

XII. a

Tunicata (Urochordata)

XII. a₁: Copelata

von A. BÜCKMANN, Helgoland

Mit 17 Abbildungen

32601

Charakteristik Die *Copelata* oder *Appendiculariae* sind kleine, fast stets zwittrige Tunikaten mit planktonischer Lebensweise. Als Bewegungsorgan dient ihnen ein Ruderschwanz, wie er auch den Larven der Aszidien eigen ist (Fig. 1, s; Fig. 2). Bei den Appendikularien bleibt er aber im Gegensatz zu jenen während des ganzen Lebens erhalten, ist ventral umgeschlagen und etwa in der Mitte der Bauchfläche des Rumpfes aufgehängt. Als axiale Stütze durchzieht ihn die Chorda (Fig. 2, ch), der jederseits ein Muskelband (mu) anliegt. Der ganze Schwanz ist gegen den Rumpf um 90° gedreht, derart, daß er die linke Seitenfläche nach vorn kehrt, und daß der wie bei allen Tunikaten dorsal gelegene Nervenstrang sich links von der Chorda befindet. — Der Kiemendarm hat nur zwei Kiemenspalten, die direkt ins Freie münden; ein Peribranchialraum fehlt also. Im Kiemenkorb liegt bei fast allen Arten eine Schleimdrüse, der Endostyl. Der Darmtraktus bildet eine nach vorn offene, U-förmige Schlinge. Der After liegt ventral.

Die dem Mund zunächst gelegene Zone der Epidermis ist in wechselnder Breite als hohes Drüsenepithel, das sog. Oikoplastenepithel, ausgebildet, dessen kutikuläre Abscheidung sich nach Lösung von der Matrix zu einer gallertigen Blase entfaltet, die eine manchmal verwickelt gebaute Fangeinrichtung für die Nahrung der

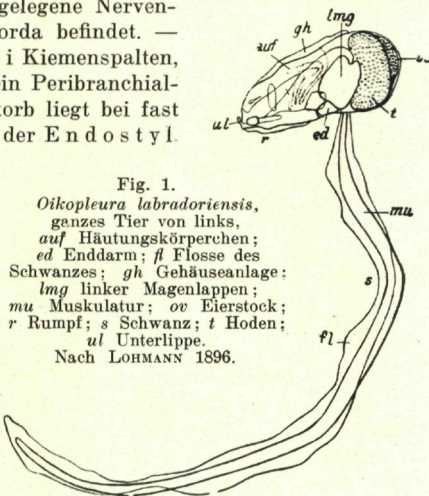


Fig. 1.

Oikopleura labradoriensis,
ganzes Tier von links,
auf Häutungskörperchen;
ed Enddarm; fl Flosse des
Schwanzes; gh Gehäuseanlage;
lmg linker Magenlappen;
mu Muskulatur; ov Eierstock;
r Rumpf; s Schwanz; t Hoden;
ul Unterlippe.

Nach LOHMANN 1896.

Tiere (Nannoplankton) darstellt. Bei manchen Formen umgibt die Blase das ganze Tier und erleichtert dann das Schweben im Wasser und die Fortbewegung. Bei anderen Appendikularien umhüllt das Gallertgebilde nur Teile des Vorderrumpfes, wird nur zum Nahrungserwerb entfaltet und schrumpft in der Ruhe zu einer kleinen Anlage zusammen. Zum mindesten bei den erstgenannten Arten kann das „Gehäuse“ verlassen und durch neue Abscheidungen ersetzt werden.

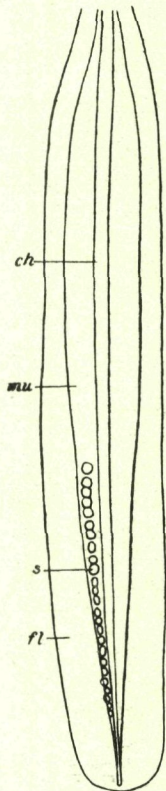


Fig. 2 Schwanz von
Oikopleura
labradoriensis.
ch Chorda; fl Flossen-
saum; mu Muskulatur;
s Subchordalzellen.

Systematik Die Arten der Appendikularien oder Copelaten sind alle scharf voneinander unterschieden. Variabilität scheint selten vorzukommen. Die wichtigsten systematischen Kennzeichen sind meist noch bei schlechter Erhaltung der Tiere zu erkennen. Nichtsdestoweniger erfordert die Bestimmung einige Übung. Wichtige Artkennzeichen sind: Die Form des Darmknäuels, das Vorkommen oder Fehlen von kugligen Zellen im Pharynx jederseits des Endostyls (Munddrüsen, in den Fig. mdr), sowie Vorkommen, Form und Zahl von ventral (rechts) der Chorda zwischen den Muskelbändern gelegenen Zellen, den Subchordalzellen (s); weiter: Vorkommen, Form und Anordnung von kleinen, stark lichtbrechenden Körperchen, die der Gehäuseanlage aufliegen (Häutungskörperchen; auf). Endlich werden die Bildung des Mundrandes, das Vorkommen einer nach vorn umgeschlagenen Hautduplikatur am Hinterrande des Oikoplastenepithels (Kapuze, kap), sowie verschiedenartiger Drüsenzellen im Pharynx und im Schwanz als Merkmal für die Arten benutzt.

Schlüssel für die Gattungen.

A. Magen vielzellig, in rechten und linken Abschnitt geteilt, die vorn median zusammenhängen; die Speiseröhre mündet in den oberen Rand des linken Magenlappens

Oikopleura Mert.

B. Magen besteht aus wenigen großen Zellen, ist ungeteilt; die Speiseröhre mündet vorn in denselben:

1) Magen und Darm auf den sehr großen, birnförmigen Enddarm aufgelagert

Appendicularia Fol.

2) Enddarm klein, rechts neben oder hinter dem Magen gelegen

Fritillaria Quoy & Gaimard.

1. *Oikopleura* Mertens.

Oikoplastenepithel erstreckt sich dorsal bis über den Magen und bildet auch ventral eine breite Zone; Mundöffnung mit halbkreisförmiger

Unterlippe (Fig. 1, 9; ul). Vom Pharynx deutlich abgesetzte Kiemen-
gänge (Fig. 9, kg) führen nach hinten und unten zu den äußeren
Kiemenöffnungen (k), die jederseits des Enddarms (ed) liegen; Rumpf
gedrungen; Schwanz drei- oder mehrmals so lang wie der Rumpf;
Schwanzflosse nach der Wurzel zu allmählich verschmälert (Fig. 2).
Das entfaltete Gehäuse umgibt das ganze Tier (Fig. 13).

Schlüssel für die Arten.

A. Mit Munddrüsen; Ein Ovar¹⁾.

- 1) Zwei Subchordalzellen; rechter Magenlappen mit ventralem
Blindsack, linker im Umriß rechteckig

O. dioica Fol (Fig. 3 u. 9).

- 2) Mehrere Subchordalzellen; rechter Magenlappen ohne Blindsack.
 - a. Linker Magenlappen trapezförmig, an der Cardia tief einge-
buchtet; Häutungskörper in mehrfach gefalteter Reihe angeord-
net; eine Reihe großer blasiger Subchordalzellen

O. labradoriensis Lohm. (Fig. 1 u. 2).

- b. Linker Magenlappen an der Cardia nicht eingebuchtet, rund-
lich; Häutungskörperchen liegen verstreut; zahlreiche kleine,
verästelte Subchordalzellen . . . *O. vanhoeffeni* Lohm. (Fig. 4).

B. Ohne Munddrüsen.

Linker Magenlappen hinter der Cardia in einen langen, schräg nach
oben und nach hinten führenden, sich allmählich verjüngenden
Blindsack ausgezogen *O. fusiformis* Fol. (Fig. 5).

O. dioica Fol. — In der Gehäuseanlage (Fig. 3, gh) plättchen-
förmige, in kurzen Reihen angeordnete Häutungskörperchen (Fig. 3, auf);
Ösophagus mündet in die obere hintere
Ecke des im Umriß rechteckigen
linken Magenlappens (img). — Einzige
getrenntgeschlechtliche Appendikularie;
die Gonaden liegen dem Darmknäuel
von hinten an; 2 spindelförmige, ge-
trennt liegende Subchordalzellen im
Schwanz; Rumpflänge bis 1300 μ .

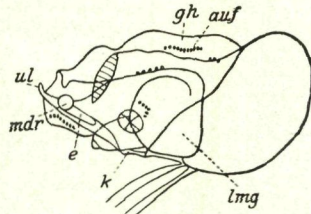


Fig. 3. *Oikopleura dioica*, linke
Rumpfseite.
e Endostyl; k Kiemenöffnung;
mdr Munddrüse;
andere Bezeichnungen wie in Fig. 1.
Aus LOHMANN 1901.

