

A morphological comparative approach of different Barnacle species in Gullmarfjord with special focus on the cirripeds

Bille, Julia; juliabille@googlemail.com
Spitzner, Franziska; fr.spitzner@googlemail.com

Abstract

As a basis for understanding the sympatric occurrence of the balanomorph *Semibalanus balanoides*, *Balanus balanus*, *Balanus improvisus* and the verrucosomorph *Verruca stroemia* in the eulittoral and deepwater in Gullmarfjord, we examined the cirral activity and structural morphology of the cirri. All Barnacles showed a rhythmic cirral extension of the first three cirripedia, that function as a filter for plankton and detritus. Whereas the cirri of the Balanomorphs built a collective filtration net, also single cirri of the first three cirripedia of *Verruca stroemia* were directed to the mouth orifice. The last three cirri in all examined species functioned as a comb, carrying captured food from the first three cirri to the mouth. As the food spectrum shows no broad differences cirral activity may have little effect on the sympatric occurrence.

Einleitung

Darwin widmete einen grossen Teil seiner Forschung der Studie der funktionellen Morphologie der Cirripedia. Damit legte er bereits im 19. Jahrhundert die Grundlagen für jüngere Untersuchungen dieser Vertreter der Crustacea (Love, 2002).

Cirripedia, zu denen die Seepocken zählen, haben, wie viele benthische Adulte, freibewegliche pelagische Planktonstadien. Als Zwitter führen die Seepocken eine gegenseitige Kopulation nahe gelegener Artgenossen durch. Die befruchteten Eizellen verbleiben in der Mantelhöhle bis sie als freischwimmende Larven im Meerwasser entlassen werden. Auf die für Crustaceen typische Naupliuslarve folgt die Metamorphose über die Cypris zum adulten, permanent sessilen Stadium (Luther, 1987). Das erste Paar Antennen der Cyprislarven dient der Selektion und dem Anhaften auf Hartsubstrat während der Metamorphose. Die sechs Schwimmbeine

der Larven werden in federartige Cirren bei den Adulte zur Filtration von Plankton und Detritus umgewandelt. Die Cirren können durch die longitudinale Muskelaktivität vollkommen zurückgezogen werden. Durch einen hydraulischen Prozess, bei dem durch Muskelkontraktion innerhalb des Prosomas Hämolymphe in die Cirripedia getrieben wird, dehnen sie sich aus (Hayward & Ryland, 1995).

Ein Gehäuse umschliesst die Mantelhöhle, in der sich das Prosoma befindet. Es besteht aus sechs sich überlappenden Platten, dem Rostrum mit den beiden angrenzenden Rostrolateralplatten und den beiden Carinolateralplatten, die an der Carina anliegen. Die Öffnung wird durch das Operculum verschlossen. Innerhalb der Balanomorphen besteht dieses aus zwei Hälften, die wiederum jeweils aus zwei Hälften bestehen. Das Tergum liegt in Richtung der Carina und das Scutum, in Richtung des Rostrums. Das Operculum schützt vor Fressfeinden und Wasserverlust bei Trockenlegung im Gezeitenbereich. Das Kalkgehäuse wird häufig zur Artbestimmung herangezogen, so zeigt *Balanus balanus* stark gerippte Platten und spitzwinklige Enden des Tergums. Aber auch die tergoscutalen Häute können der Artunterscheidung dienen, so sind diese zum Beispiel bei *Balanus improvisus* gesprenkelt. Die Basalplatte kann dabei sowohl kalzitisch, als auch membranös sein.

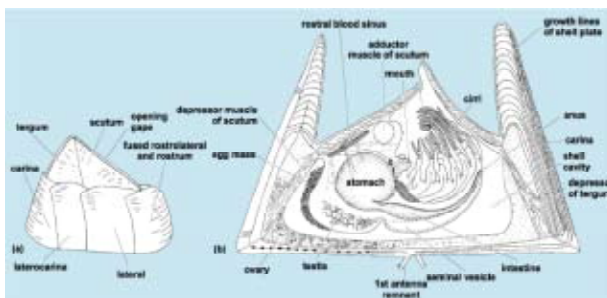


Abb. 0: Abbildung der Anatomie der Balanidae am Beispiel von *Balanus spec.* (ach Ruppert et al., 2003)

Eine Zeichnung zur Verdeutlichung der Anatomie der Balanidae als Beispiel für den Aufbau der sessilen Seepocken befindet sich im Abbildung 0.

Physikalische Faktoren, Substratwahl, Reproduktionszeitpunkt und Fressfeinde führen je nach Anpassung zur unterschiedlichen Besiedlung der Wasserbereiche. Oberhalb der Mittleren Niedrigwasserlinie wirken vorrangig abiotische Faktoren, wie Temperatur- und Salzgehaltsschwankungen, Austrocknung und extreme Wasserbewegungen auf die Organismen ein, unterhalb hauptsächlich Fressfeinde und Konkurrenz (Luther, 1987).

Im Gullmarfjord, Nordsee, findet sich im Eulitoral dominierend *Semibalanus balanoides*, aber auch *Balanus improvisus* ist vertreten. Zu den Tiefenformen zählen *Balanus balanus* und *Verruca stroemia*. Letztere gehört zu den Verrucomorpha, wohingegen die Balanidae zu den Balanomorpha gestellt werden (Hayward &

Ryland, 1995). Diese adulten Vertreter der Seepocken bilden oft dichte Kolonien auf Hartsubstrat im Bereich der Gezeitengewässer.

Bei der Entnahme von Tiefseeproben wurden auf einem einzigen kleinen Stein sowohl *S. balanoides*, als auch *V. stroemia* und *Balanus balanus*, neben *Elminius modestus* in Koexistenz gefunden.

Während die larvale Entwicklung gut untersucht erscheint (Barnes, 1956; Knight-Jones & Waugh, 1949; Jones & Crisp, 1954; Pyefinch 1948), gibt es bisher wenige vergleichende Studien sympatrisch vorkommender Arten bezüglich der funktionellen Morphologie der Cirripedien und des damit verbundenen Nahrungsspektrums. Es wurden drei Vertreter der Balanomorpha und ein Vertreter der Varrucamorpha auf die Aktivität der Cirren und der damit verbundenen Nahrungsaufnahme untersucht, untereinander verglichen und eine funktionelle Interpretation der Struktur vorgenommen.

Material und Methoden

Adulte Individuen der vier Arten wurden im späten September innerhalb des Gullmarfjords gesammelt. *Semibalanus balanoides* und *Balanus improvisus* wurden aus dem Eu- und Supralitoral entnommen. *Balanus balanus* und *Verruca stroemia* stammen aus Tiefseeproben (-41 m), die mit Hilfe einer Dredge zu Tage gefördert wurden. Die Seepocken wurden in Tanks mit entsprechendem Wasserzulauf (Oberflächen- und Tiefenmeerwasser) gehalten.

Bei sämtlichen Arten wurden zunächst Lebendbeobachtungen bezüglich der Bewegungsabläufe des

Filtrierapparates mit Videoaufnahmen (Digitalkamera Fujifilm N705, Fujifilm Corporation; Digitalkamera Sony DSC-W120, Sony Corporation) dokumentiert. Anschließend wurden die Tiere für die vergleichenden Morphologiestudien in Formaldehyd konserviert. Für die Habitusaufnahme wurde ein Binokular (Zeiss West Germany 475022) und für die Dokumentation der Cirren ein Mikroskop (SM-LUX, Ernst Leitz GmbH Wetzlar) verwendet. Zu jeder Art wurden Zeichnungen angefertigt.

Ergebnisse

Bewegungsablauf der Cirripedien

Bei Betrachtung des Bewegungsablaufes von *Semibalanus balanoides* zeigte sich, dass es sich um einen rhythmischen Prozess handelt (Abbildung 1 und Abbildung 2). Dabei werden die beiden Operculumplatten nach lateral geöffnet und die ersten drei Cirripedien werden als verlängerter gewölbter Trichter aufgestellt. Diese Formation wird anschließend wieder in einer halbkreisförmigen Bewegung eingerollt. Dadurch gelangen die ersten 3 Cirripedien

mit den letzten drei Cirripedien in Kontakt. Dabei kommt es zu einer Art Abstreifbewegung, bei der die ersten drei Cirripedien durch die Spaltbeine der letzten drei Cirripedien gezogen werden. Anschließend beginnt die Bewegungssequenz von Neuem.

