

## Die Belichtungsreaktionen sessiler Crustaceen (*Balanus balanus*) als Alternative zu den Schutz- reaktionen bodenbewohnender mariner Wirbelloser\*

H.-H. SOMMER

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

**ABSTRACT:** The light responses of sessile crustaceans (*Balanus balanus*) as alternative to the protective responses of bottom-dwelling marine invertebrates. Shadow responses, including reactions to both increase ("on") and decrease ("off") in light intensity have been hitherto described in the adults of various bottom-dwelling marine invertebrates. These reactions as expressed by decrease in activity are assumed to be protective (withdrawal responses, kinetic rigidity after v. Buddenbrock, 1952). By contrast, the free-swimming larvae of these species normally show increase in activity to both increase and decrease in light intensity as expressed by negative or positive photoresponses. In the sessile barnacle *Balanus balanus* L. reactions to increase in light intensity are demonstrated which, contrary to the withdrawal responses or kinetic rigidity, result in an increase of cirral activity. The shadow responses of the barnacles ("off responses") are described as withdrawal responses. The light responses are expressed by two different modes of behaviour: (a) If an active barnacle is stimulated by increase in light intensity, the frequency of cirral activity increases; (b) if an inactive barnacle is stimulated by increase in light intensity, the cirral activity arises a short time later. The light responses observed are interpreted as a metamorphosis of larval swimming activity.

### EINLEITUNG

Die Reaktionen freibeweglicher Larven bodenbewohnender Tiere (neritisches Pelagial) auf endogene und exogene Reize dienen zur Sicherung ihres Aufenthaltes in oberflächennaher optimaler Wassertiefe. Eine Abnahme der Beleuchtungsstärke (Beschattung) führt bei ihnen in der Regel zu fotopositivem Verhalten, eine Zunahme der Beleuchtungsstärke (Belichtung) zu fotonegativem Verhalten (Thorson, 1964; Banse, 1964). Am Zustandekommen dieser Reaktionen sind auch die beim Absinken und Aufsteigen jeweils veränderten Umweltfaktoren Temperatur, Salzgehalt und hydrostatischer Druck beteiligt (Modifikationen bei Rice, 1964; vgl. Diskussion). Bei Störungen suchen demnach die freibeweglichen Tiere durch Zunahme der Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit optimale Regionen auf.

---

\* Gefördert von der Deutschen Forschungsgemeinschaft

Nach der Metamorphose wird dagegen bei den adulten bodenbewohnenden Individuen als Antwort auf Abnahme und Zunahme der Reizstärke die Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit einheitlich verringert (Millot, 1957; Steven, 1963, mit eingehender Diskussion und umfangreichem Literaturverzeichnis). Die bei adulten bodenbewohnenden Tieren bisher beschriebenen Reaktionen auf Beschattung und Belichtung entsprechen einem Schutzverhalten (v. Buddenbrock, 1952), das die Tiere inaktiviert und bis zur Bewegungsstarre führt. Belichtung führt z. B. bei *Diadema* (Echinoidea) stets zu Hemmung der spontanen Bewegung aller Stacheln (Bewegungsstarre), Beschattung zu Ausrichten der Stacheln auf die Störungsquelle und anschließender Bewegungsstarre (Millot, 1966; Yoshida, 1966). *Pinna* (Bivalvia) reagiert auf Belichtung und Beschattung mit Schalenschluß (Braun, 1954).

Die nach der Metamorphose veränderten Verhaltensweisen führen zu der Frage, ob beim Schritt von der Larve zum Adulttier die Fähigkeit, auf Änderungen der Reizstärke mit Aktivierungsreaktionen zu antworten, vollständig verlorengeht oder ob diese Fähigkeit im Verhaltensinventar adulter Tiere grundsätzlich noch vorhanden ist. Der experimentelle Nachweis von Aktivierungsreaktionen auf Belichtungsreize bei adulten bodenbewohnenden Tieren könnte bedeuten, daß eine larvale Verhaltensweise die tiefgreifende Umgestaltung des gesamten Organismus im Verlauf der Metamorphose übersteht.

Die zur Beantwortung nötige Analyse fotokinetischer Reaktionen wird erschwert durch das gleichzeitige Auftreten fototaktischer Reaktionen im selben Organismus (Fraenkel & Gunn, 1961). Fotokinetische Reaktionen sind einer Analyse zugänglicher, wenn es möglich ist, Versuchstiere einzusetzen, denen fototaktische Reaktionen fehlen. Das ist bei sessilen Tieren wie *Balanus balanus* L. (Cirripedia) der Fall.

