

B. 49405.

57005

D20



Die Ökologie der Ascidie

Styela coriacea ALDER u. HANCOCK 1848

in der Kieler Bucht (westl. Ostsee)

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der  
Hohen Philosophischen Fakultät  
der  
Christian-Albrechts-Universität  
zu Kiel

Vorgelegt von  
Manfred Diehl  
aus Hannover

Kiel 1955

1. Berichterstatter: Prof. Dr. C. Schlieper

2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Krey

Tag der mündlichen Prüfung: 14. 1. 56

Zum Druck genehmigt

Kiel, den 14. 1. 56

gez. Sprockhoff

Dekan

Meinen lieben Eltern

(Aus dem Institut für Meereskunde der Universität Kiel)

Die Ökologie der Ascidie Styela coriacea ALDER u. HANCOCK 1848

in der Kieler Bucht (westl. Ostsee)

von  
Manfred Diehl

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung.....	1
II. Fangmethodik.....	3
III. Die Ascidie als Einzelorganismus.....	5
a) Artbestimmung und systematische Stellung.....	5
b) Äußere Erscheinungsform.....	8
IV. Die Ascidie in ihrem Lebensraum.....	11
a) Biotop.....	11
b) Begleitfauna.....	12
c) Nahrung.....	12
d) Physikalische und chemische Eigenschaften des Wassers der Hauptfundstelle.....	14
e) Faktorenanalyse.....	15
V. Fortpflanzung.....	18
a) Untersuchungsmethodik.....	18
b) Allgemeine Histologie der Gonaden.....	19
c) Dynamische Histologie der Gonaden.....	29
d) Zusammenfassung der Ergebnisse und Schlußfolgerungen.....	33
VI. Wachstum.....	35
a) Meßmethodik.....	35
b) Die jahreszeitliche Verteilung einzelner Größenklassen.....	36
c) Generationenfolge.....	43
d) Altersbestimmung.....	46
VII. Resistenz.....	47
a) Versuche über die osmotische Resistenz.....	47
b) Versuche über die thermische Resistenz.....	49
c) Allgemeine Ergebnisse.....	52
VIII. Verbreitung.....	54
IX. Engere Beziehungen zu anderen Organismen.....	59
a) Epibionten.....	59
b) Die Muschel <u>Musculus marmoratus</u> als Kommensale.....	59
c) Die Raubschnecke <u>Velutina velutina</u> als Feind und Brutparasit.....	60
X. Zusammenfassung.....	77
XI. Literaturverzeichnis.....	78

## I. Einleitung

Styela coriacea ALDER u. HANCOCK 1848 ist eine solitäre Ascidie aus der Familie der Styeliden. Wie alle Tunikaten kommt sie ausschließlich im marinen Bereich vor, und zwar im nördlichen Atlantik, im Nordpolarmeer und in der Nordsee bis in die westliche Ostsee (vergl. VIII). Die bisherigen Bearbeiter beschäftigten sich lediglich mit der Artabgrenzung oder der Zusammenstellung von Funddaten (MICHAELSEN 1911, HUNTSMAN 1933, ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE 1922, HARTMEYER 1923, VAN NAME 1945). Eine ausführliche Darstellung der Biologie einer Ascidie im Brackwasser fehlt bislang völlig. Als Beitrag zur Kenntnis einer im Brackwasser der westlichen Ostsee häufigen Ascidiengattung behandelt deshalb die vorliegende Arbeit in monographischer Form die Ökologie der Ascidie Styela coriacea ALDER u. HANCOCK 1848 in der Kieler Bucht (westl. Ostsee).

Die Untersuchung wurde 1954/55 als Dissertation auf Anregung und unter Beratung von Herrn Prof. Dr. C.Schlieper durchgeführt, dem ich an dieser Stelle für seine Unterstützung recht herzlich danken möchte. Herrn Prof. Dr. G.Wüst, Direktor des Instituts für Meereskunde, danke ich für die Gewährung der Arbeitsmöglichkeit auf dem Forschungskutter "Südfall". Dessen Besatzung unter Herrn Kapitän H.Ohl sowie der Mechaniker und Hausmeister Herr S.Bölcke haben am Zustandekommen meiner Arbeit entscheidenden Anteil. Weiterhin sei allen übrigen Institutsangehörigen, vor allem Herrn Prof. Dr. C.Hoffmann, für ihr stets freundliches Entgegenkommen gedankt.

Außerdem bin ich Herrn Prof. Dr. W.Bargmann, Direktor des anatomischen Institutes, und seiner Assistentin Frl. K.Jakob für die Benutzungsmöglichkeit wertvoller Arbeitsgeräte und hilfreiche Unterstützung dabei zu besonderem Dank verpflichtet.

## II. Fangmethodik

=====

Alle für die Untersuchungen erforderlichen Tiere wurden beschafft auf Fahrten mit F.K. "Südfall", dem Forschungskutter des Instituts für Meereskunde der Universität Kiel, oder mit M.S. "Neptun", einem Fahrzeug der Wasserschutzpolizei Kiel.

Das nächstgelegene dichte Vorkommen und damit der Hauptuntersuchungsort war der Abhang des "Strander Grasberges" in der Kieler Außenförde (12 m Wassertiefe, westl. Tonne Kiel C). Außerdem wurden Tiere von anderen Fundorten (von Flensburg bis Fehmarn) untersucht. Mit Hilfe des Echographen konnten die Tiefenlagen aller Fangstellen genau festgestellt und wieder aufgesucht werden.

Die Ascidien wurden zusammen mit ihrem Haftsubstrat vom Meeresboden gedredgt. Hierzu wurde eine Dredge benutzt, die aus einem mit groben kammartigen Zinken besetzten Eisenrahmen (42 cm x 42 cm x 42 cm) bestand, an dem ein trichterförmig zulaufendes Schleppnetz hing (Länge 65 cm, Maschenweite 1 cm). Diese Dredge wurde an einem ca. 50 m langen Tau von dem treibenden oder langsam fahrenden Schiff gezogen. Da sie von drei an den Eckpunkten rechtwinklig abstehenden Eisenstäben gestützt wird, gleitet eine Seite des Eisendreiecks über den Grund. Indem die vorgreifenden Zinken etwas in das Sediment eindringen, werden alle für Ascidien geeigneten Hartkörper mitgenommen. Nach dem Einholen wurde der Fang zunächst in der Dredge und anschließend auf

## II. Fangmethodik

=====

Alle für die Untersuchungen erforderlichen Tiere wurden beschafft auf Fahrten mit F.K. "Südfall", dem Forschungskutter des Instituts für Meereskunde der Universität Kiel, oder mit M.S. "Neptun", einem Fahrzeug der Wasserschutzpolizei Kiel.

Das nächstgelegene dichte Vorkommen und damit der Hauptuntersuchungsort war der Abhang des "Strander Grasberges" in der Kieler Außenförde (12 m Wassertiefe, westl. Tonne Kiel C). Außerdem wurden Tiere von anderen Fundorten (von Flensburg bis Fehmarn) untersucht. Mit Hilfe des Echographen konnten die Tiefenlagen aller Fangstellen genau festgestellt und wieder aufgesucht werden.

Die Ascidien wurden zusammen mit ihrem Haftsubstrat vom Meeresboden gedredgt. Hierzu wurde eine Dredge benutzt, die aus einem mit groben kammartigen Zinken besetzten Eisenrahmen (42 cm x 42 cm x 42 cm) bestand, an dem ein trichterförmig zulaufendes Schleppnetz hing (Länge 65 cm, Maschenweite 1 cm). Diese Dredge wurde an einem ca. 50 m langen Tau von dem treibenden oder langsam fahrenden Schiff gezogen. Da sie von drei an den Eckpunkten rechtwinklig abstehenden Eisenstäben gestützt wird, gleitet eine Seite des Eisendreiecks über den Grund. Indem die vorgreifenden Zinken etwas in das Sediment eindringen, werden alle für Ascidien geeigneten Hartkörper mitgenommen. Nach dem Einholen wurde der Fang zunächst in der Dredge und anschließend auf



Sieben durchgespült und dadurch von Sand und Schlück befreit. Die Ascidien wurden dann mit ihrem jeweiligen Haftsubstrat in mit Oberflächenwasser gefüllte Gläser und Eimer gesetzt. Auf jeder Fahrt wurden etwa zehn ausgewachsene Styela coriacea histologisch fixiert, alle anderen noch am gleichen Tage in die Versuchsbecken im Instituts Keller überführt.

MILLAR (1952/53) erlangte Ascidien (Ciona intestinalis, Ascidella aspersa, Diplosoma listerianum, Botryllus schlosseri) für seine Wachstumsuntersuchungen durch Abkratzen von Dockpfählen. Da er immer wieder nur dieselben Stellen erreichen konnte, rottete er m.E. die Populationen langsam aus, so daß die Werte für die mittlere Größe der älteren Stadien allmählich abnehmen mußten. Die Dredge nahm zwar bei der regelmäßigen Fangserie auch viele günstige Haftsubstrate fort. Weil sich aber ihr Weg über den Boden vorher nie genau festlegen ließ, lieferten diese Fänge richtigere Durchschnittswerte.

Ganz bewußt wurde eine quantitative Erfassung der Ascidienbesiedlung mit dem Bodengreifer unterlassen. Die zur Verfügung stehende Type ergreift 0,1 qm. Zur Berechnung der Siedlungsdichte kleiner Tiere, insbesondere der im Sediment lebenden Mikroorganismen, hat sich diese Methode seit langem bewährt. Sie ist aber ungeeignet für derart große Objekte, wie die Muschelschalen und Steine, auf denen die untersuchten Ascidien wachsen, ganz abgesehen von den technischen Schwierigkeiten auf steinigem Grunde. Die Umrechnung auf eine größere Flächeneinheit würde den Fehler nur vermehren und somit ein falsches Bild von der Ascidienbesiedlung liefern.

### III. Die Ascidie als Einzelorganismus

#### a) Artbestimmung und systematische Stellung

Infolge der Variabilität der äußeren Erscheinungs- und Wuchsform (HUUS u.a.) und des Mangels von Skelettsubstanzen herrscht bei der Abgrenzung der Ascidien-Arten und der Aufklärung ihrer phylogenetischen Beziehungen untereinander vielfach noch Unklarheit. Zur sicheren Artkennzeichnung müssen besonders die Beschaffenheit des Darmtraktes und der Gonaden herangezogen werden.

Bei der von mir untersuchten Ascidie sind die Siphonenträger vierfach eingekerbt. Im Kiemenkorb laufen jederseits vier Falten parallel zum Endostyl. Der Magen ist vom Oesophagus und vom Enddarm deutlich abgesetzt und liegt der Anwachsebene auf (s. Abb. 1). Die Innenwände beider Körperseiten tragen je eine weibliche und männliche Gonade, deren Endabschnitt mit Ovidukt und Vas deferens scharf aufwärts gegen die Atrialöffnung geknickt ist. Die Hodendivertikel umgeben das Ovar apikal und hauptsächlich basal, beide sind aber deutlich voneinander getrennt, also nicht zu einer "Zwitterdrüse" vereinigt (s. Abb. 1).

Nach allen diesen Merkmalen erweist sich die bearbeitete Art eindeutig als Styela coriacea ALDER u. HANCOCK 1848, Familie Styelidae, wie sie von HARTMEYER (1923), HUUS (1933), VAN NAME (1945) und BERRILL (1950) genau gekennzeichnet worden ist. Synonyme oder Fehlbestimmungen für das gleiche Untersuchungsgebiet sind m.E. Thethyum Loveni (MICHAELSEN 1911), Styela loveni (ÄRNBÄCK-

CHRISTIE-LINDE 1922), Dendrodoa robusta (SCHLIEPER 1927) und Dendrodoa rustica (REMANE 1940). In keinem Falle wurde ein Exemplar mit einem Dorn zwischen den Siphonen und einem gebogenen Magen gefunden, welches für die nächstverwandte Art Styela rustica L. charakteristisch wäre. Eine Verwechslung mit der Gattung Dendrodoa ist nur nach äußeren, nicht nach anatomischen Merkmalen möglich.

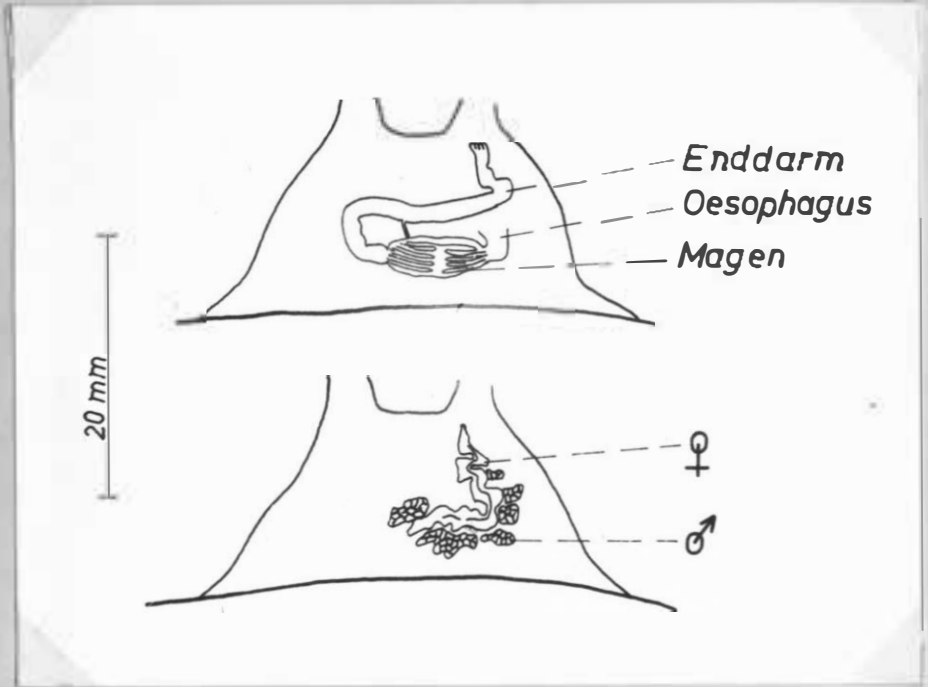


Abb. 1. Styela coriacea, schematische Längsschnitte.  
Lage und Form des Darmtraktes und der rechten  
Gonaden, beide von links gesehen.

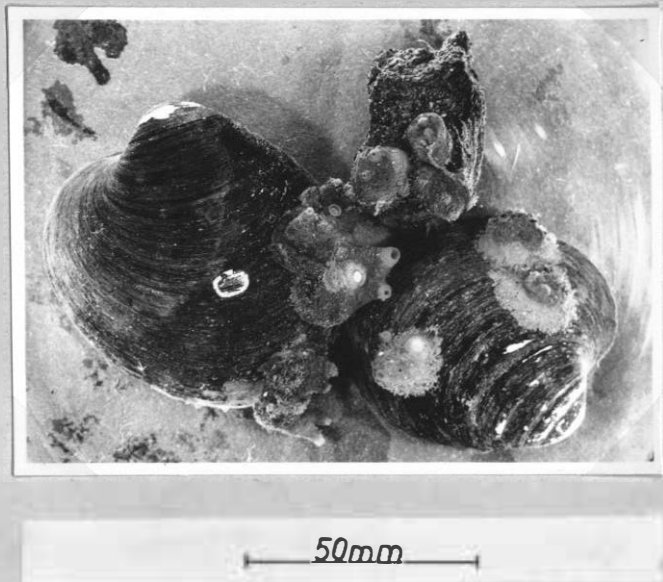
b) Äußere Erscheinungsform

Die Wachstumsform von Styela coriacea kann recht veränderlich sein, baso-apikal abgeflacht oder höher aufgerichtet. Der Mantel ist oft mit kleinen Hartkörpern, meist Sandkörnern, inkrustiert. Das Klebsekret zum Festhalten dieser Fremdkörper und Festhaften auf dem Substrat liefern drüsige Elemente, die in der basalen Testa (= Tunicin-Mantel) besonders dicht enthalten sind. Der Mantel ist undurchsichtig und elastisch zäh, so daß der Artnamen (coriacea = lederartig) gut zutrifft. Seine Farbe wechselt von Rotbraun bis Braunschwarz. Das leuchtende Rot der meist vierlappigen Siphonentränder erscheint von dem dunkleren Ascidienkörper lebhaft abgesetzt.

Bei der flachen Wachstumsform erstreckt sich der Mantel ein wenig seitlich über das Substrat (s. Abb.2, drei Tiere auf der rechts liegenden Muschelschale). Die hohen Tiere hingegen besitzen keine basale Ausdehnung der Testa (s. Abb.2, links). In der Kieler Förde kommen beide Formen vor, auf großen Steinen nur flache und in Höhlungen von Schlackensteinen nur hohe Tiere. Auf Muschelschalen und kleinen Steinen wachsen öfter beide Typen nebeneinander.

Aus der durch Verfärbung und Bewuchs rekonstruierbaren Lage der Hartkörper auf dem Meeresboden muß geschlossen werden, daß sich die Siphonen der darauf sitzenden Ascidien immer nach oben öffnen. Wahrscheinlich bestimmt das Licht die Wachstumsrichtung von

Styela coriacea, ähnlich wie es für Ciona intestinalis von MILLAR (1953) nachgewiesen ist. Manchmal wächst Styela coriacea auch bogig gekrümmt. In diesen Fällen wurde vermutlich durch die Turbulenz des Wassers eine Lageveränderung des Substrates hervorgerufen, worauf dann von der Ascidie eine andere Wachstumsrichtung eingeschlagen wurde.



