(Aus dem physiolog. Institut in Jena.)

Ueber den Farbenwechsel der Frösche.

Von

W. Biedermann.

Mit Tafel XI.

Eine beabsichtigte Demonstration des nach dem jeweiligen Zustand der dunklen Pigmentzellen bekanntlich sehr auffallenden Farbenunterschiedes der Haut von *Rana temporaria* gab mir Veranlassung zu der vorliegenden Untersuchung, die sich zunächst nur auf die genannte Froschspecies und *Hyla arborea* beschränkt. Die in mancher Beziehung noch viel interessanteren Erscheinungen des Farbenwechsels bei Fischen und Reptilien (*Chamaeleon*) hoffe ich in einer späteren Arbeit behandeln zu können.

Es ist bemerkenswerth, dass so überaus auffallenden Erscheinungen, wie die, um welche es sich hier handelt, von Seiten der Physiologen bisher, wenn man von einigen Arbeiten aus älterer Zeit absieht, nur wenig Beachtung geschenkt wurde. Und doch sind die in Betracht kommenden Thatsachen nicht nur von rein physiologischem Standpunkte aus beachtenswerth, sondern bieten auch erhebliches biologisches Interesse. Die bekannte blattgrüne Schutzfärbung des Laubfrosches und deren grosse Veränderlichkeit hat zwar seit Alters her die Aufmerksamkeit erregt, doch sind, soviel ich finden konnte, weder die anatomischen Verhältnisse der Haut, noch auch die physiologischen Bedingungen der Farbenänderung genügend festgestellt.

Aus älterer Zeit erwähne ich eine Notiz von M. Pouchet¹⁾, die in mancher Beziehung von Interesse ist. Er unterscheidet eine

1) Compt. rend. 1848. Nr. 22 und Forrieps Notizen XII. Nr. 20. p. 326.
E. Pfäfer, Archiv für Physiologie. Bd. 51.

„obere Farbenschicht“, welche dem Thier die grüne Farbe giebt und aus „hohlen polyedrischen Schüppchen“ besteht; „mit reflectirtem Lichte beleuchtet erscheinen sie als ebensovielen kleine goldene Spiegel und erinnern an die leuchtenden Punkte der Flügeldecken des Diamantkäfers. Wo die grüne Farbe heller wird, sieht man die kleinen Schüppchen frei liegen.“ „Die untere Farbenschicht ist viel dicker und dunkler; sie enthält in stern- oder pinselförmigen Büscheln, deren Verzweigungen sich untereinander verflechten, einen schwärzlichen Farbstoff. An Stellen, wo die grüne Färbung verschwindet, sieht man die Büschel frei liegen.“ Die physiologische Bedeutung eines jeden dieser anatomischen Elemente ist nach P. folgende:

„Die schwärzliche Färbung wird durch eine Ausbreitung der die untere Pigmentschicht bildenden Büschel über die Peripherie bedingt, indem durch ihre Ausbreitung der Durchmesser der kleinen, das Grün reflectirenden Schüppchen beschränkt wird; das Maschennetz muss dadurch viel dunkler und sichtbarer, der Raum zwischen seinen Maschen viel enger werden und nur als goldner Punkt erscheinen. Die schwarze Farbe wird in diesem Falle vorherrschen. Die weissliche Färbung beruht auf dem Gegentheil der Ursachen, auf einer Contraction der Büschel der unteren Pigmentschicht; sowie sich die Fasern der Büschel, welche hauptsächlich zum Hautnetze gehen, zurückziehen, erscheinen die Maschen des letzteren farblos; die kleinen, vorhin goldglänzenden hohlen Flecken haben jetzt, wahrscheinlich weil ihnen der dunkle Untergrund fehlt, einen Perlmutterglanz angenommen.“

