

WOLFGANG GROEPLER

FILM C 1855

**Morphologie, Lebensweise und Fortpflanzung
von Diplosoma migrans (Ascidiacea)**

Sonderdruck

Publ. Wiss. Film., Biol. 22 (1996), 245–280.

WOLFGANG GROEPLER: Morphologie, Lebensweise und Fortpflanzung von *Diplosoma migrans* (Ascidiacea). Film C 1855. ISSN 0073–8417



GÖTTINGEN 1996

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

WOLFGANG GROEPLER

Morphologie, Lebensweise und Fortpflanzung von *Diplosoma migrans* (Ascidacea)

Film C 1855

Mit 12 Abbildungen

Allgemeine Vorbemerkungen

1. Stellung innerhalb der Familie Didemnidae

Diplosoma migrans wurde 1970 als neuer Vertreter der Didemniden anhand einiger Funde vom Amphioxusgrund bei Helgoland von MENKER und Ax [21] beschrieben. Die Autoren hielten die Tiere für Sandlückenbewohner und schufen für sie eine eigene Gattung *Arenadiplosoma* sowie den Artnamen *migrans*, wegen der Wanderfähigkeit der Kolonien. Eine Nachuntersuchung (LAFARGUE [15]) ergab jedoch, daß die Art a) aufgrund morphologischer Merkmale zur Gattung *Diplosoma* gehört und b) der Lebensraum das Benthos darstellt.

Darüber hinaus ist festzustellen, daß die Tiere mit Sicherheit schon früheren Untersuchern, zum mindesten im Gebiet von Helgoland, bekannt waren, aber der Art *Diplosoma gelatinosum* (MILNE-EDWARDS, 1842) zugeordnet wurden. So findet sich im Hamburger Museum für Naturkunde fixiertes Material, das unter *Diplosoma gelatinosum* abgelegt ist, aber in seinen Eigenschaften mit *Diplosoma migrans* übereinstimmt. Das für kleine *migrans*-Kolonien charakteristische Wanderungsverhalten wurde ebenfalls vor langer Zeit bereits beschrieben (HARTLAUB, zit. in HARTMEYER [13]). Von Interesse sind auch die in der Vergangenheit mehrfach im Plankton von Helgoland aufgefundenen kleinen *gelatinosum*-Kolonien (MICHAELSEN [22]), weil sich bei *Diplosoma migrans* die Ablösung kleiner Kolonien vom Substrat beobachten läßt. Als Fazit ist daher zu sagen, daß die hier zur Debatte stehende Art offensichtlich identisch ist mit der *Diplosoma gelatinosum* des Helgoländer Raumes.

Der von MILNE-EDWARDS [24] aufgestellten Art *Leptoclinum* (= *Diplosoma*) *gelatinosum* ist von späteren Autoren nur der Rang einer Varietät der *Diplosoma listerianum* zugewiesen worden (LAHILLE [17], 106 ff.; HARTMEYER [14]). Nach LAFARGUE [16] ist das von früheren Untersuchern als *Diplosoma gelatinosum* bezeichnete Material 3 verschiedenen Arten zugehörig: *Diplosoma listerianum*, *Diplosoma spongiforme* und *Diplosoma carnosum*; hinzuzufügen ist noch *Diplosoma migrans* (s.o.). Wegen dieser taxonomischen Sachlage läßt sich aus der Artangabe *Diplosoma gelatinosum* nicht ohne weiteres entnehmen, um welche Art es sich tatsächlich handelt; gelegentlich mag sich hinter dem Namen auch *Diplosoma migrans* verbergen. Abschließend ist zur Nomenklaturfrage zu sagen, daß die Art *Diplosoma migrans* partiell der Varietät *gelatinosum* von *Diplosoma listerianum* älterer Autoren entspricht.

Diplosoma migrans ist sicherlich nahe verwandt mit der weltweit verbreiteten *Diplosoma listerianum*, die ebenfalls im Helgoländer Raum anzutreffen ist, zuweilen im gleichen Habitat wie *Diplosoma migrans*. Die unterschiedlichen Merkmale beider Arten zeigt die Tabelle 1 auf.

Tab. 1. Vergleich der Merkmale von *Diplosoma migrans* und *Diplosoma listerianum*

	<i>Diplosoma migrans</i>	<i>Diplosoma listerianum</i>
Größe der Kolonien:	erreicht selten 1cm ²	bis 1dm ²
Bewegung der Kolonien im Kulturgefäß:	stets auffällig und mit Fragmentierung im Gefolge	keine oder nur geringfügige
Größe der Einzeltiere (Obergrenzen):	1,2 mm	1,7 mm
mittlere Zahl von Kiemenpalten pro Reihe:	8	10
Pigmentierung der Epidermis:	nur mikroskopisch im Bereich des Abdomens erkennbar	stets deutlich am Abdomen, oft auch am Thorax
Analtaschen:	vorhanden	fehlend
Granulocyten im Mantel:	einzeln	zu Gruppen vereinigt
äußeres Follikelepithel der Eier:	Zellen kubisch	Zellen zylindrisch

2. Fundstellen und Habitat

Die Untersuchungen an *Diplosoma migrans* fanden meistens im Sommer oder Herbst statt, der Beobachtungszeitraum erstreckte sich über rund 10 Jahre. Während dieser Zeit wurden die Tiere häufig im Bereich des Süd- und Vorhafens von Helgoland angetroffen, in manchen Jahren jedoch nur ganz spärlich; sie fanden sich hier im Kratzmaterial der Molen auf Rotalgen, *Halichondria*, Bryozoen- und Polypenstöckchen sowie an Laminarienkralen. Ein anderer Fundplatz lag einige hundert Meter seewärts in nordwestlicher Richtung von der Jugendherberge (54° 11' 59" N, 07° 52' 85" E); dort waren die Kolonien regelmäßig an den Krallen von *Laminaria hyperborea* anzutreffen. Stichprobenhafte Untersuchungen anderer Stellen des Inselbereiches ergaben nur noch ein positives Ergebnis seewärts in der Verlängerung des Dünendamms Ost (54° 12' 58" N, 07° 54' 19" E), wo wiederum an einigen Laminarienkralen *migrans*-Kolonien aufgefunden wurden, und auf der Westseite der Insel (54° 10' 90" N, 07° 52' 39" E) auf einigen Exemplaren von *Clavelina*. An der Nordmole und im Sand vom Amphioxusgrund konnten die Tiere nicht festgestellt werden. Obwohl eine systematische Absuchung nach Siedlungsplätzen nicht unternommen wurde, kann man wohl den Schluß ziehen, daß *Diplosoma migrans* bei Helgoland Örtlichkeiten meidet, die starker Strömung und Wellengang ausgesetzt sind, und sich bevorzugt an geschützten Orten ansiedelt, wie sie im freien Wasser von Laminarienkralen geboten werden; die Tiere sind auf jeden Fall Bewohner des Benthos und nicht des Mesopsamals.

3. Beschreibung der Kolonien

Die Kolonien von *Diplosoma migrans* überwachsen das Substrat, wobei häufig Teile nur durch \pm schmale Brücken miteinander zusammenhängen. Die Form ist flach und im Umriss unregelmäßig lappig, nur kleine Kolonien von wenigen Millimetern Durchmesser haben eine deutlich rundliche Gestalt. Genaue Größenangaben lassen sich wegen der irregulären Wuchsform kaum machen; gelegentlich kommen zusammenhängende Flächen von $\pm 1\text{cm}^2$ vor. Die Wand der Kolonien umschließt einen zentralen Hohlraum (= Kloakalraum; Abb. 1, 2), der sich auf einer schornsteinförmigen Erhebung öffnet, durch die das Wasser nach außen strömt; große Kolonien besitzen mehrere derartige Ausströmöffnungen. Die Wand ist weich und durchscheinend bis leicht getrübt und mit vielen winzigen weißen Pünktchen versehen, die durch Granulocyten hervorgerufen werden; eine äußerlich auffällige Pigmentierung fehlt, was auch für die Zooide gilt. (Gelegentlich sind aller-

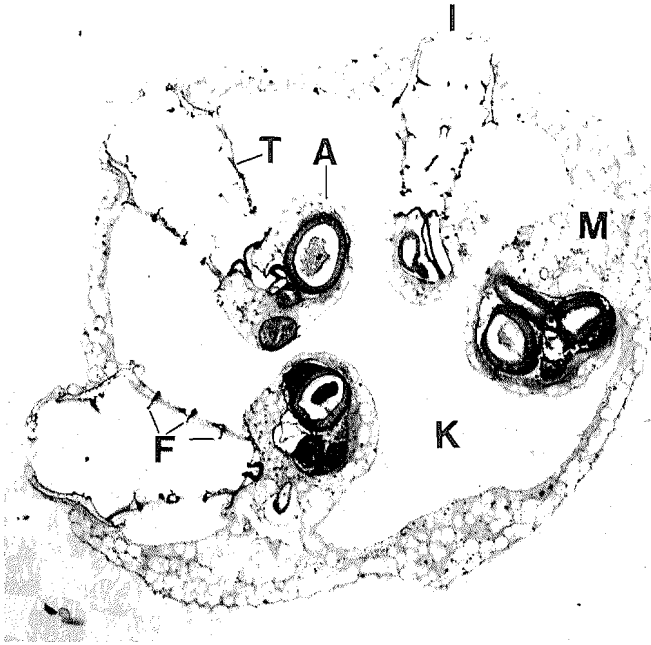


Abb. 1. Schnitt durch eine kleine Kolonie von *Diplosoma migrans*.
 A Abdomen, F Flimmerreifen, I Einströmöffnung, K Kloakalraum,
 M Mantel, T Thorax. 40fache Vergrößerung.

FOTO: WOLFGANG GROEPLER

dings auf Schnittpräparaten Pigmentgranula in der Epidermis des Abdomens erkennbar.) Von der Oberfläche erheben sich häufig einige Füßchen ins freie Wasser, auf der Unterseite ist die Kolonie am Substrat punktuell befestigt, was durch Tätigkeit der Ampullen bewirkt wird.

Die Individuen oder Zooide erstrecken sich senkrecht durch den Kloakalraum von der oberen zur unteren Koloniewand, ihre Länge beträgt etwa 1 mm. Jedes Zooid gliedert sich in den Thorax, der vor allem den umfangreichen Kiemendarm beherbergt, und das rechtsseitig gelegene Abdomen (Abb. 3). Der Kiemendarm öffnet sich über die Einströmöffnung nach außen, die von einem Krönchen aus 6 Branchiallappen umstanden ist, und weist in 4 Reihen angeordnete Spalten auf (etwa 8 pro Reihe und Seite). Unterhalb der Branchiallappen liegt eine Schicht von Ringmuskeln in der Körperwand, mit deren Hilfe die Einströmöffnung ruckartig verschlossen werden kann, wenn die Sinneszellen der Tentakeln von ungeeigneten Partikeln berührt werden.

