density, within a settling surface. Mar Ecol Prog Ser 38:151-160
- Kikinger R (1992) Cotylorhiza tuberculata (Cnidaria: Scyphozoa) life history of a stationary population. Mar Ecol 13(4):333–362
- Köhler W, Schachtel G, Voelske P (2002) Biostatistik: Eine Einführung für Biologen und Agrarwissenschaftler. Springer, Berlin
- Korn H (1966) Zur ontogentischen Differenzierung der Coelenteratengewebe (Polypenstadium) unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Z Morph Ökol Tiere 57:1–118
- Korringa P (1953) The shell of Ostrea edulis as a habitat. Arch Neerl Zool 10:32-152

- Kozloff EN (1983) Seashore life of the northern Pacific coast. University of Washington Press, Seattle
- Kroiher M, Berking S (1999) On natural metamorphosis inducers of the cnidarians *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) and *Aurelia aurita* (Scyphozoa). Helgol Mar Res 53:118–121
- Kühl H (1964) Die Scyphomedusen der Elbmündung. Veröff Inst Meeresforsch Bremerh 9:84-94
- Kühl H (1967) Scheibenquallen an unsern Küsten. Mikrokosmos 6:169-174
- Kühl H, Mann H (1967) Untersuchungen über das Plankton der Außenelbe. Gewäss Abwäss 44/45:7-36
- Künne C (1952) Untersuchungen über das Großplankton in der Deutschen Bucht und im Nordsylter Wattenmeer. Helgoländer wiss Meeresunters 4:1-54
- Lambert FJ (1935) Observations on the scyphomedusae of the Thames estuary and their metamorphosis. Trav Stn Zool Wimereux 12(3):281-307
- Larson RJ (1986) The feeding and growth of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha* (Desor), in the laboratory. Estuaries 9:376-379
- Larson RJ (1991) Diet, prey selection and daily ration of *Stomolophus meleagris*, a filterfeeding scyphomedusa from the NE Gulf of Mexico. Est Coast Shelf Sci 32:511-525
- Lesh-Laurie GE, Suchy PE (1991) Cnidaria: Scyphozoa and Cubozoa. Microscopic anatomy of invertebrates, Volume 2: Placozoa, Porifera, Cnidaria and Ctenophora:185-266
- Loeb MJ (1973) The effect of light on strobilation in the Chesapeake Bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. Mar Biol 20:144-147
- Lotan A, Ben-Hillel R, Loya Y (1992) Life cycle of *Rhopilema nomadica*: a new immigrant scyphomedusan in the Mediterranean. Mar Biol 112:237–242
- Lucas CH (1996) Population dynamics of *Aurelia aurita* (Scyphozoa) from an isolated brackish lake, with particular reference to sexual reproduction. J Plankton Res 18:987–1007
- Lucas CH (2001) Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. Hydrobiologia 451:229-246
- Lucas CH, Hirst AG, Williams JA (1997) Plankton dynamics and *Aurelia aurita* production in two contrasting ecosystems: comparisons and consequences. Estuar Coast Shelf Sci 45:209–219.
- Lynam CP, Gibbons MJ, Axelsen BE, Sparks CAJ, Coetzee J, Heywood BG, Brierley AS (2006) Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. Curr Biol 16:R492–R493
- Lynam CP, Hay SJ, Brierley AS (2004) Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation. Limnol Oceanogr 49:637-643
- Lynam CP, Hay SJ, Brierley AS (2005a) Jellyfish abundance and climatic variation: contrasting responses in oceanographically distinct regions of the North Sea, and possible implications for fisheries. J Mar Biol Assoc UK 85:435-450
- Lynam CP, Heath MR, Hay SJ, Brierley AS (2005b) Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. Mar Ecol Prog Ser 298:157-167
- Magnum CP, Oakes MJ, Shick JM (1972) Rate-temperature responses in scyphozoan medusae and polyps. Mar Biol 15:298-303
- Merck T (1989) Untersuchungen zur ökologischen Nische von *Chrysaora hysoscella*. Jahresber Biol Anst Helgol:53-54
- Mianzan HW, Cornelius PFS (1999) Cubomedusae and Scyphomedusae. In: Boltovskoy D (ed), South Atlantic Zooplankton, Vol I. Blackhuys Publishers, Leiden:513-559
- Mielck W, Künne C (1935) Fischbrut- und Plankton-Untersuchungen auf dem Reichsforschngsdampfer "Poseidon" in der Ostsee, Mai Juni 1931. Wiss Meeresunters Abt Helgoland NF 19(7):1-120
- Mills CE (1995) Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. ICES J mar Sci 52: 575–581
- Mills CE (2001) Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? Hydrobiologia 451:55-68
- Miyake H, Iwao K, Kakinuma Y (1997) Life history and environment of *Aurelia aurita*. South Pacific Study 17:273-285
- Miyake H, Terazaki M, Kakinuma Y (2002) On the polyps of the common jellyfish Aurelia aurita in Kagoshima Bay. J Oceanogr 58:451-459
- Möller H (1979) Significance of coelenterates in relation to other plankton organisms. Rep Mar Res 27:1-18
- Möller H (1980a) A summer survey of large zooplankton, particularly Scyphomedusae, in North Sea and Baltic. Rep Mar Res 28:61-68
- Möller H (1980b) Population dynamics of *Aurelia aurita* medusae in Kiel Bight, Germany (FRG). Mar Biol 60:123-128
- Möller H (1980c) Scyphomedusae as predators and food competitors of larval fish. Rep Mar Res 28:90-100
- Møller LF, Riisgård HU (2007) Respiration in the scyphozoan jellyfish Aurelia aurita and two hydromedusae (*Saria tubulosa* and *Aequorea vitrina*): effect of size, temperature and growth. Mar Ecol Prog Ser 330:149-154
- Molinero JC, Ibanez F, Nival P, Buecher E, Souissi S (2005) North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. Limnol Oceanogr 50:1213-1220
- Morandini AC, Silveira dFL, Jarms G (2004) The life cycle of *Chrysaora lactea* Eschscholz, 1829 (Cnidaria, Scyphozoa) with notes on the scyphistoma stages of three other species. Hydrobiologia 530/531:347–354
- Müller WA, Leitz T (2002) Metamorphosis in the Cnidaria. Can J Zool 80:1755–1771
- Mutlu E (2001) Distribution and abundance of moon jellyfish (*Aurelia aurita*) and its zooplankton food in the Black Sea. Mar Biol 138:329-339
- Nagai T (2003) Recovery of fish stocks in the Seto Inland Sea. Mar Pollut Bull 47:126-131
- Neumann R (1979) Bacterial induction of settlement and metamorphosis in the planula larvae of *Cassiopea andromeda* (Cnidaria: Scyphozoa, Rhizostomeae). Mar Ecol Prog Ser 1:21-28
- Nielsen AS, Pedersen AW, Riisgård HU (1997) Implications of density driven currents for interaction between jellyfish (*Aurelia aurita*) and zooplankton in a Danish fjord. Sarsia 82:297-305
- Nordström K, Wallén R, Seymour J, Nilsson D (2003) A simple visual system without neurons in jellyfish larvae. Proc R Soc Lond B 270:2349–2354
- Östman C (1997) Abundance, feeding behaviour and nematocysts of scyphopolyps (Cnidaria) and nematocysts in their predator, the nudibranch *Coryphella verrucosa* (Mollusca). Hydrobiologia 355:21–28
- Olesen NJ, Frandsen K, Riisgård HU (1994) Population dynamics, growth and energetics of jellyfish *Aurelia aurita* in a shallow fjord. Mar Ecol Prog Ser 105:9-18

