

Chemische Zusammensetzung und Biomasseparameter der Ohrenqualle *Aurelia aurita*

Gerald Schneider

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

ABSTRACT: Chemical composition and biomass parameters of the common jellyfish *Aurelia aurita*. During summer 1982 and 1983, measurements on the chemical composition and biomass parameters of *Aurelia aurita* from Kiel Fjord, Western Baltic, were made. The relationships between size vs. wet weight and wet weight vs. carbon content were determined. Dry weight accounted for less than 2% of wet weight in both years. Carbon, nitrogen and phosphorus content of whole medusae were 51–52, 14 and 1.4 mg/g dry weight (dw) respectively. The C:N ratio (by weight) was about 3.7 and the C:N:P-ratio (by atoms) was determined to be 94:22:1. Proteins and carbohydrates made up 59 and 29 mg/g dw. Lipids were estimated to be 19 mg/g dw. Using these data, it was possible to calculate the caloric content of the medusae to be about 0.55 cal/mg dw. In summer 1982, the organic content of different tissues (gonad, oral arm, umbrella) in unfertilized and fertilized females was studied. In unfertilized females, the gonads exhibited the highest values, the umbrella had the lowest values and the values of oral arm tissue were intermediate. However, in fertilized females the oral arm tissue was enriched, whereas the gonads were impoverished; both types of tissues exhibited very similar values. This pattern can be explained by the transfer of fertilized eggs from the gonads into the brood pouches of the oral arms.

EINLEITUNG

Im Pelagial küstennaher Gebiete kann es während der Sommermonate zu einem starken Auftreten von Scyphomedusen kommen. In vielen Fällen spielt dabei die Ohrenqualle *Aurelia aurita* Lam. eine dominierende Rolle, wie z. B. in der Ostsee, dem Wattenmeer, den englischen Gewässern, dem Schwarzen Meer und den japanischen Gewässern (Yasuda, 1969; Russell, 1970; Möller, 1980a,b; Shushkina & Musayeva, 1983; van der Veer & Oorthuysen, 1985; Schneider, 1985). Die Abundanzen sind häufig sehr hoch. Yasuda (1969) fand mehr als 300 Individuen pro 100 m³ in japanischen Gewässern; van der Veer & Oorthuysen (1985) geben Spitzenwerte von 20–50 Tieren pro 100 m³ für das holländische Wattenmeer an. Im Sommer 1982 wurden im Mittel 20 erwachsene Medusen pro 100 m³ in der Kieler Bucht ermittelt (Schneider, 1985). Ein so reichhaltiges Auftreten beeinflusst die biologischen Vorgänge im Pelagial ganz erheblich, da mit diesen Abundanzen sowohl eine ganz erhebliche Biomasse als auch ein hohes Fraßpotential verbunden ist (z. B. Möller, 1978; Shushkina & Musayeva, 1983). Die Bestände anderer Planktonorganismen werden dadurch stark dezimiert. Indirekte Effekte wie etwa die Nährstoffregeneration treten hinzu. So kann die Regeneration von Nährstoffen so hoch sein wie die des gesamten anderen mehrzelligen Zooplanktons (Schneider, 1985).

Allerdings treten die Medusen nicht grundsätzlich in derart hohen Abundanzen auf, denn es werden sehr starke jährliche Fluktuationen beobachtet (Hernroth & Gröndahl, 1983). Sowohl die zeitliche Abfolge als auch die Gründe dieser Fluktuationen sind bisher nur ungenügend bekannt. Da es nicht auszuschließen ist, daß die Populationschwankungen zyklischer Natur sind und möglicherweise über Räuber-Beute-Beziehungen bzw. Fekunditätsschwankungen erklärbar wären (z.B. Hernroth & Gröndahl, 1985; Schneider, im Druck), ergibt sich die Notwendigkeit langfristiger Bestandsaufnahmen.