Dieser Bewegungsablauf kann in seiner Frequenz variieren werden. Dabei kann eine maximale Frequenz von bis zu 2,67 Schlägen pro Sekunde erreicht werden. Bei einer

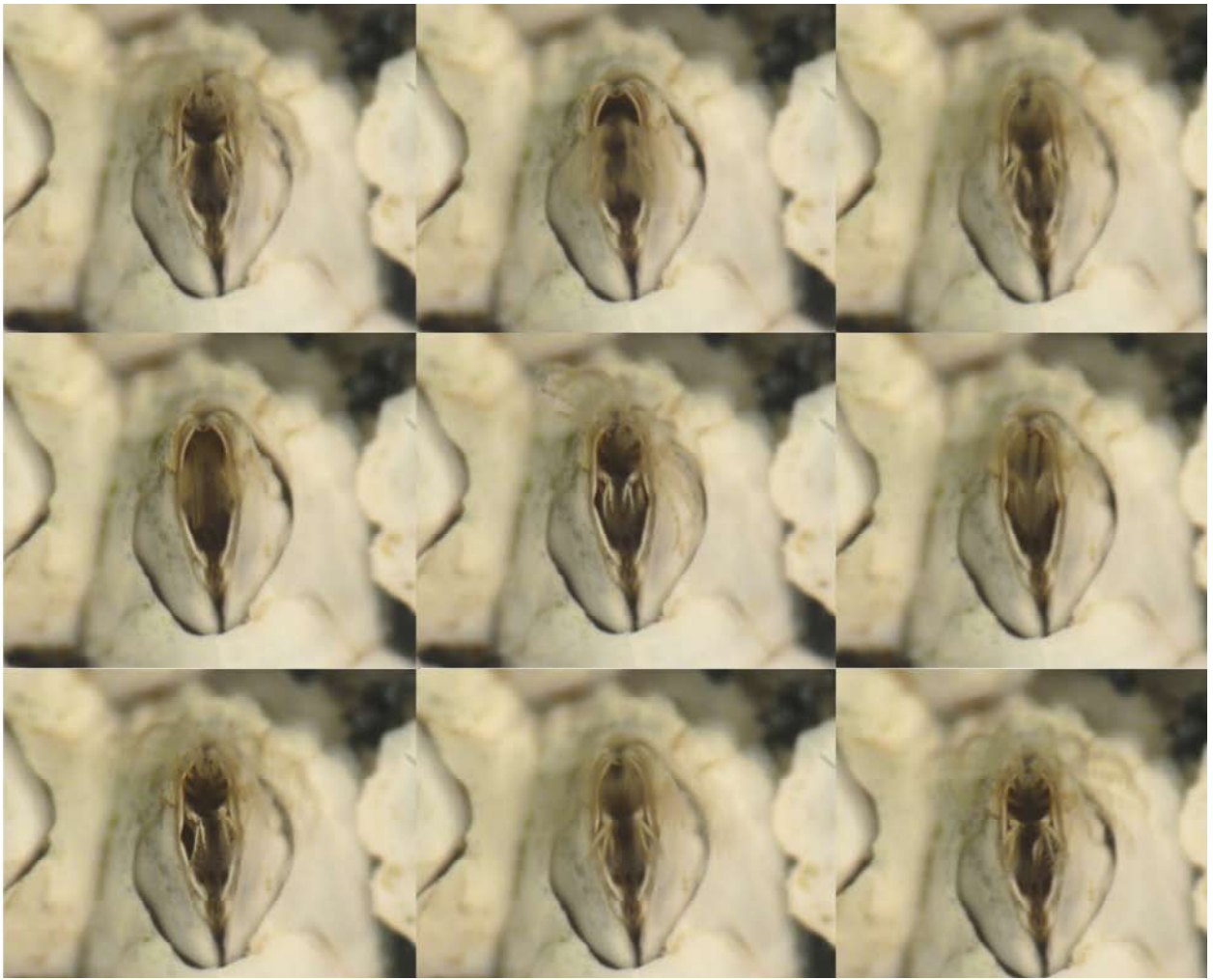


Abb.1

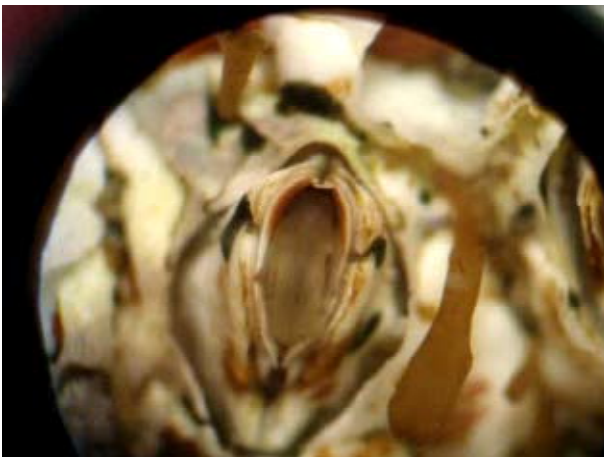


Abb.2



Abb.3

niedrigeren Frequenz konnte zusätzlich eine Drehbewegung um bis zu 80° des Trichters beobachtet werden, bevor dieser zurückgezogen wurde (Abbildung 3).

Dieser Bewegungsablauf der Cirripedien zeigte sich ebenso bei *Balanus balanus* (Abbildung 4 und Abbildung 5) und bei *Balanus improvisus* (Abbildung 6 und Abbildung 7). Bei *Balanus balanus* öffnen sich die Operculum-Platten lateral, wobei die Terga in Richtung Rostrum

geschoben werden und anschließend eine Aufwärtsbewegung vollführen.

Balanus improvisus gleicht in der Öffnung der Opercula *Semibalanus balanoides*.

Verruca stroemia wies einen anderen Bewegungsablauf als den vorher beschriebenen auf (Abbildung 8). Das Operculum öffnet sich seitlich klappenartig, dadurch können die ersten 3 Cirripedien als breiter gewölbter Trichter aufgestellt werden. Im Unterschied zu