O. labradoriensis Lohmann.

— Häutungskörperchen (Fig. 1, auf)
kolbenförmig, von einem Faden durch-
zogen, der an einem Pole austritt und
auf der Grenzmembran der Gehäuse-
anlage weiter verläuft. Hinter der
Mündung des Ösophagus bildet der linke Magenlappen einen kleinen
Blindsack. Die Keimdrüsen liegen der Hinterwand des Darmknäuels
an; ein Stab von Subchordalzellen im unteren Drittel des Schwanzes
(Fig. 2, s); Rumpflänge bis 2400 μ .

¹⁾ Zwei Ovarien hat nur *O. chamissonis* Mertens, eine Art, die bisher nur in der
Behringsstraße gefunden ist. Ein Stück soll jedoch an der Küste von Northumberland
gefangen sein.

O. vanhoeffeni Lohmann. — Häutungskörper bohnenförmig; linker Magenlappen im Umriß rundlich, ohne Blindsack hinter der Cardia. Die Keimdrüsen liegen der Hinterwand des Darmknäuels an;

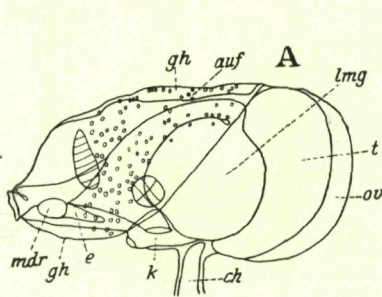


Fig. 4. *Oikopleura vanhoeffeni*. — A Rumpf von links, B Schwanz (Flosse weggelassen), daneben einige Subchordalzellen (a) stärker vergrößert; b Chorda, c Muskel, übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1 und 3. — Aus LOHMANN 1901.

verästelte Subchordalzellen (Fig. 4B) bis über die Hälfte der Schwanzlänge aufwärts zerstreut; Rumpflänge bis 7000 μ .

O. fusiformis Fol. — Rumpf sehr gestreckt; Munddrüsen, Häutungskörperchen und Subchordalzellen fehlen. Der große Blindsack des linken Magen-

lappens liegt der Hinterwand der Speiseröhre nicht an. Die Keimdrüsen umfassen in der Reife das Darmknäuel auch seitlich; Rumpflänge bis 1200 μ .

2. *Appendicularia* Fol.

Oikoplastenepithel erstreckt sich dorsal bis über den Magen, bildet aber ventral nur eine schmale Zone (Fig. 6 B, rd); Mundöffnung ganzrandig; Kiemöffnungen ohne abgesetzte Kiemengänge, vorn nahe dem Endostyl gelegen; Magen und Darm dem großen Enddarm aufgelagert (Fig. 11). Die Gonaden liegen der Hinterwand des Darmknäuels eng an; Rumpf gedrunken, birnförmig;

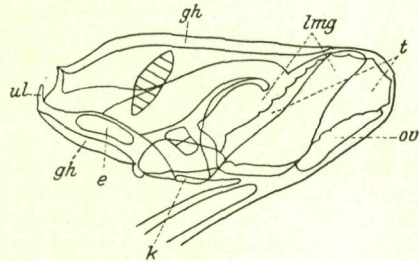


Fig. 5. *Oikopleura fusiformis*, linke Rumpfseite. Bezeichnungen wie in Fig. 1 und 3. — Aus LOHMANN 1901.

Schwanzflosse nach der Wurzel zu allmählich verschmälert (Fig. 6 A). Das entfaltete Gehäuse umschließt das ganze Tier. Einzige Art:

A. sicula Fol. — Rumpflänge bis 450 μ ; Schwanz mehr als dreimal so lang wie der Rumpf; Flosse am Ende breit ausgeschnitten.

3. *Fritillaria* Quoy & Gaimard.

Oikoplastenepithel bedeckt dorsal nur den Kiemenkorb (Fig. 7, 8); am Hinterrande desselben ist die Haut bei den Arten des Gebiets kapuzenähnlich nach vorn umgeschlagen (Fig. 6, 7; kap); ventrales Oikoplastenepithel schmal; Kiemöffnungen vorn nahe dem Endostyl gelegen, ohne Kiemengänge; Mundränder mit Lappen- oder Kieferbildungen; Enddarm klein, bei den Arten der Nord- und Ostsee schräg hinter dem Magen gelegen. Die Gonaden liegen frei im hinteren Teil

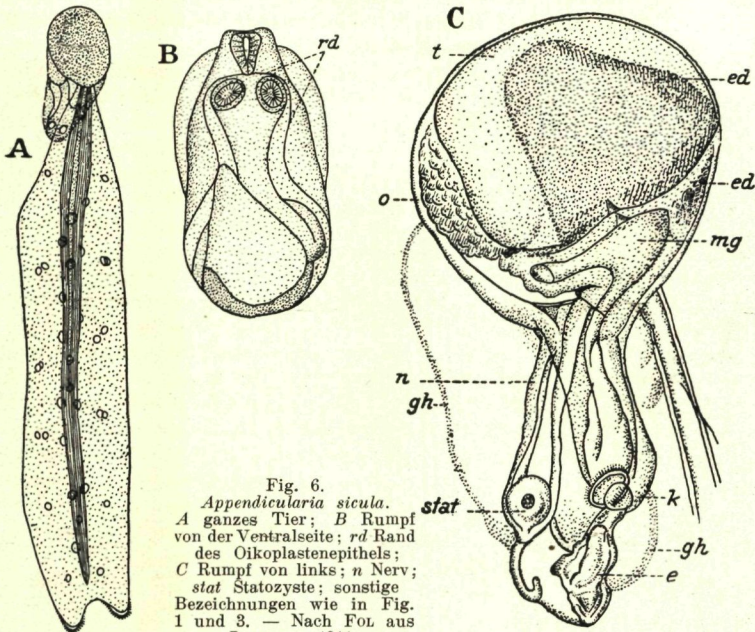


Fig. 6.
Appendicularia sicula.
 A ganzes Tier; B Rumpf
 von der Ventralseite; rd Rand
 des Oikoplastenepithels;
 C Rumpf von links; n Nerv;
 stat Statocyste; sonstige
 Bezeichnungen wie in Fig.
 1 und 3. — Nach FOL aus
 LOHMANN 1911.

der Leibeshöhle; Rumpf langgestreckt und abgeflacht; Schwanz nur 1 bis $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie der Rumpf, mit breiter Flosse, die nahe an der Wurzel plötzlich zu einem schmalen Saum eingezogen ist. Das entfaltete Gehäuse umschließt nur einen Teil des Vorderrumpfes.

Schlüssel für die Arten.

A. Mund von membranösen Lappen umgeben; Endostyl schlank; rechts dahinter auf dem Pharynxboden ein Paket von Drüsenzellen

F. venusta Lohm. (Fig. 7).

B. Jederseits der Mundöffnung eine kräftige, plasmatische Kieferplatte; Endostyl kurz und gedrunken; kein Pharyngealpaket

F. borealis Lohm. (Fig. 8).

F. venusta Lohmann. — Kapuze groß, überragt vorn die Mundöffnung; Rumpf breit und flach, an der Keimhöhle mit flügelartigen Anhängen; Kiemenöffnungen (Fig. 7, k) sehr klein und rund; Ovar kugelig; Hoden walzenförmig, gestreckt, in der Längsachse des Rumpfes hinter dem Eierstock gelegen (Fig. 10; ov, hd); Schwanzflosse sehr breit, am Ende breit gespalten; Muskulatur des Schwanzes breit, aber zart; Rumpflänge bis 1100 μ . (Das in Fig. 7 wiedergegebene Stück stammt nicht aus der Nordsee, wo die Art nur sehr spärlich beobachtet wurde, sondern aus dem Guineastrom des Atlantik; Material der deutschen Südpolar-Expedition.)

F. borealis Lohmann. — Mit zarter Kapuze; Rumpf in der Keimhöhlenregion feigenförmig verbreitert, bisweilen mit flügelartigen Anhängen; drei Formen:

- 1) *f. typica*: Ovar kugelig, median gelegen; Hoden walzenförmig, in der Längsachse des Körpers hinter dem Eierstock; Muskulatur des Schwanzes am Ende in eine Spitze ausgezogen. — In unserem Gebiet und in den Polarmeen häufig.