Solche Aufnahmen beinhalten neben der Erfassung der Abundanz und des Größenspektrums der Tiere auch die Bestimmung der Biomasse. Für den letztgenannten Aspekt sind Kenntnisse zur chemischen Zusammensetzung und, darauf aufbauend, Relationen zwischen der Größe der Tiere und ihrem organischen Gehalt sehr hilfreich. Funktionelle Zusammenhänge zwischen diesen Parametern können einerseits bei den Bestandsaufnahmen der Ermittlung von Biomassedaten dienen, andererseits für theoretische Modellierungen eingesetzt werden. Außerdem ist es sinnvoll, die Kohlenstoffgehalte von Scyphomedusen zu bestimmen, da der Kohlenstoff eines der Hauptelemente planktologischer Bilanzierungen ist. Die hier vorgelegte Arbeit präsentiert Daten zu diesem Komplex, die u. a. als Arbeitshilfen bei eventuellen langfristigen Meßprogrammen dienen können.

MATERIAL UND METHODEN

Die Ohrenquallen wurden in den Sommermonaten 1982 und 1983 in der Kieler Förde mit einem Kescher gefangen und ins Labor gebracht. Zunächst wurde der Durchmesser der Medusen mit einem Meßbrett oder einem Lineal bestimmt, wobei bei Individuen ab 8 cm der Schirmdurchmesser auf ganze cm gerundet wurde. Nach der Ermittlung des Naßgewichtes mit einer Oberschalenwaage wurden die Quallen zerschnitten, Nahrungsorganismen und parasitierende Amphipoden (*Hyperia galba*) entfernt, die entstandenen Teile in eine Reihe vorgewogener Schnappdeckelgläschen überführt, gewogen und bei 60 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Ein Entsalzen des frischen Materials mit destilliertem Wasser war nicht möglich, da das Gewebe sehr schnell desintegrierte.

Bei den Weibchen wurde darauf geachtet, die Gonaden, die Mundarme und den Schirm getrennt zu analysieren, um mögliche Unterschiede zwischen den befruchteten und unbefruchteten Tieren feststellen zu können. Das Trockenmaterial wurde nach der Wägung aus den Gläschen herausgekratzt, mit Pistill und Mörser pulverisiert und bis zu den chemischen Analysen bei 60 °C im Trockenschrank aufbewahrt.

Den Bestimmungen der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte diente ein Perkin Elmer CHN Analyzer (240 C), während die Proteine und Kohlenhydrate mit den Methoden nach Lowry et al. (1951) und Handa (1966) quantifiziert wurden. Die Reproduzierbarkeit der CHN-Messung betrug $\pm 0,3\%$, während sie bei den anderen Methoden bei etwas über $\pm 6\%$ lag. Der Phosphorgehalt der Tiere wurde an einigen Exemplaren im Sommer 1983 mit der Gesamtphosphatmethode nach Grasshoff (1976) bestimmt. Die Lipide konnten nicht gemessen werden, da die Doppelbindungen in Luft schnell aufbrechen, was eine exakte Bestimmung mit der photometrischen Sulpho-Phospho-Vanilin-Methode nach Zöllner & Kirsch (1962) nicht zuläßt (Hendrikson, 1975). Mittels einer Abschätzung war es aber trotzdem möglich, Informationen über die Höhe des Lipidgehaltes zu erhalten. Die Kalkulation fußte auf der Annahme, daß aller Kohlenstoff aus den

Proteinen, Kohlenhydraten und Lipiden stammt. Da die Gesamtkohlenstoff-, die Protein- und die Kohlenhydratmengen gemessen wurden, der Gewichtsanteil des Kohlenstoffes an jeder der drei Stoffklassen bekannt ist, ließ sich der Lipidwert annähernd errechnen. Für die Gewichtsanteile des Kohlenstoffes (C) an den Stoffklassen gelten folgende Beziehungen (Schneider, 1981): Protein-C: $0,44 \times$ Proteingehalt, Kohlenhydrat-C: $0,40 \times$ Kohlenhydratgehalt und Lipid-C: $0,77 \times$ Lipidgehalt.

Es gilt weiter: Lipid-C = Gesamt-C - (Protein-C + Kohlenhydrat-C) und ferner: Lipidgehalt = Lipid-C/0,77.

