

Untersuchungen zum Nachweis spezifischer Perzeptionsmechanismen im Drucksinn sessiler Krebse (*Balanus balanus L.* und *Balanus improvisus Darwin*)¹

Schwankungen des hydrostatischen Drucks verändern bei Anwesenheit gasgefüllter Hohlräume das Volumen und damit auch das Gewicht eines im Wasser lebenden Organismus. Mit Hilfe dieser Vorgänge haben Seetiere zur Registrierung von Druckänderungen verschiedene Möglichkeiten², die aber allen Organismen ohne gasgefüllte Hohlräume fehlen: bei Änderungen des hydrostatischen Drucks werden sie kaum deformiert (Diskussion der im allgemeinen zur Druckwahrnehmung möglichen Mechanismen in³). Trotzdem sind eindeutige Reaktionen auf Druckänderungen sowohl bei Larven⁴⁻⁷ als auch bei adulten Individuen mariner Wirbelloser^{8, 9} zu beobachten (Zusammenfassungen von Untersuchungen der Wirkung hohen hydrostatischen Drucks auf tierische Organismen in¹⁰ und¹¹; allgemeine Zusammenfassungen der Untersuchungen zur Druckwahrnehmung in¹²).

Die gesamte Physiologie der Druckwahrnehmung bei Tieren ohne spezifische Rezeptoren ist unbekannt. In der vorliegenden Arbeit wird die Existenz spezifischer Perzeptionsmechanismen belegt.

Die Versuchstiere der Art *Balanus balanus L.* stammten aus Grundnetzfängen in der Nähe der Insel Helgoland, aus 30–35 m Wassertiefe und waren ausnahmslos auf Gehäusen der Wellhornschncke *Buccinum undatum L.* gewachsen. Zum Vergleich wurden Individuen von *Balanus improvisus Darwin* untersucht, die auch in der Gezeiten- und Brandungszone vorkommen und ausnahmslos auf Schalenklappen von *Mytilus edulis L.* gewachsen waren. Alle Versuchstiere wurden bei 15°C in 25 cm Wassertiefe und Dauer dunkel gehalten. Die Experimente wurden mit einer bereits beschriebenen Apparatur⁹ bei einer Belichtungsstärke von 500 lx und einer Wassertemperatur von 20°C durchgeführt. Der Abstand der Druckkreise voneinander durfte zur Erzielung optimaler Adaptation der Versuchstiere an verschiedene Wassertiefen 30 min nicht unterschreiten.

Für die Reaktionsfähigkeit des wasserdruckempfindlichen Reaktionssystems der sessilen Seepocken ist es gleichgültig, in welcher Bewegungsphase das Versuchstier vom Druckkreis getroffen wird. Es kann gerade mit einem Schlag beginnen, die Rankenfüsse ganz ausgestreckt haben oder mitten im Schlag sein: immer ist die Reizantwort eine Aktivitätspause (Schalenenschluss), deren Länge (Retraktionsdauer) von der Stärke und Dauer der vorhergehenden Druckkreise abhängt.

Überschwellige räumliche Reizsummationen. Die Versuchstiere nehmen auch im verschlossenen Gehäuse Druckreize wahr. Das zeigt sich bei der Anwendung überschwelliger und unterschwelliger Reize. Die Höhe der Reizschwelle wurde stets durch zunehmende Stärke unterschwelliger Reize bestimmt.

Zum Nachweis überschwelliger räumlicher Reizsummation bestimmt man die Retraktionsdauer bei einzelnen Dunkelreizen¹³ und lässt in einem anschließenden Versuch dem gleichen Dunkelreiz nach dem Schalenenschluss einen Druckkreis folgen. Die Tabelle I zeigt die Messwerte. Sie belegen für den Doppelreiz eine stärkere Wirkung als für den Dunkelreiz allein.

Unterschwellige räumliche Reizsummation. Die Summation von Reizen, die jeder für sich allein wirken, wie bei der überschweligen Reizsummation, ist der einfachste Fall eines Summationsvorganges. Seepocken summieren aber auch andere Reize ohne Schwierigkeiten. Das zeigt die Tabelle II. Die Retraktionsdauer ist bei gleichzeitiger Reizung mit unterschwelligem Druck- und Dunkelreizen länger als bei Reizung mit einem überschweligen Druck- oder Dunkelkreis allein. Die Versuchstiere sind demnach auch zu unterschwelliger räumlicher Reizsummation befähigt. Die Ergebnisse stimmen bei den untersuchten Arten überein.

