

Athleten des Meeres: Zur Ökophysiologie pelagischer Kalmare*

Hans-Otto Pörtner

Die größten wirbellosen Tiere, Riesenkalmare der Gattung *Architeuthis*, haben die Phantasie des Menschen beflügelt, seit er die Meere befährt. Sie und ihre kleineren Vettern sind die einzigen großen Invertebraten, die das Pelagial, den freien Wasserkörper der Ozeane, als Lebensraum erobert haben und dort eine Position im Ökosystem und in den Nahrungsketten einnehmen, die der von marinen Vertebraten (Fischen und Meeressäugern) vergleichbar ist. Über das Leben der Kalmare ist vor allem dann wenig bekannt, wenn sie wie der Riesenkalmar ein dem Menschen weitgehend verborgenes Leben in der Tiefsee führen. Unsere Kenntnisse sind umfangreicher bei kleineren Formen, die zumindest einen Teil ihres Lebens in den Schelfmeeren und dort in Küstennähe oder in den oberen Wasserschichten verbringen. Einige dieser Arten haben aufgrund der hohen Populationsdichten auch erhebliche fischereiwirtschaftliche Bedeutung erlangt. Diese Kalmare sind in der Regel sehr muskulös und zeigen ein Aktivitätsniveau, das dem ähnlich großer Fische vergleichbar ist oder sogar darüber hinausgeht. Sie schwimmen überwiegend nach dem Rückstoßprinzip, einer energetisch aufwendigen Fortbewegungsweise. Dementsprechend zeigt ihr aerober Stoffwechsel die höchsten Umsatzraten, die bei marinen Invertebraten gefunden wurden, höher auch als die von Fischen vergleichbarer Größe und Lebensweise. Die physiologischen Merkmale, die den Kalmaren der Schelfmeere ihre hohe Leistung ermöglichen und ihnen ihre Position im Ökosystem des Pelagials sichern, sind Gegenstand dieses Übersichtsartikels. Darüber hinaus werden Mechanismen vorgestellt, die es Kalmaren in verschiedenen Lebensräumen ermöglicht haben, die Maximierung ihres Energieverbrauches zu begrenzen.

*Prof. Dr. Wolfgang Wieser zum 70. Geburtstag gewidmet



Abb. 1. *Sepioteuthis sepioidea*, ein küstennah lebender Loliginide mit ausgeprägtem Flossensaum (vergl. Titelbild, Abb. 2 und Text, Aufnahme: Roger T. Hanlon).

Riesenkalmare erreichen eine Körpergröße, die mit circa 18 m Körperlänge an die ihres größten Feindes, des Pottwales, heranreicht. Sie könnten für die Schauernmärchen über Seeungeheuer Pate gestanden haben, die oft irrtümlicherweise als Kraken, nicht als Kalmare bezeichnet wurden. Die eigentlichen Kraken sind jedoch die Octopoden. Bekannt ist vor allem *Octopus vulgaris*, der im Küstenbereich der europäischen Schelfmeere und des Mittelmeeres vorkommt. Der größte Octopode ist der im nördlichen Pazifik lebende *Octopus dofleini* mit einer Körperlänge von bis zu 5 m [5].

Kalmare und Octopoden gehören zu den Cephalopoden (Kopffüßern). Eine weitere Gruppe von Cephalopoden, die in ihrer Lebensweise zwischen den Kalmaren und Kraken steht, sind die Sepien. Kalmare und Sepien verdanken ihrer fischähnlichen Form und Lebensweise und der bei Gefahr ausgestoßenen Tintwolke (sie bietet dem Tier Schutz vor Verfolgung) die Bezeichnung Tintenfisch. Die bekannteren Kalmare gehören zu den Familien der Loliginiden oder Ommastrephiden. Bis in die südliche Nordsee finden sich die Arten *Loligo vulgaris*, *Loligo forbesi* und *Alloteuthis subulata*, alles Vertreter der Loliginiden. Große fischereiwirtschaftliche Bedeutung haben diese Formen allerdings nie

erreicht, weil sie in zu geringen Mengen auftreten oder, wie im Falle von *Alloteuthis*, nur zum Laichen bis in das Wattenmeer vordringen. In der nördlichen Nordsee kommt der Ommastrephide *Todarodes sagittatus* vor. Keine der genannten Arten erreicht Körperlängen weit über 1 m, Werte zwischen 20 und 70 cm überwiegen. Dies gilt auch für die meisten wirtschaftlich wichtigen Formen, zum Beispiel den Ommastrephiden *Illex illecebrosus* und den Loliginiden *Loligo pealei*, die beide vor der Ostküste Nordamerikas heimisch sind, sowie den Ommastrephiden *Illex argentinus*, der in entsprechenden Breiten vor der Ostküste Südamerikas gefangen und kommerziell genutzt wird.

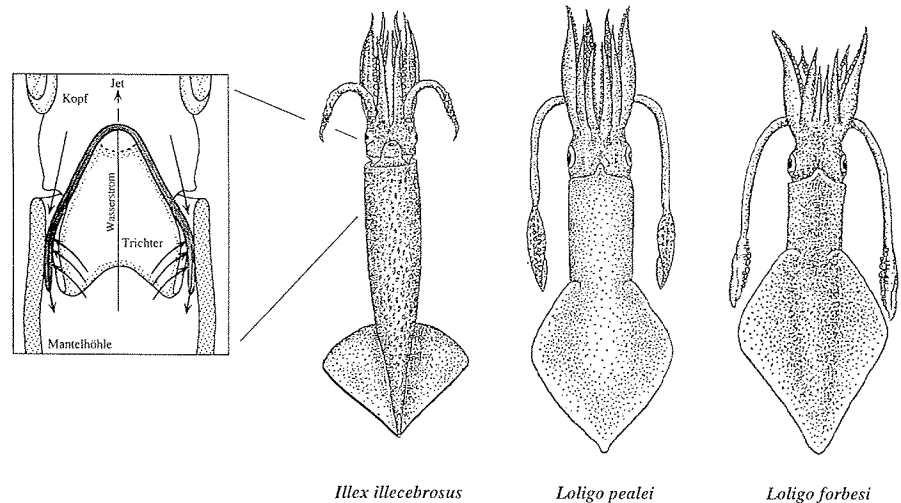
Die Leistungs-, Stoffwechsel- und Ökophysiologie der Kalmare ist besonders intensiv an dem Ommastrephiden *Illex illecebrosus* und dem Loliginiden *Loligo pealei* untersucht worden (Abbildung 1). Der vorliegende Artikel stützt sich im wesentlichen auf diese Untersuchungen, und diese Arten sind im folgenden gemeint, wenn von *Illex* oder *Loligo* die Rede ist. Die meisten Untersuchungen bei beiden Arten wurden an Exemplaren von bis zu 50 cm Länge und 300 bis 600 g Körpergewicht durchgeführt. *Illex* und *Loligo* unterscheiden sich im Vorkommen und in der Lebensweise. *Loligo* lebt wie viele Loliginiden mehr oder weniger ortstreu und küstennah.

Illex führt dagegen in seinem Lebenszyklus lange Wanderungen im offenen Ozean durch. Letzteres gilt für viele Ommastrephiden. Schon deswegen umfassen die Ommastrephiden mehr noch als die Loliginiden die aktivsten Cephalopoden. Sie können ohne Übertreibung als Eliteathleten unter den marinen Invertebraten bezeichnet werden, da ihre physische Leistungsfähigkeit an diejenige vergleichbar großer Fische heranreicht. Wann immer dieser pauschale Vergleich im sich anschließenden Text geführt wird, so sind mit vergleichbaren Fischen im Regelfall Salmoniden, beispielsweise Lachse, gemeint.

