

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

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

German copyright law applies.

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

# Die Ökologie der Ascidie *Styela coriacea* in der Kieler Bucht<sup>1)</sup>

Von Manfred DIEHL

## A. Die Ascidie als Einzelorganismus

### 1. Artbestimmung

Die Abgrenzung der Ascidien-Arten und die Aufklärung ihrer phylogenetischen Beziehungen untereinander ist noch nicht abgeschlossen. Die Unklarheiten liegen in der Variabilität der äußeren Wuchsform dieser Tiere und in dem Mangel beständiger Skelettsubstanzen begründet. Zur sicheren Artkennzeichnung können allein anatomische Merkmale, besonders die Beschaffenheit des Darmtraktes und der Gonaden, verwendet werden.

Die hier untersuchte Art ist eine Monascidie, d.h. sie bildet keine Kolonien durch Knospung. Ihre Siphonenränder sind meist vierfach eingekerbt. Der Magen ist vom Oesophagus und vom Enddarm deutlich abgesetzt und liegt der Anwachsebene auf (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.

Nach 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 wurde. Synonyme oder Fehlbestimmungen für das gleiche Untersuchungsgebiet sind m.E. *Thetyum Loveni* (MICHAELSEN 1911), *Styela loveni* (ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE 1922), *Dendrodoa robusta* (SCHLIEPER 1927) und *Dendrodoa rustica* (REMANE 1940).

### 2. Äußere Erscheinungsform

Die Wachstumsform dieser Ascidie kann recht veränderlich sein, baso-apikal abgeflacht oder höher aufgerichtet (Abb.2). Der Mantel ist oft mit kleinen Hartkörpern, meist Sandkörnern, inkrustiert. Das Klebsekret zum Festhalten dieser Fremdkörper und zum Festhaften auf dem Substrat liefern drüsige Elemente, die in der basalen Testa (Tunicin-Mantel) besonders dicht enthalten sind. Der Mantel ist undurchsichtig und zäh, so daß der Artnamen *coriacea* (lederartig) gut zutrifft. Seine Farbe wechselt von Rotbraun bis Braunschwarz, entsprechend der epibiontischen Diatomen etc. (DIEHL 1956). Das leuchtende Rot der meist vierlappigen Siphonenränder erscheint von dem dunkleren Ascidienkörper lebhaft abgesetzt.

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

Aus der durch Verfärbung und Bewuchs rekonstruierten Lage der Hartkörper auf dem Meeresboden muß geschlossen werden, daß sich die Siphonen der darauf sitzenden Ascidien immer nach oben öffnen. Wahrscheinlich liegt ein positiver Phototropismus vor.

<sup>1)</sup> Gekürzter Teil einer Dissertation, für deren Anregung und Unterstützung ich Herrn Prof. Dr. C. SCHLIEPER zu großem Dank verpflichtet bin.

## B. Die Ascidie in ihrem Lebensraum

### 1. Biotop

Alle Ascidien wurden zusammen mit ihrem Haftsubstrat vom Meeresboden gedredgt. Das nächstgelegene dichte Vorkommen und damit der Hauptuntersuchungsort war der Abhang des „Strander Grasberges“ in der Kieler Außenförde (12 m Wassertiefe, westlich Tonne Kiel C). Dort ist durch die Wasserbewegung eine dichte Ansammlung von Hartkörpern zusammengetragen. Auf dem gelbbraunen, leicht schlickigen Sande liegen Steine, Schlackenstücke und besonders Schalenhälften abgestorbener Muscheln, am häufigsten von *Cyprina islandica*, *Astarte borealis* und *Astarte elliptica*, seltener von *Mya arenaria*, *Mya truncata* und manchmal *Mytilus edulis*. Alle Festkörper dieser Tiefenstufe sind fast regelmäßig mit *Styela coriacea* bewachsen. Unterhalb dieser Zone wird das Sediment dunkler. In dem schwefelwasserstofferzeugenden blauschwarzen Schlick unterhalb 14 m Tiefe fehlen Makroorganismen gänzlich. Oberhalb des 12 m tiefen Muschelschalenstreifens 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, nur sind dort die absolute Tiefenlage verschoben und die Zonen verbreitert.

### 2. Begleitfauna

Außer den direkt auf *Styela coriacea* sich aufhaltenden Organismen, besonders der Muschel *Musculus marmoratus* und der Raubschnecke *Velutina velutina* (DIEHL 1956b), leben in der gleichen Tiefenzone ständig eine Reihe anderer Tierarten. Neben den Ascidien auf denselben Festkörpern wachsen die Aktinien *Tealia felina* und seltener *Metridium senile*. Von ersterer wurden weißgraue, rötliche, dunkelrote und grüne Exemplare beobachtet. Außer den leeren Schalenhälften wurden lebend folgende Muscheln angetroffen: *Astarte borealis*, *Astarte elliptica*, junge *Cyprina islandica*, *Musculus nigra* und *Saxicava rugosa*. In dem detritusreichen Feinsand ist *Nassa reticulata* häufig, *Buccinum undatum* und *Neptunea antiqua* (Max. Gr. 4 cm) seltener. In den leeren Gehäusen dieser Schnecken und besonders in denen von *Littorina litorea* findet *Eupagurus bernhardus* Unterschlupf. Die Echinodermen sind durch *Psammechinus miliaris* und *Ophiura albida* vertreten. Beim Fang der Makrofauna dieser Zone fiel jedoch immer wieder der Individuenreichtum der Ascidie *Styela coriacea* auf.