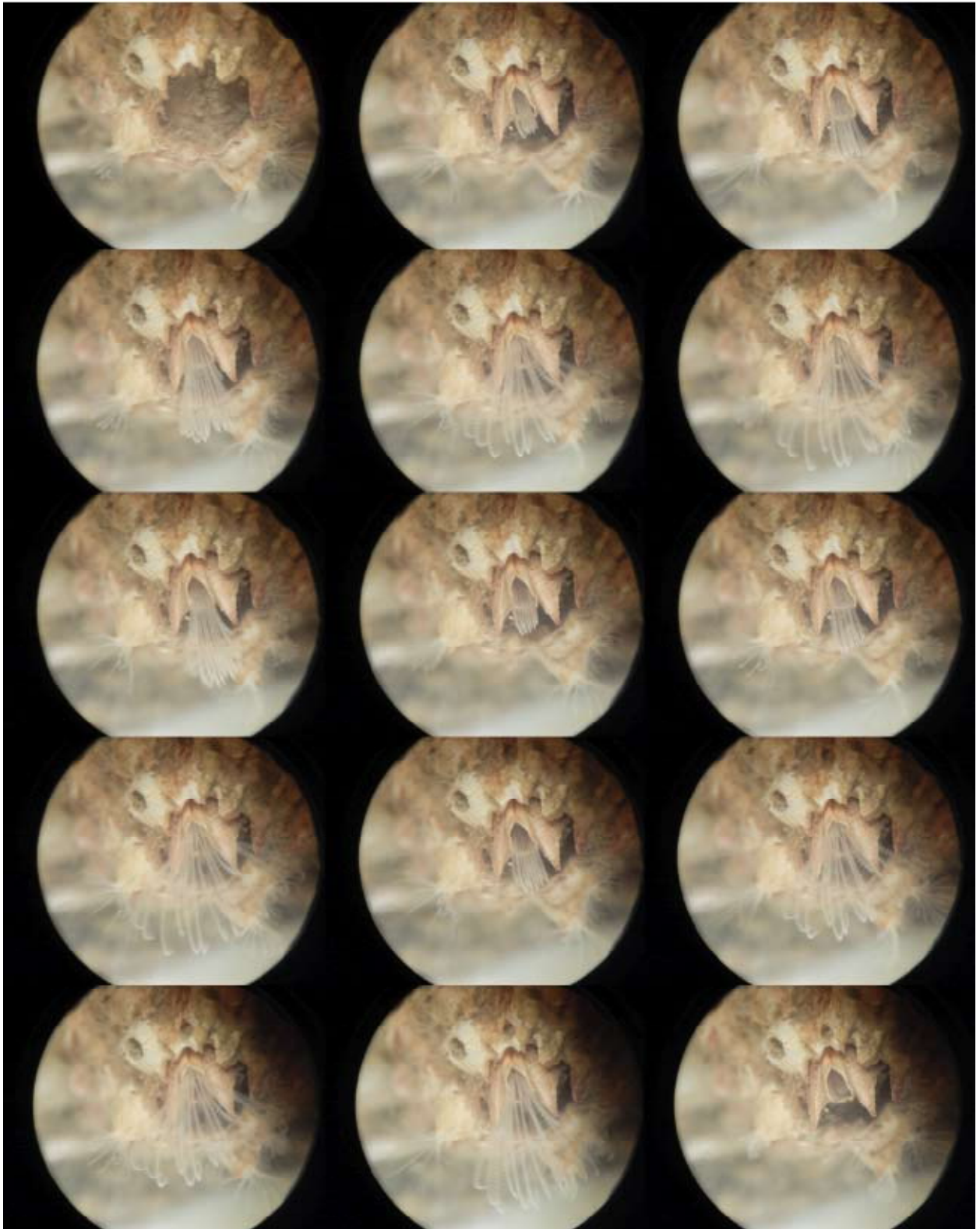


Abb.4

den drei betrachteten Balanomorpha konnten einzelne Cirripedien zu den Cirripedien 4 bis 6 zurückgezogen und von diesen abgestreift werden (Abbildung 9). Bei keinem der vorliegenden Individuen konnte eine derart hohe Frequenz wie bei *Semibalanus balanoides* beobachtet werden. Vielmehr zeigte sich, dass der Trichter im freien Wasser für eine vergleichsweise lange Zeit aufgestellt wurde.

Anschließend wurden die ausgefahrenen Cirripedien zurückgezogen - dabei wurde keine Einrollbewegung wie bei den Balanomorpha beobachtet. Zusätzlich wurde ein Paar Antennen beobachtet, welches mit den Cirripedien ausgefahren wurde und dabei rücklings über das Rostrum geklappt wurde (Abbildung 9 - linkes Tier). Anschließend wurden Antennen und Cirripedien gemeinsam zurückgezogen.



Abb.5



Abb.7

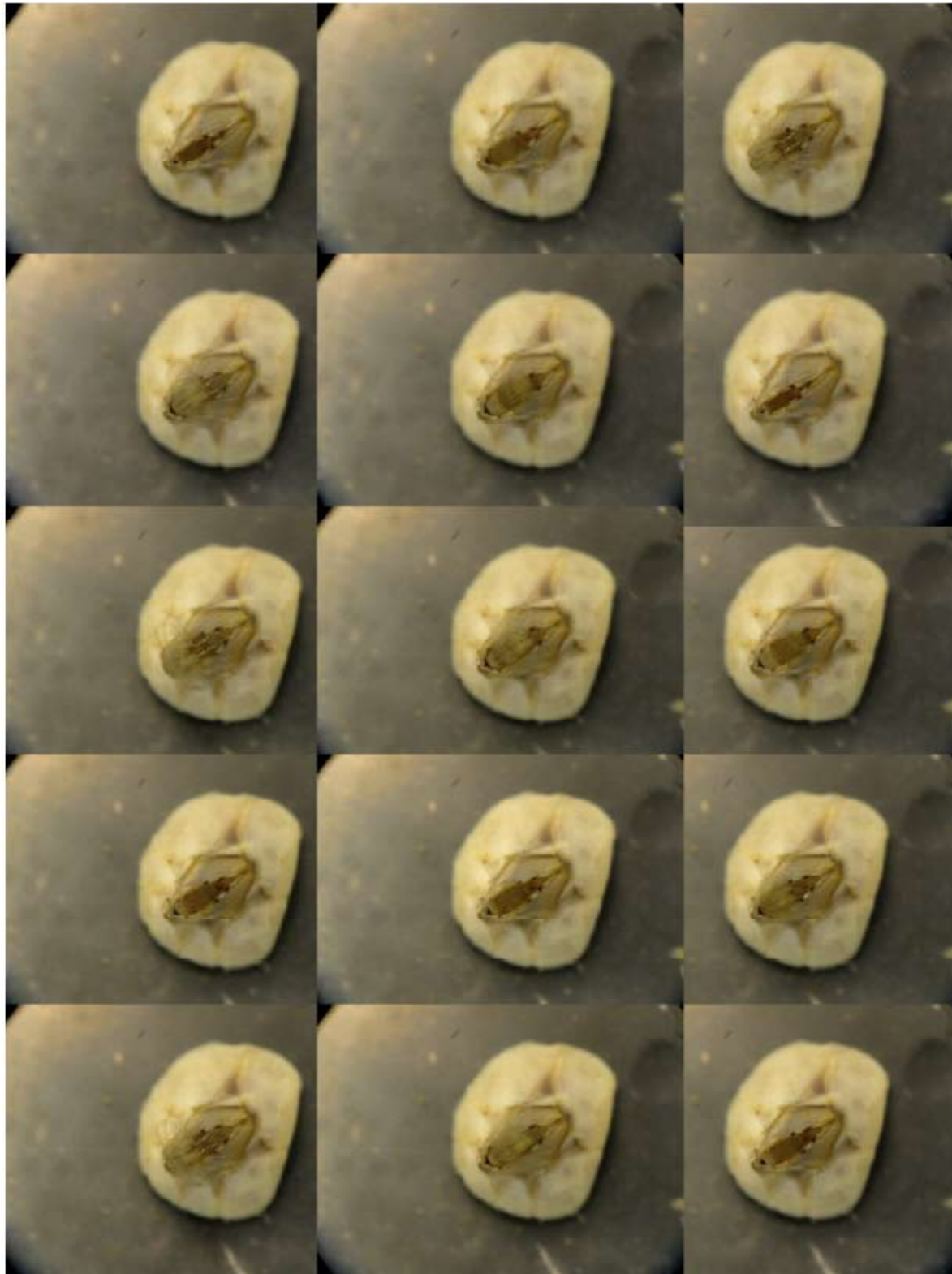


Abb.6



Abb.8



Abb.9

Bei geschlossenen Opercula liegen die drei Balanomorphen mit ihrer dorsalen Seite dem Substrat zugewandt (Abbildung 10 *Semibalanus balanoides*, 11 - *Balanus balanus*, 12 - *Balanus improvisus*), *Verruca stroemia* (Abbildung 13) als einziger Vertreter der Verrucomorpha wurde mit lateraler Lage dem Substrat zugewandt gefunden.

Struktur der Cirripedien

Die ersten drei Cirripedien der vier untersuchten Seepocken weisen oberflächlich keine offensichtlichen Unterschiede auf. Generell handelt es sich um ausgeprägte Spaltbeine bestehend aus Exo- und Endopodit, die auf der Basis aufsitzen, die wiederum der Coxa aufsitzt. Der Exo- und der Endopodit wiesen bei allen Arten eine Behaarung auf. Diese war bei *Semibalanus balanoides* im Vergleich zu den anderen Arten sehr viel stärker ausgeprägt.

Im Vergleich zu den Cirripedien 4 bis 6 sind die Cirripedien 1 bis 3 weitaus schmaler und länger, was sich in der Zahl der Glieder widerspiegelt. Desweiteren ist die Behaarung der ersten 3 Cirripedien weitaus weniger

ausgeprägt und sie sind ungefähr gleich lang. Die letzten 3 Cirripedien werden zunehmend nach caudal kleiner.