Abbs. 2. Styela coriacea auf typischen Haftsubstrat, wie Muschelschalen und Schlackensteinen. Die drei Exemplare auf der rechten Cyprina-Schale in flacher, alle anderen in hoher Wuchsform. Außerdem einige Brutkokons der Bohrschnecke Velutina velutina an den Ascidien.

#### IV. Die Ascidie in ihrem Lebensraum

=====

##### a) Biotop

Am Hauptuntersuchungsort ist durch die Wasserbewegung eine dichte Ansammlung von Hartkörpern zusammengetragen. Auf dem gelbgrauen, leicht schlammigen Sande liegen Steine, Schlackensstücke und besonders Schalenhälften abgestorbener Muscheln, am häufigsten von Cyprina islandica, Astarte borealis und Astarte elliptica, seltener von Mya arenaria, Mya truncata und Mytilus edulis. Alle Festkörper dieser Tiefenstufe sind fast regelmäßig mit Styela coriacea bewachsen. Unterhalb dieser Zone wird das Sediment dunkler. In dem schwefelwasserstofferzeugenden blauschwarzen Schlamm unterhalb 14 m Tiefe fehlen Makroorganismen gänzlich. Oberhalb des Muschelschalensstreifens in 12 m Tiefe wachsen die Rotalgen Phyllophora Brodiaei und Ahnfeltia plicata, auf deren Haftsubstrat Styela coriacea nur noch selten erscheint. Ganz vereinzelt und nur in kümmerlichen Formen sitzt Styela coriacea in den Rhizoiden des oberhalb 11 m Tiefe häufigen Zuckertanges Laminaria saccharina. Gewöhnlich schließen sich aber Laminarien- und Delesserien-Bestände einerseits und Styela coriacea Bewuchs andererseits an, da beide um das gleiche Haftsubstrat konkurrieren. Diese relative Zonierung wiederholt sich im Prinzip auch an den übrigen Fundorten (vergl. VIII), nur ist dort die absolute Tiefenlage verschoben.



b) Begleitfauna

Außer den direkt auf Styela coriacea sich aufhalten-  
den Organismen, besonders der Muschel Musculus marmoratus  
und der Raubschnecke Velutina velutina (vergl. IX), leben  
in der gleichen Tiefenzone ständig eine Reihe anderer Tier-  
arten. Neben den Ascidien auf denselben Festkörpern wachsen  
die Aktinien Tealia felina L. und seltener Metridium seni-  
le L. Von ersterer wurden weißgraue, rötliche, dunkelrote  
und grüne Exemplare beobachtet. Außer den leeren Schalen-  
hälften wurden lebend folgende Muscheln angetroffen: Astarte  
borealis CHEMNITZ, Astarte elliptica BROWN, junge Cyprina  
islandica L., Musculus nigra GRAY und Saxicava rugosa L.  
In dem detritusreichen Feinsand ist Nassa reticulata L.  
häufig, Buccinum undatum L. (Max.Gr. 6 cm) und Neptunea an-  
tiqua L. (Max.Gr. 4 cm) seltener. In den leeren Gehäusen  
dieser Schnecken und besonders in denen von Litorina lito-  
rea L. findet Eupagurus bernhardus L. Unterschlupf. Die  
Echinodermen sind durch Psammechinus miliaris GMEL. und  
Ophiura albida FORB. (vergl. VII) vertreten. Beim Fang der  
Makrofauna dieser Zone fiel jedoch immer wieder der I n -  
d i v i d u e n r e i c h t u m d e r A s c i d i e  
Styela coriacea auf.

c) Nahrung

Für ein dichtes Zusammenleben vieler Individuen der  
gleichen Art ist immer das Nahrungsangebot mit entschei-  
dend. Die Ascidien gehören als F i l t r i e r e r (Sus-

pensionsafresser) einen Lebensformtyp an, der als Nahrung Plankton oder Detritus benötigt. Die Mikrotomschnitte von frisch an Bord fixierten Tieren ermöglichten es, außer den Gonaden (vergl. V) auch den Darmtrakt zu untersuchen. Der Darminhalt besteht in der Hauptsache aus Detritus. Dazwischen sind gut erhaltene Schalen von Diatomeen eingestreut, bei denen die benthonischen Formen die planktonischen zahlenmäßig überwiegen. Anscheinend stammen die pennaten Diatomeen von der Oberfläche der beim "Laubwechsel" zerriebenen Algenhalli. Mengennmäßig übertrifft jedoch der Detritusgehalt des Magens und Enddarnes alle erkennbaren Organismenreste. Styela coriacea lebt m.E. vornehmlich von den im Wasser suspendierten u n b e l e b t e n T e i l c h e n , insbesondere von abgestorbenem Pflanzenmaterial. Die in der nächst höheren Tiefenzone wachsende Vegetation stellt vermutlich indirekt die H a u p t n a h r u n g s q u e l l e für die Ascidiensiedlung dar.

Der im Wasser schwebende, langsam absinkende Detritus wird von den Ascidien fortlaufend abfiltriert. Da die Tunicaten nicht die Fähigkeit der Pseudofaecesabgabe wie viele Muscheln und einige Schnecken (z.B. Crepidula) besitzen, durchläuft viel nährstoffarmes Material ihren Verdauungstrakt (WERNER 1954). Selbst im Aquarium ist die Ausstoßung der schleimhüllten, stets zu Boden sinkenden Faecesstückchen recht bedeutend. Die kontinuierliche Wasserfiltration und Defäkation einer dichten Ascidiensiedlung beschleunigt also die S e d i m e n t a t i o n . Der Schlickanteil des schmutzig graugelben Sandes an den Fundorten rührt ein-

mal von dem direkt absinkenden Detritus, zum anderen von der ständigen Defäkation der Ascidien und anderer filtrierender Arten her. Eine solche Individuenanhäufung kann also wirksam in den Stoffhaushalt des Meeres eingreifen und dadurch die Struktur des Biotops verändern.

d) Physikalische und chemische Eigenschaften  
des Wassers der Hauptfundstelle

Zur genaueren Charakterisierung der Lebensbedingungen in der Ascidienzone sollen hier noch die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Mediums beschrieben werden. Aus regelmäßigen Messungen am Hauptfundort wurde der jährliche Gang von Temperatur und Salzgehalt des Bodenwassers zusammengestellt (vergl. V c, d, VI b und Abb. 10).

Die Temperatur kann im Winter bis zu acht Wochen wenig über dem Gefrierpunkt des Seewassers verharren (z.B. 5.3.54  $T = -0,4^{\circ}\text{C}$ ), im Sommer übersteigt sie gewöhnlich nicht  $+15^{\circ}\text{C}$ . Ab April beginnt eine stetige Erwärmung, die im Juli ihr Maximum erreicht; meist bleibt das Wasser bis in den Oktober hinein gleichtemperiert; durch geringe Verzögerungen unterbrochen sinkt die Temperatur dann langsam ab, bis sie im Februar wieder auf ihrem Minimum angelangt ist. Der Salzgehalt schwankt in kürzeren Zeiträumen (z.B. 19.6.53:  $S = 12,9 \%$ ; 14.8.53:  $S = 24,4 \%$ ) je nach Windrichtung und Stromlage (vergl. WATTENBERG 1949). Immer wieder wurden im Frühling die niedrigsten, im Sommer die höchsten Werte bestimmt. Die Temperatur- und Salzgehaltskurven für 12,5

und 10,0 m Wassertiefe verlaufen während des größten Teiles eines Jahres dicht beieinander und parallel. Nur im Juli kann das Wasser in 10,0 m Tiefe wesentlich wärmer und salzärmer werden (z.B. 8.7.53:  $T = 19,2^{\circ}\text{C}$ ;  $S = 11,1 \text{ ‰}$ ) als das in 12,5 m Tiefe (z.B. 8.7.53:  $T = 14,2^{\circ}\text{C}$ ;  $S = 13,6 \text{ ‰}$ ). Zu dieser Jahreszeit lagert zwischen den beiden verglichenen Tiefenstufen die Sprungschicht einer stabilen thermohalinen Wasserschichtung. Sie ist die Ursache dafür, daß die Temperatur- und Salzgehaltsschwankungen in 12,5 m Tiefe langsamer und in engeren Grenzen als in 10 m Tiefe verlaufen. Die hydrographischen Faktoren der Ascidienzone sind während des ganzen Jahres also wesentlich ausgeglichener als die der Vegetationszone.

#### e) Faktorenanalyse

Welchen Einfluß haben nun die aufgezeigten Faktoren auf die untersuchte Styela coriacea-Population und wodurch ist die hohe Individuendichte bedingt?

Vorbedingung für die Lebensmöglichkeit von Styela coriacea ist das Vorhandensein eines geeigneten S u b - s t r a t e s, d.h. in diesem Falle Hartkörper, die frei von Algen- und anderem Tierbewuchs sind. Die Ascidienlarven müssen bei der Festheftung Ansatzgegenstände vorfinden, die nicht gleichzeitig von konkurrierenden Organismen beansprucht werden. Weiterhin ist das reichliche N a h - r u n g s a n g e b o t, hauptsächlich in Form von zerriebenem Pflanzenmaterial, für die dichte Besiedlung ent-

scheidend, zumal sich auf den Steinen und Schalenhälften dieses "unreinen Grundes" fast kein anderer Detritusfresser als Nahrungskonkurrent aufhalten kann. Hinzu kommen die im Vergleich zur Vegetationszone relativ ausgeglichenen hydrographischen Faktoren der Ascidienszone. Sessilen Organismen wird schon durch kurzfristig auftretende ungünstige physikalische und chemische Eigenschaften des Mediums die Grenze ihres Vorkommens gesetzt, da sie zu keiner Jahreszeit ausweichen können. Obwohl auch in der höher liegenden Vegetationszone hier und da noch Ansatzflächen freibleiben, wächst Styela coriacea stets in größerer Tiefe als die Algen. Es wäre denkbar, daß Styela coriacea auch die robusten Großtange besiedeln und wie Dendrodoa grossularia VAN NEREDEN zum sekundären Phytalbewohner (REMANE 1955, vergl. auch VIII) werden könnte. Styela coriacea sitzt aber nur ganz vereinzelt auf dem zarten Thallus der am tiefsten wachsenden Rotalge Phyllophora Brodiaei. Sonst bleibt sie auf die Hartkörper unterhalb der Algenzone beschränkt.

Die Frage nach den Ursachen der auffallend dichten Ascidiensiedlung in einem eng zonierten Tiefenstreifen unterhalb des Phytals muß, wie immer bei der Untersuchung eines natürlichen Lebensraumes, durch den Hinweis auf die mannigfaltige Verknüpfung zahlreicher Einzelbedingungen beantwortet werden. Das Zusammentreffen von günstigem Haftsubstrat, reichlicher Nahrung

und relativ ausgeglichenen physikalischen und chemischen Eigenschaften des Mediums in einem konkurrenzarmen Biotop bieten günstige Lebensbedingungen für Styela coriacea.

## V. Fortpflanzung

Styela coriacea ist eine M o n a s c i d i e, die niemals Kolonien durch Knospung bildet. Ihre Fortpflanzung findet ausschließlich auf bisexuellem Wege, also ohne Generationswechsel, statt. Die Geschlechtsprodukte werden in das Außenmedium entleert.

Die Spermien, Eier und Larven konnten jedoch mit einfachen Planktonnetzfangen im freien Wasser des natürlichen Wohngebietes nicht erbeutet werden. Ebenfalls mißlingen alle künstlichen Befruchtungsversuche an freipräparierten und spontan ausgestoßenen Eiern und damit auch eine Kultur der Larven im Laboratorium. Zur Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse blieb das Studium der Gonaden. Ihre Lage und äußere Gestalt wurden bereits als wichtige makroskopische Merkmale bei der Artbestimmung (III a) gekennzeichnet.

### a) Untersuchungsmethodik

Eine genaue Erkennung des Gonadezustandes in verschiedenen Entwicklungsphasen ist nur an Mikrotomschnitten möglich. Zu diesem Zwecke wurden auf jeder Sammelfahrt gleich an Bord unmittelbar nach dem Fang je zehn Tiere in frisch hergestelltem "Bouin"-schem Gemisch fixiert. Später wurden aus jedem Fang drei bis fünf mittelgroße Exemplare (8 - 15 mm) nach den üblichen Methoden (ROMEIS 1948) über Alkohol, Methylbenzoat-Celloidin und Benzol in Paraffin eingebettet. Die Blöcke mit den Ascidien wurden dann quer oder längs zur Basis-Apikalrichtung geschnitten, die Schnitt-

dicke betrug 10  $\mu$ . Nach anfänglichen Versuchen mit Hämalaun-Eosin und Azan wurde später nur noch die Chromhämatoxylin-Phloxin-Färbung nach GOMORI verwendet. Die so gewonnenen Präparate ermöglichten es, neben einigen anatomischen Besonderheiten die allgemeine und die dynamische Histologie der Gonaden zu studieren und dadurch einen Überblick über den Fortpflanzungszyklus von Styela coriacea zu erhalten. Sämtliche angegebenen Größenwerte sind aus mehreren Messungen gemittelt und abgerundet. Alle Mikrophotographien wurden mit dem "Panphot" aufgenommen. Die Vergrößerung (z.B. 120 x) drückt das Verhältnis der Abbildung zum Objekt aus (Abb. 3 bis 9).

#### b) Allgemeine Histologie der Gonaden

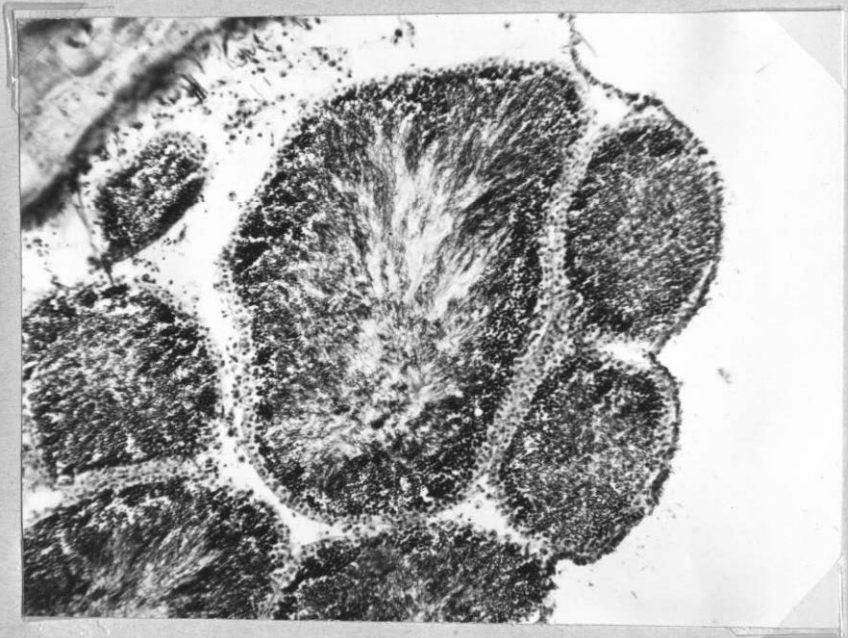
Bei der Bildung der männlichen Gonade sammeln sich den Blutkörperchen ähnelnde undifferenzierte Zellen unter dem Körperepithel, das den Peribranchialraum umschließt. Gleichzeitig mit ihrer Zusammenballung wölben sich diese Urkeimzellen mit dem bedeckenden Epithel in den Peribranchialraum vor. Durch diesen Vorgang entstehen jeweils mehrere gemeinsam umhüllte Hodenfollikel, so daß sie makroskopisch wie kleine gelbweiße Trauben neben dem langgestreckten Ovar erscheinen (s. Abb. 1). Ganz selten liegt ein Hodenabschnitt innerhalb des Ovars. Immerhin stellt dies eine bemerkenswerte morphologische Überleitung zu der unechten Zwittergonade der nahverwandten Dendrodoa grossularia dar. Bei dieser Art sind Hoden und Ovar zu einem einheitlichen Or-



gan, allerdings mit getrennten Ausführgängen, vereinigt (HUUS 1933, MILLAR 1954).

Schnitte durch Hodenfollikel von Styela coriacea (v. Abb. 3, 4, 5 u. 6) zeigen gewöhnlich ein zusammenhängendes Epithelium germinativum an der Peripherie (v. Abb. 3 u. 4). Diese undifferenzierten männlichen Urkeimzellen, die Spermatogonien, liefern zentralwärts die Vorstufen der Spermazellen, die Spermatozyten. Nach der ersten Reifeteilung entstehen in einer äußeren Zone die Spermatozyten erster Ordnung, nach der zweiten Reifeteilung in einer inneren Zone die kleineren Spermatozyten zweiter Ordnung. Im Zentrum der Hodenfollikel treten dann Komplexe von Spermatischen und Spermatozoen auf. Letztere gelangen aus jedem Hodenfollikel durch ein Vas deferens in das gemeinsame Vas deferens, welches innerhalb des Ovars zur Atrialöffnung verläuft. Auf Querschnitten des Ovars (v. Abb. 7, 8 u. 9) erscheint das Vas deferens als ein mit Cilien ausgekleideter runder Kanal an der Wandung zum Peribranchialraum (v. Abb. 7, oben rechts). Zu beiden Seiten des annähernd dreieckigen Oviduktes findet in je einem schmalen Keimstreifen die Reduktionsteilung der Oogonien statt. Diese differenzieren sich entweder zu Follikelzellen oder zu einem um ein Vielfaches größeren Oocyten. Die jungen Oocyten ( $\varnothing$  ca.  $30 \mu$ ) sind von einem flachen Follikel-epithel umgeben. Ihr Plasma färbt sich bei der verwendeten Methode stets blau an. In den äußeren Bezirken des Ovars lagern ältere Oocyten ( $\varnothing$  ca.  $140 \mu$ ) mit dichterem Follikel-epithel, ihr Plasma ist meist rot gefärbt. Die reifen Eier enthalten im peri-

pheren Cytoplasma Dotterkugeln. Das Follikel­epithel ist zu blasigen, stark färbbare Granula enthaltenden Zellen umgewandelt, welche später das Schweben des abgegebenen Eies erleichtern. Die Eier werden durch die Tätigkeit des basalen Wimperepithels des Oviduktes in den Atrialraum befördert. In demselben Individuum sind zu einem Zeitpunkt meist entweder nur männliche oder weibliche Geschlechtsprodukte reif.