In seiner bekannten Abhandlung über den Farbenwechsel des Chamaeleons kommt Brücke (1852) auch auf die Ursache der grünen Farbe des Laubfrosches zu sprechen, und führt dieselbe auf Erscheinungen der Interferenz in besonderen Zellen zurück. Er äussert sich hierüber folgendermaassen: „Bei keiner Familie der Amphibien spielen wohl die „Interferenzzellen“ mit den Farben, welche sie erzeugen, eine so grosse Rolle als bei den Fröschen, unter denen sich wiederum das Genus *Hyla* durch Schönheit und Mannigfaltigkeit der Farben ganz besonders auszeichnet. Ausser dem bekannten schwarzen und einem gelblichen Pigmente, welches in der Haut dieser Thiere verbreitet ist, trägt dieselbe unter der Epidermis, aber über dem schwarzen Pigmente eine Schicht von Zellen, deren feinkörniger und wahrscheinlich

krystallinischer Inhalt zu den prachtvollen Interferenzerscheinungen Veranlassung giebt, welchen das Thier die schöne grüne Farbe, in welche es gekleidet ist, sowie den Perlmutterglanz seiner Flanken und Schenkel verdankt. Diese Zellen, welche man bisher fälschlich für Pigmentzellen ansah, sind auf der Rückseite des Kopfes, des Rumpfes und der Glieder, wo sie wie die Pflastersteine eine dicht neben der andern liegen, polygonal, nach der Bauchseite zu, wo sie weiter auseinandergerückt sind, sind sie vielfach verästelt, ganz so wie man dies so oft an den schwarzen Pigmentzellen sieht. Die Farben gehören dem dritten Newton'schen Ringssysteme an und sind im auffallenden Lichte: Meergrün, brillantes Grün, blasses Gelbgrün, falbes Gelb und sogenannte Fleischfarbe, d. h. ein mit viel Weiss gemischtes röthliches Orange; im durchfallenden Lichte: röthlich Orange, Roth, Purpur, Graublau und Meergrün.“

Mit Brücke's in allen wesentlichen Punkten zutreffender Auffassung stehen spätere Beobachtungen im Widerspruch. Am nächsten kommt Brücke's Anschauung Harless¹⁾, der in der Haut von *Hyla arborea* ebenfalls „Interferenzzellen“ beschreibt, dieselben aber irrthümlicherweise nur für eine besondere „lichtbraune“ Abart der schwarzen, verzweigten Pigmentzellen hält, ob schon er die Unterschiede, namentlich auch das verschiedene Verhalten gegen kaustisches Natron richtig hervorhebt, welches die schwarzen Pigmentzellen nicht angreift, während es die blassbraunen Interferenzzellen rasch zerstört. Ausserdem unterscheidet Harless noch „unregelmässig polyedrische und mit einem unter allen Umständen sich gleichbleibenden, goldgelben Pigmente erfüllte“ Zellen. Die Interferenzfarbe der „blassbraunen“ Zellen bleibt nach H. nicht constant, sondern wechselt unter gewissen Umständen. So sah er durch allmählich gesteigerten Druck mittels des Compressoriums in den anfangs lichtbräunlichen Zellen der Reihe nach bei durchfallendem Lichte Blau, Blaugrün, Meergrün, Röthlich, Violett, Braun auftreten. Bei langsamem Zurückschrauben des Quetschers erscheinen wieder die Farben in umgekehrter Reihenfolge. Wenn H. in dieser Beobachtung aber eine Widerlegung der Vermuthung Brücke's erblickt, dass die wahrscheinlich krystallinischen Körnchen der betreffenden Zellen die Interferenz-

1) Harless, Zeitschr. f. wiss. Zool. V. 1854. p. 372 ff.