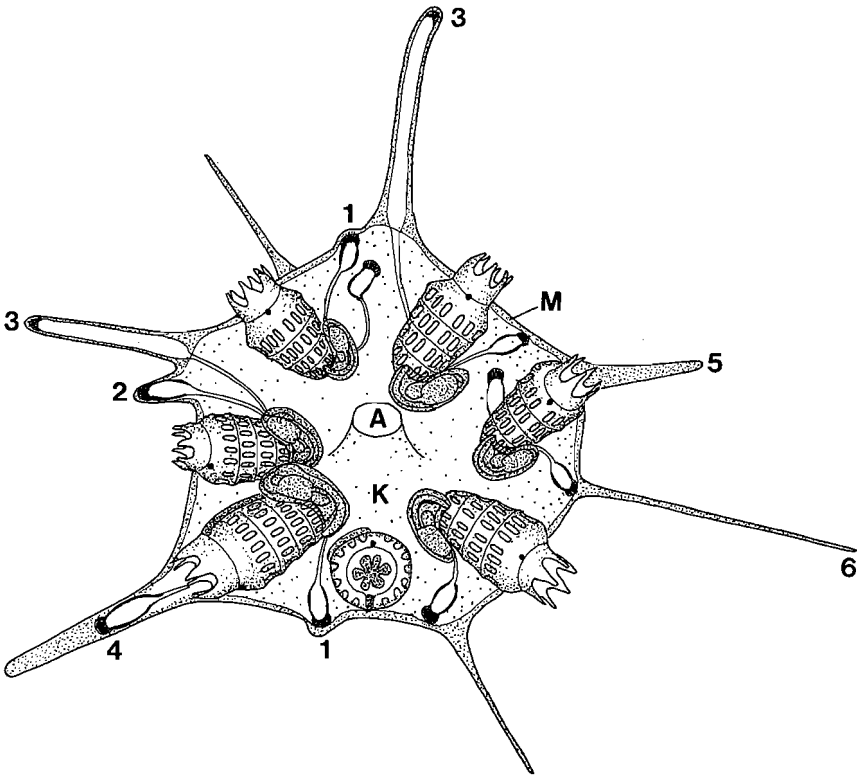
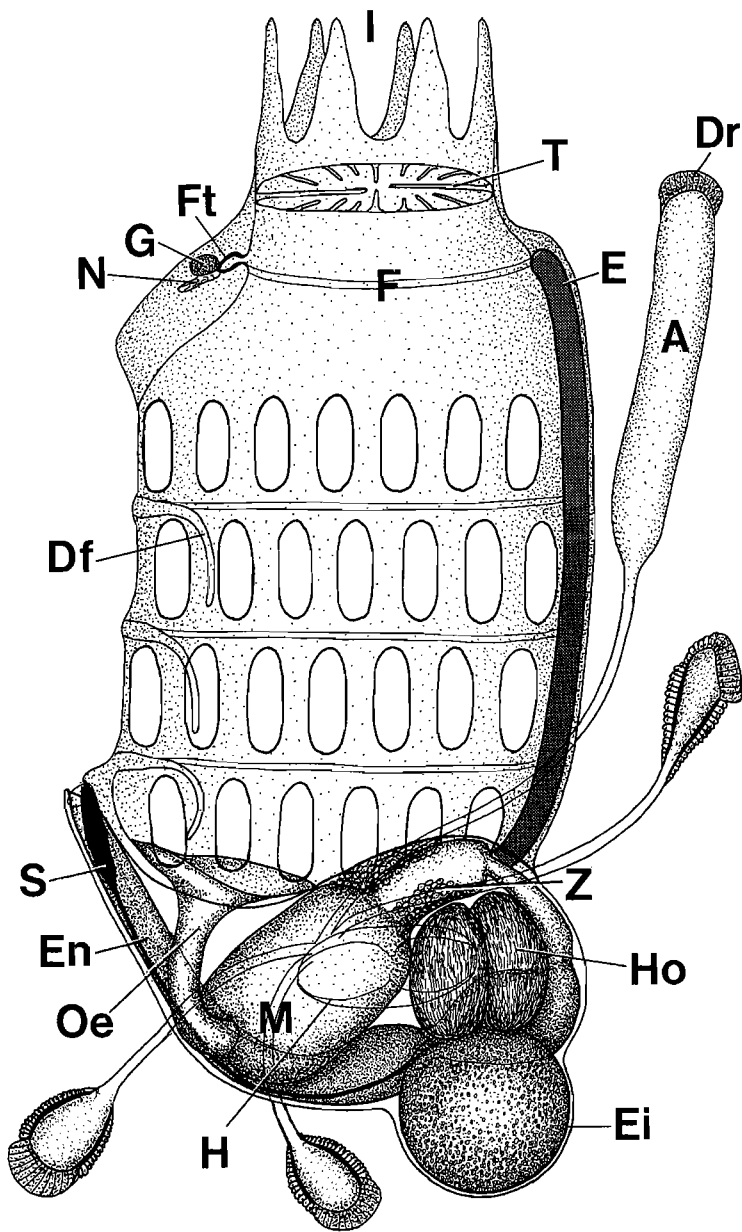


Abb. 2. Schematische Darstellung einer kleinen Kolonie von *Diplosoma migrans*. Die Zahlen kennzeichnen unterschiedliche Stadien der Füßchenbildung; 1–3: fortschreitende Füßchenverlängerung durch Streckung der Ampulle, 4: Ampulle zieht sich aus dem (angehefteten) Füßchen zurück, wodurch ein Ankerstrang aus Tunicamaterial entsteht (5), 6: durch Ortsverlagerung der Kolonie werden Ankerstränge zu dünnen Fäden ausgezogen. A Ausströmöffnung, K Kloakalraum, M Mantel (Wand) der Kolonie.
Zeichnung: WOLFGANG GROEPLER

Bei stärkerer Reizung wird der ganze Thorax von Längsmuskeln zusammengezogen, die sich vor allem auf der Dorsal- und Ventralseite befinden. Unterhalb des Tentakelkranzes verläuft in der Darmwand eine bewimperte Rinne, der Flimmerbogen, der dem Transport des Schleimfilters zur Dorsalseite dient (ebenso wie die Flimmerreifen). Ein Peribranchialraum fehlt, so daß das



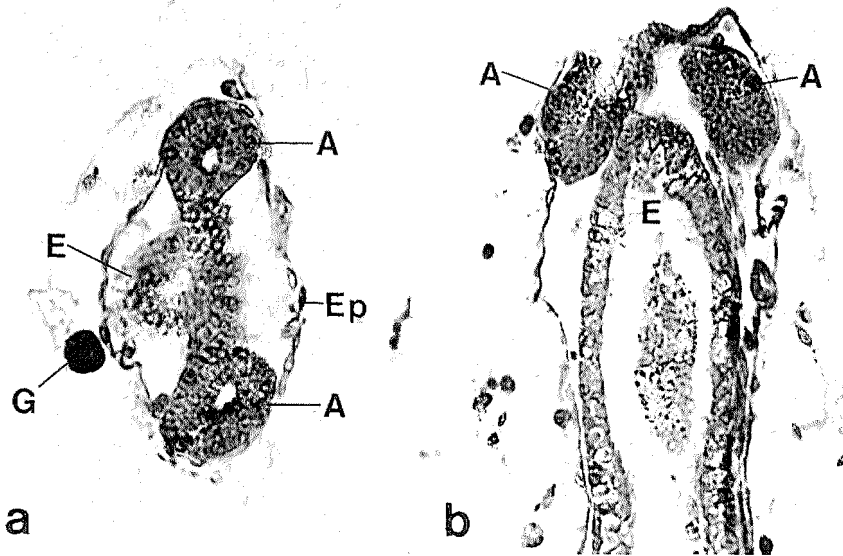


Abb. 4. Analbereich des Enddarmes von *Diplosoma migrans*, die Analtaschen zeigend; a: Querschnitt, b: Flachschnitt. A Analtasche, E Enddarm, Ep Epidermis, G Granulocyt.

FOTO: WOLFGANG GROEPLER

Wasser aus dem Kiemendarm direkt in den allgemeinen Kloakalraum der Kolonie gelangt. Im Knospenstadium ist ein Peribranchialraum jedoch zunächst vorhanden, verschwindet aber später, da sich die ganze Körperwand vom Bereich der Kiemenspalten zurückzieht (GROEPLER [10]).

Das Abdomen enthält als auffälligstes Organ den Verdauungstrakt, der mit einem weiten Ösophagustrichter am Grunde des Kiemendarmes beginnt und mit dem Anus in Höhe der untersten Kiemenspaltenreihe endet; der Anus wird von 2 Epidermistaschen flankiert (Abb. 4). Im Bereich des Nachmagens

Abb. 3. Schematische und vereinfachte Darstellung eines Zooids von *Diplosoma migrans*, Ansicht von rechts. A Ampulle, Df Dorsalfalte, Dr Drüsenpolster, E Endostyl, Ei Eizelle, En Enddarm, F Flimmerbogen, Ft Flimmertrichter, G Gehirn, H Herz, Ho Hoden, I Einströmöffnung, M Magen, N Neuraldrüse, Oe Ösophagus, S Samenleiter, T Tentakeln, Z Zellansammlungen.

Zeichnung: WOLFGANG GROEPLER

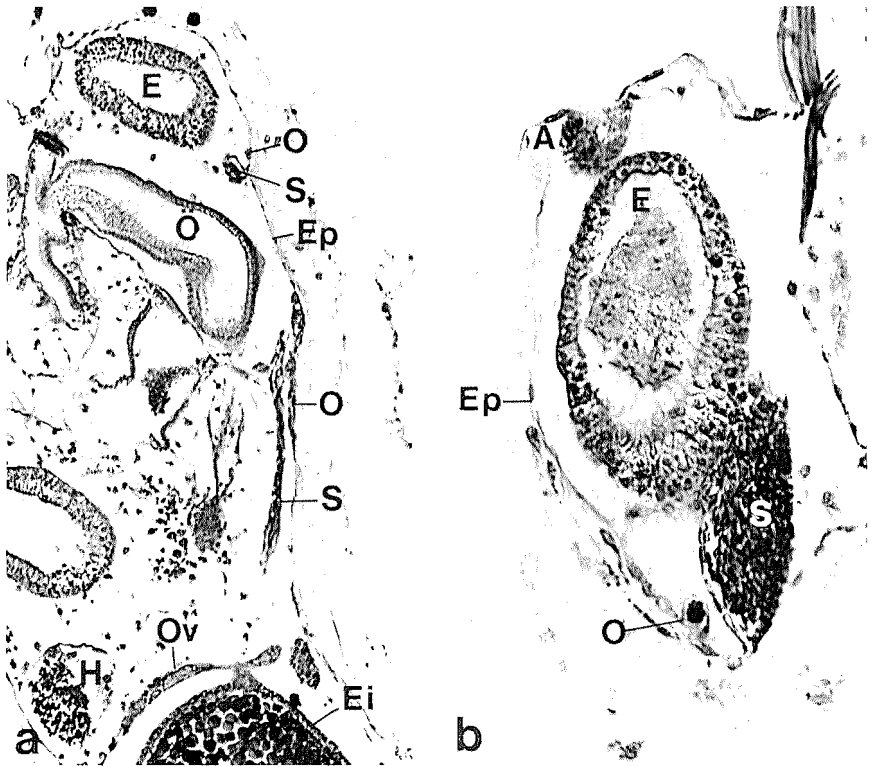


Abb. 5. Genitalorgane von *Diplosoma migrans*. a: Übersichtsbild, das den parallelen Verlauf von Samenleiter und Ovidukt zeigt. b: Bereich der Enddarmmündung. Der quer getroffene Ovidukt enthält Zellmaterial, bei dem es sich evtl. um Fremdspermien handelt. A Analtasche, E Enddarm, Ei Eizelle, Ep Epidermis, H Hoden, O Ovidukt, Ö Ösophagus, Ov Ovar, S Samenleiter.

FOTO: WOLFGANG GROEPLER

finden sich regelmäßig dichte Zellansammlungen, die schon bei geringer Vergrößerung als weiße Flecken auffallen. Die Bedeutung dieser Aggregate ist unklar; sie werden von LAFARGUE [15] als Pylorusdrüse bezeichnet, haben jedoch mit diesem Organ nichts zu tun (GROEPLER [9]). Im Bereich der Darmschlinge liegen die beiden Hoden, von denen ein gemeinsamer Samenleiter abgeht, der parallel mit dem Enddarm verläuft. Das Ovar ist ein wenig auffälliges, strangartiges Organ, das sich zwischen der Epidermis und dem basalen Abschnitt des Enddarmes befindet und nur wenige Oocyten beherbergt;

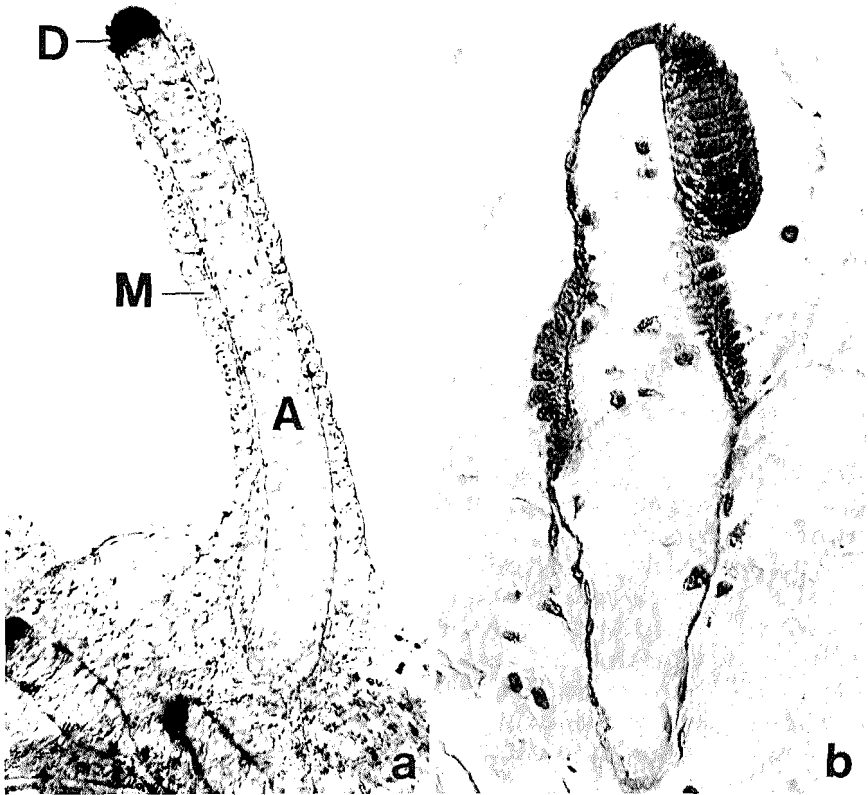


Abb. 6. Ampulle von *Diplosoma migrans* im gestreckten und kontrahierten Zustand. a: Das lang ausgestreckte Füßchen wird im Inneren von der distalen Ampulle durchzogen, die mit einem Drüsenpolster endet und basal in den stielartigen, proximalen Abschnitt übergeht. 2 kontrahierte Ampullen sind an der Basis der distalen Ampulle erkennbar. b: Längsschnitt durch eine distale Ampulle im kontrahierten Zustand. Die stark kontrahierten Epithelzellen setzen sich durch ihre Höhe und palisadenartige Anordnung deutlich von den flachen und schwach kontrahierten ab. Die im stark kontrahierten Bereich auffallende Dicke der Basalmembran kommt durch Faltenbildung zustande. A Ampulle, D Drüsenpolster, M Mantel.