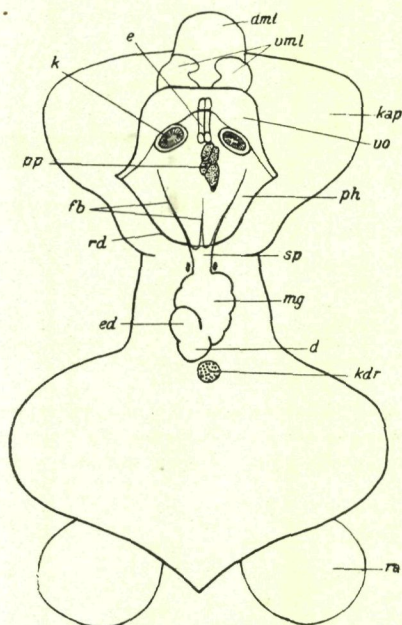


Fig. 7.

Fritillaria venusta, Rumpf von der Ventralseite. *d* Darm; *dml* dorsaler Mundlappen; *e* Endostyl; *ed* Enddarm; *fb* Flimmerbögen; *k* Kiemenöffnungen; *kap* Kapuze; *kdr* Keimdrüsen (jugendliche Anlage); *mg* Magen; *ph* Kiemenkorb; *pp* Pharyngealpaket; *ra* Rumpfanhänge; *rd* Rand des Oikoplastenepithels; *sp* Speiseröhre; *vml* ventraler Mundlappen; *vo* ventrale Oikoplastenzone.

Original nach einem Stück der Deutschen Südpolarexpedition aus dem Guineastrom (Atlantik).

- 2) *f. sargassi* (identisch mit *Fritillaria sargassi* Lohm.): Ovar kugelig, links von der Mittellinie gelegen; Hoden strangförmig, mit proximalem, rechts gelegentlichem Fortsatz. Schwanzmuskulatur am Ende breit abgeschnitten. — Warmwasserform, in Nord- und Ostsee nicht beobachtet.

- 3) *f. intermedia*: Lage und Anordnung der Gonaden wie bei *f. typica*; Muskulatur des Schwanzes am Ende breit abgeschnitten. — Übergangsform, in Nord- und Ostsee beobachtet.

Rumpflänge der Art bis 1300 μ .

Technik der Untersuchung. Konservierte Appendikularien werden am besten mit Glycerin aufgehellt. Zur Bestimmung können auch die Arbeiten von FOL (1872) und von LOHMANN (1896, 1901, 1911) herangezogen werden.

Eidonomie und Anatomie

Der eigenartige Bau der Appendikularien ist nur im Zusammenhang mit ihrer pelagischen Lebensweise und dem Nahrungserwerb mit Hilfe der vom Oikoplastenepithel gebildeten Gallertblasen zu verstehen. Besonders auffällig ist die Stellung des Schwanzes (Fig. 1, 6, 8), der mit der morphologisch linken Seitenfläche nach vorn gedreht, von der Mitte der Bauchfläche des Rumpfes herabhängt. Der Rumpf ist entweder gedrunken gebaut (Fig. 1, 3 bis 6) oder lang gestreckt und dorsoventral abgeflacht (Fig. 7, 8), dann bisweilen (Fig. 7) mit Schwebefortsätzen versehen. Wir können an

ihm 3 Abschnitte unterscheiden: den Bereich des Kiemenkorbes mit Mund- und Kiemenöffnungen (k), Hirnganglion (Fig. 9, cg) und Sinnesorganen; den Bereich des Darmknäuels mit dem Herzen (Fig. 10, h); und den Bereich der Keimdrüsen. Diese drei Abschnitte folgen in der Achse des Körpers von vorn nach hinten aufeinander. Während sie aber bei den gedrunge-
nen Formen *Oikopleura* und *Appendicularia* ohne äußere Gliederung ineinander übergehen, indem die einzelnen Organe sich dicht aneinander anschmiegen, sind die Abschnitte im *Fritillaria*-rumpfe voneinander abgesetzt und die Organe liegen mehr oder minder frei in der zelllosen Gallerte, die bei allen Copelaten die primäre Leibeshöhle erfüllt. Die äußere Umhüllung des Körpers wird in der weiteren Umgebung des Mundes von dem hohen Drüsenepithel der Oikoplastenzellen gebildet, über dem die Gehäuseanlage (gh) als gallertige Schicht abgeschieden wird. Im übrigen ist die Epidermis ein flaches, oft wenigzelliges Epithel, dessen mechanische Leistung auf der sehr

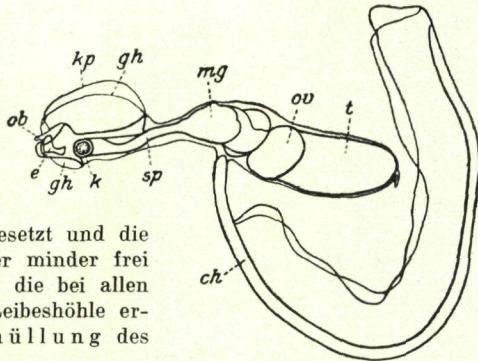


Fig. 8. *Fritillaria borealis* f. *typica*, ganzes Tier von links. — ob plasmatische Lappen des Mundrandes; andere Bezeichnungen wie in Fig. 1 bis 3.
Aus LOHMANN 1901.

Drüsenepithel der Oikoplastenzellen gebildet, über dem die Gehäuseanlage (gh) als gallertige Schicht abgeschieden wird. Im übrigen ist die Epidermis ein flaches, oft wenigzelliges Epithel, dessen mechanische Leistung auf der sehr

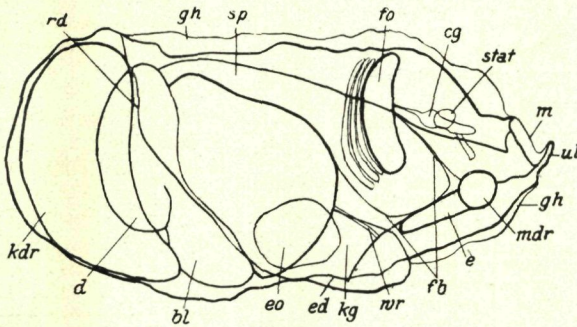


Fig. 9. *Oikopleura dioica*, rechte Rumpfseite.
bl Blindsack des rechten Magenlappens; cg Hirnganglion;
d Darm; e Endostyl; ed Enddarm; eo Eisencher Oikoplast;
fb Flimmerbänder; fo Folscher Oikoplast; gh Gehäuseanlage;
kg Kiemengang; m Mund; mdr Munddrüse; rd Rand des
Oikoplastenepithels; sp Speiseröhre; stat Statocyste;
ul Unterlippe; nr Wimperring. — Etwas verändert nach
LOHMANN 1896.

starken und widerstandsfähigen Basalmembran beruht. An verschiedenen Stellen können der Epidermis Drüsenzellen anliegen, so z. B. im Bereich des Kiemenkorbes die systematisch bedeutsamen Munddrüsen

(mdr) mancher Oikopleuren. — Die M u n d ö f f n u n g ist von Tastborsten umstellt. Bei *Fritillaria* zeigt sie verschiedenartige Lappenbildung (Fig. 8, ol), bei *Oikopleura* eine halbkreisförmige Unterlippe (Fig. 1, 3, 5, 9; ul); bei *Appendicularia* ist sie ganzrandig. Sie führt in die K i e m e n h ö h l e, auf deren Boden eine schleimabsondernde Drüse, der Endostyl (e), liegt. Vom Rande des Endostyls zieht sich jederseits ein Streifen von Flimmerzellen (die Flimmerbögen, Fig. 7; 9, fb) an der seitlichen Pharynxwand hinauf und im Bogen nach hinten, um sich dorsal zu vereinigen. Auch ventral fließen die Flimmerbänder hinter dem Endostyl median zusammen, und beide medianen Bänder verlaufen nach hinten in das Flimmerepithel der Speiseröhre hinein, die sich in der Hinterwand des Kiemenkorbcs trichterförmig öffnet (sp). Vom Kiemenkorb führen zwei ventrale Kiemenspalten (*Fritillaria*, *Appendicularia*; Fig. 6 C; 7; 8, k) oder zwei schräg nach hinten und unten führende Kiemengänge (*Oikopleura*, Fig. 9, kg) nach außen. In den Kiemenspalten bzw. -gängen liegt je ein Ring von Wimperzellen (Fig. 9, wr), deren Tätigkeit einen Wasserstrom durch Mundöffnung und Pharynx erzeugt. Das D a r m k n ä u e l hat die Form eines liegenden, mit der Öffnung nach vorn gerichteten U. Dabei befindet sich der Darm rechts vom Magen (*Fritillaria*, Fig. 10; *Appendicularia*, Fig. 11) oder ventral vom rechten Lappen des zerteiligen Magens (*Oikopleura*, Fig. 12). Der Enddarm mündet ventral in der Körpermitte vor dem Ansatz des Schwanzes. Ventral vom Darmknäuel liegt das Herz (Fig. 10, h). Die Gonaden finden sich bei den Formen unseres Gebietes stets hinter dem Darmknäuel, entweder dessen

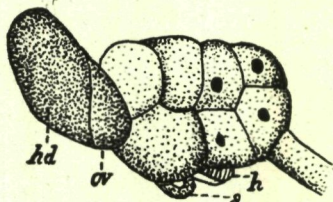


Fig. 10. Darmknäuel von *Fritillaria venusta*, von rechts.
a After; h Herz; hd Hoden; ov Eierstock.
Aus LOHMANN 1911.