Bei dem sechsten Cirrus von *Balanus balanus* (Abbildung 15) und *Verruca stroemia* (Abbildung 17) unterscheiden sich Exo- und Endopodit deutlich in ihrer Länge.

Die beiden letzten Cirripedien von *Semibalanus balanoides* (Abbildung 14) und *Balanus balanus* weisen eine sehr fleischige Gestalt auf und weisen unterschiedliche lange Exo- und Endopoditen auf. Wohingegen *Balanus improvisus* (Abbildung 16) in den letzten drei Cirripedien eine fleischige Gestalt aufweist, Exo- und Endopodit sind gleich lang. *Verruca stroemia* hebt sich durch seine vergleichsweise schmalen und unfleischigen Cirri 4 bis 6 ab. Dennoch weisen auch hier die Cirri 4 bis 6 unterschiedlich lange Exo- und Endopoditen auf.

Die Innenseite sämtlicher Cirripedien, welche bei der Einrollbewegung dem Körper zugewandt ist, weist bei allen untersuchten Tieren eine stärkere Behaarung auf.

Des weiteren zeigt sich, dass jedes Glied der Exo- und Endopoditen innerhalb eines Cirrus das gleiche Muster an Behaarung aufweist.

Eine Zusammenfassung der Zeichnungen sämtlicher Cirripedien jeder untersuchten Art befinden sich in den Abbildungen 14 - *Semibalanus balanoides*, 15 - *Balanus balanus*, 16 - *Balanus improvisus* und 17 - *Verruca stroemia*.

Diskussion

Prinzipiell zeigt sich ein deutlicher Unterschied im Bewegungsablauf und der Struktur der Cirripedien zwischen den untersuchten Balanomorpha und der Verrucomorpha *Verruca stroemia*.

Dabei bilden die ersten drei Cirripedien der Balanomorpha ein kollektives Nahrungsnetz, wohingegen bei *Verruca stroemia* auch einzelne der drei ersten Cirripedien dem Nahrungsfang dienen. Das Nahrungsnetz der Balanomorpha wird dem Mund geschlossen zugeführt; bei *Verruca stroemia* können auch

einzelne Cirripedien dem Mund zugeführt werden, während die übrigen weiterhin ausgestreckt bleiben.

Generell dienen aber, sowohl bei den untersuchten Balanomorpha als auch bei der untersuchten Verrucomorpha, die ersten drei Cirripedien dem Nahrungsfang, Filtrierung und Zuführen der Nahrung in Richtung der Mundöffnung.

Die letzten drei Cirripedien dienen mit ihren dichteren und ausgeprägteren Setae dabei dem Auskämmen der Nahrungspartikel aus den er-

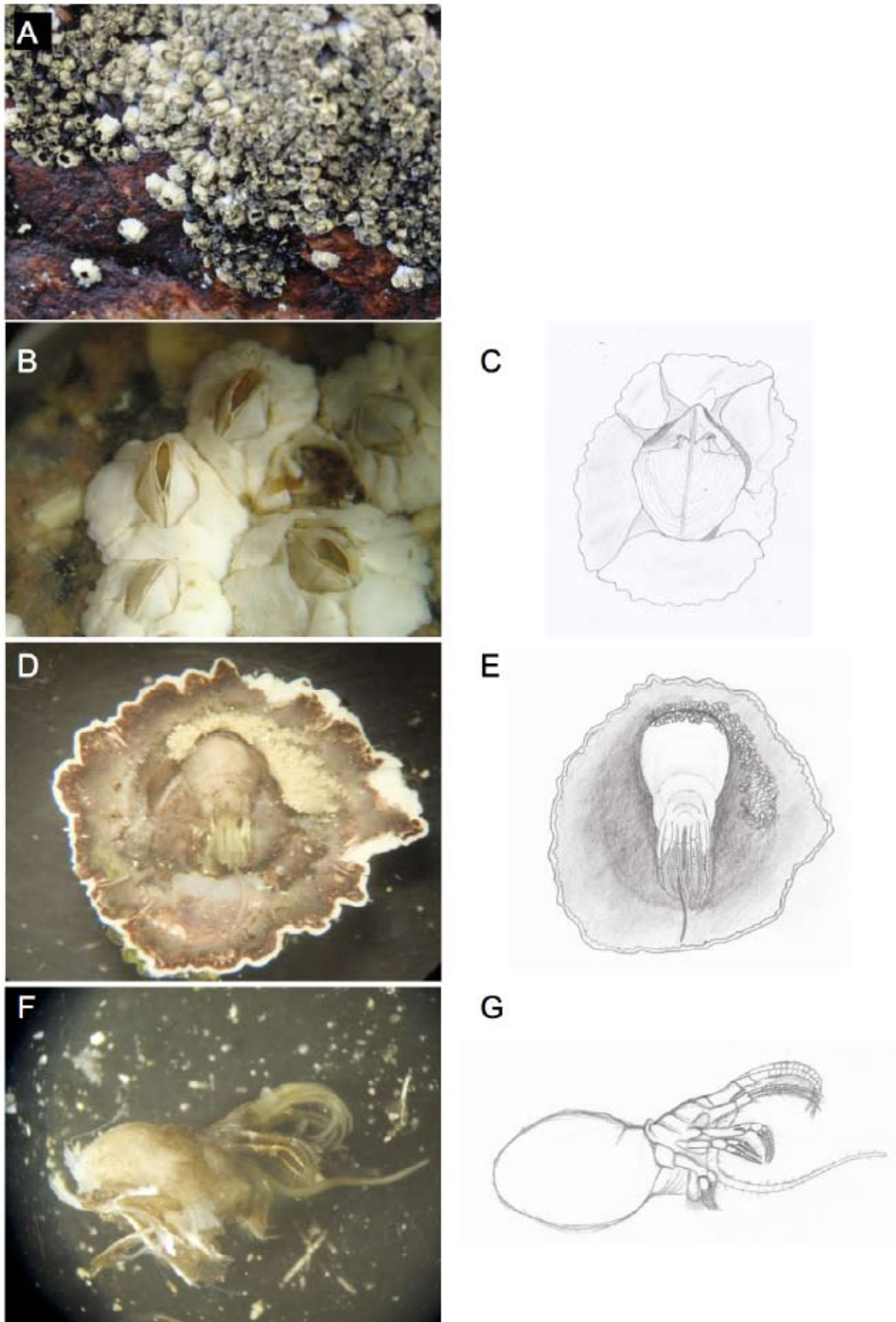


Abbildung A-G: *Semibalanus balanoides*; A - *Semibalanus balanoides* an einem der Fundorte (steile Felswand einer Insel im Gullmarsfjord); B,C - Dorsalansicht; D,E - Ventralansicht; F,G - Lateralansicht des freipräparierten Tieres