In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, ein Beispiel für Alternativen zu den bei adulten bodenbewohnenden Tieren bisher beschriebenen Inaktivierungsreaktionen auf Belichtung und Beschattung darzustellen: Bei einer sessilen Art des marinen Benthos (*Balanus balanus* L.) werden fotokinetische Reaktionen einerseits als Inaktivierungsreaktionen (Aktivitätshemmung) auf Beschattung, andererseits als Aktivierungsreaktionen (Aktivitätssteigerung) auf Belichtung beschrieben.

## MATERIAL UND METHODE

Die für Versuche benutzten Individuen stammten aus dem Fanggebiet "Tiefe Rinne" bei der Insel Helgoland (max. Tiefe: 53 m) und waren auf Gehäusen der Wellhornschnecke *Buccinum undatum* und der Großen Miesmuschel *Modiolus modestus* gewachsen. Die zur Aktivitätsregistrierung bei den sessilen Seepocken entwickelte Methode mit der ständig weiterentwickelten zugehörigen Apparatur ist an anderer Stelle bereits veröffentlicht worden (Sommer, 1967, 1972). Das Versuchstier ist dabei mit senkrechter Bodenplatte (zusammen mit dem ausgesägten Stück des Substrates, das es mit seinem eigenen Gehäuse bedeckt) in einer Aktivitätsschaukel befestigt und schlägt mit seinen Zirren von unten nach oben. Die bei jedem Schlag auftretenden Bewegungsimpulse teilen sich der Schaukel und einem starr mit ihr verbundenen Zeiger mit, dessen Ende bei jedem Schlag den Strahlengang einer Licht-