Hinterwand dicht anliegend (bei *O. fusiformis* auch dasselbe seitlich umfassend; Fig. 5) oder in Kugel- bzw. Walzenform in der geräumigen Keimhöhle hintereinander gelegen (Fig. 7, 8, 10). Das Zentralnervensystem liegt dorsal, das Hirnganglion im Bereich des Kiemenkorbcs (Fig. 9, cg). Seine Zellen bilden die Wandung der ihm links anliegenden Statozyste, während Zellfortsätze zu dem rechts vom Ganglion gelegenen, in die Pharynxhöhle mündenden Wimpertrichter führen. Nach

vorn gibt das Hirnganglion ein Nervenpaar ab, das zu den Sinnesorganen des Mundrandes geht. Bei den Oikopleuren umschließt ein zweites Hirnnervenpaar den Pharynx und innerviert eine unpaare Zellgruppe, die ventral im Oikoplastenepithel liegt, die „Kehldrüse“ (nach LOHMANN; MARTINI sieht darin ein Sinnesorgan). Nach hinten tritt aus dem Hirnganglion der Hauptnervenstrang aus (Fig. 6 C, n), der dorsal über das Darmknäuel hinweg, zwischen diesem und den Keimdrüsen hindurch im Bogen zum Schwanzansatz und im Schwanz links von der Chorda entlangzieht. Bald nach dem Verlassen des Hirnganglions gibt der Hauptstrang jederseits einen Ast ab, der zum Wimpernring in der Kiemeneröffnung der betreffenden Seite geht. Im Schwanz

liegen im Verlauf des Nerven ein Haupt- und mehrere kleinere Schwanzganglien, und eine Reihe von Nerven gehen zu den Muskelzellen des Schwanzes. Der Schwanz (Fig. 2, 6) wird in seiner ganzen Länge von der Chorda durchzogen, die beim erwachsenen Tier nicht mehr in den Rumpf hineinreicht. Sie besteht aus einer zelligen Scheide, die mit Gallerte prall gefüllt ist, und stellt einen kräftigen, elastischen Stab dar. Die Muskelbänder jederseits der Chorda bestehen aus 10 in der Längsrichtung des Schwanzes aufeinander folgenden Zellen bzw.

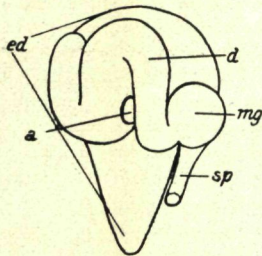


Fig. 11.
Darmknäuel von *Appendicularia sicula*, von oben. — *a* Anhang des Darmes; *d* Darm; *ed* Enddarm; *mg* Magen.
Aus LOHMANN 1896.

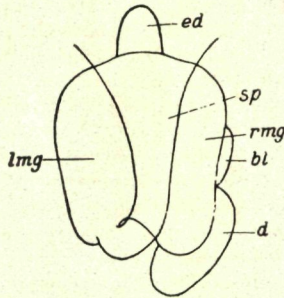


Fig. 12.
Darmknäuel von *Oikopleura dioica*, von oben gesehen. — *bl* Blindsack des rechten Magenlappens; *d* Darm; *ed* Enddarm; *lmg* linker, *rmg* rechter Magenlappen; *sp* Speiseröhre.
Original.

aus einem Syncytium mit ebensoviel Kernen. Die Epidermis ragt jederseits über die Fläche der Muskeln hinaus und bildet eine breite Flosse (Fig. 2, fl). Während der Nervenstrang links von der Chorda liegt, findet man rechts (ventral) von ihr bei manchen Oikopleuren die sog. Subchordalzellen (Fig. 2, s; 4 B, a), welche die Reste eines embryonalen Schwanzentoderms darstellen sollen. — Der ganze Körper der Copelaten ist aus einer möglichst geringen Zahl von Zellen zusammengesetzt. MARTINI stellte fest, daß Zahl und Lage der Zellen (im Oikoplastenepithel und in anderen Organen) bei den untersuchten Arten konstant ist.

Vorkommen

Die große Mehrzahl der Appendikularien gehört dem Plankton des freien Ozeans an. Dort sind sie, vornehmlich in den oberen 200 m, in großer Menge vorhanden und stehen in den Fängen der Planktonnetze an Zahl nur den Kopepoden unter den tierischen Planktonten nach. Doch fehlen die meisten Arten in Küstennähe, selbst dort, wo Temperatur und Salzgehalt des Küstenwassers sich von denen der Hochsee nicht wesentlich unterscheiden. Es können also in unserem Gebiet nur die wenigen Arten eine weitere Verbreitung haben, die in Küstennähe zu leben vermögen. Bei der hydrographischen Eigenart von Nord- und Ostsee müssen die hier heimischen Arten auch beträchtliche Schwankungen der Wassertemperatur und einen geringen Salzgehalt ertragen können. Solcher sehr anpassungsfähiger Arten haben wir zwei: *Fritillaria borealis* und *Oikopleura dioica*, zugleich die einzigen, die in der Ostsee vorkommen. Zwei weitere Arten finden sich

nur in einem Teile des Gebietes und im allgemeinen nur in der Jahreszeit, die ihnen geeignete Lebensbedingungen bringt: *Oikopleura labradoriensis* und *O. fusiformis*. Die drei übrigen Arten (*O. vanhoeffeni*, *Appendicularia sicula* und *Fritillaria venusta*) sind nur an ganz begrenzten Stellen vereinzelt beobachtet.

Wie bei vielen anderen Gruppen des Planktons haben wir auch bei den Appendikularien zu unterscheiden zwischen den Bewohnern des warmen Wassers und den Kaltwasserformen, welche die polaren Meere bevölkern. Nord- und Ostsee gehören, als Randmeere des Atlantik betrachtet, dem Mischgebiet kalter und warmer Ströme an, und die Appendikularienfauna des Gebiets enthält deshalb sowohl Formen des warmen wie des kalten Wassers.

A. Appendikularien des kalten Wassers.

1. *Fritillaria borealis* ist in der f. *typica* in den polaren und subpolaren Meeren des N wie des S verbreitet, während im zirkumtropischen Gebiet f. *sargassi* vikarierend auftritt; vornehmlich in den Mischgebieten findet sich die Übergangsform *intermedia*. Die f. *typica* (auch *intermedia*) bevölkert unser Gebiet in fast allen Teilen und dringt in der Ostsee bis in den Finnischen und Bottnischen Meerbusen ein. Am häufigsten ist sie in der kalten Jahreszeit (Februar bis Mai); doch findet sie sich das ganze Jahr hindurch, wenn auch zeitweise in geringer Menge. Während die Art in den Polarmeeren bei Temperaturen um 0° vorkommt, wurde sie z. B. im Kanal noch in Wasser von 19.7° C gefangen. Sie ist also eurytherm, nicht weniger aber euryhalin; denn das Wasser des Finnischen Busens, in dem sie festgestellt wurde, hatte nur 6‰, das des Kanals dagegen 35‰ Salzgehalt. In größter Menge jedoch findet sie sich in stark salzhaltigem (34‰) und kühlem (5 bis 10° C) Wasser und ist unter jenen extremen Bedingungen verhältnismäßig selten. Sie kommt in allen Wasserschichten unseres ja nur flachen Gebiets vor. Bei Helgoland wird sie von April bis Juni gefangen.

2. *Oikopleura labradoriensis* bewohnt die kalten und kühlen Meere der nördlichen Halbkugel. In der nördlichen Nordsee und im Skagerrak wird sie im Mai, in geringer Menge wohl während des ganzen Jahres gefunden. Regelmäßig tritt sie in der Norwegischen Rinne auf, und zwar bis zu einer Tiefe von 300 m herab. In manchen Jahren reicht ihr Verbreitungsgebiet weit südlich, sogar bis zur Doggerbank. In der Ostsee und dem südlichsten Teil der Nordsee fehlt sie ganz.

