

Ökologische und chemische Aspekte des physiologischen Farbwechsels von *Haminea* *navicula* (DA COSTA 1778) (Mollusca — Opisthobranchia)



EDLINGER, K.
Wien, Institut für Zoologie der Universität

ABSTRACT: The density of chromatophore distribution in the skin of *Haminea navicula* correlates to the body length of the animal and has the main influence on the possibility of color change and the color pattern of the animal. Snails of different length and maturation have different ecological characteristics, corresponding to their color change mechanism. Much of them have a further possibility of camouflage by chlorophyceans growing up on the shell. Chromatographical isolation of color substances results three bands with different coloration, absorption spectra and NMR - spectra.

E I N L E I T U N G

Haminea navicula ist, wie auch einige andere Vertreter der Gattung *Haminea*, mit expandierbaren Melanophoren und Xanthophoren ausgestattet, die die Schnecke zu physiologischem Farbwechsel und chromatischer Adaptation der Haut an die Substratfärbung befähigen (EDLINGER 1979, 1982, 1984). Die Dichte der Chromatophoren korreliert mit der Körperoberfläche, wodurch sich unterschiedliche Färbungsmuster und ökologische Beziehungen verschieden grosser Schnecken ergeben können, da im natürlichen Biotop von verschiedenen grossen Tieren jeweils andere Vegetations- und Lichtverhältnisse bevorzugt werden.

Chemische Analysen der durch Dünnschichtchromatographie aufgetrennten und isolierten Farbstoffe ergeben teilweise sehr präzise Hinweise auf deren Struktur, während ihre Absorptionsspektren Rückschlüsse auf ihre ökologische Bedeutung zulassen.

Bisherige Hinweise und Arbeiten zum physiologischen Farbwechsel und Chromatophorenaufbau von *Haminea navicula* stammen von EDLINGER /1979, 1982, 1984/, für andere Arten *Haminea linda*, *Philinoglossa*/der Cephalaspidea sind Chromatophoren von MARCUS /1954, 1965/ beschrieben, während das Phänomen bei anderen Opisthobranchiern von GEGENBAUER, KOELLIKER und MÜLLER /1853/, MÜLLER und GEGENBAUER /1854/, GEGENBAUER/1855/, TROJAN /1910/ und BORN /1911/ beschrieben wurde.

Die vorliegende Arbeit soll vor allem folgende Fragen einer Klärung näherbringen:

- 1/ Wie korreliert die Chromatophorendichte mit der Länge und der Oberfläche der Schnecken ?
- 2/ Wie verteilen sich die einzelnen Grössenklassen im Biotop ?
- 3/ Welchen Einfluss üben die Lichtverhältnisse der Umgebung auf die Färbung der Tiere aus ?
- 4/ Welche Absorptionsspektren haben die Farbstoffe der Chromatophoren ?
- 4/ In welche Stoffklassen können die Farbstoffe eingeordnet werden?

M A T E R I A L U N D T E C H N I K

Für die Untersuchung der ökologischen Beziehungen wurden in den Jahren 1978 bis 1983 Schnecken im Litoralbereich vor Grado und Alberoni /Venedig/ Lido/ aufgesammelt und nach Grössenklassen ausgezählt. Diese Untersuchungen wurden in den Monaten April bis August, mehrmals auch im März sowie im Dezember und Jänner vorgenommen.

Für die Auszählung der Chromatophoren /melanophoren/ wurden Massstabgleiche Abbildungen der Unterseiten verschieden grosser Schnecken verwendet. Die Unterseite eignet sich besonders gut, da die Chromatophoren dort im Unterschied zur Dorsalseite homogen verteilt sind.

Für Beleuchtungsversuche wurden Schnecken in einem Aquarium der Grösse 16 mal 21 mal 16 cm gehalten /synthetisches Seewasser/ und in einer Box durch eine Quecksilberdampflampe HSL BW 125, 125 W mit vorgeschalteten Filtern /546 nm, um 520 nm/ angeleuchtet. Lichtstärke 55 bzw 280 Lux.

Für chemische Analysen wurden Hautstücke von in isotonischem $MgCl_2$ betäubten Schnecken in 1 %iges Formol und 70 %iges Äthanol eingelegt, worauf sich ein grosser Teil der enthaltenen Farbstoffe löste. Die Lösung wurde im Vakuum eingeeengt und mittels Dünnschichtchromatographie aufgetrennt. Die einzelnen Phasen wurden mit Methylalkohol eluiert, das Lösungsmittel im Vakuum eingedampft. Die verbliebenen Farbstoffe wurden daraufhin auf ihr Kernresonanzspektrum untersucht. Absorptionsspektren wurden im Panspektronik 2000 ermittelt.

C H R O M A T O P H O R E N D I C H T E

Ein Zahlenvergleich von Melanophoren und Xanthophoren ergab bei allen untersuchten Schnecken ein Verhältnis von 1:1 /höchste Abweichung 3 %/, doch sind beide Chromatophorentypen je nach Adaptationszustand meist sehr unterschiedlich stark expandiert. Grössere Dichte an Teilen der Parapodien und des Kopfschildes sowie teilweise mehrschichtige subepitheliale Anordnung der Melanophoren bewirken auf der Dorsalseite ein charakteristisches Muster /EDLINGER 1982, 1984/, das mit steigender Grösse an Prägnanz gewinnt /Abb. 1/.



Abb. 1: Kopfschild, Melanophoren, Iridophoren. ca. 15mal.

Ventral haben die Chromatophoren eine gleichmässige Verteilung, was der Haut dort eine einheitliche und hellere Färbung verleiht. Dies ist die Ursache für die vor allem bei ausserhalb des Phytals lebenden Tieren obligate Gegenschattierung, die nur unter den Lichtverhältnissen des Phytals unter Dominanz von Licht im grünen Bereich aufgehoben wird /Abb. 2/.

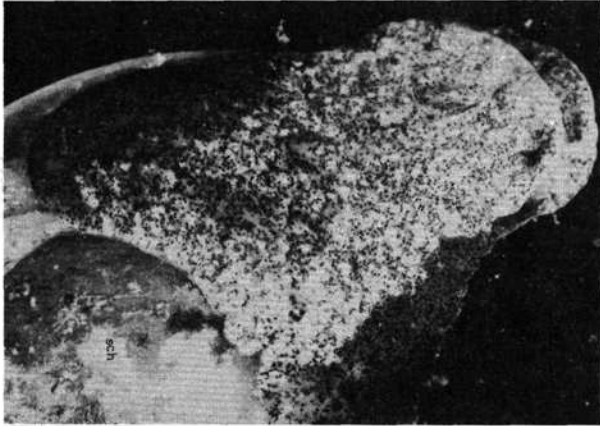


Abb. 2: Ventralseite, Gegenschattierung. ca. 5mal.