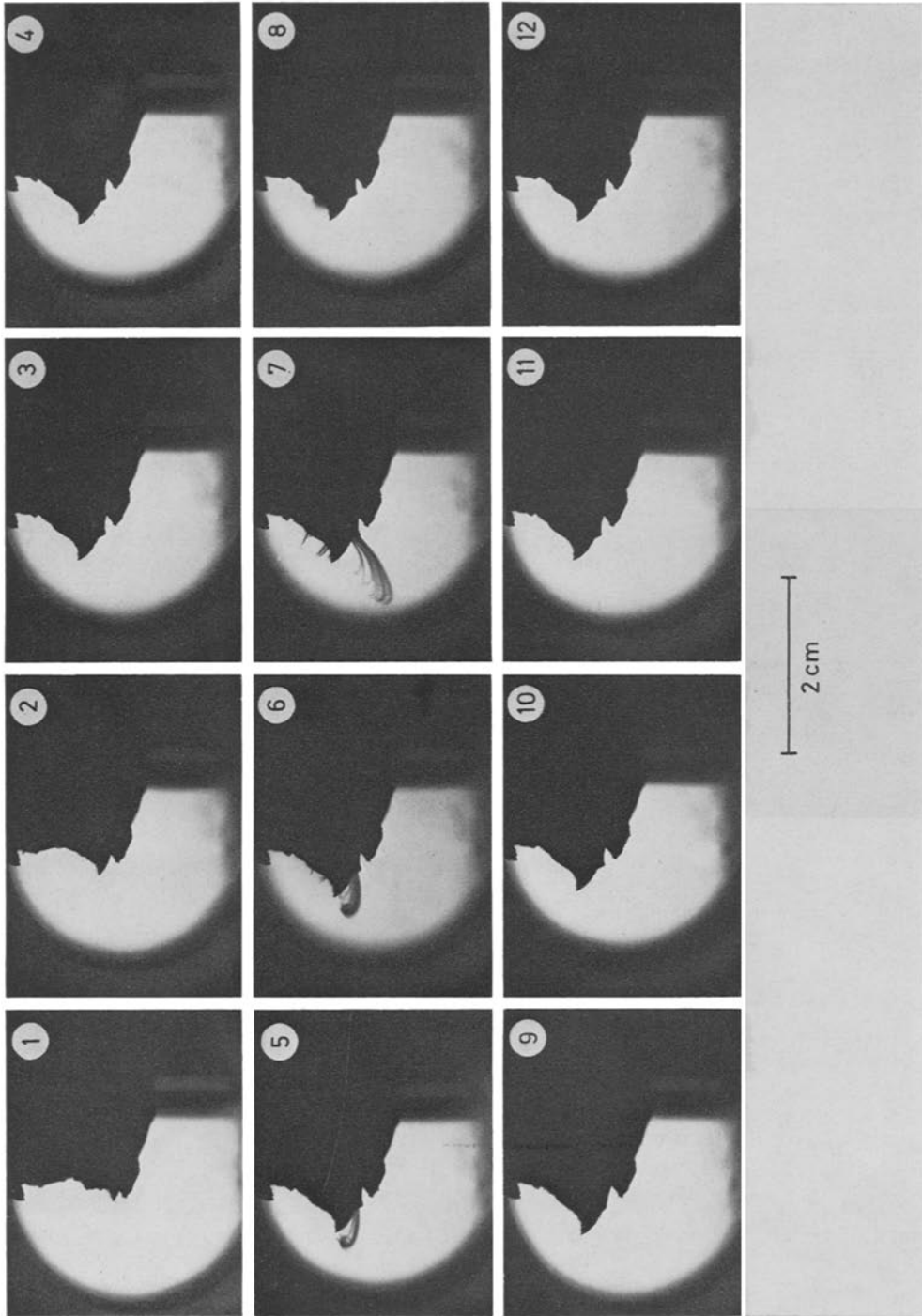


Abb. 1: Normale motorische Aktivität bei *Balanus balanus* L. in Seitenansicht (induziert durch gleichmäßige Wasserströmung in der Versuchsanlage). 1-3 Anheben des Operculums nach einer spontanen Aktivitätspause (Bildabstand: 2 s); 3-4 Erweiterung der Öffnung zur Mantelhöhle; 5-8 Zirkenschlag; 9 Absenken des Operculums am Ende des Zirkenschlags; 10-12 Anheben des Operculums zur Vorbereitung des folgenden Schlags, der bei 4 wieder beginnt (Bildabstand zwischen 4-12: 0,3 sec)

schranke unterbricht. Die dadurch ausgelösten Impulse werden verstärkt, registriert und gezählt. Mit der auf diese Weise erfaßten Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit wird der Reizerfolg bestimmt. Die Experimente wurden im Wechsel zwischen vollständiger Dunkelheit und 1000 lx Beleuchtungsstärke durchgeführt. Die Tiere lebten in Original-Nordseewasser bei ständiger Strömung. Wassertemperatur: 15° C; Salzgehalt: 34 ‰; Sauerstoffgehalt: 7,8 ‰;  $p_{\text{H}}$ : 7,9; Wassertiefe: 25 cm; Rauminhalt eines Versuchsaquariums: 2,5 l; umlaufende Wassermenge in fünf parallel geschalteten Aquarien: 37,5 l.

Obwohl keine feste Nahrung angeboten wurde, war der Gesundheitszustand der Versuchstiere immer gut. Die physiologische Grundlage dafür ist wahrscheinlich die Aufnahme gelöster organischer Substanzen aus dem Original-Nordseewasser. Zusammenfassende Darstellungen zur Bedeutung gelöster organischer Substanzen für marine Wirbellose haben z. B. Duursma (1965) und Sepers (1977) gegeben.

## ERGEBNISSE

In der Dunkelheit nimmt die Aktivitätsmenge, die Zahl der Zirrenschläge pro Zeiteinheit, zu, in der Hellzeit verringert sie sich (Abb. 2a). Dabei scheinen sich die wichtigsten Veränderungen in der jeweils ersten Stunde nach dem Beleuchtungswechsel

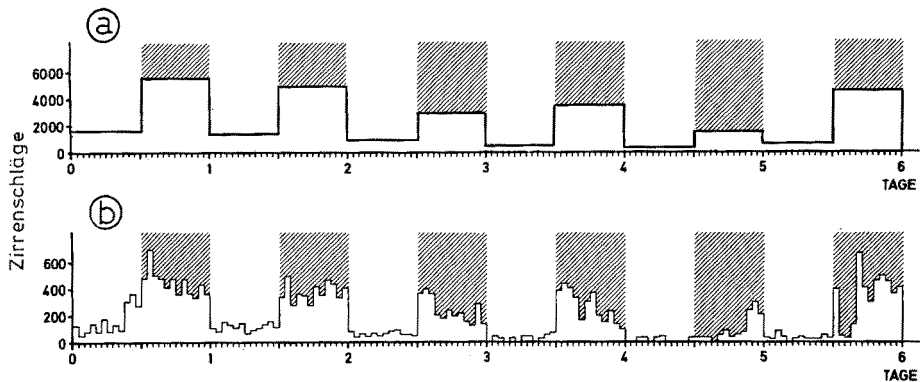


Abb. 2: Die Aktivität einer Seepocke (Tier Nr. 2 aus Tab. 1) im 12/12 h L/D-Wechsel. Die in a und b jeweils identische Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit ist in 12/12 h Intervallen (a) und in Stundenintervallen (b) dargestellt. Kennzeichnend sind Dunkelaktivität und ausgeprägte Zu- und Abnahme der Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit nach den Umschaltpunkten von Hell zu Dunkel und umgekehrt (b). Ordinate: Zahl der Zirrenschläge/Zeiteinheit (a: 12 h; b: h). Abszisse: Zeiteinheit (a: 12 h; b: h)

