

Untersuchungen zur Physiologie der Druckwahrnehmung an sessilen Krebsen (*Balanus balanus* und *Balanus improvisus*) des Sublitorals und Eulitorals*

H.-H. SOMMER

Zoologisches und Vergleichend-Anatomisches Institut der Universität Bonn;
Bonn, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Studies on the physiology of pressure perception in sessile crustaceans (*Balanus balanus* and *Balanus improvisus*) of the sublittoral and eulittoral. The mechanism of pressure perception in animals without gasfilled spaces is still obscure. Larvae of numerous species of marine invertebrates respond to pressure changes; but the nature and direction of this response, and its relationship to light, vary considerably in different species or in different developmental stages of the same species. Settlement and metamorphosis are critical events in the life cycles of marine invertebrates. Nevertheless, adults of the barnacles *Balanus balanus* L. and *B. improvisus* DARWIN respond to pressure changes as they did during their larval stages. However, the nature of these responses changes: from slow reactions of larvae (vertical migration and positioning) to rapid reactions of sessile adults (closure of shell valves). The interruption of activity is shorter if caused by a weak pressure stimulus, than by a strong pressure stimulus. It is not identical with the time span required to adapt to changes in water depth. Inactive periods decrease with rising water temperature. At a given stimulation frequency, reactivity is inhibited sooner by weak than by strong pressure stimuli. Inhibited reactivity is caused by stimulus-specific central nervous fatigue. Indirectly, three results indicate that specific pressure receptors exist: (a) metamorphosis of slow larval reactions to changes in hydrostatic pressure (probably caused by intracellular and extracellular physiological mechanisms, e. g. varying solubility of CaCO_3) to rapid reactions of sessile adults; (b) ability for distinguishing increase and decrease in hydrostatic pressure as stimuli with different signs; (c) stimulus-specific central nervous fatigue.

EINLEITUNG

Experimentelle Untersuchungen zur Wirkung hohen hydrostatischen Drucks auf tierische Organismen (Zusammenfassungen bei CATTELL 1936, SCHLIEPER 1963, FLÜGEL 1972) zeigten oft tiefgreifende, vielfach letale Wirkungen. Durch weitere Beobachtungen (z. B. HARDY & BAINBRIDGE 1951, KNIGHT-JONES & QUASIM 1955, BAYNE 1963)

* Begonnen im Rahmen eines Stipendiums der Deutschen Forschungsgemeinschaft (So 78/1 a und b) am I. Zoologischen Institut der Universität Göttingen.

wurden bei pelagischen und benthonischen Tieren auch Reaktionen auf minimale Druckänderungen nachgewiesen. Die Reaktionen sessiler Tiere auf Druckänderungen wurden jedoch bisher nicht geprüft.

Die Reaktionen der planktonischen Larven von *Balanus* auf Druckänderungen gehören nach RICE (1964) zu dem von ihm definierten Reaktionstyp 3. Er enthält Arten, die bei verstärktem Druck stets zum Licht hinschwimmen, gleichgültig, aus welcher Richtung das Licht kommt, bei vermindertem Druck dagegen entweder passiv absinken (z. B. I. Stadium der Zoea vieler Krebse wie *Pagurus*, *Carcinus*) oder aktiv vom Licht wegschwimmen (z. B. *Balanus*). HARDY & BAINBRIDGE (nach HARDY 1953) fanden für die Wanderungsgeschwindigkeit der Larven von *Balanus* etwa $16 \text{ m} \times \text{h}^{-1}$.

Die gesamte Physiologie der Druckwahrnehmung bei Tieren ohne gasgefüllte Hohlräume ist unbekannt (Diskussion bei KNIGHT-JONES & MORGAN 1966). Auch die adulten sessilen Seepocken reagieren mit Hilfe unbekannter Vorgänge auf Änderungen des hydrostatischen Drucks. Ihr Reaktionstyp wird in der vorliegenden Arbeit beschrieben.

In den Biotopen der Seepocken sind Änderungen der Belichtungsstärke und des Wasserdrucks die häufigsten Reize. Belichtungsschwankungen wirken auf ihre motorische Aktivität hemmend (v. BUDDENBROCK 1931) oder fördernd (SOMMER 1971), unabhängig von den Schwankungen der Aktivitätsmenge im Verlauf langer Versuchszeiten (SOMMER 1972).

Die Untersuchungen am Drucksinn sessiler Tiere erforderten neue Methoden, über die im folgenden berichtet wird.

MATERIAL UND METHODE

Die Versuchstiere der Art *Balanus balanus* L. stammten vom Grund der Nordsee bei der Insel Helgoland, aus 30–35 m Wassertiefe und waren ausnahmslos auf Gehäusen der Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L. gewachsen. Im Laboratorium wurden sie bei 15° C in 25 cm Wassertiefe und Dauerdunkel gehalten. Zu Vergleichszwecken dienten Individuen der Art *Balanus improvisus* DARWIN, die auf Klappenschalen der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. gewachsen waren und auch in der Gezeitenzone vorkommen. Sie wurden unter den gleichen Bedingungen gehalten. Die Experimente wurden bei einer Beleuchtungsstärke von 100 lx und einer Wassertemperatur von 20° C durchgeführt.

Bei der Anwendung von Wasserdruckreizen müssen fünf Parameter berücksichtigt werden, von denen jeder die Reaktionen der Versuchstiere beeinflussen kann: (1) der Druckanstieg (+), (2) der Druckabfall (—), (3) die Reizdauer, (4) die Reizstärke und (5) die Geschwindigkeit der Reizstärkenänderung. Eine funktionsfähige Apparatur mußte die genaue Bestimmung dieser fünf Parameter ermöglichen.