Wegen der zahlenmässigen Übereinstimmung wurde auf eine gesonderte Auszählung der am Photo schwer erkennbaren Xanthophoren verzichtet.

Bei der Bestimmung der Melanophorenzahl pro cm^2 ergab sich eine eindeutige umgekehrte Proportionalität zum Quadrat der gemessenen Körperlänge /Abstand zwischen Hinterkante des Mantellobus und Vorderrand des Kopfschildes beim gestreckten kriechenden Tier/ /Abb. 3/.

Die parallele Untersuchung sehr kleiner Schnecken /1,5 bis 2 cm/ zeigte, dass schon bei diesen Grössen die definitive Melanophorenanzahl /Xanthophoren sind oft überdeckt/ vorhanden ist, wodurch sich auch die relativ dunklere Färbung und die schwache Adaptationsfähigkeit kleiner Hamineen erklärt /EDLINGER 1984/.

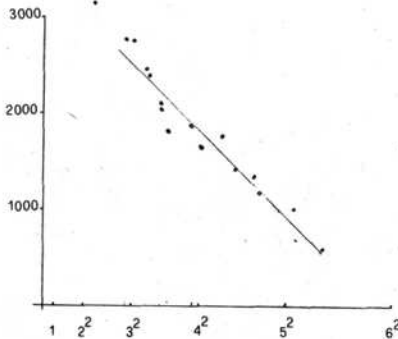


Abb. 3: Verhältnis von Chromatophorendichte zur Oberfläche.
 Abszisse: Quadrat der Körperlänge, Ordinate: Chromatophorendichte
 /Zahl der Chromatophoren pro Quadratcentimeter/.

BIOTOPCHARAKTERISTIK

Typische *Haminea navicula* - Biotope liegen im Sublitoral flacher Küstenbereiche, in denen Feinsande oder, wie vor allem bei den vor Grado untersuchten Stellen, Weichböden oder Schlack vorherrschen. Grobsande werden gemieden, ebenso Geröll. Grössere Konzentrationsabweichungen des Salzwassers werden vertragen.

Charakteristische Pflanze ist *Ulva lactuca*, die in Schlackbiotopen fast allein bestandsbildend ist, während auf Feinsanden schon ab April grössere Bestände von *Zostera marina* zu beobachten sind.

Bis Juli findet eine Massenvermehrung von *Ulva lactuca* statt, die auch erweiterte Lebens- und Laichmöglichkeit vor allem für grössere Schnecken schafft. Parallel dazu differenzieren sich die Grössenklassen der Schnecken ökologisch.

Als weitere Bestandteile des Phytals treten folgende Arten auf:

Posidonia oceanica	Chaetomorpha aerea
Fucus rissoides /eher an Geröll/	Enteromorpha intestina
Cigartia acicularis	Enteromorpha linza
Dictyota dichotoma	

Als Prädatoren von *Haminea* kommen verschiedene Watvögel und Möwen in Betracht, doch liegen über sie und ihr Beuteverhalten gegen *Haminea* noch keine ausreichend gesicherten Ergebnisse vor. Im Biotop selber kommt hauptsächlich die Krabbe *Eriphia spinifrons* in Betracht, die, wie Beobachtungen und auch Untersuchungen im Aquarium zeigen, *Haminea* als Beute und Nahrung annimmt und sehr häufig in *Ulva*-Beständen lebt.

Der hier dargestellte Biotop besteht aus einem ursprünglich künstlich angelegten ringförmigen Graben, der mit dem offenen Meer durch eine ca. 0,5 m breite Röhre in Verbindung steht. Die Vegetation und das Bodensubstrat entsprechen weitgehend den Verhältnissen in den bei Grado untersuchten Litoralabschnitten.

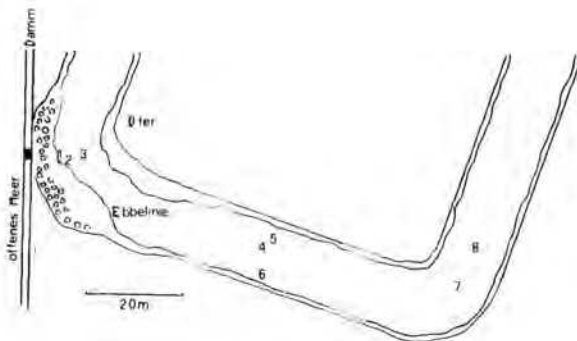


Abb. 4: Skizze des Biotops, in dem die hier dargestellten erhoben wurden.

STANDORTE UND GRÖSSEN

Das erste Massenvorkommen grösserer fertiler Tiere kann Anfang April festgestellt werden. Da sie bis August fast zur Gänze absterben, kann von September bis zum Ende des Winters nur mit juvenilen Tieren gerechnet werden. Im April liegt die Durchschnittsgrösse bei 3 bis 3,5 cm, wobei die unten beschriebene ökologische Differenzierung wegen mangelnder Gliederung des Biotops noch nicht festgestellt werden kann.

Die folgenden Bestandsaufnahmen wurden Mitte Mai 1983 an nacht charakteristischen Standorten vor Alberoni vorgenommen /Abb. 4/: sie decken sich mit allen früheren Untersuchungen.
Für die einzelnen Auszählungen wurden jeweils 10 m² abgesucht. Es wurden folgende Grössenklassen unterschieden:

a/ 2 cm ± 0,25 cm	e/ 4 cm ± 0,25 cm
b/ 2,5 cm ± 0,25 cm	f/ 4,5 cm ± 0,25 cm
c/ 3 cm ± 0,25 cm	g/ 5 cm ± 0,25 cm
d/ 3,5 cm ± 0,25 cm	

Untersucht wurden folgende Standorte:

- 1/ Nahe einer Verbindungsröhre zum offenen Meer, wenig Seegrass und Algen, Tiefe bei Ebbe 10 -ca. 50 cm.
- 2/ Nahe der Verbindungsröhre, Zostera marina und Enteromorpha intestina, Tiefe wie 1/.
- 3/ Nahe der Verbindungsröhre, Ulva lactuca und Chaetomorpha aerea, Tiefe wie 1./
- 4/ Ca. 200 m von der Verbindungsröhre, Ulva lactuca, Tiefe 40-60 cm.
- 5/ Ca. 200 m von der Verbindungsröhre. Ulva, Tiefe 20-60 cm.
- 6/ Ca. 250 m. von der Verbindungsröhre. Substrat teilweise von Ulva lactuca überdeckt, Tiefe 30-50 cm.
- 7/ Ca. 300 m von der Verbindungsröhre. Ulva sehr dicht, aber kleinflächige Thalli. Tiefe 10-40 cm.
- 8/ Ca. 250 m von der Verbindungsröhre, dichte Bestände grossflächiger Ulva, Tiefe 30-60 cm.