FOTO: WOLFGANG GROEPLER

diese treten nacheinander in größerem Zeitabstand in die Meiose ein, so daß zu einem bestimmten Zeitpunkt immer nur ein zu voller Größe herangewachsenes Ei vorhanden ist. Ein sehr dünner Eileiter verläuft parallel zum

Samenleiter (Abb. 5) und öffnet sich unweit des Anus in den Kloakalraum. Etwa zwischen Kiemendarm und Magen befinden sich in enger Nachbarschaft die beiden Epikardien und das Herz, und dort münden auch die 4 Ampullen in die Leibeshöhle ein (GROEPLER [9]).

Die Ampullen sind röhrenförmige Ausstülpungen der Epidermis mit der Fähigkeit zur Längenänderung. Jede Ampulle gliedert sich in einen basalen, stielartigen und einen weitulmigen, distalen Abschnitt (Durchmesser etwa 120 μm), der an seinem blinden Ende einseitig ein Drüsenpolster aufweist (Abb. 2, 3, 6a). Die Streckung erfolgt wahrscheinlich durch Blutdruck und führt zur Ausbuchtung der Koloniewand, sobald die Ampullenspitze gegen sie vordringt. Weitere Verlängerung der Ampulle führt zur Entstehung eines fingerförmigen Fortsatzes, der bis 2 mm lang werden kann (Abb. 6a). Solche Füßchen können an beliebiger Stelle der Wand vorgestreckt und nach einiger Zeit wieder vollständig eingezogen werden. Durch Krümmung berühren sie bei Gelegenheit mit dem Drüsenpolster den Untergrund, was zur Anheftung der Füßchenspitze führen kann (nicht muß). Die Drüsenzellen besitzen ein gut entwickeltes rauhes endoplasmatisches Reticulum (rER), einen umfangreichen Golgiapparat und sind vollgestopft mit Vesikeln von unterschiedlicher Größe und Beschaffenheit. Der Vesikelinhalt wird vermutlich bei Substratberührung ausgeschüttet und bewirkt das Ankleben des Mantelmaterials; der genaue Mechanismus dieses Vorganges konnte leider nicht geklärt werden (GROEPLER u. KÜMMEL [12]). Aus dem an seiner Spitze angehefteten Füßchen zieht sich die Ampulle zurück, so daß ein leerer Tunicastrang übrigbleibt, der der Verankerung der Kolonie dient (Abb. 2). Die Befestigungspunkte auf der Unterseite der Kolonie entstehen im Prinzip auf entsprechende Weise.

Die Verkürzung einer Ampulle ist mit auffälliger Formveränderung ihrer Epithelzellen verbunden. Diese sind im gestreckten Zustand sehr flach und langgestreckt mit glatter Oberfläche, im kontrahierten Zustand dagegen kurz und zylinderförmig. Bei einer stark verkürzten Ampulle beträgt die Länge der Epithelzellen nur noch rund 1,5 % derjenigen des voll expandierten Zustandes. Im Lichtmikroskop fällt das kontrahierte Epithel durch eine starke Verdickung der Zellen und ein kräftiges Hervortreten der Basalmembran auf (Abb. 6b). Wie EM-Untersuchungen gezeigt haben (GROEPLER u. KÜMMEL [12]), beruht die Verkürzung auf kontraktile Aktin-Filamenten in der basalen Zellregion; beim Kontraktionsvorgang kommt es durch die Plas-maverlagerung zu irregulärer Ausbuchtung der Zelloberfläche und zu extremer Verfaltung der Zellmembran im basalen Bereich (Abb. 7).

Ein wesentlicher Bestandteil der Kolonien ist der Mantel (= Tunica). Dieser bildet einmal die Wand der Kolonie, umgibt aber beim Zooid auch das

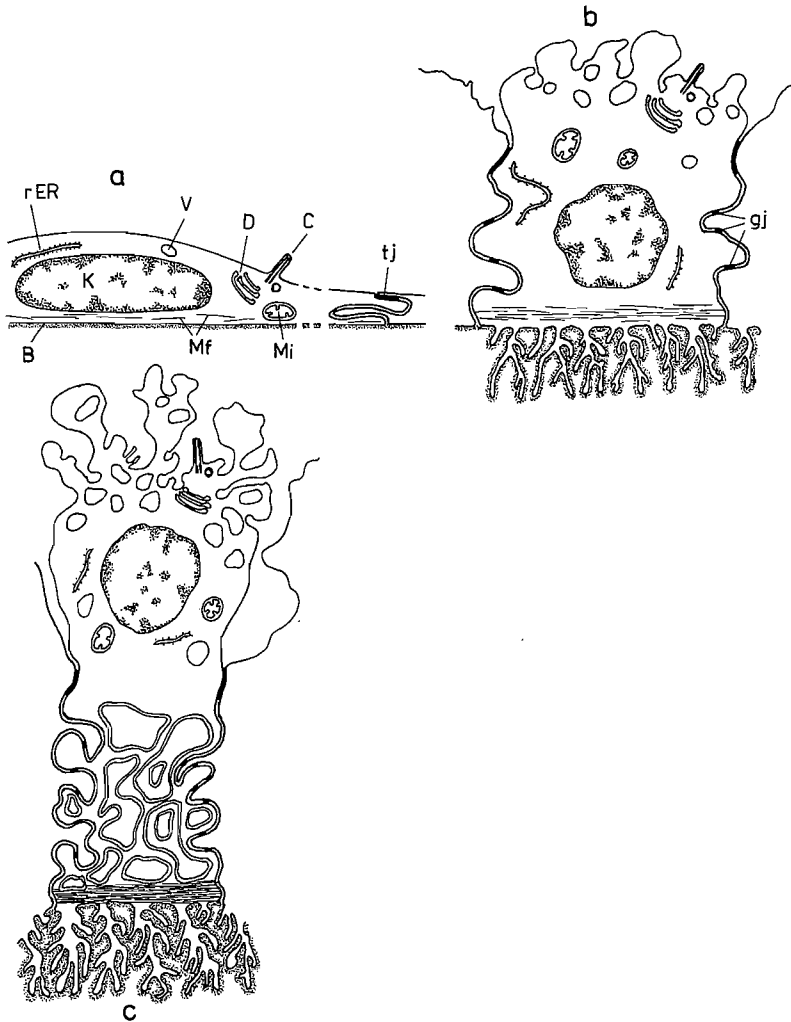


Abb. 7. Morphologische Veränderungen einer Epithelzelle der Ampullenwand, schematische Darstellung aufgrund von elektronenmikroskopischen Befunden. a: Gestreckter Zustand der Ampulle, b: mittelstarke Kontraktion, c: sehr starke Kontraktion. B Basalmembran, C Cilium, D Dictyosom, gj gap junction, Mf Mikrofilamente (Aktinfilamente), Mi Mitochondrium, rER rauhes endoplasmatisches Reticulum, tj tight junction, V Vesikel.

Zeichnung: GROEPLER aus GROEPLER u. KÜMMEL [12]

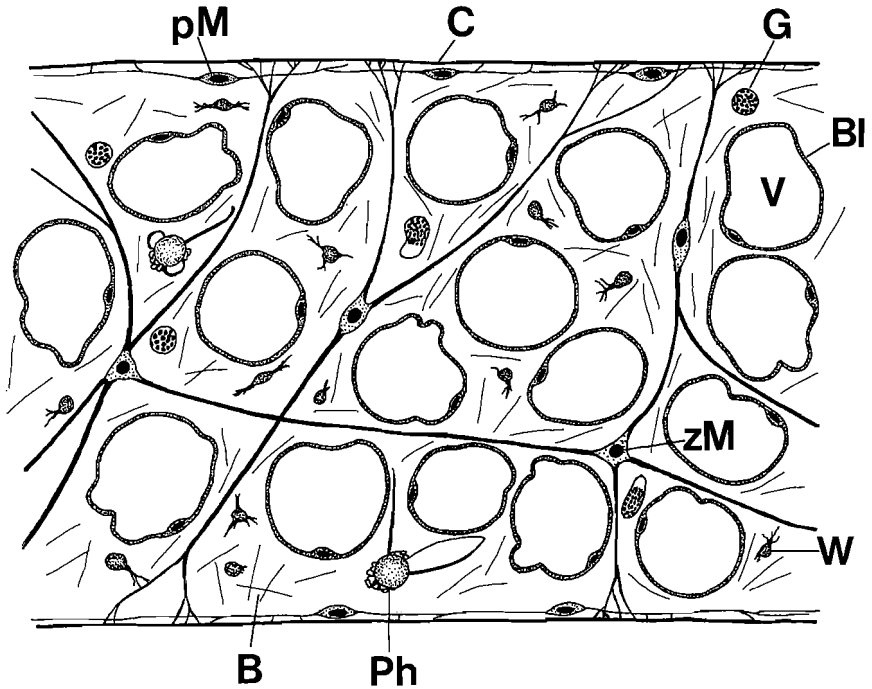


Abb. 8. Schematische Darstellung des Mantels von *Diplosoma migrans*. B Bakterien, BI Blasenzelle, C Cuticula, G Granulocyt, Ph Phagocyt, pM peripherer Myocyt, V Vakuole, W Wanderzelle, zM zentraler Myocyt.

Zeichnung: aus GROEPLER [11]

Abdomen und die Ventralseite (= Seite mit dem Endostyl) des Thorax (Abb. 1). Er ist kein einfaches Abcheidungsprodukt der Epidermiszellen, sondern stellt ein Gewebe dar, an dessen Aufbau sich mindestens 5 Zelltypen beteiligen (Abb. 8). Eingebettet sind die Zellen in eine Grundsubstanz, die im lebenden Zustand strukturlos ist. Der Mantel hat 2 auffällige mechanische Eigenschaften, starke Dehn- und Verformbarkeit sowie Elastizität, die von den Blasen zellen und Myocyt en herrühren. Die Blasen zellen (Durchmesser 25–30 μm) bestimmen hauptsächlich die Dicke des Mantels. Ihr Inneres wird von einer großen Vakuole eingenommen; das Plasma mit dem Kern ist auf einen dünnen Wandbelag beschränkt, der durch partielle Kontraktionen den Zellumriß ständig verändert. Die Blasen zellen liegen unterschiedlich weit voneinander getrennt und sind gegeneinander verschiebbar, worauf die

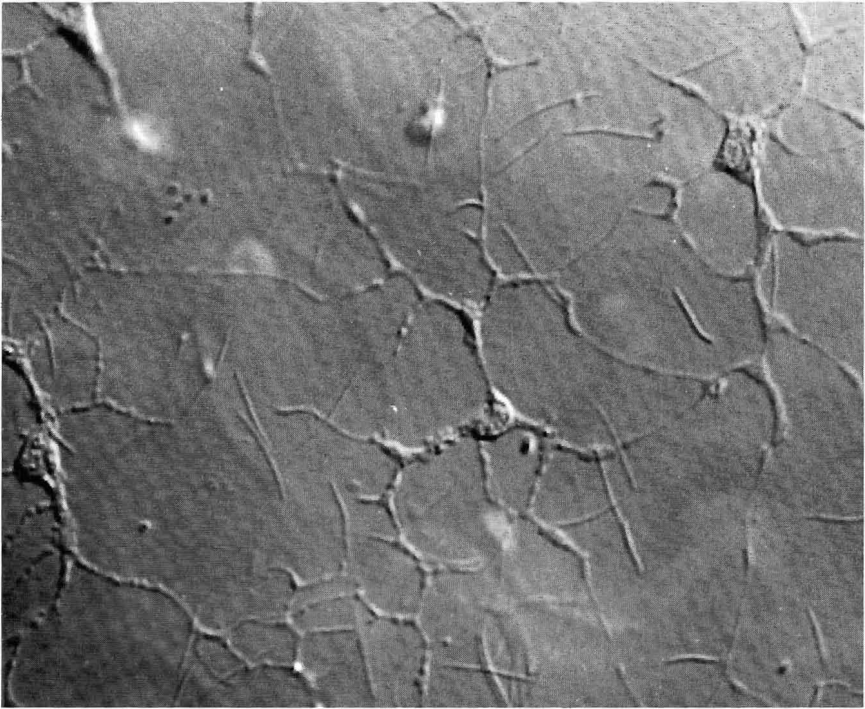


Abb. 9. Stark verzweigte periphere Myocyten im Mantel von *Diplosoma migrans*. Die strukturlose Grundsubstanz ist mit vielen stäbchenförmigen Bakterien bevölkert.

