

Zum Umdrehverhalten der Asteroidea am Beispiel von *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis* und *Crossaster papposus*

Analysis of the turning behaviour of Asteroidea exemplified by *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis*, and *Crossaster papposus*

Mathesius, Sabrina: mathesius@t-online.de

Schuppe, Esther: esther.schuppe@arcor.de

Wakendorf, Anja: anja.wakendorf@gmail.com

Abstract

Asteroidea are pentaradial echinoderms with an oral-aboral body axis. The madreporite, situated in the first interradius is connected to the axial complex, the stone canal, and the hydrocoelic canals. Because of the physiological importance of this system we hypothesized that the turning behaviour of the sea stars *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis*, and *Crossaster papposus* is not randomly distributed across the different arms but that a relation to the first interradius exists. Using video analysis, we could document a complex succession of the arms, which can differ within a species and moreover, within an individual. At the beginning of each turning move, two radials laying next to each other get in contact with the substratum. The succession of the arms of *C. papposus* is more variable compared to the studied Asteroidea. Often the “tulip-form” is realized in *C. papposus*, where all radials are turned towards each other before the onset of the turning movement proper. For *A. rubens* and *M. glacialis* there was no significant aberration from a random pattern regarding the first interradius. In contrast, *C. papposus* turned significantly more often over the quarter containing the madreporite and first interradius than could be expected in a random distribution. This correlates with the more complex behaviour in this species and the occurrence of the “tulip-form”. We discuss the possibilities that differences in regeneration ability or sensory integration might be responsible for this divergence.

Einleitung

Wie bei fast allen vielzelligen Organismen der Tierwelt, hat sich auch bei den Asteroidea das Bestreben etabliert, die für sie als normal angesehene Lage im Raum einzunehmen (MANGOLD, 1921). Der Umdrehreflex ist für die

Tiere, welche in allen Bereichen des marinen Benthals von der Gezeitenzone bis zur Tiefsee vorkommen, von zentraler Bedeutung (WESTHEIDE & RIEGER, 2007). Werden sie beispielsweise durch Wellen vom Substrat gelockert und sinken mit der Rückenseite voran zu Boden, müssen sie in

der Lage sein, sich möglichst schnell wieder in die Dorsoventrallage zu bringen. Zum einen, um die notwendige Bewegungsfreiheit wiederzuerlangen und nicht von anderen gefressen zu werden und zum anderen, um Gebiete mit günstigen Lebensbedingungen aufzusuchen (MANGOLD, 1921; MOORE, 1911). In der Forschung wurden mögliche Gründe für das Umdrehverhalten von Asteroidea diskutiert (FRAENKEL, 1928).

PREYER (1886) kommt zu dem Schluss, dass die Umdrehbewegung durch Muskel- und Innervationsgefühl ausgelöst wird. Eine ähnliche Sichtweise wird von JENNINGS (1907) vertreten, der die Unmöglichkeit der Fortbewegung und die Verlagerung der inneren Organe als Ursache für die Drehbewegung sieht. MOOR (1911) und MANGOLD (1921) sind der Auffassung, dass die Umdrehbewegung durch eine mechanische Reizung der Rückenhaut ausgelöst wird. Jedoch konnte WOLF (1925) durch seine Untersuchung zeigen, dass sich auch bei Tieren ohne Rückenhaut eine Drehung vollzieht, wenn auch gegenüber intakten Tieren verlangsamt. Demnach ist die Annahme von MOOR und MANGOLD widerlegt.

In dieser Arbeit wurde untersucht, ob sich eine Präferenz der Armbewegungen während der Drehbewegung aus der oralen Seite hinaus nachweisen lässt. Hierbei wurde davon ausgegangen, dass sich Asteroidea signifikant häufiger über die Madreporenplatte, das heißt die Radiale I und V, drehen. Diese Vermutung stützt sich auf die herausragende Bedeutung dieser Struktur (FERGUSON, 1984). Der perizentrale Steinkanal verbindet Ringkanal und Radiärkanäle des Ambulacralsystems über die Madreporenplatte mit der Außenwelt. Weiterhin wurde erwartet, dass innerhalb einer Art keine signifikanten Unterschiede bezüglich der Armabfolge während der Drehbewegung

aufzutreten. Untersucht wurden die Seesternarten *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis* und *Crossaster papposus*. Weiter wurde geprüft, ob zeitliche Unterschiede bei der Drehbewegung der einzelnen Arten festgestellt werden können, indem Bezug auf die Körpergröße und Radialenanzahl genommen wurde. Zu vermuten war, dass *C. papposus* sich aufgrund des höheren Koordinierungsbedarfs der Radiale langsamer dreht.

Material und Methoden

Das Umdrehverhalten der drei Asteroidea-Arten *A. rubens* (AR), *M. glacialis* (MG) und *C. papposus* (CP) wurde im Rahmen einer Beobachtungsstudie vom 27. bis 30. September 2010 an der Feldstation der Universitäten Göteborg und Stockholm im Meeresbiologischen Institut (Sven Lovén Centre) erforscht. Nachdem die jeweils 30 Individuen gefangen wurden (Fundorte: AR 58° 52' N, 11° 08' O; 0,5 – 1 m Wassertiefe / MG 58° 53' N, 11° 05' O; 7-20 m Wassertiefe / CP Aquarienhaltung des Schauaquariums des Sven Lovén Centres), wurden sie nach Arten separiert mindestens zwei Tage mit ausreichendem Nahrungsangebot in einem Aquarium mit Meerwasserdurchfluss aus 40 m Tiefe gehalten. Der Versuchsaufbau bestand aus einem 45-Liter-Aquarium. Zur Auswertung der detaillierten Bewegungsabfolgen wurden die Drehbewegungen von *C. papposus* mit einer Videokamera aufgezeichnet (Canon Legria HF S 21).