Bei Sonnenlicht ist zu beobachten, dass die Tiere trachten, in den Schatten von Zostera, Enteromorpha intestina, Chaetomorpha oder Ulva lactuca zu kommen, wo sie dann die Lokomotion einstellen und in einem längeren Ruhezustand verharren. In Zosterawiesen sitzen die jeweils grössten Schnecken des Bestandes zwischen den Blättern. Pro Pflanze sind aber in der Regel nur ein, höchstens 2 Tiere zu finden. Sie sind mehrheitlich dunkeladaptiert.

Bei allen Schnecken, die ausserhalb der geschlossenen Ulva-Bestände gesammelt werden, sind Dunkeladaptation und Gegenschattierung zu finden. Innerhalb der Ulva-Vegetation finden sich zahlreiche aufgehellte Exemplare ohne Gegenschattierung mit deutlich expandierten Xanthophoren, die einen rötlichorangenen Farbton aufweisen.

Die Laichaktivität ist an den Standorten 5, 7 und 8 am höchsten, die Zahl der Gelege pro m² betrug 1983 14, 17 und 9.

A L G E N A U F W U C H S

Ab Mitte Mai kann an den Schalen der Schnecken eine grünliche Verfärbung festgestellt werden, die von aussen festsitzenden Schwämmern der beiden im Biotop auch häufig vorkommenden Chlorophyceen Enteromorpha intestina und Enteromorpha linza herrührt. Bei ca. 18 % der Schalen /1982, die Anteile schwanken geringfügig; wahrscheinlich je nach den Temperatur- und Lichtverhältnissen/ konnten auch aufwachsende Thalli beobachtet werden, die den Tieren eine zusätzliche Tarnung ermöglichen. Diese Algen wachsen am Hinterabschnitt der Schale /nahe der Windungseinsenkung/ oder links hinter der Mündung; an Stellen, die von dem bei der Lokomotion über die Schale gleitenden mukösen Mantel /EDLINGER 1979/ nicht berührt werden. Andere Algen oder sessile Evertbraten wurden nicht beobachtet /Abb.6/.

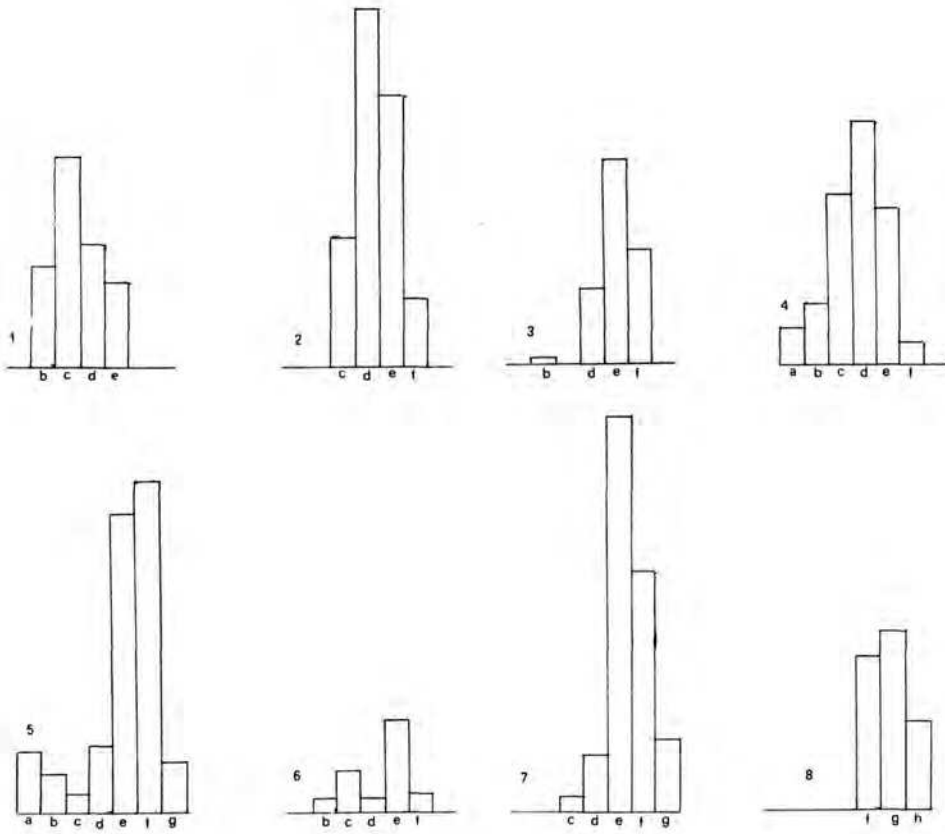


Abb. 5 : Zahlenmässiges Vorkommen der einzelnen Grössenklassen in den untersuchten Abschnitten des Biotops /1 mm = 1 Tier/

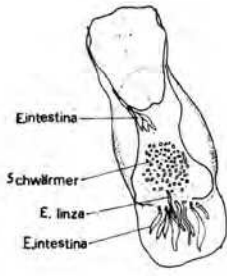


Abb. 6 : Skizze des Aufwuchses an der Schale

B E L E U C H T U N G S V E R S U C H E

Die Wirkung monochromatischen Lichts wurde am Expansionsgrad der Melanophoren und Xanthophoren /Zahlenangaben in Prozenten/. Folgende Stadien wurden unterschieden:

- 1/ Der Farbstoff ist im Zentrum konzentriert.
- 2/ Die pigmentierten Abschnitte der Ausläufer sind ca. 30 cm lang.
- 3/ Gleichmässige Pigmentierung der Fortsätze, diese aber voneinander deutlich abgesetzt.
- 4/ Zentrum und Fortsätze in der Pigmentierung nicht mehr unterscheidbar, helle Zonen zwischen benachbarten Chromatophoren.
- 5/ Zwischen benachbarten Chromatophoren sind keine hellen Zonen mehr erkennbar. /Abb. 7/.