- Omori M, Ishii H, Fujinaga A (1995) Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. ICES J mar Sci 52:597-603
- Omori M, Nakano E (2001) Jellyfish fisheries in southeast Asia. Hydrobiologia 451:19–26
- Palmén E (1954) Seasonal occurrence of ephyrae and subsequent instars of *Aurelia aurita* (L.) in the shallow waters of Tvärminne, S. Finnland. Arch Soc Vanamo 8:122-138
- Papathanassiou E, Panayotidis P, Anagnostaki K (1987). Notes on the biology and ecology of the jellyfish *Aurelia aurita* Lam. in Elefsis Bay (Saronikos Gulf, Greece). Mar Ecol 8:49–58
- Paspaleff GW (1938) Über die Entwicklung von *Rhizostoma pulmo* Agass. Arb biol Meeresst Varna 7:1–17
- Pingree R (2005) North Atlantic and North Sea climate change: curl up, shut down, NAO and ocean colour. 85:1301-1315
- Pitt KA (2000) Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). Mar Biol 136:269–279
- Purcell JE (1992) Effects of predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on zooplankton populations in Chesapeake Bay, USA. Mar Ecol Prog Ser 87:65–76
- Purcell JE (2003) Predation on zooplankton by large jellyfish, Aurelia labiata, Cyanea capillata and Aequorea aequorea, in Prince William Sound, Alaska. Mar Ecol Prog Ser 246:137-152
- Purcell JE (2005) Climate effects on jellyfish and ctenophore blooms: a review. J Mar Biol Ass UK 85:461-476
- Purcell JE (2007) Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan, Aurelia labiata. Mar Ecol Prog Ser 348:183-196
- Purcell JE, Arai MN (2001) Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. Hydrobiologia 451:27–44
- Purcell JE, Brown ED, Stokesbury KDE, Haldorson LH, Shirley TC (2000) Aggregations of the jellyfish Aurelia labiata: abundance, distribution, association with age-0 walleye pollock, and behaviors promoting aggregation in Prince William Sound, Alaska, USA. Mar Ecol Prog Ser 195:145–158
- Purcell JE, Decker MB (2005) Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987-2000. Limnol Oceanogr 50:376-387
- Purcell JE, Sturdevant MV (2001) Prey selection and dietary overlap among zooplanktivorous jellyfish and juvenile fishes in Prince William Sound, Alaska. Mar Ecol Prog Ser 210:67-83
- Purcell JE, White JR, Nemazie DA, Wright DA (1999) Temperature, salinity and food effects on asexual reproduction and abundance of the scyphozoan *Chrysaora quinquecirrha*. Mar Ecol Prog Ser 180:187-196
- Rahat M, Adar O (1980) Effect of symbiontic zooxanthellae and temperature on budding and strobilation in *Cassiopea andromeda* (Eschscholz). Biol Bull 159:394-401
- Rasmussen E (1973) Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Ophelia 11:1-507
- Raupp U, Milde P, Goerz G, Plewig G, Burnett J, Heeger T (1996) Fallstudie einer Qualleverletzung. Hautartzt 47:47-52
- Rees WJ (1957) Evolutionary trends in the classification of capitate hydroids and medusae. Bull Br Mus (Nat Hist) Zool 4:455–534

- Rippingale RJ, Kelly SJ (1995) Reproduction and survival of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria: Rhizostomeae) in a seasonally fluctuating salinity regime in Western Australia. Mar Freshwater Res 46:1145-1151
- Russell FS (1970) The medusae of the British Isles. II. Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae. Cambridge University Press, Cambridge
- Sachs L (1999) Angewandte Statistik. Springer, Berlin
- Schneider G (1988) Larvae production of the common jellyfish *Aurelia aurita* in the Western Baltic 1982-1984. Kieler Meeresforsch, Sonderh 6:295-300
- Schneider G (1989) The common jellyfish *Aurelia aurita*: standing stock, excretion and nutrient regeneration in the Kiel Bight, Western Baltic. Mar Biol 100:507-514
- Schneider G, Behrends G (1994) Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. ICES J mar Sci 51:359-367
- Schneider G, Behrends G (1998) Top-down control in a neritic plankton system by *Aurelia aurita* medusae a summary. Ophelia 48(2):71-82
- Schneider G, Weisse T (1985) Metabolism measurements of *Aurelia aurita* planulae larvae, and calculation of maximal survival period of the free swimming stage. Helgol Meeresunters 39:43-47
- Schroth W, Jarms G, Streit B, Schierwater B (2002) Speciation and phylogeography in the cosmopolitan marine moon jelly, *Aurelia sp.* BMC Evolutionary Biology 2:1
- Shenker JM (1985) Carbon content of the neritic scyphomedusa *Chrysaora fuscescens*. J Plankton Res 7:169-173
- Sötje I, Tiemann H, Båmstedt U (2007) Trophic ecology and the related functional morphology of the deepwater medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronata). Mar Biol 150:329-343
- Spangenberg DB (1968) Recent studies of strobilation in jellyfish. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 6:231-247
- Stiasny G (1922) Ein neues System der Rhizostomeen. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft EV 27:84–85
- Stiasny G (1923) Das Gastrovascularsystem als Grundlage für ein neues System der Rhizostomeen. Zool Anz LVII:241–247
- Stiasny G (1928) Mitteilungen über Scyphomedusen II. 1. Über einige Entwicklungsstadien von *Rhizostoma octopus* Linn. Zool Meded Leiden 11:177–198
- Stiasny G (1929) Ueber Anomalien des Gastrovascularsystems von *Rhizostoma octopus* L. und ihre Bedeutung für die Phylogenie. Zool Meded Leiden 12:4–15
- Strand SW, Hamner WM (1988) Predatory behavior of *Phacellophora camtschatica* and sizeselective predation upon *Aurelia aurita* (Scyphozoa: Cnidaria) in Saanich Inlet, British Columbia. Mar Biol 99:409–414
- Sugiura Y (1963) On the life-history of rhizostome medusae. I. *Mastigias papua* L. Agassiz. Annat Zool Jpn 36:194–202
- Sugiura Y (1965) On the life-history of rhizostome medusae. III. On the effects of temperature on the strobilation of *Mastigias papua*. Biol Bull 128:493–496
- Sugiura Y (1966) On the life-history of rhizostome medusae IV. Cephea cephea. Embryologia 9:105–122
- Sugiura Y (1969) On the life-history of rhizostome medusae V. On the relation between zooxanthellae and the strobilation of *Chephea cephea*. Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi 13:227-233

- Svane I, Dolmer P (1995) Perception of light at settlement: a comparative study of two invertebrate larvae, a scyphozoan planula and a simple ascidian tadpole. J Exp Mar Biol Ecol 187:51–61
- Thiel ME (1938) Scyphomedusae. In: Bronn HG (Hrsg) Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd 2, Abt 2, Buch 2. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig
- Thiel ME (1960) Beobachtungen über Wachstum, Variationen und Abnormitäten bei *Cyanea* capillata der Ostsee. Abh Verh Naturw Verein Hamburg NF 4: 89-108
- Thiel H (1962a) Untersuchungen über die Strobilisation von Aurelia aurita LAM. an einer Population der Kieler Förde. Kieler Meeresforsch 18:198-230
- Thiel ME (1962b) Untersuchungen zur Artfrage von Cyanea lamarckii Pér. et. Les. und Cyanea capillata L.. Abh Verh Naturw Verein Hamburg NF 6:277-293
- Thiel M E (1964) Untersuchungen über die Ernährungsweise und den Nahrungskreislauf bei *Rhizostoma octopus* L. Ag. Mitt Hamburg Zool Mus Inst (Festschr Kosswig):247-269
- Thiel ME (1965) Untersuchungen zur Systematik der Gattung *Rhizostoma*. Abh Verh naturw Ver Hamburg NF 9:37–53
- Thiel ME (1966) Untersuchungen über die Herkunft, das Auftreten, das Wachstum und die Fortpflanzung von *Rhizostoma octopus* L. Ag. im Elbmündungsgebiet. Abh Verh Naturw Ver Hamburg NF 10:59–88
- Thiel ME (1970) Über den zweifachen stammesgeschichtlichen ("biphyletischen") Ursprung der Rhizostomae (Scyphomedusae) und ihre Aufteilung in die zwei neuen Ordnungen Cepheida und Rhizostomida. Abh Verh naturwiss Ver Hamburg NF 14:145–168
- Thiel ME (1978) Die postephyrale Entwicklung des Gastrovascularsystems der Rhizostomida nebst Ergänzungen und Berichtigungen zu den Stiasnischen Typen dieser Entwicklung, zugleich ein Zeugnis für das Haeckelsche biogenetische Grundgesetz. Z zool Syst Evolut-forsch 16:267–289
- Thill H (1937) Beiträge zur Kenntnis der Aurelia aurita (L.). Z wiss Zool 150:51-96
- Tiemann H, Sötje I, Becker A, Jarms G, Epple M (2006) Calcium sulfate hemihydrate (bassanite) statoliths in the cubozoan *Carybdea* sp.. Zool Anz 245:13-17
- Titelman J, Hansson LJ (2006) Feeding rates of the jellyfish Aurelia aurita on fish larvae. Mar Biol 149:297-306
- Tronolone VB, Morandini AC, Migotto AE (2002). On the occurrence of scyphozoan ephyrae (Cnidaria, Scyphozoa, Semaeostomeae and Rhizostomeae) in the southeastern Brazilian coast. Biota Neotropica 2
- Tunberg BG, Nelson WG (1998) Do climatic oscillations influence cyclical patterns of soft bottom macrobenthic communities on the Swedish west coast? Mar Ecol Prog Ser 170:85-94.
- Uchida T (1926) The anatomy and development of a rhizostome medusa, *Mastigas papua* L. Agassiz, with observations on the phylogeny of Rhizostomae. J Fac Sci Tokyo Univ (Sect IV, Zool) 1:45–95
- Uchida T, Nagao Z (1963) The metamorphosis of the scyphomedusa, *Aurelia limbata* (Brandt). Annot Zool Jpn 36:83–91
- Uye S, Shimauchi H (2005) Population biomass, feeding, respiration and growth rates, and carbon budget of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the Inland Sea of Japan. J Plankton Res 27(3):237-248
- Veer HW van der (1985) Impact of coelenterate predation on larval plaice *Pleuronectes platessa* and flounder *Platichthys flesus* stock in the western Wadden Sea. Mar Ecol Prog Ser 25:229-238