Abb.10

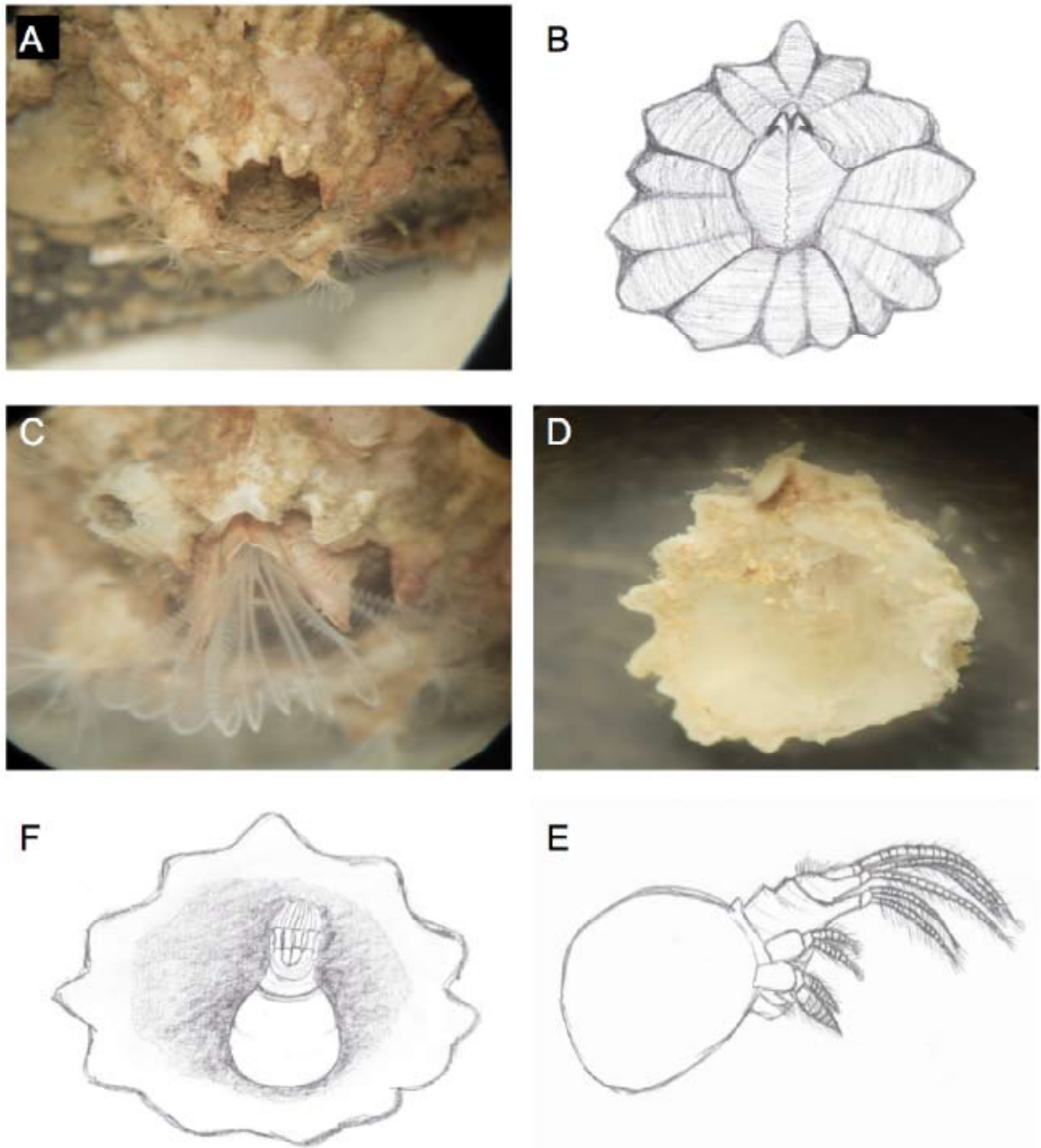


Abbildung A-D: *Balanus balanus*; A - *Balanus balanus* gesamt; B - Zeichnung der Aufsicht; C - Tier streckt sich aus dem Gehäuse - schnabelförmiges Tergum wird deutlich; D - Schalenansicht von ventral; E - Zeichnung der Schalenansicht von ventral mit enthaltenem Tier; F - Lateralansicht des herauspräparierten Tieres

Abb.11

sten drei Cirripedien und der schlussendlichen Nahrungszufuhr in die Mundöffnung.

Im Rahmen dieser Arbeit war es nicht möglich, den Mageninhalt der Tiere zu untersuchen, weshalb wir uns hierfür auf Ergebnisse einer früheren vergleichenden Studie von Anderson (1981), berufen.

In diesem Artikel wird als Nahrungsspektrum

von *Semibalanus balanoides* Naupliuslarven und anderes Zooplankton, sowie zahlreiche Diatomeen und anderes Mikroplankton beschrieben.

Für *Elminius modestus* (Balanomorpha), welche einmalig auf selbigem Substrat wie die übrigen Seepocken gefunden wurde, aber aufgrund zu geringer Größe nicht präpariert

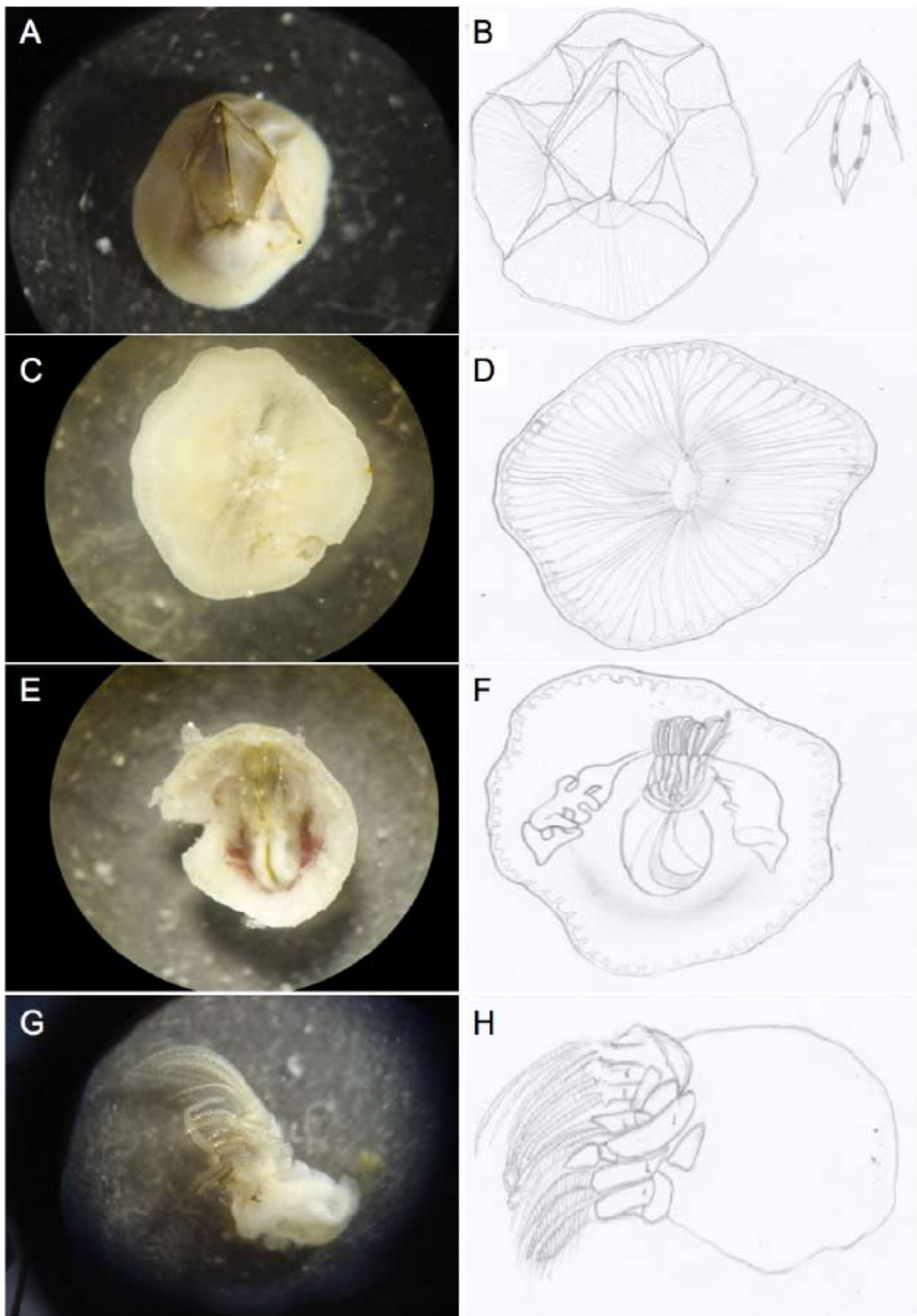


Abbildung A-H: *Balanus improvisus*; A,B - Dorsalansicht; C,D - Ventralansicht mit kalzitischer Platte; E,F - Ventralansicht mit entfernter kalzitischer Platte; G,H - Lateralansicht des freipräparierten Tieres

