Farbwechselreaktionen bei Palaemon.

Von

Privatdozent Dr. **Alfred Fröhlich**,

Assistent am pharmakologischen Institut der Universität Wien.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel XIII.

Eingegangen am 4. April 1910.

Im folgenden sei kurz über eine Reihe von Versuchen berichtet, welche ich im Sommer des Jahres 1905 (Juli, August) dank der gütigen Erlaubnis des Herrn Professor YVES DELAGE an der Zoologischen Station zu Roscoff in der Bretagne zu beginnen Gelegenheit hatte, wofür ich Herrn Professor DELAGE meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Herr Privatdozent Dr. HANS PRZIBRAM hat mir in freundschaftlicher Weise gestattet, meine Versuche in Wien an der Biologischen Versuchsanstalt zu vervollständigen und mich mit mancherlei Ratschlägen unterstützt. Ein Teil meiner Ergebnisse wurde vorläufig bei einer in der Biol. Vers.-Anstalt abgehaltenen Versammlung der morph.-physiol. Gesellschaft in Wien mitgeteilt und demonstriert (vgl. Centralbl. f. Physiol. Bd. XX, Nr. 9, S. 326, 1907).

Es ist auch jetzt nicht meine Absicht, das Thema des Farbwechsels erschöpfend zu behandeln. In den gründlichen Studien von GAMBLE und KEEBLE¹⁾ findet man alles Hierhergehörige ausführlich geschildert, sowie die einschlägige Literatur.

I.

Meine Untersuchungen wurden in Roscoff an *Palaemon treillianus*, RISSO und DESMAREST durchgeführt, den man sich daselbst leicht in beliebigen Größen und Altersstufen verschaffen kann.

¹⁾ GAMBLE and KEEBLE, The colour Physiology of higher Crustacea. Phil. Transact. of the Royal Society of London. Ser. B. Vol. 196. 1904.

Die Stoffe, welche die Färbung und Zeichnung desselben bedingen, sind, wie bei den übrigen Decapoden, in einem eignen Organsysteme, dem Chromatophorensysteme (Taf. XIII Fig. 1—9), enthalten, dessen Studium wir namentlich den eben genannten englischen Autoren GAMBLE und KEEBLE verdanken.

Bei *Palaemon*, insbesondere bei *treillianus*, ist das Pigment nicht diffus angeordnet, sondern es tritt nur an bestimmten Stellen auf, und zwar an den Scheren (Taf. XIII Fig. 8), an den Gelenken der Beine, an den Rumpfringen (Taf. XIII Fig. 7) und in symmetrischer Anordnung am Schwanze.

Durch diese Verteilung der Farbstoffe entsteht die charakteristische Zeichnung der Tiere.

Es ist unschwer zu zeigen, daß diese Färbung keine konstante ist: im Gegenteil, sie wird sehr leicht durch äußere Einflüsse modifiziert. Der wirksamste Faktor in dieser Beziehung ist das Licht, und es können durch Variationen der Belichtung folgende Zustände bei *Palaemon* hervorgerufen werden:

1) die Nachtstellung des Pigments. Periodisch mit Tag und Nacht wechselt die Gesamtfärbung des Tieres. (Sehr auffällig ist dieser Wechsel bei pigmentlosen Decapoden, wie bei *Hippolyte varians*, die nächtlich einen blauen Farbstoff produzieren, der tagsüber wieder verbraucht wird und verschwindet. Minder auffällig ist der Wechsel bei dem dunkler pigmentierten *Palaemon*. Es tritt bei *Palaemon*, wenn man ihn stundenlang vom Lichte völlig abschließt, eine rotbraune Verfärbung auf, bedingt durch eine Änderung des Kontraktionszustandes seiner Chromatophoren. Eine Chromatophore oder Pigmentzelle besteht bei *Palaemon* aus einer circumskripten Anhäufung von, unter dem Mikroskope, dunkelrotem Pigment, welches in einer homogenen gelben Zone zu liegen scheint (Taf. XIII Fig. 1—3) und einer ausgiebigen Gestalts- und Größenveränderung fähig ist. Maximal kontrahiert erscheint sie als ein rotes rundes Pünktchen, ausgebreitet als ein spinnenzellenartiges Gebilde (Taf. XIII Fig. 9). In maximale Kontraktion werden die Chromatophoren durch den Reiz intensiver Belichtung versetzt; in der Dunkelheit sowie bei Nacht gehen sie in den Zustand der Expansion (Taf. XIII Fig. 3) über und strecken dann ihre spinnenartigen Fortsätze weithin aus (Taf. XIII Fig. 6). Die Fortsätze bilden alsdann ein ausgebreitetes Netzwerk, dessen Zweige miteinander verschmelzen.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß dort, wo in der