Zwei charakteristische Experimente seien hier dargestellt:

a/ 546 nm, 55 lx

		Xanthophoren														
		v					d					m				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
O h	09	54	27	--	--	21	72	07	--	--	--	--	14	58	28	
24 h	--	08	61	31	--	--	--	44	56	--	--	--	--	76	24	
48 h	--	--	57	33	--	--	--	49	51	--	--	--	--	68	32	

		Melanophoren														
		v					d					m				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
O h	--	59	41	--	--	--	--	28	72	--	--	--	--	77	23	
24 h	--	54	46	--	--	--	16	47	37	--	--	--	--	84	16	
48 h	--	47	53	--	--	--	31	54	15	--	--	--	07	78	15	

520 nm, 290 lx

		Xanthophoren														
		v					d					m				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
O h	32	46	22	--	--	--	34	53	13	--	--	--	--	43	57	
24 h	--	24	57	21	--	--	--	67	33	--	--	--	--	51	49	
48 h	--	--	65	35	--	--	--	54	37	09	--	--	--	44	56	

		Melanophoren														
		v					d					m				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
O h	34	66	--	--	--	--	07	76	17	--	--	--	19	67	14	
24 h	53	47	--	--	--	--	18	69	12	--	--	--	14	81	05	
48 h	49	51	--	--	--	06	35	59	--	--	--	--	19	72	09	

v : ventral
d : dorsal
m : am Mantel /unter der transparenten Schale/

C H R O M A T O G R A P H I E

Die aus den Hautgeweben herausgelösten und im Vakuum eingeeengten Farbstoffe trennen bei Verwendung von Essigester als Laufmittel in drei Phasen auf, die unterschiedliche Farbtöne und RF-Werte haben.

- Phase 1 : RF - Wert 0, 14, erscheint grünlich
- Phase 2 : RF - Wert 0, 16, erscheint hellgelb
- Phase 3 : RF - Wert 0, 92, erscheint orange

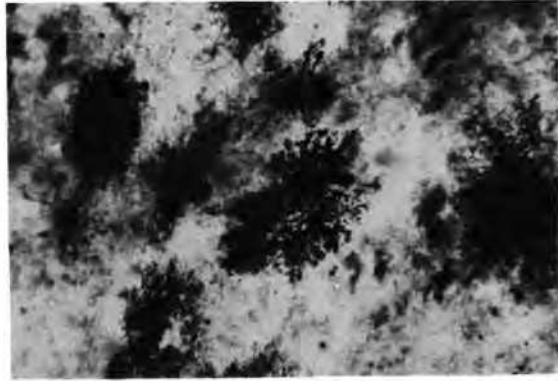


Abb. 7 : Melanophoren des Mantels. ca. 300 mal.

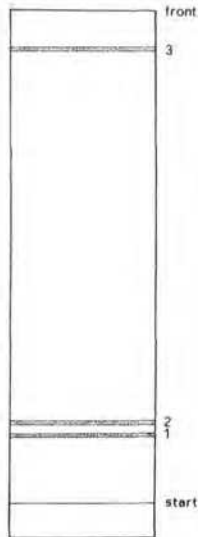


Abb. 8: Chromatographische Auftrennung der Farbstoffe, schematisch.

A B S O R P T I O N S S P E K T R E N

Die Spektren aller drei Substanzen zeigen eine relativ hohe Extinktion im Ultraviolettbereich, während sie im sichtbaren Spektrum bei den verwendeten niedrigen Konzentrationen wesentlich geringer ist. Substanz 1 beginnt bei ca. 440 nm stärker zu absorbieren und erreicht bei ca. 365 nm ein erstes Maximum. Die Extinktion beginnt schliesslich bei 330 nm stark anzusteigen, bei 250 nm findet sich eine Schulterbildung und ab 200 nm erfolgt Totalextinktion.

Die Extinktion von Substanz 2 beginnt bereits bei ca. 500 nm leicht anzusteigen, bildet bei ca. 435 nm eine Schulter und erreicht bei 410 nm ein