500  $\mu$

Abb. 3. Styela coriacea vom 21.9.54. Schnitt durch mehrere reife Hodenfollikel. Peripher das Epithelium germinativum, zentralwärts davon Spermatozyten 1., dann 2. Ordnung, zentral Spermatozoen in relativ geringer Dichte (Vergrößerung 120 x).

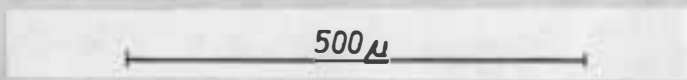
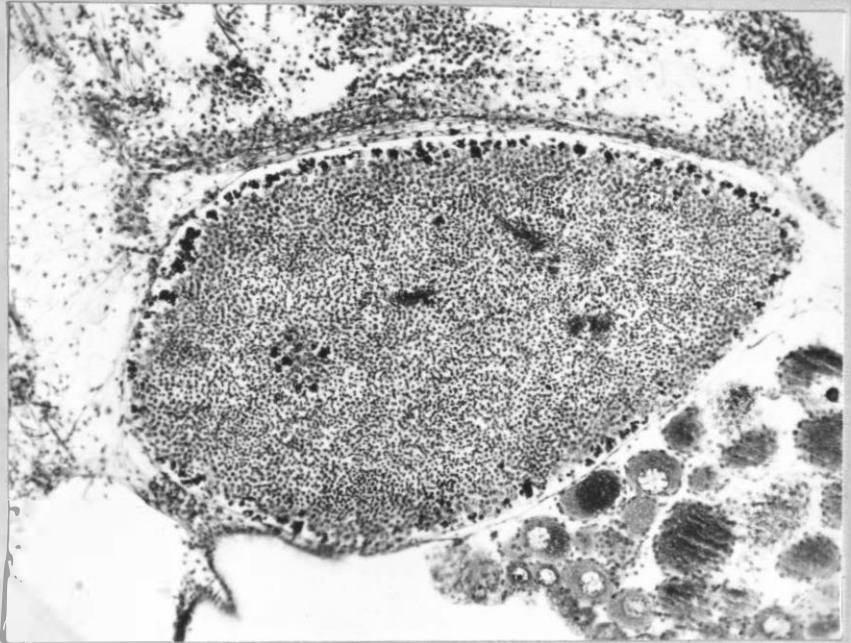


Abb. 4. Styela coriacea vom 30.4.55. Schnitt durch einen Hodenfollikel. Im peripheren Epithelium germinativum entstehen Phagocyten, von denen einige bereits ins Zentrum gewandert sind, um aus den Spermatoocyten entstehende Spermatozoen sofort aufzunehmen (120 x).

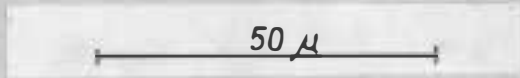
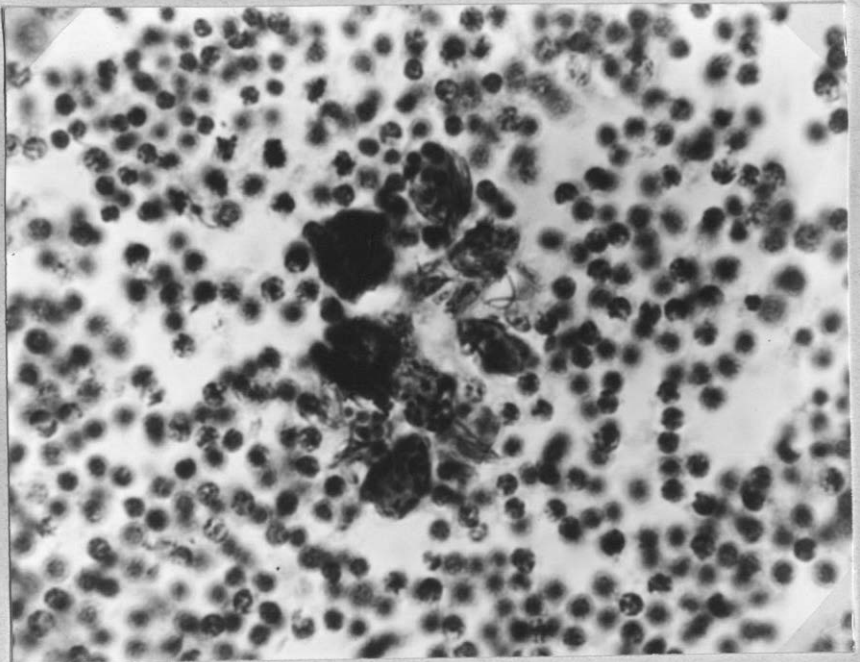
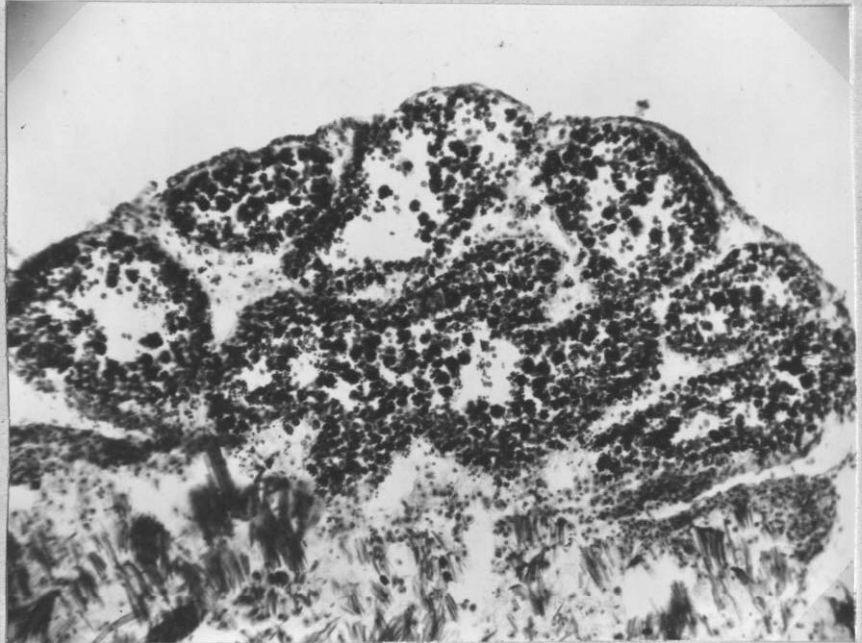


Abb. 5. Styela coriacea vom 12.3.54, Teilbild eines Schnittes ähnlich der Abb.4. Über das Gesichtsfeld verteilt sind Spermatozyten 2.Ordnung. Im Zentrum werden die aus diesen entstehenden Spermatozoen von Phagocyten aufgenommen und entfernt (900 x).



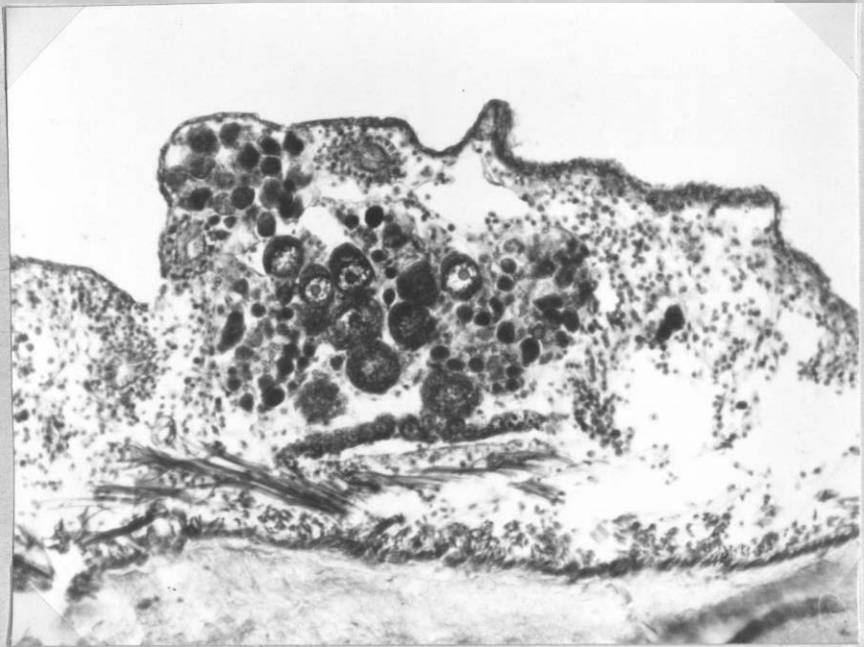
500  $\mu$

Abb. 6. Styela coriacea vom 14.1.55. Schnitt durch mehrere Hodenfollikel, deren Inhalt völlig resorbiert und nur noch von Phagocyten erfüllt ist. Das ursprüngliche Volumen ist wesentlich verringert (125 x).



500  $\mu$

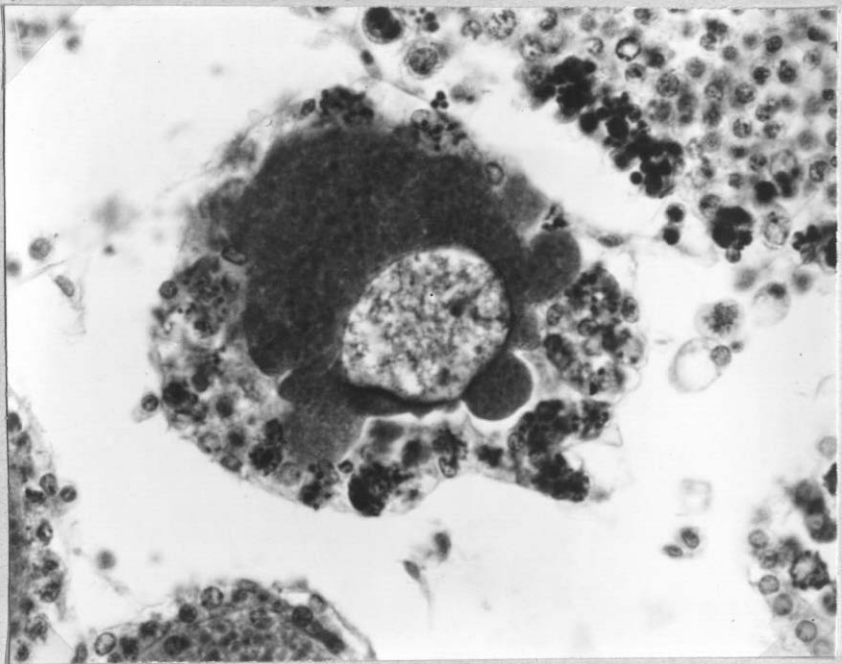
Abb. 7. Styela coriacea vom 12.5.54. Querschnitt durch ein Ovar. Rechts oben: Vas deferens mit Cilien. Mitte oben: Reifes Ei mit Dotterkugeln im peripheren Ooplasma, die umgebende Blasen-zellhülle ist von der primären Eihülle durch einen Zwischenraum getrennt. Bei den übrigen noch reifenden Oocyten liegt das hohe bzw. flache Follikelepithel der primären Eihülle direkt auf. Der annähernd dreieckige Ovidukt ist zu beiden Seiten umgeben von je einem Keimstreif, basal durch ein Wimperepithel abgeschlossen (120 x).



200  $\mu$

Abb. 8. Styela coriacea vom 8.12.54. Ovar im Überwinterungszustand. Alle großen Eier sind durch Phagocytose in Schollen aufgelöst. Die kleinen Oocyten mit Ruhekern werden nicht zerstört. Das Ovar einschließlich des Ovidukt-lumens ist zusammengeschrumpft (200 x).





100  $\mu$

Abb. 9. Styela coriacea vom 30.4.55. Teilbild aus einem Ovar. Phagocyten, die ehemaligen Follikelzellen, dringen gerade in das Ooplasma eines reifen Eies ein (550  $\times$ ).

c) Dynamische Histologie der Gonaden

Bereits im M a i (15.5.54: T = 8,3°C; S = 17,1 ‰) sind die Hodenfollikel mit Zellmaterial dicht gefüllt. Das Epithelium germinativum enthält Spermatogonien in geschlossener Reihe. Zentralwärts schließen die Spermatocyten an, wobei diejenigen erster Ordnung zahlenmäßig weit überwiegen. Letztere lassen deutlich Teilungsfiguren erkennen. Im Zentrum einiger Hodenfollikel entstehen die ersten Spermatozoen, doch haften sie bald an Phagocyten ( $\varnothing = 10 \mu$ ) und werden aus dem Hoden entfernt (s. Abb.5). Im Ovar sind im Keimstreif Oogonien und Oocyten erster Ordnung mit Teilungsfiguren aneinandergereiht. Junge und alte Oocyten zweiter Ordnung füllen das Lumen. Da die entstandenen Spermatozoen zunächst noch phagocytiert werden, stehen trotz reger Teilungstätigkeit zu diesem Zeitpunkt keine männlichen Geschlechtsprodukte zur Abgabe bereit. Ob für die reifen Eier die Außenbedingungen im Mai ausreichen, ist ungewiß.

Im J u l i erreicht das Wasser der Ascidienzzone alljährlich die höchsten Temperaturwerte (16.7.54: T = 13,9°C; S = 20,4 ‰). Die Hodenfollikel sind nur noch am Rande mit Spermatocyten, in der Mitte aber mit Spermatischen und Spermatozoen dicht angefüllt. Das Ovar enthält alle Entwicklungsstadien, kleine bis mittelgroße Oocyten ( $\varnothing = 70 \mu$ ) mit flachem und große Oocyten ( $\varnothing = 150 \mu$ ) mit hohem Follikelepithel. Reife Eier und Spermien können jederzeit ausgestoßen werden.

Bis A n f a n g O k t o b e r bleibt die Wasser-

temperatur etwa auf der gleichen Höhe, der Salzgehalt erreicht im August das Jahresmaximum (12.8.54: S = 23,6 ‰) und sinkt dann stetig ab. Im September sind die Hodenfollikel immer noch mit sich teilenden Spermatocten und fertig differenzierten Spermatozoen ausgefüllt (Abb. 3). Im Ovar sind Oocyten ( $\varnothing$  bis 150  $\mu$ ) mit flachem und hohem Follikel-epithel und dotterreiche Eier vorhanden. Anscheinend ist die Fortpflanzung ständig möglich.

Obwohl Ende November die Temperatur rasch abfällt (21.11.55: T = 5,3°C; S = 20,3 ‰), enthalten die Gonaden noch immer reife Geschlechtsprodukte. Sie sind in den Hodenfollikeln in typischer, dichter Schichtung angeordnet. Im Ovar lagern noch zahlreiche reife Eier mit Dotterkugeln und der Blasczellhülle. Einzelne von diesen Eiern sind allerdings in Schollen aufgelöst. Es ist fraglich, ob bei dieser Temperatur die Geschlechtsprodukte, welche den Reifeprozess beendet haben, ausgestoßen werden können.

Bis lange in den Dezember hinein hält sich die Temperatur auf der gleichen Höhe, während der Salzgehalt weiterhin allmählich abnimmt (21.12.54: T = 5,3°C; S = 19,8 ‰). Zwar enthalten die Hodenfollikel noch alle Entwicklungsstadien, doch ist der Anteil der Spermatozoen geringer geworden. An der Peripherie der Hodenfollikel zwischen den undifferenzierten Spermatocten treten jetzt zahlreiche stark anfärbbare Zellkomplexe auf (s. Abb.4). Es handelt sich um Phagocyten, die im Epithelium germinativum gebildet werden. Sie wandern ins Zentrum

der Follikel und entfernen die jetzt nicht mehr verwertbaren Spermatozoen. Die Spermatozoen haften an den Phagocyten und werden aufgelöst (s. Abb.5). Im Ovar sind zur gleichen Zeit neben einer beachtlichen Anzahl kleiner Oocyten ( $\varnothing = 23 \mu$ ) mit Nucleolus und Ruhekerne alle größeren Eier ( $\varnothing$  ab  $100 \mu$ ) von Follikelzellen umgeben, die stark gefärbte Körperchen enthalten. Einzelne dieser Eier sind bereits in Schollen aufgelöst (s. Abb.8). Sie werden von ihren eigenen Follikelzellen, die als Phagocytin in das Ooplasma eindringen, zerstört (v. Abb.9). Die runden Restkörperchen verbleiben noch einige Zeit im Ovarium. Die Abgabe von Spermien und Eiern wird also nicht nur durch einen Stillstand der Produktion, sondern auch durch einen A b b a u - p r o z e ß d e r G e s c h l e c h t s p r o d u k t e unterbunden.

