



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

24043

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel.)

ÜBER CHROMATOPHORENSYSTEM, FARBENSINN UND FARBWECHSEL BEI CRANGON VULGARIS.

Von

G. KOLLER.

Mit 12 Textabbildungen und Tafel VI—VIII.

(Eingegangen am 16. August 1926.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	192
Besprechung wichtiger neuerer Literatur	192
Das Material	195
Morphologisch-beschreibender Teil.	
I. Die Pigmente	196
II. Die Chromatophoren und das Chromatophorensystem	198
III. Chromatophorenverhältnisse bei Embryonen und Larven	202
Physiologisch-experimenteller Teil.	
Vorbemerkung: Grundtatsachen der Farbenwechselphysiologie	206
Einteilung und Besprechung sämtlicher wirksamer Faktoren	207
I. Die anlagebedingten Faktoren	209
a) Die Artzugehörigkeit	209
b) Die Rassenzugehörigkeit	209
c) Die individuelle Veranlagung	209
II. Die inneren physiologischen Faktoren	211
a) Entwicklung und Wachstum	211
b) Häutung	212
c) Fortpflanzung	213
d) Ernährung	213
e) Faktoren psychischer Art.	214
III. Die äußeren ökologischen Faktoren.	214
a) Temperatur der Umgebung	214
b) Salzgehalt der Umgebung.	215
c) Sauerstoffgehalt der Umgebung	215
Der Komplex der optischen Faktoren	215
I. Der periodische Farbwechsel	215
II. Verhalten bei Ausschaltung ultravioletter Strahlen	216
III. Das Anpassungsvermögen	217
a) Tiere in weißer Umgebung	218
b) Tiere in schwarzer Umgebung.	220
c) Tiere in gelber Umgebung	222
d) Tiere in roter Umgebung	224
e) Verhalten der Tiere in Umgebungen, deren Farbe keiner der Pigmentfarben entspricht	225

	Seite
IV. Einwirkung von Beleuchtungsstärke und Wellenlänge des Lichts auf den sympathischen Farbwechsel	226
a) Theoretische Vorbemerkung	226
b) Die Grauserien und ihr Ergebnis	226
1. Grauserie mit Gegenüberstellung von Gelb	228
2. Grauserie mit Gegenüberstellung von Rot	232
3. Auswertung der Versuchsergebnisse	234
a) „Helligkeit oder Wellenlängen?“	234
β) Der Farbensinn von <i>Crangon vulgaris</i>	234
Über den Farbwechselmechanismus	235
I. Fragestellung	235
II. Versuchsverlauf und Ergebnisse	237
III. Durch Bluttransfusion bewirkte Gelbfärbung	240
IV. Verwandte Versuche englischer und amerikanischer Forscher	241
V. Auswertung der an <i>Crangon vulgaris</i> gewonnenen Ergebnisse der Blutübertragung und Versuch ihrer Deutung	242
Kurze Zusammenfassung der Hauptergebnisse	243
Literaturnachweis	245

Einleitung.

Seit dem Erscheinen der Arbeiten von EDUARD DEGNER (1912 und 1913) und FRANZ MEGUSAR (1912) ist über die Farbwechselphysiologie der dekapoden Crustaceen nicht oder nur wenig gearbeitet worden, trotzdem dieses Gebiet noch eine Fülle unbeantworteter, sehr wesentlicher und reizvoller Fragen aufweist. Ich bin darum meinem Lehrer, Professor W. v. BUDDENBROCK von Herzen dankbar, daß er mich auf dieses reiche und ergiebige Arbeitsfeld aufmerksam gemacht hat. Viele der hier durchgeführten Versuche gehen auf seine Anregung zurück. Zu Dank verpflichtet bin ich auch den anderen Herren des Zoologischen Instituts Kiel, vor allem Herrn Privatdozenten Dr. EGGERS für seine häufige Hilfe bei den Bluttransfusionsversuchen.

Die Arbeit wurde in der Zeit vom November 1924 bis Januar 1926 im zoologischen Institut der Universität Kiel hergestellt. Auf der 30. Jahresversammlung der deutschen Zoologischen Gesellschaft (Jena, Pfingsten 1925) referierte ich über die Hauptergebnisse der Kapitel: „Einwirkung von Beleuchtungsstärke und Wellenlänge des Lichts auf den sympathischen Farbwechsel“ und „Über den Farbwechselmechanismus“.

Besprechung wichtiger neuerer Literatur.

Über die älteren grundlegenden Arbeiten auf dem Gebiete der Farbwechselphysiologie (POUCHET 1872—76, MALARD 1892, HORNEILL 1897 und vor allem KEEBLE und GAMBLE 1900—05) ist von früheren Autoren ausführlich berichtet worden, z. B. von VAN RYNBERK (1906), MEGUSAR (1912), R. FUCHS (1914) in WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie. Sie brauchen also hier nicht berücksichtigt

zu werden. Einige neuere Arbeiten aber, vor allem die von DEGNER, MEGUŠAR und HOGBEN, dürfen nicht übergangen werden.

Besonders wichtig ist die sehr gründliche und erfolgreiche Arbeit von EDUARD DEGNER „Über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren“ (1912). Er hat ja u. a. auch mit *Crangon vulgaris*, dem Tier dieser Untersuchung, gearbeitet. DEGNER'S Hauptergebnisse sind folgende:

a) Er gibt als erster eine Einteilung sämtlicher bei Krustern vorkommender Pigmente:

1. rein flüssiges Pigment ohne Pigmentkörner (rot, orange, gelb, violett, blau),
2. flüssige, gefärbte Grundmasse, in der Pigmentkörner von stets anderer Färbung liegen (sepiabraun, wenn Grundmasse gelb, rotbraun bis violett, wenn Grundmasse rötlichgelb),
3. rein körniges Pigment (gelb, weißgelb, weiß).

b) Durch sorgfältigste Untersuchung konnte DEGNER endgültig feststellen, daß Kontraktion und Expansion der Pigmente nicht auf amöboider Eigenbewegung der Chromatophore, sondern auf intrazellulärer Körnchenströmung beruhen. Die Ausläufer der Chromatophore, die Chromorhizen, sind unveränderlich, werden also nur mehr oder weniger mit Pigment beschickt (Expansion) oder es strömt das Pigment aus ihnen zurück zum Zellzentrum (Kontraktion). Die Existenz pigmentloser Fortsätze ist nachgewiesen.

c) Die Fibrillenstruktur der Chromorhizen wird dargestellt und die Wichtigkeit der Achsenstränge für die Bewegungsvorgänge nachgewiesen. Die Achsenstränge verschwinden bei totaler Ballung und treten erst während der Expansion wieder auf. Daraus scheint hervorzugehen, daß sie erst während der Expansion gebildet werden. Ihre Funktion (nur Stützfunktion?) und ihr etwaiger Einfluß auf die Pigmentbewegung ist dabei nicht festgestellt.

d) DEGNER nimmt drei, nicht zwei Stadien der Pigmentbewegung an:

1. Maximalkontraktion (nur durch besondere Mittel zu erreichen),
2. Normalstadium,
3. Maximalexpansion.

e) Struktur und Bewegungsmechanismus der Chromatophoren sind im ganzen Krusterreiche gleich. Die systematische Zugehörigkeit ist ohne Belang. Auch der histologische Bauplan ist bei allen Chromatophoren gleich.

f) Die Chromatophoren entstehen wahrscheinlich aus der Epidermis.

g) Nervenstränge ziehen dicht an den Chromatophoren vorüber. Doch war trotz eifrigen Bemühens eine Innervierung nicht nachzuweisen.

Sehr umfangreich und mit beinahe ängstlicher Genauigkeit durchgeführt ist die ebenfalls 1912 erschienene Arbeit von FRANZ MEGUŠAR: „Experimente über den Farbwechsel der Crustaceen“. Er arbeitete mit *Gelasimus*, *Potamobius*, *Palaemonetes* und *Palaemon*. Ein großes Verdienst MEGUŠAR'S ist es, daß er die einzelnen Faktoren, die auf den Farbwechsel der Versuchstiere zu wirken vermögen, aufs strengste auseinander hielt. Er untersuchte die Wirkungen von zerstreutem natürlichem Licht, künstlichem Licht, verschiedenen Farben des Grundes (dauernd oder auf kurze Zeit), plötzlichen Temperaturschwankungen und Blendung.

Es erübrigt sich, hier Einzelergebnisse der MEGUŠARSchen Untersuchungen zu berichten. Sie haben nicht die grundlegende Bedeutung wie die Ergebnisse DEGNERS. Wesentlich aber ist, daß MEGUŠAR eine wirkliche Anpassung der von ihm untersuchten Tiere an die Farbe ihrer Umgebung bestreitet. Er macht lediglich die Lichtintensität, nicht die Wellenlänge der von der Umgebung ausgehenden Strahlen für die Färbung der Tiere verantwortlich. Dadurch steht er im Gegensatz zu manchen anderen Forschern, vor allem auch zu KEEBLE und GAMBLE.

Im Gegensatz zu DEGNER berücksichtigt MEGUŠAR nicht nur Kontraktion und Expansion, sondern auch Neubildung und Rückbildung der Pigmente. Dies wohl mit vollem Recht. Lichtwirkung bei gleichzeitiger Existenz funktionsfähiger Augen bezeichnet MEGUŠAR als wesentlich für die Entstehung der Pigmente.

Kurz nach dem Erscheinen der MEGUŠARSchen Arbeit veröffentlichte DEGNER „Weitere Beiträge zur Kenntnis der Crustaceenchromatophoren“. In der Hauptsache wendet er sich gegen MEGUŠARS irrige Ansicht, daß die Chromatophoren ihre Form veränderten. Außerdem teilt er noch weiteres über die feinere Histologie der Chromatophoren mit.

Im Jahre 1913 erschien eine weitere bedeutsame Arbeit von V. BAUER und E. DEGNER („Über die allgemein-physiologischen Grundlagen des Farbenwechsels bei decapoden Crustaceen“). Die beiden Forscher untersuchten den ungereizten Zustand der Chromatophore, die Einwirkung direkter Lichtreize auf die Pigmente und dann vor allem die reflektorische Wirkung der Lichtintensität. Dabei kamen sie zu dem Schluß, daß bei *Leander xiphias* der Ausbreitungszustand der Pigmente durchaus abhängt von der Lichtintensität, die das Auge trifft, daß bei *Crangon trispinosus* aber die optische Beschaffenheit des Bodens die größte Bedeutung für die Körperfärbung hat.

Die Arbeiten von DEGNER sind hier mit Absicht etwas ausführlicher behandelt, auch wurde manches erwähnt, was nicht unmittelbar mit dem Inhalt der vorliegenden Arbeit zusammenhängt. Aber DEGNERS Arbeiten bringen eben die früher so verschiedenartigen Ansichten über die Physiologie und Funktion der Krusterchromatophoren zu einer gewissen abschließenden Klarheit. Die Kenntnis dieser Arbeiten, die ja auch alle früheren in so übersichtlicher Weise zusammenfaßt, muß naturgemäß die Grundlage sein für Untersuchungen, die sich mit dem Chromatophorensystem und mit der Farbwechselphysiologie der Crustaceen befassen.

Die neueste Erscheinung auf unserem Gebiet ist der den Crustaceen gewidmete Abschnitt in L. T. HOGBENS Monographie des Farbwechsels („The Pigmentary Effektor System“ Edinburgh 1924). Aber HOGBEN bringt in keiner Weise etwas Bedeutsames. Er beschränkt sich in der

Hauptsache auf ein Referat früherer Arbeiten, wobei er vor allem KEEBLE und GAMBLE zu Wort kommen läßt.

Da das Buch hier zu Lande wohl weniger bekannt ist, mag es ratsam erscheinen, einige Abschnitte aus HOBGENS Zusammenfassung im Wortlaut folgen zu lassen; denn sie kennzeichnen den Standpunkt des Wissens und der Anschauungen im Jahre 1924.

3. The response to darkness and light, i. e., to intensity of illumination, is a direct reaction of the chromatophores; it can be reproduced in isolated strips of integument and in blinded animals.

4. In addition to the direct response of the chromatophores to intensity of illumination, there is a reaction to background such, that a light absorbing background promotes pigment expansion, a light dispersing background promotes pigment retraction (nocturnal transparency), and a light reflecting (mirror) background induces the intermediate phase. . . . the essential fact being the direction of the incident rays and not the intensity of illumination.

5. When several pigments are present in the same chromatophore some measure of sympathetic coloration with respect to the weeds to which the animal clings may be exhibited. This is not due to the quality of the light reflected by the substratum, since monochromatic lights operate in the same way. It is in all probability due to a differential reactivity of the pigments to the different intensities of the light reflected from the differently coloured surface of the red, green, or brown weeds.

Das Material.

Sämtliche im Verlaufe der Arbeit verwendeten *Crangon vulgaris* — ihre Zahl mag wohl 1000 weit überschreiten — stammten aus der Kieler Bucht. Sie konnten, da sie so sehr häufig sind, bei den regelmäßigen Ausfahrten des Kieler Zoologischen Instituts in großen Mengen erbeutet werden. In der Hauptsache kamen zwei Fundplätze in Betracht: die südöstliche Küste der Kieler Förde bei Laboe und die ihr gegenüberliegende Küste bei Friedrichsort, Schilksee, Stranderbucht. Der Küstenstrich bei Laboe besteht aus reinem, ziemlich hellem und feinem Sand, in dem nur hier und da ein Seegrasbüschel oder ein *Mytilus*-Haufen zu finden ist. Das Wasser an der Fangstelle war meist durchsichtig und klar. Die hier erbeuteten Tiere — sie mögen als Sandtiere bezeichnet werden — waren beim Fang stets ganz hell. An der anderen Fangstelle war zwar auch Sand genug vorhanden, jedoch nahm das Seegras hier große Flächen ein, wie die oft mitgefangenen Seenadeln und auch Palaemons beweisen. Die *Crangon* dieser Gebiete — sie seien kurz Seegrastiere genannt — zeigten beim Fang häufig dunklere Farbe wie die Sandtiere.

Gleich nach dem Fang kamen die Tiere in hohe, mit stets frischem Wasser gefüllte Gläser. Nach der Ankunft wurden sie in durchlüftete Aquarien verbracht, deren Boden etwa 3—4 cm dick mit Sand versehen ist. (Kein Pflanzenwuchs. Wasserwärme im Herbst und Winter 9—12°, im Sommer 13—16° C. Tiefe des Wassers 15—20 cm.)

Kaum hatten die Tiere den Sandboden des Behälters berührt, als sie sich schon mit großer Schnelligkeit in den Sand vergruben (siehe die nähere Beschreibung bei DEGNER). Tagsüber blieben sie fast stets im Sande, erst abends kamen sie heraus. In den ersten Tagen nach dem Fang lockte sie das dargebotene Muschelfleisch nicht aus ihrem Versteck. Später aber kamen sie bei der Fütterung sehr rasch hervor und stürzten sich hastig auf die Stücke des Muschelfleisches.

Die Fütterung braucht nicht regelmäßig zu geschehen. Mehrere Monate können die Tiere ohne Nahrungsaufnahme gehalten werden, ohne dabei an ihrer Lebensfähigkeit einzubüßen. Dies ist nur deshalb verständlich, weil *Crangon* in seiner Nahrung in keiner Weise wählerisch ist. Wie schon die Mageninhaltsuntersuchungen von EHRENBaum zeigen, frißt *Crangon* Schlick, Algen, Fleisch toter Tiere, kleine Amphipoden und Schizopoden, auch kleinere Tiere der eigenen Art. — Verwundern mag es einigermaßen, daß *Crangon* sich auch in Einzelbehältern ohne Sand oder Pflanzen, wo also die Nahrungsmittel sehr knapp sein dürften, bis zu 2 Monaten ohne Fütterung ganz gut hält. Solche ungefütterten Tiere häuten sich zwar nicht oder nur sehr selten, behalten aber ihre volle Lebenskraft. Überhaupt hält sich *Crangon* im Aquarium ganz ausgezeichnet, man muß nur für einigermaßen frisches Wasser sorgen. In durchlüfteten, kühl stehenden Aquarien ohne Pflanzenwuchs genügt halbjähriger Wasserwechsel. Natürlich muß man Nahrungsreste und verstorbene Tiere — soweit sie nicht von ihren freßlustigen Kameraden verzehrt werden — stets entfernen. Im undurchlüfteten Einzelbehälter allerdings muß unter normalen Bedingungen das Wasser mindestens alle 3 Tage gewechselt werden.

Für das Zustandekommen der vorliegenden Arbeit war es von unschätzbarem Wert, daß sie an einer Meeresstation durchgeführt werden konnte. Einmal bewahrte in einigen Fällen die ganz genaue Kenntnis der Fundstätte vor Fehlern bzw. vor einseitiger Beurteilung der Ergebnisse. Vor allem aber trat nie der bei physiologischen Arbeiten so besonders empfindliche Mangel an lebendem, frischem Tiermaterial ein.

MORPHOLOGISCH-BESCHREIBENDER TEIL.

I. Die Pigmente.

Bei allen mir zu Gesichte gekommenen *Crangons* konnte ich viererlei Pigmente unterscheiden:

Am meisten vertreten war bei jedem Individuum das dunkle, sepia-braune Pigment, das der 2a-Gruppe der DEGNERSchen Pigmenteinteilung zuzuzählen ist. Allerdings tut sich hierbei schon ein gewisser Mangel der DEGNERSchen Einteilung kund: wie nämlich DEGNER selbst angibt, zeigt sich bei *Crangon vulgaris* die orange-gelbe Grundmasse nur selten.

Zwar etwas weniger reichlich, aber doch in beträchtlicher Menge, findet sich das weiße Pigment (3. Pigmentgruppe nach DEGNER). Das starke Vorhandensein dieses Pigmentes stellt *Crangon* in einen gewissen Gegensatz zu *Palaemon* und vielen anderen decapoden Crustaceen. Übrigens besteht darin wohl der bedeutsamste Unterschied zwischen den Sand- und Seegrastieren: erstere besitzen das weiße Pigment in großer Menge, während es bei letzteren oft nur wenig vorhanden ist.

Als drittes Pigment ist das gelbe zu nennen. An Masse und Wirksamkeit tritt es hinter dem weißen zurück.

Am wenigsten ist bei frisch gefangenen und bei normal gehaltenen Tieren das rote Pigment vorhanden. Es wird schon von POUCHET, später natürlich auch von KEEBLE und GAMBLE für *Crangon* angegeben. Eine Ausnahme bildete ein sonst durchaus normales Tier, das gleich nach dem Fang zur Untersuchung kam, also noch keinerlei künstlichen oder unnatürlichen Einflüssen unterworfen war. Bei ihm war das rote Pigment in weitaus überwiegender Menge vorhanden (s. Taf. I Abb. 1). Sogar das braune Pigment trat ihm gegenüber zurück.

Nicht nur die Menge der vier Pigmente, sondern auch ihre Beweglichkeit in den Chromorhizen der Chromatophoren weist gewisse Verschiedenheiten auf. So bewegen sich das dunkle und das weiße Pigment oft sehr rasch. Die Ausbreitung der Pigmente in den Chromorhizen ist auch bei schwacher Vergrößerung deutlich zu verfolgen. Langsamer sind die Bewegungen des gelben, träge die des roten Pigmentes. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Verschiedenheit der Bewegungsgeschwindigkeiten eine physikalische Ursache hat. Möglicherweise steht sie in Zusammenhang mit der Menge des Pigmentes. Die Menge des jeweiligen Pigmentes und seine Geschwindigkeit ist ja — wie aus obigem hervorgeht — direkt proportional. Weniger wahrscheinlich ist es, daß von außen kommende Impulse die Bewegungsgeschwindigkeiten beeinflussen, wenn sie auch für das Ausmaß der Kontraktion und Expansion von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Andere Pigmente kommen in den Chromatophoren der *Crangons* aus der Kieler Bucht nicht vor. Nach diesem Befund muß es einigermaßen verwundern, daß POUCHET von einem violetten Pigment bei *Crangon vulgaris* spricht. Diese Behauptung wurde auch von FUCHS übernommen. Daß POUCHET damit nicht diffuses Pigment meint, geht daraus hervor, daß er an einer Stelle geradezu von violetten Chromatophoren spricht. Er gibt überhaupt für *Crangon vulgaris* seltsamerweise folgende drei, nicht vier Arten von Pigmenten an: gelb, rot und violett. Das violette Pigment scheint also an Stelle des dunkelbraunen zu stehen. Dies stimmt mit der Tatsache überein, daß ich einmal bei einem stark geschädigten Tier — es war ihm oftmals Blut entnommen worden — eine deutlich violette Tönung des dunklen Pigmentes beobachten konnte. Bei zwei anderen unverletzten Tieren waren auf den Uropoden einige kleine Chromatophoren zu finden, die anstatt des braunen, violettes Pigment enthielten. Dies sind unter den unzähligen beobachteten Chromatophoren die einzigen Fälle, in denen ich bei *Crangon vulgaris* violettes Pigment fand. Sie stehen als verschwindende Ausnahme da.