scheinungen bedingen, so kann man dem kaum beipflichten. Es ist ganz wohl möglich und auch mit der Regelmässigkeit in der Aufeinanderfolge der Farben vereinbar, dass sich, wie auch v. Wittich¹⁾ in einer Kritik der Harless'schen Abhandlung richtig bemerkt, „je nachdem man die Zellen mehr oder weniger comprimirt, die einzelnen Kryställchen mehr oder weniger aneinanderpresst, dieselben auch wohl zwingt, dem Lichte eine andere Fläche oder dieselbe unter verändertem Winkel zu bieten, auch die durch sie erzeugten Interferenzerscheinungen verändern.“

Jedenfalls ist die Annahme von Harless, dass „die Farbenänderung von dem Wechsel der Dicke einer flüssigen Schicht in der mit elastischen Kräften ausgerüsteten (Interferenz-) Zelle abhängt“, gänzlich unhaltbar. Das Heller- und Dunklerwerden der Haut bezieht H. ganz richtig auf Gestaltveränderungen der schwarzen Pigmentzellen, deren Ausläufer sich jedoch, wie auch Brücke annimmt, „nicht in sich zurückziehen“, sondern ihren Inhalt d. i. die Pigmentmoleküle „gegen den centralen Zellenraum hin“ entleeren. „Irgend eine von dem centralen Nerveneinfluss abhängige Kraft drängt die Pigmentmoleküle in den hinterher viel schwärzer und compacter aussehenden Zellen zusammen, während weniger in den braunen (Interferenz-) Zellen, am wenigsten, meist gar keine, in dem beide verbindenden Ausläufer zurückbleiben.“ „In den sogenannten braunen bleibt eine Flüssigkeitsschicht zurück, deren Mächtigkeit die jeweilige Interferenzfarbe bestimmt und verschwinden muss, wenn diese Flüssigkeit exosmotisch entweichen kann, wie dieses nach dem Tod stattfindet, wo dann die ganze Hautfarbe schmutzig grünlich mit vorherrschendem Gelb wird.“

Im Gegensatz zu Brücke und Harless läugnet v. Wittich den Einfluss besonderer Interferenzzellen auf die Hautfarbe von *Hyla arborea* vollständig. Er beschreibt unter der aus „vollkommen farblosem, geschichtetem Pflasterepithelium“ bestehenden Epidermis „eine Schicht gleichmässig rundlicher Zellen mit einem feinkörnigen, gelblichen Inhalt, die an gelbgefärbten Hautstellen dicht aneinandergrenzen, während sie an grünen Theilen „noch leichte dunkle Portionen zwischen sich durchblicken lassen.“ Nur ganz vereinzelt sollen nach v. W. an den grünen Hauttheilen auch

1) Müllers Arch. 1854.

Interferenzzellen vorkommen, die an Zahl nach dem Begrenzungsstrich zunehmen und dessen metallischen Glanz, sowie auch den Perlmytterschiller der weissen Bauchseite verursachen. Unter der erwähnten Schicht „gelber Zellen“ liegt nun bei *Hyla* sowohl wie auch bei *Rana esculenta* „eine mächtige Schicht dunkel schwarzbrauner Pigmentzellen, die mit ihren vielfachen unregelmässigen Ausläufern meist einander berühren und so ein engmaschiges dunkles Netz bilden. Weder bei auffallendem noch bei durchfallendem Licht zeigt sich ein grünes Pigment.“ Das Zustandekommen der grünen Hautfarbe findet nach v. W. seine Erklärung „in dem optischen Verhalten dieser drei übereinander liegenden Schichten, dem Epithel, der gelben und der dunklen Pigmentschicht. Die beiden ersteren wirken als trübe Medien und lassen die dunkle Unterlage zunächst blau erscheinen, dann aber treten die blauen Lichtstrahlen durch eine gelbe Schicht und erscheinen uns grün.“ (l. c. p. 45.)