ERGEBNISSE

In den Jahren 1982 und 1983 wurden insgesamt 59 Medusen im Labor vermessen und gewogen, wobei der Größenbereich zwischen 1 und 28 cm lag. Es konnte die in Abb. 1 dargestellte Beziehung zwischen dem Naßgewicht (WW) und dem Durchmesser

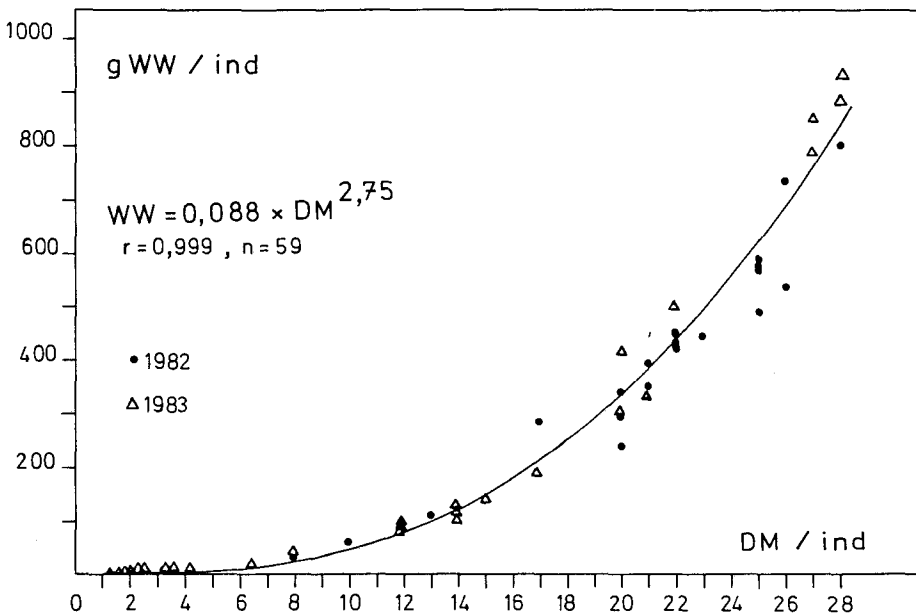


Abb. 1. Die Relation zwischen Medusengröße (Durchmesser in cm) und dem Naßgewicht (WW in g) der Medusen; $p < 0,001$

(DM) der Tiere ermittelt werden. An 36 Medusen wurden Kohlenstoffmessungen vorgenommen, was zu den in Abb. 2 wiedergegebenen Beziehungen zwischen dem Naßgewicht und dem Kohlenstoffgehalt pro Tier führte.

Bei Vorversuchen zu den Kohlenstoff- und Stickstoffmessungen zeigte sich, daß der Gehalt dieser Elemente in gewissen Grenzen von der Größe der Individuen abhängt (Tabelle 1): Medusen mit einem Durchmesser < 2 cm wiesen einen signifikant höheren Gehalt dieser Elemente auf als Tiere mit Größen zwischen 2 und 5 cm ($t_{\text{test}} = 8,642$, $p < 0,0001$ für C und $t_{\text{test}} = 7,480$, $p < 0,0001$ für N). Bei den Medusen > 2 cm waren Unterschiede statistisch nicht nachweisbar.

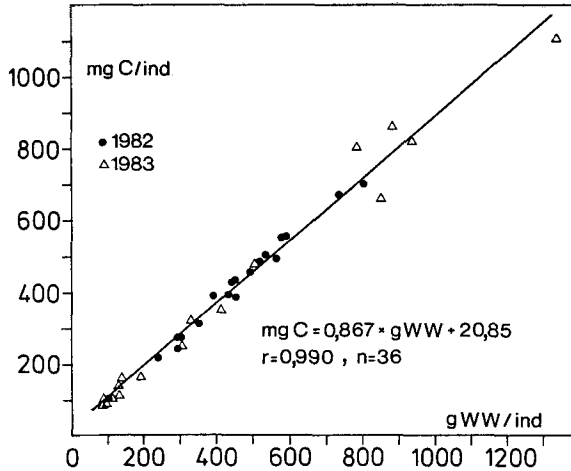


Abb. 2. Die Relation zwischen dem Naßgewicht der Medusen (in g) und ihrem Kohlenstoffgehalt (mg); $p < 0,001$