abzuspielen: Die Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit steigt bei Seepocken in der ersten Stunde der Dunkelzeiten rasch an und fällt in der ersten Stunde der Hellzeiten ebenso rasch wieder ab (Abb. 2b). Der prozentuale Anteil der Dunkelaktivität an der Gesamtaktivität ist in Tabelle 1 genannt.

Die in Abbildung 2 und Tabelle 1 erkennbare Abneigung gegen helles Licht haben die Seepocken mit vielen Wasser- und Bodentieren gemeinsam (Müller, 1964).

Tabelle 1

Der prozentuale Anteil der Dunkelaktivität (D) an der Gesamtaktivität während einer Versuchszeit von 30 Tagen

Tier Nr.	1	2	3
Aktivitätsanteile (%) D von D + L	67,01	84,39	69,27

Bei der Analyse dieses Verhaltens zeigen sich in den vollautomatischen Registrierungen der Aktivität an den Übergängen von Dunkel zu Hell und umgekehrt Belichtungs- und Beschattungsreaktionen, die einander als Alternativen gegenüberstehen.

### Die Beschattungsreaktion

Der durch v. Buddenbrock (1931) untersuchte "Schattenreflex" wurde als Beschattungsreaktion erfaßt. Diese Reaktion ist durch eine Aktivitätspause nach einem Beschattungsreiz und anschließende Zunahme der Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit im weiteren Verlauf der Dunkelzeit gekennzeichnet. Abbildung 3 zeigt einige Beispiele für die Beschattungsreaktion.

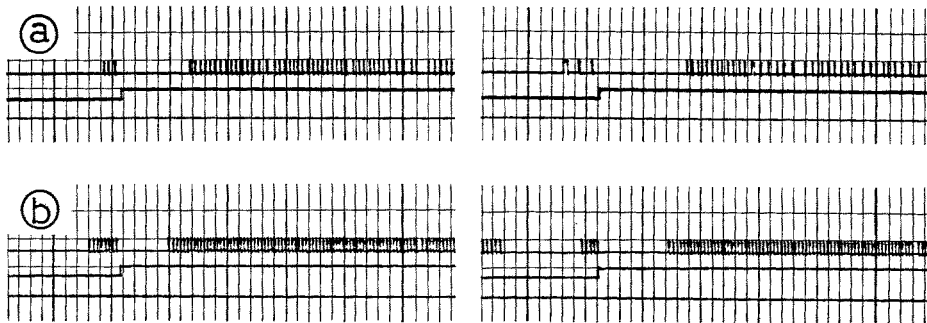


Abb. 3: Die Beschattungsreaktionen von zwei Tieren (a und b) in Fotos vollautomatisch registrierter Originalprotokolle (6/6 h L/D-Wechsel). Die Umschaltpunkte von Hell zu Dunkel sind unter den Registrierspuren aufgezeichnet. Die Registrierstreifen sind in Minutenabständen geteilt, und jeder Ausschlag des Schreibers entspricht 10 Zirrenschlägen eines Versuchstieres. Große Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit und Retraktionsdauer sind einander umgekehrt proportional

Die Länge der Aktivitätspause (Retraktionsdauer) bis zum Wiederbeginn der Aktivität ist bei der Beschattungsreaktion nicht nur abhängig von der Reizstärke, sondern auch von der Dauer der Vorbelichtung (Sommer, 1968). Das bedeutet: Die Reaktionsstärke ist auch abhängig von der Adaptation, was v. Buddenbrock (1931) verneinte.

## Die Belichtungsreaktion

Als Alternative zur Beschattungsreaktion erscheint in den Registrierungen ein bei bodenbewohnenden marinen Wirbellosen bisher nicht beschriebener Licht-An-Effekt, der *Belichtungsreaktion* genannt wurde. Die Belichtungsreaktion ist durch einen Aktivitätsschub nach dem Einschalten des Lichtes und anschließende Abnahme der Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit im weiteren Verlauf der Hellzeit gekennzeichnet. Abbildung 4 zeigt einige Beispiele für die Belichtungsreaktion.