- Veer HW van der, Oorthuysen W (1985) Abundance, growth and food demand of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the western Wadden Sea. Neth J Sea Res 19:38-44
- Verwey J (1942) Die Periodizität im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen. Arch Néerlandaises Zool 6:363-468
- Werner B (1984) Cnidaria. In: Gruner HE (Hrsg) Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Vol 1. Gustav Fisher Verlag, Jena:11–305
- Widersten B (1965) Genital organs and fertilization in some Scyphozoa. Zool Bidr Upps 37:45-61
- Widersten B (1968) On the morphology and development in some cnidarian larvae. Zool Bidr Upps 37:139–182
- Widmer CL (2005) Effects of temperature on growth of north-east Pacific moon jellyfish ephyrae, *Aurelia labiata* (Cnidaria: Scyphozoa). J Mar Biol Assoc UK 85:569-573
- Widmer CL (2006) Life cycle of *Phacellophora camtschatica* (Cnidaria: Scyphozoa). Invertebr Biol 125(2):83-90
- Wieczorek SK, Todd CD (1998) Inhibition and facilitation of settlement of epifaunal marine invertebrate larvae by microbial biofilm cues. Biofouling 12:81–118
- Wikström (1932) Beobachtungen über die Ohrenqualle (Aurelia aurita L.) in den Schären SW-Finnlands. Mem Soc F FI Fenn 8:14-17
- Wiltshire KH, Manly BFJ (2004) The warming trend at Helgoland Roads, North Sea: phytoplankton response. Helgol Mar Res 58:269-273
- Xian W, Kang B, Liu R (2005) Jellyfish blooms in the Yangtze Estuary. Science 307:41
- Yasuda T (1979) Studies on reproductive biology of harmful marine animals The common jelly-fish, *Aurelia aurita*, along coast of Wakasa Bay, Japan Sea. Proc 7th Japan-Soviet Joint Symp Aquaculture 1978:185-195
- You K, Ma C, Gao H, Li F, Zhang M, Qiu Y, Wang B (2007) Research on the jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) and associated aquaculture techniques in China: current status. Aquacult Int 15:479-488

7 Anhang

Monot		Zustandsinde	x		Zuwachs	
Monat	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	15-5-15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
September	$4,00 \pm 0,00$	$3,93 \pm 0,07$	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
Oktober	$3,97 \pm 0,05$	4,27 ± 0,23	$4,57 \pm 0,60$	6,67 ± 5,77	6,67 ± 5,77	17,50 ± 10,90
November	$3,76 \pm 0,34$	4,47 ± 1,06	5,12 ± 0,82	$3,33 \pm 5,77$	12,50 ± 26,34	31,67 ± 16,07
Dezember	4,17 ± 0,46	5,17 ± 1,02	5,68 ± 1,05	14,17 ± 5,20	$30,00 \pm 26,46$	45,83 ± 21,26
Januar	5,06 ± 0,73	$5,43 \pm 0,95$	6,68 ± 2,04	38,33 ± 27,54	37,50 ± 23,85	70,83 ± 45,58
Februar	$5,35 \pm 0,92$	$6,33 \pm 0,72$	$6,94 \pm 2,47$	42,50 ± 25,37	59,17 ± 18,76	77,50 ± 56,51
März	$5,38 \pm 0,60$	7,13 ± 0,12	7,78 ± 2,49	45,83 + 21,26	78,33 ± 2,89	99,17 ± 55,92
April	$4,82 \pm 0,80$	$7,47 \pm 0,99$	8,28 ± 3,01	42,50 ± 25,37	88,33 ± 27,54	112,50 ± 68,51
Mai	$5,35 \pm 0,92$	7,72 ± 1,03	8,83 ± 2,92	42,50 ± 25,37	95,00 ± 22,91	127,50 ± 66,29
Juni	5,31 ± 0,91	7,89 ± 1,19	9,33 ± 3,06	46,67 ± 25,37	98,33 ± 28,43	$140,00 \pm 65,57$
Juli	5,52 ± 1,00	8,63 ± 1,55	9,72 ± 3,04	46,67 ± 25,17	115,83 ± 38,76	150,83 ± 65,78
August	5,97 ± 1,15	10,17 ± 0,85	13,95 ± 4,47	58,33 ± 24,66	154,17 ± 21,26	256,67 ± 100,17
September	$6,09 \pm 0,96$	11,23 ± 1,25	16,14 ± 4,70	61,67 ± 18,93	180,83 ± 31,26	312,50 ± 102,32

Tab. 21. Aurelia aurita. Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3).

Tab. 22. Aurelia aurita. Zustand und prozentualer Zuwachs zweijähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3).

Monot	Zu	ustandsindex			Zuwachs	
wonat	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	15-5-15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
Oktober	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	3,94 ± 0,10	$0,00 \pm 0,00$	-3,03 ± 13,89	0,00 ± 15,75
November	4,12 ± 0,21	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$3,03 \pm 5,25$	-3,03 ± 13,89	0,00 ± 15,75
Dezember	4,12 ± 0,21	$4,00 \pm 0,00$	4,12 ± 0,21	$3,03 \pm 5,25$	-3,03 ± 13,89	0,00 ± 15,75
Januar	4,09 ± 0,16	3,88 ± 0,21	$3,97 \pm 0,05$	$3,03 \pm 5,25$	-6,06 ± 13,89	0,00 ± 15,75
Februar	$4,12 \pm 0,21$	$3,84 \pm 0,19$	$4,00 \pm 0,00$	$3,03 \pm 5,25$	-6,06 ± 13,89	0,00 ± 15,75
März	$4,36 \pm 0,00$	$4,89 \pm 0,56$	$4,40 \pm 0,47$	$9,09 \pm 0,00$	18,18 ± 18,18	15,15± 18,92
April	5,21 ± 0,56	$5,48 \pm 0,90$	$4,86 \pm 0,47$	30,30 ± 13,89	33,33 ± 27,77	24,24 ± 18,92
Mai	$7,27 \pm 0,63$	$5,69 \pm 0,89$	$5,62 \pm 0,83$	81,82 ± 15,75	36,36 ± 15,75	$39,39 \pm 20,99$
Juni	8,85 ± 0,76	7,85 ± 1,63	7,27 ± 2,30	121,21 ± 18,92	87,88 ± 34,42	66,67 ± 18,92
Juli	9,58 ± 1,47	11,81 ± 3,40	10,85 ± 3,22	139,39 ± 36,74	181,82 ± 74,41	151,52 ± 13,89
August	9,94 ± 1,72	12,11 ± 3,58	11,91 ± 4,20	148,48 ± 42,96	187,88 ± 72,92	166,67 ± 18,92

Tab. 23. *Cyanea capillata.* Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3).