Tabelle 1. Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt (mg pro g Trockengewicht; Mittelwerte und Standardabweichungen) verschieden großer Medusen von *Aurelia aurita*. n = Anzahl der analysierten Medusen

Größe (cm)	Kohlenstoff	Stickstoff
<2	70,1 ± 4,8 n=6	19,2 ± 1,1 n=6
2-5	51,4 ± 1,9 n=6	14,0 ± 1,3 n=6
12-14	54,2 ± 4,5 n=6	13,8 ± 1,0 n=6
20-22	48,8 ± 2,9 n=4	12,8 ± 0,7 n=4
27-31	47,6 ± 5,3 n=5	13,1 ± 0,2 n=5

Die Ergebnisse aller Analysen für Tiere >2cm sind in Tabelle 2 dargestellt. Sowohl das Trockengewicht der Ohrenquallen als auch die Werte der Elemente sind sehr niedrig, wobei das Trockengewicht im Jahr 1983 einen signifikant höheren Wert aufwies als 1982 ($t_{\text{test}} = 5,305$, $p < 0,0001$). Für den Kohlenstoff und den Stickstoff wurden keine signifikanten Unterschiede festgestellt. Das C/N-Verhältnis ist mit 3,7:1 und 3,8:1 für Zooplanktonorganismen ebenfalls recht niedrig.

Die Proteine machten knapp 56% der drei biochemischen Komponenten aus und enthielten etwa 52% des gesamten Kohlenstoffs. Die Lipide zeigten die geringsten Werte (18%), wohingegen die Kohlenhydrate mit etwas mehr als 26% der drei Stoffklassen einen für marine Organismen hohen Wert aufwiesen.

Da der kalorische Gehalt der Kohlenhydrate und Proteine 4,1 cal/mg, der von Fetten 9,3 cal/mg beträgt (Karlson, 1974), kann unter Ausnutzung dieser Werte und der in Tabelle 2 aufgeführten Zahlen, der kalorische Gehalt der Ohrenquallen abgeschätzt werden. Die Kalkulation erbringt für *Aurelia*-Medusen >2 cm einen Wert von 0,534 cal = 2,24 J/mg Trockengewicht.

Eine zweite Möglichkeit, den kalorischen Gehalt der Quallen abzuschätzen, beruht

Tabelle 2. Trockengewicht (mg pro g Naßgewicht) und biochemische Komponenten (mg pro g Trockengewicht) ganzer *Aurelia-aurita*-Medusen (> 2 cm). n = Anzahl der analysierten Medusen; n.d. = nicht bestimmt

Parameter	1982	1983
Trockengewicht	17,6 ± 0,6 n = 19	18,5 ± 0,5 n = 17
Kohlenstoff	52,1 ± 2,0 n = 19	51,1 ± 5,6 n = 17
Stickstoff	13,6 ± 0,7 n = 19	14,0 ± 1,7 n = 17
Phosphor	n.d.	1,40 ± 0,20 n = 7
C:N*	3,8:1	3,7:1
C:N:P**	n.d.	94:22:1
Proteine	59,0 ± 3,0 n = 18	n.d.
Kohlenhydrate	28,0 ± 2,0 n = 19	n.d.
Lipide** (geschätzt)	19	n.d.

* nach Gewicht, ** nach Atomen

auf einer von Platt et al. (1969) gefundenen Beziehung zwischen dem Kohlenstoffgehalt in % vom Trockengewicht und dem kalorischen Gehalt von Zooplankton: $\text{cal/g TG} = -227 + 152 \times (\text{C \% von TG})$.