Später haben dann noch Hering und Hoyer¹⁾ eine im wesentlichen ganz zutreffende Beschreibung des histologischen Baues der Haut von *Rana esculenta* und *Hyla* gegeben. Nach ihnen finden sich an den grünen Hautstellen „ziemlich dicht unterhalb der Epidermis unregelmässig polygonale, dicht gelagerte gelbe Zellen und darunter sternförmige, mit schwarzbraunem Pigment erfüllte Zellen“ „Der Inhalt der gelben Zellen besteht aus einem in Alkohol und Aether löslichen gelben Fett und aus stark lichtbrechenden, prismatischen, farblosen Körnchen. Wird das Fett den gelben Zellen entzogen, so bleiben die Körnchen zurück, die Zelle nimmt ein grauweisses Aussehen an und stellt sich dann ähnlich dar, wie die an den ungefärbten Stellen der Haut vorkommenden sternförmigen Zellen, welche schon im frischen Zustande einen gleichen, farblosen, körnigen, das Licht stark reflectirenden Inhalt zeigen.“ „An den metallisch glänzenden Körperstellen (z. B. dem gelben Streif an den Körperseiten von *Hyla*) zeigen die prismatischen Körnchen in den polygonalen gelben Zellen unter dem Mikroskop lebhaft Interferenzfarben. Durch schwache Kalilösung werden die prismatischen Körnchen in den gelben Zellen gelöst, während der gelbe Farbstoff in Tropfenform zurückbleibt.“ Die physiologischen Veränderungen

1) Centralbl. f. med. Wiss. 1869. Nr. 4.

der Hautfarbe bei Fröschen werden wesentlich erzeugt durch die Gestaltveränderung der dunklen Pigmentzellen. Das Hellerwerden hängt ab von einer mehr oder weniger vollkommenen Einziehung der verzweigten, breiten Fortsätze, das Dunkelwerden von einer Ausbreitung der Fortsätze, so dass eine grössere Menge der auffallenden Lichtstrahlen absorbiert wird. Die Pigmentzellen können sich mithin einerseits zu völligen rundlichen Ballen zusammenziehen, andererseits können sie mit ihren Fortsätzen sich so ausbreiten, dass die letzteren sogar bis dicht an die Epidermis sich emporschieben und becherförmig die gelben Zellen umfassen; im ersteren Falle wird die Haut sehr hell, gelbgrün . . . im letzteren Falle sehr dunkel bis schmutzig schwarzbraun.“

I.

Der feinere Bau der Haut.

Betrachtet man ein Stück der Haut von der Oberseite eines hellgrün gefärbten Laubfrosches bei auffallendem Lichte und schwacher Vergrösserung, so sieht man eine Mosaik polygonaler, durch ziemlich breite schwarze Grenzlinien getrennter, lebhaft grün glitzernder Flächen, welche nur durch die in ziemlich regelmässigen Abständen befindlichen Mündungen der Hautdrüsen unterbrochen wird, die im durchfallenden Lichte die Haut wie durchlöchert erscheinen lassen. Von der Unterseite her gesehen erscheint die Haut gleichmässig schwarz, mit bläulichem Schimmer. Bei stärkerer Vergrösserung zeigt sich, dass die reichverzweigten und vielfach anastomosirenden, schwarzen Pigmentzellen, welche in der tiefsten Schicht der Haut liegen, eine fast zusammenhängende, gleichförmige Fläche bilden, die nur an wenigen Stellen dem Lichte Durchtritt verstattet. Diese erscheinen dann gelb gefärbt. Um daher über den Bau und die gegenseitige Lagerung der für das Zustandekommen der jeweiligen Hautfarbe wesentlichen Formelemente genauern Aufschluss zu gewinnen, erscheint es geboten, die bei grünen Fröschen weit ausgebreiteten, dunklen Chromatophoren zuvor zu grösstmöglicher Contraction zu veranlassen; es gelingt dies, wie weiter unten genauer zu erörtern sein wird, in verschiedener Weise. Am einfachsten und in einem für die Zwecke mikroskopischer Untersuchung völlig ausreichenden