Die Apparatur zur Anwendung von Wasserdruckreizen ist schematisch in der Abbildung 1 dargestellt. In der Apparatur ist die Mechanik ruhender und bewegter Flüssigkeiten genutzt, und es können Druckreize von definierter Stärke (in den Experimenten auf die Druckdifferenz von 10 m Seewassersäule begrenzt) und definierter Dauer

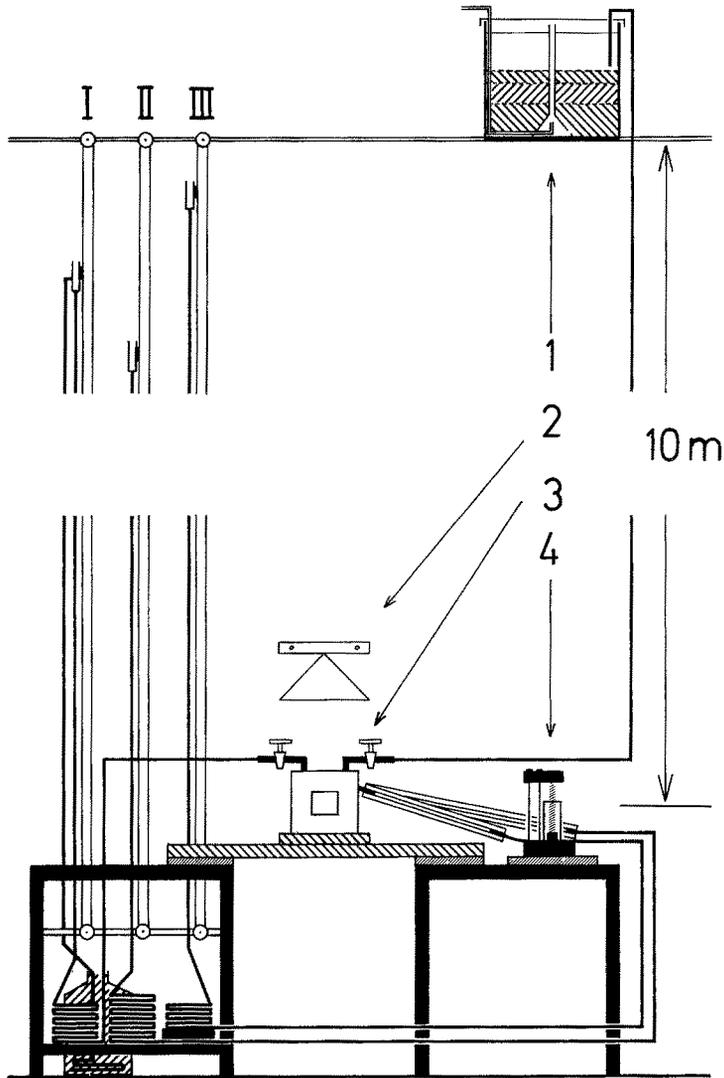


Abb. 1: Schematische Darstellung der Apparatur zur Untersuchung von Druckreizwirkungen. Das Seewasser fließt vom Filter (1) durch einen Schlauch zum Versuchsgefäß (3) aus Hart-PVC ($85 \times 85 \times 70$ mm; Wandstärke: 10 mm; Glasstärke: 4 mm), das mit einer Lichtquelle (2) von oben beleuchtet wird. Aus dem Versuchsgefäß fließt das Seewasser zum Überlaufgefäß I und weiter in ein unteres Sammelgefäß. Wenn das Überlaufgefäß in gleicher Höhe mit den Versuchstieren steht, dann sind sie bei strömendem Seewasser an Normaldruck (0,0 m Wassertiefe) adaptiert, wird es hochgezogen, dann passen sie sich bei strömendem Seewasser an Wassertiefen zwischen 0 m und 10 m an. Die Strömungsgeschwindigkeit wird durch Regulierung des Wasserzuflusses eingestellt. Mit den Seewassersäulen in den Gefäßen II und III werden die Druckreize gegeben. Die höher als das Überlaufgefäß I stehende Seewassersäule liefert den Druckanstieg, die niedriger stehende den Druckabfall. Alle Gefäße werden in Höhe des Überlaufgefäßes I gefüllt und nach Bedarf hochgezogen oder gesenkt. Der Wasserdurchlauf kann am Versuchsgefäß mit Glasschliffhähnen in allen Richtungen versperrt werden

gegeben werden. Sie ermöglicht Untersuchungen an Tieren, die bei strömendem Wasser an verschiedene Wassertiefen adaptiert sind (vgl. dagegen RICE 1964). Die Geschwindigkeit der Druckänderung kann in einem weiten Bereich variiert werden, doch war für die beschriebenen Experimente ein möglichst rascher Anstieg der Reizstärke erforderlich.

Diese Reize wurden durch die mit Hilfe einer „Springschlauchklemme“ (Abb. 2) plötzlich freigegebene Last verschieden hoher Seewassersäulen gegeben. Beim Öffnen der Springschlauchklemme liegt sofort die volle Last der Wassersäule auf dem Versuchsgefäß, so daß die Geschwindigkeit im Anstieg der Reizstärke (0 bis max.) von der Öffnungsgeschwindigkeit abhängt. Sie liegt im Bereich weniger Millisekunden.