Es ist wohl anzunehmen, daß es sich bei den *Crangons* POUCHETS um starke örtliche Variationen der Pigmentfärbung handelt. Diese Frage bedürfte dringend genauerer Nachforschung.

Eine bedeutsame Eigenart zeigten die Embryonalformen und frisch geschlüpften Larven von *Crangon*. Sie hatten zwar das braune Pigment, das gelbe besaßen sie in verhältnismäßig reicheren Mengen als die erwachsenen Tiere, auch war es — ebenso wie das auch reichlich vorhandene rote Pigment — dünnflüssiger; aber das weiße Pigment fehlte vollständig bei sämtlichen 80—90 Embryonen und Larven, die bei mir zur genaueren Untersuchung kamen. Der Grund hierfür bleibt einstweilen noch völlig im unklaren. Es ist trotz eifriger und sorgfältiger Bemühungen leider noch nicht gelungen, die Larven länger als 8 Tage am Leben zu erhalten. Ein Teil der Tiere nahm die als Nahrung gebotenen Algen auf — sie waren als grüne Klümpchen im Magen deutlich zu sehen —, aber während dieser 8 Tage konnte eine Bildung des weißen Pigmentes nicht beobachtet werden. Da auch keine älteren Larvenstadien in der Kieler Bucht gefangen wurden, konnte der Zeitpunkt des ersten Auftretens des weißen Pigmentes noch nicht festgestellt werden. Vielleicht kann das bald nachgeholt werden. Jedenfalls hatten die kleinsten fertig ausgebildeten *Crangons* von 6—8 mm Länge bereits das weiße Pigment. Dies konnte in einer großen Anzahl von Fällen einwandfrei festgestellt werden. — EHRENBAUM, der sämtliche, durch Fang gewonnene Entwicklungsstadien beschreibt, verliert leider nie ein Wort über die so auffälligen Chromatophoren des Mysisstadiums von *Crangon*, obwohl er sie, allerdings in Schwarzdruckbildern, ganz richtig darstellt.

II. Die Chromatophoren und das Chromatophorensystem.

Wie sind nun die eben beschriebenen vier Pigmente in den Chromatophoren angeordnet? — Zweierlei Arten von Chromatophoren sind zu unterscheiden: monochromatische, die nur ein Pigment enthalten, polychromatische, die zwei, drei oder gar alle vier Pigmentsorten aufweisen.

Die monochromatischen Chromatophoren sind bei *Crangon* weitaus in der Minderzahl. Beachtenswert ist, daß die monochromatischen Farbzellen stets das sepiabraune Pigment enthalten. Gelbe, rote oder weiße Chromatophoren also gibt es bei *Crangon* der Kieler Bucht nicht. POUCHET spricht seltsamerweise von „roten Chromatophoren“ bei *Crangon*. Ob es sich hierbei um einen Beobachtungsfehler, um eine ungenaue Ausdrucksweise oder — wie oben betreffs seiner Angabe über das violette Pigment vermutet wurde — um lokale Verschiedenheiten handelt, bleibt leider unaufgeklärt.

Ganz selten kann man bei jungen Tieren monochromatisch-rote Chromatophoren finden. Eine solche wurde einmal im Intersegmental-

raum zwischen Cephalothorax und 1. Abdominalsegment beobachtet (Taf. I Abb. 2). Das betreffende Tier wurde nun in einem Einzelbehälter behalten zur Weiterbeobachtung dieser Chromatophore. Aber seltsamerweise verschwand diese monochromatische Farbzelle in einer Nacht. — Dieser und ähnliche Einzelfälle können ihre Begründung natürlich erst dann finden, wenn die Entstehungsgeschichte der Pigmente und Chromatophoren gründlich in Angriff genommen wird. Daß diesbezügliche Arbeiten noch fast ganz fehlen, ist, wie auch DEGNER betont, einer der empfindlichsten Mängel in der Farbwechselphysiologie.

Wenn auch monochromatisch-sepiabraune Chromatophoren über den ganzen Körper verteilt sein können (besonders bei Seegrastieren ist das der Fall), so gibt es doch einige Körperstellen, an denen sie vornehmlich zu finden sind. In oder nahe der Mitte des ersten und zweiten Abdominalsegmentes pflegen meist eine oder zwei solche Zellen zu sitzen, die durch ihre bedeutende Größe auffallen.

Eine dichte Ansammlung solcher monochromatischer Farbzellen, denen sich zuweilen auch kleinere Zellen mit wenig gelbem Pigment anschließen können, säumt als stark in die Augen fallendes Band das kaudale Ende des vierten Abdominalsegments ein. Dieses Band kann an dieser Stelle lückenlos den ganzen Rücken überziehen, es kann in der Mitte eine kleine Unterbrechung zeigen, kann sich auch nur auf die beiden Flanken beschränken.

Auf dem fünften Abdominalsegment bilden etwa 15—25 Melanophoren von verschiedener Größe einen ebenmäßig geformten Keil, dessen Spitze nach hinten weist. Dieser Keil kann auch bloß in Punkten angedeutet sein (s. Taf. I Abb. 3 und Textabb. 10).

Auf dem sechsten und siebenten Abdominalsegment können unbedeutendere, band- oder halbmondförmige Zeichnungen vorkommen.

Alle die genannten Zeichnungselemente sind der weitgehendsten individuellen Verschiedenheit unterworfen. Sie können sämtlich gut ausgeprägt sein, können auch sämtlich fehlen. Auch kann das eine vorhanden sein, während das andere nicht auftritt.

Der eben gemachten Angabe, daß diese Zeichnungen von monochromatischen Chromatophoren gebildet würden, widersprechen durchaus die Befunde, die DEGNER in seiner zweiten Arbeit über die Crustaceenchromatophoren mitteilt. Es heißt dort wörtlich: „Bei *Crangon vulgaris* weisen die meisten Exemplare am fünften Abdominalsegment einen breiten, fast schwarzgefärbten Querstrich auf, der im Chitinpauzer liegt und infolgedessen bei Häutungen mit abgeworfen wird; er hat unmittelbar mit den Chromatophoren nichts zu tun.“ Die *Crangon vulgaris* der Kieler Bucht werfen stets ganz glashelle Häute ab, auf dem vierten und fünften Abdominalsegment der Häute ist niemals etwas von der Zeichnung zu sehen. Das frisch gehäutete Tier aber zeigt sie

nach wie vor in gleicher Ausbildung. Die Abbildung 1, die ein frisch gehäutetes Tier mit der daneben liegenden Haut darstellt, beweist dies aufs deutlichste.

Nun zu den polychromatischen Chromatophoren. Das sepiabraune Pigment ist, wie gesagt, in jeder Chromatophore zu finden. Dies ist aber auch das einzige Gesetz. Sonst sind nach Pigmentfarbe und -menge

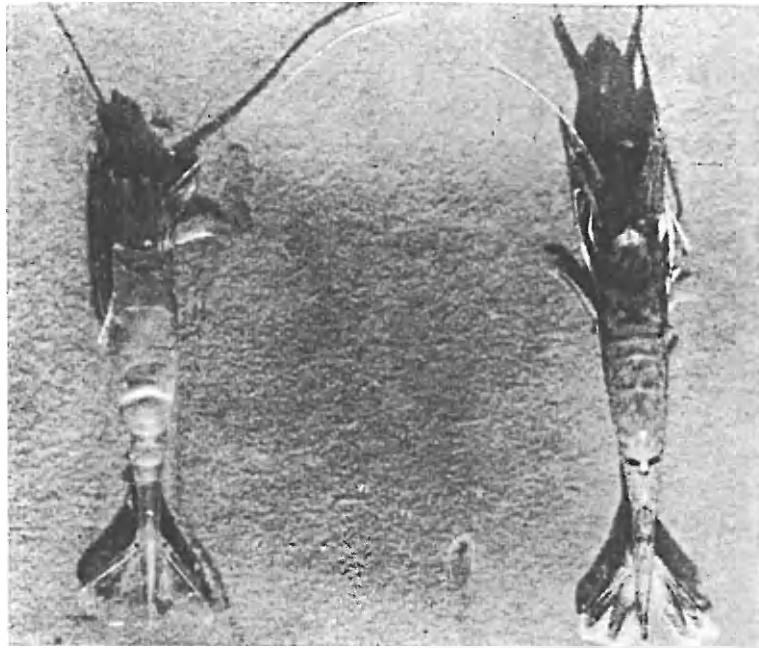


Abb. 1. A. Eben abgeworfene Haut des Tieres, das in B dargestellt ist. Der Chitinpanzer A zeigt keine Spur von Zeichnungselementen.

alle Kombinationen möglich. Es gibt also folgende Pigmentzusammensetzungen in den Chromatophoren.

1. sepiabraun mit weiß,
2. „ „ gelb,
3. „ „ rot (dies ist ein bei normalen Tieren ziemlich seltener Fall),
4. „ „ weiß und gelb,
5. „ „ weiß und rot (selten),
6. „ „ gelb und rot,
7. Chromatophoren mit allen vier Pigmenten.

Am häufigsten ist wohl Fall 2, 6 und 7 zu finden.

Einige Regelmäßigkeiten in der Verteilung dieser verschiedenen Chromatophorensorten sind zu nennen:

Das dunkle Pigment herrscht vor — abgesehen von monochromatischen Chromatophoren — bei den Farbzellen, die das Bauchmark bedecken.

Weißes Pigment findet sich in auffallend großen Mengen bei den

den Cephalothorax dorsal bekleidenden Farbzellen. Auch die Individuen, die ausgesprochen dunkel veranlagt sind, zeigen hier das weiße Pigment noch reichlich. — Für diese durch die Beobachtung unbestreitbar erwiesene Tatsache läßt sich eine glaubwürdige biologische Begründung leicht finden. Wenn das Tier viel Nahrung zu sich genommen hat, dann scheint der gefüllte Magen deutlich durch, auf dem Cephalothorax ist also ein dunkler Fleck zu erkennen, der die an den Sand angepaßte Färbung des Tieres stört. Durch das Vorhandensein von viel weißem Pigment in den Chromatophoren des Cephalothorax wird nun dieser nachteilige Fehler einigermaßen ausgeglichen.

Eine eigenartige Chromatophore liegt in der Mitte des ersten Abdominalsegmentes. Sie enthält sehr viel weißes und auch gelbes Pigment, das sich seltsamerweise fast nie kontrahiert, sondern meist in expandiertem Zustand in den Chromorhizen verharret. Diese Zelle ist auch noch dadurch ausgezeichnet, daß sich um sie ein kleiner freier Hof befindet, die Nachbarchromatophoren also in einem gewissen kreisförmigen Abstand liegen. Sie ist bei fast allen Individuen zu finden. Ihre Eigenart wird wohl in ihrer Entstehungsgeschichte begründet sein.

Im kaudalen Teil des dritten Abdominalsegmentes, sowie im vierten, fünften und meist auch sechsten Abdominalsegment herrschen Farbzellen mit reichlich gelbem und rotem Pigment vor. Das weiße Pigment ist hier seltener.

Für die Anordnung der einzelnen Pigmente im Zentrum und den Chromorhizen polychromatischer Chromatophoren Gesetzmäßigkeiten oder gar Begründungen zu finden, bedürfte wohl einer Spezialarbeit. Es sollen hier nur einige wenige Angaben gemacht werden. Im allgemeinen gilt, daß ein Chromorhizenhauptast mit seinen Verzweigungen nur mit einem Pigment beschickt wird. Jeder dieser Hauptäste hat seinen Ursprung im zentralen Teil der Zelle, die als ein Syncytium aufzufassen ist. An diese Regeln hält sich am wenigsten das gelbe und rote Pigment. Sie verlaufen oft in schmalen Zügen in andere Pigmente führenden Chromorhizen.

Meistens liegen die Chromorhizen mit braunem Pigment tiefer, als die mit gelbem oder weißem Farbstoff. Natürlich gibt es auch hiervon Ausnahmen.

Des öfteren kann man — auch an ganz gesunden lebenskräftigen Individuen — Zerfallerscheinungen der Chromatophoren beobachten. Sie erstrecken sich meist nur auf kleinere Bezirke, an denen dann das Tier wie ausgebleicht erscheint. Diese Zerfallerscheinungen bestehen darin, daß größere oder kleinere Pigmentkomplexe in den Chromorhizen stecken bleiben und weder Kontraktion noch Expansion mitmachen. Während so ein Teil der Chromorhizen einer Zelle funktionslos geworden ist, können zentralgelegene Zell- und Pigmentteile der gleichen Chro-

matophore noch durchaus intakt sein. Deutlich zeigen dies die beiden Bilder Taf. I Abb. 4 u. 5, die ein und dasselbe Gebiet auf dem ersten Abdominalsegment eines *Crangon* im Kontraktions- und Expansionszustand darstellen. Diese Zerfallerscheinungen bleiben im allgemeinen unverändert bestehen. Sie treten übrigens nach dem Tod eines Tieres massenhaft am ganzen Körper auf.

III. Chromatophorenverhältnisse bei Embryonen und Larven.

Etwa 10 Tage vor dem Ausschlüpfen der Larven — das Ei mag also ungefähr vor 14 Tagen aus dem Körper des Muttertieres in den Eisack getreten sein — wird ungefähr noch zwei Fünftel des Körpers von der Dottermasse eingenommen. Eine gewisse Segmentation des Abdomens

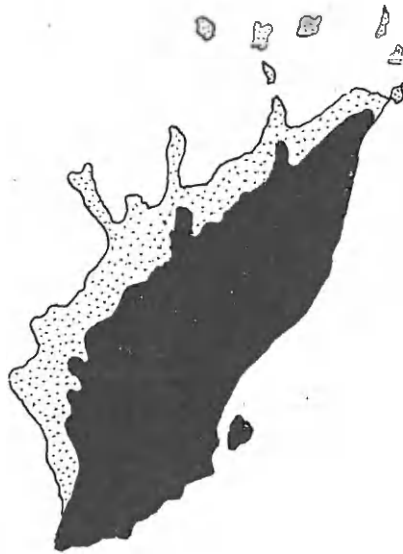


Abb. 2. Augenanlage eines Embryonen mit sich loslösenden Pigmentteilen.

ist bereits erkenntlich, das Auge tritt als kleiner schmaler braunrot gefärbter Fleck in Erscheinung. Zu dieser Zeit zeigen sich die ersten Chromatophoren. — 4 Tage später hat die Dottermasse weiter an Umfang verloren, das Auge erscheint als ziemlich großer Pigmentfleck, an dem ein dunkelbrauner und ein gelber Teil zu unterscheiden ist. Die Umgrenzung des Auges ist keineswegs eine glatte Linie, sondern, wie Abb. 2 und 3 veranschaulichen, eine zackige, mit vielen Vorsprüngen versehene Kontur. Man kann durch längere Beobachtung ein und desselben Embryos genau verfolgen, wie sich von diesen Ausläufern kleine Teile abtrennen. Dabei muß natür-

lich durch die Beachtung der Herztätigkeit stets geprüft werden, ob man es auch tatsächlich mit einem lebenden Tier zu tun hat. Die Frage, ob diese losgelösten Pigmentteile, mit den Chromatophoren in irgendeine Beziehung treten oder ob sie aufgelöst werden, muß späteren Spezialuntersuchungen vorbehalten bleiben.

In diesem Stadium, also 6 Tage vor dem Ausschlüpfen, kann man im ganzen durchschnittlich 8—10 Chromatophoren feststellen. Sie enthalten in der Hauptsache braunes und gelbes Pigment, zuweilen auch schon geringe Mengen von rotem Farbstoff.

Von den verschiedenen eben beschriebenen Stadien dieser Entwicklung geben die vier auf Abb. 3 photographierten Eier ein und desselben Muttertieres ein gutes Bild. Diese Aufnahme zeigt gleichzeitig, daß die Entwicklung der einzelnen Eier der nämlichen Brut nicht genau in gleichem Zeitmaß vor sich geht.

2—3 Tage vor dem Ausschlüpfen der Larven ist von der Dotter-

masse nichts mehr zu sehen. Das Auge hat eine glattlinige Umrandung, die einzelnen Ommatidien sind bereits deutlich zu erkennen. Die Chromatophoren sind vollkommen ausgebildet und weisen schon Verästelungen in ziemlicher Anzahl auf (Abb. 4).

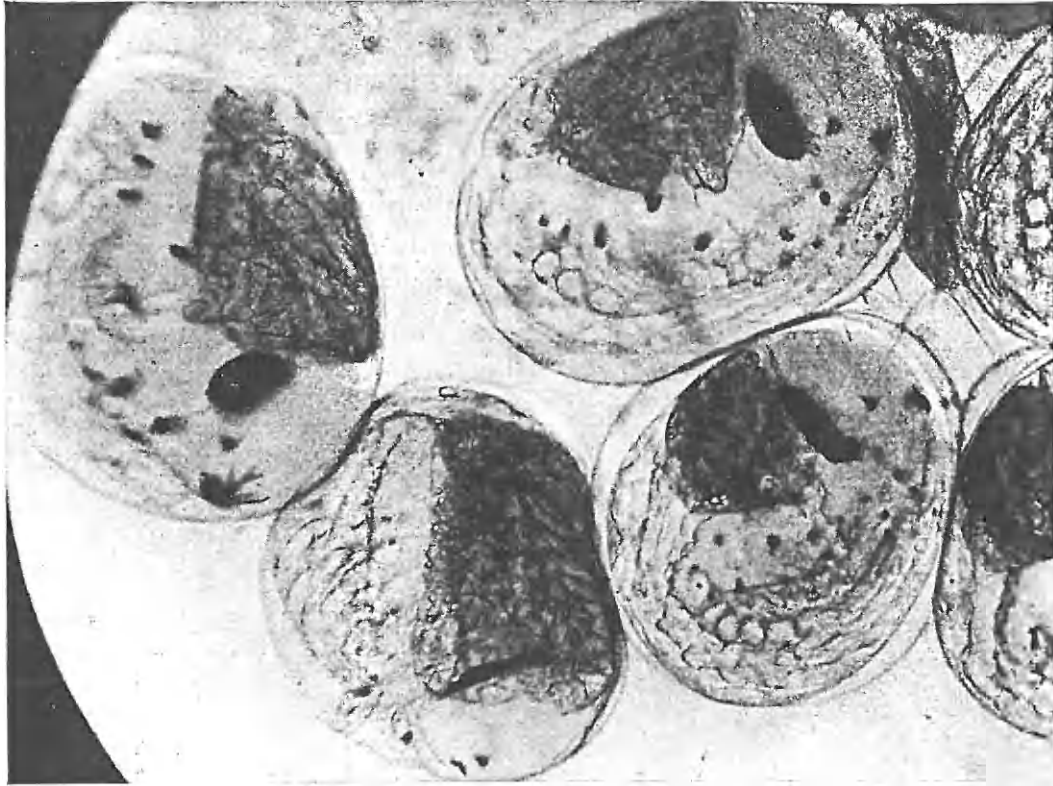


Abb. 3. Vier Stadien der embryonalen Entwicklung.



Abb. 4. Mysisstadium von *Crangon*, kurz vor dem Schlüpfen.

Von der großen Regelmäßigkeit, mit der beim Mysisstadium von *Crangon* die Chromatophoren angeordnet sind, gibt die Abb. 5 ein klares Bild:

Auf jeder der beiden Antennenanlagen liegen drei Chromatophoren.

Immer zwei dieser Farbzellen — je eine von jeder Antenne — sind als Paar aufzufassen; denn bezüglich ihrer Lage entsprechen sie einander.

Zwischen den beiden ganz lateral sitzenden Komplexaugen finden wir abermals drei, zuweilen vier Paare von Chromatophoren. Das vorderste Paar ist meistens das größte; die Ausläufer dieser beiden Zellen pflegen distal, also zu den Augen hin zu verlaufen, während die Zellzentren nahe der Mittellinie liegen. Die beiden anderen Chromatophorenpaare der vordersten Kopfregion sind meist kleiner als das erste Paar, sie liegen leicht lateral verschoben hinter demselben (s. Abb. 6).