Bei den Medusen >2 cm machte der Kohlenstoff im Mittel der beiden Jahre 5,15% vom Trockengewicht aus. Nach der genannten Beziehung wird daher für *Aurelia* berechnet: $0,556 \text{ cal} = 2,33 \text{ J/mg Trockengewicht}$.

Trotz der zwei verschiedenen Methoden sind die Ergebnisse weniger als 5% voneinander abweichend. Der kalorische Gehalt der Individuen mit Durchmessern <2 cm (C = 7% vom Trockengewicht, Tabelle 1) liegt mit $873 \text{ cal} = 3,66 \text{ J/mg Trockengewicht}$ etwa anderthalb mal höher als bei den größeren Medusen.

Die bisher angegebenen Werte beziehen sich auf ganze Tiere. Im Sommer 1982 wurde zusätzlich versucht, die Gehalte in den einzelnen Organen, d. h. in den Gonaden, den Mundarmen und im Schirm bei unbefruchteten und befruchteten Weibchen (mit Planulae in den Mundarmen) zu bestimmen. Hierbei sollten die Auswirkungen der Planulabildung untersucht werden. Die Analysenergebnisse sind in Tabelle 3 aufgelistet.

Die Gonaden unbefruchteter Weibchen wiesen die höchsten Gehalte organischer Substanz auf, während die Mundarme der unbefruchteten Weibchen weniger organisches Material als die Gonaden, aber deutlich mehr als der Schirm enthielten. Die befruchteten Weibchen, in deren Bruttaschen bereits Eier und Planulae vorhanden waren, zeigten gegenüber den unbefruchteten Weibchen einen stark erhöhten Gehalt in den Mundarmen, während die Gonaden im Vergleich zu denen der unbefruchteten Weibchen verarmt waren. Der Schirm wies den geringsten Gehalt an organischer Substanz auf.

DISKUSSION

Ein relativ einfacher Weg, für langfristige Bestandsaufnahmen Biomassedaten zu erhalten, ist die Bestimmung des Trockengewichtes. Diese Methode liefert aber bei den Coelenteraten unsichere Werte, da die Höhe des Trockengewichts von verschiedenen Faktoren wie der Trocknungstemperatur und dem Salzgehalt des umgebenden Meer-

Tabelle 3. Gehalt an biochemischen Komponenten in den Organen unbefruchteter und befruchteter Weibchen von *Aurelia aurita* (mg pro g Trockengewicht). Das untersuchte Schirmmaterial wurde nicht nach unbefruchtet/befruchtet unterschieden. n = Anzahl der analysierten Medusen; C = Kohlenwasserstoff, N = Stickstoff, Pr = Proteine, Kh = Kohlenhydrate

Organe	Unbefruchtete ♀♀				Befruchtete ♀♀			
Gonade	C:	173	± 5	n=6	C:	120	± 13	n=6
	N:	50	± 1	n=6	N:	30	± 3	n=6
	Pr:	237	± 17	n=8	Pr:	153	± 21	n=8
	Kh:	146	± 17	n=8	Kh:	99	± 12	n=8
Mundarm	C:	68	± 9	n=5	C:	134	± 9	n=6
	N:	18	± 2	n=5	N:	32	± 4	n=6
	Pr:	73	± 5	n=8	Pr:	146	± 17	n=8
	Kh:	26	± 4	n=7	Kh:	98	± 12	n=7
Schirm				C:	39	± 5	n= 5	
				N:	10	± 1	n= 5	
				Pr:	42	± 4	n=10	
				Kh:	15	± 4	n=12	

wassers abhängt (Larson, 1986). So ermittelte man bei Ohrenquallen aus vollmarinen Gewässern Trockengewichte zwischen 3 und 4% des Naßgewichtes (Russell, 1970; Shenker, 1985; Larson, 1986), während Tiere aus Meeresgebieten mit erniedrigten Salzgehalten lediglich Trockengewichte um 2% zeigten (Russell, 1970; Kerstan, 1977; Schneider, diese Arbeit).