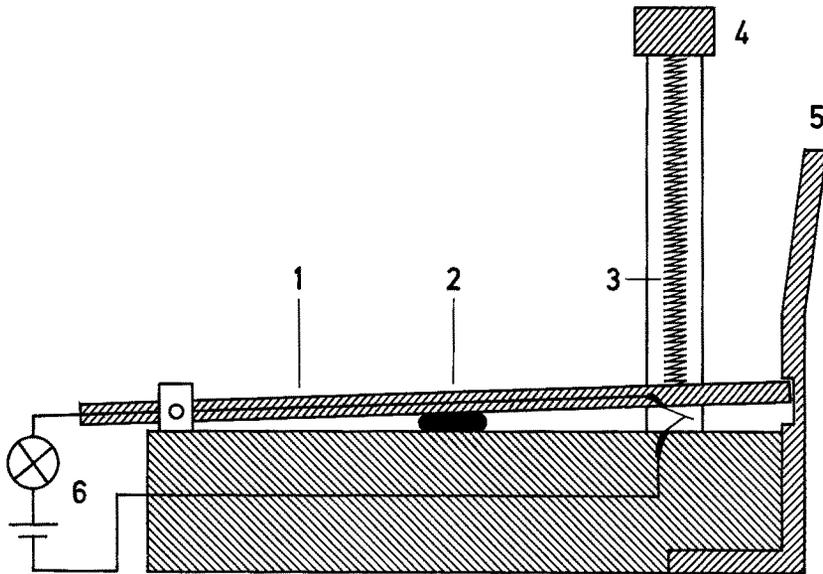


Abb. 2: Eine Springschlauchklemme im Längsschnitt (Schema). Ein federndes Widerlager (5) hält den Hebel (1), der den Schlauch (2) zusammenpreßt, in seiner Lage. Beim Abbiegen des Widerlagers zieht die Spiralfeder (3), die an dem Galgen (4) befestigt ist, den Hebel nach oben. Der Druck der Seewassersäule wird schlagartig freigegeben und wirkt als Reiz. Bei der Kombination von Druckreizen mit Dunkelreizen (in der vorliegenden Arbeit nicht dargestellt) wird beim Hochschnellen des Hebels der Stromkreis einer Niedervoltleuchte (6) unterbrochen

Für die Umrechnung der jeweils genannten Reizstärke (Druckdifferenz in m und cm Seewassersäule) auf die Maßeinheit $\text{dyn} \times \text{cm}^{-2}$ ($\equiv \mu \text{ bar}$) entsprechen 10 m Seewassersäule (bei 35 ‰ Salzgehalt und 20 °C) $1004,965 \text{ dyn} \times \text{cm}^{-2} \times 10^3$ ($\equiv \text{m bar}$) (nach Werten aus D'ANS-LAX 1967). Die tatsächliche Belastung der Versuchstiere bei Adaptationsvorgängen ergibt sich, wenn der Normaldruck am Versuchsort addiert wird ($760 \text{ Torr} \approx 1013,249 \text{ dyn} \times \text{cm}^{-2} \times 10^3$). Die Reaktionen der Tiere wurden jedoch immer mit Druckdifferenzen geprüft.

ERGEBNISSE

Die Druckreaktionen

In gleichmäßigem Wasserstrom hat der rhythmische Schlag der RankenfüÙe bei Seepocken stets den gleichen Verlauf (CRISP & SOUTHWARD 1961). Wird ein aktives Tier von Beschattungsreizen getroffen (v. BUDDENBROCK 1931), so verschließt es nach überschwelligen Reizen (oder nach Summation unterschwelliger Reize) sein Gehäuse und bleibt eine Zeitlang inaktiv (aktivitätssteigernde Belichtungsreize, vgl. SOMMER 1971). Dabei reagieren die Versuchstiere in jeder Bewegungsphase auf den Reiz. Es ist gleichgültig, ob sie gerade mit einem Schlag beginnen, die RankenfüÙe ganz ausgestreckt haben oder mitten im Schlag sind.

Die Reaktionen auf Druckanstieg

Nach plötzlicher Drucksteigerung schließen die Versuchstiere ihr Gehäuse. Abbildung 3 zeigt die Aktivität eines Tieres vor und nach Druckanstieg.

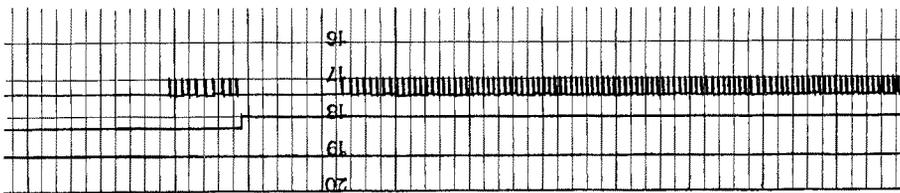


Abb. 3: Die Reaktion eines Tieres auf Druckanstieg. Der Registrierstreifen ist in Abständen von vier Sekunden geteilt. Jeder registrierte Strich entspricht einem Schlag der RankenfüÙe (Foto eines Originalprotokolls). Das Versuchstier war an 2 m Wassertiefe adaptiert. Reizstärke: 1,50 m Seewassersäule Druckdifferenz

Die Reaktionen auf Druckabfall

Nach plötzlichem Druckabfall schließen die Versuchstiere ihr Gehäuse ebenfalls (Abb. 4). Die Druckreize wurden hier und in allen anderen Experimenten jeweils zu Beginn eines Aktivitätsschubs nach dem zehnten Schlag der RankenfüÙe gegeben. Die Reizantwort ist jedesmal eine Aktivitätspause, deren Länge zweckmäßig als „Retraktionsdauer“ (WALDES 1939) bezeichnet wird. Sie hat, wie die Reaktionen der meisten marinen Wirbellosen (v. BUDDENBROCK 1952), zweifellos eine Schutzfunktion.