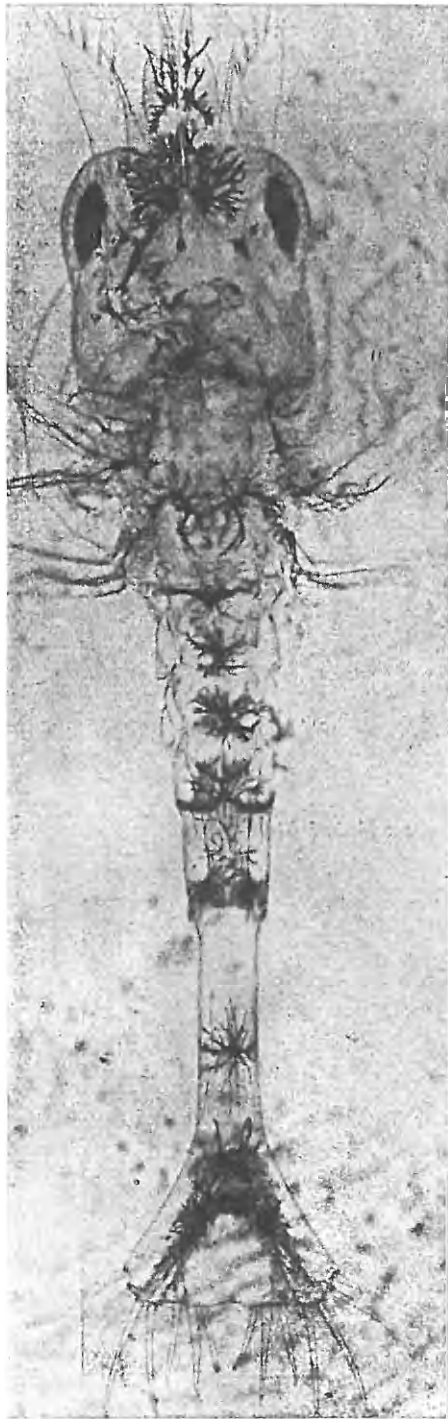


Abb. 5. Mysisstadium ausgeschlüpft.



Abb. 6. Mysisstadium, Kopfbruststück.

Zuweilen kann man auch beobachten, daß diese eben genannten 3 oder 4 Chromatophorenpaare kreisförmig geordnet sind. Stets ist diese kreisförmige Lagerung bei den 4 oder 5 Chromatophorenpaaren zu finden,

die den Hauptteil des Cephalothorax bekleiden. Auch in diesem zweiten Kreis von Farbzellen pflegt das nach vorne gelegene Chromatophorenpaar das größte zu sein und der Mittellinie am nächsten zu sitzen. Von den lateralen Farbzellen ziehen lange, mit Vorliebe gelb oder rot gefärbte Chromorhizen in die Gangbeine hinein. Es kann aber auch vorkommen, daß die Extremitäten schon eigne Farbzellzentren besitzen. Die Photographie (Abb. 6) zeigt sehr klar die beiden Kreissysteme von Farbzellen auf dem Cephalothorax der *Crangon*-Larve.

Während auf dem Cephalothorax die Chromatophoren stets in paariger Anordnung zu finden sind, tragen die drei ersten Abdominal-

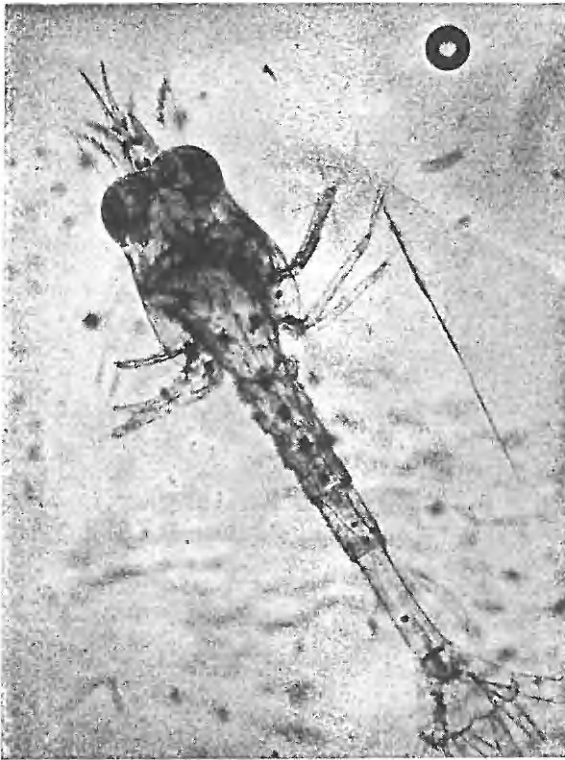


Abb. 7.

Abb. 7. Mysisstadium, Tier mit kontrahierten Pigmenten.



Abb. 8.

Abb. 8. Das gleiche Tier mit Expansion der Pigmente.

segmente je nur eine Farbzelle (s. Abb. 7 und 8). Aber das vierte Segment wie auch das fünfte ist mit drei Chromatophoren versehen. Davon liegt stets eine median nach vorne, die beiden anderen kaudal und lateral. Die Aufnahme (Abb. 5) legt unbedingt die Vermutung nahe, daß in diesen paarigen, kaudalgelegenen Chromatophoren des vierten Abdominalsegmentes bereits die früher besprochenen bandförmigen Zeichnungselemente mit Deutlichkeit vorgebildet sind.

Das sechste und siebente Abdominalsegment sind auf diesem Entwicklungsstadium untereinander und mit der Anlage der Uropoden verschmolzen. Dieser als Telson (im weiteren Sinne) zu bezeichnende Körperabschnitt trägt im ganzen fünf Chromatophoren. Drei liegen

median; von ihnen ist die erste ziemlich weit nach vorne vorgeschoben in den Bereich des späteren sechsten Abdominalsegmentes; die beiden anderen, meist breit gelagerten Farbzellen liegen viel weiter nach hinten, nahe beieinander. Kaudal und lateral von ihnen liegen die beiden hintersten Chromatophoren. Sie ziehen den schräg verlaufenden Rändern des Telsonabschnittes parallel und weisen meist zahlreiche Chromorhizen auf.

Dieses eben beschriebene, sehr regelmäßig und streng segmental angeordnete Chromatophorensystem pflegt man als das primäre zu bezeichnen. Aus ihm entwickelt sich durch weitgehende Dezentralisation das sekundäre Farbzellensystem, das in seinen Grundzügen bei *Crangon* bereits gegen Ende seines pelagischen Lebens besteht. Man kann aber bei noch jungen, schon fertigentwickelten Crangons von 5—10 mm Länge beobachten, daß die Hauptzahl der Chromatophoren in querlaufenden Linien angeordnet ist. Diese letzten Andeutungen des primären Chromatophorensystems verwischen sich dann im Verlaufe des weiteren Wachstums. Später sind — wie aus der früher gegebenen Schilderung der Chromatophorenanordnung beim erwachsenen *Crangon* hervorgeht — nur noch ganz wenige Regelmäßigkeiten in der Verteilung der Farbzellen zu beobachten.

Die Farbzellen und Pigmente der Mysislarven sind schon voll funktionsfähig. Es sei hier auf die beiden in Abb. 7 und 8 wiedergegebenen Aufnahmen des gleichen Tieres hingewiesen. Besonders an den Chromatophoren der Antennenanlagen und der Abdominalsegmente ist mit Deutlichkeit zu beobachten, daß sich die Pigmente bei der ersten Aufnahme im Kontraktionszustande, bei der zweiten aber im Expansionszustande befinden.

PHYSIOLOGISCH-EXPERIMENTELLER TEIL.

Vorbemerkung: Grundtatsachen der Farbwechselphysiologie.

Der Farbwechsel wird bei *Crangon vulgaris* wie bei allen Crustaceen hervorgerufen durch Expansion und Kontraktion der in den Chromatophoren enthaltenen Pigmente. Farbstoffe, die nicht in Chromatophoren enthalten sind, spielen bei *Crangon vulgaris* im Gegensatz zu *Leander treillanus* und *xiphias* (DOFLEIN, BAUER) und anderen Formen keine Rolle.

Die Vorgänge, die sich während des Farbwechsels in der einzelnen Chromatophore abspielen (Körnchenströmung, Bedeutung der Achsenstränge usw.), sind von DEGNER genügend untersucht.

Noch nicht geklärt ist die schwierige Frage, ob beides, Expansion und Retraktion, aktive Vorgänge sind. KEEBLE und GAMBLE entscheiden sich dafür, da sie annehmen, daß die Bewegung der Pigmente durch Turgorveränderungen der Zellen hervorgerufen werden. FUCHS dagegen

hält es für wahrscheinlicher, „daß die Expansion der Ruhe und die Retraktion der Tätigkeit der Zelle entspricht“ (S. 1343). Man kann allerdings hier und da beobachten, daß Tiere aus unerklärlichen Gründen entgegen den gegebenen Bedingungen in ein Expansionsstadium verfallen. Aber diese Tatsache ist als Ausnahme zu bezeichnen; sie reicht also lange nicht hin, um in der aufgeworfenen Frage eine Entscheidung herbeizuführen. — DEGNER schließlich nimmt außer dem Expansions- und Kontraktionsstadium noch ein zwischen beiden liegendes Normalstadium an. Expansion und Kontraktion müßten also nach seiner Meinung als aktive Vorgänge bezeichnet werden; das Normalstadium entspräche dann der Ruhe. Ein Normalstadium kommt für *Crangon vulgaris* nicht in Frage; dazu hat das Tier einen viel zu ausgeprägten Farbwechsel. So hat auf Grund dieser Befunde wohl die Annahme W. v. BUDDENBROCKS am meisten für sich, der beide Vorgänge, Expansion und Kontraktion der Pigmente, für antagonistische Erscheinungen hält (Grundriß der vergleichenden Physiologie, II, 1925, S. 396). Das Problem des Farbwechselmechanismus (Perzeption des Reizes, Reizleitung zum Effektorensystem usw.) wird in einem späteren Kapitel für sich besprochen werden.

In den Vordergrund tritt nun zunächst für uns die Frage nach den Faktoren, die den Farbwechsel veranlassen.

Einteilung und Besprechung sämtlicher $\pm$ wirksamen Faktoren.

Folgender zwar etwas theoretisch klingende Grundsatz wird wohl zu Recht bestehen: Es ist die Möglichkeit vorhanden, daß sämtliche Faktoren, die auf ein Tier in irgendeiner Weise einwirken, auch jedes einzelne Organsystem dieses Tieres beeinflussen. Wollen wir also die Faktoren ausfindig machen, die den Farbwechsel bei *Crangon* bedingen oder auch nur beeinflussen, so müssen wir sämtliche Einwirkungen berücksichtigen, denen unser Untersuchungsobjekt ausgesetzt sein kann.

Versuchen wir nun die Gesamtheit dieser Einwirkungsfaktoren sinngemäß einzuteilen, so kommen wir auf die Unterscheidung von drei Hauptgruppen:

1. Die Logik verlangt, hier als erstes eine Gruppe von Faktoren zu nennen, die man wohl am besten als die anlagebedingten bezeichnet. Da der Begriff „anlagebedingte Faktoren“ hier neu geprägt ist, scheint es ratsam, ihn mit wenigen Worten zu erläutern. Ich verstehe unter anlagebedingten Faktoren diejenigen, die das Tier auf Grund seiner systematischen Zugehörigkeit zu einer ganz bestimmten Art und zu einer bestimmten lokalen Rasse, sowie auf Grund seiner individuellen Veranlagung in sich trägt. So wesentlich und grundlegend diese Faktoren sind — für den experimentierenden Physiologen treten sie in den Hintergrund. Wir können und müssen sie natürlich beschreiben, aber

wir können sie nur in vergleichender Beziehung verwerten. Aus dem physiologisch experimentellen Arbeitskreis bleiben sie ausgeschaltet, weil wir sie ja in keiner Weise verändern und modifizieren können. Sie sind gegeben.

2. Wichtiger für uns ist eine zweite Gruppe wirkender Faktoren, die hier als innere, physiologische Faktoren bezeichnet werden mögen. Ich meine damit die Wirkungen, die von den Lebensvorgängen des Tieres selbst ausgehen. Zu ihnen ist zu zählen:

- a) Entwicklung und Wachstum; damit bei Crustaceen zusammenhängend
- b) die Häutung,
- c) die Fortpflanzung,
- d) die Ernährung.

Im Gegensatz zu den anlagebedingten Faktoren vermag der Experimentator die inneren, physiologischen Faktoren teilweise zu verändern.

3. Weitaus am wichtigsten für die Durchführung von Farbwechselversuchen ist die dritte Faktorengruppe: die äußeren, ökologischen Faktoren. Das sind die Wirkungen, die von der weiteren und engeren Umwelt des Tieres ausgehen. Ihnen gegenüber ist das Tier lediglich Objekt. Die ökologischen Faktoren vermag der Experimentator natürlich in der weitgehendsten Weise zu verändern. Zahl und Wirkungskreis der ökologischen Faktoren schwanken selbstredend für jede Tierart sehr stark. Die ökologischen Faktoren, die für *Crangon vulgaris* hauptsächlich in Betracht kommen und zu untersuchen sind, sind folgende:

- a) Temperatur der Umgebung,
- b) Salzgehalt der Umgebung,
- c) Sauerstoffgehalt der Umgebung,
- d) der Komplex der optischen Faktoren.

Anmerkung: Diese Einteilung hat natürlich wie jede Einteilung ihre Schwächen. Ob z. B. die Zugehörigkeit des Individuums zu einer lokalen Rasse nicht mehr oder weniger als ein ökologischer Faktor zu bezeichnen ist, darüber ließe sich streiten. Denn mit dem Vorhandensein des Tieres an einem bestimmten Standort ist es natürlich auch bestimmten von außen einwirkenden Faktoren unterworfen, die am Ort A anders sind als am Ort B. Ich persönlich bin dafür, die Rassenzugehörigkeit der ersten Faktorengruppe zuzuzählen, da ich bei der oben gegebenen Einteilung der wirkenden Faktoren von der Betrachtung des Individuums ausgegangen bin. Und für das Individuum, das vor mir im Untersuchungsaquarium sitzt, ist die Rassenzugehörigkeit ein von vielen Voreltern überkommener Eigenschaftskomplex, der ihm von seiner Entstehung an anhaftet, also als anlagebedingt zu bezeichnen ist.

Beobachtungen und Versuche über die verschiedenen Faktorengruppen.

Die Zielstellung im vorliegenden Abschnitt ist, an einer Reihe von Beobachtungen und Versuchen sämtliche Faktoren zu prüfen und dabei einmal diejenigen auszuschalten, die für den Farbwechsel belanglos sind, andererseits aber die Faktoren aufs genaueste zu untersuchen, denen eine entscheidende Wirkung auf den Farbwechsel zukommt. So ergibt es sich von selbst, daß manche Versuche nur den determinierenden Charakter von Vorversuchen tragen, andere aber der Gegenstand eingehender Bearbeitung sind.

I. Die anlagebedingten Faktoren.

a) Die Artzugehörigkeit.

Die artbedingten Faktoren sind naturgemäß die gegebenen Grundlagen jeder biologischen Untersuchung. Da ihnen ja der vorausgehende beschreibende Abschnitt gewidmet ist, brauchen sie hier nicht weiter berücksichtigt zu werden.

b) Die Rassenzugehörigkeit.

Auch auf das Vorhandensein starker Verschiedenheiten in den Anlagen der lokalen Rassen wurde oben schon an einigen Stellen hingewiesen. Hier soll nur noch ein Zitat von FUCHS angeführt werden (S. 1338): „*Crangon* zeigt trotz verschiedenfarbiger Pigmente ein sehr geringes Farbenspiel.“ Wie wenig dieser Ausspruch für *Crangon vulgaris* der Kieler Bucht zutrifft, werden ja die nachher zu beschreibenden Versuche zur Genüge dartun.

Die sehr verschiedenen Mengenverhältnisse der Pigmente, die man bei Sandtieren und Seegrastieren der Kieler Bucht (s. S. 195) trifft, weisen darauf hin, daß man es möglicherweise mit zwei Lokalrassen zu tun hat. Bei meinen Versuchen verwendete ich meist Tiere aus der Sandregion.

Interessant mag hier die Mitteilung sein, daß die *Palaemon*-Arten, mit denen anderorts gerne und viel über Farbwechsel gearbeitet wurde, in der Kieler Bucht sehr wenig Veranlagung zum Farbwechsel zeigen. Ich konnte *Palaemon* wochenlang in schwarzen, weißen oder roten Gefäßen halten, ohne daß auch nur annähernd solche Farbunterschiede bemerkbar wurden, wie sie *Crangon vulgaris* der Kieler Bucht schon bei kurzen Versuchszeiten aufweist. — Ähnliches gilt von den *Idotheen* der Kieler Bucht.

c) Die individuelle Veranlagung.

Was KEEBLE und GAMBLE von *Hippolyte varians* angeben: „The extent and rapidity of the changes varies very much from one individual to another . . . Some assume only very slowly the colour of the weed in which they lie“ — das gilt auch für *Crangon vulgaris*.

Man kann Tiere finden mit einer ausgesprochenen Neigung dunkel zu werden, andere aber erreichen trotz tagelanger Haltung in schwarzen Gefäßen oder im Dunkeln nie die völlige Schwarzfärbung. Auch kann man hier und da Tieren begegnen, die eine deutliche Gelb- oder Rotveranlagung aufweisen. Der Grund für solche Unterschiede liegt weniger in Verschiedenheiten der Reizrezeption oder des Farbwechselmechanismus, als in verschieden starker Ausbildung des jeweils in Frage stehenden Pigmentes. Tiere mit Dunkeltendenz z. B. haben viel sepiabraunes, aber sehr wenig weißes Pigment.

Schätzungsweise kann man angeben, daß etwa 10 vH der Tiere mehr

Tabelle I.
Protokollauszug von der Vorprüfung des dunkel veranlagten Tieres „*τq*“.
Größe: 4 cm.

Zeit	Versuchsverlauf	Beleuchtung	Temp.	Refund
6. I. 25				
8 ¹⁷	Tier aus Aquarium II (mit hellem Sandgrund) entnommen und untersucht	schwaches, diffuses Tageslicht	12,5°	Überwiegend dunkles Pigment in starker Expansion
8 ³⁰	Tier in weiße Schale verbracht	50-kerzige Birne in 15 cm Abstd. $\perp$ über dem Wasserspiegel	12,5°	Anfangs starke Erreg., dann Schwimmen am Schalenrand
8 ⁵²	Untersuchung			Kaum merkliche Aufhellung, Abdomen noch sehr dunkel
9 ²⁰	„		14°	Keine Farbänderung
9 ³⁵	Wasser erneuert		12,5°	„ „
9 ⁴²	Untersuchung		13°	„ Änderung
10 ²⁰	Frisches Wasser; Tier in weißer Schale am Fenster	diffuses Tageslicht	12,5°	
3 ⁰⁰ p. m.	Untersuchung			„ Farbänderung
7. I. 25				
8 ³⁰ a. m.	„	diffuses Tageslicht	12°	Tier etwas dunkler als gestern

Der Versuch wurde am 7. und 8. I. in gleicher Weise fortgesetzt. Dabei wurde die Beleuchtung zeitweise bis auf 150 Kerzen gesteigert und die Temperatur zwischen 12° und 24° C variiert; auch wurde zweimal das Tier 1½ Std. völliger Dunkelheit ausgesetzt und dann wieder in die beleuchtete Schale verbracht. Niemals aber zeigte sich irgendeine wesentliche Änderung des Chromatophorenzustandes. Das Tier mußte daher von sämtlichen weiteren Versuchen ausgeschlossen werden.

oder weniger von der Norm abweichende Veranlagung aufweisen. Es ist darum unbedingt notwendig, vor allen Versuchen die Versuchstiere einer Prüfung ihrer Pigmentverhältnisse und ihrer Reaktionsfähigkeit zu unterwerfen, wenn man sich nicht großen Fehlern aussetzen will.

Als Beispiel sei hier das Prüfungsprotokoll (s. Tab. 1) eines dunkelveranlagten Tieres im Auszug beigegeben. Bemerkt sei nur, daß dutzende von anderen Individuen, die parallel untersucht wurden, unter den genau gleichen Versuchsbedingungen die normale vollständige Aufhellung nach normaler Zeit zeigten.

II. Die inneren physiologischen Faktoren.

a) *Entwicklung und Wachstum.*

Daß Entwicklung und Wachstum für die Ausbildung des Chromatophorensystems von ausschlaggebender Bedeutung sind, ist selbstverständlich. Aber beeinflussen sie irgendwie die Funktion der Farbzellen und Pigmente: den Farbwechsel?

Wir haben oben schon erwähnt, daß die Chromatophoren schon bei eben ausgeschlüpften Larven Expansion und Kontraktion der Pigmente erkennen lassen. Um nun festzustellen, ob diese Pigmentbewegungen schon einem reflektorisch bedingten, sinngemäßen Farbwechsel gleichzusetzen sind, wurden die Mysisformen von *Crangon* verschiedenen Außenbedingungen ausgesetzt. Jeder Versuch wurde mit mindestens 20—30 Stück unternommen.

Das Ergebnis war, daß die Larven nach 1—2stündigem Aufenthalt in dunkler Umgebung eine weitgehende Expansion der Pigmente zeigten. Nach Verbringung in helle Umgebung erfolgte deutliche Kontraktion. Es steht also fest, daß der Farbwechsel vom ersten Lebenstag des Tieres an funktioniert und — wenn keine Störungen oder Anormalitäten auftreten — bis zum Tode des Tieres anhält. Die Entwicklung des Tieres und sein Wachstum wirken also nicht auf die Farbwechselfunktion der Pigmente ein.