Jeder Seestern wurde ohne spezifische Lageausrichtung mit der oralen Seite nach oben auf die Wasseroberfläche gelegt und sank selbstständig auf den Boden des Aquariums. Die Latenzzeit bis zum Beginn der Drehbewegung wurde ebenso dokumentiert wie die Gesamtzeit des Ablaufs. Es wurde beobachtet, mit welchen Radien die Individuen den Umdrehmechanismus beginnen und in welcher Reihenfolge diese auf dem Boden aufsetzen, so dass eine Drehung auf die orale Seite stattfindet. Besonderes Augenmerk wurde dabei darauf gelegt, welche Radien als Hauptstützarme benutzt wurden. Als Hauptstützarme seien die Radiale definiert, welche sich während des Drehprozesses nicht nach

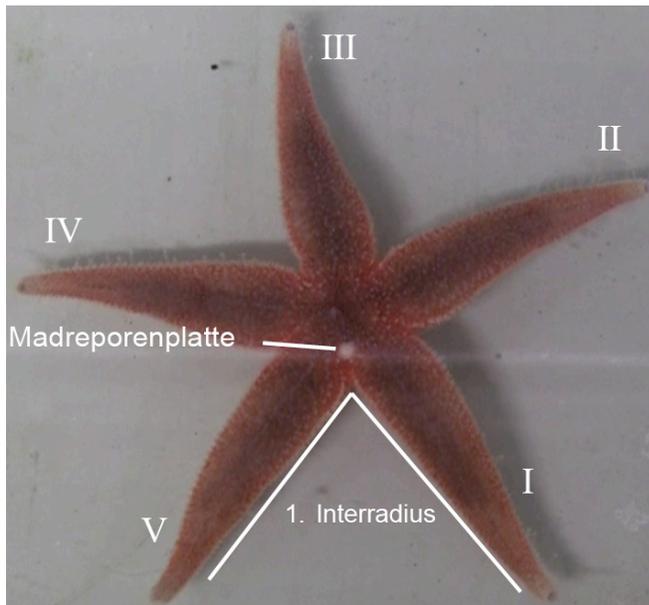


Abb. 1: Bezeichnung der Radiale für *Asterias rubens* und *Marthasterias glacialis* einschließlich Kennzeichnung der Madreporenplatte und des 1. Interradius.

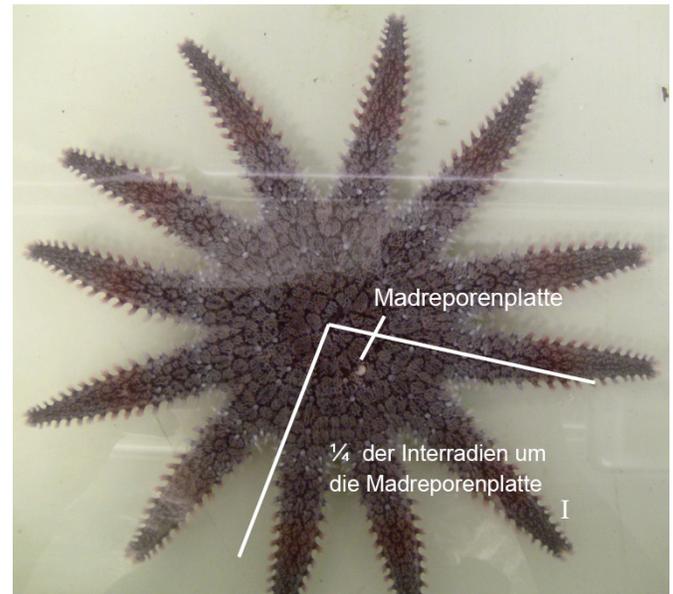


Abb. 2: Bezeichnung der Radiale für *Crossaster papposus*. Einschließlich Kennzeichnung des Interradienviertels, welches die Madreporenplatte einschließt.

oben bewegen und über die dabei gedreht wird. Zur Orientierung werden die Arme einheitlich von der Madreporenplatte ausgehend gegen den Uhrzeigersinn bezeichnet (Abb. 1).

Das Wasser wurde nach jedem Versuchsdurchlauf gewechselt. Während der Aufnahmen bestand keine Strömung im Aquarium und es herrschten durch die Deckenbeleuchtung unmittelbar über dem Versuchsbecken gleiche Lichtbedingungen auf allen Seiten vor.

Die erhobenen Daten wurden auf ihre Signifikanz hin mittels des χ^2 -Test ausgewertet, indem die Häufigkeitsverteilungen einer Drehung für *A. rubens* und *M. glacialis* über den 1. Interradius (Arm I und V als Stützarme) gegen die als Gesamtheit definierten anderen Interradien berechnet wurden. Für *C. papposus* wurde die Definition insofern erweitert, als dass das Viertel der Interradien betrachtet wurde, in welchem die Madreporenplatte liegt (Abb. 2). Die Dauer des Drehprozesses wurde gegen die Größe korreliert und die Latenzzeiten auf ihre artspezifische Aussagekraft hin betrachtet.

Ergebnisse

Alle drei untersuchten Seesterne-Arten drehten sich von der aboralen auf die orale Seite. Die Drehbewegung wurde sowohl durch

die Muskulatur der Arme als auch durch die Bewegung der Ambulacralfüßchen bewerkstelligt.