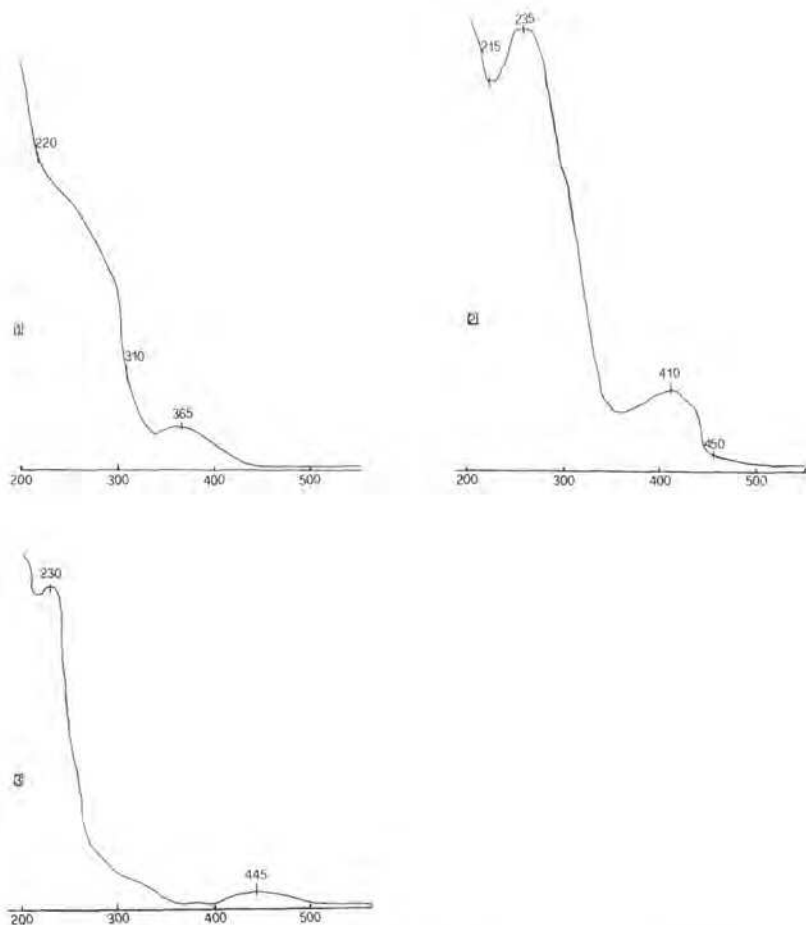


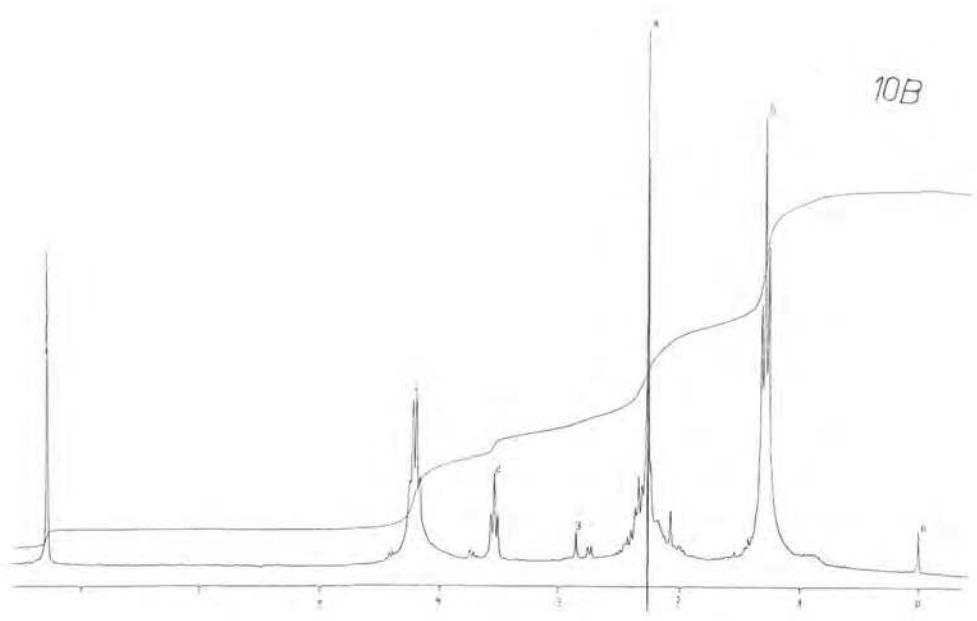
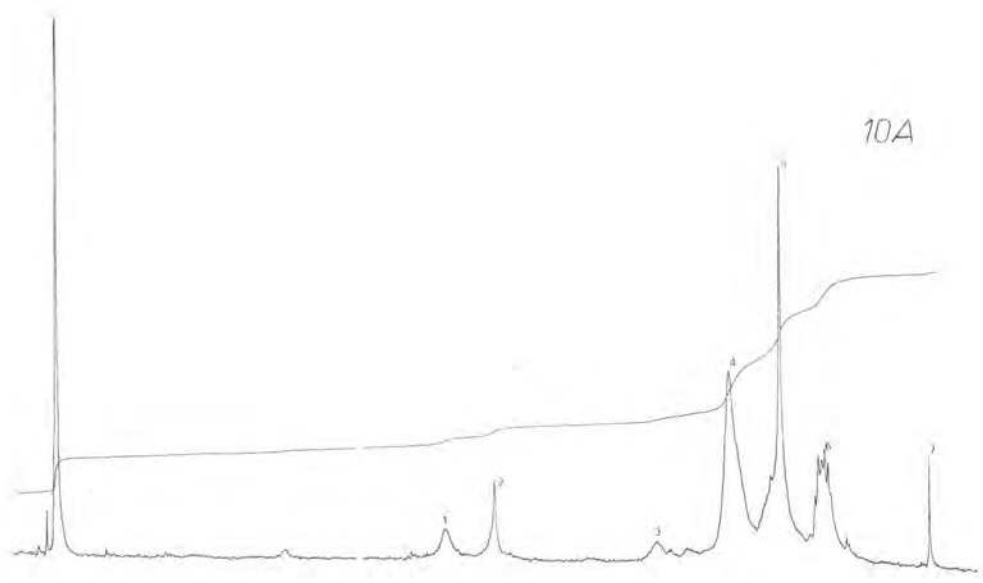
Abb. 9: Absorptionsspektren der Farbstoffe, Zahlenangaben in nm.

erstes Maximum. Ab 350 nm beginnt ein starker Anstieg bis zu einem weiteren Maximum bei 235 nm, ab 215 nm steigt die Extinktion weiter.

Bei Substanz 3 liegt das erste, wenig deutliche Maximum bei ca. 445 nm, ab ca. 360 nm beginnt ein leichter Anstieg mit Schulterbildung bei ca. 320 nm, ab ca. 270 steigt die Kurve bis zu einem Maximum bei ca. 230 nm, um dann ab ca. 215 nm abermals zu steigen.

KERNRESONANZSPEKTREN

Die Kernresonanzspektren der drei isolierten Substanzen zeigen unterschiedliche Reinheitsgrade an. Besonders typisch ist der Verlauf bei Substanz 2, doch bedürfen diese Ergebnisse, ehe Aussagen über die chemische Struktur der Farbstoffe gemacht werden, noch eines Massenspektrums als Ergänzung.



10C

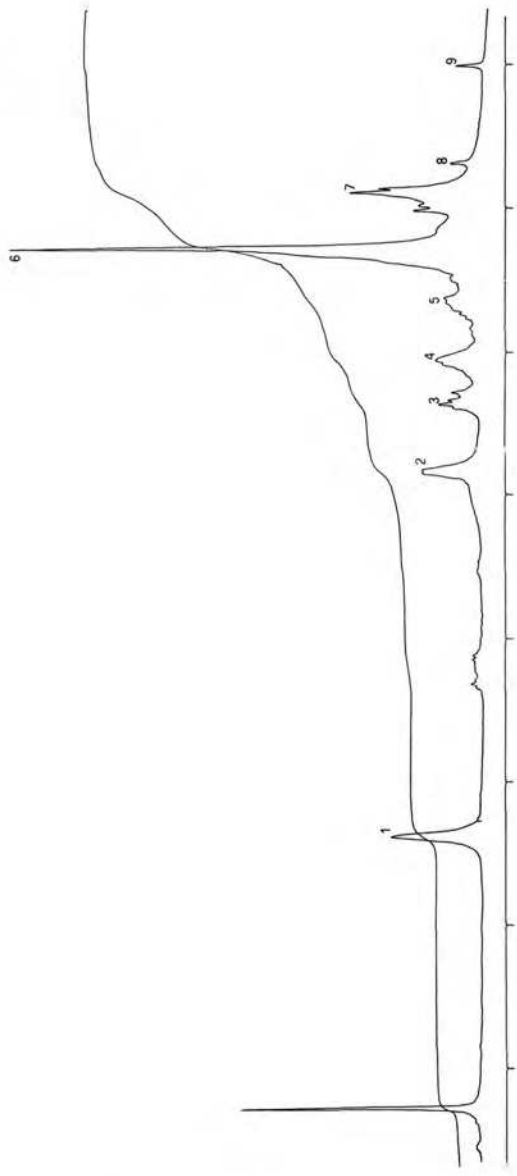


Abb. 10: Kernresonanzspektren der Farbstoffe

D I S K U S S I O N

Die ermittelten Melanophorendichten und ihre Beziehung zum Quadrat der Körperlänge bestätigen frühere Untersuchungen /EDLINGER 1984/, die die Abstände zwischen Chromatophoren zur Grundlage haben und erklären die verschiedene Färbung kleinerer und grösserer Tiere.

Die durchwegs dunkle Färbung kleiner Schnecken ist auf die durch grössere Melanophorendichte stark eingeschränkte Adaptationsfähigkeit zurückzuführen, die aber, wie die statistische Untersuchung ihres Vorkommens zeigte, für die Schnecken ausserhalb des Phytal charakteristisch ist. Dort ist durch Substratpartikel, die mit dem ständig produzierten Schleim über die Dorsalseite transportiert werden, eine alternative Tarnungsmöglichkeit gegeben, die oft durch Algenaufwuchs ergänzt wird.