Im J a n u a r (20.1.55: T =  $+1,2^{\circ}\text{C}$ ; S = 19,3 %) ist die Resorption des Hodeninhaltes in vollem Gange. Peripher entstehen fortlaufend Phagocytin. In einigen Hodenfollikeln ist die Veränderung und gleichzeitig damit eine Volumenverminderung soweit fortgeschritten, daß das Organ nicht mehr an seinem Inhalt, sondern nur noch nach seiner Lage wiederzuerkennen ist (s. Abb.6). An die Stelle der Spermatozyten und Spermatozoen sind stark färbbare rundliche Körperchen getreten. Zur gleichen Zeit befinden sich im Ovar fast nur kleine Oocyten ( $\varnothing = 50 \mu$ ) mit Ruhekerne. Die wenigen großen Oocyten sind von stark granuliertem Follikelepithel umgeben. Einige von diesen Eiern sind unter Schollenbildung schon zerfallen. Die weiblichen Ge-

schlechtsprodukte werden noch abgebaut, die männlichen sind schon resorbiert. Hiermit hat eine Ruheperiode der Gonaden eingesetzt, die einen Überwintungsstatus darstellt.

Wenn im Februar die Wasseroberfläche teilweise mit Eis bedeckt ist, erreicht das Wasser der Ascidienzone die niedrigste Temperatur des Jahres (23.2.55:  $T = +0,5^{\circ}\text{C}$ ;  $S = 17,7 \text{ ‰}$ ). Im Epithelium germinativum des Hoden werden noch Phagocyten gebildet, die zu den wenigen Spermatozoen im Zentrum wandern. Im Ovar lagern außer zahlreichen kleinen Oocyten ( $30 \mu$ ) wieder zerfallende Eier, auf deren primärer Eihülle oder in deren Ooplasma Phagocyten tätig sind (s. Abb.9). Das Ruhestadium der Gonaden dauert noch an.

Auch im März bestimmen anscheinend die winterlichen Außenbedingungen (26.3.55:  $T = +1,1^{\circ}\text{C}$ ;  $S = 15,5 \text{ ‰}$ ) den Gonadenzustand weiterhin. In den Hoden erscheinen die wandernden Phagocyten auf ihren verschiedenen Stationen von der Peripherie bis ins Zentrum, wo sie die wenigen Spermatozoen verklumpen. Der Inhalt anderer Hodenfollikel ist völlig phagocytiert. Im Ovar ruhen viele kleinere Oocyten ( $\varnothing = 60 \mu$ ) neben Plasmaresten von großen Eiern.

Ende April bis Anfang Mai steigt die Wassertemperatur wieder an (30.4.55:  $T = 5,4^{\circ}\text{C}$ ;  $S = 14,4 \text{ ‰}$ ). Die Hodenfollikel sind nunmehr schon dicht mit Spermatoocyten gefüllt, doch entstehen im Epithelium germinativum immer noch Phagocyten, die bei jeder Neubildung von Spermatozoen gleich eingreifen (s. Abb.4). Die Mehrzahl der Oocyten ist noch klein und nur von einem fla-

chen Follikelepithel umgeben. Große Eier werden phagocytisiert (s. Abb. 9). Die Ruheperiode der Gonaden, die von dem beschriebenen Phagocytose-Prozeß begleitet wird, dauert also bis in den Mai hinein an.

d) Zusammenfassung der Ergebnisse  
und Schlußfolgerungen (vergl. Abb. 10)

Bei Wassertemperaturen über  $+8^{\circ}\text{C}$  (von Mai bis November) sind abgabebereite Eier vorhanden, bei Temperaturen unter  $+6^{\circ}\text{C}$  (von Dezember bis April) finden dagegen Abbauprozesse im Ovar statt. Anscheinend werden die Aktivitäts- und Ruheperioden der weiblichen Gonaden direkt durch die Temperatur des Mediums ausgelöst. Die entsprechenden Zustände im Hoden folgen jeweils etwas später. Daher besteht m.E. eine Abhängigkeit der männlichen Gonade vom Temperaturfaktor unmittelbar nicht. Vermutlich geht vom Ovar während der Produktion von Gameten eine entwicklungsanregende, während der Resorption eine entwicklungs-hemmende Wirkung auf die umliegenden Hodenfollikel aus. Diese Annahme wird gestützt durch einen Einzelbefund an einem jungen Tier, dessen Eier gerade zerfielen und dessen Hoden auch schon Phagocyten enthielt, obwohl noch keine Spermatozoen erzeugt waren. Ob eine solche Beeinflussung hormonaler Art ist, wie es für Ciona intestinalis L. experimentell nachgewiesen worden ist (PERES 1952), kann auf Grund histologischer Untersuchungen allein nicht beurteilt

werden. Bei günstigen Außenbedingungen (d.h. über  $+8^{\circ}\text{C}$ ) reifen also die Geschlechtsprodukte, bei ungünstigen Bedingungen (d.h. unter  $+6^{\circ}\text{C}$ ) erfolgt anscheinend eine physiologische Umstimmung der undifferenzierten Zellelemente der Gonaden, durch die in den Hoden die Spermato gonien, in den Ovarien die Follikelzellen zu Phagocyten ausgebildet werden. Die Fortpflanzung von Styela coriacea ist m.E. vornehmlich vom Temperaturfaktor abhängig. Salzgehaltsschwankungen innerhalb der vorkommenden Grenzen scheinen den Jahresrhythmus nicht zu beeinflussen (s. Abb.10).

Der Beginn von Reife- und Abbauprozessen in den Hoden folgt zeitlich auf die entsprechenden Vorgänge im Ovar; Ovar und Hoden sind selten zum gleichen Zeitpunkt reif. Beide Befunde zusammen ermöglichen den Schluß, daß Styela coriacea ein zeitlicher, vermutlich proterogynen Zwitter ist.

## VI. Wachstum =====

### a) Meßmethodik

Um das Wachstum im natürlichen Lebensraum verfolgen zu können, wurde monatlich eine möglichst große Anzahl frisch gefangener Tiere in lebendem Zustande gemessen, insgesamt gelangten 4033 Exemplare zur Untersuchung. Infolge der variablen Wuchsform stieß die Wahl eines vergleichbaren Körpermaßes auf Schwierigkeiten. Wägung oder Volumenbestimmung hätten theoretisch die besten Vergleichswerte geliefert, doch waren diese Methoden praktisch undurchführbar. Der Kontraktionszustand der Ascidien und damit der Gehalt an eingeschlossenem Wasser können sich erheblich ändern. Außerdem war es unmöglich, die Tiere von dem oftmals recht zerklüfteten Substrat, z.B. von Schlackensteinen, unbeschädigt abzutrennen. Als Maße blieben die Länge und Höhe oder deren gegenseitiges Verhältnis zur Wahl. Da sich die Höhe (Entfernung Basis - Apex) schon durch leichte Kontraktionen wesentlich verringert, wurde die Länge (Abstand der Testabasen in Richtung einer durch beide Siphonen gedachten Geraden) als relativ konstante Dimension bei allen Individuen gemessen. Dabei wurde eine etwaige saumartige Ausbreitung über das Substrat ("basal expansion" bei Dendrodoa grossularia, MILLAR 1954) nicht mit berücksichtigt. Die Meßgenauigkeit bei Verwendung von Stechzirkel und Maßstab lag etwa bei  $\pm 0,1$  mm. Da Styela coriacea in Farbe und Oberflächenstruktur vielfach ihrem Substrat gleicht, waren Tiere unter 1 mm Länge schwer aufzufinden. Es wurden daher nur sicher erkennbare, über 1 mm lange Tiere bearbeitet.



b) Die jahreszeitliche Verteilung einzelner Größenklassen

Zur Darstellung der jahreszeitlichen Verteilung verschieden alter Styela coriacea in der Population wurden einmal Tiere von 4 zu 4 mm Längenunterschied (Jahreskurven, Abb.12) und außerdem Tiere von 2 zu 2 mm Längenunterschied (Säulendiagramme, Abb.13) zu Größenklassen zusammengefaßt.

Da die Larven von Styela coriacea nicht gefunden wurden, stellt die neuangesetzte, erst vor kurzem metamorphosierte Brut das jüngste überhaupt erreichbare Entwicklungsstadium dar (s. Abb.12, oben). Nun läßt sich vom Auftreten dieser Jungtiere rückwirkend eine Beziehung zum Gonadenzustand der Elterngeneration anknüpfen (s. Abb.11). Im Mai 1954 erschienen relativ viele Jungtiere (30 % der in diesem Monat gefangenen Individuen waren iuvenil), sie wurden vermutlich im Spätsommer des vorhergehenden Jahres geboren. Ihre Zahl sank im Juni/Juli beträchtlich (6 %), was wohl auf den winterlichen Ruhezustand in den Gonaden der adulten Generation zurückzuführen ist. Von August bis Oktober waren die kleinen Ansatzstadien in mittlerer Zahl (etwa 15 %) vorhanden, da mit dem Frühlingsanstieg der Temperatur auch die Gonadentätigkeit allmählich einsetzte. Im November/Dezember stieg die Kurve zu einem neuen Maximum an (24 %), in dem sich die durch den Juli-Gipfel der Temperaturkurve induzierte Laichperiode widerspiegelt. Im Januar wurden wieder weniger Tiere (12 %) unter 4 mm Länge gefangen. Dafür verantwortlich können sein, einmal der plötzliche allerdings positive Salzgehaltswechsel (vergl. VII c) im Au-

gust, oder eher eine Erschöpfung der Gonaden, in denen die Oocyten und Spermatocyten nach der vorangegangenen gehäuften Gametenabgabe erst wieder heranwachsen mußten. Für März zeichnet die Kurve dann nochmals ein Maximum auf, vermutlich wurde Ende September, also gegen Ende der Warmwasserperiode, erneut intensiver gelaicht. Im Juni 1955 war der Anteil der Jungtiere geringer (14 %), da im Dezember die Phagocytose der Gonaden begann. Obwohl die Jahreskurve der jungen Ansatzstadien nirgends bis zu Null abfällt, deutet ihre Form doch auf abgegrenzte Laich- und Ruheperioden hin.

Die Generationen lassen sich bis in die Kurven der übrigen Größenklassen verfolgen (s. Abb.12). Da aber die anfangs gleichgroßen Individuen einer Laichperiode vermutlich wegen unterschiedlicher Außenbedingungen nicht gleichmäßig schnell wachsen, verteilen sich die Tiere einer Generation bald auf mehrere Größenklassen.

Trotz dieser Streuung lassen sich durch Säulendiagramme (s. Abb.13) die Verknüpfungen noch klarer erkennen, insbesondere heben sich die getrennten Generationen deutlicher ab.

Am 17.5.54 überwogen die kleinsten Ascidien in der Population (s. Abb.13). Diese neu angesetzten Tiere gehörten sicher einer Altersgruppe an. Am 1.8.54 wurden zwei Gruppen deutlich unterscheidbar, kleinere bis 5 mm lange und größere zwischen 9 und 15 mm lange Individuen. In dem Säulendiagramm umschließen beide Gruppen ein Minimum. Zu dieser Zeit waren also mindestens zwei getrennte Generationen innerhalb der Population nachweisbar. In den Diagrammen für den

21.9.54 und 8.11.54 ragen jeweils drei Gipfel aus den übrigen Säulen heraus. Am 8.11.54 waren anscheinend die im April kleinsten Tiere auf 7 bis 9 mm herangewachsen. Das Maximum zwischen 11 und 13 mm zeigt die Größenzunahme der Individuen, die am 21.9.54 noch 9 bis 11 mm maßen. Im Januar und Februar 1955 waren die großen Ascidien in der Mehrzahl. Im März/April trat wieder eine neue Generation (bis 3 mm) in Erscheinung, welche im vorhergehenden Herbst geboren wurde. Die älteren Tiere (um 15 mm) waren zu der Zeit auch sehr häufig. Ein Minimum der mittleren Größen trennte beide Gruppen deutlich voneinander ab. Im Juni hatten die Jungtiere eine Maximallänge von 5 mm erreicht.

Sowohl die Jahreskurven als auch die Säulendiagramme aus den Monatsfängen zeigen Horizontal- und Vertikalbeziehungen untereinander, die im folgenden Abschnitt zusammengefaßt werden sollen.

Abb.10. Der jahreszeitliche Gang von Temperatur und Salzgehalt des Bodenwassers am Hauptfundort (Kieler Außenförde westl. Tonne C, 12,5 m Tiefe).

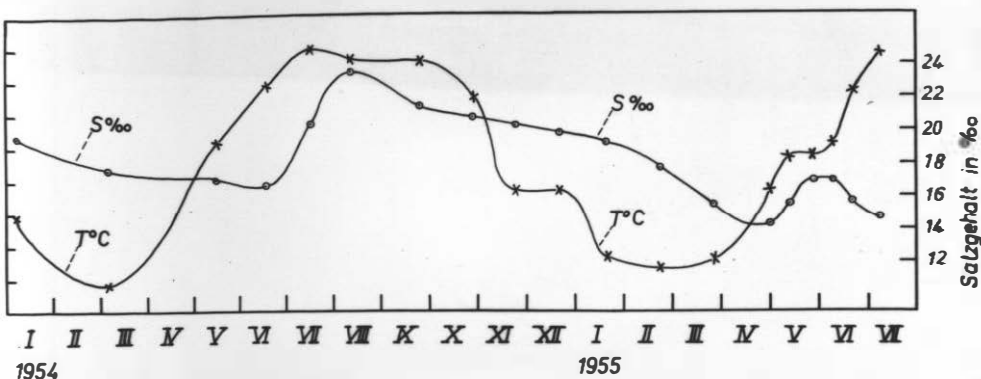
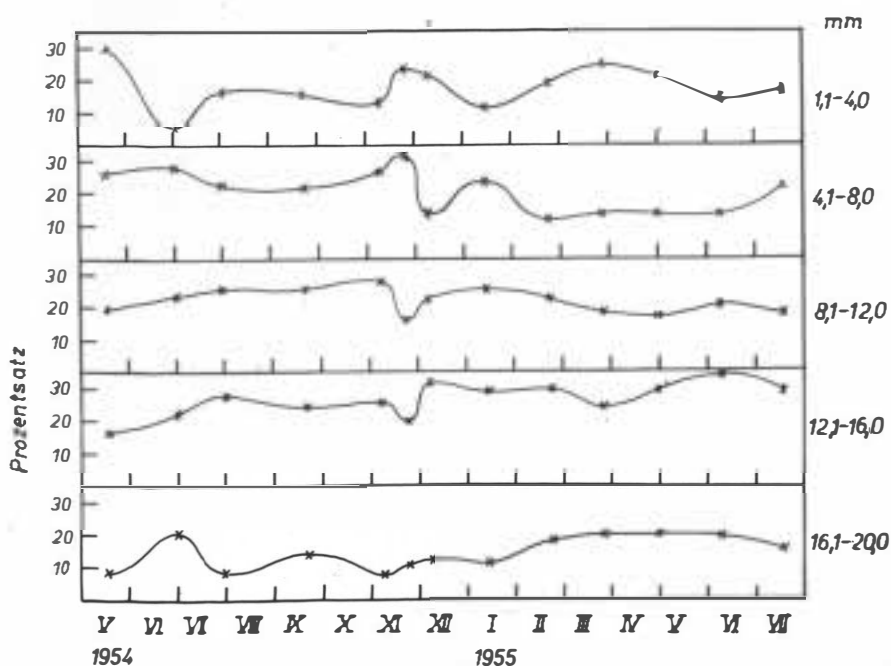


Abb.11. Der jahreszeitlich wechselnde Zustand der Hoden und Ovarien der *Styela coriacea* Population.

♂ Spermatozoen	-	+	+	+		++	+	+	-	+				
Phagocyten	+	-	-	-		-+	+	+	+	+				
reifende Oocyten	+	+	+	+		+-	-	-	-	-				
zerfallene Eier	-	-	-	-		++	+	+	+	+				
	Y	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI
	1954								1955					

⊕ = reichlich vorhanden,  
 + = vorhanden,  
 - = fehlend.

Abb.12. Die jahreszeitliche prozentuale Häufigkeit einzelner Größenklassen in der *Styela coriacea* Population. 5 Gruppen enthalten jeweils alle Individuen von 4 zu 4 mm Längensunterschied.