Entscheidender ist aber, daß der Anteil des Kohlenstoffes am Trockengewicht zwischen verschiedenen Zooplanktongruppen unterschiedlich ist. Nach der Zusammenfassung in Larson (1986) haben die Crustaceen den höchsten Kohlenstoffanteil (30–60% vom Trockengewicht), während die Coelenteraten mit <1–15% die niedrigsten Gehalte aufweisen. Trockengewichtswerte verschiedener Zooplanktongruppen sind daher in Hinblick auf die organische Substanz nicht direkt miteinander zu vergleichen. Da auch das aschefreie Trockengewicht nicht als Biomasseparameter verwendet werden kann (z. B. Schneider, 1982; Larson, 1986), erscheinen mir Kohlenstoffmessungen als der beste Weg, die Biomasse von gelatinösen Planktern im allgemeinen und Scyphomedusen im speziellen zu erfassen.

Leider wissen wir aber nur sehr wenig über die elementare und chemische Zusammensetzung pelagischer Scyphomedusen. Für die beiden Hauptelemente Kohlenstoff und Stickstoff sind – die hier präsentierten Daten mitgerechnet – insgesamt nur acht Datenpaare vorhanden (Tabelle 4). Diese Daten legen den Schluß nahe, daß die %-Anteile für die einzelnen Arten mehr oder minder konstant sind, daß aber zwischen den Arten starke Unterschiede auftreten.

Über die biochemische Zusammensetzung von Scyphomedusen gibt es fast keine Informationen. Allein für *Rhizostoma pulmo* geben Aarem et al. (1964) einen Lipidwert von 1% des Trockengewichtes an. Die hier vorgelegten Werte deuten darauf hin, daß *Aurelia aurita* eine ähnliche Zusammensetzung aufweist wie Ctenophoren (Schneider, 1982; Hoeger, 1983). Allerdings wurden ungewöhnlich hohe Kohlenhydratwerte beob-

achtet, was mit der starken Schleimproduktion der Medusen zusammenhängen könnte (Mucopolysaccharide).

Darüber hinaus ist der relative organische Gehalt der Medusen zumindest in gewissen Grenzen auch von der Größe der Individuen abhängig. Tabelle 1 zeigt, daß der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt bei Medusen <2 cm signifikant höher war als bei den größeren Exemplaren. Ähnliche Beobachtungen habe ich bei Vorversuchen mit *Aurelia*-Ephyren gemacht. Ephyren von 2 mm Durchmesser und Naßgewichten unter 10 mg hatten einen Trockengewichtsanteil bis zu 5,7 %, während Individuen mit 8 mm Durchmesser ein Trockengewicht von nur etwa 2 % des Naßgewichtes aufwiesen. Williams & Conway (1981) berichten von der Hydromeduse *Aglantha digitale*, daß während des Wachstums der Anteil des Trockengewichtes von 22 % auf 2 % des Naßgewichtes fiel. Jüngere Tiere scheinen somit einen relativ höheren organischen Gehalt zu haben. Bei der Ohrenqualle zeigten aber Tiere >2 cm eine konstante Zusammensetzung (Tabelle 1), so daß feste Beziehungen zwischen der Größe der Medusen und ihrem organischen Gehalt erstellt werden konnten. Meines Wissens sind bisher keine Relationen zwischen dem Naßgewicht der Tiere und ihrem Kohlenstoffgehalt veröffentlicht worden, hingegen gibt es einige Angaben zur Größen-Naßgewichts-Relation. Kerstan (1977) ermittelte ebenfalls für Ostseeaurelien folgende Beziehung: $g\text{WW} = 0,071 \times \text{DM} (\text{cm})^{2,80}$.