Grade lässt sich das gewünschte Ziel durch Erwärmung erreichen. Es genügt einen lebhaft grünen Laubfrosch einige Zeit in der Hand zu halten, um alsbald eine sehr auffallende Farbenänderung herbeizuführen, die durch verschiedene Uebergänge von grüngelb und gelbgrün schliesslich zu einem fast reinen Citrongelb führt, wie schon v. Wittich bemerkte. Für die mikroskopische Untersuchung der Haut erscheint es zweckmässig, zunächst die aus mehreren Lagen platter Zellen bestehende Epidermis zu entfernen, was durch mehrtägiges Einlegen abgetrennter Hautstücke oder des ganzen Thieres in sehr verdünnte Müller'sche Flüssigkeit am besten erreicht wird. Bei leichtem Hinstreifen über die Oberfläche mit einer Messerklinge löst sich dann die Epidermis, welcher v. Wittich eine so wesentliche Bedeutung für das Zustandekommen der grünen Färbung zuschrieb, als zusammenhängendes Häutchen ab. Wählt man dann zur Untersuchung dünnere Hautstellen, wie etwa von der Oberseite des Fusses, des Unter- oder Oberschenkels, so fällt an dem in Glycerin aufgehellten Präparate bei durchfallendem Lichte vor allem auf, dass die bei grün gefärbten Fröschen dicht zusammengeschlossenen schwarzen Pigmentzellen hier durch mehr oder weniger weite Zwischenräume von einander getrennt liegen, so dass ziemlich ausgedehnte Strecken des dunklen Untergrundes gänzlich entbehren. Die schwarzen Chromatophoren selbst erscheinen meist unregelmässig begrenzt, lappig oder sternförmig, mit kurzen dicken Ausläufern versehen. In den Lücken treten nun rundliche oder undeutlich polygonale Zellen von gelber Farbe hervor, welche etwa nach Art eines Pflasterepithels eine Mosaik bilden, ohne dass jedoch die einzelnen Elemente sich unmittelbar berührten; es bleiben vielmehr zwischen denselben helle, farblose Räume von wechselnder Breite frei. (Taf. XI Fig. 1.)

Bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen erkennt man, dass jede Zelle dicht erfüllt ist von rundlichen oder ovalen Körnchen, auf deren feinere Structur ich noch zurückkomme. Der stets vorhandene Kern lässt sich nicht immer deutlich erkennen, kennzeichnet sich aber oft als hellerer Fleck inmitten des Zellkörpers. Die gelbe Färbung scheint zunächst in ganz diffuser Weise der Grundsubstanz zuzukommen und ist jedenfalls nicht an die erwähnten Körnchen gebunden, welche an den meisten Stellen im durchfallenden Lichte einen hellbräunlichen oder röthlichen Farbenton zeigen. Dass es sich hier um die von Brücke beschrie-

benen „Interferenzzellen“ handelt, geht überzeugend aus dem Umstande hervor, dass an vielen Stellen, besonders in der Uebergangszone der grünen (bez. gelben) Oberseite der Haut in die von schwarzen Pigmentzellen ganz freie und daher weisse Unterseite, in welcher die in Rede stehenden Körnerzellen mehr vereinzelt liegen, der Inhalt derselben auch im durchfallenden Lichte oft die lebhaftesten Interferenzfarben zeigt, unter welchen insbesondere Blau und Purpurtöne vorherrschen.

Betrachtet man eine Interferenzzelle, in welcher die Körnchen nicht allzu dicht beisammen liegen, bei starker Vergrösserung, so erkennt man, dass jedes Korn eine längliche Form besitzt und in eigenthümlicher Weise quergestreift erscheint, als ob es aus einzelnen übereinandergelagerten Theilstücken aufgebaut wäre. Eine deutlich krystallinische Struktur konnte ich nicht wahrnehmen, obschon das optische Verhalten darauf hinweist.