Nachdem die Seesterne durch die freie Wassersäule auf den Boden gesunken waren, setzte nach einer für alle Arten geringen Latenzzeit (AR: 1-15s; MG: 3-42s; CP: 5-80s) der Umdrehvorgang ein. Für die Asteroidea (*A. rubens* und *M. glacialis*) galt, dass zunächst zwei Arme so weit herum gedreht wurden, dass deren Ambulacralfüßchen den Untergrund berührten. Zum Umdrehen wurden hierbei als Bewegungsorgane neben den Ambulacralfüßchen die Längs- und Quermuskulatur verwendet. Im nächsten Schritt wurden die Radien weiter eingedreht, bis sich der Schwerpunkt des Körpers auf die Körpermitte verlagerte und gleichzeitig ein Radius oder zwei Radien nach oben gestreckt wurden. Die verbleibenden Arme wurden infolgedessen während der Überrollbewegung scheinbar passiv mit nach vorne bewegt, bis sie im letzten Schritt mit ihren Ambulacralfüßchen auf dem Substrat aufkamen. Hierbei können mannigfaltige Bewegungskombinationen der Arme auftreten (bspw. Abb. 3-7). Analysen in Bezug auf ein System innerhalb dieser Armabfolge ergaben, dass der 1. und 2. aufgesetzte Arm zu 97% bei *A. rubens* bzw. zu 87% bei *M. glacialis* nebeneinander liegen. Für den 4. und 5.

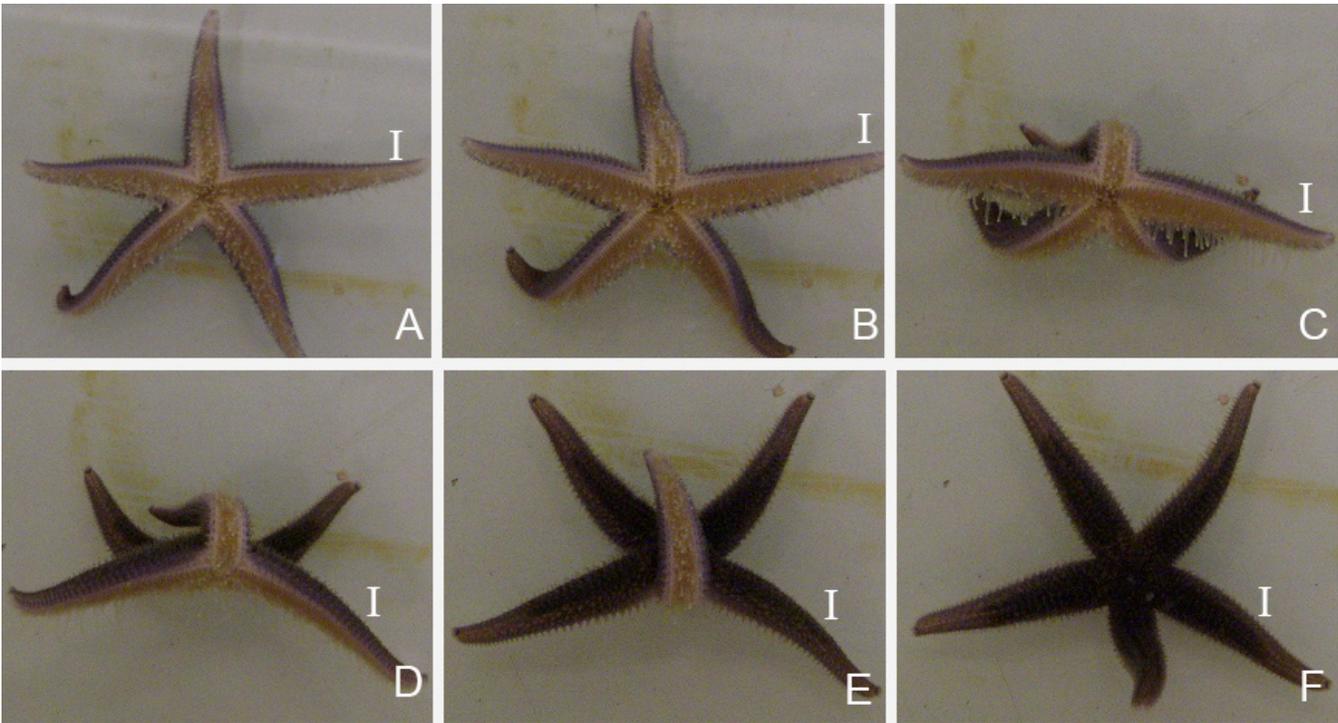


Abb. 3: Ablauf der Drehbewegung von *Asterias rubens* (AR_qa, 5,6 cm, Dauer: 38s); markiert ist die I. Radiale, II und III sind die Hauptstützarme, IV und I die Hebearme, Abfolge des Aufsetzens der Radiale: III – II – IV – I – V.