¹ Gefördert von der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

² F. P. MOEHRES, Z. vergl. Physiol. 28, 1 (1940).

³ E. W. KNIGHT-JONES and E. MORGAN, Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. 4, 267 (1966).

⁴ A. C. HARDY and R. BAINBRIDGE, Nature, Lond. 167, 354 (1951).

⁵ E. W. KNIGHT-JONES and S. Z. QUASIM, Nature, Lond. 175, 941 (1955).

⁶ B. L. BAYNE, Nature, Lond. 198, 406 (1963).

⁷ A. L. RICE, J. mar. biol. Ass. U.K. 44, 163 (1964).

⁸ C. SCHLIEPER, Mar. Biol. 2, 5 (1968).

⁹ H.-H. SOMMER, Helgoländer wiss. Meeresunters. 23, 352 (1972).

¹⁰ J. MCK. CATTELL, Biol. Rev. 11, 441 (1936).

¹¹ C. SCHLIEPER, Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Sonderband 1963, p. 31.

¹² H. FLÜGEL, in *Marine Ecology* (Ed. O. KINNE; Wiley-Interscience, London 1972), vol. 1, p. 3, 1407–1450.

¹³ W. V. BUDDENBROCK, Z. vergl. Physiol. 13, 164 (1931).

¹⁴ J. D'ANS and E. LAX, *Taschenbuch für Chemiker und Physiker* (Springer, Berlin 1967), vol. 1, p. 1522.

Tabelle I. Die Summation von überschweligen Druckkreisen mit überschweligen Dunkelkreisen (Druckwahrnehmung durch ein inaktives Tier)

Retraktionsdauer (sec) nach Dunkelkreis allein		Retraktionsdauer (sec) nach Druck- und Dunkelkreis zusammen	
(+)	(→)	+	—
14	22	47	35
32	15	35	25
27	8	52	17
18	29	30	45
12	30	28	38
Ø 20,6	20,8	38,4	32,0

Das Versuchstier war an 0,0 m Wassertiefe (Normaldruck) adaptiert. Dunkelkreisstärke: 50 von 500 lx. Druckkreisstärke: 2 m Seewassersäule Druckdifferenz. + Δ Druckanstieg. — Δ Druckabfall. 10 m Seewassersäule, bei 35‰ Salzgehalt und 20°C Δ 1004,965 dyn × cm⁻² × 10³ (≡ m bar)¹⁴.

Tabelle II. Die Summation von unterschwelligem Druckkreisen mit unterschwelligem Dunkelkreisen

Retraktionsdauer (sec) bei Schwellenreizstärke				Retraktionsdauer (sec) bei gleichzeitigem unterschwelligem (Dunkelkreis + Druckkreis)	
Dunkelkreis	Druckkreis				
(+)	(-)	+	—	+	—
3,2	1,7	8	13	12	18
2,8	4,3	12	27	18	30
1,9	0,9	14	16	14	17
5,7	3,1	6	19	17	27
4,2	7,8	19	11	25	14
Ø 3,6	3,6	11,8	17,2	17,2	21,2

Das Versuchstier war an 2 m Wassertiefe adaptiert. Schwellenreizstärken: 35 von 500 lx und 0,4 m Seewassersäule Druckdifferenz. Unterschwellige Reizstärken: 20 von 500 lx und 0,3 m Seewassersäule Druckdifferenz. + Δ Druckanstieg. — Δ Druckabfall. Umrechnung der Druckdifferenzen in mbar wie unter Tabelle 1.

Die Schutzfunktion der Reaktionen mariner Wirbelloser auf verschiedenste Reize ist unbestritten¹⁵. Das gilt auch für die Reaktionen der untersuchten Seepocken auf Änderungen des hydrostatischen Drucks. Daher bietet sich zur Interpretation der Druckreaktionen die biologische Deutung zuerst an. Jede Druckwelle kann eine Gefahr bedeuten, gleichgültig, ob sie durch Lebewesen, bewegte Gegenstände oder Brandungsschlag zustandekommt. Die vorausgehende Druckwelle signalisiert diese Gefahr in unmittelbarer Nähe. Daher haben Druckkreise für die sessilen Seepocken grössere Bedeutung als Schattentreize, die auch von weit entfernten Objekten (z. B. Wolken) stammen können, und ihre Reaktionen auf Druckkreise sind stärker (Tabelle II). Allerdings könnten zur Registrierung solcher Druckwellen von den Tieren auch andere als die hier vermuteten Rezeptoren oder Perzeptionsmechanismen benutzt werden. Die in der verwendeten Apparatur erzeugten Reize bestehen in allseitig gleich stark wirkendem Druck, also in skalaren Grössen, während bei Druckwellen der genannten Art die Druckkraft gerichtet ist, bei diesen Reizen also auch Dehnungsrezeptoren ansprechen könnten.