Abb.12

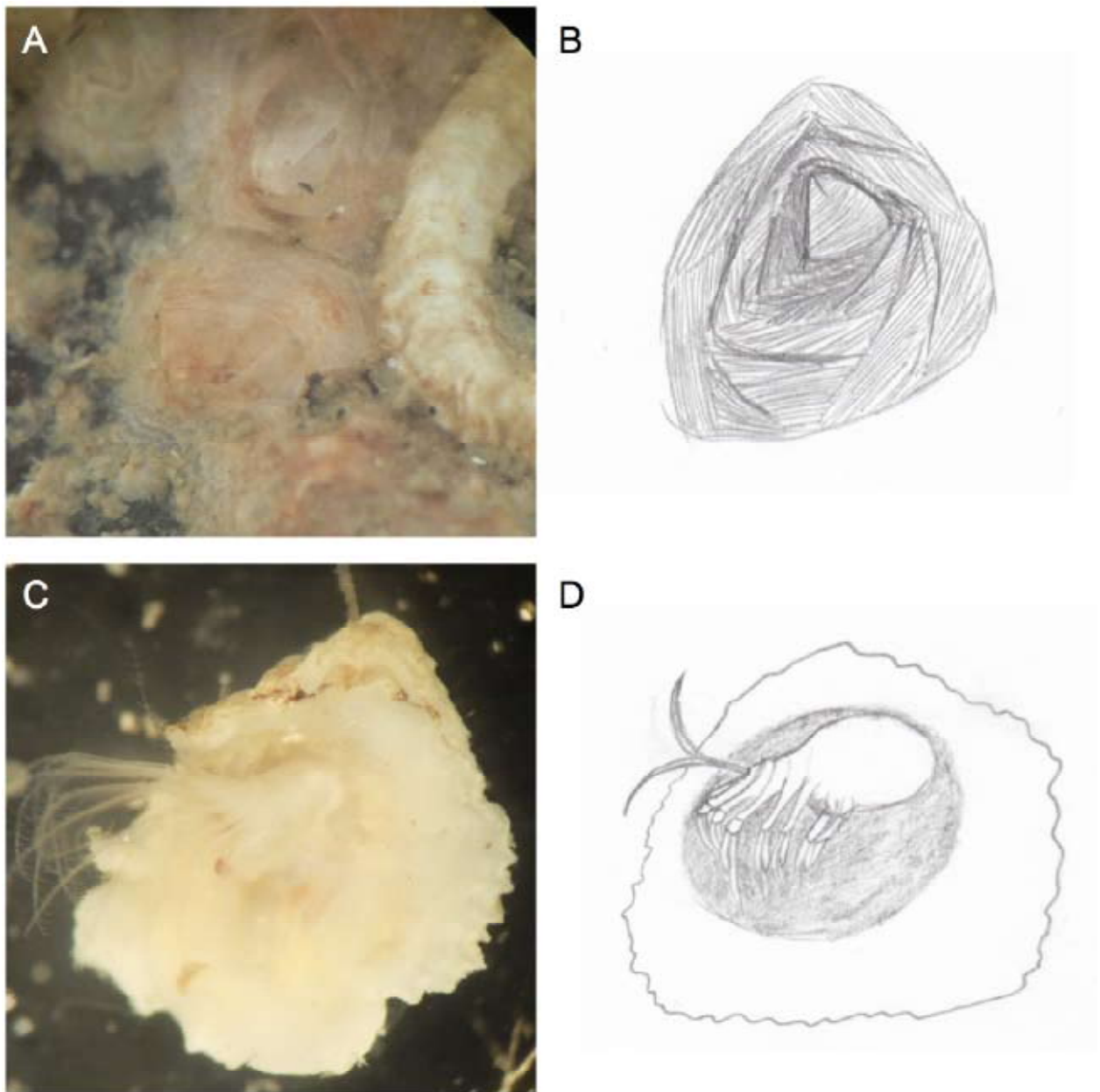


Abb.13

Abbildung A-D: *Verruca stroemi*; A,B - Dorsalansicht C,D - Ventralansicht

werden konnte, beschränken sich im Gegensatz zu *Semibalanus balanoides* auf größere Partikel.

Balanus balanoides wird als planktivorer Organismus beschrieben; für *Balanus improvisus* waren keine Daten verfügbar.

Verruca stroemias aufgenommene Nahrung wird hauptsächlich von lebendem Zooplankton gebildet, aber auch kleinere Partikel werden aufgenommen.

Dies zeigt, dass alle sympatrisch vorkommenden untersuchten Seepocken mehr oder weniger dieselbe Nahrung konsumieren und es dadurch zu einer Konkurrenz um eben diese Nahrung kommen müsste. Zudem nutzen die

Balanomorpha auch mehr oder weniger denselben Fangmechanismus, was auch zu einer Konkurrenz führen dürfte.

Eventuell sorgen feinstrukturelle Unterschiede der Oberflächenstrukturen der Cirripedia beziehungsweise der Setae für bisher unbekannte Unterschiede des konsumierten Planktons. Dies konnte im Rahmen dieser Arbeit auch nicht geklärt werden, weshalb für die Zukunft noch weitere Untersuchungen der Setae der Cirripeden notwendig sind, um einen detaillierteren Abschluss über die Funktion zu erhalten.

Betrachtet man die Fundorte der untersuchten Tiere werden in der Gezeitenzone nahezu aus-

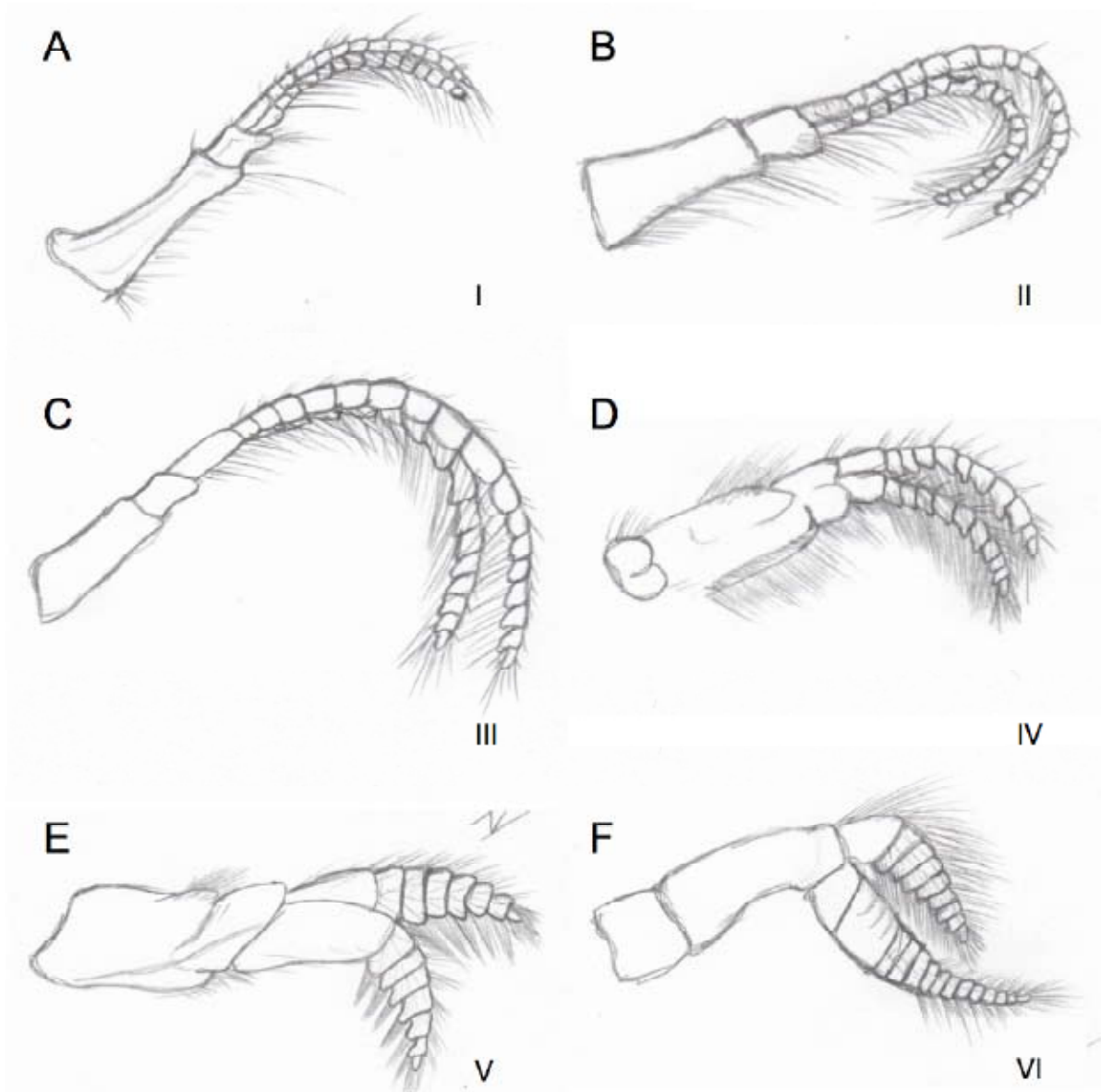


Abb.14

Abbildung A-F: Extremitäten von *Semibalanus balanoides*; A - erste Extremität; B - zweite Extremität; C - dritte Extremität; D - vierte Extremität; E - fünfte Extremität; F - sechste