Mitglieder des Jetsets: Fortbewegung bei Cephalopoden

Um die Bewegungsformen der Cephalopoden deutlich zu machen, sei zur Rekapitulation kurz auf ihre Morphologie hingewiesen, die sich vom grundlegenden Bauplan der Mollusken ableitet. Kalmare, Kraken und Sepien haben im Vergleich zu ihren beschaten Verwandten wie *Nautilus* (oder mit Einschränkung *Spirula*) die äußere Schale völlig verloren. In Abbildung 1 und 2 sind der Kopf mit den daran sitzenden Armen und der Mantel sichtbar. Bei den Kalmaren und bei *Sepia* findet sich am äußeren Mantel beidseitig ein Flossensaum, der je nach Lebensweise unterschiedlich groß ist (Abbildung 2). Ständige Kontraktionen der Mantelmuskulatur sorgen für den Austausch des Wassers in der Mantelhöhle, um die beiden dort liegenden Kiemen mit sauerstoffreichem Wasser zu versorgen. Das Ausstoßen des Wassers aus der Mantelhöhle erzeugt auch Vortrieb nach dem Rückstoßprinzip („Jet“). Diese Form der Fortbewegung findet sich im Tierreich außerhalb der Cephalopoden bei den Quallen, Kammuscheln und Garnelen, allerdings in sehr viel primitiverer Form. Ein sehr beweglicher Trichter am Mantelrand dient als Düse (siehe Abbildung 2), sammelt das ausströmende Wasser, bestimmt die Ausströmrichtung und auf diese Weise sehr gezielt die Richtung des Schwimmens. Kalmare nutzen das Rückstoßschwimmen aufgrund ihrer pelagischen Lebensweise sehr viel kontinuierlicher als andere, eher bodennah lebende Cephalopoden: Der gemeine Tintenfisch *Sepia officinalis* schwimmt bevorzugt mit Hilfe des Flossensaums, und der anfänglich erwähnte *Octopus* „läuft“ vor allem „auf dem Kopf“, das heißt auf seinen Armen. Bei Flucht oder Angriff können jedoch auch diese Cephalopoden auf den Jet zurückgreifen.

Die Kalmare haben das Rückstoßschwimmen zur Perfektion entwickelt. Sie schwimmen mit Hilfe des Trichters vorwärts oder rückwärts, erreichen besonders hohe Geschwindigkeiten jedoch nur beim Rückwärtschwimmen (maximal gemessen wurden 3 m/sec bei den kleineren Formen, jedoch werden bei großen Kalmaren noch höhere Geschwindigkeiten erreicht). Die Mantelmuskulatur besteht überwiegend (zu 90%) aus Ringmuskulatur, die von schmalen Schichten Radialmuskel (senkrecht zur Manteloberfläche verlaufend) durchsetzt ist. Wichtig sind zudem eine dünne Bindegewebsschicht auf beiden Seiten des Mantels (1 % des Mantelge-



webes), an der die Radialmuskeln ansetzen, und elastische Kollagenfasern (0,5 %), die nach dem Jet vor allem das Füllen des Mantels als Federelemente unterstützen. Im Gegensatz zu Octopoden besitzen Kalmare keine Längsmuskulatur im Mantel. Die biochemisch-funktionelle Ausstattung der Ring- und Radialmuskulatur erlaubt die Unterscheidung zwischen eher aerob arbeitenden Fasern (langsam kontrahierende Muskelzellen mit vielen Mitochondrien, die auf gute Sauerstoffversorgung angewiesen sind) und eher anaeroben Fasern (schnell kontrahierende Zellen mit wenigen Mitochondrien und einer hohen Kapazität zur Nutzung anaerober Energiequellen wie des Glykogens oder des Phosphagens L-Argininphosphat, Abbildung 5). Von etwa 6 mm Manteldurchmesser bei *Illex* sind 14 % (0,8 mm) und 5 % (0,3 mm) der Ringmuskeln an der äußeren bzw. inneren Manteloberfläche aerobe Fasern (mit 47 % Mitochondrien), der zentrale Teil (81 %) besteht aus anaeroben Fasern (7 % Mitochondrien [1, 4]). Entsprechend unterschiedlich ist die Funktion der verschiedenen Muskelzellen bei der Ventilation und beim Rückstoßschwimmen:

Die mitochondrienreichen Fasern der Ringmuskulatur werden bei den kontinuierlichen Mantelbewegungen für die Ventilation und für rastloses Schwimmen bei niedrigen Geschwindigkeiten eingesetzt (die maximale Krafterzeugung dieser Zellen ist schon deshalb geringer als bei anaeroben Fasern, weil die

hat der Flossensaum einen höheren Anteil (bei *Loligo pealei* 50–60 % der sichtbaren Körperoberfläche) und wird verstärkt zur Fortbewegung eingesetzt. Die Detailzeichnung erläutert, wie das Wasser über seitliche Öffnungen in die Mantelhöhle eintritt und beim Jet über den Trichter ausströmt (nach [3]).

Konzentration der krafterzeugenden Myofibrillen aufgrund des hohen Mitochondriengehaltes reduziert ist). Diese Zellen sind am besten mit Blutgefäßen versorgt. Allerdings ist die Kapillarisation der mitochondrienreichen Mantelregionen sehr viel geringer als bei Fischen: Bei Kalmaren (hier *Alloteuthis*) liegen fünf bis acht Fasern zwischen zwei Kapillaren, während zum Beispiel bei Makrelen (*Scomber*) zumindest drei Kapillaren eine Muskelfaser umgeben [1]. Die Frage ist, wie die Kalmare trotzdem einen mehr als doppelt so hohen O₂-Verbrauch erreichen können wie vergleichbare Fische (siehe unten).

Die mitochondrienarmen Fasern der Ring- und Radialmuskulatur sind aufgrund der reicheren Ausstattung mit Myofilamenten in der Lage, kurzfristig hohe Kräfte zu erzeugen. Diese anaerob arbeitenden Zellen kommen vorwiegend erst bei Flucht oder Angriff zum Zuge, wenn hohe Geschwindigkeiten erzielt werden müssen. Die Radialzellen bewirken unter Mitwirkung radial verlaufender Kollagenfasern eine beschleunigte Inflation und Wasserfüllung des Mantels nach dem Jet oder sogar seine Hyperinflation bei Flucht oder Angriff. Dadurch bereiten sie die maximale Wirkung der kontrahierenden Ringmuskulatur vor. Diagonal verlaufende Kollagenfasern bauen mit der Verkürzung der Ringmuskeln Spannung auf und helfen als Federelemente, die Mantelhöhle wieder mit Wasser zu füllen. Bei voller Kontraktion reduziert sich der äußere Umfang des Mantels um etwa 30 %,

der Durchmesser der Mantelwand verdoppelt sich.

Schwimmen kostet Energie

Beim Rückstoßschwimmen wird Wasser mit hohem Druck durch den Trichter aus der Mantelhöhle gepreßt. Messungen des Sauerstoffverbrauches haben gezeigt, daß es im Vergleich zur Schwimmweise der Fische vor allem bei hohen Geschwindigkeiten äußerst kostspielig ist, zum „Jetset“ zu gehören (Abbildung 3). Fische beschleunigen bei ihren undulierenden Bewegungen eine große Wassermenge. Die mechanische Effizienz ist hoch, das heißt, der weit überwiegende Teil der Schwanzflossenbewegung wird in Vortrieb umgesetzt [11]. Kalmare müssen dagegen eine vergleichsweise geringe Menge Wasser mit hohem Kraftaufwand beschleunigen und nach jeder Kontraktion vorbeiströmendes Wasser über den Mantelrand (entgegengesetzt zur bevorzugten Schwimmrichtung) wieder in die Mantelhöhle „saugen“. Dabei steigt die Turbulenz des beschleunigten Wassers mit der Geschwindigkeit und reduziert als Reibung die Effizienz der Umwandlung von Muskelkraft in Vortrieb. Die Ineffizienz des Antriebssystems spiegelt sich in der enorm hohen Stoffwechselrate bei Aktivität wider (Tabelle 1).