### 3. Nahrung

Für ein dichtes Zusammenleben vieler Individuen der gleichen Art ist immer das Nahrungsangebot mit entscheidend. Die Ascidien gehören als Filtrierer (Suspensionsfresser) einem Lebensformtyp an, der als Nahrung Plankton oder Detritus benötigt. Mikroschnitte von frisch an Bord fixierten Tieren ermöglichten es, außer den Gonaden auch den Darmtrakt zu untersuchen. Der Darminhalt besteht in der Hauptsache aus Detritus. Dazwischen sind guterhaltene Schalen von Diatomeen eingestreut, bei denen die benthischen Formen die planktischen zahlenmäßig überwiegen. Anscheinend stammen die pennaten Diatomeen von der Oberfläche der bei dem „Laubwechsel“ zerriebe-

---

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 19)

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

Abb. 2: *Styela coriacea* auf typischem 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.

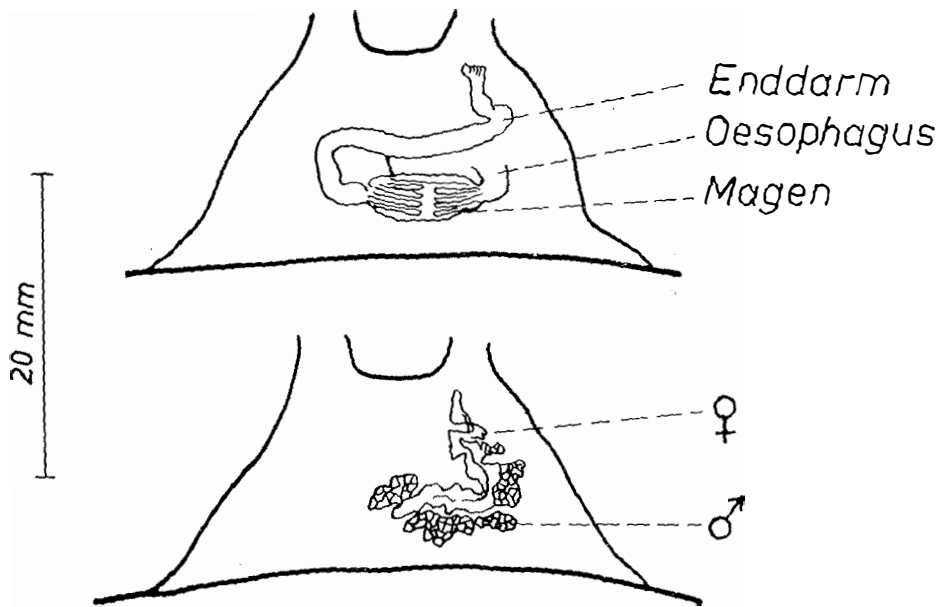


Abb. 1

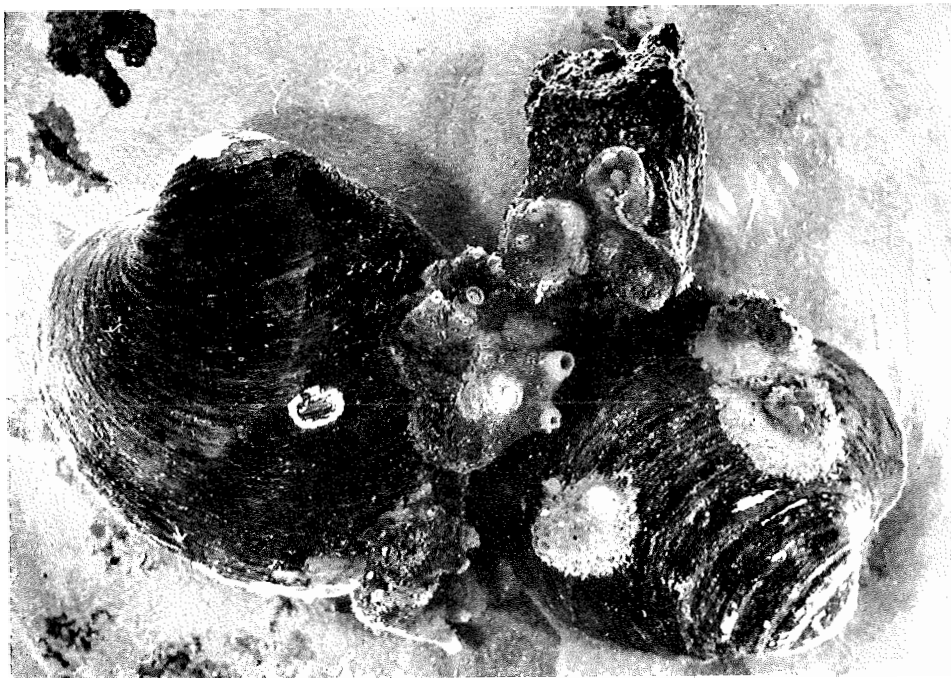


Abb. 2



Abb. 3 | 500  $\mu$



Abb. 4 | 500  $\mu$

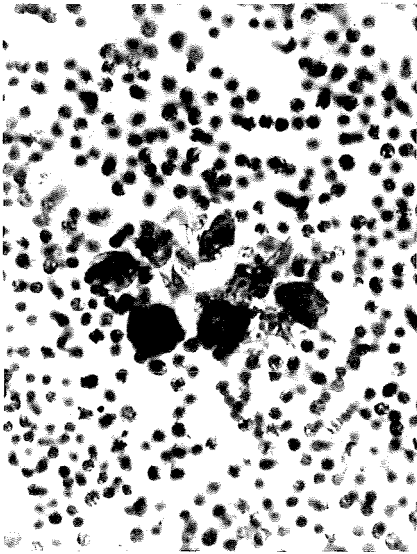


Abb. 5 | 50  $\mu$



Abb. 6 | 500  $\mu$

nen Algenhalli. Mengenmäßig übertrifft jedoch der Detritusgehalt des Magens und Enddarmes alle erkennbaren Organismenreste. *Styela coriacea* lebt m.E.vornehmlich von den im Wasser suspendierten unbelebten Teilchen, insbesondere von abgestorbenem Pflanzenmaterial. Die in der nächst höheren Tiefenzone wachsende Vegetation stellt vermutlich indirekt eine Hauptnahrungsquelle 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 schleim umhüllten, stets zu Boden sinkenden Faecesstückchen recht bedeutend. Die kontinuierliche Wasserfiltration und Defäkation einer dichten Ascidien siedlung beschleunigt also die Sedimentation. Der Schlickanteil des schmutzig graugelben Sandes an den Fundorten rührt einmal 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 u.U. die Struktur des Biotops verändern.

#### 4. Physikalische und chemische Eigenschaften des Wassers der Hauptfundstelle

Aus regelmäßigen Messungen am Hauptfundort wurde der jährliche Gang von Temperatur und Salzgehalt des Bodenwassers zusammengestellt (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:  $S = 12,9^{0}/_{00}$ ; 14. 8. 53:  $S = 24,4^{0}/_{00}$ ) je nach Windrichtung und Stromlage (vgl. 