schließlich *Semibalanus balanoides* gefunden, mit vereinzeltem Vorkommen von *Balanus improvisus*, während die Tiefseeproben zeigten, dass *Semibalanus balanoides* auch hier überlebensfähig ist, aber nicht dominierend. Somit steht *Semibalanus balanoides* in Konkurrenz mit den übrigen untersuchten Balanomorpha und Verrucomorpha, unterliegt ihnen aber.

Zusammenfassend zeigt sich, dass unterschiedliche Filtriermechanismen nicht als einzige Begründung für das sympatrische Vorkommen der vier untersuchten Seepocken-

arten dienen können. Die Struktur und der Bau der Cirripeden und die darausfolgende unterschiedliche Nahrungsaufnahme, die verschiedenen Tiefenzonen mit ihren spezifischen physikalischen, chemischen und biologischen Eigenschaften, welche als Lebensraum dienen, und die verschiedenen Larvalstadien und deren Biologie sind Ansätze für Erklärungen der Koexistenz von *Semibalanus balanoides*, *Balanus balanus*, *Balanus improvisus* und *Verruca stroemia* - dem sollte in zukünftigen Studien intensiver nachgegangen werden.

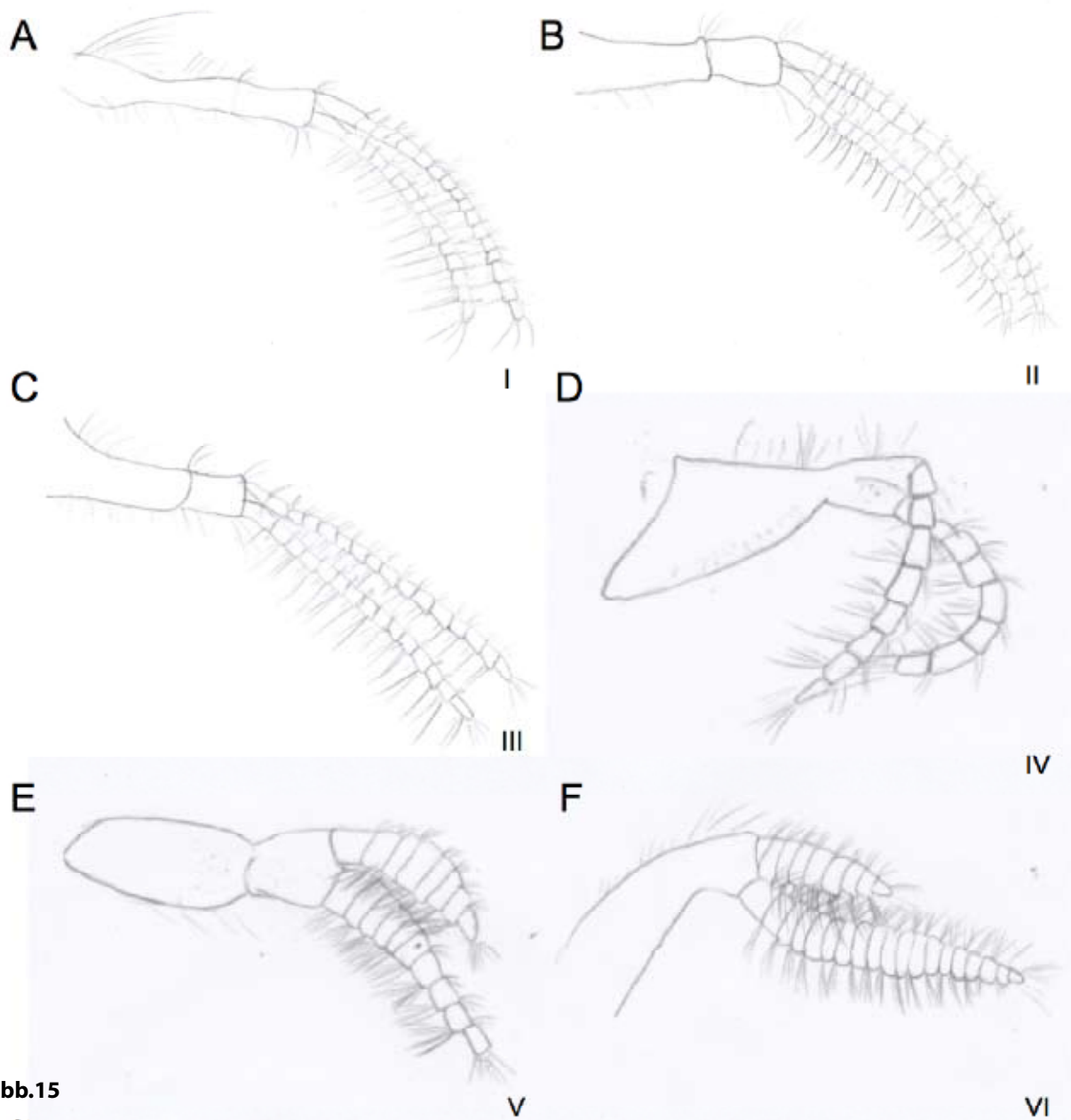


Abb.15

Abbildung 15: Extremitäten von *Balanus balanoides*, A - erste Extremität, B - zweite Extremität; C - dritte Extremität; D - vierte Extremität; E - fünfte Extremität; F - sechste Extremität

Literatur

Anderson, D.T. (1980): Cirral Activity and Feeding in the Verrucomorph Barnacles *Verruca recta* Aurivillius and *V. stroemia* (O. F. Müller) (Cirripedia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 60: 349-366

Anderson, D.T. (1981): Cirral Activity and Feeding in the Barnacle *Balanus perforatus* Bruguiere (Balanidae), with comments on the Evolution of Feeding mechanisms in Thoracican Cirripeds. *Philosophical Transactions of The Royal Society, Biological Sciences*

Barnes, H. (1956): *Balanus balanoides* (L.) in the Firth of Clyde: The Development and Annual Variation of the Larval Population, and the Causative Factors. *Journal of Animal Ecology*. 25 (1): 72-84

Darwin, C. (1854): *A Monograph on the Sub-class Cirripedia with Figures of all the species Printed*