Im Vergleich zum reinen Rückstoßschwimmen spart die Nutzung des Flossensaums (bei *Sepia* und in unterschiedlichem Ausmaß auch bei den Kalmaren) Energie, da hier dieselben physikalischen Prinzipien genutzt werden wie bei der Fortbewegung der Fische. Zunächst überbrückt der Flossensaum die unvermeidlichen Pausen zwischen den Jets (Füllphase) und stabilisiert damit die Fortbewegung. Je stärker der Flossensaum ausgebildet ist, desto mehr trägt er durch undulierendes Schlagen zum Vortrieb bei (Abbildung 2). Allerdings ist der erreichbare Vortrieb aufgrund der geringen Muskelmasse und des fehlenden Widerlagers sehr viel geringer als bei Fischen, deren Wirbelsäule als ein solches Widerlager dient. Deshalb wirkt ein Flossensaum nur bei niedrigen Schwimmgeschwindigkeiten energiesparend, zumal er mit zunehmender Größe die Ausbildung eines stromlinienförmigen Körpers stört, der bei hohen Geschwindigkeiten von Vorteil ist. Abbildung 3 verdeutlicht im Vergleich von *Illex*, *Loligo* und *Sepia*, wie sehr das Schwimmen mit Flossensaum bei *Loligo* und um so mehr bei *Sepia* den Energieaufwand bei niedrigen Schwimmgeschwindigkeiten reduziert,

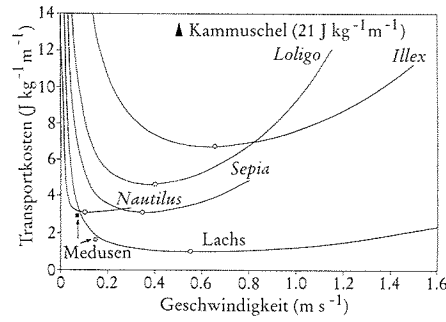


Tabelle 1. Vergleich einiger Stoffwechselraten (ml O₂ kg⁻¹ h⁻¹) bei 15 °C [2, 6].

	<i>Oncorhynchus nerka</i>	<i>Illex illecebrosus</i>	<i>Loligo pealei</i>
Gewicht (Lachs)	0,5	0,6	0,6
Ruhestoffwechsel	40	180	100
Aktivitätsstoffwechsel	480	1090	860

aber bei hohen Geschwindigkeiten dazu beiträgt, ihn zu erhöhen.

Wachstum und Fortpflanzung

Die hohe Stoffwechselrate der Kalmare und in eingeschränktem Maße auch der anderen unbeschalten Cephalopoden ist nicht nur auf die energetisch aufwendigere Fortbewegung im Jet zurückzuführen. Welche anderen physiologischen Leistungen die modernen Cephalopoden nach dem „Verlust“ ihrer Schale entwickelt haben, ist heute noch im Vergleich zum beschalten *Nautilus* nachvollziehbar, der zwar nicht in direkter Linie zu den Vorfahren der modernen Formen zählt, dessen Physiologie jedoch trotzdem einige Rückschlüsse auf die Eigenschaften ursprünglicher Cephalopoden zuläßt. Im Einklang mit der hohen Stoffwechselrate der modernen Cephalopoden stehen ihre hohen Wachstumsraten (Abbildung 4), die bei allen untersuchten Formen höher sind als bei *Nautilus* und auch bei wechselwarmen Vertebraten (Fischen, Amphibien, Reptilien), ja sie erreichen die gleichen Wachstumsraten wie Säuger. Die damit verbundene Bildung von hohen Biomassen ist sicherlich ein Grund für die herausragende Position dieser Tiere in der Nahrungskette und auch für ihre fischereiwirtschaftliche Bedeutung. Im Unterschied zu Säugern sind jedoch hohe Stoffwechsel- und Wachstumsraten bei unbeschalten Cephalopoden mit einer kurzen Lebensdauer verbunden (von unter einem Jahr bis maximal etwa drei Jahre bei den bekannteren, küstennah lebenden Formen). Sie sterben im Regelfall nach einmaliger

Fortpflanzung, so daß die hohen Wachstumsraten offensichtlich dazu beitragen, die Sexualreife rasch zu erreichen, aber auch die Lebensdauer zu verkürzen. Hohe Wachstumsraten könnten von Vorteil sein, da ungeschützt im Pelagial lebende Juvenilstadien auf diese Weise früher dem Feinddruck entkommen. Außerdem erreichen sie zu einem höheren Prozentsatz Größen, die es ihnen ermöglichen, erfolgreich mit vergleichbaren Jägern unter den Fischen zu konkurrieren und auch selbst Jagd auf größere Fische zu machen.

Energiestoffwechsel und Säure-Basen-Regulation

Als Mollusken besitzen Cephalopoden im Vergleich zu Fischen und anderen Wirbeltieren auch eine besondere Organisation des Stoffwechsels, denn Proteine bzw. Aminosäuren bilden das bevorzugte Substrat. Der aerobe Energiestoffwechsel dieser carnivoren Tiere erinnert an den einiger Insekten, da vor allem die Aminosäure Prolin verbrannt wird. Der bei der cytosolischen Oxidation von Glukose gewonnene energiereiche Wasserstoff wird mit Hilfe des α -Glycerophosphat-Shuttles in die Mitochondrien transportiert, um in der Atmungskette oxidiert zu werden (Abbildung 5).

In ihrer Muskulatur besitzen Cephalopoden wie alle Mollusken, Crustaceen und Insekten L-Argininphosphat. Diese Substanz liegt im Mantel in hohen Konzentrationen vor und dient als Phosphagen, das heißt als Speicher energiereichen Phosphates, mit dessen Hilfe

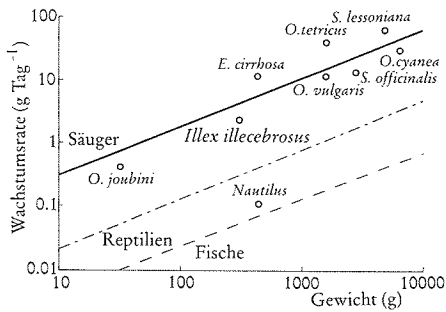


Abb. 4. Wachstumsraten einiger rezenter Cephalopoden in Abhängigkeit von der Körpergröße und im Vergleich zu den Wachstumsraten von Säugern, Reptilien und Fischen (nach Calow aus Lee [10]). Der Vergleich zu *Nautilus* legt nahe, daß hohe Wachstumsraten mit einer hohen Stoffwechselrate einhergehen, bei den modernen Cephalopoden allerdings auch mit einer kurzen Lebensdauer und einer nur einmaligen Gelegenheit zur Fortpflanzung.