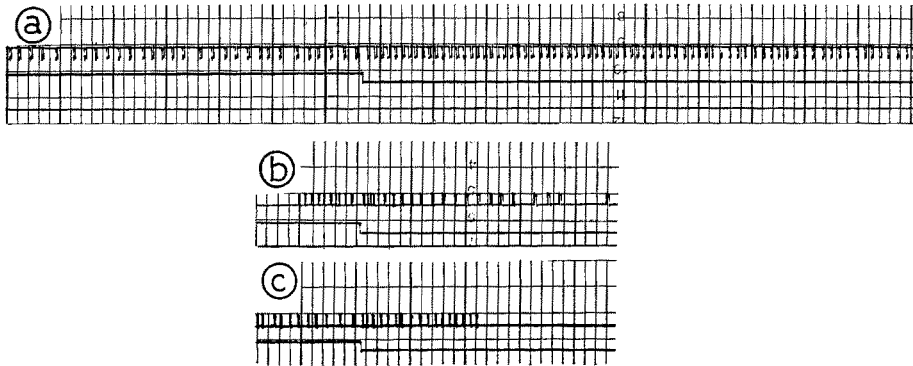


Abb. 4: Die Belichtungsreaktionen von drei Tieren (a, b und c) in Fotos vollautomatisch registrierter Originalprotokolle (6/6 h L/D-Wechsel; Modifikation I: Die Tiere sind bei Reizbeginn aktiv). Die Umschaltpunkte von Dunkel zu Hell sind unter den Registriererspurten aufgezeichnet. (a). Der Registrierstreifen ist in Sekundenabständen geteilt, jeder Ausschlag des Schreibers entspricht einem Zirrenschlag. Nach dem Umschalten nimmt die Schlagfrequenz zu. (b) und (c). Die Registrierstreifen sind in Minutenabständen geteilt, jeder Ausschlag des Schreibers entspricht 10 Zirrenschlägen. Auch in den gerafften Registrierungen b und c ist die Zunahme der Schlagfrequenz nach dem Umschalten sichtbar

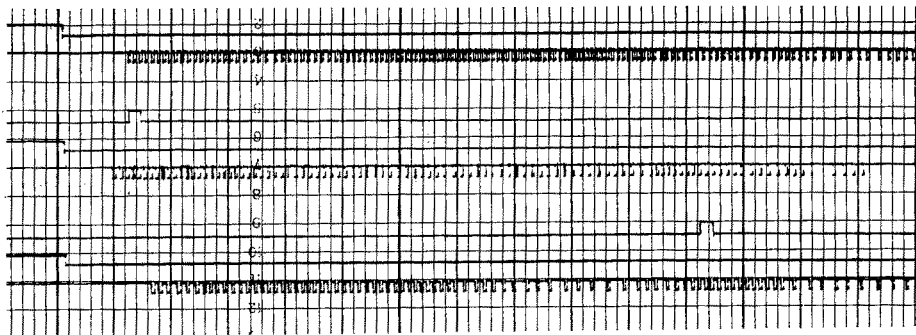


Abb. 5: Die Belichtungsreaktionen von drei Tieren (simultan registriert) in Fotos vollautomatisch registrierter Originalprotokolle (6/6 h L/D-Wechsel; Modifikation II: Die Tiere sind bei Reizbeginn inaktiv). Der Registrierstreifen ist in Sekundenabständen geteilt, jeder Ausschlag des Schreibers entspricht einem Zirrenschlag. Nach dem Einschalten des Lichtes (jeweils über den Registriererspurten aufgezeichnet) vergehen mehrere Sekunden bis zum Aktivitätsbeginn

Von der Belichtungsreaktion gibt es allerdings zwei Modifikationen: (a) Wenn der Belichtungsreiz ein bereits aktives Tier (Abb. 4) trifft, so steigert es als Reaktion auf den Anstieg der Reizstärke seine Schlagfrequenz (Modifikation I); (b) Wenn der Belichtungsreiz ein inaktives Tier (Abb. 5) trifft, so öffnet es nach kurzer Zeit sein Gehäuse und beginnt mit dem Zirrenschlag (Modifikation II).

Eine Darstellung der Abhängigkeit beider Modifikationen vom Adaptationszustand der Versuchstiere wird vorbereitet (Sommer, 1977).