3. *Oikopleura vanhoeffeni* ist im allgemeinen hochnordisch. Nur einmal wurde ein Exemplar im Mai SO von den Shetlands gefangen.

B. Appendikularien des warmen Wassers.

4. *Oikopleura dioica* bevölkert in großen Mengen die Küstengebiete aller warmen Meere und ist im Gegensatz zu allen anderen Copelaten auf dem offenen Ozean selten. In unserem Gebiet tritt sie im Kanal, Skagerrak und Kattegat, sowie in der Nord- und westlichen Ostsee regelmäßig auf, ist aber gelegentlich sogar im Finnischen Meerbusen gefunden worden. Mit dem Flutstrom dringt sie auch bis in die Ästuare von Elbe und

Weser vor. In der Nordsee kommt sie während des ganzen Jahres vor, an manchen Stellen auch zusammen mit *O. labradoriensis* in denselben Fängen. In der westlichen Ostsee tritt sie von Mai bis Dezember auf, und bei Helgoland wurde sie in allen Monaten des Jahres beobachtet, mit einiger Regelmäßigkeit und in größerer Zahl jedoch nur im Sommer.

5. *Oikopleura fusiformis* ist im warmen Gebiet aller Ozeane häufig und geht näher an die Küste heran als andere Oikopleuren, ist aber keineswegs eine Küstenform in dem Sinne wie *O. dioica*. In der Nordsee ist sie im September nachgewiesen. Über die räumliche und zeitliche Ausdehnung ihres Vorkommens liegen keine befriedigenden Angaben vor.

6. *Fritillaria venusta* und 7. *Appendicularia sicula*, beides seltenere Warmwasserformen, sind bisher nur in der Norwegischen Rinne in der Tiefe gefunden worden. Dort findet sich eine Wasserschicht von hohem Salzgehalt und während des ganzen Jahres ziemlich gleichmäßiger Temperatur (6° C). Es handelt sich dabei höchstwahrscheinlich um vom Ozean her eindringendes Wasser. Nur an dieser Stelle und in dieser Schicht wurde erstere im November, letztere im Mai und August mehrerer Jahre gefangen.

Lokalisation Unter den Copelaten können wir nach der Art, wie sie sich bewegen bzw. am Ort erhalten (Lokalisation), zwei Typen unterscheiden, solche, die dank ihres gestreckten, flachen, mit Gallertmassen reich versehenen Körpers und ihrer breiten Schwanzflosse ohne Anstrengung im Wasser zu schweben vermögen, wie die Fritillarien, und solche, die ihren gedrungenen Rumpf nur durch energische Schläge ihres längeren, aber schmalflossigen Schwanzes in einer Ebene zu erhalten vermögen, wie die Oikopleuren und wohl auch *Appendicularia*.

Die erste Gruppe nennt LOHMANN die „Rumpfschwaber“. Die Tiere vermögen, durch Schwanzschläge vorwärts getrieben, geschickt und schnell zu schwimmen; wenn sie jedoch zum Nahrungssammeln ihre Gehäuse entfaltet haben (Fig. 13), so verharren sie, trotz lebhafter Schwanztätigkeit, fast bewegungslos im Wasser. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Oikopleura* (von *Appendicularia* ist hierüber Genaueres nicht bekannt), deren Körper in der Ruhelage verhältnismäßig rasch sinkt. Durch kräftige Schwanzschläge vermag das Tier sich schnell in die Höhe zu arbeiten; doch erschöpft es sich bald und muß dann eine Ruhepause folgen lassen, in der es die gewonnene Strecke wieder verliert. Nur wenn es sich in seinem das ganze Tier umschließenden Gehäuse befindet, vermag es zu schweben und sich geschickt und anscheinend ohne große Mühe — wenn auch viel langsamer

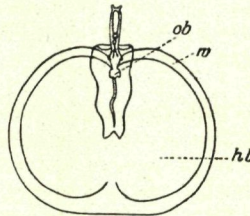


Fig. 13. *Fritillaria* mit entfalteter Gallertblase.
Nach FOL 1872
aus LOHMANN 1911.



Fig. 14. *Appendicularia sicula* im Gehäuse.
Nach FOL aus LOHMANN 1911.

als ohne Gehäuse — durch das Wasser zu bewegen. LOHMANN nennt diese Gruppe daher „Gehäuseschweber“ (Fig. 14 und 15).

Die äußere Form der Oikopleuren-Gehäuse ist je nach Art etwas verschieden. Das von *O. dioica* ist fast kugelförmig und hat einen Durchmesser von bis zu 0,5 cm. Bei *O. albicans*, einer größeren Warmwasserform, hat LOHMANN Bau und Funktion des Gehäuses genauer untersuchen können, und wir dürfen annehmen, daß die der anderen Arten sich ebenso verhalten. Die Ergebnisse seiner Untersuchung waren folgende (Fig. 15):

Auf der Dorsalfläche des lang-eiförmigen Gehäuses dieser Art findet sich jederseits eine Öffnung, die durch einen trichterförmigen Gang (etr) mit dem Inneren des Gehäuses in Verbindung steht und mit einem engmaschigen Gitterwerk feiner Fäden (Gitterfenster, gf) überdeckt ist. Durch diese Öffnung pumpt das Tier mit den Undulationen seines Schwanzes Wasser in das Gehäuse hinein, während grobe Beimengungen, die das Tier oder die Strukturen des Gehäuseinneren beschädigen könnten, durch das Gitterwerk des Fensters ferngehalten werden. Durch

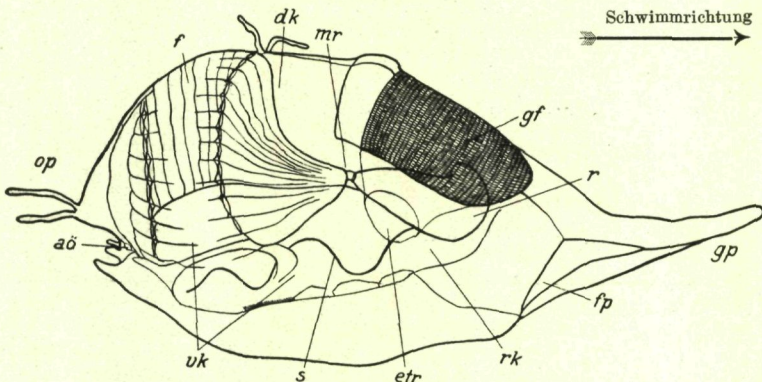


Fig. 15. Gehäuse von *Oikopleura albicans*. aö Ausflußöffnung; dk Dorsalkammer; etr Einflußtrichter; f Fangapparat; fp Fluchtpforte; gf Gitterfenster der Einflußöffnungen; gp genitaler Pol des Gehäuses; op oraler Pol desselben; r Rumpf der Appendikularie; rk Rumpfkammer; s Schwanz der Appendikularie im Gehäuse; vk ventrale Kammer.

Aus LOHMANN 1899.

eine Art Klappenventil wird, wie LOHMANN experimentell feststellte, das Zurückströmen des Wassers durch die Einflußöffnungen verhindert. Vom Inneren des Gehäuses nach außen führen zwei weitere Öffnungen, eine weite an dem Ende, dem das Tier in natürlicher Lage die Gonaden zukehrt (dem „genitalen Pol“ des Gehäuses, gp), und eine an dem Ende, dem die Mundöffnung des Tieres zugewendet ist (dem „oralen Pol“, op). Erstere ist beim bewohnten Gehäuse fest verschlossen, kein Wasser tritt durch sie aus und ein. Es ist die „Fluchtpforte“ (fp), durch die die Appendikularie, wenn sie beunruhigt oder das Gehäuse irgendwie unbrauchbar geworden ist, dasselbe verläßt. Die Öffnung des oralen Pols, die Ausflußöffnung (aö), ist sehr eng und so gebaut, daß das Wasser

nicht einfach ausfließen kann, sondern unter einem gewissen Druck, der im Gehäuse durch die Pumpfähigkeit des Schwanzes entsteht, ausgespritzt wird. Der durch das ausströmende Wasser verursachte Rückstoß bewirkt eine Vorwärtsbewegung des ganzen Gehäuses mit dem Tiere in Richtung des genitalen Pols. Diesen Pol voran, bewegt sich das Gehäuse beim Schwimmen in spiraligen Bahnen im Wasser umher, anscheinend nach Willkür des Tieres auf- und abwärtssteigend und die Windungsweite und -richtung der Spiralen ändernd. Bei heftiger Arbeit des in gleichmäßiger Wellenbewegung befindlichen Schwanzes überschlägt sich das Gehäuse.

