

Belichtungs- und Beschattungsreaktionen bei *Balanus balanus*

Die Abhängigkeit der Reaktionsstärke vom Adaptationszustand

H.-H. SOMMER

Zoologisches Institut der Universität;
Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Light and shadow reactions in *Balanus balanus*. The dependence of response intensity on adaptation. The present paper reports on the responses of the barnacle *Balanus balanus* L. to various light-dark cycles (30/30 min – 360/360 min). As measured by cirral activity (cirrus beats per unit time), an increase of stimulus duration causes an increase of response intensity. The results obtained indicate that the previously described light and shadow reactions in *B. balanus* (Sommer, 1977) depend on the acclimation times of exposure to light or dark, respectively.

EINLEITUNG

Die vorliegende Untersuchung ging von der Frage aus, ob es bei bodenbewohnenden marinen Wirbellosen Verhaltensweisen gibt, die sowohl vor als auch nach der Metamorphose auftreten und einander zugeordnet werden können. Durch kontinuierliche Registrierung der Aktivitätsäußerungen sessiler Krebse konnten in einer früheren Arbeit (Sommer, 1977) der bekannte "Schattenreflex" (v. Buddenbrock, 1931) als Beschattungsreaktion und eine bei bodenbewohnenden marinen Wirbellosen unbekannt Alternative als Belichtungsreaktion quantitativ erfaßt werden. Die Belichtungsreaktion wurde als Alternative zu den Schutzreaktionen bodenbewohnender mariner Wirbelloser interpretiert. Die bei dem sessilen Krebs *Balanus balanus* nachgewiesenen Reaktionen bestehen in einer Hemmung der motorischen Aktivität nach Senkung der Belichtungsstärke (Beschattungsreaktion) und in einer Steigerung der motorischen Aktivität nach Steigerung der Belichtungsstärke (Belichtungsreaktion). Nach v. Buddenbrock (1931, 1952) sollte die Stärke der Beschattungsreaktion nur von der Reizstärke, nicht aber vom Adaptationszustand der Versuchstiere abhängig sein. Die im Folgenden geschilderten Ergebnisse belegen die Abhängigkeit der Reaktionsstärke vom Adaptationszustand der Versuchstiere bei beiden Reaktionen.

MATERIAL UND METHODE

Die Versuchstiere (*Balanus balanus*) stammten aus dem Fanggebiet "Tiefe Rinne" bei der Insel Helgoland (max. Tiefe: 53 m).

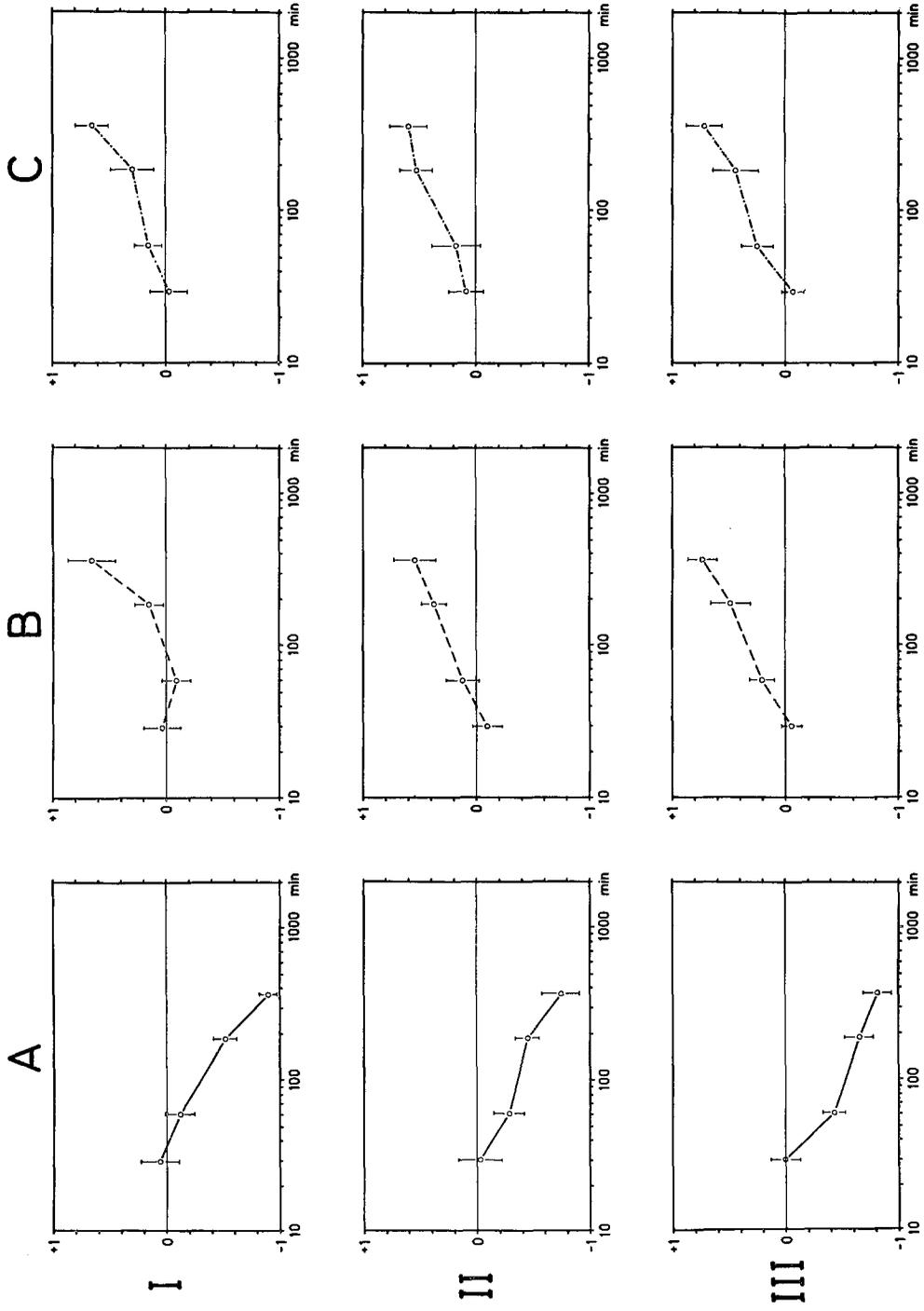
Die Experimente wurden im Wechsel zwischen vollständiger Dunkelheit und 1000 lx Belichtungsstärke durchgeführt. Die Tiere lebten unter konstanten Versuchsbedingungen in Nordseewasser bei ständiger Strömung (15 °C, 34 ‰ S, Rauminhalt eines Versuchsaquariums: 2,5 l, umlaufende Wassermenge in fünf parallel geschalteten Aquarien: 37,5 l). Weitere Angaben zur Versuchsmethodik sind an früherer Stelle veröffentlicht worden (Sommer, 1977).