Foto: WOLFGANG GROEPLER

starke Verformbarkeit des Mantels beruht.

Die Myocyten breiten sich einmal in flacher Schicht direkt unter dem äußeren und inneren Oberflächenhäutchen (= Cuticula) aus (periphere Myocyten) und durchziehen zum anderen das Mantelinnere kreuz und quer (zentrale Myocyten). Der Zellkörper der Myocyten ist in lange Ausläufer ausgezogen, die sich reich verzweigen (Abb. 7); da benachbarte Zellen über solche Fortsätze miteinander verbunden sind, bilden die Myocyten in ihrer Gesamtheit ein lockeres dreidimensionales Netzwerk. Mit Hilfe von Aktinfilamenten (MACKIE u. SINGLA [19]) können sich die Ausläufer einmal stark verkürzen und zudem einen Tonus im Mantel erzeugen, der die Ursache der Elastizität ist. (Die Elastizität zeigt sich z. B. beim Einziehen der Ampulle eines nicht festgehefteten Füßchens, indem das Mantelmaterial nachfolgt und

sich wieder vollständig in die allgemeine Koloniewand integriert.) Werden die Aktinfilamente experimentell mit Cytochalasin B ausgeschaltet, so führt das zur Bewegungslosigkeit der Myocyten (und aller anderen kontraktionsfähigen Zellen) und zum Erlöschen der Elastizität, die Koloniewand wird vollkommen schlaff (GROEPLER [11]).

4. Bewegung der Kolonien

In Petrischalen übertragene Kolonien setzen sich zunächst mit einigen Füßchen fest; meist schon nach wenigen Stunden sind Umrißveränderungen erkennbar, die schließlich in eine Ortsverlagerung einmünden. Die Wanderungsgeschwindigkeit kleiner Kolonien kann weit über 1cm pro Tag und damit ein Mehrfaches des Koloniedurchmessers betragen.

Die Wanderungsrichtung kann jederzeit wechseln und auch an opponierten Seiten entgegengesetzt sein; in diesem Fall wird die Kolonie in der Mitte auseinandergezogen und zerreißt schließlich in 2 Teile. Oft kann man Tochterkolonien beobachten, die noch über einen mehrere Zentimeter langen, dünnen Tunicastrang miteinander verbunden sind. Fortgesetzte Fragmentierung führt im Extrem zu 1-Individuum-„Kolonien“.

Der Koloniezerfall vollzieht sich auch, wenn man die Tiere auf ihrem natürlichen Substrat beläßt und im durchströmten Aquarium hält – aber deutlich langsamer als in Petrischalenkultur. Da sich an frisch dem Meer entnommenen Kolonien häufig Anzeichen von Fragmentierung erkennen lassen, läuft dieser Vorgang offensichtlich auch natürlicherweise ab, erfährt aber unter Kulturbedingungen eine wesentliche Verstärkung. Die Kolonien von *Diplosoma migrans* neigen offensichtlich zu vegetativer Vermehrung durch Teilung. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, daß bei längerer Hälterung die kleinen Kolonien oft nur noch mit 1 oder 2 Füßchen an der Unterlage festsitzen, wobei sie im ganzen abgerundet sind und meist einige lange Füßchen ins freie Wasser entsenden. Jede stärkere Wasserbewegung würde zur Ablösung vom Substrat führen, und auf diese Weise lassen sich sicherlich die gelegentlich im Plankton aufgefundenen Kolonien von *Diplosoma migrans* erklären (s. o.).

Koloniewanderungen und Teilungen sind verschiedentlich bei Didemniden beschrieben worden, so von DELLA VALLE [8] für *Diplosoma listerianum*, CARLISLE [4] für *Diplosoma listerianum* und *Didemnum candidum*, BIRKELAND u. a. [1] für *Diplosoma virens*, COWAN [6] für *Diplosoma molle* und RYLAND u. a. [25] für *Diplosoma virens* und *Lissoclinum voeltzkowi*. COWAN hat mit Hilfe von Fotografien die Koloniebewegungen und -teilungen auf dem natürlichen

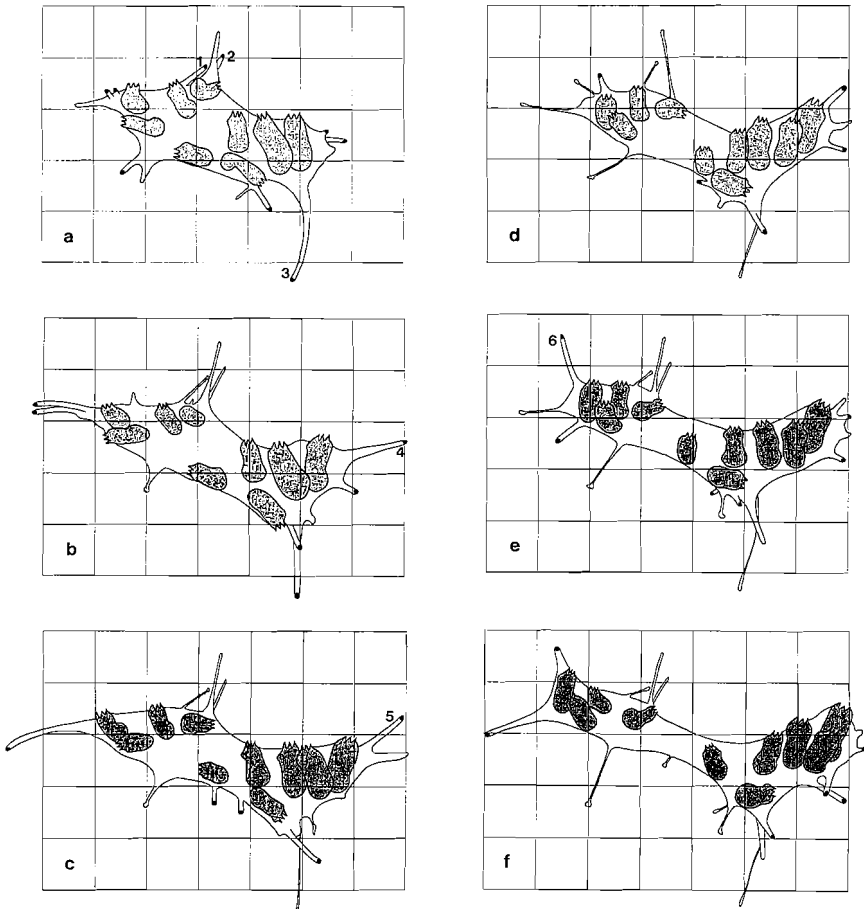


Abb. 10. Umriss- und Ortsveränderung einer Kolonie von *Diplosoma migrans* im Verlauf von knapp 14 Stunden. Die Zeichnungen wurden nach Fotografien angefertigt, die zu folgenden Zeiten aufgenommen wurden: a: 18.09, b: 19.48, c: 20.37, d: 21.22, e: 22.17, f: 742 (folgender Tag). Die Verlagerung des Kolonierandes erfolgt offensichtlich nur in einer Richtung, die durch angeheftete Füßchen vorgegeben ist.
 Zeichnung: WOLFGANG GROEPLER

Untergrund (Korallenriff) im Meer verfolgt. Die von den Untersuchern ermittelten Wanderungsgeschwindigkeiten stimmen größenordnungsmäßig mit denjenigen von *Diplosoma migrans* überein; diese Art nimmt also in bezug

auf Bewegungsvorgänge und vegetative Vermehrung keineswegs eine Sonderstellung innerhalb der Didemniden ein.

Eine genauere Analyse des Bewegungsvorganges wurde von keinem der oben angeführten Untersucher durchgeführt, nur die Rolle der Ampullen wurde erkannt. Nach Ansicht des Autors beruht die Bewegung auf dem Zusammenspiel von Füßchen und Elastizität des Mantels, das im Prinzip folgendermaßen abläuft (s. Abb. 10): Zunächst werden Füßchen ausgestreckt und mit ihrer Spitze angeheftet, später ziehen sich die Ampullen aus den Füßchen zurück. Dabei können Ankerstränge entstehen (Füßchen 1, 2, 3), oder es verlagert sich die Koloniewand in Richtung auf die Spitzen der Füßchen, wodurch diese schließlich verschwinden (Füßchen 4, 5, 6). Werden nun in der neuen Lage vom Mantel wiederum Füßchen in der \pm gleichen Richtung wie zuvor ausgestreckt und befestigt und wiederholt sich das Nachziehen des Mantels, so geht die Umrissveränderung endlich in eine Ortsverlagerung der ganzen Kolonie über, gegebenenfalls unter Zerreißung, falls sich nämlich die geschilderten Vorgänge gleichzeitig an entgegengesetzten Polen der Kolonie abspielen. Die Verschiebung des Mantels zur Füßchenspitze erklärt sich sehr wahrscheinlich durch Kontraktion der Myocyten in der Tunica des Füßchens, wodurch dieses sich verkürzt und dabei den Mantel nachzieht.

5. Knospung und vegetative Fortpflanzung der Zooide

Thorax und Abdomen werden bei *Diplosoma* durch getrennte Knospen angelegt. Die Thoraxknospe entsteht als Epidermisausbuchtung nahe der Basis des Ösophagus, in die hinein sich 2 Divertikel der Epikardien erstrecken; aus diesen Divertikeln differenzieren sich später ein neuer Kiemendarm und Ösophagus. Die Abdomenknospe entwickelt sich in dichter Nachbarschaft zur Thoraxknospe, sie bildet sich ebenfalls aus einer Epidermisvorwölbung, in die hinein 2 Epikardausläufer ziehen und zusätzlich ein Divertikel des alten Ösophagus, aus dem der neue Magen-Darm-Trakt hervorgeht.

Zwischen der Bildung von Thorax- und Abdomenknospe scheint eine Kopplung zu bestehen, denn man trifft i. a. beide Knospen nebeneinander an. Während die Thoraxknospe sich stets weiterentwickelt und aus ihr schließlich ein funktionsfähiger neuer Thorax wird, verläuft die Entwicklung der Abdomenknospe unterschiedlich: Es kann aus ihr ein funktionstüchtiges Abdomen hervorgehen, aber auch die Entwicklung stagnieren und Verfall eintreten (GROEPLER [10]).