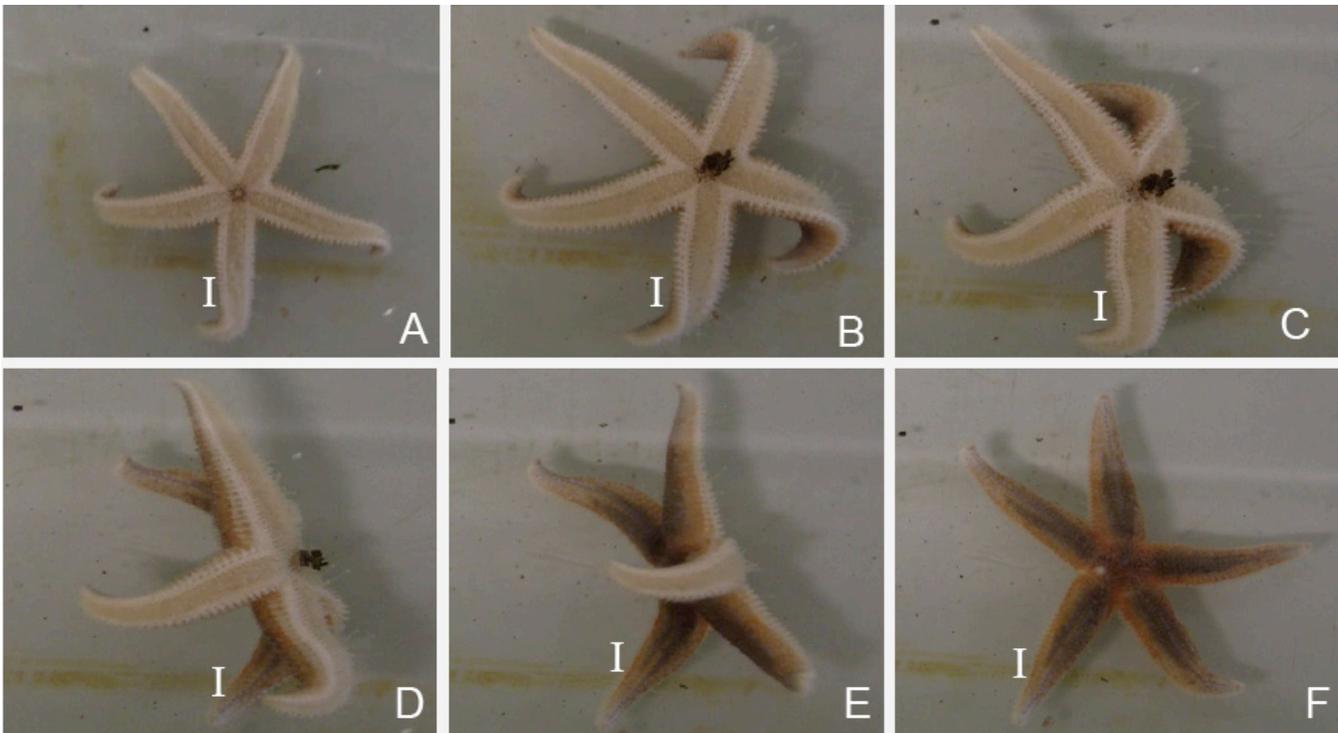


Abb. 4: Ablauf der Drehbewegung von *Asterias rubens* (AR_pa, 5,5 cm, Dauer: 61s); markiert ist die I. Radiale, V und I sind die Hauptstützarme, II und IV die Hebearme, Abfolge des Aufsetzens der Radiale: V – I – IV – II – III.