Daß der Effekt des Farbwechsels bei Larven ein viel geringerer ist als bei ausgewachsenen Tieren, liegt auf der Hand. Da ja das Chromatophorensystem der Larven nur aus sehr wenigen, etwa 30—36 Farbzell-elementen besteht, also bei weitem nicht die Gesamtoberfläche des Tieres zu bedecken vermag, bewirkt auch die ausgeprägteste Pigmentexpansion noch lange keine Dunkelfärbung des Tieres.

Die Beobachtung von KEEBLE und GAMBLE, daß *Hippolyte varians* im Alter sich viel schwerer an die Umgebung anzupassen vermag oder sogar die Anpassungsfähigkeit ganz einbüßen kann, trifft teilweise auch bei *Crangon vulgaris* zu. Der völlige Ballungszustand ist bei sehr alten Exemplaren nur schwer zu erreichen. Da sie zudem nicht mehr so durchsichtig sind wie jüngere Tiere, erscheinen sie meist dunkler als

diese. Jedoch wurde ein völliges Fehlen der Anpassungsfähigkeit unter normalen Umständen nie beobachtet.

Wenn auch dem Wachstum selbst bei nicht allzu alten Tieren keine Einwirkung auf den Farbwechsel zuzuschreiben ist, so gilt das doch in manchen Fällen von der Erscheinung, die aufs engste mit dem Wachstum zusammenhängt, von der

b) Häutung.

Jede Häutung ist zweifellos ein tiefer Einschnitt in die Lebensvorgänge eines Krebses. Es ist deutlich zu beobachten, daß die Tiere vor und nach der Häutung einen gewissen Erschlaffungszustand durchmachen. Sie nehmen keine Nahrung auf und bewegen sich im allgemeinen nur wenig. Da den Tieren nach der Häutung ihr natürlicher Schutz, der Chitinpanzer, fehlt, werden sie oft von ihren Genossen rücksichtslos verzehrt.

Der Häutungsvorgang vollzieht sich stets nachts. Der Panzer wird zwischen Cephalothorax und Abdomen gesprengt. Wie schon oben erwähnt wurde, werfen die *Crangon* der Kieler Förde stets glasklare Häute ab; Pigmente sind im Chitin also nicht vorhanden.

Die Einwirkung der Häutung auf den Farbwechsel ist eine beschränkte. Bei mehreren, lange nicht bei allen Tieren, konnte ich beobachten, daß zur Zeit der Häutung die Tiere eine gewisse Labilität ihres Farbwechsels zeigen. Vor allem neigen sie ohne irgendwelchen ersichtlichen Grund dazu — entgegen den gegebenen Umweltbedingungen — dunkel zu werden. Andere wieder bleiben vor und nach dem Häutungsvorgang unverändert in ihrer Färbung.

MEGUŠAR berichtet, wie auch DEGNER zitiert, über die Folgen der Häutung bei einem Exemplar von *Gelasimus*: „An der Stelle, welche stets zur Beobachtung der Chromatophoren aufgesucht wurde, sind während der Häutung wesentliche Veränderungen vor sich gegangen. Es hat vor allem eine Vermehrung der Chromatophoren stattgefunden. Die Stellen, welche vor der Häutung farblos, frei von Chromatophoren erschienen, sind verschwunden. Die vorher beobachteten Chromatophoren sind infolge gänzlicher Veränderung ihrer früheren Gestalt nicht mehr von den anderen zu unterscheiden.“

Leider vergaß MEGUŠAR bei dieser sehr auffälligen Mitteilung anzugeben, in welchem Alter das betreffende Exemplar von *Gelasimus* ungefähr gestanden hat. Denn es ist klar, daß bei einem jungen Tier, dessen sekundäres Chromatophorensystem noch nicht vollkommen ausgebildet ist, viel leichter Änderungen im Chromatophorensystem möglich sind, als bei alten Tieren.

Ich habe in dieser Richtung einige Versuche unternommen. Ausgewachsene Tiere, bei denen das sekundäre Chromatophorensystem

sicher fertig entwickelt war, wurden in Einzelbehältern unter gleichbleibenden Bedingungen gehalten. Ein bestimmter Chromatophorenkomplex wurde möglichst genau abgezeichnet. Wenn sich dann eines der Tiere gehäutet hatte, was je nach Fütterung alle 3—6 Wochen der Fall war, wurde der gleiche Chromatophorenkomplex wieder abgezeichnet und mit dem Befund vor der Häutung verglichen. Für *Crangon vulgaris* konnte dabei nirgends eine durch die Häutung bewirkte Veränderung in der Anordnung oder Form der Chromatophoren festgestellt werden, wenigstens nicht für die Hauptäste der Chromorhizen. Eine Kontrolle etwaiger Veränderungen in den feinsten Verästelungen einer Farbzelle ist wohl nur auf dem kaum durchführbaren mikrophotographischen Wege möglich. — Für *Crangon vulgaris* ist also eine Unveränderlichkeit des Chromatophorensystems anzunehmen, wie sie ja DEGNER für die *Mysiden* mit ziemlicher Sicherheit festgestellt hat.

Eine Beobachtung biologischen Inhalts, die mit dem Farbwechsel nichts zu tun hat, sei hier in Parenthese erwähnt: Es fiel mir im Verlaufe der Untersuchungen verschiedene Male auf, daß Tiere, die allein oder zu mehreren in ganz verschiedenen Gefäßen und unter den verschiedensten Beleuchtungsbedingungen gehalten wurden, in ein und derselben Nacht ihre Häutung durchmachten. Natürlich waren es Tiere verschiedenen Alters, allerdings stammten sie meist von der gleichen Fangstelle. Diese auffallende Gleichzeitigkeit der Häutung betraf dabei oft 40—50 vH aller augenblicklich zur genaueren Beobachtung stehenden Tiere. Ob für die Häutung der Tiere ein gewisser biologischer Rhythmus maßgebend ist, muß einstweilen noch dahingestellt bleiben, bis auf breiterer Basis Versuche über diesen Gegenstand gemacht sind.

c) Die Fortpflanzung.

Unsere Kenntnis von der Begattung bei den Garneelen ist sehr gering. Es ist nichts darüber bekannt, ob die Begattung irgendeine Wirkung auf die Färbung und den Farbwechsel ausübt.

Im Juni und Juli tragen die Weibchen massenhaft Eier in den Brutsäcken. Diese Muttertiere wurden gründlich untersucht, ob sie irgendeine Förderung oder Hemmung in ihrer Farbwechselphysiologie aufzuweisen haben. Ihre Reaktionen zeigten in keiner Weise irgend etwas Auffälliges. Nur ist es selbstverständlich, daß der dunkel durchscheinende Brutsack trotz seiner ventralen Lage auch bei völliger Kontraktion der Pigmente dem Tier ein verhältnismäßig dunkles Aussehen gibt. Aber diese rein phänologische Wirkung hat ja mit Chromatophorensystem und Farbwechsel nichts zu tun.

d) Die Ernährung.

Man hat früher stark angenommen (SPENCE, BATE, WESTWOOD), daß die Ernährung und zwar speziell die Futterfarbe einen Einfluß auf die Färbung der Crustaceen ausübe. Die zwar nicht ganz einwandfreien Fütterungsversuche MATZDORFFS an *Idothea* ergaben jedoch gegenteilige Ergebnisse. Auch GAMBLE hält eine Beeinflussung der Färbung von *Hippolyte* durch die Farbe des Futters für sehr unwahrscheinlich.

Um festzustellen, ob man bei den Hauptversuchen irgendwelche Rücksichten auf die Nahrung und mehr noch auf den Ernährungszustand der Versuchstiere

zu nehmen habe, wurden einige Versuche in dieser Richtung angesetzt. Es sei vorweg genommen, daß sämtliche diesbezügliche Versuche zu dem Ergebnis führten, daß Ernährung und Ernährungszustand für Färbung und Farbwechsel bei *Crangon* belanglos sind.

Crangons wurden unter sonst gleichen Außenbedingungen mit verschiedenen Fleischsorten (Fleisch von *Mytilus*, *Cyprina*, verschiedenen Fischen) gefüttert. Auch hat weder häufige noch seltene Fütterung die Farbwechselfunktionen beeinflusst. Sogar Hungerkuren bis zu 2 Monaten ertrugen die Tiere anstandslos, ohne sich in ihrer Anpassungsfähigkeit zu verändern.

e) Faktoren psychischer Art.

Dieser Abschnitt sei nur der Vollständigkeit halber den vorhergehenden angeschlossen. Außer der Beobachtung EISIGS, der eine von einem Octopoden angegriffene *Squilla mantis* lebhaft rot werden sah, liegen keine Mitteilungen über den Einfluß psychischer Faktoren auf den Farbwechsel der Crustaceen vor. Man kann *Crangons* in ihren Behältern herumjagen wie man will — eine Wirkung auf die Färbung übt das nicht aus.

Zusammenfassung über die Wirkung der inneren, physiologischen Faktoren.

Die eben beschriebenen Untersuchungen sollen zeigen, daß ein großer Teil der hier als innerphysiologisch bezeichneten Faktoren mit den Farbwechsellerscheinungen nicht in Zusammenhang steht. Während Fortpflanzung und Ernährung den Farbwechsel überhaupt nicht beeinflussen, bewirkt hohes Alter und die Häutung eine Neigung zum Dunkelwerden mancher, wenn auch nicht aller Individuen.

III. Die äußeren ökologischen Faktoren.

a) Die Temperatur der Umgebung.

Über die Frage, ob der Temperatur ein Einfluß auf Farbwechsel und Chromatophorensystem der Crustaceen zukomme, sind die Akten noch lange nicht geschlossen. Bejahende und verneinende Angaben stehen einander gegenüber. MEGUSAR beobachtete an *Gelasimus*, *Potamobius* und *Palaemonetes* bei plötzlichem Zusatz warmen Wassers zum Aquariumwasser eine Expansion der Pigmente; bei Zusatz kalten Wassers trat Retraktion ein. FUCHS zieht aus den wenigen vorliegenden Angaben den Schluß, daß „Farbenveränderungen durch Temperatureinflüsse wahrscheinlich sind“.

Die an *Crangon vulgaris* der Kieler Bucht gemachten Beobachtungen und Versuche sprechen nicht dafür, daß die Temperatur wesentlich auf die Färbung einwirkt. Schon allein die Tatsache, daß man im Sommer bei einer Wasserwärme von 14–18° C und im Winter bei einer Wasserwärme von 3–4° C stets gleich helle, dem Sand angepaßte Tiere fängt, zeugt dafür, daß die Temperatureinflüsse auf die Färbung nicht von Bedeutung sein können.

Es wurden natürlich auch Versuche unter künstlichen Bedingungen angestellt. Am besten nimmt man dazu Tiere, deren Pigmente sich im Stadium völliger Kontraktion befinden; denn diese würden am ersten einen Einfluß der Temperatur durch Expansion kund geben. Aber ob man nun das Wasser, in dem die Tiere sitzen, langsam von 9 auf 30° C erwärmt, oder ob man sie plötzlich in stark (25–30°) erwärmtes Wasser bringt — eine Farbänderung konnte

bei normal veranlagten Tieren nicht beobachtet werden. Ebenso ergebnislos verliefen die Versuche mit Tieren, deren Pigmente expandiert waren; eine Kontraktion der Pigmente wurde durch Temperaturänderungen nicht hervorgerufen.

b) *Der Salzgehalt* und c) *Sauerstoffgehalt*.

Systematische Untersuchungen über etwaige Wirkungen dieser beiden Faktoren auf den Farbwechsel der Crustaceen fehlen noch vollständig. — MATZDORFF beobachtete an *Idotheen*, die er in Salzwasser von 0,66—2,62 vH brachte, bei 24stündiger Beobachtungszeit keinerlei Veränderungen der Färbung.

Crangons, die ich in abgekochtes, also konzentriertes und zugleich sauerstoffarmes Ostseewasser brachte, zeigten keine Farbänderung.

Eine auffällige Tatsache ist, daß sich *Crangon* in Süßwasser 5 Stunden lang am Leben zu halten vermag. Auch hierbei bewirkten weder die veränderten osmotischen Bedingungen noch der Salzangel Änderungen der Farbe.

In undurchlüftetem, also sauerstoffarmem Wasser halten sich die Tiere 8—12 Tage, ohne Schaden zu nehmen und ohne ihre jeweilige Färbung zu verändern.

Der Komplex der optischen Faktoren.

Es geht aus dem bis jetzt besprochenen klar hervor, daß für das Zustandekommen und die Auswirkungen des Farbwechsels bei *Crangon vulgaris* abgesehen von den anlagebedingten Faktoren, weder innere Faktoren noch die äußeren Einflüsse von Temperatur, Salz- und Sauerstoffgehalt der Umgebung von Belang sind. Es kann also nur der Komplex der optischen Faktoren für die Betätigung des Farbwechsels bei *Crangon* in Betracht kommen. Auch die allgemein bekannte Tatsache, daß nach beiderseitiger Blendung der Farbwechsel der Garneelen völlig erlischt, bürgt dafür, daß die optischen Faktoren die ausschlaggebenden sind.

Teilen wir nun den Komplex der optischen Faktoren zum Zweck der näheren Untersuchung weiter auf, so kommen wir auf folgende Gruppen, die gesondert besprochen werden müssen.

1. Der Wechsel von Tag und Nacht, der bei den meisten Crustaceen den sogenannten periodischen Farbwechsel hervorruft.

2. Wirkungen von Beleuchtungsstärke und Wellenlänge des von der Umgebung ausgehenden Lichtes. (Als gesonderter Abschnitt soll das Verhalten der Tiere bei Ausschaltung ultravioletter Strahlen besprochen werden.)

I. Der periodische Farbwechsel.

Der Tag- und Nachtfarbenwechsel ist bei vielen Crustaceen bekannt und auch näher untersucht worden. Bei *Hippolyte varians* (KEEBLE und GAMBLE) z. B. wird bei Eintritt der Dunkelheit das rote und gelbe Pigment retrahiert, es tritt zusammen mit einer blauen Nachtfarbe eine weitgehende Durchsichtigkeit des Tieres auf. Ähnlich scheinen die Verhältnisse bei *Palaemon* zu liegen.

Der periodische Farbenwechsel von *Crangon vulgaris* wurde erst von

DEGNER (1912) festgestellt. DEGNER beschreibt ihn folgendermaßen: „Es besteht bei ihm (*Crangon*) die Nachtfärbung nicht in einer maximalen Pigmentkontraktion, wie es bei den anderen bis jetzt untersuchten Krustern der Fall ist, sondern in einer weitgehenden Expansion des schwarzen Pigmentes, während das weiße beträchtlich kontrahiert ist.“

Bei *Crangon vulgaris* der Kieler Bucht ist der periodische Farbenwechsel nicht so ausgeprägt, wie bei den von DEGNER beschriebenen Formen und bei den anderen Decapoden, deren Tag-Nachtfarbenwechsel untersucht wurde. KEEBLE und GAMBLE berichten von *Hippolyte varians* (ebenso DOFLEIN von *Leander*), daß die Nachtfarbe selbst am Tage durch Belichtung mit Gasglühlicht künstlich hervorgerufen werden könne. MENKE teilt sogar mit, daß bei *Idothea* der periodische Farbwechsel trotz konstanter Beleuchtung bestehen bleibe.

Bei den in Kiel untersuchten *Crangons* wurde eine deutliche Nachtfärbung nur bei den in Sandaquarien gehaltenen Exemplaren festgestellt. Tiere jedoch, die in den mit weißen Kacheln ausgelegten und nur mit wenig Bodenbelag versehenen Abklärbecken untergebracht waren, behielten auch Nachts ihre Hellfärbung. Ebensowenig zeigten Tiere, die sich in weißen Porzellanschalen, in gelb, orange, grau oder rot verkleideten Glasbehältern befanden, eine Expansion der dunklen Pigmente.

Leider liegt einstweilen weder eine fremde noch eine eigene Beobachtung darüber vor, wie die Tiere aussehen, die Nachts gefangen werden. Eine diesbezügliche Untersuchung wäre sehr wünschenswert; man vergißt ja nur zu oft über den leicht zu beobachtenden künstlichen Verhältnissen die natürlichen Lebenserscheinungen der Tiere.

II. Mögliche Wirksamkeit ultravioletter Strahlen.

PFEFFER wies (1910) darauf hin, daß in unseren Glasaquarien die ultravioletten Strahlen ganz ausgeschaltet seien. Und gerade diese Strahlen könnten in der freien Natur von großem Einfluß auf Pigmentbildung und Farbwechsel sein. Dem ist — wenigstens soweit es sich um Wassertiere handelt — entgegen zu halten, daß die ultravioletten Strahlen nicht durch die 2—10 m tiefe Wasserschicht dringen, die über dem Wohngebiet der Garneelen liegt. Es erübrigt sich also der Versuch, die Tiere ultravioletten Strahlen auszusetzen; denn so würden völlig unlebenswahre Bedingungen geschaffen.

Wichtiger ist es, festzustellen, ob Tiere bei Aufenthalt in ganz flachen Schalen, also unter einer gewissen Einwirkung ultravioletter Strahlen, sich anders verhalten, wie Beobachtungstiere, die unter Ausschaltung ultravioletter Strahlen, also in naturgemäßerer Bedingungen gehalten werden.

Um dies zu untersuchen, wurde folgende Versuchsanordnung getroffen. In eine große schwarzverklebte Schale wurden die kleineren Einzelbehälter der Tiere gebracht und mit einer 1,5 cm dicken Schicht aus Fensterglas zugedeckt. Auf die große schwarze Schale wurde nun eine noch größere Glasschale gebracht, die mit Chinolingelblösung gefüllt war (Tiefe der Flüssigkeit 4 cm). Chinolingelblösung absorbiert ja bekanntlich ultraviolette Strahlen vollständig. Um ein Eindringen von Lichtstrahlen zwischen den beiden Schalen zu verhindern,

wurden sie durch eine gemeinsame Schutzverkleidung miteinander verbunden, so wie es Abb. 9 zeigt. Die Schale mit der Lösung wurde noch mit einer 2 cm dicken Schicht aus Fensterglas bedeckt. Durch die Chinolingelblösung, die im ganzen 3,5 cm dicke Schicht aus Fensterglas und die sorgfältige Wandverkleidung dürften die ultravioletten Strahlen völlig von den Versuchstieren abgehalten sein.

Die Öffnung des Versuchsbehälters und damit verbunden Wasserwechsel und rasche Untersuchung der Tiere fand durchschnittlich alle 3 Tage statt, Fütterung alle 9 Tage. Damit etwaige Futterreste das Wasser nicht allzu sehr verunreinigten, wurden immer nur kleine Mengen von *Mytilus*-Fleisch verfüttert.

Trotzdem die Versuche mit den gleichen Tieren 33 Tage lang fortgesetzt wurden, konnte eine Änderung der Farbwechselfähigkeiten bei Ausschluß ultravioletter Strahlen nicht festgestellt werden. Die Tiere verhielten sich genau so wie die anderen Versuchstiere, die ultravioletten Strahlen ausgesetzt waren.

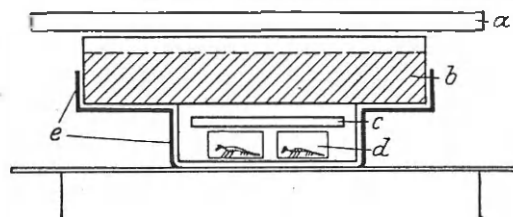


Abb. 9. Versuchsanordnung bei dem Versuch: Ausschaltung ultravioletter Strahlen. *a* und *c* Fensterglas, *b* Chinolinlösung, *d* Versuchstiere, *e* Verkleidung.

Auch irgendeine Änderung der Pigmentverhältnisse wurde nicht beobachtet. Doch müßten die Versuche in dieser Richtung noch auf eine etwas breitere Basis gestellt werden.

Von der größten Bedeutung für den Farbwechsel der Kruster sind ohne Zweifel die Faktoren Beleuchtungsstärke und Wellenlänge des umgebenden Lichtes.

Bevor wir näher auf die Wirksamkeit dieser Faktoren eingehen, sei noch einiges mitgeteilt über:

III. Das Anpassungsvermögen von *Crangon vulgaris* an seine Umgebung.

Die Sandgarneele *Crangon vulgaris* ist ein Bodenbewohner. Es ist nun eine bekannte Tatsache, daß Bodentiere (vgl. Plattfische) ein besonders weitgehendes Anpassungsvermögen zeigen. Es galt nun die verschiedenen Farbzustände des *Crangon*, die schon EHRENBaum (1890) u. a. beobachtenderweise festgestellt hatten, in ihren Ausmaßen genauer zu untersuchen. Dabei wurde natürlich nicht nur auf die makroskopisch sichtbaren Anpassungen selbst, sondern auch auf Anpassungsgeschwindigkeit, Anpassungsdauer und besonders auf das Verhalten der Pigmente geachtet.

Als Behälter für diese Untersuchungen wurden weiße Porzellschalen, mit grauen bzw. farbigen HERINGSchen Papieren verklebte Glasschalen und Akkumulatorengläser verwendet. Der Platz der Untersuchung war meist ein Tisch im Aquarienraum des Kieler Zoologischen

Instituts. Dort waren die Tiere nur geringen Temperaturschwankungen unterworfen und waren außerdem, da der Raum im Kellergeschoß nach Nordosten gerichtet liegt, keinem grellen Sonnenlicht und auch keinen stark wechselnden Beleuchtungsstärken unterworfen.