Monot		Zustandsindex			Zuwachs	
wonat	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	15-5-15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
Oktober	$3,85 \pm 0,24$	0,00	$3,80 \pm 0,24$	$3,53 \pm 0,30$	0,00	0,00
November	3,16 ± 0,53	-13,70 ± 15,17	$3,72 \pm 0,30$	$3,09 \pm 0,66$	-11,20 ± 1,25	-14,81 ± 25,66
Dezember	3,01 ± 0,37	-21,11 ± 9,49	$3,59 \pm 0,35$	$2,92 \pm 0,67$	-18,24 ± 5,09	-24,81 ± 22,67
Januar	2,83 ± 0,20	-28,52 ± 5,70	$3,55 \pm 0,38$	$3,08 \pm 0,73$	-18,24 ± 5,09	-21,48 ± 22,26
Februar	$2,54 \pm 0,08$	-25,19 ± 7,14	$4,45 \pm 0,93$	3,29 ± 0,62	11,30 ± 19,57	-14,44 ± 17,11
März	3,01 ± 1,15	-11,11 ± 11,11	4,52 ± 1,49	3,05 ± 0,91	15,09 ± 32,53	-10,74 ± 11,13
April	2,96 ± 1,18	-11,11 ± 11,11	4,36 ± 1,59	4,31 ± 1,67	15,46 ± 24,62	33,98 ± 12,60
Mai	2,69 ± 1,11	-14,81 ± 12,83	4,22 ± 1,51	4,27± 1,89	3,80 ± 12,97	29,81 ± 12,91
Juni	2,16 ± 1,54	-25,56 ± 17,46	$3,56 \pm 1,00$	$4,40 \pm 2,14$	-7,04 ± 6,12	37,22 ± 25,62
Juli	2,04 ± 1,53	-29,26 ± 17,58	3,13 ± 1,48	3,83 ± 2,53	-10,74 ± 11,13	19,26 ± 51,66
August	2,01 ± 1,53	-25,56 ± 25,99	$3,10 \pm 1,65$	3,61± 1,95	-6,57 ± 17,61	11,39 ± 48,02
September	2,34 ± 1,84	-21,85 ± 29,61	3,24 ± 1,84	3,37 ± 1,78	-6,57 ± 17,61	-0,19 ± 38,73
Oktober	2,19 ± 1,70	-25,19 ± 28,14	3,21 ± 1,83	3,37 ± 1,78	-6,57 ± 17,61	-0,19 ± 38,73

Monot		Zustandsinde	x		Zuwachs	
WONAL	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	15-5-15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
Oktober	$3,92 \pm 0,14$	3,83 ± 0,14	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
November	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,66$	$4,60 \pm 0,53$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 8,33$	$5,00 \pm 4,41$
Dezember	$3,92 \pm 0,14$	3,96 ± 0,51	$4,33 \pm 0,58$	$0,00 \pm 0,00$	4,17 ± 19,09	10,56 ± 12,95
Januar	$4,42 \pm 0,95$	$3,96 \pm 0,90$	$4,53 \pm 0,50$	5,56 ± 9,62	2,78 ± 19,69	10,56 ± 12,95
Februar	$5,27 \pm 0,64$	$4,33 \pm 0,76$	$4,90 \pm 0,56$	18,89 ± 27,15	2,78 ± 19,69	17,50 ± 13,10
März	$5,27 \pm 0,64$	$4,50 \pm 0,87$	7,57 ± 2,80	31,67 ± 16,07	9,72 ± 19,69	52,50 ± 33,94
April	6,27 ± 1,62	7,17 ± 2,25	9,17 ± 3,81	48,33 ± 27,54	38,89 ± 29,27	115,83 ± 86,77
Mai	7,60 ± 2,62	7,67 ± 2,52	9,70 ± 4,60	73,33 ± 49,10	87,50 ± 60,52	138,06 ± 108,33
Juni	10,47 ± 4,32	8,33 ± 3,06	10,40 ± 5,41	133,33 ± 100,00	100,00 ± 71,20	149,72 ± 121,71
Juli	12,13 ± 5,06	8,33 ± 3,06	10,80 ± 5,64	182,50 ± 114,76	108,33 ± 76,38	165,00 ± 138,11
August	13,80 ± 3,30	9,50 ± 3,91	$10,93 \pm 5,46$	224,17 ± 103,69	122,92 ± 85,31	171,67 ± 138,77

Tab. 24. *Cyanea capillata.* Zustand und prozentualer Zuwachs zweijähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturen. (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3).

Tab. 25. *Cyanea lamarckii.* Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3).

Monot		Zustandsindex			Zuwachs	
wonat	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	15-5-15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
Oktober	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
November	$3,96 \pm 0,06$	$4,00 \pm 0,00$	$3,83 \pm 0,04$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	-0,62 ± 1,07
Dezember	$3,94 \pm 0,10$	3,61 ± 0,18	3,31 ± 0,14	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	-4,32 ± 3,85
Januar	3,86 ± 0,13	$2,39 \pm 0,29$	2,29 ± 0,19	$0,00 \pm 0,00$	-13,40 ± 10,93	-12,41 ± 6,49
Februar	$3,49 \pm 0,36$	$2,04 \pm 0,68$	1,75 ± 0,39	-2,84 ± 3,44	-29,81 ± 18,60	-23,95 ± 8,16
März	$3,28 \pm 0,43$	$2,08 \pm 0,68$	$1,65 \pm 0,45$	-14,17 ± 9,55	-39,75 ± 21,04	-40,74 ± 17,86
April	3,18 ± 0,32	1,97 ± 0,78	1,49 ± 0,83	-16,91 ± 9,63	-46,42 ±20,42	-50,00 ± 20,03
Mai	$3,20 \pm 0,28$	1,81 ± 0,73	$1,43 \pm 0,78$	-18,15 ± 7,88	-50,19 ± 17,92	-57,41 ± 25,05
Juni	$3,09 \pm 0,35$	1,72 ± 0,86	1,38 ± 0,67	-20,00 ± 8,01	-55,25 ± 20,54	-61,36 ± 21,33
Juli	3,14 ± 0,31	1,72 ± 0,86	$1,40 \pm 0,68$	-20,93 ± 8,54	-56,48 ± 22,28	-63,52 ± 18,31
August	$3,16 \pm 0,34$	1,72 ± 0,86	$1,40 \pm 0,68$	-20,93 ± 8,54	-56,48 ± 22,28	-64,44 ± 17,11

Tab. 26. *Chrysaora hysoscella.* Zustand und prozentualer Zuwachs zweijähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen n = 3).