Das einzelne Tier ist in einer Aktivitätsschaukel befestigt, die bei jedem Zirrenschlag leicht ausgelenkt wird ($< 1^\circ$). Ein mit ihr verbundener Zeiger unterbricht dann bei jedem Schlag den Strahlengang einer vom Tier 9,5 cm entfernten Lichtschranke. Die dadurch ausgelösten Impulse werden verstärkt, registriert und gezählt. Das Prinzip dieser Methode zur Registrierung der motorischen Aktivität sessiler Tiere ist bei Sommer (1972) beschrieben. Der Parameter zur Erfassung der Reaktionsstärke ist die Aktivitätsmenge (Zahl der Zirrenschläge) in der Zeiteinheit. Zur grafischen Darstellung der Reaktionsstärke dient der Quotient aus der Differenz zweier Meßwerte zu ihrer Summe: $(a-b)/(a+b)$. Dabei ist a die Aktivitätsmenge innerhalb einer beliebig langen Zeit n nach einem Reiz, b die Aktivitätsmenge vor dem Reiz in einer gleich langen Zeit. Für $a = 0$ ist $(a-b)/(a+b) = -1$; für $b = 0$ ist $(a-b)/(a+b) = +1$. Damit können alle Meßwerte im Bereich zwischen $+1$ und -1 dargestellt werden (Abb. 1).

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Die bei *Balanus balanus* beschriebene Belichtungsreaktion ist in zwei Modifikationen erfaßt worden (Sommer, 1977): Wenn der Belichtungsreiz ein bereits aktives Tier trifft, steigert es als Reaktion auf den Anstieg der Reizstärke seine Schlagfrequenz (Modifikation I); wenn der Belichtungsreiz ein inaktives Tier trifft, öffnet es nach kurzer Zeit sein Gehäuse und beginnt mit dem Zirrenschlag (Modifikation II). Nach einem Beschattungsreiz macht das Tier als Reaktion auf die Senkung der Reizstärke eine Aktivitätspause; wird ein inaktives Tier vom Beschattungsreiz getroffen, ist ein Reizerfolg nicht meßbar. Die Eigenarten der Belichtungs- und Beschattungsreaktionen, und die Abhängigkeit der Reaktionsstärke vom Adaptationszustand der Versuchstiere sind in Abb. 1 festgehalten.

Abbildung 1 zeigt, daß mit zunehmender Dauer der Vorbelichtung und Vorverdunkelung (und damit fortschreitender Adaptation) auch die Stärke der Beschattungs- und Belichtungsreaktionen zunimmt. Bei den während eines Zeitraumes von 6 h adaptierten Individuen ergeben sich für die Aktivitätsmenge in der Zeiteinheit nach den Beschattungsreizen (unter A) niedrige Werte, nach den Belichtungsreizen (unter B und C) hohe Werte. Auf das Verhalten der Tiere übertragen, besagen diese: Gut adaptierte Tiere machen nach Beschattung eine lange reizbedingte Aktivitätspause bis zum Wiederbeginn der Aktivität, so daß in den 10 min nach



dem Reiz nur wenige Zirrenschläge registriert werden können ($a < b$). Für die Belichtungsreaktion gilt das Umgekehrte: Bei der Modifikation I (aktive Tiere; unter B) ist die Steigerung der Schlagfrequenz nach den Belichtungsreizen sehr hoch, bei der Modifikation II (inaktive Tiere; unter C) ist die Zeit vom Einsetzen der Belichtungsreize bis zum Beginn der Aktivität mit anschließender Steigerung der Aktivitätsmenge in der Zeiteinheit sehr kurz, so daß nach einer Adaptationsdauer von 6 h bei beiden Modifikationen in den 10 min nach dem Einsetzen der Belichtungsreize viele Zirrenschläge registriert werden können ($a > b$). Starke Reaktionen liegen also vor, wenn die Versuchstiere nach Beschattung die Aktivitätsmenge in der Zeiteinheit stark verringern und nach Belichtung steigern. Das ist nach Vorbelichtung und Vorverdunkelung von jeweils 6 h Dauer der Fall.