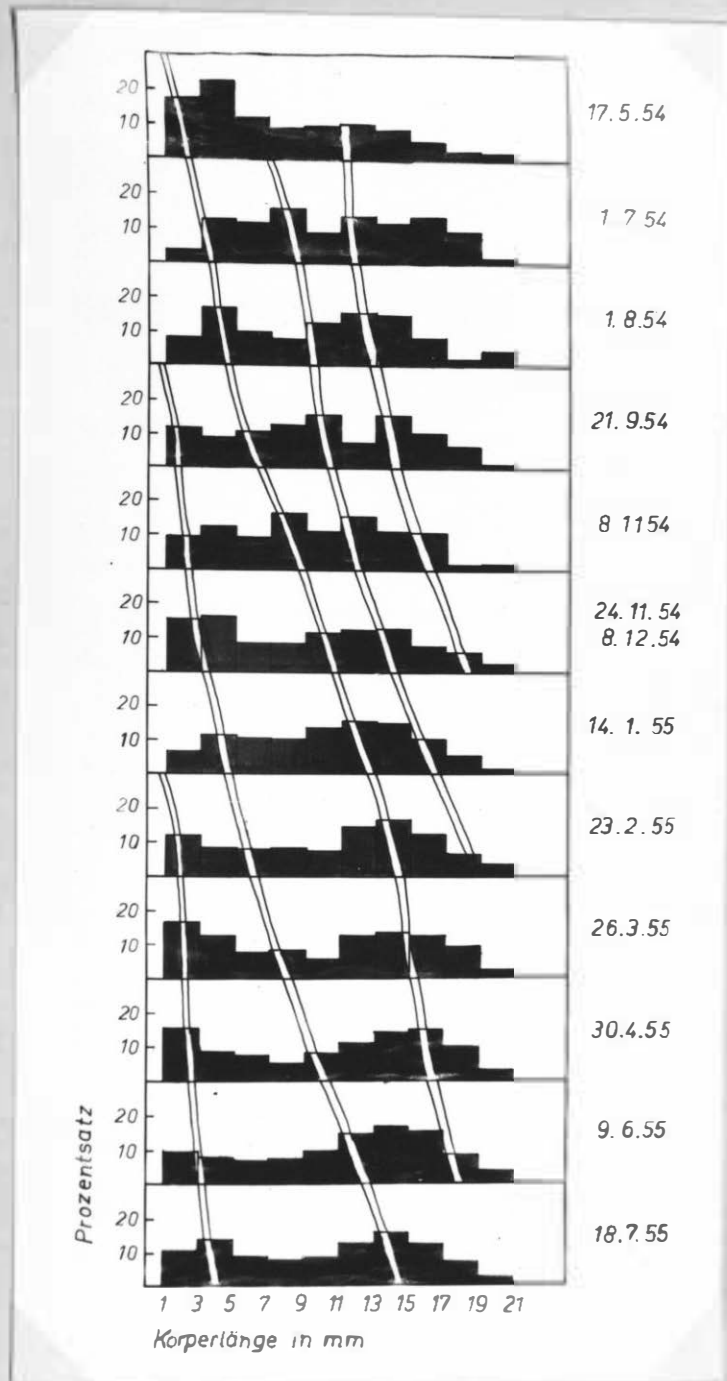


Abb. 13. Die prozentuale Verteilung einzelner Größenklassen in der Styela coriacea Population zu verschiedenen Jahreszeiten. 10 Gruppen enthalten jeweils alle Individuen von 2 zu 2 mm Längenunterschied.

Tabelle 1

Temperatur- u. Salzgehaltswerte (zu Abb.10) in der  
Kieler Außenförde (Tonne C) 12,5 m Wassertiefe.

Datum	Temperatur in °C	Salzgehalt in ‰
6. 1.54	3,82	19,67
5. 3.54	-0,35	17,74
15. 5.54	8,29	17,10
18. 6.54	11,65	16,79
16. 7.54	13,86	20,44
12. 8.54	13,30	23,57
25. 9.54	13,20	21,43
28.10.54	10,86	20,83
24.11.54	5,31	20,33
21.12.54	5,32	19,84
20. 1.55	1,20	19,30
23. 2.55	0,51	17,72
26. 3.55	1,05	15,45
30. 4.55	5,38	14,37
12. 5.55	7,30	15,41
27. 5.55	7,38	16,85
9. 6.55	8,15	16,93
21. 6.55	11,34	15,65
8. 7.55	13,69	14,70

Tabelle 2

Längenmaße (zu Abb.12 u.13) der monatlich gefangenen Exemplare der *Styela coriacea* Population  
in der Kieler Außenförde

Fang- datum	Gesamt- fang- zahl	Individuenzahl der Größe in mm, darunter: Prozentsatz der Gesamtfangzahl																					
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
17. 5.54	175	10 5,7	20 11,4	23 13,1	17 9,7	14 8,0	7 4,0	7 4,0	9 5,1	7 4,0	10 5,7	8 4,6	10 5,7	7 4,0	8 4,6	3 1,7	6 3,4	3 1,7	2 1,1	0	2 1,1	2 1,1	0
1. 7.54	90	1 1,1	2 2,2	2 2,2	10 10,1	5 5,6	5 5,6	6 6,7	8 8,9	4 4,4	4 4,4	5 5,6	7 7,8	7 7,8	3 3,3	3 3,3	9 10,0	6 6,7	2 2,2	1 1,1	0	0	0
1. 8.54	113	1 0,9	8 7,1	10 8,9	9 8,0	8 7,1	3 2,7	5 4,4	4 3,5	4 3,5	10 8,9	11 9,7	7 6,2	6 5,3	11 9,7	7 6,2	2 1,8	2 1,8	0	3 2,7	1 0,9	1 0,9	0
, 9.54	179	9 5,0	12 6,7	7 3,9	9 5,0	8 4,5	11 6,2	11 6,2	11 6,2	13 7,3	15 8,4	6 3,4	7 3,9	15 8,4	13 7,3	8 4,5	10 5,6	8 4,5	4 2,2	1 0,6	1 0,6	0	0
.11.54	125	11 8,7	1 0,8	5 3,9	11 8,7	4 3,2	8 6,3	11 8,7	10 7,9	7 5,5	7 5,5	11 8,7	9 7,1	8 6,3	6 4,7	9 7,1	5 3,9	2 1,6	0	2 1,6	0	0	0
4.11.54	297	4 1,3	37 12,5	30 10,1	37 12,5	18 6,1	15 5,1	22 7,4	7 2,4	12 4,0	16 5,4	12 4,0	19 6,4	15 5,1	13 4,4	10 3,4	12 4,0	9 3,0	5 1,7	2 0,7	2 0,7	0	0
8.12.54	215	30 14,0	6 2,8	10 4,7	10 3,7	8 1,9	4 3,3	7 3,7	8 3,7	14 6,5	15 7,0	11 5,1	20 9,3	14 6,5	21 9,8	12 5,6	4 1,9	12 5,6	3 1,4	5 2,3	1 0,5	0	0
14. 1.55	406	16 3,9	12 3,0	19 4,7	28 6,9	26 6,4	16 3,9	25 6,2	16 3,9	26 6,4	28 6,9	33 8,1	30 7,4	35 8,6	26 6,4	25 6,2	16 3,9	12 3,0	10 2,5	2 0,5	3 0,7	1 0,2	1 0,2
23. 2.55	384	21 5,5	25 6,5	27 7,0	6 1,6	21 5,5	10 2,6	9 2,3	23 6,0	14 3,6	16 4,2	32 8,3	25 6,5	33 8,6	31 8,1	23 6,0	24 6,3	17 4,4	9 2,3	10 2,6	5 1,3	3 0,8	0
26. 3.55	312	27 8,7	24 7,7	26 8,3	12 3,8	9 2,9	15 4,8	7 2,2	19 6,1	7 2,2	11 3,5	20 6,4	18 5,8	21 6,7	13 7,1	25 4,2	18 8,0	10 5,8	10 3,2	2 0,6	2 0,6	2 0,6	2 0,6
30. 4.55	516	32 6,2	47 9,1	29 5,6	16 3,1	22 4,3	18 3,5	14 2,7	12 2,3	17 3,3	27 5,2	30 5,8	29 5,6	43 8,3	31 6,0	47 9,1	31 6,0	38 7,4	16 3,1	7 1,4	5 1,0	3 0,6	2 0,4
9. 6.55	761	32 4,2	39 5,1	35 4,6	25 3,3	31 4,1	21 2,8	25 3,3	31 4,1	42 5,5	32 4,2	46 6,0	58 8,9	58 7,6	71 9,3	58 7,6	58 7,6	39 5,1	25 3,3	13 1,7	11 1,4	6 0,8	0
18. 7.55	460	12 2,6	37 8,0	25 5,4	39 8,5	23 5,0	18 3,9	21 4,6	15 3,3	23 5,0	18 3,9	25 5,4	33 7,2	30 6,5	41 8,9	28 6,1	27 5,9	17 3,7	15 3,3	7 1,5	5 1,1	1 0,2	0

c) Generationenfolge

Unter der bisher stillschweigend angenommenen Voraussetzung, daß größere Individuen im allgemeinen älter sind als kleinere, läßt sich aus den beiden graphischen Darstellungsarten (Jahreskurven, Säulendiagramme) auch die Generationenfolge ablesen (Tabelle B).

Die vermutlich in der spätsommerlichen Laichzeit von 1953 geborene Generation (S 53 im Schema) war im Frühjahr 1954 etwa 2 bis 5 mm groß. Erst im November des gleichen Jahres hatten diese Tiere Längen zwischen 6 und 10 mm erreicht und waren damit geschlechtsreif. Von Januar bis März 1955 zählte diese Generation nur noch Individuen von 11 bis 15 mm Länge. Ab Mai 1955 gehörten sie zu den alternden Tieren über 16 mm, die dann meist nach Schwächung der Muskulatur abstarben.

Im November/Dezember erschienen wieder zahlreiche Jungtiere, deren Geburt auf die Laichzeit im vorhergehenden Juni/Juli zurückzudatieren ist (F 54). Über den Winter ließ sich diese Generation nicht genau verfolgen, doch tauchte sie in den Maxima vom Juni/Juli 1955 zwischen 11 und 15 mm wieder auf.

Von Februar bis April 1955 waren kleine Tiere von 2 bis 3 mm Länge erneut häufig. Sie wurden im September/Oktober 1954 geboren (S 54).

Eine weitere Generation, die anscheinend im Frühjahr 1953 geboren wurde (F 53), ist anfangs etwas unsicherer zu verfolgen. Sie erreichte am 1.7.54 eine mittlere Größe von 7 bis 9 mm, am 21.9.54 bereits 9 - 11 mm, im November



11 - 15 mm. Im Januar/Februar 1955 war diese Generation zahlenmäßig verringert unter den größten, absterbenden Tieren.

Verbindet man in den graphischen Darstellungen die zu einer Generation gehörenden Maxima miteinander, so erhält man fast parallele, allerdings nicht gerade verlaufende Linien. Daraus ist eine ungleichmäßige Wachstumsgeschwindigkeit zu entnehmen. Außerdem stellen quantitativ verschieden anfärbbare, konzentrische Zonen im Mantel der Ascidien vermutlich Wachstumszonen dar. Ob dieses unterschiedlich intensive Wachstum durch ein jahreszeitlich wechselndes Nahrungsangebot oder durch die veränderlichen physikalischen und chemischen Eigenschaften des Mediums hervorgerufen wird, bleibt ungewiß.

Tabelle 3

Generationschema der Styela coriacea Population  
in der Kieler Außenförde

Marine Jahreszeit	Längengruppen in mm			
	2-5 Jungtiere	6-10 geschlechtsreif	11-15	16-20 absterbend
Frühling 1954	S 53 Mai-Juli 54	F 53 Juni 54		
Herbst 1954	F 54 Nov.-Dez. 54	S 53 Okt.-Nov. 54	F 53 Nov.-Dez. 54	
Winter 1955	S 54 Febr.-Apr. 55	F 54 ?	S 53 Jan.-März 55	F 53 Jan.-Febr. 55
Frühling 1955			F 54 Juni/Juli 55	S 53 Apr.-Juni 55

Zeichenerklärung:

- F 53 = Generation, die im Frühjahr 1953 geboren wurde
- S 53 = " " " Sommer 1953 " "
- F 54 = " " " Frühjahr 1954 " "
- S 54 = " " " Sommer 1954 " "

d) Altersbestimmung

Im allgemeinen stößt eine Altersbestimmung bei freilebenden Organismen ohne Skelettsubstanzen auf erhebliche Schwierigkeiten. In marinen Lebensräumen ist die einzige Möglichkeit hierzu eine Messung der Wachstumsrate (MACGINITIE 1949). Auf Grund der beschriebenen Wachstumsuntersuchungen kann das A l t e r e i n z e l n e r G r ö ß e n g r u p p e n und das m a x i m a l e L e b e n s a l t e r von Styela coriacea relativ genau angegeben werden, da die Entwicklungsphasen einer Population fortlaufend beobachtet wurden.

Aus der Jahreskurve der Tiere bis 4 mm Länge läßt sich durch Vergleichen mit der Laichzeit für dieses Stadium auf ein Alter von 4 bis 5 Monaten schließen. Styela coriacea erlangt ihre G e s c h l e c h t s r e i f e ab ca. 6 mm Länge. Sie tritt also erst nach dem auf die Geburt folgenden Winter ein, bei Anfang des Sommers geborenen etwa nach 10 Monaten, bei im Herbst geborenen schon nach kürzerer Zeitspanne. Aus dem Generationenschema ergibt sich eine m a x i m a l e L e b e n s d a u e r von 20 Monaten. Gegen Ende dieser Zeit läßt die Reizbarkeit nach, und die Siphonen können nicht mehr geschlossen werden. Wenn die Ascidien bis dahin nicht ihrem spezifischen Feinde, der Raubschnecke Velutina velutina (vergl. IX), zum Opfer gefallen sind, sterben sie ab.

## VII. Resistenz

=====

### a) Versuche über die osmotische Resistenz

Die im Brackwasser der Ostsee lebenden marinen Arten vertragen Salzkonzentrationen, die niedriger als die des freien Ozeans sind. Zu diesen "euryhalinen" Arten gehört auch Styela coriacea. Der Salzgehalt des Mediums in dem untersuchten Biotop schwankte zwischen 14 und 24 ‰.

Im Experiment wurde nunmehr untersucht, ob die Individuen der betreffenden Population an diese Salzgehaltsgrenzen gebunden sind oder ob sie - zumindest kurzfristig - auch in anderen Salzkonzentrationen lebensfähig sind.

Für die Versuche wurden Vollglasaquarien (30x21x20 cm) benutzt, die ständig durchlüftet wurden. Als Versuchsmedium diente an der Oberfläche der Kieler Außenförde geschöpftes Ostseewasser, welches durch Zufügen eines gemischten Seesalzes (28 Teile NaCl + 0,8 Tl. KCl + 7 Tl. MgSO<sub>4</sub> · 7 H<sub>2</sub>O + 5 Tl. MgCl<sub>2</sub> · 6 H<sub>2</sub>O + 1,2 Tl. CaCl<sub>2</sub> siccum) konzentriert bzw. mit Leitungswasser (Karbonathärte = 16,5° DH) verdünnt wurde. Der Salzgehalt wurde aräometrisch eingestellt. Die Wasserstoffionenkonzentration betrug in allen verwendeten Salzkonzentrationen etwa 7,7 - 7,9 pH. Die Ascidien wurden, wenn nicht besonders vermerkt, noch am Tage des Fanges in die vorher eingerichteten Versuchsbecken überführt. Zu sämtlichen Resistenzversuchen gelangten nur kräftige Tiere über 8 mm Körperlänge. Solche Exemplare, die sich kurz nach dem Einsetzen als mechanisch oder anderweitig geschädigt erwiesen, wurden wieder entfernt oder nicht

mitgezählt. In allen Versuchsreihen wurde ohne Nahrungszugabe die langfristige Resistenz geprüft. Als Kriterien für die Aktivität bzw. die Lebensfähigkeit der äußerlich bewegungslosen Ascidien können zwei Reaktionen gelten, die Öffnungsweite und die Verschliefbarkeit der Siphonen. Beide gehen nicht immer parallel einher.

Beispielsweise wurden am 8.12.54 morgens Ascidien in Bodenwasser von  $+5,3^{\circ}\text{C}$  und 20,1 ‰ S gefangen und nachmittags in Versuchsbecken mit Wasser von  $+11,5^{\circ}\text{C}$  und Salzkonzentrationen zwischen 10 ‰ und 30 ‰ überführt (s. Tabelle 4). In Meerwasser von 10 ‰ S blieben alle Tiere von Anfang an kontrahiert und gaben zu keinem Zeitpunkt Testreaktionen. Sie starben unter Schrumpfung bald ab. Die Salzgehalte von 15 ‰, 20 ‰ und 25 ‰ wurden dagegen von den Ascidien gut vertragen. Ihre Siphonen öffneten sich, und die Defäkation der vor dem Fang gefressenen Nahrung fand statt. Wurde bei so gehaltenen Tieren das Wasser von Zeit zu Zeit erneuert, so blieb die Reaktionsfähigkeit wochenlang normal. Die Ascidien in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt öffneten anfangs die Siphonen und reagierten bei Berührung mit Kontraktionen. Dabei wurde aber immer die Baso-Apikal-Muskulatur bevorzugt, während die Ringmuskulatur der Siphonen schlaff blieb. Schließlich verloren die Tiere ihre Aktivität und kontrahierten sich vollständig. Da der Enddarminhalt nicht abgegeben werden konnte, setzten von einer Gasentwicklung begleitete Fäulnisprozesse ein, so daß die Ascidien blasig aufquollen. Der Inhalt dieser kugelig aufgetriebenen Ascidienmäntel war bald nur noch ein Gewebebrei.

b) Versuche über die thermische Resistenz

Als Tierbehälter standen je zwei Rundgläser (2 l Inhalt) in einem größeren mit Leitungswasser gefüllten Gefäß. Dieser Wassermantel wurde durch Tauchheizer über Kontaktthermometer auf einer eingestellten Temperatur ( $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ ) konstant gehalten. Drei Thermostaten dieser Art wurden auf  $+20,0^{\circ}\text{C}$ ,  $+17,5^{\circ}\text{C}$  und  $+15,0^{\circ}\text{C}$  geschaltet. Das Wasser des natürlichen Lebensraumes von Styela coriacea erreicht den ersten Temperaturwert niemals, den zweiten sehr selten, den dritten regelmäßig im Juli. Da die Raumtemperatur im Keller meist weit unter  $+15^{\circ}\text{C}$  lag, wurden noch zwei Kontrollgläser ohne Heizung aufgestellt. Um gleichzeitig eine Salzgehaltsabhängigkeit der thermischen Resistenz zu prüfen, wurden die zwei jeweils gleichtemperierten Tierbehälter mit Seewasser von 15 ‰ und 25 ‰ Salzgehalt gefüllt.