Frisch gefangene Tiere der Sandregion zeigen meist einen ziemlich hellen Habitus. Das weiße Pigment ist in voller oder fast voller Expansion, das dunkle hingegen in ziemlich starker Kontraktion. Dabei pflegen die monochromatischen Melanophoren etwas mehr Expansion zu zeigen als die Mehrfarbzellen. Dadurch erhält das Tier eine erhöhte Anpassung an die mit einigen dunkleren Bestandteilen durchsetzte Sprenkelung des Sandbodens.

Das gelbe und rote Pigment findet sich bei frischgefangenen Tieren meist in einer Mittelstellung.

Die Tiere, die in unseren ziemlich dunkel stehenden Sandaquarien gehalten werden, zeigen meist ein etwas dunkleres Aussehen als frisch gefangene Tiere. Diese Färbung entsteht durch stärkere Expansion des dunklen Pigmentes. Dabei kann das weiße Pigment expandiert oder teilweise retrahiert sein.

Es liegt natürlich nahe, zunächst das Verhalten der Tiere in Behältern zu untersuchen, deren Farbe einer der vier Pigmentfarben des *Crangon* entspricht, also weiß, schwarz, gelb und rot. (Bei allen im folgenden beschriebenen Versuchen lag die Temperatur zwischen 12 und 16° C, meistens um 14°.)

a) Tiere in weißer Umgebung.

Anpassungsgeschwindigkeit: Bringt man ein Tier aus dem Fangglas oder aus einem Sandaquarium in eine weiße Porzellanschale, so kann man bereits nach etwa 10 Minuten beobachten, daß sich das dunkle Pigment aus den Chromorhizen in das Zellzentrum zurückzieht. Nach 20—30 Minuten haben die dunklen Pigmente bereits ihre volle Kontraktion, das weiße Pigment seine volle Expansion erreicht. Etwas länger dauert die Anpassung eines völlig dunklen Tieres an die weiße Umgebung. Hierfür sind in der Regel 45—60 Minuten anzusetzen. Die individuellen Schwankungen sind hierbei aber ziemlich beträchtlich.

Chromatophorenhabitus der Weißtiere: Die meisten Crustaceen erreichen die Anpassung an weiße Umgebung dadurch, daß sich ihre dunklen Pigmente maximal kontrahieren. Die natürliche Durchsichtigkeit des Körpers bewirkt dann — da ja die verdunkelnden Elemente weitgehend ausgeschaltet sind — die entsprechende Hellfärbung. Auch bei *Crangon vulgaris* sind natürlich Transparenz und Kontraktion der dunklen Pigmente wesentlich für die Anpassung an helle Umgebung. Die Anpassung wird aber noch ganz bedeutend dadurch gesteigert, daß *Crangon*

in weißer Umgebung große Mengen weißen Pigmentes zu expandieren vermag.

Chromatophorentypus eines Weißtieres: Während das braunschwarze Pigment ganz, das rote ziemlich zurückgezogen verharret, kann das gelbe Pigment mehr oder wenig starke Stadien der Expansion oder Kontraktion inne haben. Stets überflügelt das weiße Pigment die drei anderen Pigmente an Ausdehnung.

Anpassungsdauer bei Weißtieren: MEGUŠAR schreibt in seiner Arbeit (S. 651): „Sehr hohe Lichtintensitäten sind entgegen der Meinung anderer Forscher (die nach MEGUŠARS Ansicht meist zu kurz beobachteten) der Pigmentbildung sehr günstig. Die helle Färbung bei Haltung auf weißem Grund ist nur vorübergehend.“ Diesen Satz möchte MEGUŠAR gerne verallgemeinert wissen, um damit seine Behauptung zu stützen, daß von einer Anpassung der Crustaceen an die Farbe der Umgebung keine Rede sein kann.

Es galt also nun Dauerversuche mit *Crangon* anzustellen, bei denen die Tiere lange Zeit in weißen Schalen gehalten wurden. Die Dauerversuche wurden mit 40 Tieren verschiedener Größe begonnen, die am 8. Mai 1925 auf hellem Sandgrund in der Kieler Bucht gefangen wurden. Nach eintägigem Aufenthalt in einem Sandaquarium wurden die Tiere in eine große weiße Schale gesetzt und bei diffusem Tageslicht gehalten. Um nun labil veranlagte oder vor der Häutung stehende Individuen auszuschalten, wurden Tiere, die trotz der hellen Umgebung Dunkelung zeigten, in andere weiße, unter gleichen Bedingungen wie der Hauptbehälter stehende Schalen verbracht und dort weiter beobachtet.

Verlauf und Ergebnis dieses Dauerversuchs zeigt wohl am besten die beigegefügte, natürlich hier etwas verkürzt wiedergegebene Protokolltabelle (Tab. 2). Dabei bedeuten die Pfeile die Verbringung der zu isolierenden Tiere in andere Behälter. (*H* = Helltiere, *D* = angedunkelte Tiere.) Ein völliges Dunkelwerden, also Maximalexpansion des sepiabraunen Pigmentes, ist bei dem Versuch überhaupt nicht beobachtet worden.

Der Versuch wurde mit dem gleichen Ergebnis, das die Tabelle veranschaulicht, und in der gleichen Weise vom 8. V. bis 19. V. fortgeführt.

Wenn auch die Versuchsdauer von 10 Tagen schon als lange genug bezeichnet werden darf, so sei doch noch hinzugefügt, daß vier weitere Beobachtungstiere während 4 ja sogar 7 Wochen, solange sie eben in weißen Schalen gehalten wurden, keinerlei Änderungen ihres hellen Habitus zeigten.

Es ist also für *Crangon vulgaris* bewiesen, daß von einer „nur vorübergehenden Dauer“ der Hellanpassung keine Rede sein kann.

Es sei schon hier auf die fehlerhafte, unklare Darstellung MEGUŠARS (s. oben) hingewiesen; er setzt hohe Lichtintensität gleich mit

Tabelle 2. Auszug aus dem Versuchsprotokoll über *Dauer der Hellanpassung*.

Zeit der Beobachtung	Zahl der $\begin{matrix} H = \text{Helptiere} \\ D = \text{Dunkeltiere} \end{matrix}$ in			
	Hauptbehälter I	Behälter II	Behälter III	Behälter IV
9. V. 25 10—10 ³⁰ a. m.	40 Tiere aus Sand-aquarium I entnommen, befinden sich in deutlich. Aufhellung			
12 ³⁰	36 H 4 D	→ 4 D		
4 ⁰⁰	34 H 2 D	2 H 2 D	2 D ↑	
11. V. 25 11 ⁰⁰	31 H 2 D	2 H 2 D	2 D 3 D ↑	
12. V. 25 11 ⁰⁰	31 H	[1 Tier †] 3 H	[1 Tier †] 1 H 3 D	
13. V. 25 9 ⁵⁶	30 H 1 D	2 H 1 D	2 H 2 D	1 D ↑
12 ⁴⁵	30 H	3 H	2 H 2 D	1 D
5 ⁰⁰	30 H	3 H	3 H 1 D	1 D
15. V. 25 9 ³⁰	29 H 1 D	3 H	3 H 1 D	1 D 1 D ↑
11 ⁰⁰	29 H	3 H	3 H 1 D	1 H 1 D

Haltung auf weißem Grund. Auf diese Frage wird später noch gründlich eingegangen werden. Hier sei bloß die Beobachtung angeführt, daß zuweilen Tiere in weißer Schale Dunkelung zeigen, wenn sie starkem Sonnenlicht ausgesetzt sind. Dieses Dunkelwerden bei direkter Sonnenbestrahlung kommt lange nicht in allen Fällen vor und hat nichts zu tun mit der „Haltung auf weißem Grund“, deren Dauerwirkung (Hellfärbung der Tiere) in dem oben beschriebenen Dauerversuch genügend gekennzeichnet ist.

b) Tiere in schwarzer Umgebung.

Bringt man Tiere in einen dunklen Behälter (schwarz verklebte Glasschale oder Akkumulatoren-glas), so beginnt nach etwa 5 Minuten eine überall deutlich wahrnehmbare Expansion des dunklen Pigmentes. Aus den Hauptstämmen der Chromorhizen schiebt sich überall der

dunkle Farbstoff in Nebenäste. Im Verlauf der nächsten Viertel- bis Halbenstunde werden immer feinere und feinste Ramifikationen der Chromorhizen mit dem sepiabraunen Pigment erfüllt. Schließlich zeigt sich ein unentwirrbares Geäste. Dabei durchdringen sich die Ausläufer benachbarter Chromatophoren so innig, daß die einzelnen Zellbezirke kaum gegeneinander abgegrenzt werden können. Jedoch kann man auch bei schärfster Beobachtung mit starker Vergrößerung nirgends eine Verschmelzung der Chromorhizen verschiedener Zellen beobachten. Auch die Ausläufer ein und derselben Chromatophoren münden nie ineinander ein.

Die Dunkelfärbung tritt am ersten am Telson deutlich in Erscheinung. Es darf bestimmt angenommen werden, daß dies nicht etwa auf einer erhöhten Durchsichtigkeit dieser Körperstellen beruht. Die hier befindlichen Farbzellen scheinen viel leichter anzusprechen wie die Chromatophoren des übrigen Körpers.

Nicht so rasch wie die Expansion des dunklen Pigmentes beginnt die Ballung der hellen Pigmente nach Verbringung eines mehr oder weniger hellen Tieres in dunkle Umgebung. Nach 10, ja erst nach 15 Minuten weichen das weiße und das gelbe Pigment zurück. Und gar das rote Pigment zeigt noch geringere und langsamere Veränderungen. So kann es vorkommen, daß sich das weiße und vor allem das gelbe Pigment immer noch in halbstarker Expansion befinden, während die Expansion des sepiabraunen Pigmentes und somit die Dunkelfärbung des Tieres schon nahezu ihren Schlußpunkt erreicht hat.

Nach 45, 60 oder auch erst 75 Minuten pflegt in der großen Mehrzahl der Fälle die Dunkelfärbung vollkommen zu sein: das sepiabraune Pigment erfüllt die feinsten Ausläufer der Chromorhizen, das weiße Pigment ist völlig, das gelbe ganz oder wenigstens fast ganz kontrahiert; das wenig bedeutsame rote Pigment nimmt eine unregelmäßige Zwischenstellung ein.

Auch Tiere, die längere Zeit in weißer Umgebung gehalten worden waren, brauchen nicht länger als andere bis zur vollen Expansion des dunklen Pigmentes. Nur die Retraktion der hellen Farbstoffe vollzieht sich langsamer als bei Tieren, die aus dem Sandaquarium oder dem Fangglas in dunkle Umgebung gebracht wurden.

Wie schon oben (S. 201) angedeutet, nimmt die bei fast allen Tieren in der Mitte des ersten Abdominalsegmentes gelegene Chromatophore eine eigenartige Sonderstellung ein. Bei ihr verlaufen nämlich die Bewegungen der Pigmente nicht so gesetzmäßig und ausgeprägt wie bei allen übrigen Chromatophoren. Sie enthält meist ebenso viel weißes, gelbes als auch dunkles Pigment. Schon bei Haltung in weißer Schale pflegt das dunkle Pigment nie völlig kontrahiert zu sein. In dunkler Umgebung aber zeigt diese Chromatophore nur eine schwache Expansion

des dunklen Pigmentes, die kaum die mit weißem oder gelbem Farbstoff erfüllten Chromorhizen zu überflügeln vermag; denn die hellen Pigmente, vor allem das gelbe, ziehen sich auch bei längerer Haltung in dunkler Umgebung nur wenig zurück. Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß diese Zelle zu keinerlei extremen Pigmentbewegungen befähigt ist.

Die Dauer der Anpassung an dunkle Umgebung ist unbegrenzt und auch keinerlei wesentlichen Schwankungen unterworfen. Daß in der Stärke der Ausprägung bei den verschiedenen Individuen Unterschiede

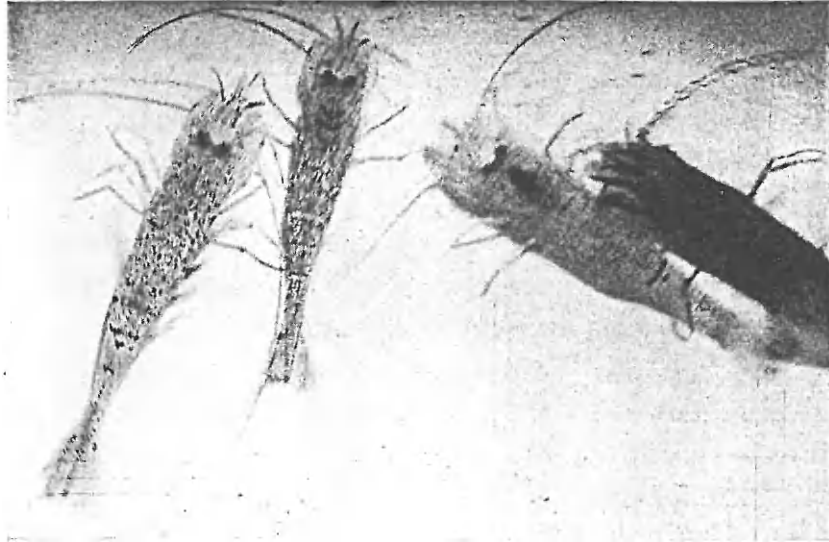


Abb. 10. Momentaufnahme, den Gegensatz zwischen Hell- und Dunkeltieren zeigend.

auftreten, ist selbstverständlich. Wie stark im Normalfall der Gegensatz zwischen Hell- und Dunkeltieren ist, zeigt die Momentaufnahme Abb. 10.

c) Tiere in gelber Umgebung.

Die Anpassung der Garneelen an helle und dunkle Umgebung war ja schon lange bekannt. Wie weit aber eine Anpassung an Farben möglich sei, das war zwar für *Hippolyte varians* nachgewiesen, für andere Garneelen aber fehlten noch ausgedehntere Versuche in dieser Richtung. Auch DEGNER berichtet nichts darüber, obwohl er mit *Palaemon* und *Crangon* arbeitete.

Bringt man einen *Crangon* in ein Glasgefäß, das mit Papier von der Farbe gelb₄ der HERINGSchen Farbpapiere verklebt ist, so kann man nach etwa 2 Stunden folgendes beobachten: das dunkle Pigment nimmt eine Mittelstellung ein, es ist schwach expandiert, der Farbstoff ist nur in die Hauptstämme der Chromorhizen eingedrungen; nirgends erfüllt er die feineren Ramifikationen. Meist etwas stärker als das sepiabraune ist das weiße und gelbe Pigment expandiert. Der rote Farbstoff bleibt in mehr oder weniger starker Ausdehnung. Makroskopisch betrachtet

bemerkt man an dem Tier eine schwache Andunkelung, doch ist das Telson hell und nicht wie bei Tieren, die man in ein schwarzes Gefäß verbrachte, deutlich dunkel.

Nach 15—24 Stunden aber, manchmal auch noch viel später (36 bis 48 Stunden), zeigt sich ein ganz anderes Bild: das sepiabraune Pigment behält zwar seine schwache Expansion in den meisten Farbzellen, doch wird es überall vom gelben Pigment nach allen Seiten weit überragt. Eigenartig ist, daß das weiße Pigment in vielen Zellen, in denen es vor der Verbringung in gelbe Umgebung deutlich ausgeprägt war, nun nicht mehr oder nur in Spuren vorhanden ist. Dazu kommt noch die Beobachtung, daß das gelbe Pigment nun in viel größerer Menge auftritt als früher. Eine *Vermehrung* des gelben Pigmentes, durch den Aufenthalt in gelber Umgebung hervorgerufen, steht also außer Frage. Diese Vermehrung ist leider nicht meßbar, da man ja die frühere Menge des mehr oder weniger kontrahierten Farbstoffs zahlenmäßig nicht zu erfassen vermag. Es scheint außer Zweifel zu stehen, daß die Vermehrung des gelben Pigmentes auf Kosten des weißen geschah. So läßt sich jedenfalls die Reduktion des weißen Farbstoffes zwanglos erklären.

Durch die Tatsache, daß zur Anpassung an gelbe Umgebung nicht nur die Expansion, sondern auch eine Vermehrung des Farbstoffes vonnöten ist, wird auch erklärt, warum die Anpassungszeit eine verhältnismäßig lange sein muß.

Meist nach zweitägigem Aufenthalt des Tieres in gelber Umgebung ist auch makroskopisch die Gelbanpassung deutlich sichtbar: das ganze Tier ist an allen Körperteilen mattgelb.

Sind schon bei der Anpassung an weiße und schwarze Umgebung die individuellen Verschiedenheiten sehr groß, so ist das in noch stärkerem Maße bei der Gelbanpassung der Fall. Etwa 20 vH der Tiere zeigen sie nur schwach, so daß von einer biologischen Wirksamkeit bei ihnen keine Rede sein könnte. Die große Mehrzahl aber, etwa 60 vH, sind der Gelbanpassung in dem Maße fähig, wie sie oben beschrieben wurde. Der Rest von 20 vH aber vermag sich in nahezu vollkommener Weise an die gelbe Umgebung anzupassen. Diese Steigerung der Anpassung beruht weniger auf einer besonders starken Bildung und Expansion des gelben Farbstoffes, als auf einer weitgehenden Kontraktion des dunklen Pigmentes, durch die natürlich die Wirksamkeit des Gelb im Verein mit erhöhter Transparenz erheblich gesteigert wird.

Die Anpassung an gelbe Umgebung ist genau so beständig wie die an weiße und schwarze Umgebung. Über 2 Monate lang wurden Tiere in gelbverklebten Schalen gehalten, ohne eine Änderung ihrer Färbung zu zeigen. Dabei wurden die Faktoren Temperatur, Ernährung, Sauerstoffgehalt des Wassers in weitgehendster Weise verändert, ohne daß dies eine Änderung der Gelbfärbung zur Folge gehabt hätte.

Nur mit großer Zurückhaltung sei hier eine an mehreren Tieren gemachte Beobachtung mitgeteilt. Bringt man Tiere in Gefäße, die nicht mit dem satten goldenen Gelb₄ der HERINGSchen Farbpapiere, sondern mit dem blassen grünlicheren Gelb₅ verklebt waren, dann schienen auch die Tiere einen derartigen blässeren Farbton anzunehmen. Hervorgerufen wurde diese Farbe aber nicht etwa durch eine Änderung des gelben Pigmentes selbst, sondern durch eine stärkere Beteiligung des weißen Pigmentes. — Ebenso wurde beobachtet, daß Tiere orangegelber Umgebung (Nr. 3 der HERINGSchen Farbpapiere) sich deutlich anpaßten. Dabei zeigte sich außer dem gelben auch der rote Farbstoff in ziemlich starker Expansion.

d) *Tiere in roter Umgebung.*

Brachte schon der Erfolg der Gelbanpassung einige Überraschung, so war noch verwunderlicher zu sehen, daß *Crangon vulgaris* sich auch an rote Umgebung anzupassen vermag.

Nach Verbringung in ein mit rotem Papier verklebtes Glasgefäß zeigten die Tiere nach den ersten Stunden ein ähnliches Verhalten wie bei den eben beschriebenen Versuchen der Gelbanpassung: die vier Pigmente nehmen eine ziemlich gleichmäßige mittlere Expansion ein. Etwa 24 Stunden nach Versuchsbeginn aber ist der weiße und der gelbe Farbstoff ziemlich kontrahiert, der sepiabraune verharret in mittelstarker bis schwacher Expansion, feinere Ramifikationen erfüllt er niemals. Der rote Farbstoff aber erreicht seine völlige Expansion. Auch bei der Rotanpassung spielt Vermehrung des in Frage stehenden Pigmentes eine Rolle. Nach etwa 3 Tagen ist die Anpassung vollendet: die Tiere sehen schwach ziegelrot aus. In weniger ausgeprägten Fällen zeigen sie eine mitteldunkle Färbung mit rötlichem Schimmer. Bei solchen Tieren überwiegt die zwar starke Expansion des roten Pigmentes die Ausdehnung des dunklen nur wenig oder gar nicht.

Es ist wohl nicht verwunderlich, daß der Prozentsatz der Tiere, die die Rotanpassung nicht deutlich zeigen, ziemlich hoch ist. Er beträgt ungefähr 40 vH. Die Gründe dafür sind leicht einzusehen: das rote Pigment ist ja von allen vier Pigmenten bei weitem in geringstem Maße vertreten. Zudem hat es, wie oben schon erwähnt wurde, die geringste Beweglichkeit. Nie kann man bei *Crangon vulgaris* beobachten, daß der rote Farbstoff feinere Ramifikationen des Chromorhizensystemes erfüllt. Das Zustandekommen der Rotanpassung ist also sehr stark davon abhängig, wie weit das dunkle Pigment die schwache Expansion des roten zur Wirkung kommen läßt. Je schwächer die Expansion des sepiabraunen Farbstoffes, um so stärker ist die Wirksamkeit des roten. — Immerhin waren etwa 15 vH der Tiere fähig, die Rotanpassung in ganz wunderschöner, stark in die Augen fallender

Ausprägung zu zeigen, die restlichen 45 vH zeigten sie immer noch deutlich genug.

