

Belichtungs- und Beschattungsreaktionen bei *Balanus balanus* L. (Cirripedia). Die Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Reizdauer in raschen L/D-Wechseln

Light and Shadow Reactions in *Balanus balanus* L. (Cirripedia). The Dependence of Response Intensity on Stimulus Duration under Speedy Light-Dark Cycles

Hans-Henning Sommer

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Z. Naturforsch. 33 c, 452–454 (1978);
eingegangen am 22. März/17. April 1978

L/D-Reactions, *Balanus balanus*, Activity per Unit Time, Stimulating/Inhibitory Effects

In the barnacle *Balanus balanus* L. the light reactions (increased activity) and shadow reactions (decreased activity) depend on adaptation: As reaction to an increase of stimulus duration the barnacles show an increase of response intensity. By contrast, this paper reports on an increase of response intensity as a result of decreased stimulus duration. To understand this contradictory behaviour, two adaptive systems are assumed to be existent.

Die bei vielen marinischen Wirbellosen verbreiteten Reaktionen auf Beschattung wurden bisher als „Schattenreflex“ beschrieben [1] und haben eine Schutzfunktion [2]. Bei den sessilen Krebsen der Art *Balanus balanus* L. wird durch Beschattung motorische Aktivität ebenfalls gehemmt, durch Belichtung jedoch stimuliert [3]. Dieses Verhalten wurde als *Beschattungsreaktion* und als *Belichtungsreaktion* beschrieben. Die Reaktionsstärke ist dabei abhängig von der Dauer der Vorbelichtung und Vorverdunkelung. Das zeigte sich bei der Bestimmung der Reaktionsstärke nach Vorbelichtung und Vorverdunkelung von zunehmender Dauer (30 min bis 360 min) [4]. Hier wird zusätzlich das Verhalten der Versuchstiere nach Vorbelichtung und Vorverdunkelung von abnehmender Dauer (30 min bis 5 min) beschrieben.

Die Versuchstiere (*Balanus balanus* L.) 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 Beleuchtungsstärke durchgeführt (L/D-Wechsel von 5/5 min bis 360/360 min). Die

Tiere lebten unter konstanten Versuchsbedingungen in Original-Nordseewasser bei ständiger Strömung ($3,5 \text{ cm} \times \text{s}^{-1}$). Wassertemperatur: 15 °C; Salzgehalt: 34‰; Sauerstoffgehalt: 7,8‰; pH: 7,9; Wassertiefe: 25 cm; Rauminhalt eines Versuchsaquariums: 2,5 l; umlaufende Wassermenge in fünf parallel geschalteten Aquarien und in der Filteranlage: 37,5 l. Weitere Angaben in Ref. [3].

Jedes Versuchsaquarium enthält ein Versuchstier. Das Versuchstier ist mit senkrechter Bodenplatte (zusammen mit dem ausgesägten Stück des Substrates, das es mit seinem eigenen Gehäuse bedeckt) in einer Aktivitätsschaukel befestigt [5, 6]. Bei jedem Zirrenschlag wird die Schaukel durch den Bewegungsimpuls ausgelenkt ($<1^\circ$), und ein mit ihr verbundener Zeiger unterbricht den Strahlengang einer Lichtschranke. Die dadurch ausgelösten Impulse werden verstärkt, registriert und gezählt. Die Aktivitätsmenge (Zahl der Zirrenschläge \times Zeiteinheit $^{-1}$) ist der Parameter zur Bestimmung der Reaktionsstärke, die mit Hilfe des Quotienten $(a-b)/(a+b)$ berechnet wird (Abb. 1).