## DISKUSSION

Über 80 % von annähernd 140 000 Arten bodenbewohnender mariner Wirbelloser leben in durchlichteten Tiefenbereichen des Meeres. Aus vielen Untersuchungen im Labor und im Freiwasser (Literatur u. a. bei Thorson, 1950) ist bekannt, daß wiederum ungefähr 80 % dieser Arten pelagische Larven haben. Die überwiegende Mehrheit dieser Larven beginnt ihr Leben damit, zum Licht, also zur Wasseroberfläche zu schwimmen (Thorson, 1964). Dieses anfänglich fotopositive Verhalten kann von extrem kurzer Dauer (h) sein, wenn die pelagische Phase nur einige Tage oder Stunden dauert, es kann aber auch eine Woche oder länger anhalten, wenn die pelagische Phase lang ist (Scheltema, 1968).

Bei vielen bisher untersuchten Arten hängt der Wechsel von fotopositivem zu fotonegativem Verhalten vom Lebensalter ab. Die am Ende des Larvallebens auftretende Fotonegativität führt die Tiere zum Boden und damit in die für Anheftung und Metamorphose optimale Umgebung. Bei anderen hängt dieser Wechsel zusätzlich auch vom Wechsel der Umgebungsbedingungen ab. Die wichtigsten Reize sind Lichtintensität, Temperatur, Salzgehalt und hydrostatischer Druck. Der biologische Sinn dieser exogen bestimmten fotopositiven oder fotonegativen Reaktionen wird klar, wenn bedacht wird, daß die Larven in einer oberflächennahen Wasserschicht optimale Lebensbedingungen (Nahrung, Licht, Temperatur, Salzgehalt, Druck) antreffen und bei diesen Arten jede Abweichung nach oben oder unten durch aktive Schwimmbewegungen kompensiert wird (Rice, 1964): Die Zunahme der Lichtintensität, der Temperatur und die Abnahme des Salzgehaltes (durch Regenwasseranteil besonders im Küstenbereich) und des hydrostatischen Drucks entsprechen im Biotop dem (passiven) Aufsteigen an die Oberfläche; es wird durch fotonegative Reaktionen kompensiert. Die Abnahme der Lichtintensität, der Temperatur und die Zunahme des Salzgehaltes und des hydrostatischen Drucks entsprechen im Biotop dem (passiven) Absinken in die Tiefe; es wird durch fotopositive Reaktionen kompensiert. Diese Reaktionen sind im Labor reproduzierbar. Eine Beschreibung möglicher Modifikationen hat Rice (1964) vorgenommen.

Die überwiegende Mehrzahl der Larven zeigt demnach den altersabhängigen (endogen bestimmten) Wechsel von fotopositiven zu fotonegativen Reaktionen und eine große Zahl darüber hinaus zusätzlich den reizstärkeabhängigen (exogen bestimmten) Wechsel von fotopositiven zu fotonegativen Reaktionen und umgekehrt. Sowohl die endogene als auch die exogene Umstimmung führt bei den Larven zu verstärkter Schwimmmaktivität (drei Reaktionstypen nach Rice, 1964).

Demgegenüber wird bei den bodenbewohnenden Adulten als Antwort auf Zu- oder Abnahme der Reizstärke die Aktivität einheitlich gehemmt. Die bei den Adulten bisher beschriebenen Beschattungs- und Belichtungsreaktionen entsprechen einem Schutzverhalten (v. Buddenbrock, 1952), das zur Inaktivierung der Tiere bis zur Bewegungsstarre führt.

Die Beschattungsreaktionen bodenbewohnender mariner Tiere (Inaktivierung) bestehen z. B. bei den Chitonina im Anpressen an den Untergrund, bei den Bivalvia, Polychaeta, Cirripedia und Tunicata in schnellem Zurückziehen exponierter Körperteile, das bei den Bivalvia und Cirripedia schon bei Reizen mittlerer Intensität bis zum Schalenschluß geht. Bei den Echinoidea bestehen sie in der Bewegung der Stacheln, die auf den Reiz hin ausgerichtet werden. Alle diese adulten marinen Wirbellosen reagieren auf Intensitätsminderung der Beleuchtung (= Beschattung). Auf Intensitätssteigerung der Beleuchtung (= Belichtung) reagieren unter anderen die Klaffmuschel *Mya arenaria* (Hecht, 1934), der Röhrenwurm *Hydroides uncinatus* (v. Buddenbrock, 1931), die Seeigel *Diadema antillarum* (Millot, 1954) und *Diadema setosum* (Yoshida, 1962) mit Schalenschluß oder Bewegungsstarre. *Mya arenaria* hat verschiedene Rezeptoren für Beschattung und Belichtung und zieht als Antwort auf einen Reiz ihren Siphon ein; die bis zu 80 cm lange Steckmuschel *Pinna nobilis* reagiert etwas stärker auf Belichtung als auf Beschattung (Braun, 1954).