Bei mehreren Exemplaren, die die Rotanpassung nicht ausgeprägt zeigten, aber doch lange Zeit in Rotbehältern verweilten, war folgende nicht ganz erklärbare Beobachtung zu machen: Das dunkle Pigment war verhältnismäßig stark expandiert, erfüllte auch Seitenäste der Chromorhizen, aber es hatte nicht die sonstige tiefdunkle, satte, fast schwarze Färbung, sondern zeigte deutlich eine rötliche, mehr kastanienfarbene Tönung, die auch bei makroskopischer Betrachtung des Tieres auffiel.

Die Anpassung an rote Umgebung dauert ebenso wie die Gelbanpassung solange an, als das Tier eben in dem betreffenden Behälter gehalten wird. Auch die Häutungen ändern nichts an der Färbung der Tiere.

e) *Verhalten der Tiere in Umgebungen, deren Farbe keiner der vier Pigmentfarben entspricht.*

Natürlich wurde auch untersucht, ob *Crangon vulgaris* eine Anpassungsfähigkeit zeigt in Gefäßen, die nicht mit weißen, schwarzen, gelben oder roten, sondern mit andersfarbigen Papieren verklebt waren.

Verwendet wurden folgende Farben der HERINGSchen Farbpapiere: helleres und dunkleres Grün, Blau und Purpur. — Aber auch bei langer Versuchsdauer ergaben alle Versuche in dieser Richtung ein negatives Ergebnis. Die Tiere in den grünen Behältern wiesen meist eine mittelstarke, nicht sehr gesetzmäßige Expansion der Pigmente auf und zwar sowohl der hellen als der dunklen Elemente. Die Tiere in den blauen und purpurnen Gefäßen aber verhielten sich in der Regel ähnlich wie Dunkeltiere (starke Expansion des sepiabraunen Pigmentes).

Der Befund, daß sich *Crangon vulgaris* an farbige (rote und gelbe) Umgebung so hervorragend anzupassen vermag, legt — ebenso wie schon die Befunde KEEBLES und GAMBLES — die Vermutung sehr nahe, daß für den sympathischen Farbwechsel von *Crangon vulgaris* nicht die Beleuchtungsstärke (andere Ausdrücke hierfür sind Lichtintensität, Helligkeit), sondern die Wellenlänge des Lichtes von ausschlaggebender Bedeutung ist. Auch V. BAUER und E. DEGNER (1913) weisen darauf hin, daß bei der Gattung *Crangon* die Lichtintensität nur geringfügige Wirkungen hervorruft. Noch aber ist der exakte Beweis für die überwiegende Wirksamkeit der Umgebungsfarbe nicht erbracht. Und da ja wohl auf keinem Gebiet der Farbwechselphysiologie solche Unklarheit herrschte — eine ruhmvolle Ausnahme macht die eben genannte Arbeit von BAUER und DEGNER — wie bei der Behandlung des gekennzeichneten Problems, so dürfen die folgenden Untersuchungen wohl einiges Interesse beanspruchen.

IV. Einwirkung von Beleuchtungsstärke und Wellenlänge des Lichts auf den sympathischen Farbwechsel von *Crangon vulgaris*.

a) Theoretische Vorbemerkung.

Es muß endlich einmal mit allem Nachdruck darauf hingewiesen werden, daß sich die beiden Faktoren Beleuchtungsstärke und Wellenlänge niemals trennen lassen. Man kann ein Tier weder einem farblosen Licht von einer bestimmten Intensität, noch einer bestimmten Farbe ohne Helligkeit aussetzen. Alle Versuche und Behauptungen (wie sie sich bei MEGUŠAR so reichlich finden), die von einer Trennung dieser beiden Faktoren sprechen, sind also hinfällig. Wir haben nur die Möglichkeit, den einen dieser beiden Faktoren konstant zu halten und den anderen zu variieren.

Fehlerhaft ist eine Art von Versuchen, wie sie ähnlich von MATZDORFF u. a. gemacht wurden: man läßt auf ein Tier mit Hilfe des Spektralapparates monochromatisches Licht fallen. Das Tier bleibt dunkel. Nun läßt sich aber nicht ohne weiteres schließen, daß die Wellenlänge des verwendeten monochromatischen Lichtes ohne Einfluß sei; denn es wirkt ja doch auch die weitere Umgebung außerhalb des Lichtstrahles auf das Tier. Wenn uns nachts auf der Landstraße ein Automobil mit noch so helleuchtenden Scheinwerfern begegnet, so haben wir doch noch lange nicht die Empfindung, es sei Tag, sondern wir nehmen trotzdem noch die Dunkelheit außerhalb des Lichtkegels deutlich wahr.

Trotzdem, wie oben gesagt, die starke Anpassungsfähigkeit des *Crangon* an verschiedene Farben den Gedanken sehr nahe legt, daß die Wellenlänge des von der Umgebung ausstrahlenden Lichtes der wesentlich bestimmende Faktor des sympathischen Farbwechsels sei, so mußte doch eine neue, exakte Untersuchungsmethode ausfindig gemacht werden, um dies wenigstens für *Crangon* endgültig zu beweisen. Eine Entscheidung der Frage war um so reizvoller, da ja auch noch FUCHS (in WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie) annahm, daß einzig und allein die Lichtintensität und nicht die Wellenlänge der auf das Tier fallenden Strahlen den sympathischen Farbwechsel bedingten. Auf dem gleichen Standpunkt steht auch HOBGEN in seiner erst 1924 verfaßten Monographie des Farbwechsels.

b) Die Grauserien und ihr Ergebnis.

Der Grundgedanke der neuen Versuchsmethode war der, an ein und derselben Chromatophore die Wirkungen der verschiedensten Helligkeitsstufen zu beobachten und damit die Wirkung einer Umgebung zu vergleichen, die Licht von einer spezifischen Wellenlänge ausstrahlt.

Um diesen Gedanken durchzuführen, erwies sich folgende Versuchstechnik am geeignetsten: Glasbehälter von der gleichen Form wurden an Boden und Seitenwänden mit HERINGSchen Papieren verklebt und

zwar das erste mit Weiß, das nächste mit ganz lichtem Grau, das dritte mit etwas dunklerem Grau usw. bis Schwarz. So waren 12 nahezu kontinuierliche Helligkeitsstufen geschaffen.

Nun wurde ein Tier in den ersten mit Weiß verklebten Behälter gebracht, meist vormittags um 11 Uhr. Am nächsten Morgen um 9 oder 9^{1/2} Uhr etwa kam das Tier zur Untersuchung: eine schon vorher ausgewählte, leicht erkennbare Chromatophore — sie sei nach dem Vorbilde von BAUER und DEGNER (1913) kurz Kontrollchromatophore genannt — wurde so rasch als möglich aufs genaueste abgezeichnet. Dann kam das Tier nochmals für 1—2 Stunden in den Behälter zurück, da sich zuweilen während der Untersuchung kleine Pigmentverschiebungen (meist leichte Expansion des dunklen Pigmentes) bemerkbar machten. Nach Verlauf dieser 1—2 Stunden, in denen sich das Tier von der Untersuchung „erholt“, also wieder genau an seine Umgebung angepaßt hatte, wurde die vorher gemachte Zeichnung nochmals rasch kontrolliert und das Tier dann in den nächst dunklen Behälter überführt.

So durchlief das Tier sämtliche zwölf Helligkeitsstufen. Manchmal war es bei der Lebhaftigkeit der Tiere keine leichte Aufgabe, die Kontrollchromatophore gut und naturgetreu aufs Papier zu bekommen. — Natürlich wurde für die ganze Dauer des Versuches peinlich auf die Gleichheit aller anderen Faktoren (Temperatur, Ernährungszustand, regelmäßiger Wasserwechsel alle 24 Stunden) geachtet. Tiere, die sich während des Versuchs häuteten, wurden ausgeschaltet.

Die Versuchsgefäße waren im Aquarienraum des Zoologischen Institutes so aufgestellt, daß sie tagsüber ziemlich gleichmäßiges Licht bekamen. Wenn sich natürlich auch die Lichtquelle im Laufe des Tages änderte, so war sie doch für den Aufenthalt des Versuchstieres in jedem der zwölf Behälter konstant. Zu dieser konstanten Lichtquelle kam nun auf jeder der zwölf Helligkeitsstufen eine variable Lichtquelle, nämlich die Helligkeit des betreffenden Papiers.

Hat nun das Versuchstier die zwölf Helligkeitsstufen durchlaufen, so bringt man es in einen mit gelbem, bzw. rotem Papier verklebten Behälter unter sonst gleichen Bedingungen. Nach Ablauf der entsprechenden Zeit (24—72 Stunden) untersuchte ich nun die auf den zwölf Graustufen abgemalte Chromatophore.

Da ohne Zweifel der Helligkeitswert des Farbpapieres (gelb oder rot) zwischen weiß und schwarz liegt, also einer der zwölf Graustufen annähernd entsprechen muß, so müßte, wenn nur die Beleuchtungsstärke nicht aber die Wellenlänge auf die Chromatophoren zu wirken vermöchte, die Kontrollchromatophore nach dem Aufenthalt im Farbbehälter so aussehen wie auf einer der Graustufen. Zeigt aber die Kontrollchromatophore nach dem Aufenthalt des Tieres im Farbbehälter ein typisch anderes Aussehen als auf irgendeiner der Helligkeitsstufen,

dann ist bewiesen, daß für den sympathischen Farbwechsel bei *Crangon vulgaris* die Wellenlänge des von der Umgebung ausstrahlenden Lichtes von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Soweit über das Prinzipielle der Versuchsmethode. Ihr in den vielen, sorgfältig durchgeführten Serien stets wiederkehrendes Ergebnis war, daß die Kontrollchromatophore nach dem Aufenthalte des Tieres im Farbbehälter ein spezifisch anderes Aussehen zeigte, als auf jeder der zwölf Helligkeitsstufen. Stets war nach dem Aufenthalt im Farbbehälter das entsprechende Pigment (gelb bzw. rot) ganz auffallend stark expandiert, während die anderen Pigmente sehr zurücktraten.

Der in mancher Beziehung interessante Verlauf der Versuche sei an zwei Beispielen näher geschildert.

a) Grauserie mit Gegenüberstellung von Gelb (vgl. Taf. II Abb. 1—10).

Aus der größeren Anzahl der zur Verfügung stehenden Beispiele sei der Versuch mit dem Tier „ β “ herausgegriffen.

Das Tier war vor Beginn des Versuches nie in gelben Gefäßen gehalten worden, so daß keine Anreicherung von gelbem Pigment möglich gewesen war. Als Kontrollchromatophore wurde eine auf dem ersten Abdominalsegment lateral gelegene Farbzelle gewählt.

(Anmerkung. Es empfiehlt sich, die Kontrollchromatophore aus den Farbzellen der ersten drei Abdominalsegmente zu wählen. Die Gründe dafür ergeben sich zum großen Teil direkt aus der eingangs gegebenen Beschreibung des Chromatophorensystems. Die Chromatophoren des Cephalothorax enthalten häufig sehr viel weißes Pigment; die des 4. und 5. Abdominalsegments aber sind so reich an gelbem und rotem Pigment, daß eine Durchführung des hier angetretenen Beweises zwar sehr leicht und überzeugend wäre, aber doch erheblich an Stoßkraft verlieren würde. Die Chromatophoren der letzten beiden Segmente und des Telson aber bieten wegen der stärkeren Beweglichkeit dieser Körperteile der ohnehin schon nicht ganz einfachen Untersuchung erhebliche Schwierigkeiten. Das Gleiche gilt natürlich auch von den Farbzellen der Gliedmaßen. Die Chromatophoren der ersten drei Abdominalsegmente aber enthalten alle Pigmente in dem durchschnittlich gesetzmäßigen Maßverhältnis.)

Die hier gewählte Kontrollchromatophore enthielt folgende drei Pigmente:

Sepiabraun etwa	65 vH,
Gelb	„ 25 „
Rot	„ 10 „

Das Mengenverhältnis ist nach dem Befund zu Beginn des Versuches nur grob abgeschätzt. Die auf Tab. 3 gegebene Darstellung ist ein Auszug aus dem Versuchsprotokoll. Angaben wie „Wasserwechsel“ — „Temperatur“ usw. sind der Kürze und Bedeutungslosigkeit wegen weggelassen.

Die farbige Wiedergabe einer anderen Grauserie mit Gegenüber-

Tabelle 3.

Gekürztes Versuchsprotokoll über eine Grauserie mit Gegenüberstellung von Gelb.
Tier „ β “.

Beobachtungs- zeit		Versuchsverlauf	Beobachtung
Tag	Stunde		
1925 14. I.	8 ³⁰	Mittelgroßes Tier (4,2 cm) aus Sandaquarium II ent- nommen. Wahl der Kontrollchromato- phore.	Kontrollchromatophore: Lage: Auf dem 1. Abdominal- segment, etwas rechts der Mittel- linie, nahe am vorderen Rande des Segmentes. Enthält sepiabraunes, gelbes und rotes Pigment in normalen Mengen- verhältnissen.
15. I.	8 ⁵⁵	Tier in weißes Gefäß ver- bracht.	Die Kontrollchromatophore zeigt drei Hauptkomplexe mit <i>sepiabrau-</i> <i>nem</i> Pigment. — Darüber gelagert ist <i>gelbes</i> Pigment: Hauptmasse zentral, drei kaum expandierte Arme. — <i>Rot</i> in geringer Menge im Zentrum kontrahiert (siehe Taf. 2 Abb. 1). Während der Beobachtung be- ginnt sich das dunkle Pigment etwas zu expandieren.
	8 ²⁰	Untersuchung:	
16. I.	8 ⁵⁰	Zurück in den weißen Be- hälter.	<i>Sepiabraun</i> : Verhältnismäßigstar- ker Vorstoß des Pigmentes nach vier Richtungen. Nur kleinere Nebenäste. <i>Gelb</i> : Etwas stärker expandiert als gestern. <i>Rot</i> : Folgt der Bewegung des gelben Pigmentes (s. Taf. II Abb. 2).
	10 ⁰⁵	Tier in Behälter grau I ver- bracht.	
	9 ¹⁰	Untersuchung:	
	9 ⁴⁵	Zurück in grau I.	
	11 ⁰⁰	In grau II verbracht.	

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Beobachtungszeit		Versuchsverlauf	Beobachtung
Tag	Stunde		
1925 17. I.	9 ¹⁵	Untersuchung:	<i>Sepiabraun</i> : Weitere Ausbreitung des Pigmentes, vor allem auch in den Nebenästen. <i>Gelbes</i> Pigment ist in der schon gestern angedeuteten Richtung im Verein mit <i>Rot</i> noch etwas weiter vorgedrungen, bleibt aber immer deutlich hinter dem braunen Farbstoff zurück (s. Taf. II Abb. 3).
19. I.	10 ⁰⁵	In grau III.	<i>Sepiabraun</i> : Expansion deutlich fortgeschritten. <i>Gelb und Rot</i> : Keine wesentliche Änderung gegen grau II. (NB! In anderen Chromatophoren ist überall das <i>weiße</i> Pigment stark kontrahiert.) (s. Taf. II Abb. 4).
	10 ¹⁰	Untersuchung:	
20. I.	10 ⁵⁵	In grau IV.	Wenig Änderungen gegen grau III (s. Taf. II Abb. 5).
	8 ³⁰	Untersuchung:	
21. I.	9 ⁰⁵	Zurück in grau IV.	<i>Sepiabraun</i> : Bedeutender Fortschritt der Expansion. <i>Gelb</i> : Hat sich im Vergleich zu gestern merklich zurückgezogen und einige Nebenäste bereits verlassen (s. Taf. II Abb. 6).
	10 ³⁰	In grau V.	
	2 ⁰⁰	Untersuchung:	
22. I.	2 ³⁵	In grau VI.	Die mit <i>Sepiabraun</i> erfüllten Chromorhizen erscheinen trotz der Verästelungen knotiger, sind also mit mehr Pigment erfüllt als vorher. Retraktion von <i>Gelb</i> weiter fortgeschritten. <i>Rot</i> wenig veränd. (s. Taf. II Abb. 7).
	10 ⁰⁰	Untersuchung:	
23. I.	11 ⁰⁵	In grau VII.	<i>Sepiabraun</i> zeigt keine wesentl. Veränderung gegen Graustufe VII. <i>Gelb und Rot</i> : Deutlich weiter kontrahiert.
	8 ³⁰	Untersuchung:	

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Beobachtungszeit		Versuchsverlauf	Beobachtung
Tag	Stunde		
1925 23. I.	9 ²⁰	In grau VIII.	
24. I.	8 ¹⁰	Untersuchung:	<i>Sepiabraun</i>: Das knotige Aussehen ist verschwunden; überall feinere Verästelungen. <i>Gelb und Rot</i> sind der völligen Kontraktion nahe (s. Taf. II Abb. 8).
26. I.	9 ¹⁵ 10 ¹⁵	In grau IX. Untersuchung:	<i>Sepiabraun</i> kaum verändert. <i>Gelb und Rot</i> haben sich weiter zurückgezogen.
27. I.	11 ⁰⁵ 8 ⁴⁵	In grau X. Untersuchung:	<i>Sepiabraunes</i> Pigment erfüllt feinste, spinnwebartige Verästelungen, die sich natürlich im einzelnen unmöglich am lebenden Tier zeichnen lassen. <i>Gelb und Rot</i> ganz im Zentrum (s. Taf. II Abb. 9).
28. I.	9 ⁵⁰ 10 ⁰⁰	In grau XI. Untersuchung:	<i>Sepiabraun</i>: Kleine Steigerung der Expansion bemerkbar, sonst unverändert.
	11 ¹⁵	In Stufe XII = schwarz.	Keine weitere Expansion von <i>Sepiabraun</i> oder Retraktion von <i>Gelb und Rot</i> zu beobachten.
	12 ³⁰	In Glas, das mit Gelb ₄ verklebt ist.	
29. I.	2 ⁴⁰	Untersuchung: (s. Taf. II Abb. 10)	<i>Sepiabraun</i> ist nurmehr schwach expandiert; nur wenig Verästelungen. Der Zustand entspricht etwa dem Aussehen auf Graustufe II—III. <i>Gelb</i> jedoch ist überall voll expandiert, allerorts erheblich weiter als das braune Pigment. <i>Rot</i> macht die Bewegungen des gelben Pigments etwa in halbem Maße mit. NB: Dieser Befund gilt für etwa 90 vH aller Chromatophoren des Tieres.

stellung von Gelb findet sich, allerdings nur im Auszug, in v. BUDDENBROCK, Grundriß der vergleichenden Physiologie, Bd. 2, Tafel I.

Sowohl an den hier genau beschriebenen und dargestellten Serienbildern der Kontrollchromatophore, wie auch an den bei anderen Versuchen gewonnenen Bildern läßt sich eine interessante Beobachtung bezüglich des Verhaltens des gelben Pigmentes machen: während des Aufenthaltes in weißer Umgebung ist das gelbe Pigment nur schwach expandiert. Die Kontraktion des dunklen Pigmentes ist — wenigstens für diese weißarme Zelle — der Hauptfaktor zur Bewerkstellung der Anpassung. Auf der ersten Graustufe ändert das gelbe Pigment seine Stellung nur wenig. Auf der zweiten Stufe aber hat es sich deutlich ausgedehnt. Es behält diese Stellung auch noch auf Stufe 3. Man gewinnt unbedingt den Eindruck, daß dieses hellere Pigment die Wirkung des dunklen Farbstoffes mildern soll, da ja die Umgebung noch recht hell ist. Erst auf Stufe 4—7 zeigt sich ein langsamer Rückgang des gelben Pigmentes, bis es schließlich auf den dunkelsten Stufen ganz kontrahiert ist und das sepiabraune Pigment allein zu voller Wirkung kommen läßt.

β) Grauserie mit Gegenüberstellung von Rot (vgl. Taf. III Abb. 1—9).

Da bei der Grauserie mit Gegenüberstellung von Gelb der ganze Vorgang des Versuches ausführlich dargestellt wurde, mag es nun wohl genügen, nur die Zustände der Kontrollchromatophore auf den einzelnen Stufen kurz zu schildern. Zudem sprechen ja die beigegebenen Abbildungen deutlich genug.

Die Kontrollchromatophore, auf dem zweiten Abdominalsegment gelegen, enthält Sepiabraun in der üblichen Menge, Gelb verhältnismäßig wenig, während die Menge des roten Pigmentes sich zwischen der der beiden genannten Farbstoffe hält. Ähnlich wie bei der eben geschilderten Serie des Tieres „β“ zeigt sich auch hier, daß gelbes und rotes Pigment öfters gleichlaufende Bewegungen machen.