Tabelle 4. Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte (% vom Trockengewicht) in verschiedenen Scyphomedusen

Species	C	N	C:N	Autoren
<i>Aurelia aurita</i>	4,3	1,3	3,3	Larson (1986)
<i>A. aurita</i>	5,2	1,4	3,8	Schneider (1982; diese Arbeit)
<i>A. aurita</i>	5,1	1,4	3,7	Schneider (1983; diese Arbeit)
<i>Chrysaora fuscescens</i>	6,5	1,7*	3,8	Shenker (1985)
<i>Ch. fuscescens</i>	7,0	2,0	3,5	Larson (1986)
<i>Cyanea capillata</i>	12,8	3,7	3,5	Larson (1986)
<i>C. capillata</i>	11,6	1,0	(12)**	Curl (1962)
<i>Pelagia noctiluca</i>	9,0	1,4	6,4	Curl (1962)

* Aus dem C:N-Verhältnis berechnet
 ** Der C:N-Wert ist sehr hoch, dürfte auf Unterschätzung des Stickstoffes zurückzuführen sein

Diese ist der im Ergebnisteil präsentierten sehr ähnlich. Für japanische Ohrenqualen hat Yasuda (zitiert in Kerstan, 1977) einen etwas niedrigeren Exponenten gefunden, während die lineare Beziehung von Kuwabara et al. (1969) als ungewöhnlich angesehen werden muß. Da im letzteren Falle nur Tiere zwischen 19 und 29 cm untersucht wurden, wurde offensichtlich ein Abschnitt einer Potenzfunktion linear approximiert.

Innerhalb der Medusen ist die Verteilung der organischen Substanz sehr ungleich. Sowohl diese Untersuchung als auch die Publikationen von Shenker (1985) und Larson (1986) zeigten, daß die Gonaden am stärksten mit organischer Substanz angereichert sind, wohingegen der Schirm in der Regel die niedrigsten Kohlenstoff- und Stickstoffwerte aufwies. Die Mundarme nehmen im organischen Gehalt offensichtlich eine Mittel-

stellung ein (siehe auch Shenker, 1985). Die Untersuchung von Larson (1986) zeigte zudem, daß auch die Tentakeln einen recht hohen Gehalt aufweisen. Diese Verhältnisse sind aber zumindest für die Weibchen von *Aurelia aurita* differenzierter zu sehen, da der organische Gehalt der Gonaden und Mundarme davon abhängt, ob die Weibchen befruchtet sind oder nicht. Nach der Befruchtung werden die Eier von den Gonaden in spezielle Bruttaschen, die in den Mundarmen liegen, überführt (Russell, 1970), wo sie zu den Planulalarven heranreifen. Damit ist eine Verlagerung organischer Substanz aus den Gonaden in die Mundarme verbunden, wie es die Ergebnisse in Tabelle 3 darlegen.

Die hier vorgestellten Ergebnisse können als eine von vielen Grundlagen für langfristige Bestandsaufnahmen dienen, da mit diesen eine schnelle Konversion der Abundanz- und Größendaten in Biomasseangaben möglich ist. Nur über langfristige Untersuchungen wird es möglich sein, die Populationsdynamik der Ohrenquallen, ihre jährlichen Fluktuationen im Auftreten und die sie steuernden Faktoren zu entschlüsseln. Für den Bereich der westlichen Ostsee wäre die Einbindung solcher Aufnahmen in das "Baltic Monitoring Programme" (Baltic Marine Environment Protection Commission, 1984) in Betracht zu ziehen, da in diesem Falle ein schon bestehendes Meßprogramm lediglich erweitert werden müßte.