Expansionsphase die Ausläufer der spinnenzellenartigen Chromatophoren sich befunden hatten, nunmehr ein Kanalsystem erscheint, das mit blauen Pünktchen besetzt erscheint und offenbar den verzweigten Hohlräumen entspricht, in welche während der Expansionsphase die Ausläufer der Chromatophoren gewissermaßen hineinkriechen. In der Phase der maximalen Kontraktion erscheint ein junger *Palaemon* makroskopisch blau, bzw. grün gefärbt, letzteres wohl durch Mischung der blauen Farbstoffkörnerchen mit der erwähnten gelben homogenen Substanz.

2) Das Verhalten der Tiere nach doppelseitiger Blendung. Hier sind zwei Phasen zu unterscheiden:

- a. unmittelbar nach der Blendung. Solche Tiere verhalten sich wie normale, die man stundenlang völlig vom Lichte abgeschlossen hat: sie zeigen eine diffuse, über das ganze Tier sich erstreckende Sprenkelung mit rotbraunen Fleckchen, den in maximale Expansion eingetretenen Chromatophoren. In einiger Entfernung gesehen, wird dadurch der Eindruck hervorgerufen, als sei das ganze Tier rostbraun gefärbt. Erwachsene Tiere sind pigmentreicher und zeigen die Erscheinung besser;
- b. einige Zeit nach doppelseitiger Exstirpation der Augen. Die rostbraune Färbung der geblendeten Tiere kann nach einigen Wochen ganz zurückgehen und einer weißlichen Färbung Platz machen, die allmählich, besonders nach Häutungen, in ein reines Weiß übergehen kann (Taf. XIII Fig. 10, 11). Solche pigmentlose Tiere stechen seltsam von normalen (Taf. XIII Fig. 12) Individuen ab, denen gegenüber sie ein gespensterhaftes Aussehen bekommen. Zur Ausbildung dieses Zustandes sind 2—4 Wochen nötig.

Aufzufassen ist der Zustand als ein Pigmentschwund, hervorgerufen durch den Ausfall der normalen Retinaerregungen. Die äußersten distalen Enden der Scheren bleiben rötlich.

3) Bringt man einen normalen *Palaemon* in eine weiße Porzellan-schale und beläßt ihn darin $\frac{1}{2}$ —1 Stunde, so erscheint er, der früher im Wasser ganz transparent war, weißlich-opak, milchglas-artig. Die Chromatophoren haben sich infolge des durch die weiße Unterlage ausgeübten Reizes kontrahiert und daneben ist im Carapax

Palaemon. Roscoff 1905.

	Operation		Häutung	Färbung nachher	Regenerate	Gestorben	Schluß- färbung
	1. Auge	2. Auge					
1.	22. VII.	22. VII.	1. VIII.	braun	r. kleine Augen- anlage l. unbestimmte An- lage	20. VIII.	
2.	22. VII.	22. VII.	4. VIII.	braun	beiderseits undiffe- renzierte Knos- pe auf langem Stiele	8. IX.	weiß
3.	22. VII.	22. VII.	8. VIII.	braun	r. rudimentäre Au- genanlage l. etwas stärker ent- wickelt	—	—
4.	1. VIII.	4. VIII.	—	17. VIII. braun	—	10. IX.	weiß
5.	1. VIII.	4. VIII.	—	—	—	15. VIII.	weißlich
6.	1. VIII.	4. VIII.	15. VIII.	bräunlich	r. sehr kurzer Au- genstiel l. etwas pigmen- tiertes Augen- stielrudiment	18. VIII.	weiß
7.	8. VIII.	11. VIII.	17. VIII.	braun- grau	beiderseits ziemlich kleine Knospe, r. etwas pigmentiert	19. VIII.	—
8.	8. VIII.	11. VIII.	—	bräunlich	—	19. VIII.	—
9.	8. VIII.	11. VIII.	14. IX.	weiß	l. Augenkno- spe r. —	14. IX.	weiß
10.	8. VIII.	11. VIII.	—	—	—	15. VIII.	weißlich

eine eigentümliche Weißlichfärbung und Trübung aufgetreten, deren Ursache ich nicht aufdecken konnte.