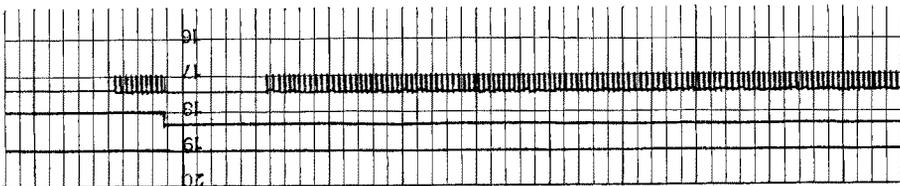


Abb. 4: Die Reaktion eines Tieres auf Druckabfall (alle Daten wie unter Abb. 3)

Die Retraktionsdauer nach dem Reiz ist eine der Meßgrößen für die Reizwirkung und den physiologischen Zustand der Versuchstiere. Sie ist von vielen Faktoren abhängig: von der Größe der Tiere und damit von der Schlagfrequenz sowie vom Reizabstand, von der Reizstärke und von der Temperatur. Kleine Individuen schlagen schneller als große.

Die Abhängigkeit der Druckreaktionen vom Reizabstand, von der Reizstärke und von der Temperatur

Die Druckreaktionen nach Reizen in verschiedenem Abstand

Vor der Anwendung von Wasserdruckreizen muß geklärt sein, wie rasch die Adaptationsvorgänge im Drucksinn der Seepocken ablaufen. Wenn die Meßwerte unverfälscht sein sollen, ist es vor allem wichtig, zu erfahren, ob bei den Druckreaktionen die Retraktionszeit (-dauer) mit der Adaptationszeit identisch ist, ob also beim Aktivitätsbeginn nach der reizbedingten Pause das Tier schon an die neue Wassertiefe adaptiert ist oder nicht. Für die Reaktionen auf Druckabfall beantwortet der nachfolgend beschriebene Versuch diese Frage.

Ein Versuchstier adaptiert während 30 min an eine Wassertiefe von 5 m (= D_1); dann wird durch langsames Hochziehen eines Druckgefäßes ein größerer Druck gegeben, der auch bei beliebiger Größe keine Reaktion auslöst, weil dieser Reiz sich einschleicht (= $D_1 + D_2$). Nach weiteren 30 min wird durch einen plötzlichen Druckabfall von ($D_1 + D_2$) auf (D_1) festgestellt, ob das Tier eine Reaktion zeigt oder nicht. Durch mehrfaches Wiederholen dieses Verfahrens mit ständig steigendem Druck ($D_1 + D_2$) wird die minimale Druckänderung festgestellt, die bei diesem Tier gerade eine Reaktion auslöst (0,6 m Seewassersäule Druckdifferenz). Danach adaptiert das Versuchstier 30 min lang an einen Druck, der größer ist als ($D_1 + D_2$), an ($D_1 + D_2 + D_3$) = 7 m Wassertiefe. Wenn dann der Druck von ($D_1 + D_2 + D_3$) auf ($D_1 + D_2$) abfällt, so reagiert das Versuchstier und verschwindet im Gehäuse, kommt aber nach kurzer Zeit wieder hervor. Wäre es in diesem Augenblick schon wieder reaktionsbereit, also an die Wassertiefe ($D_1 + D_2$) adaptiert, dann müßte es sich bei weiterem Druckabfall von ($D_1 + D_2$) auf (D_1) erneut zurückziehen. Das tut es jedoch nicht. Dasselbe gilt umgekehrt für die Reaktionen auf Druckanstieg.

Die Wiederherstellung der Reaktionsbereitschaft in neuen Druckverhältnissen erfordert demnach eine längere Zeit als die Retraktionsdauer. Wie lang diese Zeit sein muß, kann genau geprüft werden.

In den folgenden Experimenten wurden die Reaktionen auf Druckanstieg und Druckabfall mit alternierenden Reizen in jeweils gleichem Abstand voneinander geprüft: Einer Druckdifferenz von 10 m Seewassersäule (Druckanstieg) als erstem Reiz folgte z. B. nach 15 sec ein gleich großer Reiz in entgegengesetzter Richtung (Druckabfall). Nach weiteren 15 sec wurde wieder der erste Reiz gegeben und so fort. Zur Adaptation verfügen die Versuchstiere bei diesem Reizabstand über 15 sec, bevor der Druck sich ändert. In der Abbildung 5 bedeutet ein Ordinatenwert von 100 Prozent, daß die Tiere auf jeden Reiz einer Serie reagieren, da die Summe aller Reize gleich 100 Prozent gesetzt ist; d. h. die Versuchstiere sind dann beim Druckanstieg vollstän-

dig an den geringeren Druck vor dem Reiz adaptiert und beim Druckabfall vollständig an den höheren Druck vor dem Reiz. Die Abweichung der Einzelwerte von der dargestellten Mittelwertkurve ist als Standardabweichung s_x bei jedem Kurvenpunkt eingetragen. Das gilt auch für alle folgenden Abbildungen.