Beschränkt man sich auf die Untersuchung der Haut im frischen Zustande oder in Glycerin in der angegebenen Weise, so könnte es den Anschein gewinnen, als sei der gelbe Farbstoff, wie dies auch Brücke, v. Wittich und Hoyer anzunehmen scheinen, in den Interferenzzellen gleichmässig vertheilt. Es lässt sich jedoch leicht zeigen, dass dem nicht so ist, sondern dass es sich um eine ganz regelmässige Schichtung von zwei gänzlich verschiedenen Formbestandtheilen in einer und derselben Zelle handelt. Jede Interferenzzelle enthält nebst den beschriebenen krystallinischen Körnchen noch ein goldgelbes Pigment in Form von kleineren und grösseren Tröpfchen, welche je nach der Färbung der Haut sehr auffällige Lageveränderungen zeigen. Bei vorherrschend grüner oder gelber Farbe bildet in jeder Zelle die Schicht der Interferenzkörner so zu sagen eine scheibenförmige Unterlage, über der sich, fast genau ihrer Ausdehnung entsprechend, das gelbe Pigment ausbreitet, so dass man nur durch dieses hindurch die ersteren zu erkennen vermag. So kommt es, dass die Zelle gelb erscheint, ohne dass man die einzelnen diese Färbung verursachenden Tröpfchen deutlich sieht. Man kann sie aber sehr leicht sichtbar machen. Die Interferenzkörnchen lösen sich nämlich sofort in Kali- oder Natronlauge. Behandelt man daher ein grünes oder gelbes Hautstück mit einer solchen nicht zu verdünnten Alkalilauge, so färbt sich jenes sofort

tiefschwarz, in Folge rascher Zerstörung der die dunklen Pigmentzellen überlagernden, das Licht stark reflectirenden Interferenzzellen. Die gelben Tröpfchen widerstehen der Einwirkung des Reagens und markiren auf's deutlichste die Lage und Grenzen der Zellen, in deren Plasma sie eingelagert sind. Das letztere selbst wird durch das Reagens ganz durchsichtig und homogen und nur der Kern tritt in der Regel als ein heller, ovaler Fleck deutlich hervor. (Taf. XI. Fig. 3.)

Die blattgrüne Farbe des Laubfrosches kann nicht nur in der oben geschilderten Weise durch verschiedene gelbgrüne Töne in ein helles Gelb übergehen, sondern sie vermag auch zu dunkeln, wobei anfangs noch immer Grün deutlich hervortritt, bis endlich die Haut dunkelgrau und schliesslich tiefschwarz erscheint. Setzt man einen solchen tintenschwarzen Laubfrosch der Einwirkung höherer Temperatur aus, so wird die Hautfarbe in Folge Contraction der schwarzen Pigmentzellen rasch heller und erscheint bald silbergrau mit eigenthümlich seidenartigem Glanze. Blickt man direkt von oben auf die Haut, so erkennt man keine Spur von Grün und nur bei schräger Beleuchtung wird oft ein schwach grünliches Schillern bemerkbar. Frisch untersucht zeigt dann die Oberseite der Haut bei auffallendem Lichte und schwacher Vergrösserung eine Mosaik von mattgrauen, durch ganz schmale schwarze Contouren begrenzte Feldchen, welche, wie man sofort sieht, den Interferenzzellen entsprechen. Macerirt man ein derartiges hellgraues Hautstück in der angegebenen Weise und untersucht nach Entfernung der Epidermis in Glycerin bei durchfallendem Licht, so bietet sich ein Bild dar, welches in sehr auffälliger Weise von dem verschieden ist, das unter sonst gleichen Umständen die Haut eines hellgelben Laubfrosches bietet. Am meisten charakteristisch ist die scharfe räumliche Sonderung der Interferenzkörnchen und des gelben Pigmentes, welches letztere nun nicht mehr diffus zerstreut über den ersteren liegt, sondern zu rundlichen Klumpen geballt die Zwischenräume zwischen den scheibenförmigen Conglomeraten der Interferenzkörner theilweise erfüllt. (Taf. XI Fig. 2.)