Monot		Zustandsindex			Zuwachs	
wonat	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	15-5-15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
Oktober	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
November	3,95 + 0,09	$3,98 \pm 0,03$	$3,98 \pm 0,03$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
Dezember	$3,38 \pm 0,46$	$3,97 \pm 0,06$	3,74 ± 0,05	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
Januar	$3,08 \pm 0,46$	$3,88 \pm 0,05$	3,46 ± 0,16	-1,67 ± 2,89	$0,00 \pm 0,00$	-1,06 ± 1,83
Februar	$3,24 \pm 0,77$	$3,49 \pm 0,24$	$2,80 \pm 0,09$	-8,33 ± 14,43	-1,06 ± 1,83	-1,59 ± 2,75
März	2,83 ± 1,24	2,84 ± 0,59	2,53 ± 0,25	-14,97 ± 24,57	-4,89 ± 4,35	-5,45 ± 1,84
April	2,37 ± 1,11	$2,49 \pm 0,48$	1,61 ± 0,09	-27,74 ± 33,74	-15,47 ± 13,37	-12,01 ± 3,39
Mai	2,48 ± 1,07	$2,48 \pm 0,42$	1,65 + 0,41	-30,49 ± 31,38	-21,37 ± 11,81	-21,85 ± 11,67
Juni	1,88 ± 1,12	$2,02 \pm 0,66$	2,09 ± 0,28	-33,33 ± 33,20	-26,98 ± 9,88	-37,20 ± 11,83
Juli	1,92 ± 1,20	2,17 ± 0,88	$2,06 \pm 0,50$	-38,36 ± 36,07	-32,51 ± 11,36	-41,79 ± 8,80
August	1,45 ± 1,06	1,87 ± 0,55	1,71 ± 0,34	-51,93 ± 31,81	-38,37 ± 11,86	-45,00 ± 8,66

Manat	,	Zustandsindex		Zuwachs					
wonat	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C			
Oktober	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$			
November	$3,54 \pm 0,48$	3,29 ± 0,46	3,52 ± 0,71	-6,25 ± 10,83	-6,83 ± 6,67	-7,84 ± 13,58			
Dezember	2,81 ± 0,57	2,32 ± 0,40	2,69 ± 1,55	-25,32 ± 17,09	-36,35 ± 10,02	-27,71 ± 42,36			
Januar	$2,64 \pm 0,68$	1,91 ± 0,87	2,45 ± 1,53	-32,59 ± 15,57	-52,22 ± 13,47	-36,60 ± 38,34			
Februar	2,24 ± 0,51	1,51 ± 0,68	1,77 ± 1,16	-41,71 ± 13,35	-61,11 16,44	-41,05 ± 38,54			
März	1,86 ± 0,75	1,33 ± 0,60	1,62 ± 0,99	-47,73 ± 19,58	-63,33 ± 15,28	-45,21 ± 32,01			
April	$1,63 \pm 0,77$	1,15 ± 0,51	1,48 ± 0,99	-55,23 ± 22,64	-70,16 ± 11,75	-49,40 ± 35,09			
Mai	1,41 ± 0,80	0,97 ± 0,41	1,79 ± 1,23	-60,65 ± 23,42	-74,76 ± 9,07	-49,40 ± 35,09			
Juni	$1,02 \pm 0,72$	0,83 ± 0,35	1,59 ± 0,79	-72,50 ± 19,84	-76,98 ± 11,49	-51,34 ± 28,96			
Juli	0,91 ± 0,54	0,80 ± 0,31	1,34 ± 0,91	-74,35 ± 16,70	-79,37 ± 7,64	-64,40 ± 23,72			
August	$0,78 \pm 0,34$	0,52 ± 0,05	1,10 ± 0,78	-78,06 ± 10,55	-86,35 ± 0,55	-68,56 ± 16,70			
September	$0,70 \pm 0,41$	0,27 ± 0,01	$0,78 \pm 0,74$	-80,14 ± 13,54	-93,17 ± 0,27	-72,75 ± 20,12			
Oktober	$0,70 \pm 0,41$	0,27 ± 0,01	$0,63 \pm 0,54$	-81,99 ± 10,90	-93,17 ± 0,27	-81,09 ± 16,53			

Tab. 27. *Rhizostoma octopus.* Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen bei unterschiedlichen Temperaturen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3).

Tab.	28.	Rhizostoma	octopus.	Zustand	und	prozentualer	Zuwachs	zweijähriger	Polypen	bei	unterschiedlichen	Temperaturen.	(Mittelwerte	±
Standa	rdabw	eichungen, n	= 4, bei 20	° C n = 3)										

Monot		Zusta	andsindex			Zuw	achs	
wonat	20° C	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C	20° C	15° C	15-10-15° C	15-5-15° C
Oktober	4 ± 0,00	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
November	3,87 ± 0,23	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
Dezember	$4,00 \pm 0,00$	3,87 ± 0,16	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
Januar	3,73 ±0,46	$3,86 \pm 0,52$	$4,00 \pm 0,00$	$3,88 \pm 0,25$	-6,67 ± 11,55	-2,02 ± 6,23	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
Februar	$3,73 \pm 0,46$	$3,81 \pm 0,44$	$3,98 \pm 0,05$	2,92 ± 0,17	-6,67 ± 11,55	-1,89 ± 10,74	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$
März	$4,20 \pm 0,35$	$3,56 \pm 0,65$	3,12 ± 0,81	2,83 ± 0,14	6,67 ± 11,55	-6,76 ± 15,72	-3,03 ± 6,06	$0,00 \pm 0,00$
April	4,20 ± 0,35	$3,54 \pm 0,63$	3,18 ± 0,69	2,53 ± 0,41	6,67 ± 11,55	-10,70 ± 16,52	-12,15 ± 14,85	-7,07 ± 5,28
Mai	$4,00 \pm 0,00$	$3,54 \pm 0,63$	$3,18 \pm 0,69$	3,17 ± 0,84	$0,00 \pm 0,00$	-11,46 ±15,73	-20,55 ± 17,33	-17,55 ± 19,18
Juni	$3,73 \pm 0,46$	3,21 ± 0,66	$3,18 \pm 0,69$	$3,07 \pm 0,83$	-6,67 ± 11,55	-14,24 ± 13,91	-20,55 ± 17,33	-20,45 ± 21,09
Juli	3,54 ± 0,41	$3,21 \pm 0,66$	$3,18 \pm 0,69$	3,11 ± 0,83	-11,43 ± 10,30	-19,79 ± 16,45	-20,55 ± 17,33	-21,21 ± 20,88
August	$3,54 \pm 0,41$	$3,21 \pm 0,66$	$3,18 \pm 0,69$	$3,15 \pm 0,84$	-11,43 ± 10,30	-19,79 ± 16,45	-20,55 ± 17,33	-21,21 ± 20,88

Monot			Zuwachs				Z	ustandsindex		
Monat	36 PSU	28 PSU	20 PSU	12 PSU	8 - 12 PSU	36 PSU	28 PSU	20 PSU	12 PSU	8 - 12 PSU
November M	$0,00 \pm 0,00$	3,65 ± 0, 39	$3,99 \pm 0,03$	$3,84 \pm 0,02$	$3,93 \pm 0,06$	$3,06 \pm 0,29$				
Dezember A	-0,51 ± 6,52	1,23 ± 1,98	8,35 ± 7,84	1,13 ± 1,78	-0,72 ± 1,77	$3,96 \pm 0,04$	$4,00 \pm 0,00$	$3,96 \pm 0,03$	3,88 ± 0,13	$2,52 \pm 0,45$
Dezember M	10,18 ± 24,91	1,27 ± 2,65	11,24 ± 12,82	0,64 ± 3,35	-2,63 ± 6,45	3,92 ± 0,07	$3,98 \pm 0,02$	$3,95 \pm 0,03$	3,86 ± 0,24	$2,05 \pm 0,44$
Januar A	7,66 ± 26,46	1,71 ± 1,98	9,91 ± 11,10	1,45 ± 2,28	-4,10 ± 8,43	$3,80 \pm 0,26$	$3,95 \pm 0,06$	$3,98 \pm 0,04$	3,91 ± 0,06	1,91 ± 0,42
Januar M	9,65 ± 31,99	1,51 ± 8,87	10,60 ± 10,13	1,45 ± 2,28	-5,86 ± 12,68	3,99 ± 0,02	$3,89 \pm 0,23$	3,85 ± 0,11	3,68 ± 0,25	1,78 ± 0,39
Februar A	10,37 ± 32,67	0,45 ± 9,55	11,56 ± 11,25	2,59 ± 3,21	-8,84 ± 15,50	3,98 ± 0,02	$3,98 \pm 0,05$	3,91 ± 0,13	$3,75 \pm 0,34$	1,67 ± 0,28
Februar M	9,65 ± 30,99	1,95 ± 12,87	12,68 ± 14,11	3,38 ± 2,38	-10,16 ± 14,89	3,97 ± 0,05	$3,99 \pm 0,03$	3,90 ± 0,19	3,78 ± 0,17	1,79 ± 0,25
März A	12,60 ± 33,09	3,01± 17,37	13,86 ± 15,73	2,13 ± 2,87	-10,74 ± 14,48	$3,94 \pm 0,09$	$3,97 \pm 0,03$	3,91 ± 0,11	3,71 ± 0,31	1,85 ± 0,34
März M	12,85 ± 30,45	2,63 ± 21,41	11,56 ± 11,25	3,22 ± 2,38	-10,60 ± 15,93	3,99 ± 0,02	3,91 ± 0,11	3,90 ± 0,10	3,77 ± 0,25	$2,63 \pm 0,35$
April A	12,85 ± 30,45	1,94 ± 25,56	10,81 ± 16,51	3,67 ± 2,52	-11,61 ± 16,58	3,97 ± 0,05	$3,94 \pm 0,09$	3,87 ± 0,20	3,84 ± 0,23	$3,29 \pm 0,37$
April M	15,8 ± 33,0	4,87 ± 26,02	10,87 ± 18,08	4,12 ± 3,07	-10,86 ± 18,26	3,97 ± 0,06	$3,96 \pm 0,04$	3,90 ± 0,11	3,73 ± 0,35	$3,66 \pm 0,24$
Mai A	20,20 ± 39,21	5,62 ± 27,17	12,45 ± 26,52	5,19 ± 3,24	-11,74 ± 20,37	$3,99 \pm 0,02$	$3,98 \pm 0,03$	3,88 ± 0,12	$3,46 \pm 0,65$	$3,66 \pm 0,40$