Für grössere, im Phytal lebende Tiere, die durch die dünne transparente Schale kaum geschützt sind, gegen Eriphia überhaupt nicht, wird eine ausreichende Tarnungsmöglichkeit lebensnotwendig.

Das aktive Aufsuchen des Schattens grüner Pflanzen durch verhältnismässig grosse Tiere, während sich die kleineren gegenüber diesen Lichtverhältnissen indifferent verhalten, bestätigt die ökologische Differenzierung nach Grössenordnungen. Auffällig ist, dass durch optisch dichte Platten hervorgehobener Schatten für die Schnecken nicht attraktiv war. Dies spricht dafür, dass gewisse spektrale Zusammensetzungen des Lichts im beschatteten Bereich bevorzugt werden. Dafür spricht auch, dass grünes Licht /546 nm, 520 nm/ die stärksten Veränderungen an den Chromatophoren bewirkt, während andere Spektralbereiche wenig oder keine erkennbaren Auswirkungen zeigen /EDLINGER 1984/. Unter den Lichtverhältnissen in Ulva-Beständen werden die Xanthophoren optisch fast ausgelöscht /für das menschl. Auge !/, was für die Tarnung der Tiere sicher von Bedeutung ist und vor allem bei grossen Schnecken zum Tragen kommt. Ebenso wichtig ist sicher die Aufhebung der Gegenschattierung, die im diffusen Licht des Phytals, das spektral strak eingeengt ist /HAXO and BLINKS 1950, SEYBOLD und WEISWEILER 1942, LYTHGOE 1979/ keinen Nutzen brächte.

Von grosser Bedeutung für die Tarnung ist der Chlorophyceenaufwuchs der Schalen. Die lokale Differenzierung lässt sich aus dem Schleimmantel erklären, in dem die Schnecke ständig eingehüllt ist und der von vorne nach hinten wandert, wobei Fremdkörper meist entfernt werden. Die aufwachsenden Thalli finden sich nur an Stellen, die vom Schleimmantel kaum berührt werden, während sich die Schwärmer in grösserer Zahl auch unters dem Schleim halten. Inwieweit Haminea zur Verbreitung von Enteromorpha beiträgt, wäre noch zu untersuchen. Die Schwärmer werfen auch ein neues Licht auf die Angaben von MARCUS /1965/, der grüne Punkte auf Haminea linda beschreibt.

Die einerseits hohe Durchschnittsgrösse und das relativ häufige Auftreten kleiner Schnecken an Standort 7 lassen vermuten, dass hier eine vorjährige und eine heurige Generation, die aus sehr frühen Gelegen stammt, zusammenleben. Mit dieser Ansicht stimmt auch überein, dass dort die höchste Laichdichte gefunden wird.

Die Absorptionsspektren der isolierten Farbstoffe zeigen grosse Übereinstimmungen mit früheren Befunden /EDLINGER 1984/, wobei aber ein anderes Laufmittel verwendet und auch nicht der Reinheitsgrad erreicht wurde, wie bei den vorliegenden Untersuchungen.

Die hohe Absorption im UV-Bereich könnte neben der Tatsache, dass sie bei organischen Substanzen allgemein und bei Farbstoffen im besonderen sehr häufig ist, auf eine Schutzfunktion gegen ultraviolettes Licht hinweisen, da die Schnecken nahe der Wasseroberfläche vorkommen und durch die Ebbe oft über dem Wasserspiegel liegen. Ausserdem könnte eine Korrelation zu dem in den UV-Bereich verschobenen Empfindlichkeitsbereich der Augen von Dekapoden /BUDDENBROCK 1933, WALD 1968, BRUNO, MOTE and GOLDSMITH 1973/ vermutet werden. Dies wäre vor allem für Substanz 1 und 2 zu vermuten.

Nach dem Farbton kann angenommen werden, dass die Substanz 1 in den Melanophoren liegt, 2 und 3 in den Xanthophoren. Dabei stellt sich die Frage, ob die Schichtung der Pigmentgranula in den Xanthophoren /Abb. 11 b, EDLINGER 1984/ mit dem Vorhandensein von zwei Farbstoffen in Verbindung zu bringen ist, kann aber noch nicht geklärt werden.

Der Kurvenverlauf der Kernresonanzspektren spricht besonders bei Substanz 2 für eine relativ grosse Reinheit, während für Substanz 1 eine an das Molekül gebundene weitere Komponente vermutet werden kann.

Nach den vorliegenden Kernresonanzspektren können die Farbstoffe der Banden 2 und 3 bei vorsichtiger Interpretation in die Nähe der Terpenreihe gestellt werden, wobei die Färbung für Karotinoide sprechen würde, doch bedarf die Strukturaufklärung noch weiterer Recherchen.

Bei Substanz 1 spricht der allgemeine Kurvenverlauf für eine Bindung an eine Trägersubstanz, für die mit relativ grosser Wahrscheinlichkeit Proteinstruktur vermutet werden kann. Für eine stärkere Bindung an eine hochmolekulare Trägersubstanz würde auch die relativ geringe Laufgeschwindigkeit der Bande 1 sprechen.

Aus elektronenmikroskopischen Aufnahmen der Chromatophoren und ihrer Pigmentgranula lassen sich keine Rückschlüsse auf den chemischen Aufbau der Farbstoffe selber ziehen. Auffällig ist aber eine deutliche Strukturierung bei den Pigmentgranula der Xanthophoren, die teilweise sogar eine Schichtung vermuten lässt /Abb. 11 a und b/.

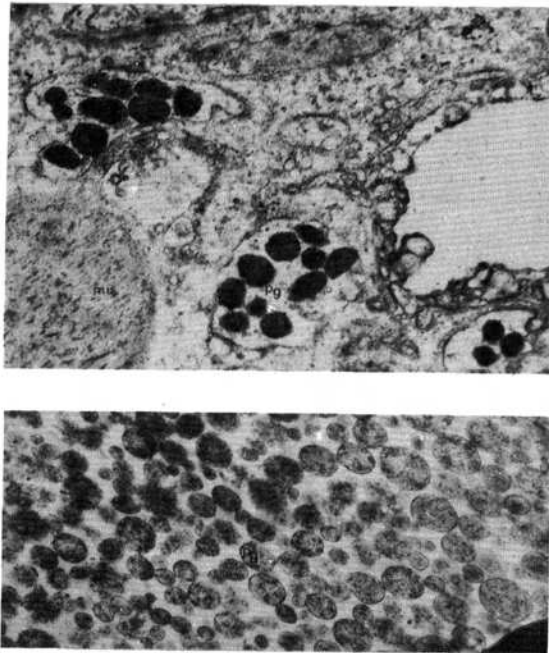


Abb. 11: Melanophorenast mit Pigmentgranula /a/, Xanthophore /b/. Beide ca. 19.200mal. Elektronenmikroskopische Aufnahme.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Chromatophorendichte in der Haut von *Haminea navicula* hängt von der Grösse des Tieres ab und bestimmt seine Fähigkeit zu physiologischem Farbwechsel und seine Färbung. Verschieden grosse und entwickelte Tiere bevorzugen unterschiedliche Umweltbedingungen, an die ihr Farbwechselmechanismus auch meist angepasst ist. Viele tarnen sich zusätzlich durch auf der Schale wachsende Chlorophyceen.