Entwickelt sich nur ein neuer Thorax, so ersetzt dieser den alten, es findet also eine Thoraxregeneration statt. Der alte Thorax wird dazu eingezogen

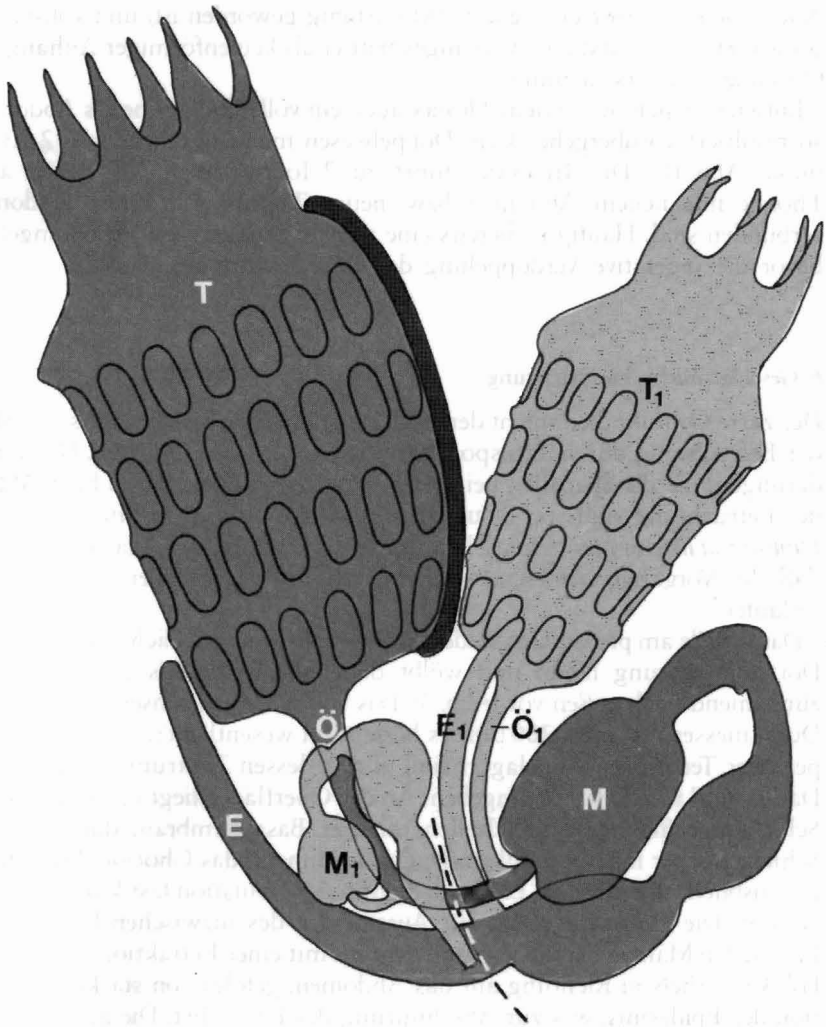


Abb. 11. Vegetative Vermehrung eines Zooids von *Diplosoma migrans*, schematisierte Darstellung. Elterntier (dunkel) und durch Knospung entstandene Strukturen (hell) trennen sich an der gestrichelten Linie, wodurch 2 Tochtertiere resultieren, bei denen der neue Thorax (T1) mit dem Hauptanteil des alten Abdomens bzw. der alte Thorax (T) mit dem neuen Abdomen verbunden sind. E/E1 Enddarm, M/M1 Magen, Ö/Ö1 Ösophagus, T/T1 Thorax.

Zeichnung: aus GROEPLER [10], geringfügig verändert

(häufig schon, bevor der neue funktionsfähig geworden ist) und vollständig resorbiert; während dieses Vorganges tritt er als keulenförmiger Anhang des Ösophagus in Erscheinung.

Entwickelt sich neben dem Thorax auch ein vollständiges neues Abdomen, so resultiert vorübergehend ein Doppelwesen mit 2 Thoraces und 2 Abdomina (Abb. 11). Die Trennung führt zu 2 Tochtertieren, bei denen alter Thorax mit neuem Abdomen bzw. neuer Thorax mit altem Abdomen verbunden sind. Häufig ist bereits eine weitere Knospengeneration angelegt, bevor die vegetative Verdoppelung der Zooide stattgefunden hat.

6. Geschlechtliche Fortpflanzung

Der zarte Ovidukt dient nicht der Ausleitung der Eier, sondern ausschließlich der Befruchtung durch Transport der Spermien zu den Oocyten. Die Veränderungen, die die Spermien bei dieser Wanderung erleiden, und der Ablauf der Befruchtung sind von BURIGHEL und MARTINUCCI [3] in Einzelheiten für *Diplosoma listerianum* beschrieben worden; man kann wohl davon ausgehen, daß die Vorgänge bei *Diplosoma migrans* im wesentlichen entsprechend verlaufen.

Das jeweils am proximalen Ende des Ovars gelegene Ei wächst unter starker Dottereinlagerung heran und wölbt dabei die Epidermis des Abdomens zunehmend nach außen vor (Abb. 3). Das voll herangewachsene Ei hat einen Durchmesser von etwa 200 μm ; es besteht im wesentlichen aus Dotter, dem peripher Testazellen eingelagert sind und in dessen Zentrum der Kern liegt. Das Ei wird von 3 Hüllen umgeben: An der Oberfläche liegt die geschlossene Schicht der äußeren Follikelzellen mit der Basalmembran, darunter eine Schicht flacher innerer Follikelzellen und zinnerst das Chorion. Die Epidermisausbuchtung mit dem Ei hat zu Beginn der Ovulation fast kugelige Form erlangt. Die Ovulation führt zur Ausstoßung des inzwischen befruchteten Eies in den Mantel. Dieser Vorgang beginnt mit einer Retraktion des äußeren Follikelepithels in Richtung auf das Abdomen, gefolgt von starker Kontraktion der Epidermis, was zur Abschnürung des Eies führt. Die äußeren Follikelzellen liegen nach Abschluß der Ovulation als kompakter Restkörper, der schließlich vergeht, unter der kontrahierten Epidermis. Das abgelegte Ei ist nun von einer dünnen zellulären Membran umgeben, die nach Untersuchungen von MARTINUCCI u. a. [20] an *Diplosoma listerianum* aus der ehemaligen Epidermis des Abdomens hervorgegangen ist. Dieses Ergebnis ist bemerkenswert, da sonst bei Ascidien die Hülle abgelegter Eier von Zellen des inneren Follikelepithels gebildet wird. Zunächst liegt das ovulierte Ei neben

dem Ursprungszooïd; von hier „diffundiert“ es weiter in der Mantelwand auf der Ventralseite der Kolonie, wo im folgenden auch die Embryonalentwicklung abläuft.

Die Entwicklungszeit von der ersten Teilung bis zum Schlüpfen der Larve beträgt zwischen 11 und 12 Tage (bei 20–21°C Wassertemperatur), was einigermaßen mit dem von BRUNETTI u. a. [2] für *Diplosoma listerianum* ermittelten Wert korrespondiert (12,5 Tage bei 18°C). Die ersten Teilungsschritte finden im Mittel alle 3,5 Stunden statt und verlaufen damit sehr langsam im Vergleich zu den Eiern oviparer Ascidien, etwa *Ciona* (Teilungen alle 20 Minuten, Gesamtdauer der Entwicklung etwa 20 Stunden).

Im Verlauf der Embryonalentwicklung entstehen 2 Individuen: Zuerst wird das Oozoid angelegt, zu dem auch die Sinnesblase und das Neuralrohr zu rechnen sind. Etwa 7,5–8 Tage nach Entwicklungsbeginn (der voll geschwänzte Embryo zeigt zu diesem Zeitpunkt bereits die Anlagen der 3 Haftpapillen) schnüren sich von den beiden Epikardien des Oozoids die distalen Enden ab; sie bilden die Anlage für den Kiemendarm des zweiten Individuums, des Blastozoids. Dessen Magen-Darm-Trakt entwickelt sich aus der Darmanlage des Oozoids. Die Beziehungen zwischen den beiden Individuen entsprechen im Prinzip denen der Abb. 11, d. h., die Knospungsvorgänge laufen in der Kolonie und in der Larve im wesentlichen gleich ab. Noch bei der geschlüpften Larve hängen Oozoid und Blastozoid über einen dünnen Gewebsstrang zusammen, der die beiden Mägen verbindet; es handelt sich um einen degenerierten Abschnitt der primären Darmanlage des Oozoids.

Die geschlüpfte Larve (Abb. 12) hat eine Länge von etwa 1,5 mm; in ihrem Rumpf sind die beiden Individuen rechtwinklig zueinander orientiert. Das Blastozoid entsendet von einer gemeinsamen Ausgangsstelle am Abdomen (nahe dem Herzen) 4 Ampullen und 3 Haftpapillen; letztere befinden sich direkt unter der Manteloberfläche am Vorderpol. Jede Papille besteht aus einer becherförmigen Hohlform, die einen kolbenförmigen Zentralkörper umschließt; dieser enthält sekretorische Zellen, die Granula abscheiden. Deren Inhalt dient evtl. dem Aufbau einer Kittmasse. Im Moment der Anheftung verlängert sich der Zentralkörper und tritt durch die geöffnete Cuticula des Mantels nach außen vor, wobei die an seinem apikalen Pol befindliche Klebsubstanz direkt mit dem Substrat in Kontakt kommt (CLONEY [5]; LANE [18]). Die Larve führt ein nur wenige Stunden dauerndes freies Leben. Die Statocyste und das Lichtsinnesorgan dienen offensichtlich zum Auffinden eines geeigneten Siedlungsplatzes, wie durch eingehende Untersuchungen an *Diplosoma listerianum* belegt wurde (CRISP u. GHOBASHY [7]). Die Larven reagieren negativ geotaktisch und fototaktisch zunächst positiv, kurz vor der

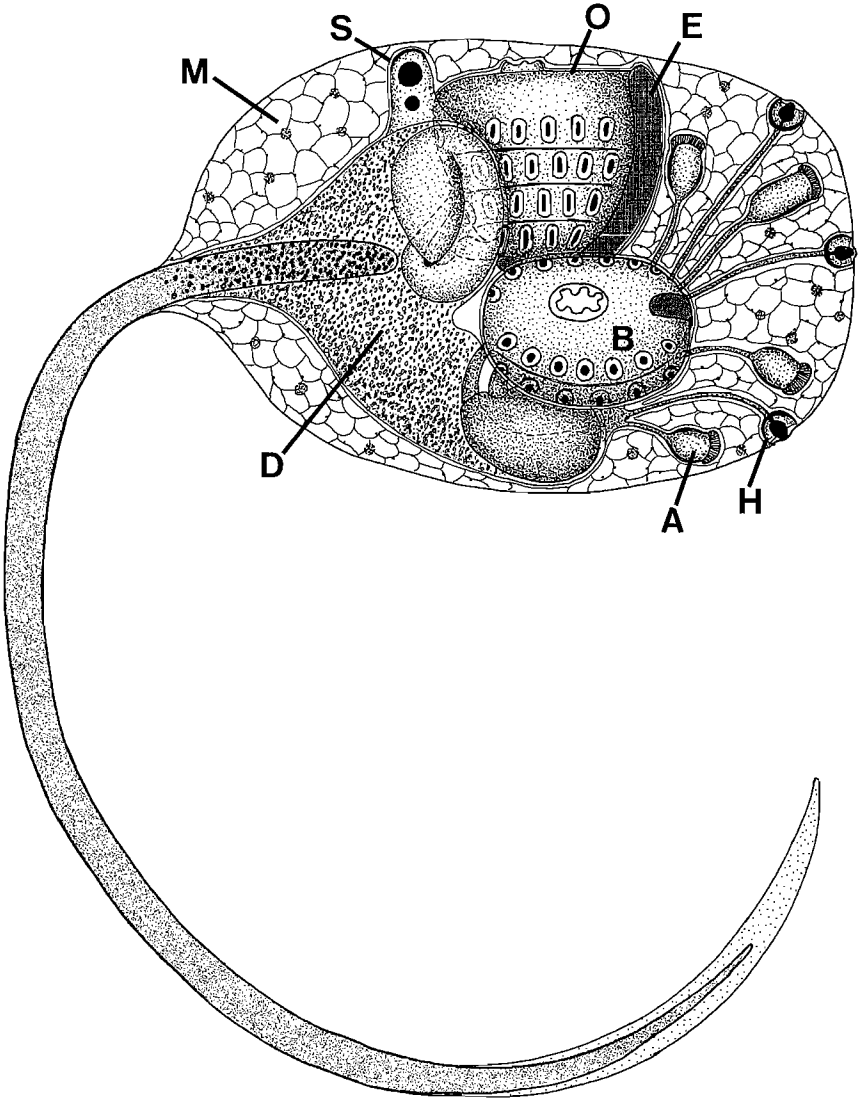


Abb. 12. Larve von *Diplosoma migrans*, schematisierte Darstellung. A Ampulle, B Blastozoid, D Dotterpartikel, E Endostyl, H Haftpapille, M Mantel, O Oozoid, S Sinnesblase.
 Zeichnung: WOLFGANG GROEPLER

Festheftung negativ; dunkle Flächen werden gegenüber hellen bevorzugt. Im Rande des Papillenbeckers konnten bei verschiedenen Arten Sinneszellen nachgewiesen werden, deren Aufgabe darin bestehen dürfte, das Substrat auf chemische und/oder mechanische Eigenschaften zu prüfen, bevor die Anheftung mit Hilfe des Klebstoffes erfolgt (TORRENCE u. CLONEY [26]; TURON [27]).

Auf die Anheftung als initiale Phase der Metamorphose folgt als nächstes Ereignis das Einziehen des Schwanzes. Dieser Vorgang läuft bei Hälerung in Petrischalen meist ohne vorhergehende Anheftung ab und zieht sich häufig über viele Stunden hin, wobei man nicht selten den Eindruck eines gestörten Verlaufes hat. In einigen Fällen konnte der Autor aber die Regression des Schwanzmaterials innerhalb von Minutenfrist beobachten, was wahrscheinlich dem normalen Geschehen entspricht. Das Einziehen des Schwanzgewebes in den Rumpf kommt durch Kontraktion der Epidermiszellen zustande, die kontraktile Filamente enthalten (CLONEY [5]).