Tab. 29. Aurelia aurita. Zuwachs und Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 6). Bei 8 – 12 PSU wurden die Polypen bis Mitte Februar bei einer Salinität von 8 PSU kultiviert, anschließend wurde die Salinität auf 12 PSU erhöht. A Monatsanfang, M Monatsmitte

Tab. 30. Aurelia aurita. Verschlechterung des Zustands von Polypen nach Herabsetzen der Salinität in den Kulturen von 12 PSU auf 4 PSU. (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 6).

Datum	26.07.	27.07.	28.07.	29.07.	30.07.	31.07.	01.08.	02.08.	03.08.	04.08.	05.08.	06.08.	07.08.	08.08.	09.08.	10.08.
Salinität [PSU]	12	10	10	8	8	8	8	8	6	6	6	6	6	4	4	4
Mittelwert (n = 6)	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	4,00	3,86	3,87	3,00	1,00	0,00
Standardabweichung	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,22	0,00	0,00	0,00

Monot		Zuw	achs		Zustandsindex				
WONAL	36 PSU	28 PSU	20 PSU	12 PSU	36 PSU	28 PSU	20 PSU	12 PSU	
November M	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	4,00 ± 0,00	
Dezember A	1,46 ± 2,28	6,42 ± 6,31	10,64 ± 7,63	1,72 ± 1,98	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$3,99 \pm 0,03$	3,99 ± 0,01	
Dezember M	1,46 ± 2,28	11,41 ± 8,86	16,81 ± 14,88	1,72 ± 1,98	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	3,99 ± 0,01	
Januar A	3,79 ± 3,88	15,30 ± 10,51	28,27 ± 21,40	2,21 ± 1,83	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	3,99 ± 0,02	
Januar M	8,21 ± 5,79	27,06 ± 13,35	51,92 ± 38,12	3,50 ± 2,53	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	3,98 ± 0,02	
Februar A	10,29 ± 9,00	30,30 ± 11,97	57,99 ± 40,68	3,50 ± 2,53	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	3,96 ± 0,10	3,98 ± 0,04	
Februar M	12,38 ± 13,44	31,90 ± 11,89	60,67 ± 38,74	3,50 ± 2,53	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$3,96 \pm 0,04$	3,93 ± 0,10	
März A	13,61 ± 12,89	35,31 ± 15,05	62,58 ± 38,12	3,50 ± 2,53	$3,99 \pm 0,02$	$4,00 \pm 0,00$	$3,96 \pm 0,04$	3,93 ± 0,10	
März M	31,09 ± 32,83	42,03 ± 17,26	71,89 ± 50,08	3,50 ± 2,53	$3,96 \pm 0,05$	3,98 + 0,04	$4,00 \pm 0,00$	3,97 ± 0,06	
April A	47,73 ± 49,84	53,16 ± 21,51	78,02 ± 51,67	3,50 ± 2,53	$3,96 \pm 0,04$	$3,97 \pm 0,04$	$3,97 \pm 0,03$	3,96 ± 0,06	
April M	56,99 ± 68,25	66,80 ± 33,05	83,86 ± 47,82	3,50 ± 2,53	$3,94 \pm 0,08$	3,99 ± 0,03	3,99 ± 0,01	4,00 ± 0,00	
Mai A	72,96 ± 71,59	75,64 ± 33,13	112,16 ± 73,24	3,50 ± 2,53	$3,98 \pm 0,04$	$3,97 \pm 0,04$	$3,96 \pm 0,03$	3,98 ± 0,04	
Mai M	82,42 ± 70,57	87,46 ± 39,37	122,99 ± 77,62	3,50 ± 2,53	$3,98 \pm 0,02$	$3,98 \pm 0,04$	3,98 ± 0,02	3,79 ± 0,23	
Juni A	91,43 ± 71,01	91,81 ± 44,96	131,04 ± 84,40	3,50 ± 2,53	$4,00 \pm 0,00$	3,97 ± 3,98	3,98 ± 0,02	3,83 ± 0,13	
Juni M	91,43 ± 71,01	91,81 ± 44,96	132,89 ± 82,59	3,50 ± 2,53	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	3,75 ± 0,12	

Tab. 31. *Cyanea capillata*. Zuwachs und Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 6). A Monatsanfang, **M** Monatsmitte

Tab. 32. Cyanea lamarckii. Zuwachs und Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 6).	A Monatsanfang,
M Monatsmitte	

Monat	Zuwachs				Zustandsindex			
WONAL	36 PSU	28 PSU	20 PSU	12 PSU	36 PSU	28 PSU	20 PSU	12 PSU
November M	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	3,93 ± 0,14	$4,00 \pm 0,00$	$4,00 \pm 0,00$	$3,89 \pm 0,07$
Dezember A	-0,67 ± 1,63	$0,00 \pm 0,00$	$0,00 \pm 0,00$	-1,39 ± 3,40	3,85 ± 0,06	$3,97 \pm 0,06$	$3,99 \pm 0,02$	3,62 ± 0,16
Dezember M	-1,33 ± 3,27	-1,15 ± 1,79	$0,00 \pm 0,00$	-1,39 ± 3,40	3,79 ± 0,10	3,91 ± 0,03	$3,92 \pm 0,07$	2,79 ± 0,36
Januar A	-1,33 ± 3,27	-3,84 ± 4,30	-5,93 ± 8,15	-5,41 ± 5,37	$3,76 \pm 0,09$	3,66 ± 0,18	$3,65 \pm 0,28$	2,56 ± 0,38
Januar M	-3,90 ± 6,21	-5,89 ± 6,88	-8,64 ± 7,73	-10,41 ± 10,77	3,87 ± 0,10	3,90 ± 0,05	3,73 ± 0,32	2,78 ± 0,31
Februar A	-5,67 ± 6,73	-8,79 ± 7,39	-9,92 ± 6,55	-10,41 ± 10,77	3,82 ± 0,13	$3,90 \pm 0,09$	3,79 ± 0,17	2,96 ± 0,31
Februar M	$-8,90 \pm 4,89$	-8,79 ± 7,39	-10,50 ± 7,42	-10,41 ± 10,77	3,90 ± 0,11	$3,80 \pm 0,00$	3,84 ± 0,12	2,91 ± 0,16
März A	-9,60 ± 5,73	-8,79 ± 7,39	-9,71 ± 6,88	-10,41 ± 10,77	3,81 ± 0,19	3,81 ± 0,10	$3,83 \pm 0,14$	2,96 ± 0,28
März M	-9,60 ± 5,73	-8,79 ± 7,39	-9,71 ± 6,88	-11,01 ±10,41	3,89 ± 0,16	$3,89 \pm 0,05$	3,88 ± 0,15	3,01 ± 0,20