LITERATUR

- Aarem, H. E. van, Vonk, H. J. & Zandee, D. I., 1964. Lipid metabolism in *Rhizostoma*. – Arch. int. Physiol. Biochim. 72, 606–613.
- Baltic Marine Environment Protection Commission, 1984. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the second stage. – Baltic Sea Envir. Proc. 12, 1–251.
- Curl, H., 1962. Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels, in continental shelf waters south of New York. – Rapp. P.-v. Cons. int. Explor. Mer 153, 183–189.
- Grasshoff, K., 1976. Methods of seawater analysis. Verl. Chemie, Weinheim, 317 pp.
- Handa, N., 1966. Examination of the applicability of the phenolsulfuric acid method to the determination of dissolved carbohydrates in sea water. – J. oceanogr. Soc. Japan 22, 79–86.
- Hendrikson, P., 1975. Auf- und Abbauprozesse partikulärer organischer Substanz anhand von Seston- und Sinkstoffanalysen. Diss., Univ. Kiel, 160 pp.
- 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, 1982–83. – 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.
- Hoeger, U., 1983. Biochemical composition of Ctenophores. – J. exp. mar. Biol. Ecol. 72, 251–261.
- Karlson, P., 1974. Kurzes Lehrbuch der Biochemie. Thieme, Stuttgart, 381 pp.
- Kerstan, M., 1977. Untersuchungen zur Nahrungsökologie von *Aurelia aurita* Lam. Dipl. Arb., Univ. Kiel, 95 pp.
- Kuwabara, R., Sato, S. & Noguchi, N., 1969. Ecological studies on the medusa, *Aurelia aurita* Lamarck I. Distribution of *Aurelia* patches in the north-east region of Tokyo Bay in summer 1966 and 1967. – Bull. Jap. Soc. scient. Fish. 35, 156–162.
- Larson, R. J., 1986. Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the Northeast Pacific. – J. exp. mar. Biol. Ecol. 99, 107–120.
- Lowry, O. H., Rosebrough, N. J., Farr, A. L. & Randall, R. J., 1951. Protein measurements with the folinphenol reagent. – J. biol. Chem. 193, 265–275.
- Möller, H., 1978. Significance of coelenterates in relation to other plankton organisms. – Meeresforschung 27, 1–18.
- Möller, H., 1980a. A summer survey of large zooplankton, particularly scyphomedusae, in North Sea and Baltic. – Meeresforschung 28, 61–68.

- Möller, H., 1980b. Population dynamics of *Aurelia aurita medusae* in Kiel Bight, Germany (FRG). – Mar. Biol. 60, 123–128.
- Platt, T., Brown, V. & Irwin, B., 1969. Caloric and carbon equivalents of zooplankton biomass. – J. Fish. Res. Bd Can. 26, 2345–2349.
- Russell, F. S., 1970. The medusae of the British Isles. II. Pelagic scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae. Univ. Press, Cambridge, 296 pp.
- Schneider, G., 1981. Untersuchungen zum Vorkommen und zur Ökologie von Ctenophoren in der Kieler Bucht. Dipl. Arb., Univ. Kiel, 85 pp.
- Schneider, G., 1982. Abundance and chemical composition of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in western Kiel Bight. – C.M./ICES L 15.
- Schneider, G., 1985. Zur ökologischen Rolle der Ohrenqualle (*Aurelia aurita* Lam.) im Pelagial der Kieler Bucht. Diss., Univ. Kiel, 110 pp.
- Schneider, G., 1988. Larvae production of the common jellyfish *Aurelia aurita* in the Western Baltic 1982–1984. – Kieler Meeresforsch. Sonderh. 6 (im Druck).
- Shenker, M. J., 1985. Carbon content of the neritic scyphomedusa *Chrysaora fuscescens*. – J. Plankt. Res. 7, 169–173.
- Shushkina, E. A. & Musayeva, E. I., 1983. The role of jellyfish in energy systems of Black Sea plankton communities. – Oceanology 23, 92–96.
- Van der Veer, H. W. & Oorhuysen, W., 1985. Abundance, growth and food demand of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the western Wadden Sea. – Neth. J. Sea Res. 7, 38–44.
- Williams, B. & Conway, D. V. P., 1981. Vertical distribution and seasonal abundance of *Aglantha digitale* (O. F. Müller) (Coelenterata: Trachymedusae) and other planktonic coelenterates in the Northeast Atlantic Ocean. – J. Plankt. Res. 3, 633–643.
- Yasuda, T., 1969. Ecological studies on the jelly-fish *Aurelia aurita* in Urazoko Bay, Fukui Prefecture II. Occurrence pattern of the medusa. – Bull. Jap. Soc. scient. Fish. 35, 1–6.
- Zöllner, N. & Kirsch, K., 1962. Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen Lipoiden (allen bekannten Plasma-Lipoiden) gemeinsamen Sulfo-Phospho-Vanilin-Reaktion. – Z. ges. exp. Med. 135, 545–561.