Umfangreiche gerichtete Horizontalwanderungen vermögen die Appendikularien nicht auszuführen. Die Bewegungen sind im Verhältnis zu denen der umgebenden Wassermasse unerheblich und dienen nur dazu, einen größeren Raum nach Nahrung absuchen zu können. Über die Bedeutung des Gehäuses für den Nahrungserwerb wird nunmehr zu berichten sein.

Stoffwechsel

Die Appendikularien gehören zu denjenigen Planktonten, die ihre Nahrung erlangen, indem sie das Wasser filtrieren und die darin enthaltenen Nahrungsbestandteile sedimentieren. Als Filter dient den Copelaten eine besondere Struktur ihres Gallertgehäuses²⁾. Die Nahrung besteht aus kleinsten im Wasser treibenden Tieren und Pflanzen, dem Nannoplankton. Die wichtigsten der in Betracht kommenden Formen sind Monadinen, Gymnodinien, Kokkolithophoriden, Sporen verschiedener Meeresprotophyten, Bakterien und Protozoen. Diese Organismen sind so klein, daß sie durch die Maschen der Gitterfenster des Oikopleurengehäuses hindurchgehen und in das Gehäuse-Innere gelangen können, während alle großen Formen ferngehalten werden. Wir betrachten hier zunächst nur die Verhältnisse in der Gattung *Oikopleura*, die von LOHMANN am genauesten untersucht sind. Die Nannoplanktonten, die mit dem von der Appendikularie erzeugten Wasserstrom in das Gehäuse gelangten, werden hier in dem sog. Fangapparat (Fig. 15, f) gesammelt und sedimentiert. Dieser Fangapparat ist die auffälligste Struktur des Gehäuse-Inneren und nimmt den größten Teil seiner oralen Hälfte ein. Über seine Form sagt LOHMANN: „Er hat die Gestalt zweier etwa halbkreisförmiger Blätter, die in der Mitte ihres geraden Randes mit ihrer Fläche verwachsen sind, während die freigebliebenen vorderen und hinteren Enden nach außen und abwärts gebogen sind, so daß die Spitzen eines jeden Blattes einander zugeneigt sind. Von dem genitalen Ende des unpaaren mittleren Teiles geht ein kurzer Schlauch aus (Fig. 15, mr), der zum Munde des Tieres verläuft und an ihm befestigt ist.“

In seinem oralen Teil wird das Lumen des Gehäuses durch den Fangapparat in zwei Kammern geteilt: die über den Flügeln desselben

²⁾ PÜTTER hat eine andere Anschauung über die Funktion des Appendikulariengehäuses. Er sieht darin eine der vollkommensten Einrichtungen, dem Körper geformte Nahrung fernzuhalten. Die Ernährung soll durch Resorption gelöster Stoffe erfolgen. Doch gelangt, wie er später zugibt, Kleinplankton auch in den Magen (PÜTTER, Vergleichende Physiologie, p. 283. Jena 1911).

gelegene Dorsalkammer (Fig. 15; 16, dk) und die Ventralkammer (vk), die sich jederseits zwischen die zusammengekrümmten Flügelränder hineinwölbt. In der Ventralkammer liegt auch die orale Ausflußöffnung. Der Hohlraum eines jeden Flügels des Fangapparates (s. Fig. 16) steht an seinem Rande unten mit der Ventralkammer, oben mit der Dorsalkammer in Verbindung, wird aber durch eine Membran (m), die an der Gehäusewand ansetzt, in der ganzen Ausdehnung des Flügels in zwei Abschnitte zerlegt, die beide in den mittleren unpaaren Teil des Fangapparates münden (Fig. 16, unp). An diesem unpaaren Teil hängt, wie oben gesagt, das Tier durch Vermittelung des Mundrohres fest, und sein Rumpf liegt im ungeteilten genitalen Abschnitt des Gehäuses (der Rumpfkammer, Fig. 15, rk), während der Schwanz sich in die Ventralkammer erstreckt. Durch die Undulationen des Schwanzes wird das Wasser in die Ventralkammer getrieben, tritt am Rande der Flügel in

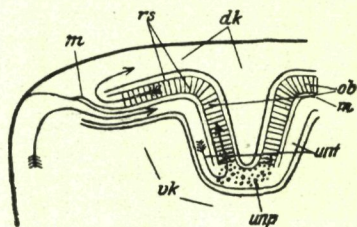


Fig. 16. Idealer Querschnitt durch den Fangapparat von *Oikopleura*.

dk Dorsalkammer; m Mittelseptum der Flügel des Fangapparats; rs Reuse; ob dorsaler, unt ventraler Flügelabschnitt des Fangapparats; unp unpaarer Teil desselben; die Pfeile bezeichnen die Stromrichtung des Wassers.

Aus LOHMANN, in: Verhandl. Deutsche Zool. Ges., 1909.

Diesen Nahrungsbrei saugt dann das Tier mit dem Strom, den die Wimperringe der Kiemenöffnungen erzeugen, durch das Mundrohr in seinen Pharynx. Das in die Dorsalkammer austretende abfiltrierte Wasser fließt wohl in die Rumpfkammer zurück und wird, wenn im Gehäuse Überdruck entsteht, aus der oralen Öffnung ausgespritzt. Jedenfalls aber kann das Tier den Fangapparat auch in Tätigkeit setzen, ohne daß Wasser aus der Ausflußöffnung ausgespritzt wird.

Durch das Filtrieren wird der Fangapparat mit der Zeit so mit festen Partikeln angefüllt, daß er anscheinend funktionsunfähig wird. Die Appendikularie kann dann, wie auch bei sonstiger Beunruhigung, das Gehäuse verlassen und ein neues bilden. Über dem Oikoplastenepithel findet man bei gehäuselosen Tieren meist schon die Anlage eines neuen Gehäuses (Fig. 1; 3 bis 5; 9, gh), eine gallertige, von Fibrillen und Membranen durchzogene Masse. Die Zellen des Oikoplastenepithels sind in ganz bestimmtem Gefüge angeordnet und haben jeweils ihre bestimmte Leistung bei der Bildung der Gehäuseanlage. Zum Teil sind sie zu sehr auffallenden Gruppen vereinigt, so z. B. die Bildungszellen des Fangapparates zum FOLSchen Oikoplasten (Fig. 9, fo), die Bildner der

den Fangapparat ein (Pfeile in Fig. 16) und wird durch den ventralen Abschnitt (unt) der Flügel in den unpaaren Teil des Fangapparates (unp) geleitet. Von dort gelangt es in die Dorsalkammer durch den zweiten, dorsalen Abschnitt der Flügel (ob), dessen Lumen durch Septen und quer-gestellte Fäden (rs) zu einer feinen Reuse umgestaltet ist, die alle dem Wasser beigemengten festen Bestandteile zurückhält, so daß im medialen Teil des Fangapparates das Wasser mit Nahrungsorganismen und sonstigen geformten Bestandteilen stark angereichert wird.

Einflußtrichter und Gitterfenster zum EISENSchen Oikoplasten (Fig. 9, eo; s. auch Fig. 3, 4, 5). Ist die Abscheidung der Gehäuseanlage durch die Drüsenzellen vollendet, so löst sie sich von der Matrix ab, ein Vorgang, der in der Häutung anderer Tiere ein Analogon hat. Der Schwanz wird in den ventral sich bildenden Spalt zwischen Rumpf und Gehäuseanlage hineingeschoben und weitet denselben durch stemmende Bewegungen aus. Es erfolgt sodann die Entfaltung der Anlage zum fertigen Gehäuse. Die Gallertmasse quillt — und zwar in verschiedenen Regionen der Anlage in verschiedenem Maße, so daß die einzelnen Teile stellenweise gegeneinander verschoben werden — und umhüllt den Rumpf des Tieres mehr und mehr. Die Oikoplastenzellen des Mundrandes bilden die Wandung der Ausflußöffnung. Dann löst sich das Tier von der Gehäusewand los und vom Mundrande aus wird nunmehr das am Fangapparat angeheftete Mundrohr ausgebildet. (Am Munde also bleibt das Epithel, bis das Tier das Gehäuse verläßt, mit seiner Abscheidung verbunden; die Häutung wird an dieser Stelle erst durch die Flucht abgeschlossen.) Endlich schließt sich das Gehäuse auch über der Keimhöhle unter Bildung der Fluchtpforte und ist nunmehr funktionsfähig.