Anheftung und Metamorphose sind im Leben bodenbewohnender mariner Wirbelloser extrem kritische Ereignisse (Daniel, 1957; Dybern, 1963; Bayne, 1964; Thorson, 1964; Callame, 1965). Die entscheidend veränderte Lebensweise nach der Metamorphose bedingt zweifellos den ebenso auffälligen Wechsel von Aktivierungsreaktionen zu Inaktivierungsreaktionen auf Änderungen der Reizstärke.

Wegen grundsätzlicher Überlegungen ist die Wahrscheinlichkeit, bei sessilen Seepocken nach der Metamorphose fotokinetische Reaktionen zu finden, die sich auf larvale Schwimmtätigkeit zurückführen lassen, besonders hoch: Ihre fotokinetischen Reaktionen werden nicht durch fototaktische Reaktionen modifiziert, und sie haben in ihrer motorischen Aktivität, dem regelmäßigen Zirrenschlag, einen Parameter, der als Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit gut zur quantitativen Erfassung von Versuchsergebnissen geeignet ist.

Ein Beispiel für Besonderheiten, die auf Anatomie und Lebensweise der Seepocken zurückzuführen sind, beschrieb v. Buddenbrock (1931): Unmittelbar nach plötzlicher Belichtung steigt bei Seepocken die Schwelle zur Auslösung des Schattenreflexes stark an und sinkt dann nach längerer Belichtungszeit langsam auf einen stationären Wert ab. Dieser Verlauf ist dem Adaptationsverlauf bei anderen Lichtsinnesorganen entgegengesetzt. Dort steigt die Empfindlichkeitsschwelle in der Regel bei der Helladaptation langsam bis zum Endwert an.

Wenn dieser Vorgang bei Seepocken mit der Kontraktion der Iris im Wirbeltierauge verglichen wird, dann bietet sich folgende Deutung an: Da bei Seepocken eine physikalische Minderung der Reizstärke nicht möglich ist, findet bei ihnen unmittelbar nach der Belichtung zuerst eine zentrale Schwellenerhöhung statt, die allmählich, zusammen mit der ansteigenden Reizschwelle der Sinneszellen, wieder abgebaut wird. Man kann den Vorgang als eine Bereichseinstellung auffassen, die eine gute Ausnutzung der Rezeptoreigenschaften über einen weiten Arbeitsbereich ermöglicht. Da-



durch wird das Verhalten des sessilen Tieres auch in wechselnden Umweltbedingungen sinnvoll gesteuert (Sommer, 1971). Eine Darstellung der Abhängigkeit der beschriebenen Reaktionen vom Adaptationszustand des Versuchstieres wird vorbereitet (Sommer, 1977).

Das als Belichtungsreaktion in zwei Modifikationen beschriebene Verhalten ist wahrscheinlich die über die Metamorphose hinaus in das Adultstadium übernommene Fähigkeit, auf Intensitätssteigerung der Beleuchtung mit einer Steigerung der Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit zu reagieren, wie sie z. B. die Nauplien von *Balanus* besitzen (Rice, 1964).

Der biologische Sinn der Bewegungsstarre oder des Schalenschlusses als Antwort auf einen Beschattungsreiz ist leicht einzusehen, weil auch potentielle Feinde einen Schatten werfen. Die Frage nach dem biologischen Sinn einer Steigerung der Aktivitätsmenge pro Zeiteinheit als Antwort auf einen Belichtungsreiz bei den sessilen Adulten kann noch nicht beantwortet werden. Dieses fotokinetische Verhalten läßt sich aber gerade bei ihnen wegen der sessilen Lebensweise und des dadurch bedingten Fehlens fototaktischer Reaktionen nachweisen. Es entspricht larvaler Schwimmaktivität, die während der Metamorphose freibeweglicher Larven zum sessilen Adulttier von lokomotorischer Aktivität zu rein motorischer Aktivität umgewandelt wird.