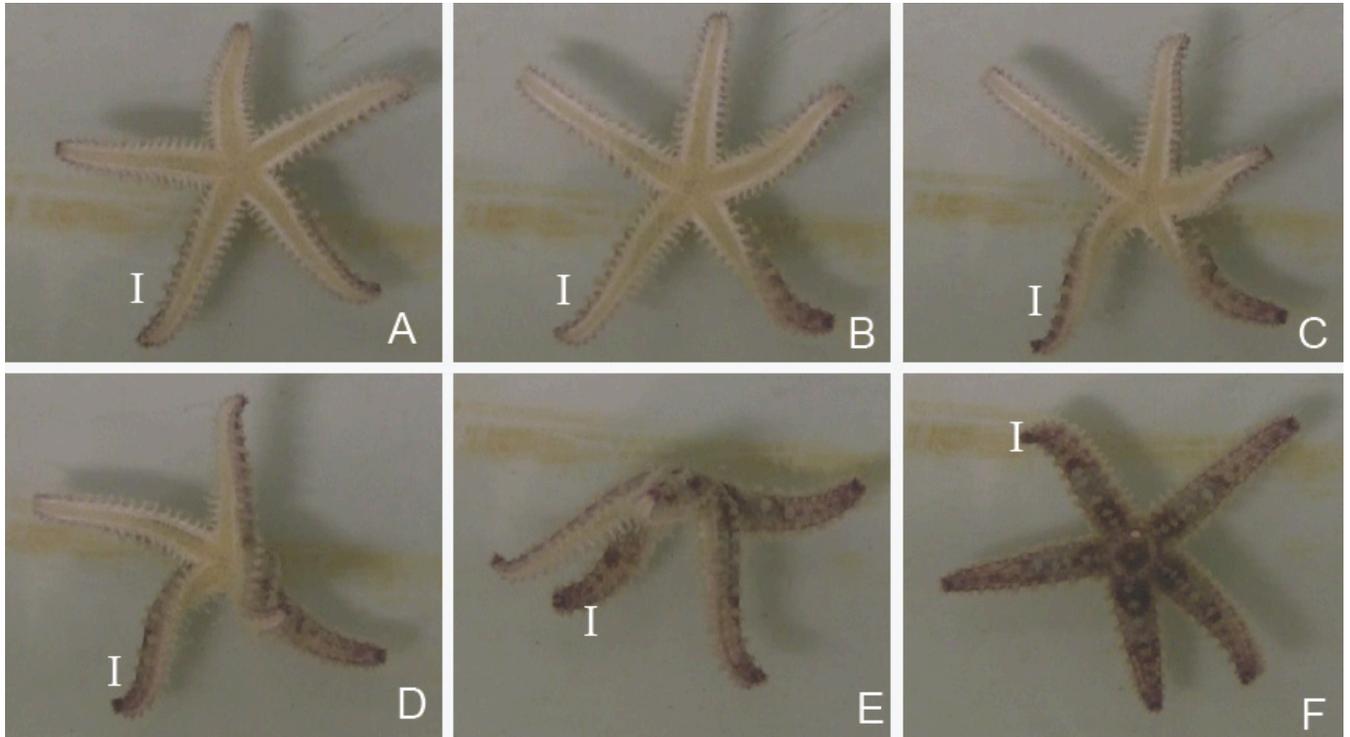


Abb. 5: Ablauf der Drehbewegung von *Marthasterias glacialis* (MG_cb, 2,7 cm, Dauer: 89 s); markiert ist die I. Radiale, V und I sind die Hauptstützarme, II und IV die Hebearme, Abfolge des Aufsetzens der Radiale: V – I – IV – II – III.

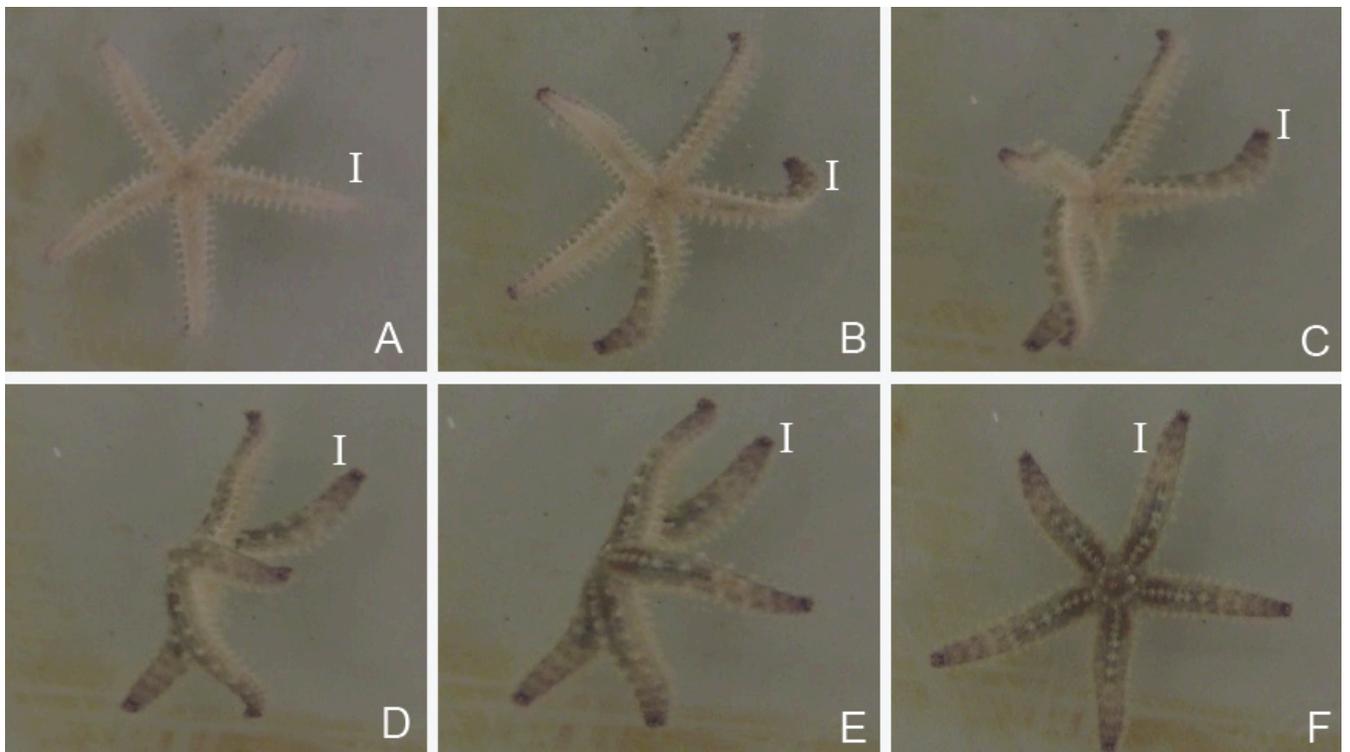


Abb. 6: Ablauf der Drehbewegung von *Marthasterias glacialis* (MG_ka, 2,3 cm, Dauer: 106 s); markiert ist die I. Radiale, IV und V sind die Hauptstützarme, II und I die Hebearme, Abfolge des Aufsetzens der Radiale: IV – V – III – I – II.