$$\frac{a-b}{a+b}$$

$$\frac{30-0}{30+0} = +1$$

$$\frac{30-30}{30+30} = 0$$

$$\frac{0-30}{0+30} = -1$$

Abb. 1. Die Berechnung der Reaktionsstärke mit dem Quotienten $(a-b)/(a+b)$. a ist die Aktivitätsmenge \times Zeiteinheit $^{-1}$ nach einem Reiz, b die Aktivitätsmenge in einer jeweils gleich langen Zeiteinheit vor dem Reiz. Für $a=0$ ist $(a-b)/(a+b) = -1$; für $b=0$ ist $(a-b)/(a+b) = +1$. Wenn die Aktivitätsmengen in gleich langen Zeiten vor und nach dem Reiz gleich groß sind, kann keine Reaktion gemessen werden, und es resultiert der Wert 0. Auf diese Weise kann jede mögliche Reaktionsstärke im Bereich zwischen +1 und -1 dargestellt werden. Reaktionen in Form von Aktivitätszunahme liegen zwischen +1 und 0, solche durch Aktivitätsabnahme zwischen 0 und -1.

Im Bereich von 10 min bis 360 min Reizdauer wurden zur Bestimmung der Reaktionsstärke die Aktivitätsmengen a und b in jeweils 10 min vor und nach einem Reiz aufeinander bezogen, beim L/D-Wechsel von 5/5 min in jeweils 5 min vor und nach einem Reiz.

Im Verlauf der Experimente wurden die alternierenden L/D-Zeiten von 30/30 min ausgehend bis

Sonderdruckanforderungen an Dr. Hans-Henning Sommer, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1.



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

360/360 min verlängert und von 30/30 min ausgehend bis 5/5 min verkürzt. Die dabei auftretenden Veränderungen der Reaktionsstärke sind in Abb. 2 festgehalten.

Zur Bestimmung der Reaktionsstärke mußten die Aktivitätsmengen mit dem Quotienten $(a-b)/(a+b)$ aufeinander bezogen werden, weil die Tiere ihre absolute Aktivitätsmenge in der Zeiteinheit während eines Versuches um das Zehnfache erhöhen oder erniedrigen können (300 bis 3000 Zirrenschläge $\times h^{-1}$ bei den Versuchstieren mit ungefähr 2 cm Basisdurchmesser). Die Ursache dafür ist die freilaufende endogene Langzeitperiodik der Tiere mit zwei Hauptmaxima im Abstand von 25 d bis 35 d und drei Nebenmaxima im Abstand von 5 d bis

10 d [6]. Außer der Langzeitperiodik haben die Tiere keine endogene Periodik; sie folgen mit ihrer exogen bedingten Aktivitätsperiodik (Dunkelaktivität) vorgegebenen Lichtreizmustern verzögerungsfrei bis zu einer Länge der L/D-Zeiten von 60/60 min [7]. Da Aktivitätsregistrierungen mit Hintergrundlicht keine Aktivitätsperiodik ergaben [8], sind Maskierungseffekte, die eine zirkadiane oder tideale Periodik verdecken könnten, trotz der hohen Belichtungsstärke unwahrscheinlich.

Wenn die in Abb. 2 wiedergegebenen Meßwerte bei Null liegen, dann ist $a = b$, d. h. die Aktivitätsmengen (Zahl der Zirrenschläge \times Zeiteinheit $^{-1}$) sind in gleich langen Zeiten vor und nach dem Reiz gleich groß. Ein Reizerfolg ist dann innerhalb von