Die Lebensdauer einer neu entstandenen Kolonie wurde nicht untersucht, es ist jedoch denkbar, daß sie der von *Diplosoma listerianum* an der englischen Küste entspricht. Wie MILLAR [23] feststellte, entwickelt sich dort i. a. eine Generation pro Jahr; neue Kolonien, die im Sommer entstanden sind, pflanzen sich im darauffolgenden Jahr geschlechtlich fort und gehen dann zugrunde. Unter günstigen Bedingungen sind jedoch auch mehrere Generationen im Jahr möglich.

Filmbeschreibung

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

[24 B/s]

Diplosoma migrans ist eine benthisch lebende Synascidie, die im Gebiet des Helgoländer Felssockels anzutreffen ist. Bevorzugte Siedlungsorte sind dort die Haftkrallen der Laminarien, wo sie nicht nur auf der Oberfläche anzutreffen sind, sondern auch tief versteckt im Inneren des Rhizoidgeflechtes. Die Kolonien können aber auch auf Steinen, Rot- oder Grünalgen und Moostierchen leben.

[4 B/s]

Kleine Kolonien, die aus einer geringen Anzahl von Individuen bestehen, messen nur wenige Millimeter. Häufig haben sie eine abgerundete, beinahe kugelige Gestalt, wie diese Diplosomen auf dem Laminarienrhizoid.

¹ Die Angaben in eckigen Klammern beziehen sich auf die Art der Aufnahme, die Objektfeldbreite und die Aufnahme Frequenz. Die eingerückten Abschnitte geben zusätzliche Informationen.

Die im Zentrum befindliche Kolonie stößt mehrfach ein Kotpartikelchen durch die Ausströmöffnung ins freie Wasser aus.

Diese kleine Kolonie hat sich dagegen an den Verzweigungen einer Rotalge befestigt, eine spezifische Form fehlt. Vom Rande der Kolonie erstrecken sich 3 schlanke, fingerförmige Fortsätze, die Füßchen, ins Wasser. Solche Gebilde dienen auch der Verankerung der Kolonie am Substrat.

Ein großer, runder Kotbrocken wird von der Kolonie abgegeben.

Die farblosen und durchsichtigen Kolonien können eine Fläche von 1cm^2 oder auch noch mehr bedecken. Sie haben keine besondere Gestalt, sondern sind im Umriß buchtig bis lappig und überziehen das Substrat mit allen Unebenheiten.

[Auflicht/Dunkelfeld; 10 mm; 4 B/s]

Der Aufbau aus Einzeltieren oder Zooiden läßt sich an dieser auf dem Boden einer Petrischale ausgebreiteten Kolonie sehr klar erkennen. Der Mantel mit den zahlreichen Füßchen umschließt den gemeinsamen Kloakalraum.

[6,64 mm; 4 B/s]

Die vielen Zooide durchsetzen den Kloakalraum von der basalen bis zur apikalen Mantelschicht. Rechts im Bild ist eine schornsteinförmige Erhebung der oberen Mantelwand zu sehen, an deren Spitze sich die gemeinsame Ausströmöffnung der Kolonie befindet.

[6,64 mm; 24 B/s]

Durch die Ausströmöffnung führt ein steter Wasserstrom aus der Kloakalhöhle ins Freie. Mit dem Wasserstrom werden Kotpartikel, die von den Einzeltieren in die Kloakalhöhle abgeschieden werden, ebenfalls zu der Öffnung geführt und dort ausgestoßen.

[Dunkelfeld; 4,25 mm; 15 B/min]

An dieser Zeitrafferaufnahme ist besonders die Streckung des senkrecht nach oben weisenden Füßchens zu beachten. Es kann fast 2 mm lang werden, wozu es mehrere Minuten benötigt.

[540 μm ; 24 B/s]

Die Füßchen werden von mit Blutflüssigkeit gefüllten Ampullen erzeugt, die durch hydrostatischen Druck gestreckt werden können und das Mantelmaterial ausdellen.

Die Streckung der Ampullen durch hydrostatischen Druck der Blutflüssigkeit ist eine naheliegende Annahme, zu der jedoch Untersuchungen fehlen. Die

Ampulle gliedert sich erkennbar in einen distalen Abschnitt mit weitem und einen proximalen mit engem Lumen.

[680 μm ; 8 B/s]

An der Spitze bildet das Epithel ein Drüsenpolster, das durch seine weiße Färbung auffällt. Aus den Füßchen kann sich die Ampulle jederzeit wieder zurückziehen, indem sich die Epithelzellen mittels kontraktile Filamente verkürzen. Die leere Hülle zieht sich aufgrund der Elastizität des Mantelmaterials ebenfalls zusammen, jedoch viel langsamer. Die Kontraktion der Epithelzellen bewirkt gleichzeitig eine zunehmende Verdickung des Ampullenepithels.

Die Aufnahmen erfolgten unter Deckglas an einer vom Substrat abgelösten Kolonie. Als Folge dieser Manipulation zieht sich die Ampulle sehr schnell aus dem Füßchen zurück, wobei die Tunicahülle nur langsam nachfolgt. Wird dagegen ein Füßchen vom ungestörten Tier eingezogen, so ziehen sich Ampulle und Tunica mit gleicher Geschwindigkeit zurück, d. h., das Drüsenpolster verbleibt an der Spitze des Füßchens.

[Dunkelfeld; 4,25 mm; 15 B/min]

Beobachtet man eine Kolonie über mehrere Stunden wie in diesem Beispiel, so zeigt sich, daß die Füßchen überall an der Oberfläche hervortreten können. Durch Rückziehen der Ampullen verschwinden die Füßchen wieder und werden anschließend an anderer Stelle erneut vorgetrieben. Außer den Füßchen bemerkt man auch einen starken Tunicastrang, der vom Kolonierand ausgehend der Verankerung dient. Die Entstehung solcher Tunicabefestigungen wird bei der Betrachtung der folgenden Kolonie deutlich.

[Dunkelfeld; 4,25 mm; 1 B/s]

Die Spitze des langen Füßchens am oberen Rand der Kolonie berührt den Gefäßboden, mit dem sie durch Sekret aus dem Drüsenpolster der Ampulle verklebt ist. Nun zieht sich die Ampulle aus dem Füßchen zurück, wobei die Tunicahülle übrigbleibt und wie ein Ankertau für die Befestigung der Kolonie sorgt. Auffällig ist die ständige Hin- und Herbewegung des Mantelmaterials, wobei offensichtlich interne Zugkräfte im Spiel sind. Derartige Bewegungen können auch zur Verlagerung von Individuen führen, da diese ja mit dem Mantel verbunden sind.

[Dunkelfeld; 5,3 mm; 1 B/min]

Mit Hilfe der Füßchen und der Elastizität des Mantels können kleine Kolonien auch langsam umherwandern. Dabei werden die Ankerstränge auf der rückwärtigen Seite gedehnt, reißen ab und werden wieder in die Mantelwand integriert.

[11,3 mm; 30 B/h]

Schlagen die beiden Enden der Kolonie eine entgegengesetzte Wanderrichtung ein, streckt sich die Kolonie zunehmend, und der Mantel wird in der Mitte zu einem dünnen Strang ausgezogen, der zerreißt: 2 Tochterkolonien sind entstanden. Zurück bleiben kleine Kotkrümel.

[Differentieller Interferenzkontrast = DIK; 210 μm ; 30 B/min]

Das Mantelgewebe besteht zum größten Teil aus Blaszellen. Diese großen rundlichen Zellen sind im Inneren ganz von einer Vakuole erfüllt. Ihr Plasma mit dem Kern ist auf einen dünnen Randbelag beschränkt. Sie sind leicht gegeneinander verschiebbar und verformbar und ermöglichen so die Dehnbarkeit des Mantels.

[DIK; 260 μm ; 30 B/min]

Weitere Bauelemente des Mantels sind langgestreckte, dünne Zellen, die stark verzweigt sind und in ihrer Gesamtheit ein loses Netzwerk bilden.

[DIK; 130 μm ; 8 B/s]

Diese Myocyten können sich kontrahieren und sind für die im Mantel auftretenden Zugspannungen verantwortlich. Weitere Zelltypen sind kleine Wanderzellen mit langen Pseudopodien und Körnerzellen.

Im Bild fallen viele schnell dahingleitende Stäbchen auf. Es handelt sich dabei um Bakterien (durchschnittliche Länge: 15 μm), die in großer Zahl die Interzellularsubstanz des Mantels besiedeln (s. auch Abb. 7). Die Identität und Bedeutung dieser Bakterien konnte bisher nicht geklärt werden. Bakterien wurden gelegentlich auch im Mantel anderer Ascidienarten beschrieben (GROEPLER [11]).

[DIK; 130 μm ; 2 B/s]

Das Plasma dieser Zellen ist mit Granula vollgestopft, die lichtbrechend sind. Dadurch fallen sie sogar bei schwacher Vergrößerung überall im Mantel der Kolonien als kleine weiße Pünktchen auf. Die Körnerzellen bewegen sich amöboid mit Hilfe breiter, kurzer Pseudopodien.

[Dunkelfeld; 1,37mm; 24 B/s]

Das Einzeltier innerhalb der Kolonie hat eine mittlere Länge von 1mm; das rundliche Abdomen ist deutlich vom konischen Thorax abgesetzt. Letzterer beherbergt apikal den Flimmerbogen und dorsal das Gehirn.

[DIK; 330 μm ; 24 B/s]

Vom Gehirn gehen in verschiedene Richtungen Nervenstränge ab. Darunter liegt die Neuraldrüse. Beim Fokussieren tauchen Flimmertrichter mit Flimmerbogen auf.

[Dunkelfeld; 1,7mm; 24 B/s]

Der Thorax besteht vor allem aus dem Kiemendarm, dessen Wand 4 Reihen von Kiemenspalten aufweist. Der Kiemendarm öffnet sich apikal mit einer weiten Einströmöffnung, die von 6 spitz zulaufenden Lappen umstanden ist.

Zwischen den beiden oberen Kiemenspaltenreihen kann man ein Granulum bemerken, das von rechts nach links, d. h. von ventral nach dorsal, wandert. Die Bewegung wird vom Schleimfilter bewirkt, das sich an der Innenwand des Kiemendarms entlangbewegt und an dem das Partikelchen haftet.

[DIK; 680 μm ; 24 B/s]

Die Kiemenspalten sind an ihrem Rand mit langen Wimpern ausgestattet. Ihr Schlag erzeugt einen permanenten Wasserstrom, der durch die Einströmöffnung in den Kiemendarm eintritt, von dort durch die Kiemenspalten in den Kloakalraum zieht und schließlich über die Ausströmöffnung die Kolonie wieder verläßt. Der Wasserstrom dient der Atmung und der Ernährung zugleich.

[DIK; 210 μm ; 100 B/s]

Die Wimpern schlagen metachron, wodurch der Eindruck einer Drehbewegung hervorgerufen wird. Der Richtungssinn ist bei allen Kiemenspalten gleich: von außen betrachtet, entgegen dem Uhrzeigersinn.

[DIK; 1,7mm; 24 B/s]

Diplosoma migrans ernährt sich, wie bei Manteltieren üblich, als Filtrierer. Feines Schwebematerial wird in die Einströmöffnung hineingestrudelt und von den Sinneszellen der Tentakeln auf seine Tauglichkeit geprüft. Die eingestrudelten Partikel werden von einem hauchdünnen Filter aus Schleim abgefangen, das sich vor den Kiemenspalten an der Darmwand entlangbewegt und auf der Dorsalseite zu einer Futterwurst zusammengerollt wird. Sind Partikel ungeeignet, wird die Einströmöffnung ruckartig verschlossen. Bei stärkerer Reizung zieht sich der ganze Thorax zusammen.

Um den Einstrom besser sichtbar zu machen, wurden dem Wasser Karminkörnchen zugefügt, was jedoch nicht den gewünschten Erfolg brachte, da die Tiere i. a. außerordentlich empfindlich auf diesen Fremdstoff reagierten und mit dem Einstrudeln aufhörten. Dementsprechend bildete sich auch nur eine unbedeutend gefärbte Futterwurst (links im Kiemendarm).

[Dunkelfeld; 1,7mm; 24 B/s]

Betrachtet man ein Einzeltier in Aufsicht, so bemerkt man die in die Mundöffnung hineinragenden Tentakeln. Beim Fokussieren in die Tiefe tauchen auf der Dorsalseite des Kiemendarms nacheinander die in 3 Etagen ange-

ordneten hakenförmigen Dorsalfalten auf. Auf der Innenseite dieser Falten wird das Schleimfilter zur Futterwurst aufgewunden und zum Ösophagus hingeleitet.