Die Isolation und chromatographische Auftrennung der Farbstoffe ergibt drei Banden, die unterschiedliche Färbungen, Absorptionsspektren und Kernresonanzspektren zeigen.

A b k ü r z u n g e n

nm Nannometer	ir Iridophore	au Auge
pg Pigmentgranula	mu Muskel	E. Enternomorpha

L I T E R A T U R

- ALBONICO, R. /1948/: Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fer., und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. *Rev. Suisse Zool.* 55 : 347-425.
- ANDRE, E /1895/: Le pigment melanique des Limnees. *Rev. Suisse Zool.* 3 : 429-431.
- AUTRUM, H. u. V. v. ZWEHL /1964/: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. *Z. Vergl. Physiol.* 48 : 357-384.
- BANNISTER, W. H. and J. V. /1969/: The green pigment of *Patella* /Mollusca/. *Comp. Biochem. Physiol.* 31 : 319-327.
- BORN, E. /1911/: Beiträge zur feineren Anatomie von *Phyllirhoë bucephala*. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* 97.
- BOZLER, E. /1928/: Über die Tätigkeit der einzelnen glatten Muskelfaser bei der Kontraktion. 1. Mitt. : Die Chromatophoren-muskeln der Cephalopoden. *Zeitschr. f. Vergl. Physiol.* 7 : 379-406.
- BOZLER, E. /1931/: Über die Tätigkeit der einzelnen glatten Muskelfaser bei der Kontraktion. 3. Mitt. : Registrierung der Kontraktionen der Chromatophoren-muskelzellen von Cephalopoden. *Zeitschr. f. Vergl. Physiol.* 13 : 762-772.
- BROWN, F. A. jr /1962/: Chromatophores and Color Change. In: Prosser-Brown: *Comp. Animal Physiology.* 2. Auf. 1962.
- BRUNO, M. S., M. I. MOTE and T. H. GOLDSMITH /1973/: Spectral Absorption and Sensitivity Measurements in Single Ommatidia of the Green Crab, *Carcinus*. *J. comp. Physiol.* 82 : 151-163.
- BUDDENBROCK, W. v. /1929/: Einige Bemerkungen zum augenblicklichen Stand der Frage nach dem Farbensinn der Tiere. *Zool. Anz.* 84 : 189-201.
- BUDDENBROCK, W. v. und H. FRIEDRICH /1933/: Neue Beobachtungen über die kompensatorischen Augenbewegungen und den Farbensinn der Taschenkrabben /*Carcinus maenas*/.
- CHEESMAN, D. F. /1958/: Ovorubin, a chromoprotein from the eggs of the gastropod mollusc *Pomacea canaliculata*. *Proc. Roy. Soc. B1* 49, 571-587.
- CLONEY, R. A. and E. FLOREY /1968/: Ultrastructure of Cephalopod Chromatophore Organs. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. Mikroskop. Anat.* 89 : 250-280.
- COMFORT, A. /1947/: Lipochromes in the ova of *Pila*. *Nature* 160 : 333-334.
- COMFORT, A. /1951/: The pigmentation of molluscan shells. *Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc.* 26 : 285-301.
- CRISP, M. /1971/: Structure and abundance of receptors of the unspecialized external epithelium of *Nassarius reticulatus*. /Gastropoda, Prosobranchia/. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 51 : 865-890.
- DAUGHERTY, J. W. /1956/: Polyphenol oxydase activity and pigmentation in snail tissues. *Biol. Bull.* 110 : 258-263.
- DENTON, D. J. and M. F. LAND /1971/: Mechanism of Reflexion in Silvery Layers of Fish and Cephalopods. *Proc. Roy. Soc. London A*, 178 : 43.
- DISTASO, A. /1928/: Die Beziehungen zwischen den Pigmentbändern des Mantels und denen der Schale bei *Helix nemoralis* L. und *hortensis* Müller nebst Bemerkungen über die Entstehung des Pigmentes bei Mollusken. *Biol. Zentralbl.* 28 : 120-129.
- EDLINGER, K. /1979/: Lokomotion und Grabverhalten bei *Haminea navicula* /Mollusca-Opisthobranchia/. *Wiss. Film* 23 : 4-10.
- EDLINGER, K. /1981/: Gastropoden des Interstitials der Nordadria. *Wiss. Film* Nr. 27 : 34-42, Wien.
- EDLINGER, K. /1982/a/: Colour Adaption in *Haminea navicula* /Da Costa/ /Mollusca-Opisthobranchia/. *Malacologia* 22 /1-2/ 593-600.
- EDLINGER, K. /1982b/: Beiträge zur Sinnesphysiologie und Ultrastruktur der unspezialisierten Haut von *Haminea navicula* /DA COSTA 1778/ /Mollusca-Opisthobranchia/. *Zool. Anz. Jena* 209 5/6 : 345-361.