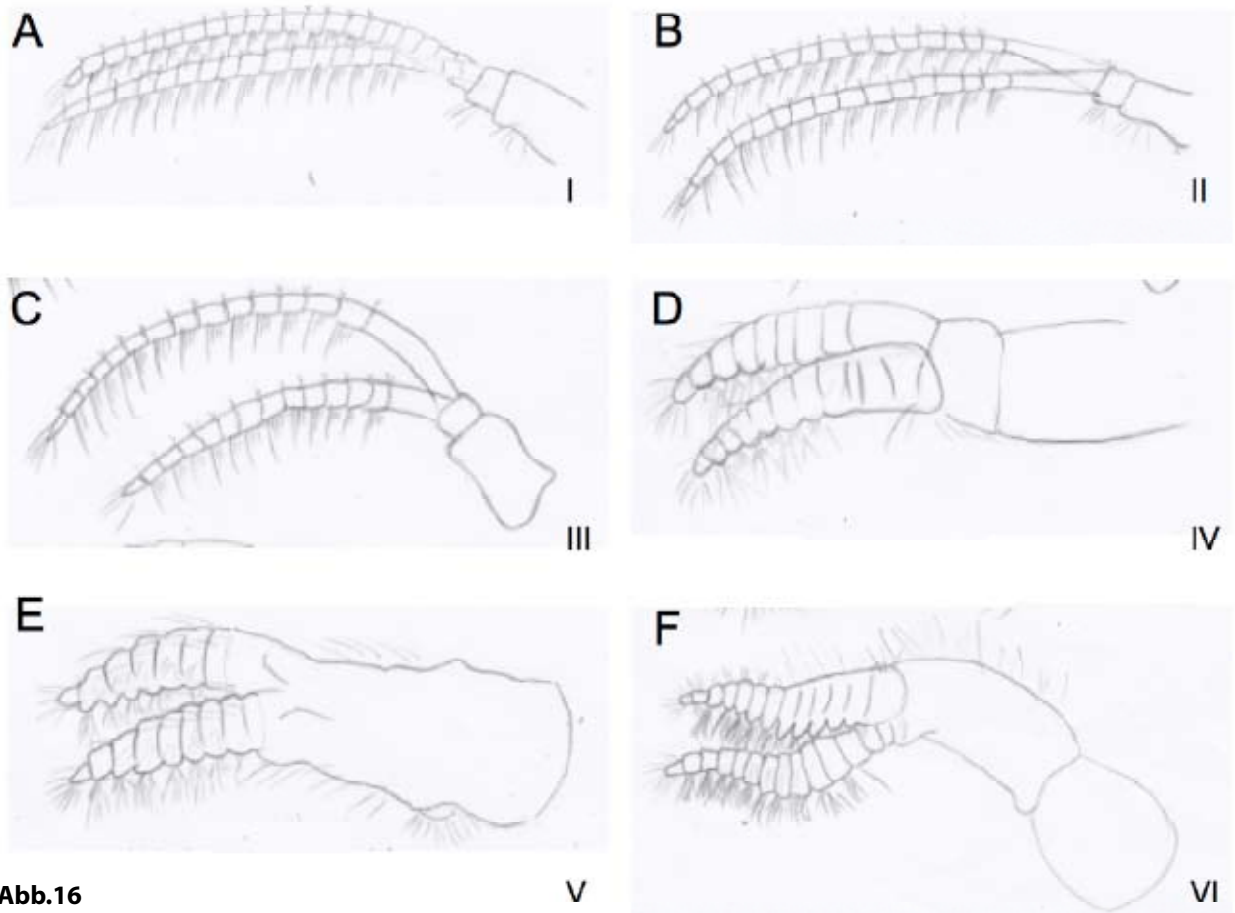


Abb.16

V

VI

Abbildung A - F: Extremitäten von *Balanus improvisus*; A - erste Extremität; B - zweite Extremität; C - dritte Extremität; D - vierte Extremität; E - fünfte Extremität; F - sechste Extremität

for the Ray Society MDCCCLIV

Hayward, P.J. & Ryland, J.S. (1995): Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe. Oxford: Oxford University Press

Jones, L. W. G.M; Crisp, D. J. (1954): The larval stages of the Barnacle *Balanus improvisus* Darwin. Proceedings of the Zoological Society of London. 123: 765–780

Knight-Jones, E. W.; Waugh, G. D. (1949): On the Larval Development of *Elminius Modestus* Darwin. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 28 (2): 413-428

Luther, G. (1987): Seepocken der deutschen Küstengewässer. Hamburg: Helgoländer Meeresuntersuchungen 41, 1-43

Love, A. C. (2002): Darwin and Cirripedia Prior to 1846: Exploring the Origins of the Barnacle Research. Journal of the History of Biology. 35 (2): 251-289

Pyefinch, K. A. (1948): Notes on the biology of cirripeds. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 27: 464-503

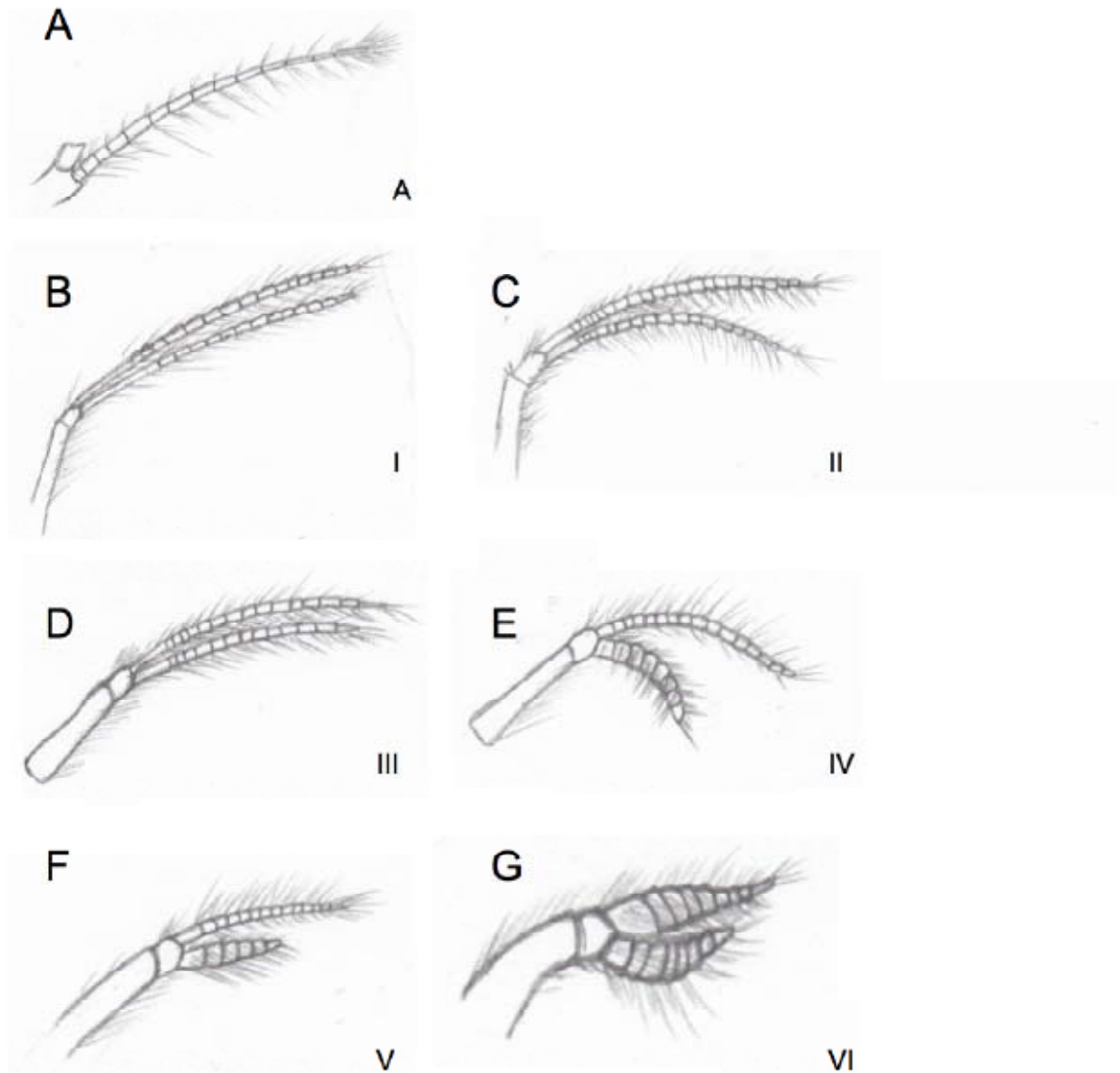


Abbildung A - G: Extremitäten von *Verruca stroemi*; A - Antenne (A); B - erste Extremität; C - zweite Extremität; D - dritte Extremität; E - vierte Extremität; F - fünfte Extremität; G - sechste Extremität

Abb.17

Ruppert, E.R. (2003) et al, Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach, 7th ed., Brooks Cole