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:  $T = 19,2^{\circ} \text{C}$ ;  $S = 11,1^{0}/_{00}$ ) als das in 12,5 m Tiefe (z.B. 8. 7. 53:  $T = 14,2^{\circ} \text{C}$ ;  $S = 13,6^{0}/_{00}$ ). Zu dieser Jahreszeit lagert zwischen den beiden verglichenen Tiefenstufen die Sprungschicht einer stabilen thermohalinen Wasserschichtung. Daher verlaufen die Temperatur- und Salzgehaltsschwankungen in 12,5 m Tiefe langsamer und in engeren Grenzen als in 10 m Tiefe. Die hydrographischen Faktoren der Ascidienszone sind während des ganzen Jahres also wesentlich ausgeglichener als die der Vegetationszone.

---

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2●)

- Abb. 3: *Styela coriacea* vom 21. 9. 54. Schnitt durch mehrere reife Hodenfollikel. Peripher das Epithelium germinativum, zentralwärts davon Spermatocyten 1., dann 2. Ordnung, zentral Spermatozoen in relativ geringer Dichte (Vergrößerung  $120\times$ ).
- 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 Spermatocyten hervorgehende Spermatozoen sofort aufzunehmen ( $120\times$ ).
- Abb. 5: *Styela coriacea* vom 12. 5. 54. Teilbild eines Schnittes ähnlich der Abb. 4. Über das Gesichtsfeld verteilt sind Spermatocyten 2. Ordnung. Im Zentrum werden die aus diesen entstehenden Spermatozoen von Phagocyten aufgenommen und entfernt ( $900\times$ ).
- 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 ( $125\times$ ).

## 5. Faktorenanalyse

Vorbedingung für die Lebensmöglichkeit von *Styela coriacea* ist das Vorhandensein eines geeigneten Substrates, d.h. in diesem Falle von Hartkörpern, 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 Nahrungsangebot, hauptsächlich in Form von zerriebenem Pflanzenmaterial, für die dichte Besiedlung entscheidend, 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 Ascidienzone. Sessilen Organismen wird schon durch kurzfristig auftretende ungünstige physikalische und chemische Eigenschaften des Mediums die Grenze des Vorkommens gesetzt, da sie zu keiner Jahreszeit ausweichen können. Obwohl auch in der höher liegenden Vegetationszone hier und da noch Ansatzflächen frei bleiben, 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 BENEDEN zum sekundären Phytalbewohner (REMANE 1955) 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*.