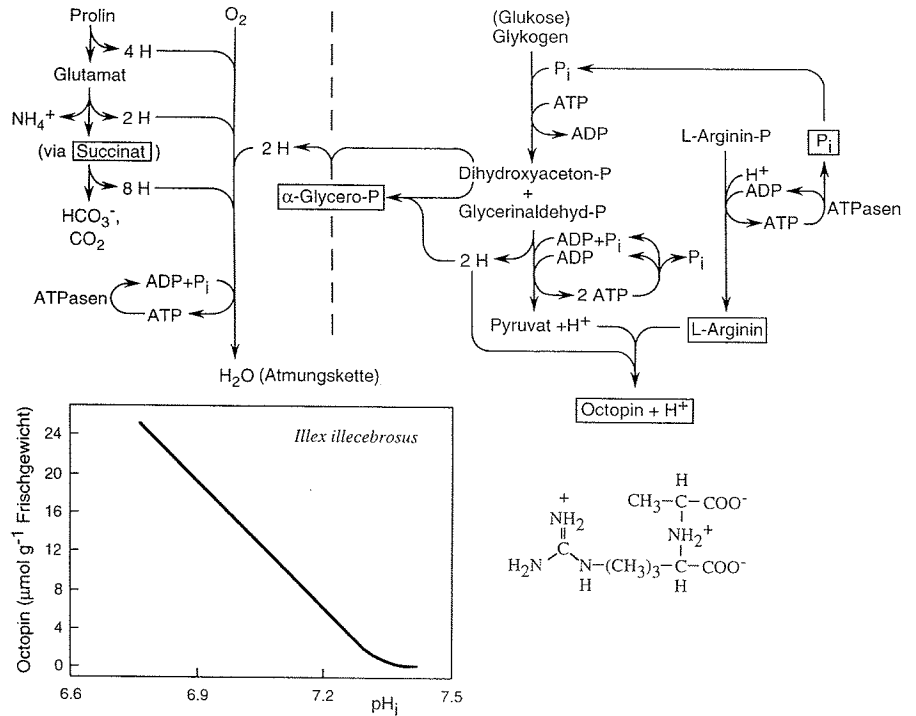


Abb. 5. Vereinfachter Überblick über die wichtigsten Vorgänge im aeroben und anaeroben Energiestoffwechsel der Kalmare (ohne strenge Berücksichtigung stöchiometrischer Zusammenhänge). Bei der aeroben Oxidation von Aminosäuren (vor allem Prolin) und Kohlehydraten (Glukose) entsteht energiereicher Wasserstoff (2H), der mit Hilfe von Sauerstoff in der mitochondrialen Atmungskette unter ATP-Gewinnung oxidiert wird (links). In der cytosolischen Glykolyse (rechts) entstehender Wasserstoff wird auf Dihydroxyacetonphosphat übertragen. Das dabei gebildete α -Glycerophosphat wird als Vehikel genutzt, um den Wasserstoff in die Atmungs-

kette zu schleusen. Bei starker Muskelbelastung im Jet zeigt die Anhäufung von Succinat und α -Glycerophosphat (-P), daß die O_2 -Versorgung nicht mehr ausreicht. Um zusätzliches ATP zu gewinnen, wird vorwiegend in den anaeroben Muskelfasern L-Argininphosphat mobilisiert und Glykogen zu Octopin abgebaut. Bei der Octopinbildung entstehen Protonen (H^+), die zu einer Abnahme des pH-Wertes in der Zelle führen (links unten). Die Anreicherung von ADP und Protonen veranlaßt die Nutzung des L-Argininphosphats. Die Akkumulation des anorganischen Phosphates (Pi) stimuliert den Glykogenabbau und damit die Octopinsynthese [9, 10].

der ATP-Spiegel konstant gehalten (gepuffert) werden kann. Aus diesem Speicher wird Phosphat auf ADP übertragen, wenn bei hohem Energieumsatz im arbeitenden Muskel mehr ATP verbraucht wird als (aerob) in den Mitochondrien bereitgestellt werden kann (Abbildung 5). Unter diesen Bedingungen ist auch der Glykogenabbau an der anaeroben ATP-Bildung beteiligt. Bei Cephalopoden kondensiert Pyruvat aus dem Embden-Meyerohof-Parnas-Weg mit dem L-Arginin aus dem L-Argininphosphat und bildet das Opin Octopin dann, wenn bei Vertebraten und Crustaceen Milchsäure als Endprodukt entstehen würde [12]. Wenn der Sauerstofftransport zu den Mitochondrien bei Aktivität nicht mehr ausreicht, so häuft sich im Mantelgewebe α -Glycerophosphat an, als Indikator, daß der energiereiche Wasserstoff nicht mehr ausreichend in der Atmungskette verwertet werden kann. Außerdem bilden die Mitochondrien Succinat, ein Produkt des anaeroben Stoffwechsels bei vielen Invertebraten (vergleiche [12]).

und damit im Unterschied zum Hämoglobin der Vertebraten nicht geschützt in Erythrozyten vorliegt (siehe unten).

Unsere Untersuchungen zeigen jedoch, daß Octopin eine Acidose verursacht, weil die Bildung von Pyruvat in der Glykolyse mit einer Protonenfreisetzung einhergeht, wohingegen L-Arginin aus der Hydrolyse des L-Argininphosphats stammt bzw. dem zellulären Pool entnommen wird [7]. Diesen Erwartungen entsprechend führt die Anhäufung von Octopin bei *Illex* eindeutig zu einer intrazellulären Acidose (Abbildung 5). Die Bildung von Octopin und Protonen ist vorteilhaft für den Energiehaushalt, da sie die Nutzung des Phosphagens unterstützen. *Loligo* bildet bei maximaler Aktivität sehr viel weniger Octopin als *Illex*. Gleichzeitig zeigt

der weitergehende Abbau des ATP bei *Loligo*, daß diese Art weniger gegen maximale funktionelle Belastung geschützt ist als *Illex*. Dies steht im Einklang mit der oben diskutierten, „ruhigeren“ Lebensweise des Loliginiden [9].

Im Gegensatz zum Laktat verläßt das Octopin in der Regel den Intrazellulärraum nicht. Ein vollständiger Vergleich aller Stoffwechselprotonen mit den Änderungen im Säure-Basen-Haushalt belegt, wo die im Stoffwechsel gebildeten Protonen verblieben sind. Auch hier zeigen die Ergebnisse eine Sonderrolle der Kalmare, da sie im Unterschied zu den meisten anderen Tieren vorrangig den extrazellulären und nicht den intrazellulären Säure/Basen-Haushalt regulieren, das heißt, nahezu alle Stoffwechselprotonen bleiben in den Muskelzellen. Es gelingt ihnen, eine An-

säuerung des Extrazellulärraumes auch dann zu vermeiden, wenn viel Octopin gebildet wird. Das Blut wird nämlich zusätzlich dadurch vor einer Ansäuerung geschützt, daß bei Aktivität Basenäquivalente (Bikarbonat) aus dem Gewebe abgegeben werden [10]. Wir werden sehen, daß dies eine Anpassung an die extrem hohen aeroben Stoffwechselraten und damit die große Bedeutung des Sauerstofftransportes im Blut der Cephalopoden ist (Abbildung 7).

Das blaue Blut der Kalmare

Das bereits erwähnte Hämocyanin der Cephalopoden ist ein Kupferprotein, welches im Zustand der Sauerstoffbeladung blau gefärbt und ansonsten farblos ist (Abbildung 6; dieses Pigment findet sich auch bei Crustaceen, Arachniden und einigen wenigen Schneckenarten). Das blaue Blut der Kalmare pulsiert in einem quasi geschlossenen Kreislaufsystem und wird von drei Herzen in Bewegung gehalten. Zwei Kiemenherzen sammeln das venöse Blut und pumpen es über die Kiemen. Ein systemisches Herz versorgt die Gewebe mit O₂-gesättigtem Blut. Die Konzentration des Pigmentes bestimmt die Kapazität des Blutes, Sauerstoff zu binden und zu transportieren. Einer zu starken Konzentrierung des Pigmentes sind aber Grenzen gesetzt, da das frei gelöste Protein Wasser bindet (kolloidosmotischer Druck) und es dem Gewebe entziehen kann. Hohe Proteinkonzentrationen erhöhen auch die Viskosität des Blutes. Dies wird zum Teil dadurch ausgeglichen, daß das Hämocyanin als Makromolekül mit 10 Untereinheiten (Dekamer) vorliegt (Abbildung 6) und pro Untereinheit 8 Bindungsstellen für Sauerstoff besitzt. Bei den Cephalopoden und vor allem den muskulösen Kalmaren finden sich mit über 150 mg Protein pro ml Blut die höchsten Hämocyaninkonzentrationen im Tierreich. Trotzdem bleibt die gebundene Sauerstoffmenge (Sauerstoffbindungskapazität) mit 1 bis 2 mmol pro Liter unter den 4 bis 5 mmol O₂ pro Liter, die bei Fischen gefunden werden. An diesem Vergleich zeigt sich schon, wieviel höher ein Pigment in Erythrocyten konzentriert und durch eine hohe Zahl von Erythrozyten im Blut angereichert werden kann.