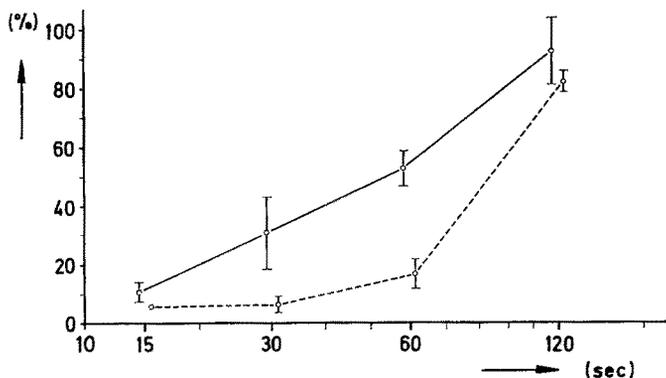


Abb. 5: Die Abhängigkeit der Reaktionsbereitschaft auf Wasserdruckreize von der Stärke und dem Abstand der vorhergehenden Reize bei drei Individuen. Reaktionen auf Druckanstieg und Druckabfall. Ordinate: Prozentualer Anteil der beobachteten Reaktionen an der Gesamtzahl der gegebenen Druckreize. Abszisse: Abstand der Druckreize voneinander in logarithmischem Maßstab. Reizstärke (Druckdifferenz): — \cong 10 m Seewassersäule; - - - \cong 3 m Seewassersäule

Abbildung 5 zeigt, daß die Versuchstiere bei einem Reizabstand von 15 sec auf weniger als 20 Prozent aller Reize reagieren. Dieser Anteil nimmt jedoch zu, wenn die Reize langsamer aufeinander folgen. Dasselbe gilt für die Druckdifferenz von 3 m Seewassersäule, doch erlischt die Reaktionsbereitschaft nach diesen schwächeren Reizen mit abnehmendem Reizabstand schneller als nach den starken.

Auch ein Reizabstand von 120 sec reicht nicht aus, um die Reaktionsbereitschaft der Versuchstiere bei jedem Reiz und damit unverfälschte Meßwerte sicherzustellen. Bei allen Versuchen haben sich 30 min als optimaler Reizabstand erwiesen.

Bei diesem Reizabstand und somit ausreichender Adaptation an die Druckstärke (Wassertiefe) vor einem Reiz reagieren die Tiere auf jeden Reiz. Ihr Verhalten kann jedoch mit dem Begriff „Adaptation“ nicht ausreichend beschrieben werden: Bei kürzeren Pausen zwischen den Reizen wird die Reizbeantwortung zunächst unvollständig. Dabei tritt ein alternierender Wechsel zwischen Reagieren und Nichtreagieren auf (Tab. 1).

Wenn die Pausen zwischen den Reizen einer Serie sehr kurz sind, so erlischt schon nach dem ersten Reiz die Reaktionsbereitschaft für den Rest dieser Reizserie. Dabei bewirken allerdings in einer Reizserie Druckanstieg und Druckabfall je eine erste Reaktion, bevor für diese Reizqualitäten die Reaktionsbereitschaft erlischt (Tab. 2).

Das weist darauf hin, daß Druckanstieg und Druckabfall von den Versuchstieren als Reize mit verschiedenen Vorzeichen wahrgenommen werden können.

Adaptation bedeutet immer eine Änderung in der Höhe der Reizschwelle. Es ist noch unklar, was während des alternierenden Wechsels zwischen Reagieren und Nichtreagieren bei kürzeren Reizabständen mit der Reizschwelle geschieht. Das wichtigste

Reizstärken benutzt wird. Die in der Abbildung 6 dargestellten Reaktionen auf Druckreize von verschiedener Stärke zeigen, daß die Beziehung zwischen Retraktionsdauer und Druckreizstärke nicht linear ist.

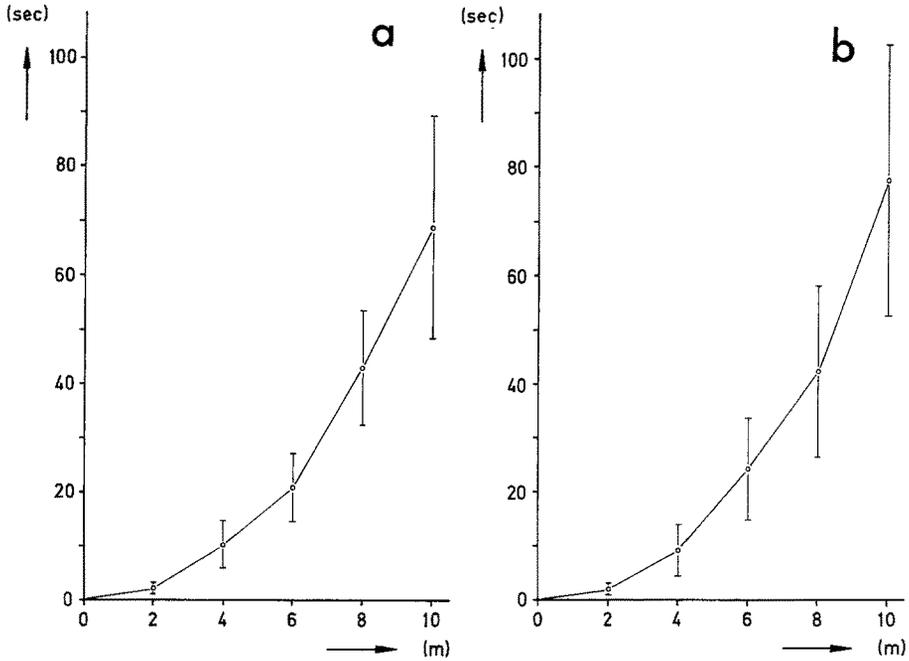


Abb. 6: Die Abhängigkeit der Retraktionsdauer (Ordinaten) von der Stärke der Druckreize (Abszissen) bei einem Individuum. *a* Bei Druckanstieg (Versuchstier an 0 m Wassertiefe adaptiert). *b* Bei Druckabfall (Versuchstier an 10 m Wassertiefe adaptiert). $n = 5$. Schlagzahl: $46 \times \text{min}^{-1}$. Mit zunehmender Reizstärke nimmt die Retraktionsdauer zu