## C. Fortpflanzung

Da weder Spermien und Eier, noch die Larven von *Styela* im freien Wasser des natürlichen Wohngebietes mit einfachen Planktonnetzfangen erbeutet werden konnten, wurden monatlich Mikrotomschnitte von frisch fixierten Tieren hergestellt<sup>1</sup>. Diese histologischen Bilder gestatten eine genaue Erkennung des Gonadenzustandes in verschiedenen Reifephasen (eine Auswahl zeigen Abb. 3 bis 9). — Der Jahreszyklus der Gonaden wurde schematisch zusammengefaßt (Abb. 11). Ein Vergleich mit den hydrographischen Faktoren (Abb. 10) läßt gewisse Beziehungen deutlich werden.

Von Mai bis November, bei Wassertemperaturen über +7° C, sind abgabebereite Eier vorhanden. Von Dezember bis April, bei Temperaturen unter +6° C, finden Ab-

<sup>1</sup> Ich darf auch an dieser Stelle dem Anatomischen Institut der Universität Kiel (Prof. Dr. W. BARGMANN) vielfach für Hilfe bei der Anfertigung der Schnitte und Mikrofotos danken.

### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 21)

- 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×).
- Abb. 8: *Styela coriacea* vom 8. 12. 54. Ovar im Überwinterungszustand. Alle großen Eier sind durch Phagocytose in Schollen aufgelöst. Die kleinen Oocyten mit Ruhe-kern werden nicht zerstört. Das Ovar einschließlich des Oviduktlumens ist zusammengeschrumpft (200×).
- Abb. 9: *Styela coriacea* vom 30. 4. 55. Teilbild aus einem Ovar. Phagocyten, umgewandelte ehemalige Follikelzellen, dringen gerade in das Ooplasma eines reifen Eies ein (550×).



Abb. 7



Abb. 8

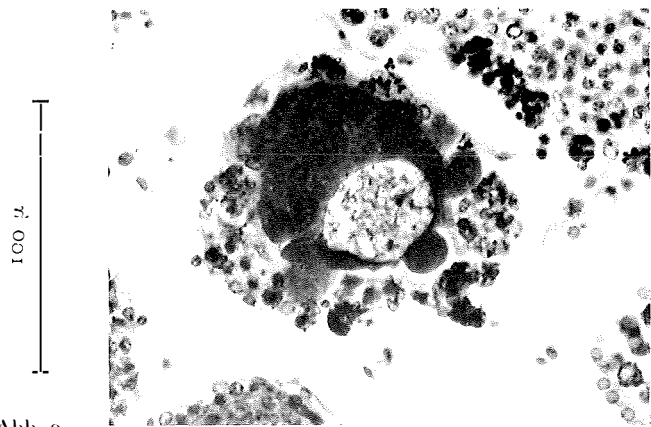
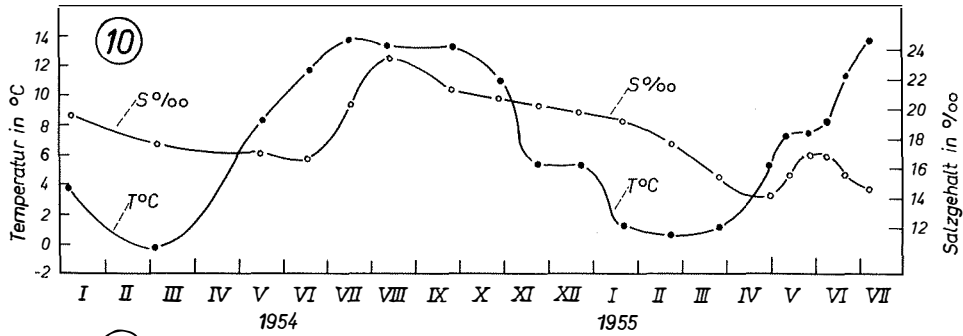


Abb. 9





11

♂ Spermatozoen	-	+	+	+		++	+	+	-	+
Phagocyten	+	-	-	-		-	+	+	+	+
♀ reife Oocyten	+	+	+	+		+-	-	-	-	-
zerfallene Eier	-	-	-	-		++	+	+	+	+

V VI VII VIII IX X XI XII I II III IV V VI  
1954 1955

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.-Dez. 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