Bei genauerer Untersuchung sieht man, dass das gelbe Pigment jeder Zelle sich zu je einem Klumpen geballt hat, welchen

man an den meisten Stellen von einer ungefärbten, feinkörnigen Plasmamasse umschlossen und den Interferenzkörnern dicht angelagert findet, so dass es oft zweifelhaft erscheinen könnte, ob Beides die Interferenzkörnerchen und das gelbe Pigment wirklich nur Einschlüsse einer Zelle sind oder ob es sich nicht um zwei verschiedene, aber dicht nebeneinander liegende Zellen handelt. Während nun bei *Hyla* besonders in den Randpartien der gefärbten Hauttheile kein Zweifel bestehen kann, dass die Interferenzkörner und das gelbe Pigment Einschlüsse derselben Plasmamasse darstellen, scheint es sich in andern Fällen thatsächlich um zwei ganz verschiedene Zellformen zu handeln. So findet man bei gewissen Fischen (wie z. B. beim Goldfisch) in den Schuppen nebst besonderen, hier durch grosse, deutlich krystallinische und prachtvoll gefärbte Einschlüsse ausgezeichneten Interferenzzellen, andere von diesen völlig getrennte, meist mit Ausläufern versehene Zellen, in deren ungefärbtem Plasma gelbe Tröpfchen von ganz ähnlicher Beschaffenheit wie bei *Hyla* enthalten sind. Auch hier zeigt das gelbe Pigment in verschiedenen Zuständen eine wechselnde räumliche Lagerung, indem es bald diffus in der Zelle verbreitet, bald zu einem rundlichen Ballen in der Umgebung des Kernes gehäuft erscheint.

Die Interferenzkörner selbst erscheinen bei hellgrauer Hautfarbe im durchfallenden Lichte in Folge der fehlenden gelben Deckschichte an Glycerinpräparaten fast farblos oder blassbräunlich, im auffallenden Lichte glitzern die einzelnen Körnerchen lebhaft blau. Dies ist, wie schon bemerkt wurde, nicht der Fall, wenn man die Präparate ganz frisch untersucht, wobei die Zellen im auffallenden Lichte mattgrau erscheinen. Man kann die Lage und Anordnung des gelben Pigmentes auch in diesem Falle noch deutlicher sichtbar machen, wenn man die Interferenzkörnerchen durch Kalilauge zerstört (Taf. XI Fig. 4).

Fassen wir das bisher Mitgetheilte zusammen, so ergibt sich, dass die gelbe und hellgraue Färbung beim Laubfrosch hauptsächlich durch eine verschiedene räumliche Vertheilung des in den Interferenzzellen in Form von Tröpfchen enthaltenen gelben Pigmentes bewirkt wird, indem dieses letztere sich bald über grössere Flächen gleichmässig verbreitet, bald nur örtlich an be-

schränkten Stellen anhäuft und dann für die Gesamtfärbung bedeutungslos wird, die in diesem letzteren Falle wesentlich nur durch die Interferenzkörnchen bedingt wird. Das schwarze Pigment der unteren Zellenlage tritt in beiden Fällen zurück, indem es sich in ganz ähnlicher Weise wie das gelbe zu einer central gelegenen Masse ballt. Die Interferenzkörnchen der oberen Zellenlage erleiden hierbei gewisse Lageveränderungen, auf welche die erwähnten Farbenänderungen zum Theil mit zurückzuführen sein dürften. Darauf weist unter Anderem schon der Umstand hin, dass die einzelnen Körnchen bei hellgelber Hautfarbe im auffallenden Lichte lebhaft glitzern, während die Mosaik der Interferenzzellen bei hellgrauen Fröschen ganz matt erscheint. Aber auch im durchfallenden Lichte und bei stärkerer Vergrößerung machen sich Unterschiede bemerkbar, indem die eingelagerten Körnchen letzterenfalls viel dichter zusammengedrängt erscheinen, womit eine, wenn auch nicht sehr auffallende Verkleinerung der Zelle Hand in Hand geht.