Verhalten der Kontrollchromatophore beim Aufenthalt des Tieres:

1. auf Weiß: *Sepiabraun* fast ganz kontrahiert. Kleine Expansion nach drei Richtungen.

Gelb mäßig expandiert.

Rot total kontrahiert.

Das rote und gelbe Zentrum lagern über dem Zentrum des sepiabraunen Farbstoffs (s. Taf. III Abb. 1).

2. auf Grau I: *Sepiabraun*: leichte Expansion nach allen Richtungen.

Gelb nur wenig mehr expandiert als auf weiß.

Rot unverändert (s. Taf. III Abb. 2).

3. auf Grau II: Mit *sepiabraunem* Pigment erfüllte Hauptäste zeigen sich deutlich in den drei schon bei Stufe 1 angedeuteten Richtungen. Bildung mehrerer Nebenäste.

Gelb dehnt sich, das *sepiabraune* Pigment überlagernd, in vier Richtungen deutlich aus.

Rot folgt den Bewegungen des gelben Farbstoffes.

4. auf Grau III: Das *sepiabraune* Pigment hat sich etwas weiter ausgedehnt. *Gelb* und *Rot* unverändert (s. Taf. III Abb. 3).

5. Grau IV: Weitere Expansion des *sepiabraunen* Farbstoffes, der nun in allen Richtungen mehrere Chromorhizen erfüllt.

Gelb und *Rot* gegenüber Grau III merklich zurückgezogen (s. Taf. III Abb. 4).

6. Grau V: *Sepiabraun*: langsam fortschreitende Expansion.

Gelb und *Rot* weitere Retraktion (s. Taf. III Abb. 5).

7. und 8. auf Grau VI und VII: Auf beiden Stufen ziemlich gleiche Verhältnisse.

Sepiabraun beginnt, feine knospenartige Ramifikationen ziemlich dick zu erfüllen.

Gelb: weitere Retraktion.

Rot: wenig verändert (s. Taf. III Abb. 6).

9. auf Grau VIII: *Sepiabraun*: weiteres Vordringen des Pigmentes in die feineren Ramifikationen. Dadurch ist der knospenartige Charakter dieser Verzweigungen, wie er auf den beiden vorhergehenden Stufen herrschte, verschwunden.

Gelb und *Rot* erfüllen nur noch kleine Ausläufer nahe dem Zentrum (s. Taf. III Abb. 7).

10. auf Grau IX: *Sepiabraun* erfüllt feinste Chromorhizen.

Gelb und *Rot* ganz kontrahiert im Zentrum.

11. auf Grau X: Das *sepiabraune* Pigment erfüllt eine verwirrende Menge spinnwebfeiner, vielverzweigter Chromorhizen.

Gelb und *Rot* unverändert (s. Taf. III Abb. 8).

12. auf Schwarz: Keine merkliche Änderung gegen Grau X.

Nach 2tägigem Aufenthalt in einem mit *rotem* Papier verklebten Gefäß (s. Taf. III Abb. 9):

Sepiabraun: zeigt nur ganz schwache, dünne Ausläufer nach drei Richtungen. Zustand ähnlich wie bei dem Aufenthalt des Tieres auf weiß.

Gelb, kaum bemerkbar, scheint wie von *Rot* verschlungen.

Rotes Pigment erfüllt in kurzen, aber meist dicken Strömen die zentrumnahen Chromorhizen. An vielen Stellen weiter expandiert als *Sepiabraun*.

Dieses Chromatophorenbild entspricht etwa 85 vH aller Chromatophoren des Versuchstieres. Auch in den monochromatisch-sepiabraunen Chromatophoren ist das dunkle Pigment nur ganz wenig expandiert.

Auch an dieser Kontrollchromatophore ließ sich die Beobachtung machen, auf die im Anschluß an die „Grauserie mit Gegenüberstellung von Gelb“ hingewiesen wurde: Bis zur Stufe Grau III dehnen sich die hellen Pigmente mit aus, dann aber erfolgt nach kurzem Stillstand fortschreitende Retraktion, bis auf Grau VIII etwa die völlige Kontraktion dieser Pigmente erreicht ist.

c) *Auswertung des Versuchsergebnisses.*

a) „Helligkeit oder Wellenlänge?“

Man muß bei der Bewertung der vorliegenden Versuchsserie vor allem im Auge behalten, daß es nicht auf die absolute, sondern auf die relative Expansion des der Umgebungsfarbe entsprechenden Pigmentes ankommt. Denn die relative Expansion eines Pigmentes, seine größere oder geringere Ausdehnung im Vergleich zu der der anderen Pigmente, bewirkt ja das Aussehen des ganzen Tieres, ist also der eigentlich wirk-same Faktor. Besonders ist das zu bedenken bei der Betrachtung der Grauserie mit Gegenüberstellung von Rot. Ein Gegner zweifelt vielleicht die Beweiskraft dieses Versuches an mit der Begründung, die Expansion des roten Pigmentes sei ja ganz minimal. Ganz richtig: Die absolute Expansion ist gering; es ist ja das rote Pigment bei *Crangon* überhaupt nur in geringen Mengen vorhanden und zudem ist es in seinen Bewegungen weitaus das trägste unter den vier Pigmenten. Aber seine relative Expansion ist bedeutend, da ja das dunkle wie auch das gelbe Pigment fast ganz kontrahiert sind und somit das rote Pigment allein zur Wirkung kommt. Zudem wird ja der makroskopische Anblick, der Habitus des Rot angepaßten Tieres, jeden Zweifel zerstreuen.

Keines der Chromatophorenbilder der zwölf Helligkeitsstufen läßt sich irgendwie auch nur annähernd in Kongruenz bringen mit dem Bild der Chromatophore nach dem Aufenthalt des Tieres in gelber oder roter Umgebung. Damit können wir wenigstens für *Crangon vulgaris* die Behauptung früherer Autoren, daß *nur* die Beleuchtungsstärke für das Zustandekommen des sympathischen Farbwechsels maßgebend sei, als unrichtig beiseite stellen. Der sympathische Farbwechsel bei *Crangon vulgaris* ist wesentlich bedingt durch die Einwirkung bestimmter Wellenlängen.

β) Der Farbensinn von *Crangon vulgaris*.

V. BUDDENBROCK definiert den Begriff „Farbensinn der Tiere“ in: Grundriß der vergleichenden Physiologie, Bd. I, S. 79, folgendermaßen: „Farbensinn bei Tieren bedeutet nichts anderes, als daß dieselben fähig sind, Licht von verschiedener Wellenlänge zu unterscheiden und durch qualitativ verschiedene Bewegungen auf dasselbe zu reagieren.“ Einige Zeilen weiter unten schreibt der gleiche Autor: „... Die Methoden, mit

deren Hilfe der Farbensinn der Tiere untersucht werden kann, sind verschieden. . . . Bei Fischen und Krebsen kann die Anpassung der Körperfärbung an die Umgebung studiert werden.“

Da wir ja nicht imstande sind, die *Farbempfindung* der Tiere zu prüfen, so besteht die oben angeführte Definition des tierischen Farbensinnes wohl zurecht, trotzdem sie sich nicht mit dem Sinneseindruck, sondern nur allgemein mit dem Reaktionseffekt befaßt, den eine Farbe bei einem Tier hervorruft.

Die Untersuchungen über die Einwirkung von Beleuchtungsstärke und Wellenlänge auf den Farbwechsel von *Crangon vulgaris* haben gezeigt, daß die Chromatophoren dieses Krebses auf bestimmte Farben (Gelb und Rot) spezifisch reagieren. Damit ist — der eingangs angeführten Definition entsprechend — der Farbensinn für *Crangon vulgaris* bewiesen.

Dieses Ergebnis ist darum von Bedeutung, weil der Farbensinn bei höheren Krebsen noch nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen ist. Angenommen wurde er ja von MINKIEWICZ für die Maskierungskrabben *Maja verrucosa* und *Maja squinado*. Jedoch ist bei diesen Versuchen der Helligkeitswert der in Frage stehenden Farben (Grün und Rot) nicht beachtet. Auch Versuche von KEEBLE und GAMBLE an *Hippolyte varians* scheinen für einen Farbensinn dieses Krebses zu sprechen; doch ist dafür von den beiden englischen Autoren kein exakter Beweis erbracht worden. Somit dürften die hier mitgeteilten Versuche an *Crangon vulgaris* der erste sichere Nachweis eines Farbensinnes bei höheren Krebsen sein. Für *Daphnien* ist ja ein Farbensinn schon länger nachgewiesen (Arbeiten von v. FRISCH, KOEHLER, KUPPELWIESER)¹⁾.

Über den Farbenwechselmechanismus bei *Crangon vulgaris*.

I. Fragestellung.

Über die Funktionsweise der Farbwechseleffektoren, der Chromatophoren, haben wir durch die vorzügliche DEGNERSche Arbeit genaue Kenntnis. Aber über die Reizleitung von Reizrezeptor zum Erfolgs-

¹⁾ Es könnte gegen die hier mitgeteilten Versuche vielleicht der Einwand gemacht werden, ich hätte nicht mit monochromatischen Farben gearbeitet; denn die HERINGSchen Farbpapiere sind natürlich Mischfarben. Diesem Einspruch ist zu entgegnen:

1. Monochromatische Farben kommen in der Natur nicht vor; sie kommen also für die Biologie des *Crangon* gar nicht in Frage.

2. Wenn die hier verwendeten HERINGSchen Farbpapiere auch Mischfarben sind, so zeigte eben das Tier eine spezifische Reaktion auf eine bestimmte Mischfarbe. Und ob ein Tier einen Farbensinn für monochromatische Farben oder für Mischfarben hat, das ist ja für die Lösung des Problems ganz einerlei. Denn niemand wird auf den Gedanken kommen, einen „Reinfarbensinn“ und einen „Mischfarbensinn“ bei Tieren unterscheiden zu wollen.

organ wußte man, wenigstens für *Amphibien*, *Reptilien* und *Krebse* bis vor kurzem in keiner Weise Bescheid. Man stellte sich analog dem, was man von den Fischen wußte, den Vorgang einfach so vor: der Reiz wird — wenigstens in den meisten Fällen — vom Auge aufgenommen und dann über das Zentralnervensystem der Chromatophore zugeleitet.

Gegen diese Theorie sprachen einige schwerwiegende Tatsachen:

1. Noch nie ist es gelungen, an den Farbzellen der Krebse Nervenendigungen festzustellen. Die verschiedensten Forscher haben alle möglichen Methoden angewendet, und doch ist ihnen nie ein Erfolg beschieden gewesen. Auch DEGNER hat sich mit diesem Problem beschäftigt. Er fertigte eine große Anzahl von Präparaten an (Methylenblaumethode und Osmiumsäureschwärzung), aber er konnte nur ein „dichtes Anlegen“ der Chromatophoren an die Nervenstränge, nirgends einen Zusammenhang beobachten.

2. Ich konnte — analog den Versuchen MENKES an *Idotheen* — bei *Crangon* das Zentralnervensystem des Abdomens an irgendeiner beliebigen Stelle durchschneiden, stets zeigte das Tier noch am ganzen Körper, auch an den hinter der Durchschneidungsstelle gelegenen Teilen, ungeminderte Bewegungsfähigkeit des Pigmentes, ungestörte Farbwechselfunktion.

Desgleichen führte ich die Durchschneidung des peripheren Nervensystems in der verschiedensten Weise des öfteren durch. Auch dadurch konnte die Anpassungsfähigkeit des Tieres nicht gestört werden.

Schon diese Befunde legten den Gedanken nahe, daß es sich mit der Reizleitung vom Auge zu den Chromatophoren anders verhalte als man bisher angenommen hatte.

Zwei weitere Tatsachen lenkten auf ganz neue Bahnen.

Das eine war die Kenntniss der vortrefflichen Arbeit von O. LOEWI „Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung“ (PFLÜGERS Archiv 189, 1921; 193, 1922). LOEWI stellte folgendes fest:

I. Bei Vagus- bzw. Akzeleransreizung am isolierten Kaltblüterherzen (*Rana esculenta* u. a.) übt der Herzhalt, auf andere, nicht gereizte Herzen übertragen, Vagus- bzw. Akzeleranswirkung (Verlangsamung und Beschleunigung der Herztätigkeit) aus.

Es ist also (wie schon BAYLIN 1920 vermutete) wenigstens für Vagus und Akzelerans bewiesen, daß Nerven auf dem Umweg der Bildung einer chemischen Substanz wirken.

II. Die Bildung der wirksamen Stoffe und ihre Übertragung in den Herzhalt erfolgt erst unter dem Einfluß der Nervenreizung.

III. Die Natur der Stoffe: beim Vagusstoff handelt es sich um Neurin oder vielleicht um Cholinester. Der Akzeleransstoff ist noch nicht gefunden.

Das für uns wesentliche ist die neue Erkenntnis der Nervenwirkung und vor allem die Möglichkeit ihrer Übertragung auf andere Individuen.

Es schien nach der Kenntnis der LOEWISCHEN Arbeiten die Annahme nicht aussichtslos, daß vielleicht auch beim Farbwechselmechanismus verwandte Verhältnisse vorliegen könnten.

Die Annahme wurde unterstützt durch eine zufällig gemachte Beobachtung: Zwei Gelbtiere wurden zusammen im gleichen Gefäß gehalten. Sie zeigten beide die oben beschriebene Anpassung an gelbe Umgebung. Auch das Chromatophorenbild unterschied sich in keiner Weise von den gewöhnlichen Befunden: starke Expansion des gelben, schwache Expansion des dunklen Pigments. — Eines Nachts nun fraß das stärkere Gelbtier seinen schwächeren Gefährten auf. Am Morgen zeigte sich die überraschende Wirkung dieser Mahlzeit: das Tier war so stark gelb geworden, wie ich es noch nie vorher gesehen hatte. Die Chromatophoren zeigten eine bedeutende Menge und Expansion des gelben Pigmentes und zudem war in den meisten Farbzellen das dunkle Pigment völlig kontrahiert.

Diese Beobachtung brachte uns — im Zusammenhang mit den oben dargelegten Gedankengängen — auf einen ganz neuen Weg, den Farbwechselmechanismus bei *Crangon* zu untersuchen. Es war ja bei der eben beschriebenen Beobachtung nicht anzunehmen, daß die Erhöhung der Gelbfärbung einfach dadurch entstanden sei, daß das Tier das gelbe Pigment seines Opfers verzehrt hatte. Nein, wir mußten uns die Sachlage folgendermaßen vorstellen: die starke Ausprägung der Gelbanpassung entstand durch die Aufnahme von irgendwelchen, wahrscheinlich in der Körperflüssigkeit lokalisierten Stoffen, die Expansion und vielleicht auch Vermehrung des gelben Pigmentes bewirken.

II. Versuchsverlauf und seine Ergebnisse.

Von dieser Hypothese ausgehend, mußte es nun unser Ziel sein, die Farbwechselreaktion eines Tieres durch Bluttransfusion auf ein anderes *nicht* angepaßtes Tier zu übertragen.

Der Versuchsverlauf, der zu diesem Ziel führte, sei nun im folgenden kurz beschrieben: Mit einer feinen Spritze wurde einem in dunkler Umgebung dunkel gewordenen Tier aus dem dorsalen Blutgefäß etwa $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{40}$ ccm Blut entnommen. Die Stelle der Blutentnahme wurde variiert, doch führte dies nie zu einer Änderung der Ergebnisse. Stets wurde darauf geachtet, daß die entnommene Flüssigkeit ganz klar war, so daß man also sicher sein konnte, nur Blutflüssigkeit und nicht etwa auch Teile irgendwelcher anderen Stoffe in der Spritze zu haben.

Die entnommene Flüssigkeit wurde nun einem Weißtier an irgendeiner Stelle — meist zwischen zwei Abdominalsegmenten — injiziert.

Dabei ist es sehr ratsam, daß man stets zu zweien arbeitet: der eine hält das Tier, der andere führt die Spritze.

Nach der Blutinjektion wurde das Weißtier, dem das Blut des Dunkeltieres eingespritzt worden war, wieder in seine *weiße* Schale gesetzt, so daß es also den optimalen Bedingungen für Hellfärbung ausgesetzt war.

Aber ganz entgegen den Umweltbedingungen begann sich bei den Versuchstieren bereits nach 5—8 Minuten das Telson dunkel zu färben. In 10—20 Minuten war auf dem ganzen Körper das dunkle Pigment deutlich expandiert: *Die Versuchstiere waren infolge der Transfusion von Blutflüssigkeit aus Dunkeltieren trotz der Umweltbedingungen dunkel geworden.* Sie behielten diese Dunkelfärbung 30, 60 Minuten, ja sogar bis 2 Stunden nach der Blutinjektion.

Nun lag natürlich der Einwand sehr nahe, daß die Dunkelfärbung durch den Stichreiz, durch die Blutvermehrung oder Blutdrucksteigerung usw. entstanden sein könnte.

Es gab nur eine einzige Methode, den

Kontrollversuch,

um alle die vielen in Betracht kommenden Fehlerquellen sicher auszuschalten: Wenn man einem Weißtier genau in der oben geschilderten Weise Blut eines anderen Weißtieres injiziert, dann ist nur der eine Faktor der Blutherkunft (von einem Weiß- bzw. Dunkeltier) verändert. Und in der Tat: spritzt man Blut eines Weißtieres einem anderen Weißtier ein, so zeigt es keine Expansion des dunklen Pigmentes, sondern behält unverändert seine Weißfärbung.

Durch diesen Kontrollversuch wird es also mit Sicherheit bestätigt, daß im Blut eines Dunkeltieres Stoffe vorhanden sind, die in ein in weißer Umgebung befindliches Weißtier eingespritzt, Expansion des dunklen Pigmentes bewirken.

Die Photographie, Abb. 11, zeigt zwei Weißtiere vor der Bluttransfusion. Die Abb. 12 zeigt die beiden nämlichen Tiere, das eine etwa 10 Minuten nach der Injektion von Blut eines Dunkeltieres, das andere (Kontrolltier) 10 Minuten nach der Injektion von Blut eines hellangepaßten Tieres.

Die Fehlschläge bei den Versuchen waren ganz gering. Von den 46 protokollierten Versuchen der Bluttransfusion von einem Dunkeltier in ein Helltier schlugen zwei Versuche fehl, in zwei Fällen also stellte sich keine deutliche Dunkelfärbung ein. In Prozent umgerechnet sind das 4,8 vH Fehler. — Bei den ebenfalls 46 protokollierten Kontrollversuchen (Bluttransfusion von einem Weißtier in ein anderes Weißtier)

mißlang nur ein Versuch, bei dem das Tier aus bis jetzt unbekannten Gründen dunkel wurde; das sind also nur 2,4 vH Fehler. Dieser geringe Fehlerbetrag vermag in keiner Weise die Beweiskraft der Versuche zu schmälern.

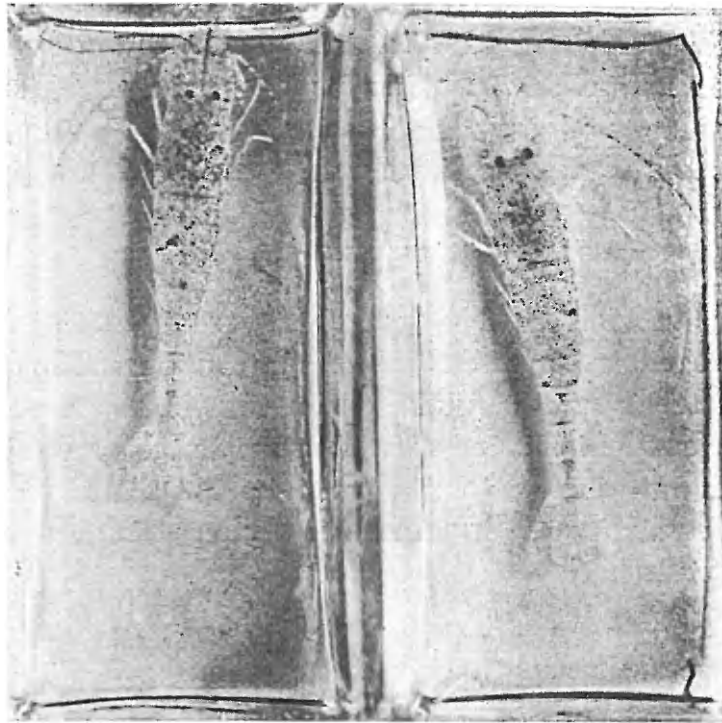


Abb. 11. A und B: Zwei Weißtiere vor der Bluttransfusion.