Abbildungsverzeichnis

Abb.	Nr.	Kurztitel Se	eite
Abb.	1.	Typischer Lebenszyklus der Scyphozoa.	2
Abb.	2.	Stieleimer, der zum Fang von Medusen verwendet wurde	6
Abb.	3.	Aurelia aurita, Larven tragende Meduse	8
Abb.	4.	Chrysaora hysoscella, Medusen.	8
Abb.	5.	Rhizostoma octopus, Meduse und Präparate.	9
Abb.	6.	Cyanea capillata, Medusen.	9
Abb.	7.	Cyanea lamarckii, Medusen.	. 10
Abb.	8.	Versuchsaufbau der Substratwahlversuche mit Planulae.	. 11
Abb.	9.	Cyanea capillata. Vermessung verschiedener Durchmesser einer Ephyra	. 17
Abb.	10.	Unterschiede in der Ringmuskulatur von Cyanea capillata und Cyanea lamarckii	. 28
Abb.	11.	Cyanea capillata. Muskulatur junger Medusen bei Durchlicht	. 28
Abb.	12.	Alternierende Lage der Gonaden und Mundarme an der Schirmunterseite.	. 30
Abb.	13.	Bruttaschen mit Planulae in den Mundarmen von Medusen verschiedener Arten und	
		zwittrige Gonade einer Meduse von Chrysaora hysoscella.	. 31
Abb.	14.	Rhizostoma octopus. Oocyte und Zygote, bewimperte Planula und junger Polyp	. 31
Abb.	15.	Larvenzahlen in den Bruttaschen von Medusen.	. 32
Abb.	16.	Cyanea lamarckii. Gonade einer weiblichen Meduse mit Oocyten und junger, aus	
		Planulocyste entwickelter Polyp.	. 33
Abb.	17.	Chrysaora hysoscella. Metamorphose von Planulae zu Polypen	. 35
Abb.	18.	Scyphistomae verschiedener Arten und Strobilae in verschiedenen	
		Entwicklungsstadien.	. 36
Abb.	19.	Unterschiedliche Formen der asexuellen Vermehrung von Polypen	. 38
Abb.	20.	Aufsicht auf die Schirmunterseiten von Ephyren verschiedener Arten.	. 40
Abb.	21.	Wachstum der Ephyren verschiedener Arten in den ersten Wochen nach Ablösung	
		von der Strobila	. 42
Abb.	22.	Rhizostoma octopus. Entwicklung der Ephyra zur Meduse.	. 44
Abb.	23.	Rhizostoma octopus. Entwicklung des Gastralsystems am Schirmrand	. 45
Abb.	24.	Rhizostoma octopus. Entwicklung des Wurzelmundes.	. 46
Abb.	25.	Ansiedlungszahlen und zeitlicher Verlauf der Ansiedlung von Planulae.	. 48
Abb.	26.	Cyanea capillata. An verschiedenen Substrattypen angesiedelte, junge Polypen	. 49
Abb.	27.	Prozentuale Verteilung angesiedelter Planulae an den Unterseiten verschiedener	
		Substrattypen	. 50
Abb.	28.	Aurelia aurita. Zustandsindex der Polypen und prozentuale Zunahme der	
		Polypenzahl bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen	. 52
Abb.	29.	Cyanea capillata. Zustandsindex der Polypen und prozentuale Zunahme der	
		Polypenzahl bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen	. 54
Abb.	30.	Cyanea lamarckii. Zustandsindex der Polypen und prozentualer Rückgang der	
		Polypenzahl bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen	. 55
Abb.	31.	Chysaora hysoscella. Zustandsindex der Polypen und prozentualer Rückgang der	
		Polypenzahl bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen	. 56
Abb.	32.	Rhizostoma octopus. Zustandsindex der Polypen und prozentuale Zunahme bzw.	
		Rückgang der Polypenzahl bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 57
Abb.	33.	Aurelia aurita, einjährige Polypen. Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen	
		und Ephyren bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen	. 59

Abb.	Nr.	Kurztitel S	eite
Abb.	34.	Aurelia aurita. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen und Ephyrenzahlen in	
		den Strobilae bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 60
Abb.	35.	Aurelia aurita, zweijährige Polypen. Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationen	
		und Ephyren bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 61
Abb.	36.	Aurelia aurita. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen im ersten und zweiten Jahr	
		und Vergleich der Ephyrenzahlen in den Strobilae ein- und zweijähriger Polypen	. 62
Abb.	37.	Aurelia aurita. Ephyrenzahlen und Strobilationsdauer.	. 62
Abb.	38.	Cyanea capillata, einjährige Polypen. Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobilationer	า
		und Ephyren bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 64
Abb.	39.	Cyanea capillata. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen und Ephyrenzahlen in	
		den Strobilae bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 65
Abb.	40.	Cyanea capillata, zweijährige Polypen. Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobila-	
		tionen und Ephyren bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 66
Abb.	41.	Cyanea capillata. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen im ersten und zweiten	
		Jahr und Vergleich der Ephyrenzahlen in den Strobilae ein- und zweijähriger Polypen.	. 67
Abb.	42.	Cyanea capillata. Strobilationsdauer bei Strobilae mit unterschiedlicher Ephyrenzahl	
		und bei unterschiedlichen Temperaturen.	. 67
Abb.	43.	Cyanea capillata. Strobilationsdauer bei 5° C und 10° C.	. 68
Abb.	44.	Cyanea lamarckii, einjährige Polypen. Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobila-	
		tionen und Ephyren bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 69
Abb.	45.	Cyanea lamarckii. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen und Ephyrenzahlen in	
		den Strobilae bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 70
Abb.	46.	Cyanea lamarckii. Strobilationsdauer bei Strobilae mit unterschiedlicher Ephyrenzahl	
		und bei unterschiedlichen Temperaturen.	. 71
Abb.	47.	Cyanea lamarckii. Strobilationsdauer bei unterschiedlichen Temperaturen bei	
		Strobilae mit 2 - 5 Ephyren.	. 71
Abb.	48.	Chrysaora hysoscella, einjährige Polypen. Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobi-	
		lationen und Ephyren bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 73
Abb.	49.	Chrysaora hysoscella. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen und Ephyrenzahlen	
		in den Strobilae bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 74
Abb.	50.	Chrysaora hysoscella. Strobilationsdauer bei Strobilae mit unterschiedlicher	
		Ephyrenzahl und bei unterschiedlichen Temperaturen.	. 74
Abb.	51.	Chrysaora hysoscella. Strobilationsdauer bei 10° C und 15° C.	. 74
Abb.	52.	Rhizostoma octopus, zweijährige Polypen. Monatliche Anzahlen von Polypen, Strobi-	
		lationen und Ephyren bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 76
Abb.	53.	Rhizostoma octopus. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen und Ephyrenzahlen	
		in den Strobilae bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen.	. 77
Abb.	54.	Rhizostoma octopus. Strobilationsdauer bei Strobilae mit unterschiedlicher Ephyren-	
		zahl und bei unterschiedlichen Temperaturen.	. 77
Abb.	55.	Aurelia aurita. Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen.	. 79
Abb.	56.	Aurelia aurita. Monatliche Cystenproduktion zweijähriger Polypen.	. 80
Abb.	57.	Cyanea capillata. Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen.	. 80
Abb.	58.	Cyanea capillata. Monatliche Cystenproduktion zweijähriger Polypen	. 80
Abb.	59.	Cyanea lamarckii. Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen.	. 81
Abb.	60.	Chrysaora hysoscella. Monatliche Cystenproduktion einjähriger Polypen.	. 81
Abb.	61.	Rhizostoma octopus. Monatliche Cystenproduktion zweijähriger Polypen.	. 81