Cephalopodenhämocyanine zeigen einen großen Bohr-Effekt, also eine starke pH-Abhängigkeit der Sauerstoffbindung. Die Affinität des Pigmentes zum Sauerstoff wird als O₂-Partialdruck (P_{O₂}) gemessen, bei dem 50 % des Pigmentes gesättigt sind (P₅₀). Der

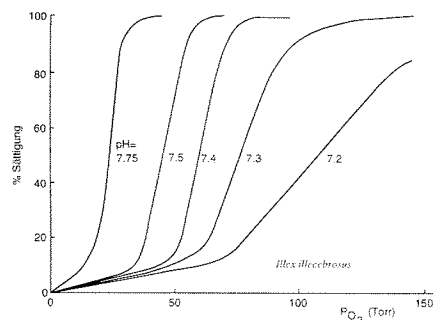
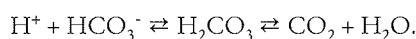
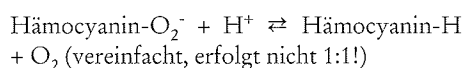


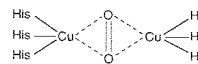
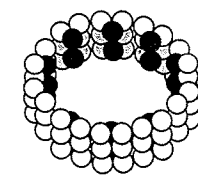
Abb. 6. (links) pH-Abhängigkeit der Sauerstoffbindung am Hämocyanin von *Illex illecebrosus*, links dargestellt in einem klassischen P_{O₂}/Sättigungs-Diagramm [10]. Die Rechtsverschiebung der Sauerstoffbindungskurven verdeutlicht die Abnahme

P₅₀ steigt mit fallendem pH; dies äußert sich als Rechtsverschiebung der Sauerstoffbindungskurve im P_{O₂}/Sättigungs-Diagramm (Abbildung 6). Dementsprechend wird der Bohr-Effekt über den Bohr-Koeffizienten $\Delta \log P_{50} / \Delta \text{pH}$ quantifiziert und hat ein negatives Vorzeichen. Bei den modernen Cephalopoden treten in der Regel Bohr-Koeffizienten von unter -1 auf (der beschaltete *Nautilus* bildet auch hier eine Ausnahme mit $\Delta \log P_{50} / \Delta \text{pH} = -0,2$). Die Untereinheiten des Hämocyanins beeinflussen sich gegenseitig in ihrer Sauerstoffbindung, man spricht von ihrer Kooperativität. Diese führt zur S-förmigen Gestalt der O₂-Bindungskurven, mit besonders steilem Verlauf in der Nähe des P₅₀. Die hohe Kooperativität führt dazu, daß das Pigment bei seiner Deoxygenierung einer Abnahme des P_{O₂} im Blut in einem engen Pufferbereich widersteht.

Grundlage für die pH-Abhängigkeit der Sauerstoffbindung ist die reversible Bindung von Protonen an das Pigmentprotein. Bei der (arteriellen) Sättigung mit Sauerstoff (Oxygenierung) wird eine charakteristische Summe von Protonen frei, bei der Sauerstoffabgabe (Deoxygenierung) im Gewebe werden die Protonen wieder aufgenommen. Die Protonen werden dem Dissoziationsgleichgewicht der Kohlensäure hinzugefügt oder entzogen:



Bei diesem Vorgang entsteht Bikarbonat (venös), oder es wird verbraucht (arteriell). Die Änderung der Bikarbonatkonzentration bzw. der Protonenwechsel am Protein in Abhängigkeit von der Sauerstoffbeladung des



(rechts) Modell des Hämocyaninmoleküls eines Kalmaren (*Loligo pealei*) mit 10 Untereinheiten (nach [10]). Pro Untereinheit enthält das Hämocyanin acht kupferhaltige aktive Zentren für die Sauerstoffbindung.

Hämocyanins (Hcy) wird über den Haldane-Koeffizienten $\Delta \text{HCO}_3^- / \Delta \text{HcyO}_2$ (bei konstantem pH) quantifiziert, der dem Bohr-Koeffizienten numerisch gleich ist. Je größer also der Bohr-Effekt, desto größer ist die Menge der vom Protein aufgenommenen oder abgegebenen Protonen. Dieser Vorgang erhöht die Gesamtmenge des im Blut vom Gewebe zu den Kiemen (als Bikarbonat) transportierten CO₂ (Haldane-Effekt). Demnach sind O₂- und CO₂-Transport im Blut über den Protonenwechsel am Pigment gekoppelt.

Im Gewebe wird der Sauerstoff vom Pigment abgegeben und in den Mitochondrien veratmet. Die Sauerstoffmenge, die durch Diffusion aus dem Blut in die Zellen und die dort liegenden Mitochondrien gelangt, hängt vor allem vom Konzentrationsgradienten des Sauerstoffs zwischen den venösen Kapillaren und den Mitochondrien ab. Der Bohr-Effekt unterstützt die O₂-Versorgung der Mitochondrien, indem das Pigment Sauerstoff bei höheren P_{O₂}-Werten abgibt (Abbildung 6) und so dazu beiträgt, den Konzentrationsgradienten zu erhöhen. Voraussetzung für diese klassische Funktion des Bohr-Effektes ist allerdings, daß der pH-Wert im Blut auf dem Weg von den Kiemen zu den Geweben fällt und nicht steigt. Im Gewebe wird aus dem im Blut herbeigeschafften Sauerstoff CO₂ produziert, welches hierfür normalerweise genügend Protonen bereitstellt. Dies ist aber bei zu hohen Bohr-Koeffizienten nicht mehr der Fall. Wenn das Pigmentprotein bei der Deoxygenierung nämlich zu viele Protonen aufnimmt, so entsteht zu viel Bikarbonat, und der pH-Wert des Blutes fällt auf seinem Weg von den Kiemen in das Gewebe nicht ab, sondern er steigt an. Dies ist bei Bohr- und Haldane-Koeffizienten ≤ -1 zu erwarten, wie sie für unbeschaltete Cephalopoden typisch sind.

Diesen Widerspruch gilt es aufzulösen, um die Funktionsweise des Hämocyanins genauer zu verstehen.

Koordination von pH-Regulation, Hämocyaninfunktion und Gasaustausch

Von entscheidender Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel eines Kalmaren und das Verständnis der Hämocyaninfunktion sind die Vorgänge im Mantel, der ständig in Bewegung ist und schon deswegen einen hohen Sauerstoffbedarf hat. Leider liegen aufgrund der hohen Empfindlichkeit dieser „hochgezüchteten“ Tiere bisher keine Messungen im venösen Blut des Mantels vor, und wir sind zur Verbesserung unseres Verständnisses auf Modell- und Plausibilitätsbetrachtungen angewiesen. Trotzdem sind auf dieser Basis klare Aussagen über die spezielle Nutzung des Hämocyanins bei Kalmaren möglich.

Das klassische P_{O_2} -Sättigungs-Diagramm (Abbildung 6) kann die Beziehungen zwischen O_2 -Bindung, P_{O_2} und pH nur ungenügend veranschaulichen und quantifizieren. Besser erfolgt dies mit Hilfe einer pH-Sättigungs-Analyse (Abbildung 7, [8]). Die Sauerstoffisobaren (Linien konstanten P_{O_2} s) verdeutlichen auf dem Weg vom 100 % gesättigten (arteriellen) zum ungesättigten (venösen) Pigment, welche pH-Änderungen im Blut seine Funktion unterstützen können, den P_{O_2} zu puffern. Die Steigung der Isobaren ist im pH-Bereich des Blutes *in vivo* ($7,4 \pm 0,2$) maximal. Dies entspricht der pH-abhängigen Maximierung der Kooperativität in diesem Bereich [8] und zeigt, daß der extrazelluläre pH-Wert arteriell und venös sehr genau reguliert und gegen Störungen geschützt werden muß. Eine Abnahme des arteriellen pH-Wertes (ausgehend von K_a) schon um 0,1 bis 0,15 pH-Einheiten würde (bei einem arteriellen P_{O_2} von 100 Torr) die Sättigung des Pigmentes mit Sauerstoff gefährden. Dies ist schon in einer Umgebung mit erhöhten CO_2 -Partialdrücken denkbar, wie sie in Gezeitentümpeln beobachtet wurden. In einer solchen Umgebung wären diese Kalmare nicht lebensfähig. Sie sind aufgrund ihres hohen Sauerstoffbedarfes und der hohen pH-Abhängigkeit der Sauerstoffbindung auf konstant hohe O_2 - und niedrige CO_2 -Gehalte im Wasser angewiesen, um den Sauerstofftransport zu sichern.