Am 9.6.55 wurden morgens Ascidien in Bodenwasser von  $+8,2^{\circ}\text{C}$  und 16,9 ‰ S gefangen und am folgenden Morgen in die Versuchsbehälter eingesetzt (s. Tab.5). Durch  $20,0^{\circ}\text{C}$  wurden die Tiere in Brackwasser von 15 ‰ S nur langsam geschädigt. Erst am 7. Versuchstag schlossen sich die Siphonen. Temperaturen von  $+17,5^{\circ}\text{C}$  und  $+15,0^{\circ}\text{C}$  verursachten in der gleichen Salzkonzentration während der gesamten Versuchszeit keine wesentliche Schädigung. Die in 25 ‰ S überführten Individuen ließen dagegen eher in ihrer Reaktionsfähigkeit nach. Von Anfang an schlossen sich ihre Siphonen nur bei Berührung. Bei  $+20,0^{\circ}\text{C}$  starben die Versuchstiere unter Verpilzung und Quellung schon am dritten Tage ab. Bei den niederen Temperaturstufen begann dieser Prozeß erst am siebten Versuchstage.

Tabelle 4

Die osmotische Resistenz von Styela coriacea. Gekürztes Protokoll eines typischen Versuches (lfd. P.Nr.3). Das Verhalten erwachsener Individuen (8-20 mm Länge) in Meerwasser von 10-30 ‰ Salzgehalt bei +11,5°C.

Herkunft der Versuchstiere: 8.12.54 aus T = +5,3°C

und S = 20,1 ‰

Versuchsdatum u.-zeit	Salzgehalt des Versuchsmediums				
	10 ‰	15 ‰	20 ‰	25 ‰	30 ‰
9.12.54 9 <sup>57</sup>	o, -	o, +	0, ++	0, +	0, +
10.12.54 9 <sup>53</sup>	o, -	0, +	0, ++	0, ++	0, +
11.12.54 10 <sup>10</sup>	o, -	0, +	0, ++	0, +	0, +
13.12.54 11 <sup>30</sup>	o, -	0, ++	0, ++	0, ++	0, ++
14.12.54	o, -	0, +	0, ++	0, +	0, ++
15.12.54	o, -	0, +	0, ++	0, ++	o, -
16.12.54	o, -	0, +	0, ++	0, ++	o, -

Zeichenerklärung für Tabelle 4 u. 5:

0 = Siphonen weit geöffnet,

o = Siphonen eng geöffnet,

o = Siphonen geschlossen,

++ = Schließen der Siphonen nach Anklopfen an das Versuchsbecken,

+ = Schließen der Siphonen nach leichter mechanischer Reizung des Ascidienkörpers,

- = keine Reaktion nach Berührung.

Tabelle 5

Die thermische Resistenz von Styela coriacea. Gekürztes Protokoll eines typischen Versuches (lfd. P.Nr.8). Das Verhalten erwachsener Individuen (8-20 mm Länge) bei +15° bis +20°C in Meerwasser von 15 ‰ u. 25 ‰ Salzgehalt.

Herkunft der Versuchstiere: 9.6.55 aus T = +8,2°C

und S = 16,9 ‰

Versuchs- datum u.-zeit	Temperatur u. Salzgehalt des Versuchsmediums					
	+20,0°C		+17,5°C		+15,0°C	
	15 ‰	25 ‰	15 ‰	25 ‰	15 ‰	25 ‰
10.6.55 20 <sup>15</sup>	0, +	0, +	0, ++	0, +	0, ++	0, ++
11.6.55 20 <sup>20</sup>	0, +	0, +	0, ++	0, +	0, ++	0, +
12.6.55 11 <sup>45</sup>	0, +	0, -	0, ++	0, +	0, ++	0, +
13.6.55 7 <sup>15</sup>	0, +	0, -	0, ++	0, +	0, ++	0, +
14.6.55 9 <sup>18</sup>	0, +	0, -	0, ++	0, +	0, ++	0, +
16.6.55 9 <sup>40</sup>	0, -	0, -	0, ++	0, -	0, ++	0, +

Zeichenerklärung: siehe Tab. 4.



c) Allgemeine Ergebnisse

Die in den vorigen Abschnitten geschilderten Versuche sind nur Beispiele von vielen ausgeführten gleichartigen Versuchsreihen.

Nach allen diesen Befunden stirbt Styela coriacea aus der Kieler Außenförde in Brackwasser von 10 ‰ und 12 ‰ Salzgehalt innerhalb kürzester Zeit ab. Zwischen 15 ‰ und 25 ‰ S ist sie längere Zeit voll lebensfähig. In 30 ‰ S machen sich nach einigen Tagen Schäden bemerkbar. Die optimalen Lebensbedingungen herrschen jeweils in der Salzkonzentration, die dem Salzgehalt des Bodenwassers zur Zeit des Fanges am nächsten liegt (vergl. Tab. 4 u. 5). Daher bilden die Populationen der Kieler Bucht anscheinend keine physiologische Rasse, die von denen salzreicherer Gewässer abgegrenzt ist (vergl. VIII, kontinuierliche Verbreitung).

Die im Experiment erzeugten plötzlichen Veränderungen des Salzgehaltes um über 10 ‰ - auch innerhalb natürlich vorkommender Grenzen - wirken nach etwa einer Woche schädigend. Allerdings gilt dies, wie alle hier zusammengefaßten Versuchsergebnisse, nur für direkte Überführung aus dem natürlichen Lebensraum in das Versuchsmedium. Die Annahme liegt jedoch nahe, daß bei langsamer stufenweiser Überführung Styela coriacea der Kieler Außenförde auch noch in anderen, besonders höheren Salzkonzentrationen lebensfähig ist.

Die thermische Resistenz wurde in Meerwasser von 15 ‰ und 25 ‰ S geprüft, da sich diese bei-

den Stufen als günstige Grenzkonzentrationen erwiesen hatten. Bei gleichen Temperaturen verhält sich Styela coriacea in 15 ‰ S völlig aktiv, während sie in 25 ‰ S geschädigt wird (s. Tab.5). Daher muß die Salzgehaltsveränderung der entscheidende Faktor für die Herabminderung der Reaktionsfähigkeit sein. Unnatürlich hohe Temperaturen (+20°C) allein hemmen also nicht die Lebensfähigkeit, sie beschleunigen nur Schädigungen, welche primär durch einen Salzgehaltswechsel hervorgerufen werden. Es ist jedoch fraglich, ob aus diesen Beobachtungen allgemeine, auch für andere Brackwasserarten gültige Schlußfolgerungen gezogen werden können (vergl. SCHLIEPER u. KOWALSKI 1956).

Nach den hier mitgeteilten Versuchsergebnissen kann Styela coriacea aus der Kieler Außenförde als relativ euryhalin und euritherm bezeichnet werden (Experiment.osmot. Bereich 15-25 ‰ S, therm.Bereich 0-20°C).

### VIII. Verbreitung

Die meisten im Atlantik und der Nordsee vorkommenden Ascidienarten dringen nicht bis in das Brackwasser der Ostsee vor. Im Kattegat leben 25 Arten, zwischen den Belten und Bornholm nur noch 6, nämlich Ciona intestinalis L., Styela coriacea ALDER u. HANCOCK, Dendrodoa grossularia VAN BENEDEN, Eugyra arenosa ALDER u. HANCOCK, Molgula macrosiphonica KUPFER und Molgula citrina ALDER u. HANCOCK (HUUS 1933).

Styela coriacea (bis 20 mm Länge) wurde von mir in den Randgebieten der Förden Schleswig-Holsteins gefunden: Geltinger Birk (Flensbg.Förde), Boknis Eck und Stoller Grund (Eckernförde), Klever Berg und Strander Bucht (Kieler Förde). Die erreichten Maximalgrößen deuten darauf hin, daß hier die Wachstumsbedingungen optimal sind. Im Gegensatz hierzu fand ich auf Breitgrund Süd und West (südlich Alsen) und auf Gulstavs Flach (südlich Langeland) nur kleine Exemplare (bis 10 mm Länge). Es fällt dabei auf, daß die hydrographischen Eigenschaften der erstgenannten und die der letztgenannten Fundorte einander ähnlich sind, die der beiden Gruppen aber voneinander sehr verschieden. Breitgrund und Gulstavs Flach liegen direkt am kleinen bzw. großen Belt, wo das salzreichere Tiefenwasser nach Süden in die Kieler Bucht strömt. Das spiegelt sich auch in der Individuengröße und Artenzahl der für Ostseeverhältnisse üppigen Flora und Fauna wider. Trotzdem bleibt Styela coriacea hier kleiner als in den Förden. Die unterschiedliche Sichttiefe zeigt, daß das

stark bewegte Wasser hier ärmer an Detritus ist als dort. Vermutlich entscheidet also das Nahrungsangebot über die Größe der Ascidien.

Außerdem gibt der Vergleich der beiden gegenübergestellten Gruppen von Fundorten eine Verschiebung des vertikalen Vorkommens von Styela coriacea an. Die relative Zonierung gleicht der für die Kieler Außenförde beschriebenen überall (vergl. IV a). Die absolute Tiefe der erstgenannten Fundorte (Stoller Grund 14-16 m, Kieler Förde 12-13 m) liegt deutlich höher als die der letztgenannten (Breitgrund 18-21 m, Gulstavs Flach 21-22 m). In den Rinnen des Stoller Grund und der Kieler Förde lagert blauschwarzer Schlick, die Erhebungen des Breitgrund und Gulstavs Flach sind von grauem Schlick umgeben. Im Bereich der Förden ist das Wasser meist stärker getrübt als in der offenen Beltsee. Die Lichtansprüche von Rotalgen, selbst Phyllophora Brodiaei TURN. und Ahnfeltia plicata, werden hier schon in 15 bzw. 12 m Tiefe nicht mehr befriedigt, so daß die freibleibenden Hartkörper von Styela coriacea besiedelt werden können. In den Gebieten mit klarerem Wasser dringen die Braun- und Rotalgen tiefer vor, so daß für die Ascidie eine Gelegenheit zur Festheftung erst in größerer Tiefe besteht. Die Abwärtsverlagerung des Vertikalvorkommens von Styela coriacea geht also mit einer Tiefenzunahme der Vegetation parallel.

Bei nur geringer Anreicherung von Steinen und Muschelschalen unterhalb des Phytals nimmt die Dichte von Styela coriacea ab, die von Ophiura albida zu (z.B. Boknis Eck 19-20 m). Beide beanspruchen in der Hauptsache die gleiche Nahrung, die Ascidie suspendierten, der Schlangensterne sedimentierten Detritus. Entsprechend der Zahl der Hartkörper auf dem Boden vertreten sich beide Arten im gleichen Biotop.

Bei Windsgrav (nordwestlich Fehmarn) kommt Styela coriacea in Gesellschaft der sie sonst begleitenden Arten (vergl. IV b) mit Sicherheit nicht vor, wohl aber die Styelide Dendrodoa grossularia auf Steinen (30 - 34 m) in der abgeplatteten Form. Während diese Art in der Nordsee und im Atlantik auf Steinen und Muschelschalen wächst (MILLAR 1954), bevorzugt sie entlang der schleswig-holsteinischen Ostseeküste Algen als Haftsubstrat. "Es ist selbstverständlich, daß mit dem Übergewicht dieser Algen (Laminaria, Fucus) als Ansatzstelle auch der oekologische Schwerpunkt des Vorkommens vieler festsitzender Tiere auf Algen verlagert wird. So sind die Tunicaten Ciona intestinalis, Dendrodoa grossularia, Corella parallelogramma ... in der Kieler Bucht reine Phytalbewohner (Rotalgen, Laminarien) ... Es kann auf diesem Wege die Abänderung eines überwiegenden Felsbewohners zu einem reinen Phytalbewohner vollzogen werden" (REMANE 1955). Dies trifft allgemein für die algenreiche Ostküste Schleswig-Holsteins zu, wenn auch Ciona und Dendrodoa zeitweilig, Styela coriacea fast immer auf Hartkörpern wachsen. In dem stromreichen Windsgrav besiedelt Dendrodoa

jedoch ausschließlich Steine, auf denen in Stillwassergebietten Styela coriacea zu erwarten wäre. Nach allen mir bekannten Funden schließen sich anscheinend beide Arten in ihrer Vertikalverbreitung aus, und zwar lebt Dendrodoa grossularia stets relativ höher als Styela coriacea. Vielleicht sind die Viviparie der ersteren und die Oviparie der letzteren für das Vikarieren in der Vertikalen mit verantwortlich.

In der Literatur liegen aus drei Quellen Angaben über die geographische Verbreitung von Styela coriacea vor, die hier zusammengefaßt werden sollen (MICHAELSEN 1911: Tethyum loveni, ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE 1922: Styela loveni, HARTMEYER 1923: Styela coriacea ALDER u. HANCOCK ). N. Hammeren, w. Bornholm, s. Falster, Kadetrinne, Darsser Ort, Travemünder Bucht, Hohwachter Bucht, Bülk, Stoller Grund, Flensburger Förde, Hörup Haff, Als Sund, Middelfahrt Sund, Strib, Kleiner Belt, Fakkøbjerg, Svendborg Sund, Vresen, Fünen, Korsør, Sprogø, Romsø, Großer Belt, Samsø. In der Beltsee und im Kattegat und Skagerak ist Styela coriacea häufiger als anderswo. In der offenen nördlichen und mittleren Nordsee kommt sie an mehreren Stellen spärlich vor (z.B. Doggerbank), nicht aber im Küstengebiet der südöstlichen Nordsee. Das übrige Verbreitungsgebiet ist größer als bei allen anderen arktisch-borealen Ascidien. Die Art geht bis in die subtropische Zone der westlichen Nordamerikaküste. Im arktisch-atlantischen Gebiet ist sie nach Süden auf die Grenzen der borealen Verbreitung beschränkt.

Styela coriacea ist tiergeographisch eine panarktisch-panboreale Art (HARTMEYER 1923).

Mit Hilfe der hier zusammengetragenen eigenen und fremden Beobachtungen über das vertikale und geographische Vorkommen läßt sich auch für Styela coriacea das interessante Phänomen der Brackwassersubmergenz (REMANE 1940, 1955) nachweisen. Im weißen Meer (ab 1,8 m) oder bei den Färöern (0,4 m) wächst die Art unmittelbar unter der Wasseroberfläche, zwischen den dänischen Inseln erst unter 18 m Wassertiefe, in den schleswig-holsteinischen Förden in einem Tiefenbereich von 12-20 m. Diese Abwärtsverlagerung der oberen Vorkommensgrenze dürfte jedoch keineswegs allein auf den Einfluß des verminderten Salzgehaltes zurückzuführen sein, sondern durch weitere ökologische Faktoren, in diesem Falle besonders Nahrungsmenge und Konkurrenz, mitbedingt sein.

IX. Engere Beziehungen zu anderen Organismen  
=====

a) Epibionten

Häufig ist Styela coriacea dicht mit Diatomeen überzogen, so daß die Farbe des Mantels nach Dunkelbraun vertieft wird. Auf der Oberfläche finden Foraminiferen und Tardigraden ihre Nahrung. Hinzu gesellen sich Halacariden (Copedognathus), die sich mit gut ausgebildeten Klammern in der Ascidentesta verankern. Nematoden und Polychaeten (bes. Polydora ciliata) gehören außerdem zur ständigen Epifauna.

In seltenen Fällen saßen Jungtiere auf alten Individuen (über 18 mm lang). Niemals aber wurden andere Ascidienarten auf Styela coriacea gefunden wie dies in der Nordsee und im Atlantik vorkommt (HARTMEYER 1923).

b) Die Muschel Musculus marmoratus FORBES als Kommensale

Manchmal ist in dem zähen, lederartigen Mantel großer Exemplare von Styela coriacea die Muschel Musculus marmoratus FORBES = Modiolaria marmorata (Mytilidae) eingeknistet, so daß nur noch ein Teil des braunen Mantelrandes und der Egestionssipho heraus schauen. Es besteht keine Verbindung zwischen dem Wohnraum der Muschel und der Epidermis des Wirtes. Musculus marmoratus ist also lediglich ein R a u m p a r a s i t von Styela coriacea. Da beide Arten die gleiche Nahrung beanspruchen, ist das Verhältnis eine Art "Tischgemeinschaft".

Beobachtungen im Aquarium ergaben, daß herausgelöste



Muscheln, die in ein Becken mit unbeschädigten Ascidien gesetzt wurden, diese aktiv aufsuchten. Die Muscheln blieben jedoch an der Oberfläche des Ascidienmantels, sie können nicht in diesen eindringen. Man kann daher wohl annehmen, daß im natürlichen Lebensraum entweder die Muschellarven an einer kleinen Ascidie metamorphosieren oder die jungen Muscheln sich dort festheften und dann vom Ascidienmantel umwachsen werden. Nach Beobachtungen an anderen Ascidienarten soll Musculus marmoratus sich durch Anheften ihrer Byssusfäden und Muskelkontraktion in die Tunica hineinziehen (BOURDILLON 1950).

c) Die Raubschnecke *Velutina velutina* O.F.MÜLLER  
als Feind und Brutparasit

Neben oder auf den gedredgten *Styela ccriacea* saß bisweilen *Velutina velutina* O.F.MÜLLER (Lamellariidae, Taenioglossa, Prosobranchia) (s. Abb. 14). Bereits im vergangenen Jahrhundert wurden drei Exemplare dieser Schnecke in der Kieler Außenförde gefangen (MEYER u. MÖBIUS 1872) und unter dem Namen *Velutina haliotidea* O.F.FABRICIUS näher beschrieben, einem zutreffenden Artnamen, denn das mützenförmige Schneckenhaus ähnelt wirklich sehr dem des Seeohrs *Haliotis*. Da die Schnecke regelmäßig in der Ascidienzone angetroffen wurde, konnte ihre Lebensweise ausführlich untersucht werden.