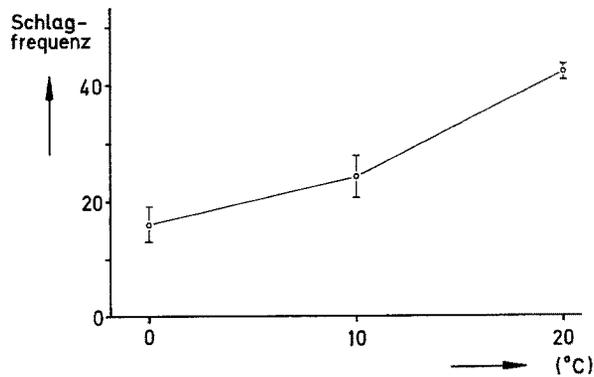


Abb. 7: Die Abhängigkeit der Schlagfrequenz (Ordinate: Schlagzahl $\times \text{min}^{-1}$) von der Temperatur (Abszisse) bei vier Individuen gleicher Größe. Die Schlagfrequenz steigt mit der Temperatur (vgl. SOUTHWARD 1964)

Die Druckreaktionen bei verschiedener Temperatur

Abbildung 7 zeigt ein Beispiel für die Abhängigkeit der Schlagfrequenz von der Temperatur. Die Retraktionsdauer wird im Gegensatz zur Schlagfrequenz mit steigender Temperatur sowohl nach Druckanstieg als auch nach Druckabfall verringert (Abb. 8).

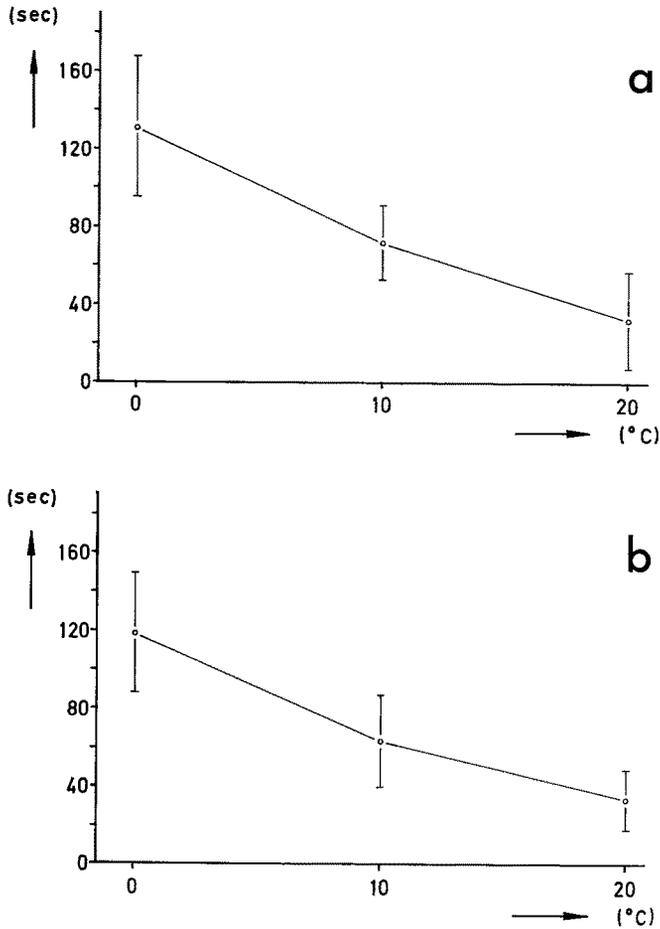


Abb. 8: Die Abhängigkeit der Retraktionsdauer (Ordinaten) von der Temperatur (Abszissen) bei Druckanstieg (a) und Druckabfall (b) bei einem Individuum. Das Versuchstier war an 5 m Wassertiefe adaptiert. Reizstärke: 2 m Seewassersäule Druckdifferenz, n = 5

DISKUSSION

Die für Untersuchungen am druckempfindlichen Reaktionssystem der Seepocken entwickelte Methode erlaubt sowohl eine genaue Dosierung von Wasserdruckreizen, die über beliebige Zeit konstant bleiben, als auch Adaptation an beliebige Wassertiefen

bei strömendem Wasser. Die Eindeutigkeit der Druckreaktionen erleichtert bei Seepocken die Analyse des druckempfindlichen Reaktionssystems, denn in gleichförmigen Bedingungen einer Apparatur zeigen sie im Experiment nur die Alternativreaktionen Aktivität oder Inaktivität.