12

Tafel 22

bauprozesse im Ovar statt. Unterhalb dieser Temperaturgrenze scheinen die Bedingungen für die Ei- und Larvenentwicklung nicht mehr gegeben zu sein. Die Abgabe der Gameten wird nicht nur durch einen Stillstand der Produktion, sondern auch durch einen Resorptionsvorgang der noch vorhandenen Geschlechtsprodukte unterbunden. In den Gonaden erfolgt zu dieser Zeit eine physiologische Umstimmung der undifferenzierten Zellelemente. Hierdurch werden in den Ovarien die Follikelzellen, in den Hoden die Spermatogonien, zu Phagozyten ausgebildet. Direkt durch die Temperatur des Mediums ausgelöst werden offenbar nur die Aktivitäts- und Ruheperioden der weiblichen Gonaden, während die entsprechenden Zustände im Hoden jeweils etwas später folgen. Daher besteht m.E. vielleicht eine Abhängigkeit der männlichen Gonade vom Temperaturfaktor unmittelbar nicht. Vermutlich geht vom Ovar während der Reifung von Eiern eine entwicklungsanregende, während der Resorption eine entwicklungs-hemmende Wirkung auf die umliegenden Hodenfollikel aus. Ob eine solche Beeinflussung hormonaler Art ist (für *Ciona* experimentell nachgewiesen von PERES, 1952), kann auf Grund histologischer Untersuchungen allein nicht beurteilt werden.

Die Fortpflanzungszeiten von *Styela* sind ausschließlich von der Wassertemperatur abhängig. Salzgehaltsschwankungen innerhalb der vorkommenden Grenzen beeinflussen diesen Jahresrhythmus nicht.

An der Population wurde ermittelt, daß der Beginn von Reife- und Abbauprozessen in den Hoden zeitlich auf die entsprechenden Vorgänge im Ovar folgt; an Einzeltieren wurde ermittelt, daß Ovar und Hoden selten zum gleichen Zeitpunkt reif sind. Beide Befunde ermöglichen zusammen den Schluß, daß *Styela coriacea* ein zeitlicher, proterogynher Zwitter ist. Die Fortpflanzung kann nur auf bisexuallem Wege stattfinden. Da die Vermehrung auch nicht durch Sprossung erfolgt, liegt kein Generationswechsel vor.

#### D. Wachstum

Um das Wachstum im natürlichen Lebensraum zu verfolgen, wurde monatlich eine möglichst große Anzahl frisch gefangener *Styela* in lebendem Zustand gemessen (insgesamt 4033 Exemplare).

##### 1. Die jahreszeitliche Verteilung einzelner Größenklassen

Am 17. 5. 54 überwogen die kleinsten Ascidien in der Population (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

##### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 22)

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. + = Keimzellen reichlich vorhanden, + = vorhanden, — = fehlend.

Abb. 12: Generationsschema der *Styela coriacea*-Population in der Kieler Außenförde.

##### Zeichenerklärung:

F 53 = Generation, die im Frühjahr 1953 geboren wurde

S 53 = Generation, die im Sommer 1953 geboren wurde

F 54 = Generation, die im Frühjahr 1954 geboren wurde

S 54 = Generation, die im Sommer 1954 geboren wurde

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 worden war. 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.

## 2. Generationsfolge

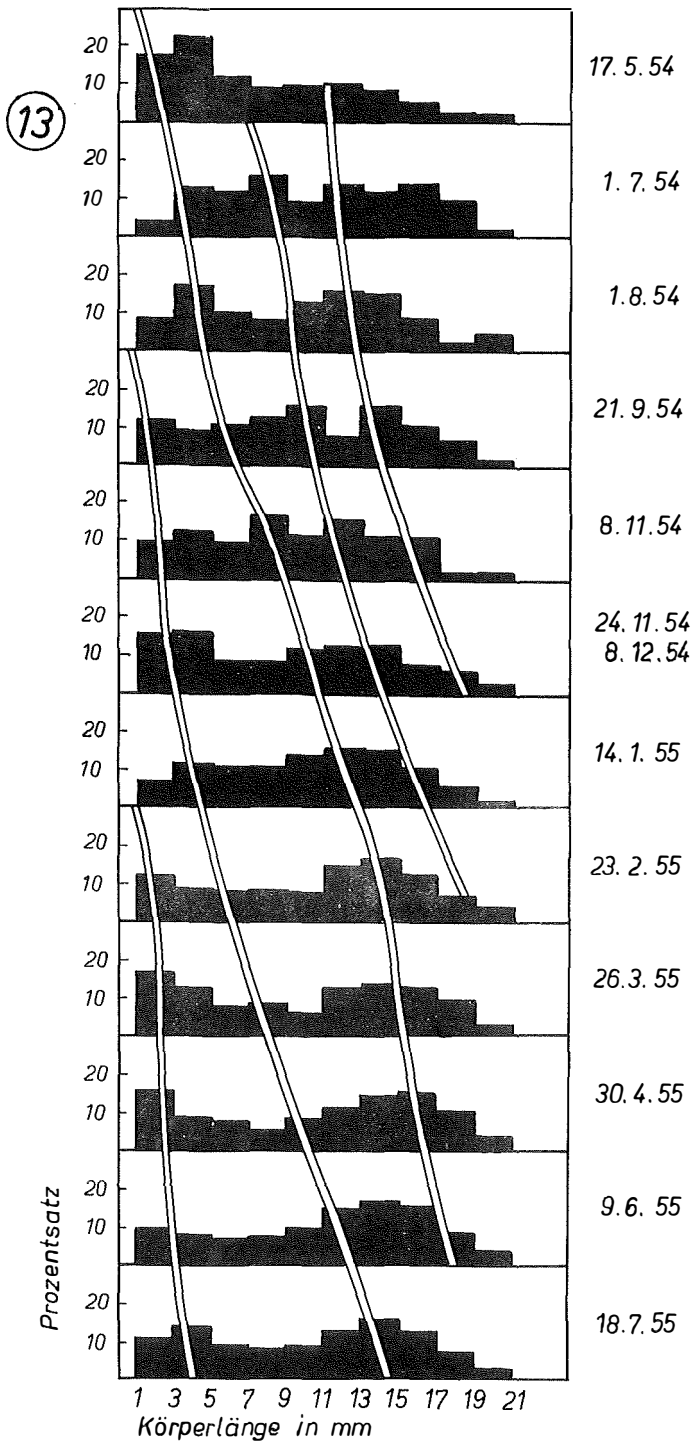
Unter der Voraussetzung, daß größere Individuen im allgemeinen älter sind als kleinere, läßt sich aus den Säulendiagrammen auch die Generationsfolge ablesen (Abb. 13). Die vermutlich in der spätsommerlichen Laichzeit 1953 geborene Generation (S. 53) war im Frühjahr 1954 etwa 2 bis 5 mm groß. Erst im November des gleichen Jahres hatten die 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 unsicher zu verfolgen. Sie erreichte am 1. 7. 54 eine mittlere Größe von 7 bis 9 mm, am 21. 9. 54 bereits 9 bis 11 mm, im November 11 bis 15 mm. Im Januar/Februar 1955 war diese Generation zahlenmäßig verringert unter den größten, absterbenden Tieren.