Es ist also folgendes anzunehmen:

Das Licht übt auf die Photoreceptoren des Auges einen Dauer- einfluß aus. Die Reize, welche diese Photoreceptoren empfangen, gelangen zum Centralnervensystem und weiterhin reflektorisch auf den Bahnen der centrifugalen peripheren Nerven zu den — nervösen Einflüssen unterworfenen — Chromatophoren. Unter dem Einflusse des Lichtes werden also die Chromatophoren in einer tonischen Er- regung gehalten, die sich in einem gewissen Kontraktionszustande derselben äußert. Wächst der Reiz, den das Licht ausübt, so resul- tiert reflektorische Tonussteigerung der Chromatophoren: ihr Kon- traktionszustand nimmt zu. Daß dem so ist, kann man folgender-

maßen dartun: Hält man die Tiere unter intensiver, von allen Seiten kommender Beleuchtung, indem man sie in einem Glasgefäße auf einem Spiegel stehen läßt, so geraten die Chromatophoren in stärkste Kontraktion (Taf. XIII Fig. 9). Es bleiben nur winzige rote Pünktchen übrig. Der Effekt ist Durchsichtigkeit des Tieres und Grün-, bzw. Blaufärbung. Es ist klar, daß in diesem Zustande das Tier seinem natürlichen Medium, das es von allen Seiten umgibt, am ähnlichsten ist und am schwersten bemerkt werden kann.

Der umgekehrte Fall ist der Fortfall aller Lichtreize (Nacht, Blendung). Die centripetalen Impulse von den Augen zum Centralnervensystem fallen aus, der tonische Erregungszustand der Chromatophoren läßt nach, die Fortsätze werden weiter und weiter ausgestreckt, sie kriechen in die mit blauen Pünktchen besetzten Kanäle hinein, und das Resultat ist Dunkelfärbung des ganzen Tieres.

Auch hierfür läßt sich der experimentelle Beweis erbringen: Durchschneidet man möglichst central die zu einem Beine führenden peripheren Nerven, so ist der reflektorisch-tonische Kontraktionszustand der Chromatophoren vernichtet: sie geraten in Expansion (Taf. XIII Fig. 5, 6) und dadurch erscheinen die distalen Partien der einzelnen Beinabschnitte dunkelrot gebändert, mit einer noch weiter peripher hiervon gelegenen homogenen gelben Zone (Taf. XIII Fig. 4).

4) Endlich sei hier eine weitere Beobachtung erwähnt, die mit den Chromatophoren nichts zu tun hat: Reizt man *Palaemon* zu heftigen Springbewegungen, so verlieren sie ihre Durchsichtigkeit, sie sehen weißlich-wolkig getrübt aus. Diese wolkige Trübung hat ihren Sitz nicht im Carapax, sondern in der Muskulatur des Schwanzes.

II.

Zur Fortsetzung der Versuche in Wien wurden *Palaemon* im Jahre 1906 von der k. k. zoologischen Station in Triest bezogen. Auffallenderweise wichen die Resultate von den in Roscoff erhaltenen, namentlich in bezug auf die geblendeten Krebse, bedeutend ab, wenngleich die Richtung der Erscheinungen dieselbe blieb. Es trat nämlich nach beiderseitiger Blendung zwar zunächst die rote Expansionsphase auf, welche namentlich nach absolvierter Häutung in ein liches Zitronengelb abblaßte, aber die gespensterhaft weiße Farbe wollte sich selbst nach halbjähriger Beobachtung nicht einstellen.