Der zur Herstellung vollständiger Reaktionsbereitschaft erforderliche optimale Reizabstand von 30 min kann mehrere Ursachen haben:

(a) Die sessile Lebensweise. Die auf leblosem Substrat in tiefem Wasser siedelnden Individuen haben sich auf die gleichförmigen Bedingungen ihres Biotops eingestellt. Deshalb braucht der langsame Verlauf der Adaptation an verschiedene Wassertiefen und die dadurch bedingte langsame Wiederherstellung der Reaktionsbereitschaft kein Sicherheitsrisiko zu sein. Wenn dieses Risiko bei Individuen, die auf Gehäusen und Panzern freibeweglicher Tiere leben, dennoch zu hoch sein sollte, so kann die Tatsache, daß schwache Druckreize die Reaktionsbereitschaft der Seepocken eher beeinträchtigen als starke Druckreize (Abb. 5), ein Ausgleich sein und die Sicherheit des Individuums garantieren; es wird auf starke und deshalb in der Regel bedrohliche Reize immer reagieren.

(b) Die Qualität der Druckreize. Die primäre Folge von Druckreizen ist Kompression oder Dekompression des gesamten Organismus und nicht nur die Erregung der Rezeptoren eines einzigen Sinnes mit den zugeordneten nervösen Strukturen. Durch Druckzunahme wird die Dissoziationskonstante des H_2CO_3 erhöht und damit die Löslichkeit des CaCO_3 verändert. Das bedeutet eine Beeinflussung stoffwechselphysiologischer Vorgänge, die ein Grund für die lange Adaptationszeit sein könnte.

Das Übergewicht zentralnervöser Anteile am Zustandekommen der Schalenschlußreaktion gegenüber peripheren Vorgängen in den Sinnesorganen ist sehr deutlich, da die Reaktionsbereitschaft nach schwachen Reizen eher nachläßt als nach starken (Abb. 5). Der biologische Sinn dieser stärkeren Wirkung schwacher Druckreize auf die Reaktionsbereitschaft liegt darin, daß die Beantwortung ständig wiederkehrender schwacher Reize für eine Seepocke (und andere Tiere) sinnlos ist. Dasselbe gilt für ständig wiederholte starke Reize, die sich als ungefährlich erweisen.

Durch die reizspezifische zentrale Ermüdung der Schalenschlußreaktion ist es den sessilen Seepocken möglich, auch auf rasch wechselnde, qualitativ verschiedene Reize aus ihrer Umwelt zu reagieren. Eine Ermüdung im motorischen Bereich ist bei ihnen ausgeschlossen.

Die mit steigender Temperatur auftretende Beschleunigung der Schlagfrequenz (Abb. 7) und Verkürzung der Retraktionsdauer (Abb. 8) kann auf die dabei beschleunigten Stoffwechselvorgänge und auf den im Anschluß daran erhöhten Sauerstoffverbrauch zurückgeführt werden. Darüber hinaus potenziert sich der Sauerstoffmangel, weil mit steigender Temperatur der Sauerstoffgehalt des Seewassers abnimmt (vgl. KINNE 1963). Jede Aktivitätspause bedeutet weniger Atemwasser, das durch den Schlag der Rankenfüße herbeigeschafft wird und erhöht das Sauerstoffdefizit. Daher ist es für Seepocken sinnvoll, mit steigender Temperatur und sinkendem Sauerstoffgehalt des Seewassers die Schlagfrequenz zu steigern und die Retraktionsdauer zu verkürzen. Zwischen 20°C und 30°C liegt bei den meisten Rankenfüßern das Maximum der Schlagfrequenz (vgl. z. B. SOUTHWARD 1964). Jede weitere Temperatursteigerung wirkt aktivitätshemmend.

Bei marinen Wirbellosen ist die Schutzfunktion der Reaktionen auf Verminderung oder auch Zunahme der Stärke verschiedenster Reize auffallend (für den Lichtsinn vgl. v. BUDDENBROCK 1952, MILLOTT 1957, STEVEN 1963, SOMMER 1971). Die große ökologische Bedeutung des Wasserdrucks wird auch daran deutlich, daß die sessilen Seepocken auf Verminderung und Steigerung des hydrostatischen Drucks mit der gleichen Reaktion (Schalenschluß) antworten, während über den Lichtsinn eine Intensitätsminderung der Belichtung die Aktivität hemmt, eine Intensitätssteigerung der Belichtung die Aktivität fördert (vgl. Kapitel „Einleitung“). Allerdings können sie Druckanstieg und Druckabfall als Reize mit verschiedenen Vorzeichen voneinander unterscheiden (Tab. 2). Auch freibewegliche Tiere (z. B. Elritzen) empfinden Drucksteigerung und Drucksenkung als verschiedene Sinnesqualitäten (DIJKGRAAF 1941).

Da Wasser und also auch die Körperflüssigkeiten nur in geringem Maße komprimierbar sind, werden Organismen ohne gasgefüllte Hohlräume bei Änderungen des hydrostatischen Drucks kaum deformiert. Sind andererseits gasgefüllte Hohlräume vorhanden, so verändert jede Druckschwankung das Volumen und damit auch das Gewicht eines Organismus. Mit Hilfe dieser Vorgänge haben Seetiere zur Registrierung von Druckänderungen verschiedene Möglichkeiten (MOEHRES 1940), die aber den planktonischen Larven der Seepocken fehlen, weil sie keine gasgefüllten Hohlräume umschließen. Ihre Reaktionen sind aber in jedem Fall eindeutig und biologisch sinnvoll (RICE 1964), jedoch sehr langsam. Adulte Seepocken zeigen dagegen die beschriebenen sehr schnellen Reaktionen, die beim Individuum quantitativ leicht zu erfassen sind.