## 3. Altersbestimmung

Im allgemeinen stößt eine Altersbestimmung bei freilebenden Organismen ohne Skelettsubstanzen auf erhebliche Schwierigkeiten. Im marinen Lebensraum ist die einzige Möglichkeit hierzu durch die Messung der Wachstumsrate gegeben (MAGGINIE 1949). Auf Grund der beschriebenen Wachstumsuntersuchungen kann das Alter einzelner Größengruppen und das maximale Lebensalter von *Styela coriacea* relativ genau angegeben werden, weil die Entwicklungsphasen einer Population fortlaufend beobachtet wurden. Da die Larven von *Styela coriacea* nicht gefunden wurden, stellt die neuangesetzte, erst vor kurzem metamorphosierte Brut das jüngste überhaupt erreichbare Entwicklungsstadium dar. Nun läßt sich vom Auftreten dieser Jungtiere rückwirkend eine Beziehung zum Gonadenzustand der Elterngeneration anknüpfen (Abb. 11 u. 13). Durch Vergleichen mit der Laichzeit kann man für dieses Stadium ein Alter von 4 bis 5 Monaten schließen. *Styela coriacea* erlangt ihre Geschlechtsreife ab ca. 6 mm Länge. Sie tritt also erst nach dem auf die Geburt folgenden Winter ein, bei den Anfang des Sommers geborenen Individuen etwa nach 10 Monaten, bei im Herbst geborenen schon nach kürzerer Zeitspanne. Aus dem Generationsschema ergibt sich eine maximale Lebensdauer von 20 Monaten. Gegen Ende dieser Zeit läßt die Reizbarkeit nach, die Siphonen können nicht mehr geschlossen werden, etc. Wenn die Ascidien bis dahin nicht ihrem spezifischen Feinde, der Raubschnecke *Velutina velutina* (DIEHL 1956) zum Opfer gefallen sind, sterben sie ab.

Legenden zu der nebenstehenden Abbildung (Taf. 23)

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.



Tafel 23

### E. Resistenz

Die im Brackwasser der Ostsee lebenden marinen Arten vertragen Salzkonzentrationen, die geringer 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‰ S.

Im Experiment wurde zusätzlich untersucht, ob die Individuen der betreffenden Population an diese Salzgehaltsgrenzen gebunden sind, oder ob sie zumindest über

Tabelle 1

Die osmotische Resistenz von *Styela coriacea*. Gekürztes Protokoll eines typischen Versuches (lfd. P. Nr. 3). Das Verhalten erwachsener Individuen (8 bis 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 und -zeit	Salzgehalt des Versuchsmediums				
	10‰	15‰	20‰	25‰	30‰
9. 12. 54 9 <sup>57</sup>	●, —	o, +	O, ++	O, +	O, +
10. 12. 54 9 <sup>53</sup>	●, —	O, +	O, ++	O, ++	O, +
11. 12. 54 10 <sup>10</sup>	●, —	O, +	O, ++	O, +	O, +
13. 12. 54 11 <sup>30</sup>	●, —	O, ++	O, ++	O, ++	o, ++
14. 12. 54	●, —	O, +	O, ++	O, +	o, ++
15. 12. 54	●, —	O, +	O, ++	O, ++	●, —
16. 12. 54	●, —	O, +	O, ++	O, ++	●, —

Tabelle 2

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‰ und 25‰ Salzgehalt.