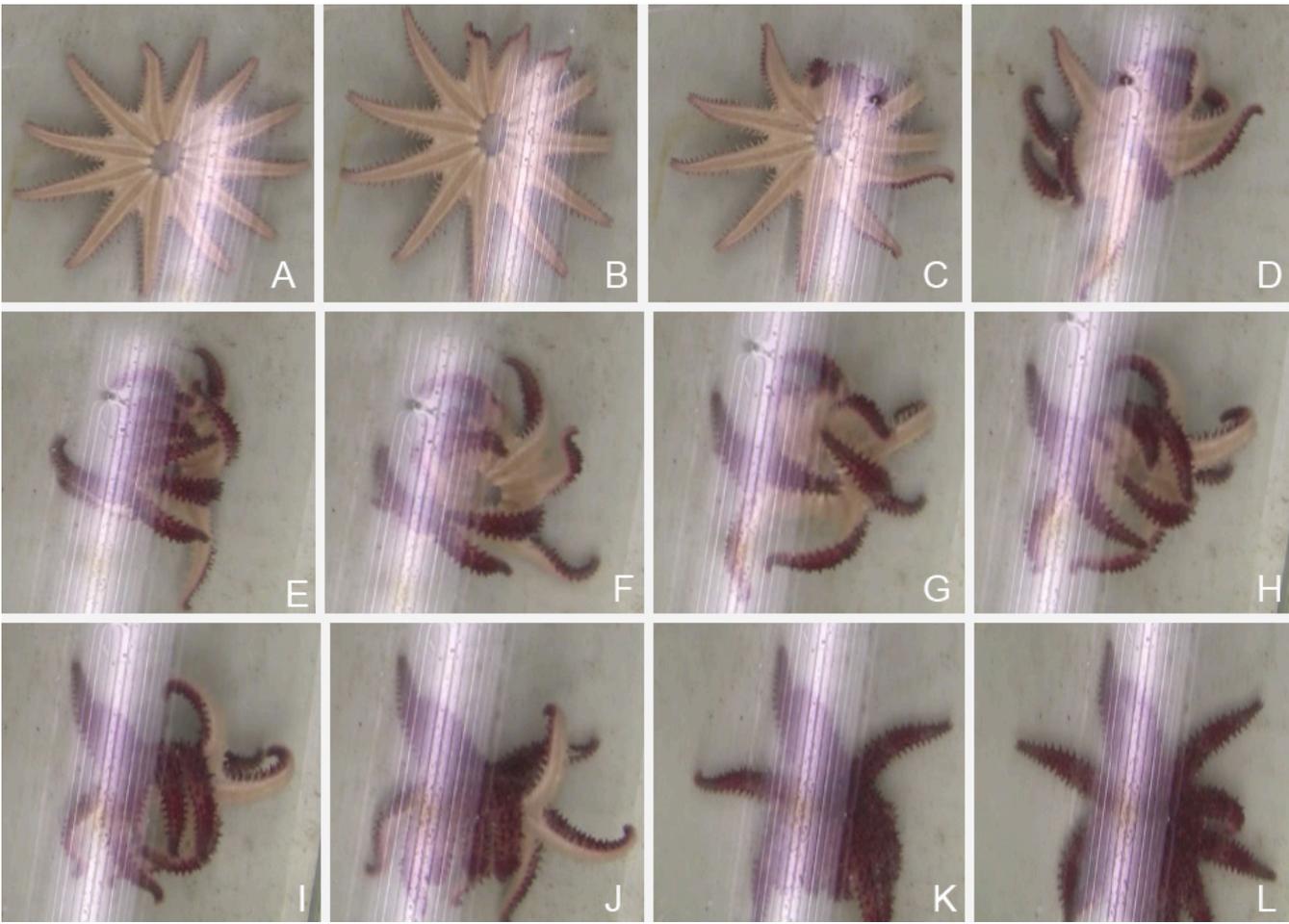


Abb. 7: Ablauf der Drehbewegung von *Crossaster papposus* (CP_ja, 19 cm, Dauer: 425s). Teilbild G zeigt die Tulpenform.

aufgesetzten Arm zeigt sich ebenfalls, dass sie zu einem Prozentsatz von über 90% nebeneinander liegen (Abb. 8).

Eine Präferenz des 1. Interradius als Lokalisation des Hauptstützarms konnte weder für *A. rubens* noch für *M. glacialis* festgestellt werden (Abb. 9), da die Verteilungen 8:22 ($\chi^2_{AR} = 0,84 < 3,84$) bzw. 2:28 ($\chi^2_{MG} = 3,3 < 3,84$) nicht signifikant von einer Zufallsverteilung bei einem Freiheitsgrad von 2 abweichen. Bemerkenswert ist, dass keine Kombination der Radiale I und IV bzw. II und V aufgezeichnet werden konnte.

Sowohl *A. rubens* als auch *M. glacialis* hoben das II., III. oder IV. Radiale signifikant häufiger als ersten Arm als zufällig zu erwarten gewesen wäre ($\chi^2_{AR} = 16,80 > 3,84$; $\chi^2_{MG} = 23,47 > 3,84$. Siehe Abb. 10).

Für *C. papposus* gestaltete sich die Definition der Hauptstützarme insofern schwierig, als dass mehr Arme diese Funktion ausführten.

Daher wurde die Überprüfung auf $\frac{1}{4}$ der Interradien erweitert. Dies liefert ein signifikantes Verteilungsergebnis von 13:17 ($\chi^2_{CP} = 10,20 > 3,84$) (Abb. 11). *C. papposus* unterscheidet sich in seinem Umdrehmechanismus von den Asteroidea. Es zeigte sich eine höhere Varianz der Radialbewegungen und -abfolgen, sodass es zum derzeitigen Zeitpunkt nicht möglich war, eine präferierte Armabfolge auszumachen. Besonders auffällig erschien jedoch eine Abfolge, die mehrfach zu beobachten war und als Tulpenform bezeichnet wird. Hierbei streckten sich $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$ der Arme über den Körper zur Mitte hin, sodass sich die Armspitzen teilweise leicht berührten. Die restlichen Arme verblieben auf dem Substrat (Abb. 7G).

Ein linearer Zusammenhang zwischen der Größe der Versuchstiere und der Dauer der Drehbewegungen konnte für keine der untersuchten Seesternarten festgestellt werden (Tab. 1).