Aber auch bei den adulten Individuen sind die strukturellen Grundlagen für die Wahrnehmung von Änderungen des hydrostatischen Drucks unbekannt (Diskussion der im allgemeinen zur Druckwahrnehmung möglichen Mechanismen bei KNIGHT-JONES & MORGAN 1966). Für die Existenz von spezifischen Druckrezeptoren bei den untersuchten Seepocken sprechen allerdings drei Gründe: (1) Der in der Metamorphose vollzogene, bereits genannte Wechsel von der langsamen Reaktionsweise der Larven zur schnellen Reaktionsweise der adulten Tiere, für die langsame stoffwechselphysiologische Vorgänge (z. B. Löslichkeitsänderungen des CaCO_3) als vermittelnde Auslöser unwahrscheinlich sind. (2) Die Fähigkeit, Druckanstieg und Druckabfall als Reize mit verschiedenen Vorzeichen voneinander zu unterscheiden (Tab. 2). (3) Die reizspezifische zentrale Ermüdung der Reaktionen auf Druckreize (Tab. 3).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Seepocken (*Balanus balanus* L. und *B. improvisus* DARWIN) reagieren auf plötzlichen Druckanstieg oder Druckabfall mit der Schalenschlußreaktion. Sie können Druckanstieg und Druckabfall als Reize mit verschiedenen Vorzeichen unterscheiden.
2. Auf schwache Druckreize reagieren Seepocken mit kurzer, auf starke Druckreize mit längerer Aktivitätspause. Diese Retraktionsdauer ist nicht identisch mit der für verschiedene Wassertiefen nötigen Adaptationsdauer. Sie wird mit steigender Temperatur des Seewassers verkürzt.
3. Bei gleichem Reizabstand erlischt die Reaktionsbereitschaft nach schwachen Druck-

reizen eher als nach starken. Die gehemmte Reaktionsbereitschaft beruht auf reizspezifischer zentraler Ermüdung.

ZITIERTE LITERATUR

- ANS, J. DE & LAX, E. (Hrsg.), 1967. Taschenbuch für Chemiker und Physiker. Bd 1. Springer, Berlin, 1522 pp.
- BAYNE, B. L., 1963. Responses of *Mytilus edulis* larvae to increases of hydrostatic pressure. *Nature*, Lond. **198**, 406–407.
- BUDDENBROCK, W. VON, 1931. Untersuchungen über den Schattenreflex. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 164–213.
- 1952. *Vergleichende Physiologie*, Bd 1. Birkhäuser, Basel, 504 pp.
- CATTELL, J. M., 1936. The physiological effects of pressure. *Biol. Rev.* **11**, 441–476.
- CRISP, D. J. & SOUTHWARD, A. J., 1961. Different types of cirral activity of barnacles. *Phil. Trans. R. Soc. (B)* **243**, 271–308.
- DIJKGRAAF, S., 1941. Über die Bedeutung der Weberschen Knöchel für die Wahrnehmung von Schwankungen des hydrostatischen Drucks. *Z. vergl. Physiol.* **28**, 389–401.
- FLÜGEL, H., 1972. Pressure-Animals. In: *Marine Ecology*. Vol. 1: Environmental factors, P. 3. Ed. by O. KINNE. Wiley-Interscience, London, **1** (3), 1407–1450.
- HARDY, A. C., 1953. Some problems of pelagic life. In: *Essays in marine biology*. Ed. by S. M. MARSHALL & A. P. ORR. Oliver & Boyd, Edinburgh, 101–121.
- & BAINBRIDGE, R., 1951. Effect of pressure on the behaviour of decapod larvae (Crustacea). *Nature*, Lond. **167**, 354–355.
- KINNE, O., 1963. The effect of temperature and salinity on marine and brackish water animals. *Oceanogr. mar. Biol.* **1**, 301–340.
- KNIGHT-JONES, E. W. & MORGAN, E., 1966. Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure. *Oceanogr. mar. Biol.* **4**, 267–299.
- & QUASIM, S. Z., 1955. Responses of some marine planktonic animals to changes in hydrostatic pressure. *Nature*, Lond. **175**, 941–942.
- MILLOTT, N., 1957. Animal photosensitivity, with special reference to eyeless forms. *Endeavour* **16**, 19–28.
- MOEHRES, F. P., 1940. Untersuchungen zur Frage der Wahrnehmung von Druckunterschieden des Mediums (Versuche an Bodenfischen). *Z. vergl. Physiol.* **28**, 1–42.
- RICE, A. L., 1964. Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **44**, 163–175.
- SCHLIEPER, C., 1963. Biologische Wirkungen hoher Wasserdrucke. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Sonderbd, 31–48.
- SOMMER, H.-H., 1971. Exogene Steuerung der Aktivität von *Balanus balanus* L. durch Aktivierung zweier Adaptationssysteme des Lichtsinns. *Verh. Dt. Zool. Ges.* **65**, 171–175.
- 1972. Endogene und exogene Periodik in der Aktivität eines niederen Krebses (*Balanus balanus* L.). *Z. vergl. Physiol.* **76**, 177–192.
- SOUTHWARD, A. J., 1964. The relationship between temperature and rhythmic cirral activity in some Cirripedia considered in connection with their geographical distribution. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **10**, 391–403.
- STEVEN, D. M., 1963. The dermal light sense. *Biol. Rev.* **38**, 204–240.
- WALDES, V., 1939. Über die chemische Beeinflussung des Rhythmus und der Retraktionsdauer der Cirren von *Balanus perforatus*. *Z. vergl. Physiol.* **26**, 347–361.

Anschrift des Autors: Dr. H.-H. SOMMER
 Zoologisches Institut der Universität
 53 Bonn
 Poppelsdorfer Schloß
 Bundesrepublik Deutschland