Wohl ließen sich, namentlich auch an den Häuten, zahlreiche weiße Punkte erkennen, wie sie dicht aneinandergeschlossen die

Gespensterfarbe der Roscoffer Exemplare ergeben, aber die volle Ausbildung wurde nicht erreicht.

Dieses verschiedene Verhalten legte mir die Vermutung nahe, daß es sich um eine andre Art von *Palaemon* handle. Meine Vermutung wurde durch die von H. PRZIBRAM vorgenommene Bestimmung der Triestiner Art als *Palaemon rectirostris* ZADDACH bestätigt.

Ein Exemplar der beiderseits geblendeten *Palaemon rectirostris* starb erst wenige Tage vor Vollendung eines ganzen Jahres, von der Operation an gerechnet. Es war auch im zweiten Halbjahre nicht weiß geworden. Hingegen regenerierte es bei seiner letzten, zwei Monate vor seinem Tode absolvierten Häutung beide Augen und wies nunmehr wieder die normale Färbung des *Palaemon rectirostris* auf.

Palaemon rectirostris ZADDACH (Triest). Wien 1906(—1907).

Exemplare	Operation 1906		Beobachtete Häutung	Färbung nachher	Regenerate	Letztes Exemplar gestorben	Schlußfärbung
	1. Auge rechts	2. Auge links					
10	22. V.	26. V.	erste 29. VI. 06	rötlich-gelblich	rechts Rudiment	29. VI. 06	gelblich
2	26. V.	26. V.	—	-	—	1. VII. 06	-
4	30. V.	8. VI.	—	-	—	30. VIII. 06	-
3	8. VI.	11. VI.	letzte 6. IV. 07	normal	beiderseits gut entwickelt	2. VI. 07	normal

Zusammenfassung.

1) Nach beiderseitiger Blendung tritt zunächst bei *Palaemon* die rote, auf der Expansion der Chromatophoren beruhende »Nacht«-färbung auf.

2) Dieselbe ging im Laufe von wenigen Wochen in eine kreide-weiße (*P. treillianus*) oder wenigstens lichtgelbe (*P. rectirostris*) Färbung über. Ein Exemplar von *P. rectirostris*, das beide Augen regeneriert hatte, nahm wieder die normale Färbung an.

3) Vorübergehende Weißfärbung kommt bei Haltung von *Palaemon* auf weißem Untergrunde durch Auftreten einer weißlichen Substanz im Carapax zustande, während zugleich die roten Chromatophoren sich kontrahieren.

Bei Haltung auf Spiegeln in starkem Lichte wird diese Kontraktion maximal und *Palaemon* durchsichtig.

4) Eine andre, wolkige, weiße Trübung entsteht bei *Palaemon*, die zu heftigen Springbewegungen gereizt werden, und hat ihren Sitz in der Muskulatur des Schwanzes.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Palaemon treillianus.

- Fig. 1 u. 2. Chromatophoren in mäßiger Kontraktionsphase, stark vergr.
 Fig. 3. - - - Expansionsphase, - -
 Fig. 4. Auftreten deutlicher Bänderung an dem mit einem Kreuzchen bezeichneten Beine, dessen Nerv durchschnitten worden ist, nat. Gr.
 Fig. 5 u. 6. Chromatophoren aus der roten Partie desselben Beines.
 Fig. 7. Zeichnung längs eines Rumpfsegmentes (Querband), Eindruck von grüner Farbe, stark vergr.
 Fig. 8. Schere, Eindruck von blauer Farbe, stark vergr.
 Fig. 9. - mit Chromatophoren in maximaler Kontraktion als Folge allseitiger Belichtung (Spiegel). Eindruck bläulich, vollkommen durchsichtig, stark vergr.
 Fig. 10. »Gespensterhaft« weißes Tier nach beiderseitiger Blendung, von oben, nat. Gr.
 Fig. 11. »Gespensterhaft« weißes Tier, nach beiderseitiger Blendung, von der rechten Seite, nat. Gr.
 Fig. 12. Normales, sehendes Vergleichstier, von der rechten Seite, nat. Gr.
 Fig. 1—9 gemalt von Frau JENNY FRÖHLICH, Fig. 10—12 photographiert von Herrn Dr. JOSEF KLINTZ.