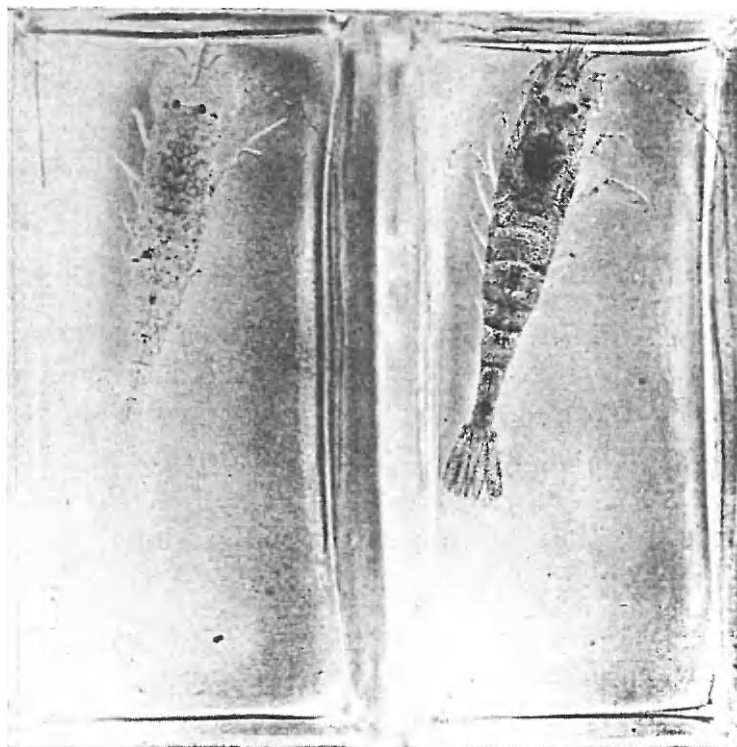


Abb. 12. Die gleichen Tiere A 10 Minuten nach der Injektion von Blut eines Weißtiers. B 10 Minuten nach der Injektion von Blut eines Dunkeltiers.

Nur ganz wenige Tiere gingen an den Folgen der Blutinjektion zugrunde. Diese Fälle sind natürlich unter den genannten 46 Versuchen nicht mitgerechnet.

Anders stand es mit den Tieren, denen Blut entnommen wurde: von ihnen ging ein großer Teil bald nach der Blutentnahme ein. — Einiges Interesse verdient auch die Beobachtung, daß die Weißtiere, denen bei den Kontrollversuchen Blut entnommen wurde, kurze Zeit nach der Blutentnahme starke Expansion des dunklen Pigmentes zeigten.

Setzt man ein Helltier, bei dem man vorher durch mehrere Vorprüfungen die Anpassungsgeschwindigkeit an dunkle Umgebung genau festgestellt hatte, nach der Injektion von Blut eines Dunkeltiers nicht in eine weiße, sondern in eine schwarze Schale, so zeigt sich, daß die Anpassungszeit um ein Drittel oder gar um die Hälfte verringert ist. Auch dieser Versuch wurde in mehreren Fällen stets mit dem gleichen Erfolg durchgeführt.

Natürlich versuchte ich auch eine Umkehrung des Versuches: ich injizierte Blut eines Weißtieres in ein Dunkeltier, das in seiner dunklen Umgebung belassen wurde. Hierbei blieb stets das Dunkeltier dunkel und zeigte keine Spur von Aufhellung.

Die Versuche über Änderung der Anpassungsgeschwindigkeit durch Bluttransfusion verlangen eine äußerst sorgfältige Vorprüfung jedes einzelnen Tieres. Sie werden noch weiter fortgesetzt. Möglicherweise findet sich hier der Weg, einen die *Hellfärbung* bewirkenden Stoff festzustellen.

III. Durch Bluttransfusion bewirkte Gelbfärbung.

Schöne Ergebnisse zeitigten auch folgende Versuche: Einem in weißer Schale befindlichen Helltier wurde Blutflüssigkeit eingespritzt, die einem *Gelbtier* entnommen worden war. Trotzdem das Tier nun weiterhin in der weißen Schale belassen wurde, stellte sich doch nach 10—15—30 Stunden starke Expansion des gelben Pigmentes ein, die dem Tier eine schwachgelbe Tönung gab. Die lange Dauer bis zum Eintritt der Reaktion erklärt sich aus dem oben über Gelbanpassung Gesagten.

Einen deutlichen Eindruck von der Wirkung der Gelbtransfusion geben die Bilder Taf. III Abb. 10—12. Hier ist dreimal die nämliche Chromatophore — als Kontrollchromatophore gleichsam — dargestellt: Zuerst bei Aufenthalt des Tieres in weißer Umgebung, dann in einer

mittleren Graustufe, Grau V—VI, um die Menge des dunklen Pigmentes zu zeigen und schließlich nach der Injektion von Blutflüssigkeit eines gelbangepaßten Tieres. Dabei ist deutlich die Anreicherung und die die anderen Pigmente überflügelnde Expansion des gelben Pigmentes zu erkennen.

Taf. III Abb. 13—15 zeigt in gleicher Weise die Kontrollchromatophore eines anderen Tieres. Hier ist eine Chromatophore gewählt, die ursprünglich sehr wenig gelbes Pigment enthielt. Aber auch hier stellt sich das gleiche Ergebnis ein, das die Wirkung der Gelbtransfusion kundgibt.

Bedeutend steigern läßt sich noch die Wirkung dieser Versuche, wenn man Tiere verwendet, die vorher schon in gelber Umgebung gehalten worden waren, also schon gelbes Pigment angereichert hatten. Injiziert man solchen Exemplaren nach nicht allzulänglichem Aufenthalt in weißer Schale Blut eines gelbangepaßten Tieres, so erhalten sie in etwa 5—10 Stunden eine deutlich zitronengelbe Färbung.

IV. Verwandte Versuche englischer und amerikanischer Autoren an Amphibien und Reptilien.

Zweieinhalb Monate nachdem ich im Januar und Februar 1925 die eben geschilderten Bluttransfusionsversuche an *Crangon vulgaris* durchgeführt hatte, erfuhr ich durch die schon zitierte Farbwechselmonographie von L. T. HOGBEN (1924) von den sehr ähnlich verlaufenen Versuchen, die an *Reptilien* und *Amphibien* vorgenommen worden waren. Eine klare Darstellung dieser Untersuchungen gibt v. BUDDENBROCK (Grundriß der vergleichenden Physiologie Bd. 2, S. 394 ff.). Hier sei nur kurz folgendes erwähnt:

Reptilien: REDFIELD arbeitete an *Phrynosoma*. Durch den Einfluß von Störungsreizen wird dieses Tier bleich. Dieses Ausbleichen konnte nun REDFIELD durch Bluttransfusion auf andere ungereizte Tiere übertragen. Außerdem gelang ihm der Nachweis, daß der Reiz vom Reizempfänger zur Nebenniere geleitet wird, dort innere Sekretion (Adrenalin) hervorruft und dann auf dem Blutwege durch den ganzen Körper verbreitet wird. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Amphibien* (Arbeiten von SMITH, ALLEN, HOGBEN u. a.). Nur leistet hier die Hypophyse, was bei den *Reptilien* die Nebenniere besorgt.

Es soll hier nicht näher auf diese sehr wertvollen Arbeiten eingegangen werden. Für mich bedeuteten sie, als ich sie kennen lernte, eine große Unterstützung, weil sie die Grundgedanken meiner Versuche bestätigten. Denn es wurde mir anfangs — trotz der einwandfreien Durchführung — nicht leicht, an meine Versuche zu glauben, weil sie mir zu neuartig erschienen.

V. Auswertung der an *Crangon vulgaris* gewonnenen Ergebnisse der Blutübertragung und Versuch ihrer Deutung.

Trotzdem die hier beschriebenen Versuche nur ein Anfang sind, der gewissermaßen erst das Tor zu einem neuen Forschungsweg eröffnet, so lassen sich doch aus den bis jetzt gewonnenen Ergebnissen allerlei Schlüsse ziehen.

Die Tatsache, daß ein Weißtier nach der Injektion von Blut eines Dunkeltiers sich trotz der Haltung in weißer Schale ziemlich rasch dunkel färbt, beweist, daß in der Blutflüssigkeit eines Dunkeltiers infolge des Dunkelreizes Stoffe vorhanden sind, die Dunkelfärbung bewirken.

Für den Ort der Bildung dieser Stoffe bestehen zwei Möglichkeiten. Die Verhältnisse können so liegen wie bei den *Amphibien* und *Reptilien*: der Reiz wird vom Auge zu einer Drüse geleitet, die ihrerseits durch innere Sekretion den Reiz auf dem Blutweg den Chromatophoren mitteilt. Als solche Drüse käme möglichenfalls die an den Augenarterien der Decapoden liegende sogenannte Lymphdrüse in Betracht. Da ja bis jetzt Drüsen innerer Sekretion bei *Arthropoden* mit Sicherheit noch nicht festgestellt sind, wäre ein Nachweis einer im oben angedeuteten Sinne verlaufenden Funktion dieser Lymphdrüse oder einer anderen Drüse von ganz besonders großem Wert.

Es ist aber auch möglich, daß die Bildung der wirksamen Stoffe ohne die Zwischenschaltung einer innersekretorischen Drüse durch direkte Einwirkung des Reizes auf das jeweils im Auge befindliche Blut vor sich gehe. Eine solche Lösung des Problems brächte natürlich für PRZIBRAMS biochemische Theorie des Farbwechsels eine grundlegende Bestätigung.

Bis jetzt sind meine Versuche, die durch eine Durchschneidung des Nervus opticus in oder hinter dem Augenstiel die letztgenannte der beiden Möglichkeiten zu bestätigen suchten, stets von negativem Erfolg gewesen. Natürlich kann dies an der bei der Kleinheit des Versuchsobjektes so schwierigen Operationstechnik gelegen haben. Ich hoffe aber diese Fragen in nicht allzu ferner Zeit an geeigneten, größeren Versuchstieren endgültig entscheiden zu können.

Ebenso sind noch weitere experimentelle Arbeiten nötig, um die $\pm$ -Wirkung etwaiger innersekretorischer Drüsen festzustellen und über die chemische Natur der wirksamen Stoffe Aufklärung zu bringen.

Sehr wesentlich ist die Feststellung, daß der durch Übertragung von Blut eines Dunkeltiers hervorgerufene Reiz zur Dunkelfärbung stärker ist, als der von der Umgebung ausgehende Hellreiz, während umgekehrt ein von der Umgebung ausgehender Dunkelreiz nicht durch Injektion von Weißtierblut überwunden werden konnte. Eine Er-

klärung dieser Tatsache zu geben, kann einstweilen noch nicht gewagt werden.

Abschließend soll zu dem Kapitel „Bluttransfusionen“ nur gesagt werden, daß die neuen Ergebnisse die Anschauungen über den Farbwechselmechanismus in ganz neue Bahnen geleitet haben, daß es aber noch sehr vieler Arbeit bedarf, bis eine völlige Klarstellung der Verhältnisse erreicht ist. Es soll hier ausdrücklich betont sein, daß das hier über den Farbwechselmechanismus bei *Crangon* Gesagte lediglich den Charakter einer I. Mitteilung hat. Die Suche nach der fraglichen Drüse innerer Sekretion, die Übertragung von Färbungen per os, die Einwirkung chemischer Agentien auf den Farbwechsel, sowie Bluttransfusionsversuche an geblendeten Tieren u. a. m. sind der Gegenstand fortgesetzter, noch nicht zur Veröffentlichung reifer Versuche. Nur andeuten möchte ich zum Schluß die Meinung, daß Methode und Idee der Blutübertragung auf andere, mehr oder weniger angrenzende Gebiete angewandt, noch zu überraschenden Erfolgen führen können.

Kurze Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. *Crangon vulgaris* hat in seinen Chromatophoren vier Pigmente: Sepiabraun, Weiß, Gelb, Rot. (Die Reihenfolge entspricht den Mengenverhältnissen.)
2. Sämtliche vier Pigmente können in ein und derselben Chromatophore vorkommen. Monochromatische Chromatophoren enthalten stets das sepiabraune Pigment, das bei erwachsenen Tieren überhaupt in sämtlichen Chromatophoren zu finden ist.
3. In der Verteilung der Farbzellen über den Körper gibt es gewisse Gesetzmäßigkeiten.
4. Die monochromatischen Zeichnungschromatophoren des 5. und 6. Abdominalsegmentes haben bei *Crangon vulgaris* der Kieler Föhrde nichts mit dem Chitinpanzer zu tun.
5. Den Embryonen und den bis 8 Tage alten Larven fehlt das weiße Pigment; sein erstes Auftreten ist noch unbekannt.
6. Die Anordnung der Chromatophoren auf den Körper junger Larven (Mysisstadium) zeigt eine ausgeprägte Zellkonstanz nach Zahl und Lage.
7. Bei *Crangon vulgaris* kommen individuelle und lokale Verschiedenheiten morphologischer und physiologischer Eigenschaften vor.
8. Die Farbwechselfähigkeit besitzt *Crangon* vom ersten bis zum letzten Tage seines Lebens.
9. Sehr alte Tiere zeigen allerdings zuweilen eine gewisse Trägheit im Farbwechsel.

10. Die Häutung hat mitunter eine Labilität der Färbung (Neigung zum Dunkelwerden) im Gefolge.

11. Die Häutung verursacht keine Änderungen morphologischer Art im Chromatophorensystem erwachsener Tiere.

12. Ohne Wirkung auf Färbung und Farbwechsel sind: Ernährung, Temperatur, Salz- und Sauerstoffgehalt des Wassers.

13. *Crangon vulgaris* der Kieler Förde zeigt den periodischen Farbwechsel nur in beschränktem Maße.

14. Die Ausschaltung ultravioletter Strahlen hat — entsprechend den natürlichen Gegebenheiten — keinerlei Wirkung auf das Chromatophorensystem des *Crangon*.

15. *Crangon* vermag sich durch entsprechende Pigmentbewegungen an weiße, schwarze, gelbe, orangefarbene und rote Umgebung gut anzupassen.

16. Die Anpassung hält stets solange an, als das Tier in der betreffenden Umgebung gehalten wird.

17. An andere, als die den Pigmentfarben entsprechenden Umgebungen vermag sich *Crangon* nicht anzupassen.

18. Vergleicht man den Zustand ein und derselben Chromatophore beim Aufenthalt des Tieres in 12 verschiedenen Helligkeitsstufen (weiß über 10 Graustufen bis schwarz), mit dem Zustand der gleichen Chromatophore nach Aufenthalt des Tieres in gelber oder roter Umgebung, so kann man feststellen, daß im letzteren Fall die Chromatophore eine spezifische Reaktion zeigt: überwiegende Expansion des gelben bzw. roten Pigmentes.

Mit Hilfe dieser Methode konnte bewiesen werden:

a) daß die Wellenlänge des von der Umgebung ausstrahlenden Lichtes im Gegensatz zur Beleuchtungsstärke von ausschlaggebender Bedeutung für den Farbwechsel bei *Crangon* ist;

b) daß *Crangon vulgaris* einen Farbensinn besitzt. Damit ist zum ersten Male der exakte Nachweis für den Farbensinn eines höheren Krebses geliefert.

19. Überträgt man Blutflüssigkeit eines Dunkeltieres in ein Weißtier, so wird letzteres, trotzdem es in optimalen Bedingungen für Hellanpassung belassen wird, in 8—20 Minuten dunkel. Diese Dunkelfärbung bleibt 1—2 Stunden bestehen.

20. Kontrollversuche (Blutübertragung von Weißtier zu Weißtier) beweisen, daß die Dunkelfärbung auf Stoffe zurückzuführen ist, die im Blute des Dunkeltiers enthalten sind.

21. Injektion von Blut eines Dunkeltiers vermindert die Anpassungsdauer an dunkle Umgebung um ein Drittel oder gar um die Hälfte der sonstigen Anpassungszeit.

22. Injektion von Weißtierblut in Dunkeltiere, die in dunkler Umgebung gelassen wurden, bewirkte keine Aufhellung.

23. Wird einem Weißtier Blutflüssigkeit von einem gelb angepaßten Tier injiziert, so wird es trotz seines Verbleibes in weißer Schale gelblich.

Literaturnachweis.

Ausführliche Literaturverzeichnisse — vor allem über die ältere Literatur — finden sich bei E. Degner (1912) und F. Megušar. Außerdem sei noch auf das Literaturverzeichnis bei W. v. Buddenbrock (1925) hingewiesen.

Bauer, V.: Über die Ausnutzung strahlender Energie im intermediären Fettstoffwechsel der Garneelen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 13. 1912. — Bauer, V. u. Degner, E.: Über die allgemein-physiologische Grundlage des Farbenwechsels bei dekapoden Krebsen. Ebenda 15. 1913. — Beutner, E.: Über die Einwirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf Planarien. Dissertation Rostock 1924. — Brecher, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings *Pieris brassicae*. 7. Wirksamkeit reflektierten und durchfallenden Lichtes. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 50. 1922. — v. Buddenbrock, W.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin 1924 und 1925. — Chatton, E., Lwoff, A. et Parat, M.: L'origine, la nature et l'évolution du pigment des *Spirophrya*, des *Polyspira* et des *Gymnodinioides*. Présence de carotin-albumines dans la mue des crustacés décapodes. — Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 94, Nr. 9. 1926. — Degner, E.: Über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 102. 1912. — Doflein, F.: Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs. 3. Jena 1910. — Ehrenbaum, E.: Zur Naturgeschichte von *Crangon vulgaris*. Berlin 1890. — v. Frisch, C.: Das Problem des tierischen Farbensinnes. Naturwissenschaften H. 24. 1923. — Ders. u. Kuppelwieser: Über den Einfluß der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. Biol. Zentralbl. 33. 1913. — Fröhlich, A.: Farbenwechselreaktionen bei *Palaeomon*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 29. 1910. — Himmer, A.: Untersuchungen über den physiologischen und morphologischen Farbwechsel der Amphibien. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. 100. 1923. — Hogben, L. T.: The Pigmentary Effector System. Edinburgh 1924. — Kahn: Studien über die Innervation der Chromatophoren auf Grund gegensätzlicher Giftwirkungen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 195. 1922. — Kammerer, P.: Die Zeichnung von *Salamandra maculosa* im durchfallenden Licht. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 50. 1922. — Kochler, O.: Über das Farbensehen von *Daphnia magna*. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 1. 1924. — Koller, G.: Über den Farbwechsel bei *Crangon vulgaris*. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 1925. — Kudo, Tokuya-su: Veränderung der Melaninmenge beim Farbwechsel der Fische. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 50. 1922. — Matzdorff: Über die Färbung von *Idotea tricuspidata*. Dissertation Kiel 1882. — Megušar, F.: Experimente über den Farbwechsel der Crustaceen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 33. 1912. — Menke, H.: Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht und Stoffwechsel. Pflügers

Archiv f. d. ges. Physiol. 140. 1911. — Loewi, O.: Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. Ebenda 189. 1921. — Przibram, H. u. Brecher, L.: Die Farbmodifikationen der Stabheuschrecke *Dixippus morosus*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 50. 1922. — Schleip, W.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung von *Dixippus* und die Frage der Erbllichkeit des erworbenen Farbkleides. Zool. Anz. 52. — Schlieper, C.: Der Farbwechsel von *Hyperia galba*. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 3, H. 5. 1926. — Toumanoff, K.: L'action combinée de l'obscurité et de la température sur la mélanogénèse chez *Dixippus morosus*. — Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 94, Nr. 9. 1926. — Verne, J.: Cristallisation du carotène dans les téguments des crustacés décapodes. Ebenda 94, Nr. 19. 1926. — Weber, R.: Die Chromatophoren von *Limax agrestis*. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 40. 1923. — Winkler, F.: Studien über Pigmentbildung. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 29. 1910.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Tafel VI.

- Abb. 1. Typische Chromatophore eines Tieres mit Rottendenz.
 Abb. 2. Monochromatisch-rote Chromatophore eines jungen *Crangon*.
 Abb. 3. Zeichnungschromatophoren des 5. Abdominalsegmentes.
 Abb. 4. Zone mit zerfallenen Chromatophoren im Kontraktionszustand.
 Abb. 5. Die gleiche Zone im Expansionszustand.

Tafel VII.

Grauserie mit Gegenüberstellung von *Gelb*. — Stets die gleiche Chromatophore bei Aufenthalt des Tieres auf Weiß (Abb. 1), Graustufe I—VI (Abb. 2—7), Graustufe VIII (Abb. 8), Graustufe X (Abb. 9) und Gelb (Abb. 10).

Tafel VIII.

Grauserie mit Gegenüberstellung von *Rot*. — Stets die gleiche Chromatophore nach Aufenthalt des Tieres auf Weiß (Abb. 1), auf Graustufe I (Abb. 2), auf Graustufe III—V (Abb. 3—5), auf Graustufe VII (Abb. 6), auf Graustufe VIII (Abb. 7), auf Graustufe X (Abb. 8) und auf Rot (Abb. 9).

Abb. 10—12. Dreimal die gleiche Chromatophore bei Aufenthalt des Tieres auf Weiß (Abb. 10), auf Grau V (Abb. 11) und auf Weiß nach der Injektion von Blut eines Gelbtieres.

Abb. 13—15 ebenso wie Abb. 10—12, nur ist die Kontrollchromatophore sehr arm an gelbem Pigment.