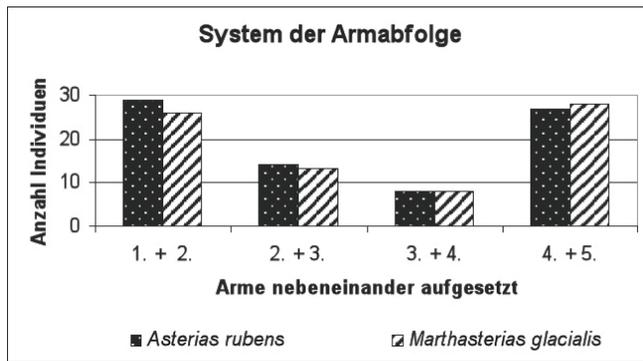


Abb. 8: System der Armabfolge im Bezug auf die nacheinander aufgesetzten Arme für *Asterias rubens* und *Marthasterias glacialis*.

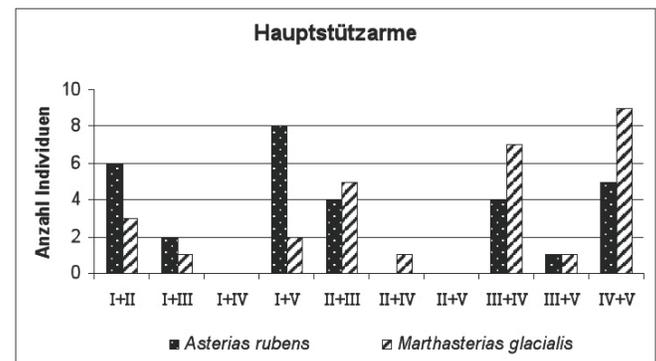


Abb. 9: Verteilung der Kombinationsmöglichkeiten der Hauptstützarme für *Asterias rubens* und *Marthasterias glacialis*.

Diskussion

Alle Versuchstiere zeigten das Bestreben, sich von der aboralen Seite auf die orale Seite zu drehen; womit sie bereits nach kurzer Latenzzeit nach dem Aufkommen auf dem Aquarimboden begannen. Dies verdeutlicht die enorme Relevanz jenes Verhaltens für den Organismus. Auffällig ist die vergleichsweise lange Dauer des gesamten Prozesses für *C. papposus*. Erklärungen hierfür könnten in der Körpergröße, erhöhten Armanzahl und kompakteren Form der Sonnensterne liegen (PREYER, 1886). Weitere Untersuchungen könnten ebenso Aufschluss darüber geben, in welcher Beziehung die besonders bei *C. papposus* angetroffene Tulpen-Form zu eben diesem Aspekt steht. Durch die längere Lage auf der aboralen Seite, ist der Organismus beispielsweise eine leichtere Beute für Feinde und könnte die Tulpen-Form als Schutzmechanismus anwenden. Ebenso ist die gegenseitige Berührung der Ambulacralfüßchen unter physiologischen Gesichtspunkten weiter in den Fokus zu rücken, um eventuelle Rückschlüsse auf den Beginn der Bewegungen, die zur eigentlichen Drehbewegung führen, zu ziehen. Generell ist für alle untersuchten Arten festzustellen, dass der Umdrehreflex unabhängig in den verschiedenen Armen beginnen kann (MANGOLD, 1921). Spezifische Auslösereize der Drehbewegungen wurden in dieser Studie nicht thematisiert und könnten ergänzende Forschungsfelder eröffnen, indem wie bei WOLF (1925) beschrieben Berührungsreiz, Lichtreiz und Schwerereiz auf ihre Relevanz hin geprüft werden.

Festzustellen ist, dass der Schutz der Madreporenplatte für die Drehbewegungen von *A. rubens* und *M. glacialis* keine Rolle spielt. Ein System konnte im Hinblick darauf nicht festgestellt werden, wohl aber für das nacheinander stattfindende Setzen benachbarter Radiale auf den Boden. Für *C. papposus* besteht eine Signifikanz im Hinblick auf die Fragestellung. Neben den Unterschieden in der Komplexität der Arten, könnten vor allem verschiedene Regenerationszeiten oder sensorische Integrationsunterschiede dafür relevant sein (MANGOLD 1908; RAMSAY ET AL., 2001). Das Heben der ersten Radiale lässt keine eindeutigen Schlüsse auf eventuelle Präferenzen zu, wenngleich Ansätze zum Nutzen der II., III. und IV. Radiale zu erkennen sind.

Fernab der Ausgangsüberlegungen die Madreporenplatte betreffend, konnte festgestellt werden, dass bei den Asteroidea die aufsetzenden Arme zumeist nebeneinander lokalisiert sind. Diese Beobachtung deckt sich für den gesamten Prozess. Die verschiedenen Möglichkeiten der Armabfolge verdeutlichen, dass es sich beim Drehen der Seesterne um eine Lagekorrektur zur Wiederherstellung des Ausgangszustandes handelt (DIEBSCHLAG, 1938). Die Drehbewegung der Seesterne ist dabei kein stereotypes Verhalten, vielmehr ist es plastisch und veränderbar (MANGOLD, 1921). Im Gegensatz zur Lagekorrektur beinhaltet Selbstwendungsverhalten das aktive Werfen auf den Rücken.

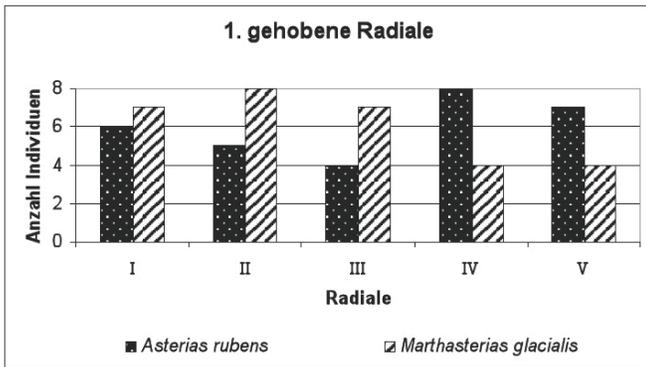


Abb. 10: Verteilung der zuerst gehobenen Radiale für *Asterias rubens* und *Marthasterias glacialis*.