*Velutina* hält sich fast immer auf solchen Steinen und Muschelschalen auf, die mit *Styela* bewachsen sind (s. Abb. 14). Bei Beunruhigung preßt sich die Schnecke dicht auf das

Substrat, so daß der lamellenartige Mantelrand der Unterlage polsterartig aufliegt. Sie saugt sich dadurch fest und ist nur schwer abzulösen. Wird eine Velutina doch einmal von ihrem Haftsubstrat losgerissen und fällt sie dabei auf ihre beschaltete Dorsalseite zurück, so kann sie mit ihrem Fuß trotz intensiver Suchbewegungen den Boden kaum wieder erreichen. In dieser Lage ist die Schnecke, deren adultes Gehäuse nicht mehr durch einen Deckel verschlossen werden kann, ihren F e i n d e n schutzlos preisgegeben.

Dorschnägen enthalten zeitweilig Gehäuse von Velutina (mündl. Mitteilg. v. M. LÜHMANN). Daher hebt die Schnecke beim Kriechen ihr Gehäuse nur wenig über den Boden und läßt dabei ihre Fühler unter diesem hervorspielen. Bei dieser langsamen Fortbewegung ist sie leicht von der Unterlage abzuheben.

Erstaunlicherweise ä h n e l t eine Velutina, die einem Stein oder einer Muschelschale fest aufsitzt, einer kontrahierten Styela so sehr, daß sie von mir in den Fängen zunächst übersehen wurde. Erst nachdem die mit Ascidien bewachsenen Steine und Muschelschalen in Aquarien eingesetzt worden waren, wurde beim Weiterkriechen der Schnecken und nach Öffnen der Ascidien die völlig verschiedene Organisation der beiden Arten deutlich. Nicht nur die rauhe Oberfläche, sondern auch die Färbung beider Tiere weisen eine v e r b l ü f f e n d e Ä h n l i c h k e i t auf. Vermutlich wird nicht allein das menschliche Auge durch diesen S y n m o r p h i s m u s und S y n c h r o m a t i s m u s getäuscht. Da in der Natur das Individuenverhältnis

des Nachahmers zum Nachgeahmten etwa 1:80 beträgt (Verhältniszahlen der lebend gefangenen Tiere), dürfte diese *Mimese* der Schnecke auch ihren Feinden gegenüber zur Wirkung kommen.

Wird in ein Aquarium, an dessen Wänden Velutinen sitzen, ein mit Styela bewachsenes Schlackenstück gebracht, so haben gewöhnlich am folgenden Tage die meisten Schnecken die Ascidien aufgesucht, obwohl der Weg zu diesen viel unebener ist als an den glatten Glaswandungen. Von der Ascidie muß daher eine *anlockende Wirkung* auf die Schnecke ausgehen. Ob diese (vielleicht chemische) Anlockung vom Mantel, Körpergewebe oder dem ausgestrudelten Nahrungswasserstrom ausgeht, konnte durch Experimente mit Mantel- und Epidermisstückchen nicht ermittelt werden. Da Velutina auch alle versteckt wachsenden Ascidien mit Sicherheit findet, muß sie vornehmlich durch ihr *Witterungsvermögen* geleitet werden.

Die Raubschnecke setzt sich dann meist an der Basis von Styela fest und preßt ihr Gehäuse fast in den Mantel der Ascidie. Dies schließt ihre Siphonen und bleibt in der folgenden Zeit stark kontrahiert (s. Abb.15). In dieser Haltung erfolgt die *Nahrungsaufnahme* von Velutina. Da hierbei alle Körperorgane der Schnecke von ihrem Gehäuse bedeckt sind, konnten einige Vorgänge nur indirekt durch Beobachtungen und Versuche erschlossen werden. Zunächst erfolgt ein *Bohrvorgang*, durch den ein rundes Loch ( $\varnothing = 1,5$  mm) in dem zähen, lederartigen

Tunicinmantel und in den Epidermis- und Muskelschichten der Ascidie erzeugt wird. Das Bohren selbst konnte aus den oben erwähnten Gründen nicht studiert werden. Die Form der drei mittleren Zahnreihen der Radula spricht aber dafür, daß dieses Fraßloch auf ähnliche, rein mechanische Weise ausgehöhlt wird wie bei den Naticiden (ZIEGELMEIER 1954). Danach wird der Rüssel zum Fressen durch das Bohrloch in den Ascidienkörper eingeführt, was von außen manchmal bei nicht fest aufsitzenden Tieren, aber immer nach gewaltsamem Ablösen, zu sehen ist. Die nun folgende T ä t i g k e i t d e s r a d u l a b e w e h r t e n R ü s s e l s wurde in einem Experiment genauer beobachtet. Aus einer kreisrunden Paraffinscheibe ( $\varnothing = 90$  mm,  $H = 6$  mm) wurden sieben etwa bleistiftstarke Löcher ausgestanzt. Über diesen Öffnungen wurden im Durchmesser etwas größere Ascidien im Paraffin mit Insektennadeln festgesteckt. Die basalen Testa- und Epidermisschichten der Ascidien waren vorher entfernt, so daß nunmehr durch die Löcher ein Einblick ins Körperinnere möglich war. Darauf wurden Velutinen an die Oberseite der Ascidien gesetzt. Das Ganze wurde als Floß umgekehrt in eine Beobachtungsschale ( $\varnothing = 18$  cm,  $H = 6$  cm) mit Seewasser überführt. Schon am folgenden Tage konnte die Fraßtätigkeit des Schneckenrüssels durch die Öffnungen beobachtet werden. Zwar hatten die Schnecken nicht gebohrt, sondern ihren Rüssel durch die freibleibenden Spalten zwischen dem kontrahierten Ascidienkörper und der Paraffinscheibe eingezwängt, doch verändert sich die Art der Nahrungsaufnahme dadurch wohl nicht. Der Rüssel mit der Radula streicht über die

inneren Organe der Ascidie und nimmt dabei die Nahrung auf. Im Moment des Abraspelns eines Gewebestückes bleibt der ganze Rüssel relativ unbewegt, während sich seine Spitze öffnet und die Radula innerhalb der Öffnung von ventral nach dorsal gezogen wird. Zuerst wird der Darmtrakt, danach die Epidermis und zum Schluß die Siphonemuskulatur gefressen. Diese Reihenfolge ist vielleicht nur räumlich bedingt, sie bewirkt jedenfalls, daß die Ascidie bis zum Schluß kontrahiert bleibt. Auch Lunatia nitida frißt die Schließmuskeln der angebohrten Muscheln zuletzt (ZIEGELMEIER 1954).

Diese Reihenfolge ist auch an der Farbe der Kotspindeln von Velutina wiederzuerkennen. Die Schnecke benötigt zum Anbohren und Fressen eines Styela-Individuums insgesamt ca. 2 Tage. Da sie währenddessen etwa die Hälfte ihres eigenen Körpervolumens aufnimmt, setzt schon bei der Nahrungsaufnahme eine reichliche Defäkation ein. Von Zeit zu Zeit werden korkzieherartig gewundene Kotspindeln ausgeschieden, die zu Beginn des Bohraktes blaßgrau, später beim Fressen leuchtend rot sind. Die Umgebung fressender Velutina ist von diesen schleimhüllten Faecesschnüren oftmals dicht bedeckt. Es ist dies übrigens das einzige, was von der Nahrungsaufnahme einer Velutina auch von außen zu sehen ist. Die dem Ascidiengewebe gleichende Farbe deutet vielleicht darauf hin, daß die umfangreiche Nahrungsmenge, die den Darmtrakt der Schnecke relativ schnell passiert, nicht ganz abgebaut und somit voll ausgenutzt wird. Velutina läßt von ihrer Mahlzeit lediglich den leeren Ascidiemantel mit einem meist basal-lateral angebrachten Bohrloch ( $\varnothing = 1,5$  mm,

Tiefe = 3 mm) zurück. Nur zweimal wurde beobachtet, wie Ascidien durch einen Siphon ausgefressen wurden.

In der Kieler Förde lebt die räuberische Bohrschnecke Velutina auf einer Styela coriacea-Siedlung. In der Eckernförder Bucht (Mittelgrund) lebt Velutina dagegen von der auf Fucus serratus wachsenden Dendrodoa grossularia. Hier gleicht ihre Farbe mehr dem kräftigen Rot dieses Beutetieres. Die mimetische Anpassung kann also wohl zum Teil durch die Aufnahme der Ascidienpigmente erklärt werden. Bei Helgoland (Pümpgrund der Tiefen Rinne) ist Velutina "bezeichnend für schlickig-sandige Gründe mit vielen Ascidien (Phallusia virginea) ..." (ANKEL 1936 nach HEINCKE 1894). Vermutlich werden dort wieder andere Ascidienarten gefressen und eine entsprechende mimetische Anpassung ausgebildet sein.



20 mm

Abb. 14. Velutina velutina auf einem Stein, der mit Styela coriacea bewachsen ist.

Links: Zwei Schnecken über einer Ascidie in Kopulation.

Mitte: Eine ausgefressene Ascidie mit Bohrloch der Schnecke oberhalb des linken Siphos.

Rechts: Eine sich zum Bohren an einer Ascidie festsetzende Schnecke.

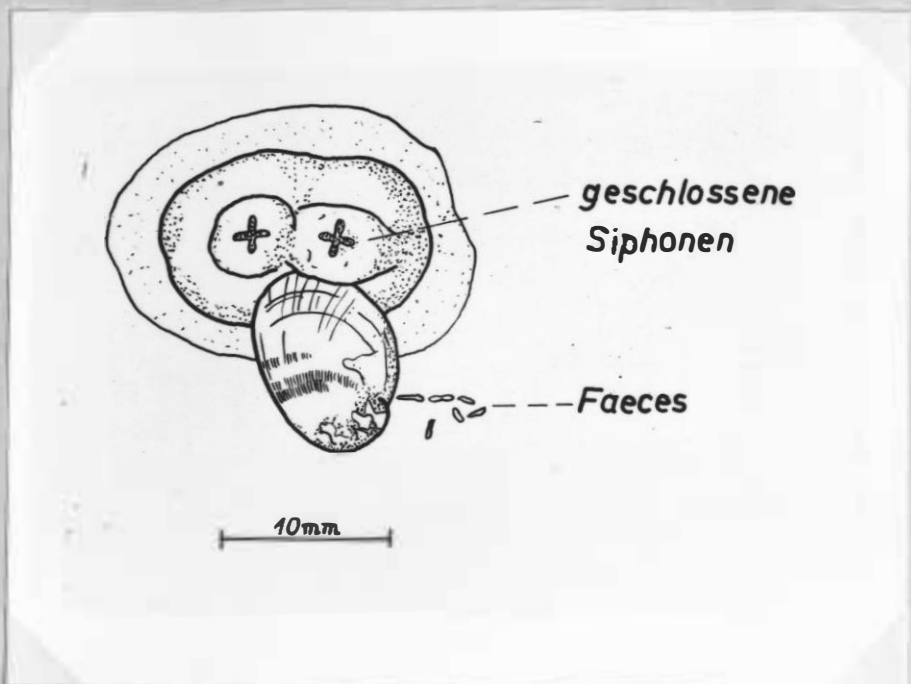


Abb. 15. Nahrungsaufnahme von Velutina velutina aus Styela coriacea. Die Schnecke hat ihren Rüssel durch das von ihr gebohrte Loch in die Ascidie eingeführt und bleibt während der Nahrungsaufnahme fest am Mantel der Ascidie.



Auch bei ihrer Fortpflanzung ist Velutina streng an ihr Nahrungstier gebunden. Im Winter 1955 wurden in Aquarien häufig wechselseitige Kopulationen zwischen Velutinen beobachtet (s. Abb.14 links). Velutina ist ein simultaner Hermaphrodit, bei dem Spermien und Eier in denselben Tubuli der Gonade gleichzeitig entstehen (ANKEL 1936). Beim Laichen sitzt die Schnecke längere Zeit auf einer Styela. Nach dem Fortkriechen hinterläßt sie ein orange-farbenes, von einer Gallertmasse eingehülltes Gelege ( $\varnothing = 3$  mm) von etwa hundert befruchteten Eiern (s. Abb.16). Dieses ist nach der Ablage nur wenig in den Ascidienmantel versenkt. Es wird dann später von diesem umwachsen, entweder nur durch das Gelege oder durch ein vorhergehendes Anraspeln mittels der Radula angeregt. Es entsteht daraus ein beerenförmiger Brutkokon ( $\varnothing = 6$  mm) (s. Abb.17 u.18), der innen von einer Gallertschicht ( $7\mu$ ) ausgekleidet ist. Diese Gallerthaut ist allseitig vom Ascidienmantel ( $70\mu$ ) bis auf ein kreisrundes Fenster ( $\varnothing = 3$  mm) umgeben, welches wohl der ursprünglich freigeraspelten Laichstelle entspricht (s. Abb.17 u.18). In diesem Brutkokon entwickeln sich die Embryonen bis zu planktonfähigen Veligerlarven, die bereits mehrere Wochen vor dem Übergang zum Planktonleben in ihrem "Nest" umherschwimmen. Der Innendruck des Kokons ( $\varnothing = 6$  mm) steigt allmählich, so daß er das Aussehen einer prall gefüllten Blase annimmt. Schließlich wird das anfangs durchsichtige Gallertfenster milchig trübe, der Verschuß zerfasert und

die Verbindung zum Außenmedium ist damit hergestellt, so daß die Larven ins freie Wasser ausschwärmen.

Die der gleichen Familie (Lamellariidae) angehörenden Trivia arctica und Lamellaria perspicua verhalten sich in ihrer Biologie ähnlich. Im Mittelmeer bei Neapel legen sie in die gemeinsame Mantelmasse der Synascidien Polyclinum luteum und Botryllus schlosseri versenkte Ekokons ab. Den betreffenden Wohngrund imitieren sie durch ihren über das Gehäuse geschlagenen Mantelrand (ANKEL 1936).

Nach früheren, unsicheren Funden (SIMROTH 1911) fing MARIE LEBOUR (1935 b) als erste die Larven von Velutina im Plankton vor Plymouth. Sie konnte diese bis zur Metamorphose züchten. Da aber die Nahrung nicht bekannt war, gingen die Tiere bald nach dem Übergang zum Bodenleben ein. Die aus Kieler Brutkokons geschlüpften Larven gleichen denen von LEBOUR (1935 b) und THORSON (1946) beschriebenen und abgebildeten, sofern man die verschiedenen Entwicklungsstadien berücksichtigt. Nur in einem Merkmal weichen die an der englischen Kanalküste gefangenen Larven während ihrer gesamten Entwicklung von denen der Ostseetiere ab. Die Larven aus dem Øresund und der Kieler Förde sind am Velumsaum braun pigmentiert, diese Färbung ist auf LEBOURS Farbbildern nicht zu erkennen. Möglicherweise stellen derartige Unterschiede Merkmale verschiedener Rassen dar (THORSON 1946).

Die Kieler Larven wurden lebend gemessen, gezeichnet und photographiert (Abb. 19 u. 20). Ihr noch nicht gewundenes, zukünftiges Gehäuse ist von einer gallertigen, fein

gerieften Larvenschale umgeben. Wegen ihres stacheligen Aussehens wurde die erstgefundene Schneckenlarve dieses Type als "Echinospira" beschrieben. Bislang sind derartige Echinospiralarven bei allen Lamellariiden und einigen Cypraeiden bekannt (LEBOUR 1935 b).

Die Echinospiraschale von Velutina verschmutzt sehr leicht mit Detritus, was auf eine klebrige Oberflächenbeschaffenheit hindeutet. An den Larven aus Brutkokons sind noch keine radialen Punktreihen zu sehen wie bei den im Plankton gefangenen wesentlich größeren Echinospiren (LEBOUR 1935 b). Die Echinospiraschale (Br.  $315 \mu$ , L.  $270 \mu$ ) der aus Kokons entnommenen Larven umgibt nur das Adultgehäuse (s. Abb.19), die Schale (Br.  $315 \mu$ , L.  $372 \mu$ ) der bereits geschlüpften Larven umgreift besonders dorsal noch die Verbindung zum Velum (s. Abb.20). Die Cilien dieses larvalen Schweb- und Strudelorganes schlagen schon bei den im Brutkokon umherschwebenden Tieren kräftig (Velumbreite  $285 \mu$ ). Die Ernährung der eingeschlossenen Larven ist durch einen großen Dottervorrat in der Mitteldarmdrüse sichergestellt. Die Augen und Statozysten (Entfernung  $60 \mu$ ) sind bereits ausgebildet. Die übrigen Körperorgane heben sich noch nicht deutlich ab. Nur ein Paar blasiger Ausstülpungen ragen seitlich aus der Schalenöffnung hervor. Diese "Riesenzellen" mancher Schneckenlarven werden für embryonale Exkretionsorgane gehalten (ANKEL 1936 nach PORTMANN 1930). Nach dem Verlassen des Brutkokons nimmt ihr Volumen schnell ab. Die geschlüpfte, planktonfähige Larve (L.  $405 \mu$ ) (s.