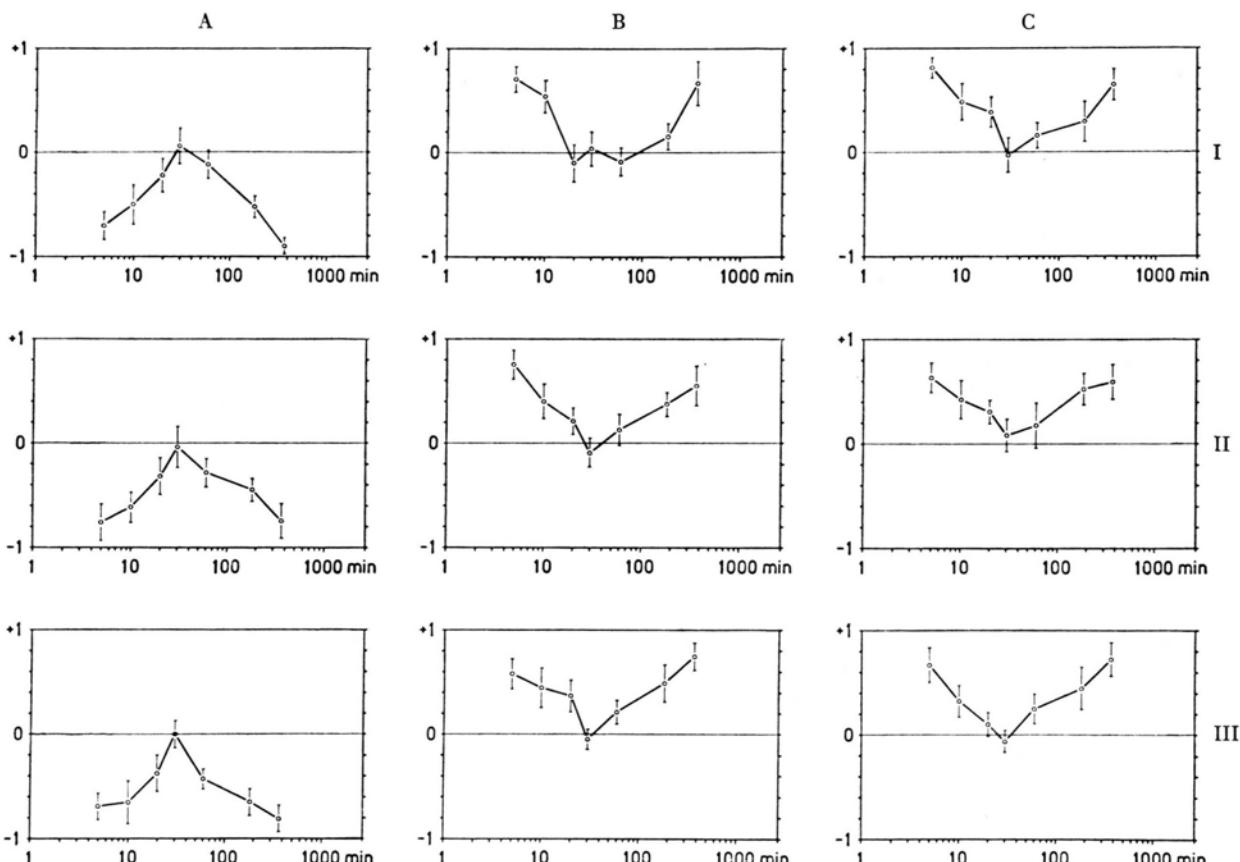


Abb. 2. Die Abhängigkeit fotokinetischer Reaktionen sessiler Krebse (*Balanus balanus* L.) von der Reizdauer in L/D-Wechseln von 5/5 min bis 360/360 min bei drei Individuen (I, II, III). Abszissen: Reizdauer (\triangle Adaptationsdauer; min in logarithmischem Maßstab); Ordinaten: Reaktionsstärke, geprüft nach Reizeinheiten von 5 min, 10 min, 20 min, 30 min, 60 min, 180 min und 360 min. A. Beschattungsreaktion (Aktivitätspause); B. Belichtungsreaktion I (aktive Tiere wurden gereizt; Steigerung der Schlagfrequenz [6]); C. Belichtungsreaktion II (die Tiere wurden 5 min nach Beginn einer spontanen Aktivitätspause vom Reiz getroffen). Bei jedem Kurvenpunkt ist die Standardabweichung s_x eingetragen. Versuchsdauer: 50 d mit L/D-Zeiten von 5/5 min (5 d), 10/10 min (3 d), 20/20 min (5 d), 30/30 min (7 d), 60/60 min (10 d), 180/180 min (7 d) und 360/360 min (6 d).