Um detaillierte Aussagen der Drehbewegungen für Asteroidea treffen zu können, sollten neben der Vergrößerung der Stichprobe ebenso weitere Arten miteinbezogen werden. Als besonders interessant könnte sich dabei *Astropecten irregularis* erweisen, da der Nordische Kammstern im Gegensatz zu den hier untersuchten Arten Weichböden als Habitat besiedelt. Zum Schutz und zur Nahrungsbeschaffung graben sich diese Organismen ein. Dieser Faktor könnte eine zusätzliche Dimension im Verständnis der Drehbewegungen eröffnen. Von *Astropecten spinulosus* ist u.a. die Tulpenform bereits bekannt (HAEFELFINGER, 1975).

Literatur

Diebschlag, E. (1938): Ganzheitliches Verhalten und Lernen bei Echinodermen. Zoologisches Institut der Universität Marburg, der Biologischen Anstalt auf Helgoland und der Zoologischen Station Neapel. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 25, 4: 612-654.

Fraenkel, G. (1928): Über den Auslösungsreiz des Umdrehreflexes bei Seesternen und Schlangensterne. Zoologische Station Plymouth. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 7, 3: 365-378.

Ferguson, J.C. (1984): Translocative functions of the enigmatic organs of starfish – the axial organ, hemmel vessels, Tiedemann's bodies and rectal caeca: An autoradiographic study. Department of Biology, Eckerd College, Box 12560, St. Petersburg, Florida 33733. Biol. Bull. 166: 140-155.

Haefelfinger, H.-R. (1975): *Astropecten spinulosus* (Asteroidea)

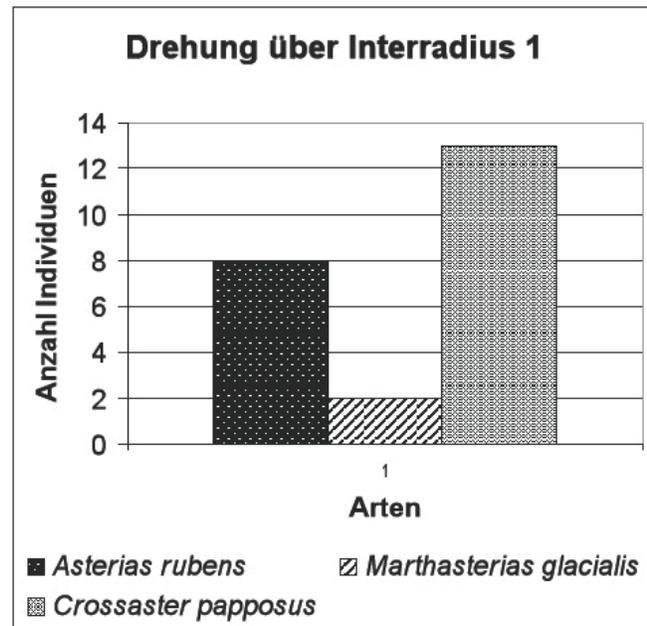


Abb. 11: Anzahl der Individuen, die über die 1. Interradiale gedreht haben für *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis* und *Crossaster papposus*.

Bewegungsweisen. Institut für den wissenschaftlichen Film. Göttingen. Film E969: 3-15.

Jennings, H. (1907): The behaviour of the starfish. University of California Publications. Zoology.

Mangold, E. (1908): Studien zur Physiologie des Nervensystems der Echinodermen. Physiologische Abteilung der zoologischen Station in Neapel. Pflügers Archiv European Journal of Physiology 122, 7-9: 315-360.

Mangold, E. (1921): Der Umdrehreflex bei Seesternen und Schlangensterne. Physiologische Abteilung der Zoologischen Station Neapel und Physiologisches Institut Freiburg i. Br. Pflügers Archiv European Journal of Physiology 189, 1: 73-98.

Moore, A.R. (1911): On the righting movements of the starfish. Biol. Bull. of the Marine biol. Laborat.

Tab. 1: Minimale und maximale Größe [cm] der Versuchstiere und Dauer der Drehbewegungen [s] für *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis* und *Crossaster papposus*.

Art	Größe [cm]		Dauer der Drehbewegung [s]	
	Min	Max	Min	Max
<i>Asterias rubens</i>	2,10	11,50	19	82
<i>Marthasterias glacialis</i>	1,70	41,00	42	100
<i>Crossaster papposus</i>	16,40	24,00	140	5340

Preyer, W. (1886/87): Über die Bewegungen der Seesterne.
Mitt. a. d. zoologischen Station zu Neapel 7, 27 u. 191.

Ramsay, K; Bergmann, M.; Veale, L.O.; Richardson, C.A.;
Kaiser, M.J.; Vize, S.J.; Feist, S.W. (2001): Damage, autotomy
and arm regeneration in starfish caught by towed demersal
fishing gears. *Marine Biology* 138: 527-536.

Westheide, W. & Rieger, R. (2007): Spezielle Zoologie, Teil 1:
Einzeller und Wirbellose Tiere, Spektrum Verlag.

Wolf, E. (1925): Physiologische Untersuchungen über das
Umdrehen der Seesterne und Schlangensterne. *Zoologische
Station zu Neapel. Journal of Comparative Physiology A:
Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*
3, 2, 209-224.