[DIK; 680 μm , dann 420 μm ; 24 B/s]

Das Schleimfilter wird von Drüsenzellen des Endostyls – links im Bild – erzeugt; diese Struktur hat die Form einer Längsfalte, welche sich über die ganze Ventralseite des Kiemendarmes erstreckt.

Die Kiemenspalten sind als Folge von Deckglasdruck deformiert.

Der abgesonderte Schleim wird durch lange Wimpern des Endostyls nach beiden Darmseiten hin verteilt und dann mittels besonderer Wimperstraßen – wie dem Flimmerbogen – zur Dorsalseite transportiert.

[DIK; 680 μm ; 24 B/s]

Die Nahrung gelangt aus dem Kiemendarm in den Ösophagus und von dort in den Magen. Der anschließende Mitteldarm ist vom Magen verdeckt, der Enddarm wieder sichtbar. In der Tiefe des Abdomens bemerkt man das schlagende Herz.

[DIK; 260 μm ; 20 B/s]

Das Herz der Manteltiere kehrt seine Schlagrichtung periodisch um: Hier laufen die Kontraktionswellen zunächst von rechts nach links – und nun von links nach rechts.

[DIK; 260 μm ; 24 B/s]

Jetzt der Vorgang der Schlagumkehr noch einmal bei einem anderen Tier.

[DIK; 680 μm ; 24 B/s]

Neben der Darmschleife liegen 2 junge Knospen. Die größere entwickelt sich zu einem neuen Thorax, die kleinere bildet später ein neues Abdomen.

[DIK; 210 μm ; 24 B/s]

Die vegetative Vermehrung erfolgt unter Vereinigung des alten Thorax mit dem neuen Abdomen und umgekehrt des alten Abdomens mit dem neuen Thorax.

[DIK; 330 μm ; 24 B/s]

An einer älteren Thoraxknospe erkennt man bereits deutlich die in Reihen angelegten Kiemenspalten. Bei der Fokussierung auf die Mediane der Knospe treten der Endostyl und das Lumen des Kiemendarmes hervor; oben die noch geschlossene spätere Einströmöffnung.

[DIK; 850 μm ; 24 B/s]

Häufig führt die Knospenbildung nicht zur Vermehrung, vielmehr dient der neue Thorax – oben – nur als Ersatz für den ausgedienten alten – links im Bild –; sein Material wird später resorbiert.

[DIK; 680 μm ; 24 B/s]

Im Endzustand seiner Rückbildung stellt der alte Thorax nur noch einen trommelschlegelartigen Anhang am Ösophagus dar.

[DIK; 130 μm ; 24 B/s]

Die Zooide können sich nicht nur vegetativ, sondern auch geschlechtlich fortpflanzen. Das Ovar der zwittrigen Tiere enthält nur wenige Oocyten, die durch ein großes Keimbläschen mit Nucleolus auffallen.

[Dunkelfeld; 5,27mm; 15 B/min]

Die Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zum Schlüpfen der Larve läuft in der Kolonie ab, *Diplosoma* ist also ovovivipar. Die Eizelle gelangt in den Mantel, in dem sie sich schließlich weit entfernt vom Zooid ihres Ursprungs befindet. Diese 3 Eier enthalten bereits ziemlich weit entwickelte Larven.

[Dunkelfeld; 850 μm ; 24 B/s]

Der lange Schwanz der Larve ist um den Rumpf herumgelegt; er wird der Länge nach von einer großen Vakuole durchzogen. Auf der Dorsalseite des zu diesem Zeitpunkt noch undurchsichtigen Rumpfes sieht man außerdem die Sinnesblase mit dem Auge und der Statocyste sowie am Vorderpol die 3 Haftpapillen.

[Dunkelfeld; 8,5 mm; 24 B/s]

Die fertig ausgebildete Larve befreit sich aus der Eihülle und dem umgebenden Mantel und schwimmt zunächst im Kloakalraum umher, wobei der Antrieb mit Hilfe des Schwanzes erfolgt.

[Dunkelfeld; 4,25 mm; 24 B/s]

Nach kurzen Schwimmphasen legt sie immer wieder längere Ruhepausen ein.

[Dunkelfeld; 2,7mm; 24 B/s]

Die Larve hat die Kolonie über die Ausströmöffnung verlassen. Sie hat eine typische Kaulquappengestalt und führt für kurze Zeit – nur eine Stunde oder weniger – ein freies Leben.

Die Aussagen über das freie Larvenleben gründen sich nur auf die Beobachtung weniger Larven in Petrischalen. Im Prinzip vergleichbare Werte ermit-

telten CRISP und GHOBASHY [7] in systematischen Studien an *Diplosoma listerianum*; sie fanden in Abhängigkeit von Belichtungsverhältnissen Werte zwischen 10 Minuten und 6 Stunden.

[Hellfeld; 1,37mm; 24 B/s]

An dem inzwischen durchsichtig gewordenen Rumpf fällt vor allem auf, daß 2 Kiemendärme vorhanden sind. Der eine gehört zum Primärindividuum, dem Oozoid, der andere zum Blastozoid. Das Blastozoid ist bereits zu diesem frühen Zeitpunkt durch vegetative Vermehrung entstanden; die Larve enthält mithin 2 Zooide, worauf der Gattungsname *Diplosoma* Bezug nimmt.

Die Larve befindet sich bereits im Anfangsstadium der Metamorphose, was durch die beginnende Regression des Schwanzmaterials (erkennbar an seiner Krümmung) angezeigt wird.

[DIK; 210 µm; 24 B/s]

Mit einem Sekret der Haftpapillen befestigen sich die Larven am Substrat, bevor die Metamorphose beginnt. Der Klebstoff wird von Zellen im Zentrum des Organs gebildet.

[Dunkelfeld; 850 µm; 24 B/s]

Die festgeheftete Larve zieht das Gewebe des nun nicht mehr benötigten Schwanzes in den Rumpf ein. Dieser Vorgang vollzieht sich in Minuten-schnelle.

Das Einziehen des Schwanzgewebes ließ sich nicht dokumentieren, da dieser Vorgang bei der Mehrzahl der Larven zu langsam und gestört oder bei anderen unvorhersehbar schnell verlief. In einigen Fällen erfolgte die vollständige Regression während der Übertragung aus der Petrischale unter das Mikroskop. Die folgende Einstellung zeigt dieselbe Larve nach bereits erfolgter Rückbildung des Schwanzes.

[Dunkelfeld; 1,7mm, dann 2,2mm; 1 B/min]

Nur die leere Tunicahülle des Schwanzes bleibt noch erhalten. Rückgebildet werden auch die Sinnesblase und die Haftpapillen. Als bald werden die Füßchen hervorgestreckt, und der ehemalige Larvenrumpf beginnt als Primärkolonie umherzuwandern. Die Einströmöffnungen der beiden Zooide öffnen sich nach außen, so daß auch die selbständige Ernährung beginnen kann.

[Dunkelfeld; 10mm; 1 B/min]

Die Primärkolonie vergrößert die Anzahl der Zooide durch vegetative Vermehrung, wobei auch der Umfang der Kolonie zunimmt.

English Version of the Spoken Commentary

Diplosoma migrans is a benthic synascidian which inhabits the rocky shelf surrounding Heligoland island. The preferred habitats are the holdfasts of laminarians, where it is not only found on the surface but also hidden deep inside the rhizoid tangle. But the colonies also occur on stones, red or green algae and bryozoans.

Small colonies, consisting of only a few individuals, measure only several millimetres in diameter. They frequently exhibit a rounded, almost spherical shape, like these diplosomas on a *Laminaria* rhizoid.

This small colony has, on the other hand, attached itself to the branches of a red alga and lacks a specific shape. From the edge of the colony 3 slender fingerlike protrusions, the stolons, extend into the water. These structures serve to anchor the colony to the substrate.

The colourless and transparent colonies can occupy an area of 1 cm² or more. They have no regular shape, their contours being sinuous to lobed and following all the irregularities of the substrate.

The structure consisting of individual animals or zooids can clearly be seen in this colony spread out on the bottom of a Petri dish. The mantle with its numerous stolons envelops the shared cloacal chamber.

The numerous zooids occupy the cloacal chamber from the basal to the apical layer of the mantle. To the right of the picture a chimney-like protuberance of the upper mantle wall is visible. At the tip of it the common atrial, or excurrent, siphon of the colony can be seen.

Through this opening a constant current flows out of the cloacal cavity to the exterior. The current transports faecal particles, deposited by the individual colony members into the cloacal chamber, and eliminates them through the atrial siphon.

This time-lapse sequence illustrates the elongation of the vertically projecting stolons which can attain a length of almost 2 mm, a process that takes several minutes.

The stolons are produced by ampullae filled with haemolymph which can be extended, causing protuberances in the mantle material.

At the tip the epithelium forms a glandular pad which is conspicuous by its whitish colour. The ampulla can withdraw from the stolon at any time, whereby the epithelial cells shorten by means of contractile filaments. Due to

the elasticity of the mantle material the empty tunic contracts as well, but far more slowly. The contraction of the epithelial cells effects a simultaneous thickening of the ampullar epithelium.

Observation of a colony over a period of several hours, as here, shows that the stolons can be produced all over the surface. By retracting the ampullae the stolons disappear again, only to reappear at other locations. Apart from the pseudopodia-like stolons we can also observe a strong tunica strand protruding from the margins of the colony and serving as an anchor. How these stolons develop, can be seen in the following colony.

The tip of the long stolon at the top edge of the colony touches the bottom of the dish and adheres to it by secretions produced at the glandular pad of the ampulla. Now the ampulla withdraws from the stolon, leaving the tunica sheath behind to function as an anchor rope for fastening the colony to the substrate. A conspicuous back and forth movement of the mantle material indicates internal traction processes. Such movements can lead to the relocation of individuals as these are connected to the mantle.

With the aid of the stolons and the elasticity of the mantle small colonies can migrate slowly. In so doing, the anchor strands at the rear of the colony are stretched to breaking point and reabsorbed into the mantle material.

If the 2 ends of the colony each take a different direction of migration, the colony stretches increasingly and the mantle is constricted in the middle to a thin strand which ruptures to produce 2 daughter colonies. A deposit of faecal particles remains behind.

The mantle tissue consists to a major part of vesicular cells. These large, spherical cells contain an all-occupying central vacuole which displaces the cytoplasm and nucleus to a thin marginal layer. The cells can slide to a certain extent over one another and are deformable, thus giving the mantle its flexibility.

As further construction elements of the mantle we can observe slender, elongated cells which are strongly branched and make up a loose network.

These myocytes are contractile and are responsible for the tensile forces occurring within the mantle. Further cellular bodies are small migratory cells with long pseudopodia, and granular cells.

The cytoplasm of these cells is packed with granules which refract light. That is why even under low magnification they appear all over the mantle of the colonies as small white dots. The granulocytes progress by ameboid movement with the help of short, broad pseudopodia.

The individual members of the colony measure about 1 mm in length. The rounded abdomen is distinctly set off from the conical thorax, in which the apical ciliary crown and the dorsal brain are accommodated.

From the brain, ganglia extend in various directions. Underneath lies the neural gland. As the focal plane changes, the ciliary funnel and ciliary crown come into view.

The thorax consists mainly of the pharyngeal basket, the wall of which contains 4 rows of gill slits. The pharyngeal basket opens apically into a wide buccal siphon which is crowned with 6 pointed flaps.

The margins of the gill slits are provided with long cilia producing a constant current of water which enters through the buccal siphon into the pharynx and passes via the gill slits into the cloacal chamber, from where it is expelled from the colony through the atrial siphon. The water current serves both respiratory and feeding purposes simultaneously.

The cilia beat metachronally, giving the impression of rotary movement. The direction of beating is the same in all the gill slits; seen from outside, it is counterclockwise.

Diplosoma migrans, like most tunicates, is a filter feeder. Fine suspended particles are wafted into the buccal cavity by the cilia and checked for their nutritional value by the sensor cells of the tentacles. The inflowing particles are caught in a fine filter of mucus, which moves along the walls of the intestine in front of the gill slits and are rolled into a sausage-shaped bolus on the dorsal side. If particles prove to be unsuitable, the buccal siphon is immediately closed. If the stimulation is increased, the whole thorax may contract.

When viewed from above an individual colony member displays the buccal opening with tentacles protruding into it. On shifting the focal plane further down, on the dorsal side one after another the 3 layers of hook-shaped dorsal folds come into view. On the interior face of these folds the mucus filter shapes the food bolus and passes it to the oesophagus.

The mucus filter is secreted by glandular cells of the endostyle — to the left of the picture. This structure is shaped as a longitudinal fold extending along the entire ventral face of the pharyngeal basket.