Im Gegensatz dazu ergeben sich bei einer Adaptationsdauer von nur 30 min bei gleicher Reizstärke Werte in Höhe der Nulllinie, d. h. die Aktivitätsmenge in der Zeiteinheit ist nach den Reizen fast gleich groß wie vor den Reizen. Auf das Verhalten der Tiere übertragen, besagen sie hier: Weniger gut adaptierte Tiere machen nach Beschattung eine kurze reizbedingte Aktivitätspause bis zum Wiederbeginn der Aktivität, so daß die Aktivitätsmenge 10 min nach den Reizen kaum geringer ist als in den gleich langen Zeiten vor den Reizen. Bei der Modifikation I der Belichtungsreaktion ist die durch Belichtungsreize angeregte Steigerung der Aktivitätsmenge in der Zeiteinheit auch 10 min nach dem Beginn der Belichtungsreize noch nicht meßbar; bei der Modifikation II der Belichtungsreaktion ist ein zu Beginn der Belichtungsreize inaktives Tier auch 10 min später noch nicht aktiv.

Aus den in Abbildung 1 dargestellten Ergebnissen kann abgeleitet werden, daß die Stärke der Beschattungsreaktion und ihrer Alternative, der Belichtungsreaktion, bei *Balanus balanus* vom Adaptationszustand der Versuchstiere abhängt.

Ein qualitativer Nachweis der beschriebenen Zusammenhänge kann leicht mit einem einfachen Experiment erbracht werden: Wird eine Cirripedenpopulation (30 bis 40 Individuen) nach längerem Aufenthalt im Dunklen hell belichtet, dann öffnen viele Tiere, die bei Belichtungsbeginn noch inaktiv waren, kurze Zeit später ihr Gehäuse und beginnen mit dem rhythmischen Schlag der Rankenfüße. Dieses Verhalten entspricht der Modifikation II der Belichtungsreaktion. Nach langer Vorverdunkelung sind kurze Zeit nach Belichtungsbeginn mehr Individuen aktiv als nach kurzer

Abb. 1: Die Abhängigkeit fotokinetischer Reaktionen von *Balanus balanus* vom Adaptationszustand der Versuchstiere. Abszissen: Adaptationsdauer (min in logarithmischem Maßstab); Ordinaten: Reaktionsstärke (Zu- oder Abnahme der Aktivitätsmenge in den ersten 10 min nach dem Wechsel der Reizstärke, berechnet nach dem Quotienten $(a-b/a+b)$ und geprüft nach Adaptationszeiten von 30, 60, 180 und 360 min Dauer). Liegen die Meßwerte im Bereich über der Nulllinie, ist die Aktivitätsmenge in der Zeiteinheit nach dem Reiz größer als in einer gleich langen Zeiteinheit (10 min) vor dem Reiz; liegen sie im Bereich unter der Nulllinie, ist es umgekehrt. A: Beschattungsreaktion (Aktivitätspause); B: Modifikation I der Belichtungsreaktion (aktive Tiere werden gereizt; Steigerung der Schlagfrequenz); C: Modifikation II der Belichtungsreaktion (inaktive Tiere werden gereizt; Aktivitätsbeginn nach dem Reiz). I, II, III: Drei Versuchstiere. Die Abweichung der Einzelwerte von den dargestellten Mittelwertkurven ist als Standardabweichung $s_{\bar{x}}$ bei jedem Kurvenpunkt eingetragen. Versuchsdauer: 30 d mit stets verlängerten L/D-Zeiten von jeweils 30 min (7 d), 60 min (10 d), 180 min (7 d) und 360 min (6 d) Dauer

Vorverdunkelung. Zufällige Beobachtungen dieser Art führten dazu, die quantitative Erfassung der vermuteten Zusammenhänge zu versuchen.

ZITIERTE LITERATUR

- Buddenbrock, W. v., 1931. Untersuchungen über den Schattenreflex. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 164–213.
- 1952. *Vergleichende Physiologie*. Birkhäuser, Basel, **1**, 1–504.
- 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.
- Sommer, H.-H., 1972. Endogene und exogene Periodik in der Aktivität eines niederen Krebses (*Balanus balanus* L.). *Z. vergl. Physiol.* **76**, 177–192.
- 1977. Die Belichtungsreaktionen sessiler Crustaceen (*Balanus balanus*) als Alternative zu den Schutzreaktionen bodenbewohnender mariner Wirbelloser. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **29**, 493–502.