Herkunft der Versuchstiere: 9. 6. 55 aus T = +8,2° C,  
und S = 16,9‰

Versuchsdatum- und -zeit	Temperatur und 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>	O, +	O, +	o, ++	O, +	O, ++	O, ++
11. 6. 55 20 <sup>20</sup>	O, +	o, +	O, ++	O, +	O, ++	O, +
12. 6. 55 11 <sup>45</sup>	O, +	●, —	O, ++	O, +	O, ++	O, +
13. 6. 55 7 <sup>15</sup>	o, +	●, —	O, ++	O, +	O, ++	O, +
14. 6. 55 9 <sup>18</sup>	o, +	●, —	o, ++	o, +	O, ++	O, +
16. 6. 55 9 <sup>40</sup>	●, —	●, —	o, ++	●, —	O, ++	o, +

Zeichenerklärung für Tabelle 1 u. 2:

- O = Siphonen weit geöffnet,
- o = Siphonen wenig geöffnet,
- = Siphonen geschlossen,
- + + = Schließen der Siphonen nach Anklopfen an das Versuchsbecken,
- + = Schließen der Siphonen nach leichter mechanischer Reizung des Ascidienkörpers,
- = keine Reaktion nach Berührung.

kurze Zeit auch in anderen Salzkonzentrationen lebensfähig sind. Die osmotische und thermische Resistenz wurde in allen Versuchen an Hungertieren geprüft. Als Kriterien für die Aktivität bzw. die Lebensfähigkeit der äußerlich bewegungslosen Ascidien können zwei Reaktionen gelten, die Öffnungsweite und die reflektorische Verschießbarkeit der Siphonen. Beide gehen nicht immer parallel einher.

Die beiden Protokolle (Tabelle 1 u. 2) 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. 1 u. 2). Daher bilden die Populationen der Kieler Bucht anscheinend keine physiologische Rasse, die von denen salzreicherer Gewässer abgegrenzt ist. Dafür spricht auch ihre kontinuierliche Verbreitung.

Die im Experiment erzeugten plötzlichen Veränderungen des Salzgehalts 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 beiden 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. 2). 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 eurytherm bezeichnet werden.

## F. 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 (HUUS 1933). Zu den letzteren zählt auch *Styela coriacea*, die von mir an folgenden Orten festgestellt wurde: Geltinger Birk (Flensburger Förde), Boknis Eck und Stoller Grund (Eckernförde), Klever Berg und Strander Bucht (Kieler Förde), Breitgrund Süd und Ost (südlich Alsen), Gulstavs Flach (südlich Langeland).

Die relative Zonierung dieser Fundorte gleicht der für die Kieler Außenförde beschriebenen überall. Jedoch liegt die absolute Tiefe der erstgenannten Fundorte (Stoller Grund 14—16 m, Kieler Förde 12—13 m) 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. Selbst die Lichtansprüche von Rotalgen, wie *Phyllophora Brodiaei* 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 stromreichen Gebieten mit klarem Wasser dringen die Braun- und Rotalgen tiefer vor, hier besteht für die Ascidie eine Gelegenheit zur Festheftung erst in größerer Tiefe. In Richtung auf die Küste steigt die untere Vegetationsgrenze wegen der ungünstiger werdenden Beleuchtungsverhältnisse an, parallel hiermit geht eine Aufwärtsverlagerung des Vertikalvorkommens von *Styela coriacea*.

Bei nur geringer Anreicherung von Steinen und Muschelschalen unterhalb des Phytals nimmt die Besiedlungsdichte von *Styela coriacea* ab, die von *Ophiura albida* zu (z. B. Boknis Eck 19—20 m). Beide beanspruchen die gleiche Nahrung, die Ascidie suspendierten, der Schlangensterne sedimentierten Detritus. Je nach der Zahl der Hartkörper am Boden vertreten sich beide Arten im entsprechenden Biotop.

Während die der gleichen Familie angehörende *Dendrodoa grossularia* VAN BENEDEN beim Eintritt in die Ostsee zum sekundären Phytalbewohner (REMANE 1955) wird, bleibt *Styela coriacea* auf die Hartkörper unterhalb der Vegetationszone beschränkt. Diese beiden eng verwandten Arten schließen sich in ihrer Vertikalverbreitung aus, und zwar lebt *Dendrodoa grossularia* stets relativ höher als *Styela coriacea*. Vielleicht ermöglicht die Viviparie von *Dendrodoa* eine Besiedlung der häufig wechselnden Algenbestände in einer chemisch und physikalisch unausgeglichenen Zone. *Styela* hingegen gibt ihre unbefruchteten Eier ins freie Wasser ab. Sie kann wegen der längeren Entwicklungszeit wohl nur die liegengebliebenen Hartkörper einer Tiefenzone mit ausgeglichenen Bedingungen bewohnen.