Bei Aktivität wird die Gefahr einer arteriellen pH-Abnahme allerdings dadurch gemindert,

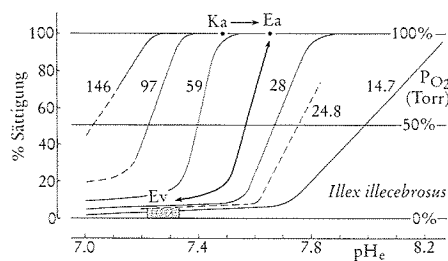


Abb. 7. Sauerstoffbindungskurven im pH/Sättigungs-Diagramm sind Isobaren, die veranschaulichen, wie das Pigment bei seiner Entladung und bei geeigneten pH-Änderungen den P_{O_2} konstant halten, das heißt puffern kann. Die (fett gezeichneten) Pfeile zeigen den Wechsel zwischen arteriellen und venösen Werten *in vivo* (genauer Verlauf nicht bekannt). Ausgehend vom arteriellen Kontrollwert (K_a) verursacht eine Basenflut bei erschöpfender Aktivität eine arterielle pH-Zunahme (E_a). Dadurch steigt die Affinität des Hämocyanins zum Sauerstoff, und die arterielle Sauerstoffaufnahme wird gesichert. Der venöse pH-Wert (E_v) ist gegenüber dem arteriellen Wert erniedrigt, so daß der Bohr-Effekt in klassischer Weise die Freisetzung des Sauerstoffs vom Hämocyanin und damit die O_2 -Versorgung der Gewebe stützt [8, 10].

daß überschüssiges Bikarbonat im Blut erscheint und einen Anstieg des pH-Wertes (von K_a nach E_a in Abbildung 7) und damit auch einen Anstieg der Sauerstoffaffinität bewirkt. Dadurch wird die arterielle Sauerstoffbeladung des Blutes gesichert. Aufgrund der hohen Stoffwechselrate des Mantelgewebes wird das Hämocyanin im venösen Blut nicht nur bei Aktivität maximal entladen (E_v), sondern auch schon unter Kontrollbedingungen [10]. Dabei fällt der venöse pH-Wert unter den arteriellen Wert, so daß der Bohr-Effekt in klassischer Weise wirksam werden kann. Offensichtlich ist bei diesen Tieren genügend CO_2 im venösen Blut vorhanden, um eine Ansäuerung zu bewirken, mehr CO_2 als aus dem Verbrauch des im Blut transportierten Sauerstoffs zu erwarten gewesen wäre. Zwar löst sich damit der oben geschilderte Widerspruch, doch stellt sich die Frage, wie die Bildung des überschüssigen CO_2 erklärt werden kann. Die CO_2 -Produktion und damit auch der O_2 -Verbrauch des Mantels müssen demnach höher sein als aus dem O_2 -Transport im Blut erwartet. Dies ist nur möglich, wenn ein erheblicher Teil des verbrauchten Sauerstoffs gar nicht über das Blut in den Mantel gelangt, sondern über die Haut [10]. Diese Schlußfolgerung wird dadurch gestützt, daß das Kreislaufsystem nicht in der Lage wäre, Blut in

dem erforderlichen Ausmaß zu pumpen. Die Kapillarisation der Mantelmuskulatur ist ebenfalls zu gering (siehe oben). Die mitochondrienreichen Muskelzellen liegen an der inneren und äußeren Peripherie des Mantels und könnten über die extrem dünne Haut mit Sauerstoff versorgt werden. Die ständige Wasserbewegung reduziert die Bildung sauerstoffarmer Grenzschichten an der inneren und äußeren Manteloberfläche. Die Sauerstoffaufnahme über die Haut hängt jedoch nicht nur von reiner Diffusion ab, dafür ist der errechnete Anteil dieser Atmung zu groß (zeitweise über 50 % der Sauerstoffaufnahme des Mantels [10]). Sie könnte durch die Konvektion der Gewebeflüssigkeiten gefördert werden, die durch die ständige Muskelaktivität (und die dabei ständig erfolgende 100%ige Veränderung des Durchmessers der Mantelwand!) erzeugt wird. Die Konsequenzen einer erhöhten CO_2 -Bildung im Mantel faßt Abbildung 8 modellhaft zusammen. Ein großer Teil des CO_2 fließt aufgrund der Protonenbindung am Hämocyanin (Haldane-Effekt) in das Blut ab und wird dort als Bikarbonat festgehalten. Der venöse pH sinkt aufgrund der zusätzlichen respiratorischen Ansäuerung unter den arteriellen Wert und unterstützt die P_{O_2} -Pufferfunktion des Pigmentes.

Es ist erstaunlich, daß so hoch entwickelte Organismen wie die muskulösen Kalmare der Schelfmeere in diesem Ausmaß auf Hautatmung angewiesen sind! Dies legt den Schluß nahe, daß die Tiere erst ein solches Aktivitätsniveau erreichen konnten, nachdem ihre Vorfahren die Schale verloren hatten. Mit zunehmender Größe der Kalmare muß der Beitrag der Hautatmung zur Sauerstoffversorgung allerdings wieder geringer werden. Dies erscheint möglich, weil die Stoffwechselrate pro Gewichtseinheit sinkt und die Tiere sich dann vorwiegend mit dem im Blut transportierten Sauerstoff zufriedengeben könnten. Interessanterweise liegt der Bohr-Koeffizient bei den Riesenkalmaren (*Architeuthis*) mit einem Wert von $-0,8$ deutlich über -1 , so daß die P_{O_2} -Pufferfunktion des Pigmentes trotzdem gewährleistet ist. Auch bei *Octopus vulgaris* und *Sepia* ist die Sauerstoffaufnahme über die Haut wahrscheinlich geringer. Diese Arten nutzen einen alternativen Mechanismus der venösen Ansäuerung: Ihr Hämocyanin bindet CO_2 zusammen mit Sauerstoff an den Kiemen und transportiert es in die Gewebe. Über den Mechanismus dieser besonderen CO_2 -Bindung ist jedoch noch nichts bekannt.