Das Sicherheitsbedürfnis kann auch die Ursache dafür sein, dass die sessilen Seepocken auf Verminderung und Steigerung des hydrostatischen Drucks mit der gleichen Reaktion (Schalenschluss) antworten, während über den Lichtsinn Intensitätsminderung der Belichtung die Aktivität hemmt¹³, Intensitätssteigerung der Belichtung die Aktivität fördert¹⁶.

Für die Existenz von spezifischen Rezeptoren oder spezifischen Perzeptionsmechanismen im Drucksinn von *Balanus* sprechen vier Gründe, von denen die drei ersten in einer früheren Arbeit⁹ belegt wurden: 1. Der Wechsel von den langsamen Reaktionen der Larven auf Änderungen des hydrostatischen Drucks zu den schnellen, hier untersuchten Reaktionen der adulten Individuen. Für diese schnellen Reaktionen sind langsame stoffwechselphysiologische Vorgänge (die man als Auslöser der langsamsten Larvalreaktionen für möglich hält) als Ursache unwahrscheinlich. 2. Die Fähigkeit, Druckanstieg und Druckabfall als Reize mit verschiedenen Vorzeichen voneinan-

der unterscheiden zu können. 3. Die reizspezifische zentrale Ermüdung der Reaktionen auf Druckkreise. 4. Die hier nachgewiesene unterschwellige räumliche Reizsummation, da zur unspezifischen Erregung von Nervenzellen oder Protoplasma¹⁷ hohe Reizintensitäten nötig sind.

Der Nachweis spezifischer Rezeptoren oder Perzeptionsmechanismen ist im Drucksinn mariner Wirbelloser noch schwieriger als im Lichtsinn. Über die strukturellen und funktionellen Grundlagen des weit verbreiteten diffusen Hautlichtsinnes ist wenig bekannt^{18, 19}, über die Grundlagen der Druckperzeption bei allseitig gleich stark wirkendem Druck noch weniger²⁰.

Als vermittelnde Auslöser müssen bei der Druckperzeption in verstärktem Masse Vorgänge im subzellulären Bereich diskutiert werden, deren Ablauf der hier bei Seepocken nachgewiesenen hohen Reaktionsgeschwindigkeit entspricht. Dabei müssten die bei Änderungen des hydrostatischen Drucks auftretenden Änderungen der Ionenverteilung an der Körperoberfläche²¹, die damit verbundene Änderungen der elektrischen Eigenschaften der Crustaceencuticula und die Viskositätsänderungen des Cytoplasmas²² berücksichtigt werden.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass Seepocken auf Druckkreise von verschiedener Stärke mit Hilfe noch unbekannter spezifischer Rezeptoren oder Perzeptionsmechanismen sehr schnell empfindlich reagieren und Druckänderungen quantitativ wahrnehmen können.

Summary. The mechanism of pressure sensitivity in marine invertebrates without gasfilled spaces is still obscure. Barnacles sum up supra- and subthreshold pressure stimuli with supra- and subthreshold shade stimuli. The subthreshold spatial summing up indicates that specific pressure receptors or receptor mechanisms exist.

H. H. SOMMER

Zoologisches und Vergleichend-Anatomisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloss,
D-53 Bonn (Deutschland), 18. Mai 1972.

¹⁵ W. v. BUDDENBROCK, *Vergleichende Physiologie* (Birkhäuser, Basel 1952), vol. 1, p. 504.

¹⁶ H.-H. SOMMER, Verh. dt. zool. Ges., 65. Jahresversammlung, Helgoland, 271 (1971).

¹⁷ U. EBBECKE, Pflügers Arch. 236, 648 (1935).

¹⁸ N. MILLOTT, Endeavour 16, 19 (1957).

¹⁹ D. M. STEVEN, Biol. Rev. 38, 204 (1963).

²⁰ P. S. B. DIGBY, Symp. zool. Soc. London 19, 159 (1967).

²¹ P. S. B. DIGBY, Proc. R. Soc. (B) 161, 504 (1965).

²² D. E. S. BROWN, J. cell. comp. Physiol. 5, 335 (1934).