Die Wirkungsweise der Gallertbildungen von *Fritillaria* und *Appendicularia* ist in den Einzelheiten noch nicht bekannt, doch enthalten sie auch bei diesen Gattungen engmaschige Reusen, die zum Fange kleiner Planktonten dienen.

Die Nahrung gelangt in der beschriebenen Weise vom Fangapparat in den Kiemenkorb. An dessen Eingang liegt, wie oben erwähnt, der Endostyl (Fig. 1, 3 bis 9; e), mit dessen Schleimsekret die Nahrungspartikel verkleben. Während das Wasser aus dem Pharynx durch den Geißelschlag der Wimperringe durch die Kiemenöffnungen wieder herausgestrudelt wird, folgen die mit Nahrung beladenen Schleimfetzen dem Strom der Flimmerbänder (fb) des Pharynx bis in die Speiseröhre hinein, von wo sie in den Magen gelangen. Eine Peristaltik fehlt dem Darmtraktus der Copelaten; die Nahrung wird in ihm durch die Tätigkeit von Wimperflammen, die im Ösophagus, an der Cardia sowie am Pylorus und bei den Oikopleuren im rechten Magenlappen sitzen, weiterbefördert. Im Magen finden sich große Drüsenzellen, Becherzellen und Zellen mit Stäbchensaum (bei *Fritillaria* und *Appendicularia* nur die letzteren), und im Mitteldarm sind Zellen mit pseudopodienartigen Fortsätzen (wohl resorbierende Zellen) beobachtet. — Das Blut strömt in Lakunen der die Körperhöhle erfüllenden Gallerte; Blutzellen fehlen. Das ventral vom Darmknäuel liegende Herz ist eine einfache, allseitig geschlossene Blase, deren nach dem Darmknäuel zu gelegene Wand abgeflacht ist und von einigen Muskelzellen gebildet wird. Die Kontraktionen dieser Muskeln treiben das Blut zwischen Herz und Darmknäuel hindurch. Dabei wechselt (wie bei den Salpen) die Richtung der Pulsationen periodisch. Während einer Reihe von Herzschlägen wird das Blut dem Kiemenkorb zugetrieben, dann wird die Schlagrichtung umgekehrt, und das Blut strömt in Richtung auf die Keimdrüsen und in den Schwanz. — Über die Exkretion ist nichts bekannt.

Sinnesleben

An Sinnesorganen haben die Appendikularien die Statozyste, die Tastzellen am Mundrand und (als chemisches Sinnesorgan) den Wimpertrichter, sowie nach MARTINIS Deutung die „Kehldrüse“. In der Statozyste (Fig. 6 C, 9; stat) liegt der aus Kalksalzen bestehende im Laufe der Entwicklung von einer Zelle des Hirnganglions abgeschiedene Statolith. Sinneshaare oder andere den Statolithen stützende Gebilde sind bisher nicht mit Sicherheit beobachtet. Nach SALENSKY soll sich bei *Oikopleura vanhoeffeni* auch ein primitives Lichtsinnesorgan in der Statozyste finden. — Der Wimpertrichter liegt rechts vom Hirnganglion, wird von diesem aus gebildet und mündet von oben her in den Pharynx. Die Zellen, die seine Wandung bilden, tragen, abgesehen von denen der Spitze, starke Wimperbüschel. Vom Gehirn her treten wahrscheinlich Fortsätze von Ganglienzellen an die Trichterspitze heran und vermitteln die Leitung des Reizes; ein eigentlicher Sinnesnerv scheint jedenfalls zu fehlen. — FOL führte einer Appendikularie in Zersetzung begriffene organische Substanz zu und beobachtete, daß in dem Augenblicke, wo Teile davon in den Wimpertrichter gerieten, die Schlagrichtung der Wimperkränze in den Kiemenöffnungen umgekehrt wurde, so daß das Wasser nunmehr durch die Kiemenspalten ein- und durch die Mundöffnung austrat. Auch machte das Tier alsbald Fluchtbewegungen. Dieselbe Reaktion erfolgte auch, wenn ein größerer dem Wasser beigemengter Körper die Tastborsten des Mundrandes berührt.

Fortpflanzung

Die Appendikularien sind fast sämtlich Zwitter. Eine Ausnahme hiervon macht nur die getrenntgeschlechtliche *Oikopleura dioica*. — Die Keimdrüsen liegen meist im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle; Eierstock und Hoden entstehen aus einer gemeinsamen Anlage. In ausgebildetem Zustande sind sie von einer Tunica externa umgeben und enthalten außer den Geschlechtszellen noch Nährzellen. Die Reife des Hodens liegt zeitlich vor der des Eierstocks. Die Samenfäden verlassen den Körper durch ein Vas deferens, das sich erst zur Zeit der Samenreife nach außen öffnet. In der Keimhöhle reift der Eierstock danach in kurzer Zeit heran und entläßt die reifen Eier in die Leibeshöhle, deren Wandung dann zerreißt, so daß sie ins Freie gelangen. Das Tier geht hierauf wohl meist zugrunde; manche Arten erleiden schon während des Heranreifens der Geschlechtsprodukte eine beträchtliche Rückbildung anderer Organe, vor allem des Kiemenkorbes. Die Befruchtung findet außerhalb des Körpers statt.

Von *Oikopleura dioica* ist bekannt, daß die Hauptfortpflanzungszeiten bei Haaks Feuerschiff und im Hafen von Helder im Frühjahr (April) und Herbst (September) liegen (DELSMAN). Doch wurden Eier und Larven in geringerer Menge in fast allen Sommermonaten und in der Kieler Bucht die Entwicklungsstadien vom August bis zum November gefangen.

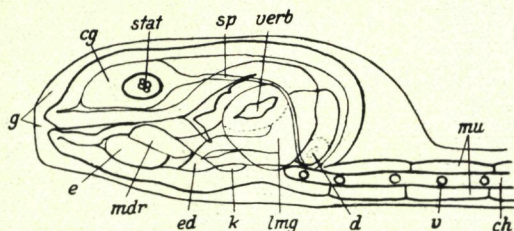
Entwicklungsgeschichte

Über die Entwicklungsgeschichte der Appendikularien sind nur wenige Beobachtungen gemacht, und genauere Angaben haben wir lediglich für *Oikopleura dioica* durch DELSMAN. Wie der Körper der Copelaten nach einem ganz bestimmten Bauplan mit

einer genau festgesetzten und möglichst geringen Zahl von Zellen gebildet ist, so führt auch die Entwicklung geradeswegs auf ihr Ziel zu, vermeidet alle Umwege, weist aber auch keine stammesgeschichtlich interessanten Züge auf.

Das Ei von *O. dioica* ist sehr klein und hat nur etwa 90 μ Durchmesser. Die Furchung ist wie bei den Aszidien und bei *Amphioxus* total und adäqual. Die Gastrulation erfolgt durch Umwachsung, ohne daß dabei eine Urdarmhöhle auftritt. Nach der Gastrulation streckt sich der Embryo in die Länge und wird durch eine ventrale Furche in Rumpf- und Schwanzabschnitt gegliedert. Bei seinem weiteren Längenwachstum krümmt sich der Schwanz innerhalb der Eihaut ein. Die Chorda tritt nunmehr hervor; sie erstreckt sich auf diesem Stadium noch in den Rumpf hinein und besteht aus einem Stabe von geldrollenartig aneinandergelagerten Zellen. Links von ihr erscheint im Schwanz die Anlage des Nervenstranges, im Querschnitt aus 4 Zellen

Fig. 17. Larve von *Oikopleura dioica*.
 ch Chorda; cg Hirnganglion; d Darm;
 e Endostyl; ed Enddarm;
 g Gallerthülle der Larve;
 k Kiemengänge;
 lmg linker Magenlappen;
 mdr Anlage der Munddrüsen; mu Muskelzellen;
 sp Speiseröhre;
 stat Statozyste;
 v Vakuolen;
 verb Verbindungsgang zwischen rechtem und linkem Magenlappen.
 Aus DELSMAN 1910.