Auch Kalmare sparen Energie

Die bisherigen Ausführungen konzentrierten sich auf die Maximierung der Leistung und der damit verbundenen physiologischen Funktionen bei den muskulösen Kalmaren. Wie kam es dazu? Generell läßt die vergleichende Betrachtung der Lebensweise und Physiologie heutiger Cephalopoden folgende Entwicklung ihrer physiologischen Merkmale möglich erscheinen [10]: Die Vorfahren der heutigen, schalenlosen Formen entwickelten sich in sauerstoffreicher Umgebung unter Nutzung ihres Molluskenerbes, der Schale, die ihnen Schutz vor Feinden und Auftrieb durch gasgefüllte Kammern bot, also insgesamt eine gemächliche und energiesparende Lebensweise ermöglichte. Bis heute hat sich dieser Zustand bei *Nautilus* oder auch dem Tiefseebewohner *Spirula* (allerdings nur bis 1 200 m absteigend) erhalten. Im pelagischen und bodennahen Lebensraum der lichtdurchströmten oberen Meeresschichten entwickelten sich jedoch unter zunehmendem Feind- und Konkurrenzdruck der Vertebraten nach dem Verlust der Schale Formen, die die hier besprochenen Leistungsmerkmale ausbildeten. Hohe O_2 - und niedrige CO_2 -Konzentrationen im Pelagial ermöglichten maximale Energieumsätze vor allem bei den muskulösen Kalmaren und damit einhergehend hohe Wachstumsraten. Diese Formen sind heute im Pelagial der Schelfmeere zu finden, wo sie erfolgreich mit den Vertebraten um die Nahrungsquellen konkurrieren. Der Verlust der Schale brachte es mit sich, daß sie nicht schwerelos sind; sie müssen also ständig aktiv sein, wenn sie ihre Position in der Wassersäule halten wollen. Der Verlust der Schale ist jedoch offensichtlich nicht von allzu großem Nachteil, einmal weil das Aktivitätsniveau der Tiere beständig hoch ist und weil sie in den Schelfmeeren aufgrund der geringen Tiefe hin und wieder auch am Boden ruhen können; dies wurde selbst bei *Illex* schon beobachtet. Andere, bodennah lebende Cephalopoden wie die Octopoden waren ebenfalls nicht mehr auf Auftriebsmechanismen angewiesen oder behielten wie *Sepia* lediglich einen Schulp als gas- (stickstoff-)gefülltes Auftriebs-„organ“ bei.

Im bisher vorgenommenen Vergleich von *Loligo* und *Illex* zeigten sich jedoch bereits Unterschiede innerhalb der Gruppe der Kalmare. Das Postulat eines maximalen Energieumsatzes gilt nämlich streng nur für die aktivsten Formen, die Ommastrephiden wie *Illex*, die für Wanderungen und Nahrungserwerb lange

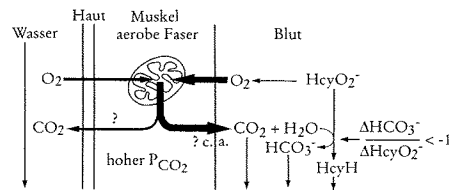


Abb. 8. Darstellung der Koordination von Gasaustausch und Hämocyaninfunktion im semiquantitativen Modell. Die aeroben Muskelfasern werden über das Blut und die Haut mit Sauerstoff versorgt, der CO_2 -Partialdruck (P_{CO_2}) im Gewebe steigt aufgrund der erhöhten Produktion von CO_2 an. Ein Teil des zusätzlich produzierten CO_2 fließt in das venöse Blut ab, wo es den pH-Wert erniedrigt und die Deoxygenierung des Hämocyanins unterstützt. Die Aufnahme des CO_2 in das Blut und seine Umwandlung in Bikarbonat (HCO_3^-) folgt dem Haldane-Faktor ($\Delta HCO_3^- / \Delta HcyO_2$) und wird möglicherweise durch die Reaktion der Carbonanhydrase (c.a.) erleichtert. Auf diese Weise sind bei den Kalmaren O_2 - und CO_2 -Transport gekoppelt, und der Bohr Effekt funktioniert in klassischer Weise (siehe Text).

Strecken im offenen Ozean zurücklegen und deren Energiehaushalt zudem eher auf eine maximale physische Beanspruchung ausgelegt ist. In einer „komplexen“ küstennahen Umgebung sind Kalmare wie *Loligo pealei* nicht mehr in dem Maße darauf angewiesen, beim Beutefang oder bei Fluchtreaktionen hohe Geschwindigkeiten zu erreichen oder gar wie *Illex* weite Strecken ausdauernd und schnell zurückzulegen. In Küstennähe leistet ein gut ausgebildeter Flossensaum gute Dienste, zum Beispiel in einem bodennahen Lebensraum mit vielfältigen Hindernissen und Versteckmöglichkeiten, in dem es auf hohe Navigierfähigkeit auch bei niedrigen Geschwindigkeiten ankommt (dies gilt auch für *Sepia*). Außerdem ist der Flossensaum ein offensichtlich energiesparendes Fortbewegungsmittel (Abbildung 3). In dieser Umgebung können Kalmare schon im Flachwasser am Boden rasten oder (wie *Loligo forbesi*) Wasserströmungen nutzen, um dem Absinken auf den Boden entgegenzuwirken. Hier übernimmt der Flossensaum eine zusätzliche Funktion als „Tragfläche“ [10].

Mechanismen der Schwerelosigkeit

Nach dem Verlust gasgefüllter Hohlräume ist die Ausbildung und Nutzung eines Flossen-

saums jedoch nicht das einzige Mittel der Kalmare zum Energiesparen geblieben, denn diese Tiere haben auch die Tiefsee erobert. Hier entfällt aufgrund der vorherrschenden Dunkelheit die scharfe Konkurrenz mit vergleichbaren Vertebraten. Die Nahrungsdichte ist gegenüber den Schelfmeeren reduziert, die Temperatur ist niedrig und legt schon deswegen nahe, eine sparsame Lebensweise zu wählen. Da die Tiefsee in vielen Bereichen nahezu „bodenlos“ ist, besteht jedoch die Gefahr, ohne ständige Schwimmaktivität in noch tiefere Zonen abzusinken. Vor allem pelagiale Formen der Tiefsee und des Südpolarmeeres haben deshalb alternative Mechanismen der Schwerelosigkeit entwickelt. Tatsächlich konnten sie so Lebensräume erobern, die sie mit einer festen äußeren Schale nicht hätten erreichen können, da gasgefüllte, starre Räume dem mit zunehmender Tiefe steigenden Druck nicht unbegrenzt standhalten.

Einige Kalmare lagern mit der Nahrung aufgenommenes Fett in der Mitteldarmdrüse ab und erhöhen auf diese Weise den Auftrieb. Überwiegend haben aber die schwerelosen Kalmare (und andere Tiefseebewohner wie einige Garnelen) die Ionenzusammensetzung ihrer Körperflüssigkeiten geändert, um die hohe Dichte des Gewebes auszugleichen. Bei den „schweren“ Cephalopoden der Schelfmeere (wie bei den meisten marinen Wirbellosen) entsprechen die extrazellulären Körperflüssigkeiten in Dichte und Zusammensetzung nahezu dem Seewasser (mit hohen Konzentrationen an Natriumchlorid, Calcium- und Magnesiumsalzen). Unverdünntes Meerwasser der offenen Ozeane hat eine Dichte von 1,023 – 1,028 kg/l, für das gesamte Tier (*Loligo* und *Illex*) ergeben sich Dichten von 1,06 bzw. 1,076 kg/l. Um das hohe spezifische Gewicht der Gewebe zu kompensieren, reduzieren Tiefseeformen die Sulfatkonzentration in den Körperflüssigkeiten und tauschen einen mehr oder weniger großen Teil des Natriumchlorids gegen Ammoniumchlorid aus, dessen Lösung bei gleicher Osmolalität eine Dichte von 1,01 kg/l aufweist. Bei völliger Schwerelosigkeit müssen sie jedoch einen großen Teil der Körperflüssigkeiten durch ammoniumhaltige Lösung ersetzen. Um den hohen Konzentrationsgradienten zwischen den sonstigen Körperflüssigkeiten und den ammoniumhaltigen Kompartimenten (bis über 500 mmol/l wurden dort gemessen) aufrechtzuerhalten, ist der pH-Wert so niedrig, daß möglichst viel NH_3 in NH_4^+ überführt und damit die Dif-

fusion des toxischen freien Ammoniaks über die umgebende Membran oder das Epithel gering gehalten wird [10]. Ob die hohen Abbauraten von Eiweißen am Aufbau der erforderlichen Ammoniumkonzentrationen beteiligt sind, ist völlig unbekannt. Ammoniak ist in hohen Konzentrationen toxisch (ein Grund, warum landlebende Tiere anstelle von Ammoniak unter großem Energieaufwand den ungiftigen Harnstoff oder Harnsäure/Guanin ausscheiden). Bisherige Untersuchungen zeigen, daß die Ammoniumchloridlösung bei Cephalopoden (nicht jedoch bei den Garnelen!) in vom Blut völlig getrennten Flüssigkeitsräumen lagert. Nur im Ausnahmefall (bei den Cranchiiden) sind diese großen Cölomräume außerhalb der Gewebe. Im Regelfall handelt es sich jedoch um Flüssigkeitsräume in der Mantel- und/oder Armmuskulatur, bei denen noch nicht einmal klar ist, ob es intra- oder extrazelluläre Räume sind.