Abb.20) besitzt einen kurz bewimperten Fuß mit einem Operculum (L. 135  $\mu$ ), welches der adulten Schnecke fehlt. Die Nahrungspartikel werden im Vorderdarm durch Cilien transportiert und im Magen zusätzlich in Rotation versetzt. Die Mitteldarmdrüse ist noch von gelbem Dotter erfüllt. Der Enddarm mündet rechts vorn nach außen. Das nahe der Gehäuseöffnung liegende Larvenherz pulsiert ständig. Alle aus Brutkokons geschlüpften Larven sind positiv phototaktisch. Während des Schwimmens ist das Velum nach oben ausgebreitet, so daß die Augen das von der Wasseroberfläche einfallende Licht percipieren können. Der von der Echinospiraschale umhüllte Rumpf hängt an dem Velum (Br. 435  $\mu$ ) wie an einem Fallschirm. Die gallertige, voluminöse Echinospiraschale erleichtert anscheinend das Schwimmen. Zeitweise wird das Velum ruckartig zusammen- und auseinandergeklappt. Durch diese Ruderschläge wird das Tier kräftig vorangeschnellt oder seine Schwimmrichtung geändert.

Welcher Art sind nun die Beziehungen zwischen Styela und Velutina?

Offensichtlich hat die Ascidie in diesem Verhältnis keinen "Vorteil". Es besteht also keine Symbiose im engeren Sinne. Die Bohrschnecke Velutina velutina ist für Styela coriacea nur der Feind. Die Ascidie kann sich vor dem Angriff in keiner Weise schützen. Die Schnecke ist andererseits ein Nahrungsspezialist, der von der Beweidung einer Ascidiensiedlung streng abhängig ist. Außerdem findet Velutina in dem widerstandsfähigen Ascidienmantel einen sicheren Unterschlupf für ihre heranreifende Brut. Während der

Laichzeit der Schnecke muß für diese eine Freßhemmungsstim-  
mung bestehen, damit nicht an Stelle der Ascidie mit dem  
Gelege deren leerer Mantel zurückbleibt. N e b e n d e m  
R ä u b e r - B e u t e - V e r h ä l t n i s b e -  
s t e h t e i n r ä u m l i c h e r B r u t p a r a -  
s i t i s m u s . Im Gegensatz zu ähnlichen Fällen von  
Brutfürsorge im Tierreich machen die Larven nicht auch die  
Metamorphose auf ihrem Geburtsort durch, obwohl das dazu  
benutzte Wirtstier schon die definitive Nahrung bieten wür-  
de. Wie bei den meisten marinen Bodenevertebraten bleibt  
auch hier eine planktonische Larve als Verbreitungsstadium  
erhalten.

Abb. 16. Frischer Laich von Velutina velutina, zur Hälfte im Mantel der Ascidie Styela coriacea versenkt.

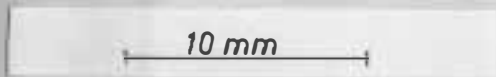
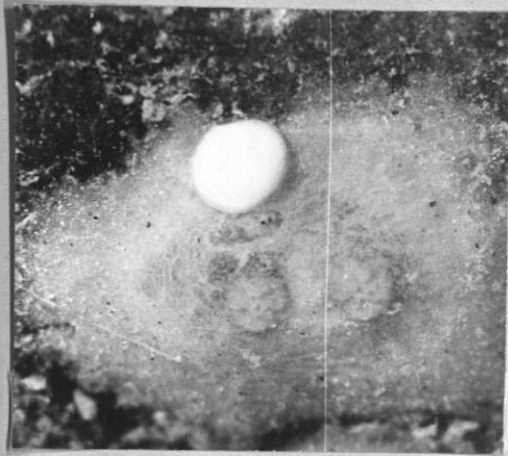


Abb. 17. Brutkokon von Velutina velutina. Der Mantel der Ascidie hat die Gallerthülle des Schneckengeleges umwachsen. Durch die Schlüpföffnung sind bereits die umherschwimmenden Veligerlarven zu sehen.



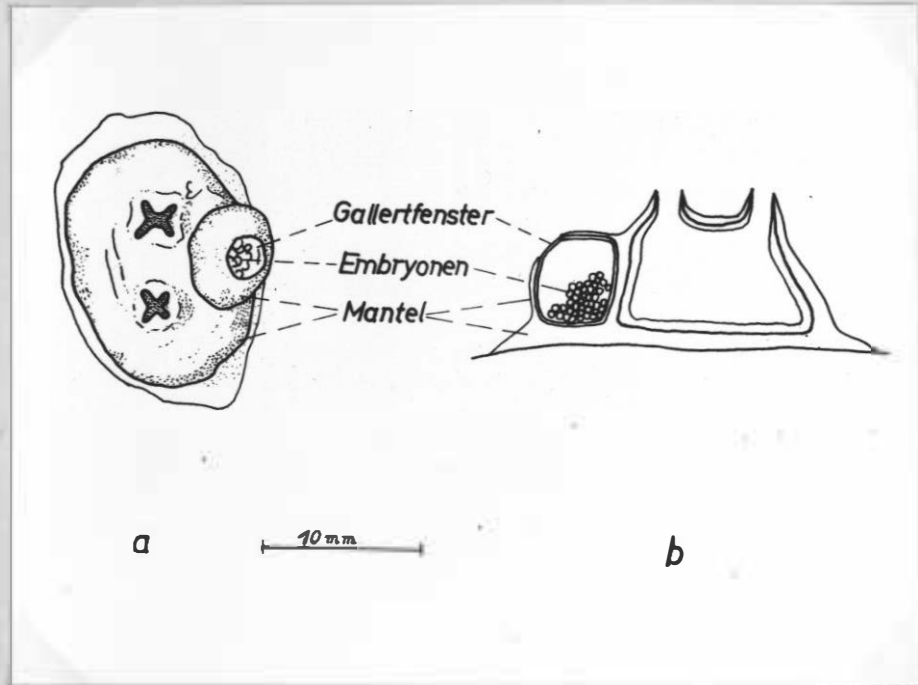


Abb. 18. Brutkokon von Velutina velutina im Mantel von Styela coriacea.  
a) Aufsicht, b) schematischer Schnitt, Schichtenfolge rekonstruiert nach Mikrotomschnitten.

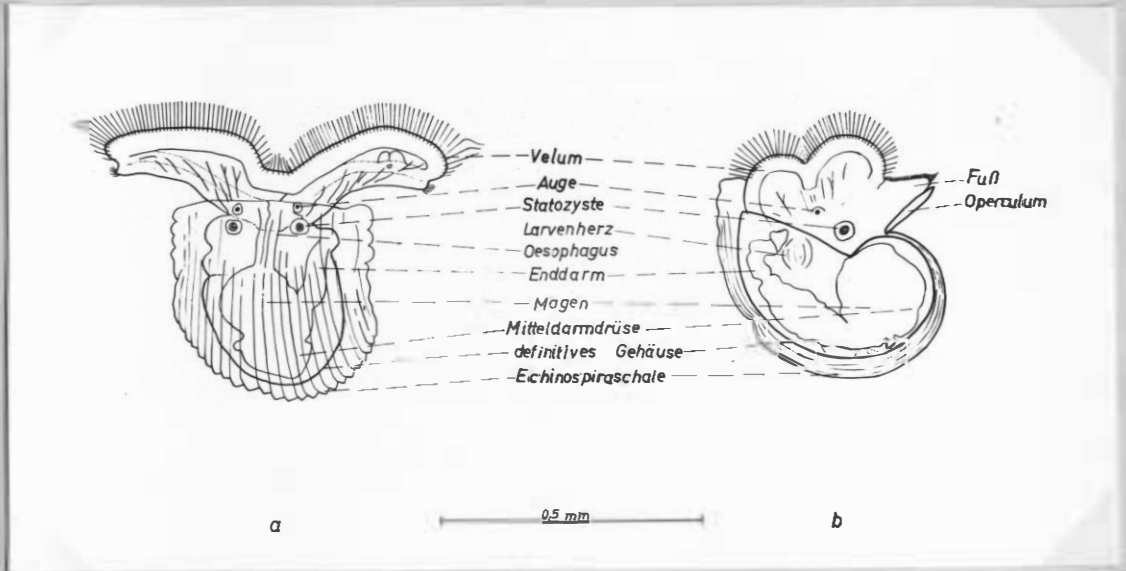


Abb. 20. Aus dem Brutkokon frisch geschlüpfte, planktonfähige Echinospiralarven von *Velutina velutina*.

a) dorsal, Velum ausgebreitet

b) lateral, Velum halb eingezogen.



## X. Zusammenfassung

Styela coriacea ALDER u. HANCOCK 1848 ist eine in ihrer Wuchsform sehr variable Ascidie, die in der Kieler Bucht eine Maximallänge von 22 mm erreicht. Sie wächst dort auf Steinen und Muschelschalen unterhalb der Vegetationszone in einer Tiefe zwischen 12 und 21 m, deren Wasser relativ ausgeglichene physikalische und chemische Eigenschaften besitzt. Sie ist ein Suspensionsfresser, deren Nahrung in der Hauptsache aus Detritus besteht.

Eine von der Wassertemperatur ausgelöste Fortpflanzungsperiode (Mai bis November) wechselt mit einer winterlichen Ruheperiode der Gonaden (Dezember bis April) ab, während der Eier und Spermien phagocytiert werden.

In der untersuchten Population sind gleichzeitig 3 bis 4 verschiedene Generationen nachweisbar, die maximal 20 Monate alt werden können.

Styela coriacea ist ein euryhalines, eurythermes Meerestier, das eine Verminderung des Salzgehaltes bis herab auf 15 ‰ verträgt. Darüber wirkt nur plötzlicher Salzgehaltswechsel um über 10 ‰ schädigend, Temperaturen über 17,5°C beschleunigen diese Schädigung.

Styela coriacea kommt als panboreale-arktische Art in den nördlichen Teilen des Atlantik und der Nordsee vor. Sie gehört zu den wenigen Ascidien, die auch im Brackwasser der westlichen Ostsee häufig sind.

Styela coriacea wird von der räuberischen Bohrschnecke Velutina velutina imitiert und gefressen, außerdem legt diese ihren Laich in den Mantel der Ascidie ab.

XI. Literaturverzeichnis  
=====

ANKEL, W.E.:

Prosobranchia; in: Tierwelt der Nord- u. Ostsee IX b 55  
(Grimpe & Wagler), 1936.

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE, A.:

Northern and Arctic Invertebrates; in the collection of  
the Swedish State Museum (Riksmuseum) VIII: Tunicata,  
1. Styelidae and Polyzoidae, Kungl. Svenska Vetenskaps-  
akademiens Handlingar, Bd. 63 No.2, p.15, Stockholm 1922.

BERRILL, N.J.:

The Tunicata, With an account of the British Species;  
Ray Society, London 1950.

BOURDILLON, A.:

Note sur le Commensalisme des Modiolaria et des Ascidi-  
dies; Faculté des Sciences de Marseille, Recueil des  
Travaux de la Station Marine d'Endoume 2, 198-199, 1950.

GESSNER, F.:

Meer und Strand (Studienbücher Deutscher Lebensgemein-  
schaften, herausg. Prof. Dr. F. Steinicke, Königsberg);  
Quelle u. Meyer, Leipzig 1940.

HARTMEYER, R.:

Neue und alte Styeliden aus der Sammlung des Berliner  
Museums; Mitteilg. a.d. Zool. Mus. Berlin, 8. Bd.,  
Berlin 1916.

HARTMEYER, R.:

Ascidiacea pt 1; in: The Danish Ingolf-Expedition,  
Volume II, 6, Zugleich eine Übersicht über die arktische  
und boreale Ascidienfauna auf tiergeographischer Grund-  
lage, p.511, Kopenhagen 1923.

HUNTSMAN, A.G.:

The Classification of the Styelidae; Zool. Anzeiger  
XI, 1, 482-501, 1913.

HUUS, J.:

Tunicata, Ascidiacea; in: Handbuch der Zoologie V,  
545-672.

HUUS, J.:

Ascidiacea; in: Tierwelt der Nord- u. Ostsee XII a<sub>3</sub>  
(Grimpe & Wagler), 1933.

JAECKEL, S. jun.:

Prosobranchiaten der freien Nordsee (nach den "Poseidon"  
Fängen 1902-1912); Verh.d.deutsch.Zool.Gesellschaft,  
207-220, 1951.

- KORSCHOLT u. HEIDER:  
Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere 2;  
G.Fischer, Jena 1936.
- KOWALSKI, R.:  
Untersuchungen zur Biologie des Seesternes *Asterias rubens* L. in Brackwasser; Kieler Meeresforschungen 11,  
201-213, 1955.
- LEBOUR, M.:  
The *Echinochamaea* Larvae (Mollusca) of Plymouth; Proc.  
Zool.Soc., 163-174, London 1935 b.
- MACGINITIE, G.E.:  
Natural History of Marine Animals; New York, London,  
Toronto 1949.
- MEYER, H.A., u. K. MÖBIUS:  
Fauna der Kieler Bucht, 2.Bd.: Prosobranchia u. Lamel-  
libranchia; Leipzig 1872.
- MICHAELSEN, W.:  
Die Thethyiden (Styeliden) des Naturhistorischen Muse-  
ums zu Hamburg (Mitteilg.a.d.Naturh.Museum in Hambg.);  
1911.
- MICHAELSEN, W.:  
Seescheiden oder Ascidae; in: Dahl, Fr., Die Tierwelt  
Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, 17.Teil,  
Fischer, Jena 1930.
- MILLAR, R.H.:  
The annual growth and reproductive cycle in four  
ascidians; J.Mar.biol.Ass. U.K. 31, 41-61, 1952/53.
- MILLAR, R.H.:  
*Ciona*; L.M.B.C. Memoirs on typical British marine  
plants and animals, University Press of Liverpool, 1953.
- MILLAR, R.H.:  
The annual growth and reproductive cycle of the Ascidian  
*Dendrodoa grossularia* (Van Beneden); J.Mar.biol.Ass.  
U.K. 33, 33-48, 1954.
- NAME, VAN, W.G.:  
The North and South American Ascidiaceans; Bulletin of the  
American Museum of Natural History, Vol. 84, p.285,  
New York 1945.
- PERES, J.M.:  
Recherches sur le Cycle sexuel de *Ciona intestinalis*  
(L.); Rec. Trav. Endoume 103, 153-183, 1952.
- REMANE, A.:  
Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- u.  
Ostsee; Tierwelt der Nord- u. Ostsee, Teil I a, 1940.

REMANE, A.:

Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt u. Ostsee; Kieler Meeresforschungen 11, 59-73, 1955.

RIEDLINGER, R.:

Untersuchungen über den Bau von *Styelopsis grossularia* der Ostsee; Nova acta ..., Abhandlg.d.Kaiserl.Leop.-Car. Deutschen Akad.d.Naturf. 81, 1-62, Halle 1903.

ROMEIS, B.:

Mikroskopische Technik; München 1948.

SCHLIEPER, C.:

*Stylarioides plumosus*, Eine monographische Darstellung; Z.Morphol.u.Ökol.d.Tiere 7, 320-383, 1927.

SCHLIEPER, C.:

Praktikum der Zoophysiology; 2.Aufl., G.Fischer, Stuttgart 1955.

SCHLIEPER, C.:

Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers (Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*); Kieler Meeresforschungen 11, 22-33, 1955.

SCHLIEPER, C. u. R. KOWALSKI:

Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis*; Kieler Meeresforschungen 12, 1 (im Druck).

SIMROTH, H.:

Gastropoden; in: Nordisches Plankton, Zool.Teil, 2.Bd., Kiel u. Leipzig 1911.

THORSON, G.:

Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates; Medd.Komm.Danm.Fisk- og Havunders Serie Plankton, Vol.4, 1946.

THORSON, G.:

Zur jetzigen Lage der marinen Bodentierökologie; Verh. d.deutsch.Zool.Ges. Wilhelmshaven, 276-327, 1951.

WERNER, E.u.B.:

Über den Mechanismus des Nahrungserwerbs der Tunicaten, speziell der Ascidien; Helgol.Wiss.Meeresuntersuchungen 5, 57-92, 1954.

ZIEGELMEIER, E.:

Beobachtungen über den Nahrungserwerb bei der Naticide *Lunatia nitida* Donovan (Gastropoda Prosobranchia); Helgol.Wiss.Meeresuntersuchungen 5, 1-33, 1954.

## Lebenslauf

Am 18.1.1931 wurde ich, Manfred Diehl, als deutscher Staatsbürger und Sohn des Prokuristen Bernhard Heinrich Diehl und seiner Ehefrau Frida Diehl, geb. Lang, in Hannover geboren. Nach vierjähriger Grundschulzeit besuchte ich ab 1941 die Humboldt-Schule zu Hannover. In den letzten beiden Kriegsjahren war ich wegen der Luftangriffe Gast-schüler der Oberschule Bad Pyrmont. 1948/49 lebte ich ein halbes Jahr in einer englischen Familie als Austauschschüler der Cotham-Grammar School Bristol. Anfang 1950 legte ich an der Humboldt-Schule in Hannover die Reifeprüfung ab.

Meine Eltern und zwei hervorragende Lehrer, Dr. K. Schubert (Naturwissenschaften) und St.-R. K. Hohnholz (Germanistik u. Altphilologie) erweckten in mir die Liebe zur Natur und Musik, wodurch mein Bildungsgang entscheidend bestimmt wurde.

Von 1950 bis 1955 studierte ich in Tübingen (4 Sem.) und Kiel (5 Sem.) Naturwissenschaften, speziell Biologie, insbesondere bei den Herren Professoren und Dozenten: Grell, Hartmann, Kühn, Magnus, Precht, Remane, Schlieper, Tischler, Weber (Zoologie), Bünning, Hoffmann, Raabe, Zimmermann (Botanik), Butenandt, Hahn, Juza, Wittig (Chemie), Kossel, Lochte-Holtgreven (Physik), Blumenberg, Spranger (Philosophie).