bestehend. Rechts der Chorda dagegen findet sich ein Strang von Entodermzellen. Der Schwanz hat demnach bereits auf diesem Stadium die für die Copelaten bezeichnende Drehung um 90° gegen den Rumpf erfahren. Wenn der Schwanz weiter wächst und sich dorsal wieder über den Rumpf zurückkrümmt, wird die Eihaut gesprengt. (Andere Arten schlüpfen jedoch erst später aus.) Die junge Larve (Fig. 17) ist anfangs ganz von einer dünnen Gallerthülle umgeben (g). Der Schwanz liegt noch in der Verlängerung des Rumpfes und dehnt sich jetzt noch mehr — nicht durch Wachstum, sondern durch Streckung seiner Elemente — in die Länge. Zwischen den einzelnen Zellen der Chorda (ch) bilden sich Vakuolen (v), die später zusammenfließen und den gallertigen Inhalt der Chordascheide bilden, während diese selbst von den Chordazellen gebildet wird. Die Chorda hat sich aus dem Rumpf zurückgezogen, während umgekehrt das Schwanzentoderm in den Rumpf gewandert ist. Nur zwei Zellen desselben kehren wieder in den Schwanz zurück und werden zu den beiden Subchordalzellen. Im Schwanz ist schon vorher das Hauptkaudalganglion als Verdickung des Nervenstranges sichtbar geworden, ebenso das Hirnganglion im Rumpf, von dem aus die Statozyste gebildet ist. Nunmehr sondern sich im Rumpfantoderm die Abschnitte des Darmtraktes; Endostyl (e) und Kiemenspalten (k) (sowie auch das Herz?) werden als Ausbuchtungen des

Kiemenabschnittes angelegt. Auch die Munddrüsen (mdr) scheinen aus dem hinteren Teil der Entodermmassen zu entstehen. Schließlich tritt im ganzen Darmtraktus ein Lumen auf, und Mund- und Kiemengänge öffnen sich nach außen. Erst jetzt wird der Schwanz in seinem Anheftungspunkt ventral umgeschlagen. Damit ist die Gestalt des ausgebildeten Tieres erreicht.

Beziehungen zur Umwelt

Durch die Fluchtreaktion entgehen die Oikopleuren möglicherweise öfter einem Feinde, dessen Angriff sich auf den im Gehäuse sichtbaren, durch seine Bewegungen und bisweilen lebhaft gefärbten Rumpf des Tieres richtet, jedoch zunächst unerwarteterweise das glasklare Gehäuse trifft. Als Feinde der Appendikularien kommen verschiedene räuberische Planktonen in Betracht, so z. B. Sagitten und Medusen. Sicher beobachtet sind die Appendikularien in den Mägen von Plattfischlarven und gelegentlich in denen von Salpen. MERTENS stellte fest, daß sie in den polaren Gewässern, wo sie manchmal in solchen Massen auftraten, daß sie das Wasser färbten, einen beträchtlichen Anteil der Nahrung der in diesem Gebiet häufigen Bartenwale bildeten (1831).

Parasiten sind bei Copelaten häufig beobachtet, sowohl im Darm wie in den Blutbahnen und in der Keimhöhle. Bei *Fritillaria borealis* fand LOHMANN ektoparasitäre Peridineen von birnförmiger Gestalt, die an verschiedenen Stellen des Rumpfes und Schwanzes mit dem verschmälerten Ende angeheftet waren und deren Fortsätze die Außenmembran des Körpers durchbohrten (*Gymnodinium pulvisculus* Pouchet). Ein interessanter Parasit, der zu den Mesozoen gestellt wird (?), *Neresheimeria catenata* Uebel, schmarotzt in der Keimhöhle von Fritillarien, ist jedoch bisher nur im Warmwassergebiet gefunden. Außerdem sind im Darm Gregarinen, in den Blutbahnen amöboide Protisten, sowie Zellen mit Chromatophoren, schließlich auch Ciliaten beobachtet. Nähere Untersuchungen fehlen aber noch.

Eine kräftige Leuchterscheinung ist an *Oikopleura vanhoeffeni* beobachtet worden. Von den anderen Arten unseres Gebiets ist das nicht mit Sicherheit bekannt; wohl aber fand LOHMANN, daß die von ihm untersuchte Warmwasserform *O. albicans* leuchtet. Der Rumpf des Tieres und bestimmte Stellen des Gehäuses, wahrscheinlich gelbe Sekretröpfchen, die in seinem Inneren und auf seiner Oberfläche lagen, leuchteten auf Reiz. Während der Entfaltung des Gehäuses ging von dem ganzen Rumpf ein lebhaftes spontanes Leuchten aus. Über die Entstehung des Leuchtens ist näheres nicht bekannt.

Haltung im Aquarium

Appendikularien längere Zeit lebend zu erhalten, ist sehr schwer. Es empfiehlt sich, sie mit einem Planktonnetz zu fangen, an das anstatt des Bechers mit Gazeboden ein Glasgefäß angebunden ist. Unter allen Umständen muß vermieden werden, daß die Tiere mit Luft in Berührung kommen. Sie müssen deshalb auch daran gehindert werden, an die Oberfläche des Aquariengewässers emporzusteigen, indem man Gaze auf das Wasser legt.

FOL konnte so reife Tiere eine Zeitlang halten, bekam befruchtete Eier und brachte diese zum Ausschlüpfen. Da die Oikopleuren ihr Gehäuse bei der geringsten Beunruhigung verlassen, so erhält man im Fang der Planktonnetze die Tiere fast stets ohne Gehäuse, doch kann es gelingen, wenn man frischgefangene Tiere in einem Becken mit reinem Wasser ruhig stehen läßt, die Gehäusebildung zu beobachten.

Schlußbemerkung An den Appendikularien unseres Gebietes müssen noch eine Reihe wichtiger Untersuchungen angestellt werden. Vor allem wäre es wünschenswert, wenn unsere Kenntnis von der Entwicklung der Appendikularien auf eine breitere Basis gestellt würde. Eine vergleichende Untersuchung über Bau und Bildung des Gehäuses könnte wohl mit Aussicht auf Erfolg vornehmlich an den größeren Formen, etwa *Oikopleura labradoriensis*, ausgeführt werden. Auch für die verschiedensten biologischen Beobachtungen, die noch zu machen sind, würde man wohl vorteilhafterweise eine solch große Form wählen. Bei Untersuchungen über die geographische Verbreitung der Copelaten trifft man leider oft auf den Übelstand, daß die Arten der Gattungen häufig nicht oder nicht zuverlässig bestimmt sind. Das reiche von der internationalen Meeresforschung gesammelte Material liefert aus diesem Grunde nur wenig Aufschluß für diese Frage. Es ist unbedingt erwünscht, daß in Zukunft bei der Untersuchung des Planktons hierin eine Wandlung eintritt. Vor allem ist hierbei auf die im Gebiet schon festgestellten selteneren Arten zu achten.

Literatur

- APSTEIN, C., *Tunicata*; in: Bull. Trimestr. Rés. etc. (Cons. perm. Internat. Explor. de la Mer; Résumé Plancton., 1902—1908), **2**, p. 150, 1911.
- DELSMAN, H. C., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Oikopleura dioica*; in: Verh. Rijksinst. Onderz. Zee, **3**, 2, 1910.
- , Weitere Beobachtungen über die Entwicklung von *Oikopleura dioica*; in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen., (2) **12**, 1912.
- FOL, H., Etudes sur les Appendiculaires du Détroit de Messine; in: Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, **21**, 2, 1872.
- , Nouveau genre d'Appendiculaires; in: Arch. Zool. Exp. (1) **3**, 1874.
- *IHLE, J. E. W., Die Appendikularien; in: Ergebn. Fortschr. Zool., **3**, 4, 1913.
- LOHMANN, H., Die Appendikularien der Grönland-Expedition v. DRYGALSKIS; in: Zoologica, **20**, 1896.
- , Die Appendikularien der Planktonexpedition; in: Ergebn. Plankton-Exp., **2**, E. c, 1896 (a).
- , Das Gehäuse der Appendikularien, sein Bau, seine Funktionen und seine Entstehung; in: Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein, **11**, 1899.
- , Die Appendikularien; in: Fauna arctica, **1**, 1900.
- , Die Appendikularien (mit Nachtrag); in: Nordisches Plankton, **1** und **13**, 1901, 1911.
- , Die Appendikularien des arktischen und antarktischen Gebiets, usw.; in: Zool. Jahrb., Suppl. **8**, 1905.

LOHMANN, H., *Tunicata*; in: Handw. d. Naturw., **10**, 1914.

MARTINI, E., Studien über die Konstanz histologischer Elemente, I, II;
in: Z. wiss. Zool., **92**, **94**, 1909.

SALENSKY, W., Etudes anatomiques sur les Appendiculaires, I, II; in:
Mém. Acad. St. Pétersbourg, (8) **13**. 7, **15**. 1, 1903, 1904.

*SEELIGER, O., *Tunicata*; in: BRONNS Klass. Ordn. d. Tierreiches, **3**,
Suppl., 1899.