Auch der Riesenkalmare *Architeuthis* führt ein solches Leben in der Schwerelosigkeit, wie Messungen der Ammoniumkonzentration in Gewebeproben von gestrandeten Tieren oder in einem einzelnen, mit dem Netz in 1 000 m Tiefe gefangenen Tentakel belegen (dieses Beispiel verdeutlicht, wie schwierig es ist, dieser Tiere überhaupt habhaft zu werden!). Die Vakuolisierung des Mantelgewebes bringt es mit sich, daß Riesenkalmare das anteilige Volumen der aktiven Muskulatur im Vergleich zu ihren agilen Verwandten reduzieren müssen, so daß schwerelose Riesenkalmare auch aus diesem Grund und nicht nur aufgrund der diskutierten Größenabhängigkeit des Stoffwechsels gar nicht das Aktivitätsniveau der muskulösen Kalmare erreichen können.

Es war die Absicht dieser Abhandlung zu zeigen, wie viel bzw. wie wenig wir noch über die Ökophysiologie der pelagischen Kalmare der Schelfmeere wissen und wie sehr wir bislang in unseren Schlußfolgerungen auf Modellbetrachtungen angewiesen sind. Wieviel weniger wissen wir erst über die schwerelosen Formen der Tiefsee und des Südpolarmeeres. Zukünftige Fahrten in die Antarktis sollten dazu beitragen, die faszinierende Ökophysiologie dieser Tiere weiter zu erhellen.

Zusammenfassung

Zu den Athleten des Meeres zählen hochaktive, muskulöse Kalmare, die das Pelagial der Schelfmeere bewohnen. Das hochkonzentrierte Hämocyanin dieser Tiere dient dem O₂-Transport und ist mit seiner extremen pH-Abhängigkeit auf eine effiziente arterielle Beladung und völlige venöse Entladung ausgelegt. Kalmare regulieren bevorzugt ihren extrazellulären pH, um das Hämocyanin vor fatalen pH-Änderungen zu schützen. Daher erfolgt die Ansäuerung durch einen anaeroben Aktivitätsstoffwechsel fast ausschließlich intrazellulär. Auf diese Weise kann das Hämocyanin zu den höchsten gemessenen Sauerstoffverbrauchsraten mariner Invertebraten beitragen. Ein großer Teil des O₂-Bedarfs muß jedoch sehr wahrscheinlich durch die Aufnahme von Sauerstoff über die Haut gedeckt werden. Die maximale Nutzung des verfügbaren Sauerstoffs und die extreme pH-Abhängigkeit des Hämocyanins erklären, warum die Tiere auf eine konstant hohe Sauerstoffversorgung angewiesen sind und auch empfindlich auf erhöhte CO₂-Gehalte des Meeres reagieren.

Die hohe Leistung der muskulösen Kalmare des offenen Meeres und konstante Umgebungsparameter in ihrem Lebensraum bedingen einander. Trotzdem müssen auch Kalmare Mechanismen nutzen, die ihren Energieverbrauch in Grenzen halten und ihn auf die Verfügbarkeit von Nahrung in ihrem Lebensraum abstimmen. Küstennah lebende Kalmare nutzen zunehmend einen Flossensaum zur Fortbewegung, während das Rückstoßschwimmen (Jet) im offenen Meer für die dort erforderlichen hohen Geschwindigkeiten energiesparender ist. Durch Anreicherung von Ammoniumsalzen in separaten Flüssigkeitskompartimenten konnten einige Formen Schwerelosigkeit entwickeln, Formen, die wie der Riesenkalmare ein immer noch geheimnisumwobenes Leben in der Tiefsee führen.

Alfred-Wegener-Institut, Publikation Nr. 773.

Alfred-Wegener-Institut, Publikation Nr. 773.

Literatur

- [1] Q. Bone, A. Pulsford, A. D. Chubb (1981) Squid mantle muscle. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 61, 327-342.
- [2] D. L. Gilbert, W. J. Adelman, J. M. Arnold (Hrsg.) Squid as experimental animals, New York: Plenum Press; mit C. P. Mangum, Gas transport in the blood, 443-468; R. K. O'Dor, H. O. Pörtner, und R. E. Shadwick, Squid as elite athletes: Locomotory, respiratory and circulatory integration, 481-503.
- [3] J. M. Gosline, M. E. DeMont (1985) Jet-propelled swimming in squids. *Sci. Am.* 252, 96-103.
- [4] T. P. Mommsen, J. Ballantyne, D. MacDonald, J. Gosline, P. W. Hochachka (1981) Analogues of red and white muscle in squid mantle. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78, 3274-3278.
- [5] K. N. Nesis (1987) Cephalopods of the world. T. F. H. Publications, Neptune City, NJ, USA.
- [6] R. K. O'Dor, D. M. Webber (1991) Invertebrate

athletes: trade-offs between transport efficiency and power density in cephalopod evolution. *J. exp. Biol.* 160, 93-112.

[7] H. O. Pörtner (1987) Contributions of anaerobic metabolism to pH regulation in animal tissues: theory. *J. exp. Biol.* 131, 69-87.

[8] H. O. Pörtner (1990) An analysis of the effects of pH on oxygen binding by squid (*Illex illecebrosus*, *Loligo pealei*) haemocyanin. *J. exp. Biol.* 150, 407-424.

[9] H. O. Pörtner, D. M. Webber, R. K. O'Dor, R. G. Bouillier (1993) Metabolism and energetics in squid (*Illex illecebrosus*, *Loligo pealei*) during muscular fatigue and recovery. *Am. J. Physiol.* 265, R157-R165.

[10] H. O. Pörtner, R. K. O'Dor (Hrsg.) (1994) Lifestyle and performance in cephalopods - physiological adaptations. *Mar. Behav. Physiol.*, im Druck.

[11] W. Wieser (1986) Bioenergetik. Energietransformationen bei Organismen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

[12] E. Zebe, M. Grieshaber, U. Schöttler (1980) Biotopbedingte und funktionsbedingte Anaerobiose. Der Energiestoffwechsel wirbelloser Tiere bei Sauerstoffmangel. *Biologie in unserer Zeit* 10, 175-182.

Zum Verfasser



Hans-Otto Pörtner, geb. 1955 in Bünde/Westfalen; Studium der Biologie, Chemie und Pädagogik in Münster, Promotion 1983 am Institut für Zoologie der Heinrich-Heine-Universität in Düsseldorf.

Forschungsaufenthalte: 1985-1986 am Max-Planck-Institut für experimentelle Medizin, Göttingen; 1986-1987 an den Universitäten Acadia und Dalhousie, beide in Nova Scotia, Kanada; 1992 an den Lovelace Institutes, Biomedical Research Division, Albuquerque, New Mexiko und 1993 am Marine Biomedical Institute, Galveston, Texas, USA. Habilitation 1990 in Düsseldorf zum Thema „Beziehungen zwischen Säure-Basen-Regulation, Stoffwechsel und Gasaustausch tierischer Organismen: Ergebnisse einer quantitativen Betrachtungsweise“, seit 1992 Heisenberg-Stipendiat der DFG und Leiter der Arbeitsgruppe „Ökophysiologie“ am Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung in Bremerhaven. Seit März 1994 Professur für „Meeresbiologie“ an der Universität Bremen.

Anschrift

Priv.-Doz. Dr. Hans Otto Pörtner, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Abteilung Biologie I/Ökophysiologie, Columbusstraße, D-27515 Bremerhaven.