10 min nach dem Reiz (vgl. Abb. 1) nicht darstellbar. Das ist bei einer Reizdauer von 30 min der Fall. Wird die Reizdauer von 30 min ausgehend verlängert, nimmt die Reaktionsstärke zu [4], wird sie von 30 min ausgehend verkürzt, nimmt sie ebenfalls zu und erreicht bei 5 min Reizdauer ein Maximum. Weil in der Regel zunehmende Reizdauer durch zunehmende Adaptation auch zunehmende Reaktionsstärke ermöglicht, ist die hier gemessene Zunahme der Reaktionsstärke bei abnehmender Reizdauer ein unerwartetes Ergebnis. Die grafische Darstellung in Abb. 2 ermöglicht auch die folgende Formulierung des Ergebnisses: Mit zunehmender Reizdauer (Adaptationsdauer) nimmt im Bereich von 5 min bis 30 min die Reaktionsstärke ab, im Bereich von 30 min bis 360 min wieder zu.

Der registrierte Zusammenhang von Reizdauer und Reaktionsstärke führt zu der Vermutung, daß die Seepocken mit diesem ungewöhnlichen Verhalten die Wirkung extremer Umweltbedingungen (5/5 min L/D-Wechsel) kompensieren, denn die sessilen Tiere können nicht wie freibewegliche Tiere durch lokomotorische Aktivität bei einem Wechsel der Umweltbedingungen optimale Regionen aufsuchen. Den sessilen Tieren könnte diese Kompensation extremer

Umweltbedingungen durch das Zusammenwirken von zwei Systemen ermöglicht werden: Durch ein schon auf Grund früherer Ergebnisse [4, 7] denkbare langsam reagierendes Adaptationssystem (bei L/D-Wechseln von 30/30 min bis 360/360 min) und durch ein schnell reagierendes Adaptationssystem (bei L/D-Wechseln von 5/5 min bis 30/30 min). Je nach der Länge der Dunkel- und Hellzeiten könnte eines der beiden Systeme mehr oder weniger beansprucht werden. Unter diesen Voraussetzungen kann angenommen werden, daß in L/D-Wechseln von mittlerer Geschwindigkeit (30/30 min) beide Systeme gleich stark wirken, aber ihre Anteile in den Reaktionen der Versuchstiere nicht voneinander getrennt werden können. Der biologische Sinn dieser Umkehrung der üblichen Beziehung zwischen Reizdauer und Reaktionsstärke wird deutlich, wenn bedacht wird, daß wirksame Schutzreaktionen (Schalenenschluß) für die sessilen Tiere lebensnotwendig sind. Wenn mit abnehmender Reizdauer, also zunehmender Belastung, die Reaktionsstärke immer weiter nachläßt, wäre ein sessiles Tier bald nicht mehr geschützt. Es ist möglich, daß bei großer Reizbelastung die Reaktionsfähigkeit zentral (neuronal) wieder verstärkt wird [9].

- [1] W. v. Buddenbrock, *Z. Vergl. Physiol.* **13**, 164 (1931).
- [2] W. v. Buddenbrock, *Vergleichende Physiologie*, Bd. I, Basel 1952.
- [3] H.-H. Sommer, *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **29**, 493 (1977).
- [4] H.-H. Sommer, *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **30** (1978, i. Druck).
- [5] H.-H. Sommer, *Naturwissenschaften* **54**, 347 (1967).
- [6] H.-H. Sommer, *Z. Vergl. Physiol.* **76**, 177 (1972).
- [7] H.-H. Sommer, *Verh. dtsch. Zool. Ges.*, **65**, Jahresvers., p. 271, Helgoland 1971.
- [8] A. J. Southward u. D. J. Crisp, *J. Mar. Biol. Ass.* **45**, 161 (1965).
- [9] H.-H. Sommer, *Helgoländer wiss. Meeresunters.*