#### ZITIERTE LITERATUR

- Banse, K., 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Prog. Oceanogr.* **2**, 53–125.
- Bayne, B. L., 1964. The response of the larvae of *Mytilus edulis* to light and to gravity. *Oikos* **15**, 162–174.
- Blaxter, J. H. S., 1970. Sensory deprivation and sensory input in rearing experiments. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **20**, 642–654.
- Bousfield, E. L., 1955. Ecological control of the occurrence of barnacles in the Miramichi Estuary. *Bull. natn. Mus. Can.* **137**, 1–69.
- Braun, R., 1954. Zum Lichtsinn facettenaugentragender Muscheln (Arcacea). *Zool. Jb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere)* **65**, 91–125.
- Buddenbrock, W. v., 1931. Untersuchungen über den Schattenreflex. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 164–213.
- Callame, B., 1965. Action de la lumière sur la fixation des larves cirripedes. *Trav. Cent. Rech. Étud. océanogr.* **6**, 413–417.
- Daniel, A., 1957. Illumination and its effect on the settlement of barnacle cyprids. *Proc. zool. Soc. Lond.* **129**, 305–313.
- Duursma, E. K., 1965. The dissolved organic constituents of sea water. In: *Chemical Oceanography*. Ed. by J. F. Riley & G. Skirrow. Acad. Press, New York, **1**, 434–475.
- Dybern, B. I., 1963. Biotope choice in *Ciona intestinalis* (L.). Influence of light. *Zool. Bidr. Uppsala* **35**, 589–601.
- Enright, J. T., 1963. Estimates of the compressibility of some marine crustaceans. *Limnol. Oceanogr.* **8**, 382–387.
- Fraenkel, G. S. & Gunn, D. L., 1961. *The orientation of animals*. Dover Publ., New York, 376 pp.
- Gunkel, W., 1972. Organic substances – bacteria, fungi and the blue-green algae. In: *Marine ecology*. Ed. by O. Kinne. Wiley-Interscience, London, **1** (3), 1533–1549.

- Hecht, S., 1934. The nature of the photoreceptor process. In: A handbook of general experimental psychology. Ed. by C. Murchison. Clark Univ. Press, Worcester, Mass. 704–828.
- Knight-Jones, E. W. & Morgan, E., 1966. Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure. *Oceanogr. mar. Biol.* **4**, 267–299.
- Laverack, M. S., 1968. On the receptors of marine invertebrates. *Oceanogr. mar. Biol.* **6**, 249 to 324.
- Millot, N., 1954. Sensitivity to light and reactions to changes in light intensity of the echinoid *Diadema antillarum* Philippi. *Phil. Trans. R. Soc. (B)* **228**, 187–220.
- 1957. Animal photosensitivity, with special reference to eyeless forms. *Endeavour* **16**, 19–28.
- 1966. The enigmatic echinoids. *Symp. Br. ecol. Soc.* **6**, 265–291.
- Müller, H. J., 1964. Autökologie terrestrischer Wirbelloser. Der Faktor Licht. *Fortschr. Zool.* **16**, 500–523.
- Provasoli, L. & Shiraishi, K., 1959. Axenic cultivation of the brine shrimp *Artemia salina*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **117**, 347–355.
- 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.
- Scheltema, R. S., 1968. Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoal-water tropical species. *Nature, Lond.* **217**, 1159–1162.
- Seper, A. B. J., 1977. The utilization of dissolved organic compounds in aquatic environments. *Hydrobiologia* **52**, 39–54.
- Sommer, H.-H., 1967. Aktivitätsperiodik bei Seepocken. *Naturwissenschaften* **54**, 347–348.
- 1968. Die Aktivität der Seepocke (*Balanus balanus* L.) im Verlauf der Dunkel- und Helladaptation. Diss., Univ. Göttingen, 63 pp.
- 1971. Exogene Steuerung der motorischen Aktivität von *Balanus balanus* L. durch Aktivierung zweier Adaptationssysteme des Lichtsinns. *Verh. dt. zool. Ges.*, **65**, 271–275.
- 1972. Endogene und exogene Periodik in der Aktivität eines niederen Krebses (*Balanus balanus* L.). *Z. vergl. Physiol.* **76**, 177–192.
- 1977. Schutzreaktionen mariner Wirbelloser und die Abhängigkeit der alternativen Belichtungsreaktionen sessiler Krebse (*Balanus balanus* L.) vom Adaptationszustand der Versuchstiere (in Vorbereitung).
- 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.
- Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* **25**, 1–45.
- 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia* **1**, 167–208.
- Yoshida, M., 1962. The effect of light on the shadow reaction of the sea urchin *Diadema setosum* Leske. *J. exp. Biol.* **39**, 589–602.
- 1966. Photosensitivity. In: *Physiology of Echinodermata*. Ed. by R. A. Booloottian. Wiley, New York, 435–464.

Anschrift des Autors: Dr. H.-H. Sommer  
 Zoologisches Institut der Universität  
 Poppelsdorfer Schloß  
 D-5300 Bonn  
 Bundesrepublik Deutschland