*Styela coriacea* ist in der Beltsee und im Kattegat und Skagerak häufiger als in der offenen Nordsee; im Küstengebiet der südöstlichen Nordsee fehlt sie überhaupt. Sie geht jedoch bis in die subtropische Zone der westlichen Nordamerikaküste. *Styela coriacea* ist tiergeographisch eine panarktisch-panboreale Art (HARTMEYER 1923). — Mit Hilfe von Literaturangaben (bes. HARTMEYER u. ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE) und eigenen Beobachtungen über das vertikale und geographische Vorkommen läßt sich auch für *Styela coriacea* das bemerkenswerte Phänomen der Brackwassersubmergenz (REMANE 1940, 1955) nachweisen. Im Weißen Meer (ab 1,8 m) oder bei den Faröern (ab 0,4 m) wächst die Ascidie unmittelbar unter der Wasseroberfläche, in der weiteren Kieler Bucht in einem Tiefenbereich von 12—20 m. Diese Abwärtsverlagerung der oberen Vorkommensgrenze dürfte jedoch keineswegs allein auf den Einfluß des verminderten Salzgehalts zurückzuführen sein, sondern durch weitere ökologische Faktoren, in diesem Falle besonders Nahrungsmenge und Konkurrenz, mitbedingt sein.

### G. 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 zwischen 12 m und 21 m, deren Wasser relativ ausgeglichene physikalische und chemische Eigenschaften besitzt. Sie ist ein Suspensionsfresser, ihre Nahrung besteht in der Hauptsache aus Detritus.

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 drei bis vier 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. Außerdem wirkt plötzlicher Salzgehalts-

wechsel um über  $10^0/_{00}$  schädigend, Temperaturen über  $17,5^0$  C steigern diese Schädigung.

*Styela coriacea* gehört zu den wenigen Ascidien, die auch im Brackwasser der westlichen Ostsee häufig sind.

#### Literaturverzeichnis

- ÄRNBACK-CHRISTIE-LINDE, A.: Northern and Arctic Invertebrates; in the collection of the Swedish State Museum (Riksmuseum) VIII: Tunicata, 1. Styelidae and Polyzoidae, Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens 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. — DIEHL, M.: Die Ökologie der Ascidie *Styela coriacea* ALDER u. HANCOCK 1848 in der Kieler Bucht (westl. Ostsee). Dissertation Philosoph. Fakultät d. Univ. Kiel, 1956a. — DIEHL, M.: Die Raubschnecke *Velutina velutina* als Feind und Bruteinmieter der Ascidie *Styela coriacea*, Kieler Meeresf. 12, 2, p. 180—186, 1956b. — GESSNER, F.: Meer und Strand (Studienbücher Deutscher Lebensgemeinschaften. Herausgeb. Prof. Dr. F. Steinicke, Königsberg); Quelle u. Meyer, Leipzig 1940. — HARTMEYER, R.: Neue und alte Styeliden aus der Sammlung des Berliner Museums; Mitt. a. d. Zool. Mus. Berlin, 8. Bd., Berlin 1916. — HARTMEYER, R.: Ascidiacea pt. 1; in: The Danish Ingolf Expedition, Vol. II, 6. Zugleich eine Übersicht über die arktische und boreale Ascidiendfauna auf tiergeographischer Grundlage, 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, XIIa<sub>2</sub> (Grimpe & Wagler), 1933. — MACGINNIE, G. E.: Natural History of Marine Animals; New York, London, Toronto 1949. — MICHAELSEN, W.: Die Thethyiden (Styeliden) des Naturhistorischen Museums zu Hamburg (Mitt. a. d. Naturh. Museum in Hamburg) 1911. — MICHAELSEN, W.: Seescheiden oder Ascidiae; 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, Univ. 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 Ascidiens; Bull. of the American Mus. of Nat. 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- und Ostsee; Tierwelt der Nord- u. Ostsee, Teil Ia, 1940. — REMANE, A.: Die Brackwassersubmergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt u. Ostsee; Kieler Meeresforschungen 11, 59—73, 1955. — RIEBLINGER, R.: Untersuchungen über den Bau von *Styelopsis grossularia* der Ostsee. Nova acta ..., Abh. d. Kaiserl. Leop.-Car. Dtsch. Akad. d. Naturf., 81, 1—62, Halle 1903. — SCHLIEPER, C.: *Stylariodes plumosus*, Eine monographische Darstellung; Z. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, 7, 320—383, 1927. — SCHLIEPER, C.: Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers (Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*); Kieler Meeresforsch. 11, 1, p. 22—33, 1955. — SCHLIEPER, C. u. KOWALSKI, R.: Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis*; Kieler Meeresforschungen, 12, 1, p. 37—45, 1956. — THORSON, G.: Zur jetzigen Lage der marinen Bodentierökologie; Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven, 276—327, 1951. — WERNER, E. u. B.: Über den Mechanismus des Nahrungserwerbs der Tunicaten, speziell der Ascidien; Helgol. Wiss. Meeresunters., 5, 57—92, 1954.