- EDLINGER, K. /1984/ : Beiträge zum Farbwechsel und zur Farbadaptation bei *Haminea navicula* /DA COSTA 1778/ /Mollusca-Opisthobranchia/ Zool. Anz. Jena. Im Druck.
- FINGERMANN, M. /1956/: Phase difference in the tidal rhythms of color change of two species of fidler crab. Biol. Bull. 110 : 274-290.
- FINGERMANN, M. /1959/ : Physiology of Chromatophores. Intern. Rev. of Cytol. 8 : 175-211.
- FLOREY, E. /1952/ : Untersuchungen über die Natur der Farbwechselhormone der Crustaceen. Biol. Zbl. 71 : 499-511.
- FLOREY, E. /1966/ : Nervous control and spontaneous activity of the chromatophores of a cephalopod, *Loligo opalescens*. Comp. Biochem. and Physiol. 18 : 305-324.
- FLOREY, E. /1969/ : Ultrastructure and function of cephalopod chromatophores. Am. Zool. 9 : 429-442.
- FLOREY, E. /1970/ : Lehrbuch der Tierphysiologie. Stuttgart.
- FODGEN, M. and P. /1974/ : Animals and their colors : Camouflage, Warning, Coloration, Courtship and Territorial Display, Mimicry. London.
- FOX, D. L. /1953/ : Animal Biochromes and Structural Colors. Cambridge Univ. Press, London and New York.
- FOX, D. L. /1966/ : Pigmentation of Molluscs. In : WILBUR, K. M. and C. M. YONGE, Physiology of Mollusca 11 : 249-274. Acad. Press. NY and London.
- FOX, H. M. and G. VEVERS /1960/ : The Nature of Animal Colors. London.
- FRETTER, V. and A. GRAHAM /1954/ : Observations on the opisthobranch mollusc *Acteon tornatilis* /L./. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 33 : 565-585.
- GEGENBAUR, C., A. KOELLIKER und H. MÜLLER /1853/ : Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend anatomische Untersuchungen. Zeitschr. Wiss. Zool. 4 : 299-369.
- GEGENBAUR, K. /1855/ : Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig.
- GOODWIN, T. W. /1954/ : Carotenoids, Their Comparative Biochemistry. Chem. Publ. Co., New York.
- GOODWIN, T. W. /1972/ : Pigments of Mollusca. In : FLORKIN, M. and B. T. SCHEER, Chemical Zoology VII : Mollusca ; 187-199 Acad. Press. NY and London.
- GOODWIN, T. W. and M. M. TAHA /1950/ : The carotenoids of the gonads of the limpets *Patella vulgata* and *Patella depressa*. Biochem. Journ. 47 : 244-249.
- GORTNER, R. A. /1910/ : Studies on melanin. 1. Methods of isolation. The effect of alkali on melanin. Journ. Biol. Chem. 8 : 341 - 363.
- HEILBRUNN, L. V. /1952/ : Outline of General Physiology. 3. Aufl. Saunders, Philadelphia. 60 : 1-36.
- HOFMANN, F. B. /1907/ : Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Arch. f. Mikr. Anat. 70 : 361-413.
- HAXO, F. T. and L. R. BLINKS /1950/ : Photosynthetic Action Spectra of marine algae. Journ. Gen. Phys. 33.
- HAXO, F. O., C. HELOCHA and Ph. STROUT /1954/ : Comparative Studies of chromatographically separated Phycocromoproteins. 8. Congr. int. de Botanique. Paris.
- JAIN, A. K. /1975/ : Studies on the rate of color-change mechanism in the fish, *Nandus nandus* /HAM./ as a background response. Acta physiol. Pol. 26, 507-516.
- JAIN, A. K. /1978/ : Studies on the Quantitative Colour-Change Mechanism in *Nandus* /HAM./ as a Response to Different Backgrounds. Zool. Jb. Anat. 100, 29-46.
- JERLOV, N. /1951/ : Optical studies of ocean waters. Swed. Deep - Sea Exped. Rep. Phys. and Chem. 3 /1/, 1-59.
- LEVINE, J. S. und E. F. Mac NICHOL /1982/ : Das Farbsehen der Fische. Spektrum d. Wiss. 4, 16-26.
- LUBY, K. J. and K. R. PORTER /1980/ : The Control of Pigment Migration in Isolated Erythrocytes of *Holocentrus ascensionis* /Osbeck/, 1 : Energy Requirements. Cell, 21 : 13-23.
- LYTHGOE, J. N. /1979/ : The Ecology of Vision. Oxford University Press.
- MARCUS, E. /1965/ : Some Opisthobranchs from Micronesia. Malacologia 3/2/ : 263 - 286.
- MATTHEWS, S. A. /1931/ : Observations on pigment migration within the fish melanophore. Journ. for exper. Zool. 58 : 471-486.

- MÜLLER, H. und C. GEGENBAUR /1854/ : Über Phyllirhoë bucephalum. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 5.
- NICOLAUS, R. A., M. PIATELLI and G. NARNI /1959/ : Structure of Sepiomelanin. Tetrahedron 5, N. 21 L 14-17.
- NISHIBORI, K. /1957/ : Pigments of marine animals. V. Carotenoids from the red muscle and the viscere of the giant shell Tugali gigas. Nippon Suisan Gakkaishi 22, 715-717. Zit. aus FOX /1966/.
- PACKARD, A. and F. G. HOCHBERG /1977/ : Skin patterning in Octopus and other genera. In : NIXON, M. and J. B. MESSENGER : The Biology of Cephalopods. Symp. Zool. Soc. London. Acad. Press, London.
- PARKER, G. H. /1948/ : Animal color changes and their neurohumors. Cambridge University Press, London and New York.
- RIEDL, R. /1966/ : Biologie der Mereshöhlen. Hamburg.
- ROTARIDES, M. /1929/ : Über die Formen der Pigmentgruppierung in der Lungen- decke der beschalten Landpulmonaten, die Rolle des Pigments in der Schalenbildung. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere 15 : 309-362.
- ROTARIDES, M. /1932/ : Über die ungleichmässige Verteilung des Pigments in der Schale der gebänderten Landschnecken. Zool. Anz. 99 : 329-334.
- SEYBOLD, A. and T. W. GOODWIN /1959/ : Occurrence of astaxantin in the flower petals of Adonis annua L. Nature 157 : 771.
- SCHEER, B. T. /1940/ : Some features of the metabolism of the carotenoid pigments of the California sea mussel /Mytilus californicus/. Journ. Biol. Chem. 136 : 275-299.
- SEYBOLD, A. and A. WEISSWEILER /1942 a/ : Spektrophotometrische Messungen an grünen Pflanzen und an Chlorophyll-Lösungen. Bot. Arch. 43, 252.
- SEYBOLD, A. and A. WEISSWEILER /1942 b/ : Weitere spektrophotometrische Messungen an Laubblättern und an Chlorophyll-Lösungen sowie an Meeresalgen. Bot. Arch. 44 : 102.
- TROJAN, E. /1910/ : Ein Beitrag zur Histologie von Phyllirhoë bucephala Peron u. Lesueur mit besonderer Berücksichtigung des Leuchtvermögens des Tieres. Arch. f. Mikr. Anat. 75 : 473-518.
- VILLELA, G. G. /1956/ : Carotenoids of some Brazilian freshwater gastropods of the genus Pomacea. Nature 178 : 93.
- VUILLAUME, M. /1969/ : Les pigments des invertébrés. Masson et C. ie, Paris.
- WALD, G. and R. HUBBARD /1957/ : Visual pigment of a decapod crustacean: the lobster. Nature 180 : 278-280.
- WICKSTEN, M. K. /1979/ : Decorating Behavior of Loxorhynchus crispatus and Loxorhynchus grandis. Crustaceana 5 : 37-46.
- WOLOSEWICK, J. J. and K. R. PORTER /1979/ : Microtrabecular Lattice of the Cytoplasmatic Ground Substance : Artifact or Reality. Journ. of Cell Biol. 82 /1/ : 114-139.

Anschrift des Autors:

Dr. Karl EDLINGER,
 Institut für Zoologie der
 Universität Wien,
 Althanstrasse Nr. 14
 1090 WIEN/Österreich