The secreted mucus is distributed to both sides of the intestine by long cilia of the endostyle and then follows special ciliary pathways — like the ciliary crown — towards the dorsal face.

The food passes from the pharyngeal basket into the oesophagus and from there to the stomach. The adjacent midgut is covered here by the stomach, but the hind gut is again visible. Deep down in the abdomen the beating heart can be recognized.

The tunicate heart periodically reverses its beat; here the waves of contraction pass from right to left – and now from left to right.

Now the process of beat reversal is seen in another specimen.

On a level with the bend in the intestine 2 young buds can be seen. The larger one will develop into a new thorax, the smaller one will later become a new abdomen.

Vegetative reproduction occurs with the fusion of the old thorax to the new abdomen and – conversely – the old abdomen to the new thorax.

On an older thorax bud the rows of gill slits are already clearly recognizable. By focussing on the median plane of the bud, the endostyle and the lumen of the pharyngeal gill basket appear; above is the still closed aperture of the buccal siphon.

Budding often fails to initiate reproduction but the new thorax rather serves as a replacement for the obsolete old one, here to the left of the picture. Its material is later resorbed. In the final stage of atrophy the thorax has become a drumstick-shaped appendage of the oesophagus.

Zooids do not only reproduce vegetatively; they are also capable of sexual reproduction. The ovary of the hermaphrodite tunicate contains only a few oocytes, which are conspicuous with their large germinal vesicle and nucleolus.

Development from the fertilized oocyte up to hatching of the larva takes place inside the colony, so *Diplosoma* is ovoviviparous. The egg cell passes into the mantle and eventually rests at some distance from its parent zooid. These 3 eggs already contain advanced larval stages.

The long tail of the „tadpole“ larva is wrapped around the body; it is permeated longitudinally by a large vacuole. On the dorsal side of the still opaque body one can also distinguish the sensory papilla with the eye – and the statocyst, as well as at the anterior end the 3 stolar papillae.

The fully developed larva frees itself of the egg membrane and mantle and emerges free swimming first into the cloacal chamber. It propels itself by means of the tail.

Short periods of swimming are followed by prolonged resting phases.

The larva has left the colony via the atrial siphon. It has a typical tadpole-like appearance and for a short period – only an hour or even less – it lives a free-swimming existence.

The meanwhile transparent body is now conspicuous for its 2 pharyngeal baskets. One of them belongs to the primary individual, the oozoid; the other one belongs to the blastozoid. The blastozoid has already been differentiated vegetatively at this early stage of development; the larva therefore contains 2 zooids, hence its generic name, *Diplosoma*.

The larva attaches itself to the substrate with the secretion from its stolar papillae before undergoing metamorphosis. The adhesive is produced by cells in the centre of this organ.

The sessile larva then draws the tissue of the now superfluous tail inside its body, a process that takes only a few minutes.

Only the empty tunical case of the tail remains behind. The sensual papilla is also resorbed in the same way as the stolar papilla. Soon the stolons are protruded and the former larval body now begins to move around as a primary colony. The buccal siphons of the twin zooids open up to the exterior so that independent feeding can be initiated.

The primary colony multiplies the number of zooids vegetatively, resulting in an increase in the size of the colony.

Bibliographie

- [1] BIRKELAND, C., L. CHENG und R. A. LEWIN: Motility of Didemnid Ascidian Colonies. *Bull. Mar. Sci.* 3 (1981), 170–173.
- [2] BRUNETTI, R., M. BRESSAN, M. MARIN und M. LIBRALATO: On the Ecology and Biology of *Diplosoma listerianum* (Milne-Edwards, 1841; Ascidiacea, Didemnidae). *Vie Milieu* 38 (1988), 123–131.
- [3] BURIGHEL, P., und G. B. MARTINUCCI: Sexual Reproduction in the Compound Ascidian, *Diplosoma listerianum* (Tunicata). I. Metamorphosis, Storage and Phagocytosis of Sperm in the Female Duct. *Marine Biology* 118 (1994), 489–498; II. Sperm Penetration through Ovary Wall and Evidence of Internal Fertilization. *Marine Biology* 118 (1994), 499–510.
- [4] CARLISLE, D. B.: Locomotory Powers of Adult Ascidians. *Proc. Zool. Soc. (Lond.)* 136 (1961), 141–146.
- [5] CLONEY, R. A.: Ascidian Metamorphosis: Review and Analysis. In: F.-S. CHIA und M. E. RICE: *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*. New York 1978, 255–282.

- [6] COWAN, M. E.: Field Observations of Colony Movement and Division of the Ascidian *Didemnum Molle*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 6 (1981), 335–337.
- [7] CRISP, D. J., und F. A. A. GHOBASHY: Responses of the Larvae of *Diplosoma listerianum* to Light and Gravity. In: D. J. CRISP (Hrsg.): Fourth European Marine Biology Symposium. Cambridge 1971, 443–465.
- [8] DELLA VALLE, A.: Osservazioni su alcune ascidie del Golfo di Napoli. Mem. Atti. Accad. Sci. Fis. Nat. Napoli 13 (1908), 1–87.
- [9] GROEPLER, W.: Beobachtungen zur Morphologie von *Diplosoma migrans* (Menker et Ax; Tunicata, Ascidiacea). Zool. Beitr. N. F. 29 (1986), 437–452.
- [10] GROEPLER, W.: Über die Knospung sowie die vegetative Vermehrung und den Lebensraum der Kolonien von *Diplosoma migrans* (Menker & Ax, 1970; Tunicata, Ascidiacea, Didemnidae). Zool. Beitr. N. F. 34 (1992), 3–33.
- [11a] GROEPLER, W.: Morphologie und Eigenschaften des Mantels der Tunicate *Diplosoma migrans* (Ascidiacea, Didemnidae). Mikrokosmos 83 (1994), 321–330.
- [11b] GROEPLER, W.: Über Bakterien im Mantel von *Diplosoma migrans* (in Vorbereitung).
- [12] GROEPLER, W., und G. KÜMMEL: Ultrastruktur der Ampullen von *Diplosoma migrans* (Tunicata, Ascidiacea). Zool. Jb. Anat. 117 (1988), 207–226.
- [13] HARTMEYER, R.: Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland. XV. Die Ascidien von Helgoland. Wiss. Meeresuntersuchungen N. F. Abt. Helgoland 8 (1906), 117–127.
- [14] HARTMEYER, R.: Ascidiacea, Part. II. Zugleich eine Übersicht über die arktische und borsale Ascidienfauna auf tiergeographischer Grundlage. Dan. Ingolf-Exped. II, Part 7 (1924), 1–275.
- [15] LAFARGUE, F.: Les Didemnidae (Prochordata) d'Helgoland. Helgol. Wiss. Meeresunters. 23 (1972), 100–116.
- [16] LAFARGUE, F.: Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). Synthèse des résultats principaux. Ann. Inst. océanogr. 53 (1977), 135–153.
- [17] LAHILLE, F.: Recherches sur les Tuniciers. Toulouse 1890.
- [18] LANE, D. J. W.: Attachment of the Larva of the Ascidian *Diplosoma listerianum*. Mar. Biol. 21 (1973), 47–58.
- [19] MACKIE, G. O., und C. L. SINGLA: Impulse Propagation and Contraction in the Tunic of a Compound Ascidian. Biol. Bull. 173 (1987), 188–204.
- [20] MARTINUCCI, G. B., P. BURIGHEL, G. ZANIOLO und R. BRUNETTI: Ovulation and Egg Segregation in the Tunic of a Colonial Ascidian, *Diplosoma listerianum* (Tunicata, Ascidiacea). Zoomorphol. 108 (1988), 219–227.
- [21] MENKER, D., und P. AX: Zur Morphologie von *Arenadiplosoma migrans* n.g.n.sp., einer vagilen Ascidien-Kolonie aus dem Mesopsammal der Nordsee (Tunicata, Ascidiacea). Z. Morph. Tiere 66 (1970), 323–336.
- [22] MICHAELSEN, W.: Die Botrylliden und Didemniden der Nordsee. Wiss. Meeresuntersuchungen. Komm. dtsh. Meere N. F. Abt. Helgoland 14 (1923), 99–124.
- [23] MILLAR, R. H.: The Annual Growth and Reproductive Cycle in Four Ascidiaceans. J. mar. biol. ass. U. K. 31 (1953), 41–61.

- [24] MILNE-EDWARDS, H.: Observations sur les Ascidies composées. Mem. Inst. France 18 (1842), 217–326.
- [25] RYLAND, J. S., R. A. WIGLEY und A. MUIRHEAD: Ecology and Colonial Dynamics of Some Pacific Reef Flat Didemnidae (Ascidacea). Zool. J. Linn. Soc. 80 (1984), 261–282.
- [26] TORRENCE, S. A., und R. A. CLONEY: Ascidian Larval Nervous System: Primary Sensory Neurons in Adhesive Papillae. Zoomorphol. 102 (1983), 111–123.
- [27] TURON, X.: Morphology of the Adhesive Papillae of Some Ascidian Larvae. Cah. Biol. Mar. 32 (1991), 295–309.

Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 191 m, 17½ min (24 B/s). Hergestellt 1991/92, veröffentlicht 1995.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen entstanden unter Leitung von Prof. Dr. W. GROEPLER, Pädagogische Hochschule Karlsruhe. Aufgenommen, bearbeitet und veröffentlicht vom Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera: J. KAEDING; Schnitt: S. HORNIG.

Inhalt des Films

Morphologie, Lebensweise und Fortpflanzung von *Diplosoma migrans* (Ascidacea). Bei Kolonien auf ihrem natürlichen Substrat sind Einzeltiere, gemeinsame Ausströmöffnung und der Anheftung und der Bewegung dienende Füßchen erkennbar. Zeitrafferaufnahmen zeigen das Ausstrecken und das Zurückziehen der Füßchen mit Hilfe der in ihrem Inneren befindlichen Ampullen sowie die Fortbewegung und die Teilung ganzer Kolonien. Im weiteren: verschiedene Zelltypen des Mantels und ausgewählter Organe der Einzeltiere wie zentrales Nervensystem, Kiemendarm, Magen-Darm-Trakt und Herz mit Schlagumkehr. Die vegetative Fortpflanzung mittels getrennter Anlagen von neuem Abdomen und Thorax wird anhand unterschiedlich weit entwickelter Knospen verdeutlicht. Von der geschlechtlichen Fortpflanzung werden Oocyten, unfertige und voll entwickelte Larven im schwimmenden Zustand gezeigt. Mit der Festheftung am Substrat setzt die Metamorphose ein, in deren Verlauf es alsbald zum Einziehen des Larvenschwanzes kommt. Zum Schluß sieht man die entstandene Primärkolonie die Füßchen ausstrecken und umherkriechen.

Film Summary

Morphology, Habits and Reproduction of *Diplosoma migrans* (Ascidacea). Colonies attached to their natural substrate show individual organisms, common discharge opening, and stolons which assist the organisms in fixation and locomotion. Time-lapse sequences show the extension and the retraction of the stolons, assisted by

internal ampullae, as well as the locomotion and division of entire colonies. In the following: various cell types located in the mantle, and selected internal organs from individual organisms, such as the central nervous system, the pharynx, the gastrointestinal tract, and the heart as it reverses its beating direction. The vegetative reproduction of the new abdomen and thorax from separate primordia is further elucidated by showing buds in various phases of development. Demonstrating sexual reproduction, oocytes, semi-developed and fully developed larvae are shown while swimming. Once anchored to a substrate, metamorphosis begins, during the course of which the larval tail soon is retracted. The film closes with the newly founded primary colony extending its feet and crawling around.

Résumé du Film

Morphologie, mode de vie et reproduction de *Diplosoma migrans* (Ascidacea). On peut percevoir les organismes individuels, l'orifice d'écoulement commun et les petits pieds servant à l'adhésion et au locomotion chez des colonies sur leur substrate naturel. Des prises accélérées montrent l'étirage et le retrait des petits pieds au moyen d'ampoules à leur intérieur, ainsi que la locomotion et la division de colonies entières. Ensuite: auprès des organismes individuels les différents types cellulaires du pallium et de quelques organes, tels que le système nerveux central, le pharynx branchial, l'appareil digestif et le coeur renversant le battement. La reproduction végétative au moyen de primordia séparés d'abdomen et de thorax nouveaux est élucidée avec des bourgeons dans de différents stades de développement. Quant à la reproduction sexuelle, on voit les oocytes, des larves semi-développées et entièrement développées en état nageant. La métamorphose commence au moment de l'adhésion au substrate, au cours de laquelle on voit bientôt la larve rentrer sa queue. A la fin on peut voir la colonie primaire nouvellement formée étendre les petits pieds et ramper.