Abb. Ni	. Kurztitel Seite
Abb. 62	. Aurelia aurita. Cystenbildung bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen
Abb. 63	. Cyanea capillata. Cystenbildung bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen 82
Abb. 64	. Cystenbildung verschiedener Arten bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen 83
Abb. 65	. Aurelia aurita. Strobilationszeiten und zeitliches Auftreten freischwimmender Ephyren
	in Polypenkulturen, die bei Dunkelheit oder bei Tageslicht kultiviert wurden
Abb. 66	. Cyanea capillata. Strobilationszeiten und zeitliches Auftreten freischwimmender
	Ephyren in Polypenkulturen, die bei Dunkelheit oder bei Tageslicht kultiviert wurden 86
Abb. 67	. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen und Anzahl produzierter Ephyren pro
	Strobila in Polyenkulturen, die bei Dunkelheit oder bei Tageslicht gehältert wurden 87
Abb. 68	. Cyanea lamarckii. Form- und Größenveränderungen von Planulae nach dem Herab-
	setzen der Salinität
Abb. 69	. Prozentualer Anteil angesiedelter Planulae verschiedener Arten bei unterschiedlichen
	Salinitäten
Abb. 70	. Veränderungen an Polypen nach dem Herabsetzen der Salinität in den Kulturen 90
Abb. 71	. Aurelia aurita. Prozentualer Anstieg bzw. Rückgang der Polypenzahlen und Zustand
	der Polypen bei verschiedenen Salinitäten
Abb. 72	. Aurelia aurita. Verschlechterung des Zustands von Polypen nach Herabsetzen der
	Salinität in den Kulturen von 12 PSU auf 4 PSU
Abb. 73	. Cyanea capillata. Prozentualer Anstieg der Polypenzahlen und Zustand von Polypen
	bei verschiedenen Salinitäten
Abb. 74	. Cyanea lamarckii. Prozentualer Rückgang der Polypenzahlen und Zustand von
	Polypen bei verschiedenen Salinitäten
Abb. 75	. Zeitliches Auftreten von Ephyren in Polypenkulturen bei unterschiedlichen Salinitäten 94
Abb. 76	. Prozentualer Anteil strobilierender Polypen bei verschiedenen Salinitäten
Abb. 77	. Anzahl produzierter Ephyren pro Strobila bei verschiedenen Salinitäten

Tabellenverzeichnis

Tab.	Nr.	Kurztitel Seite
Tab.	1.	Zeitplan für das Herabsetzen der Salinität in sechs Experimenten
Tab.	2.	Kultivierungstemperaturen von Polypen in drei zeitlich parallel durchgeführten
		Experimenten
Tab.	3.	Größe der Versuchsgruppen und Anzahl der Wiederholungen der Experimente zur
		Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die Strobilation
Tab.	4.	Größe der Versuchsgruppen und Anzahl der Wiederholungen der Experimente zur Un-
		tersuchung des Einflusses der Temperatur auf Polypenzuwachs und Cystenbildung 20
Tab.	5.	Größe der Versuchsgruppen und Anzahl der Wiederholungen der Experimente zur
		Untersuchung des Lichteinflusses auf die Strobilation
Tab.	6.	Zeitlicher Ablauf des Herabsetzens der Salinität [PSU] in verschiedenen Experimenten. 24
Tab.	7.	Größe der Versuchsgruppen und Anzahl der Wiederholungen der Experimente zur
		Untersuchung des Einflusses herabgesetzter Salinität auf den Polypenzuwachs und
		die Strobilation
Tab.	8.	Schirmdurchmesser junger Medusen von Cyanea capillata aus der Ostsee
Tab.	9.	Minimal- und Maximalgrößen sowie Mittelwerte vermessener Planulae
Tab.	10.	Gewicht verschiedener Körperteile von Medusen und Anzahlen der Larven
Tab.	11.	Durchmesser von Ephyren verschiedener Arten nach Ablösung von der Strobila 41
Tab.	12.	Rhizostoma octopus. Wachstum der Velarlappen von Ephyren
Tab.	13.	Prozentuale Verteilung und Summen angesiedelter Planulae
Tab.	14.	Statistischer Vergleich der Besiedlung unterschiedlicher Substrattypen
Tab.	15.	Strobilationszeiten sowie Daten zur Ephyren- und Cystenprodukton bei unterschied-
		lichen Kultivierungstemperaturen
Tab.	16.	Strobilationsreaktion auf unterschiedliche Kultivierungstemperaturen
Tab.	17.	Strobilationsdauer von Strobilae mit 1 - 5 Ephyren bei verschiedenen Temperaturen 84
Tab.	18.	ph-Wert bei verschiedenen Salinitäten
Tab.	19.	Merkmale von Planula, Polyp und Strobilation der Dactyliophorae (Rhizostomeae) 98
Tab.	20.	Merkmale von Planula, Polyp und Strobilation der Kolpophorae (Rhizostomeae) 99
Tab.	21.	Aurelia aurita. Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen
Tab.	22.	Aurelia aurita. Zustand und prozentualer Zuwachs zweijähriger Polypen 146
Tab.	23.	Cyanea capillata. Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen
Tab.	24.	Cyanea capillata. Zustand und prozentualer Zuwachs zweijähriger Polypen
Tab.	25.	Cyanea lamarckii. Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen
Tab.	26.	Chrysaora hysoscella. Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen 147
Tab.	27.	Rhizostoma octopus. Zustand und prozentualer Zuwachs einjähriger Polypen 148
Tab.	28.	Rhizostoma octopus. Zustand und prozentualer Zuwachs zweijähriger Polypen 148
Tab.	29.	Aurelia aurita. Zuwachs und Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten 149
Tab.	30.	Aurelia aurita. Verschlechterung des Zustands von Polypen nach Herabsetzen der
		Salinität in den Kulturen von 12 PSU auf 4 PSU
Tab.	31.	Cyanea capillata. Zuwachs und Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten 150
Tab.	32.	Cyanea lamarckii. Zuwachs und Zustand von Polypen bei verschiedenen Salinitäten 150

Danksagung

An erster Stelle bedanke ich mich bei meinem Doktorvater Gerhard Jarms für die motivierende Betreuung der Arbeit, den fachlichen Rat und vor allem dafür, dass er mir ermöglicht hat im Rahmen des EU-Projektes EUROGEL an diesem interessanten Thema zu arbeiten. In diesem Zusammenhang möchte ich mich auch bei Ulf Båmstedt, den Initiator und Koordinator des Projektes, bedanken.

Mein besonderer Dank geht an Ilka Sötje, die mir mit fachlichem und freundschaftlichem Rat häufig zur Seite gestanden hat.

Meinen Unterstützerinnen bei Kulturarbeiten und Zählmarathons, Inga Hachmann und Christine Steinhäuser, danke ich ebenfalls ganz herzlich.

Vielen Dank auch an alle anderen Mitglieder der Arbeitsgruppe Cnidaria, besonders Henry Tiemann, Ilka Straehler-Pohl, Laetitia Adler, Norman Eggers und Stefan Bleck für ihre Hilfsbereitschaft und den fachlichen Austausch. Herzlichen Dank an Blair Johnston für die Korrekturen englischsprachiger Texte.

Für die Unterstützung bei der Kulturpflege und Materialversorgung danke ich Sabine Döscher und Petra von Beichmann. Danke auch an Ortwin Harms für seine Hilfsbereitschaft bei technischen und organisatorischen Fragen.

Herzlichen Dank für den fachlichen Rat bei der statistischen Auswertung an Veit Hennig.

Ich danke zudem den Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland für die unkomplizierte Hilfe bei der Organisation meiner Arbeit auf der Insel. Besonders danke ich Andreas Wagner und Carsten Wanke sowie Hilke Döpke, Dieter Klings, Magret Krüß, Brigitte Rauch und Kathrin Böhmer für ihre Unterstützung.

Sehr herzlichen Dank an Antje Kakuschke für die hilfreiche Kritik und freundschaftliche Beratung, sowie an Miša Šarman-Lein für ihre Mithilfe beim "letzten Schliff".

Vielen Dank an Prof. Dr. Olav Giere für die Bereitschaft als Dissertationsgutachter einzutreten sowie an PD Dr. Hilke Ruhberg, PD Dr. Ralf Thiel und Prof. Dr. Konrad Wiese für ihre Zusagen als Disputationsgutachter bzw. als Vorsitzender des Prüfungsausschusses einzutreten.

Meiner Familie und meinen Freunden danke ich für ihre Unterstützung, ihr Verständnis und ihre Rücksichtnahme. Besonderen Dank an meine Mutter, der Austausch mit dir war in vielen Situationen eine große Hilfe.

Mein größter Dank geht an Sven der alle Höhen und Tiefen dieser Arbeit miterlebt hat. Danke für deine Geduld und deine liebevolle Unterstützung.