Wie sich schon aus den vorstehenden Erörterungen ergibt spielt bei der Entstehung der grünen, in gewissem Sinne als normal zu bezeichnenden Farbe das schwarze und gelbe Pigment die wichtigste Rolle. Das letztere zeigt dann im wesentlichen dieselbe Anordnung, wie bei der hellgelben Färbung der Haut; die dunklen Chromatophoren sind dagegen auf das reichste verzweigt, anastomosiren vielfach mit einander und senden ihre Fortsätze bis zu der Schichte der Interferenzzellen empor, dieselben in zierlichster Weise schwarz umsäumend. Diese dunklen Grenzlinien der Interferenzzellen erscheinen um so breiter, je dunkler grün die Haut dem blossen Auge erscheint. Das Dunkeln der Haut erreicht seinen äussersten Grad in einem tiefen, glänzenden Schwarz, wobei sehr eigenthümliche Beziehungen zwischen den oberflächlichen Interferenzzellen und den tiefliegenden dunklen Chromatophoren hervortreten. Indem die verzweigten Ausläufer der letzteren immer weiter nach der Oberfläche sich erstrecken, beginnen sie schliesslich die Interferenzzellen zu umfassen; zunächst sieht man an den letzteren bei Betrachtung von oben nur einzelne rundliche oder ovale dunkelschwarze Flecken auftreten, die scheinbar ganz ohne Verbindung mit den schwarzen Chromatophoren sind, bald aber (wenn die Hautfarbe sich dem Schwarz nähert),

erscheint jede Interferenzzelle in der zierlichsten Weise eingeschlossen und förmlich umstrickt von ziemlich breiten, bandförmigen, im durchfallenden Lichte dunkelbraun erscheinenden Pigmentstreifen, deren Zusammenhang mit den tiefer liegenden Zellkörpern besonders an solchen Stellen deutlich hervortritt, wo, wie insbesondere in den Randgebieten der gefärbten Hautpartien, die Interferenzzellen sowohl, wie auch die umspinnenden schwarzen Chromatophoren nicht so eng zusammengedrängt liegen. (Taf. XI Fig. 5 u. 6.) Es kann die Umhüllung der ersteren Zellen durch die letzteren so weit gehen, dass ein fast vollkommener Platzwechsel der optisch wirksamen Inhaltsbestandtheile erfolgt, indem das schwarze Pigment in fast ununterbrochener Lage die Interferenzzellen überdeckt und verhüllt.

Die Aehnlichkeit dieser Verhältnisse mit dem von Brücke an der Haut des Chamaeleons beobachteten Verhalten der auch hier die tiefste Lage bildenden schwarzen, reich verzweigten Chromatophoren ist unverkennbar, wie sich unmittelbar aus seiner Schilderung ergibt: „Wenn das Tuberkel an seiner Oberfläche schwarz erschien, so durchbohrten die zahlreichen Ausläufer das helle Pigment und verdeckten es, indem sie sich bis unmittelbar unter die Epidermis erstreckten und daselbst anschwellen, so dass sie einander berührten. Jede einzelne Zelle hat dann gewöhnlich das Aussehen einer Baumwurzel, deren Würzelchen gegen die Oberfläche gerichtet sind. Erschien die Oberfläche des Tuberkels hellfarbig weiss oder gelb, so war der Körper der (schwarzen) Zelle mässiger, aber die Ausläufer waren theils verschwunden, theils verkürzt, so dass sie die Oberfläche nicht erreichten. Ich überzeugte mich aber bald, dass diese Verkürzung nur scheinbar war, indem nur das Pigment in die Tiefe zurückgetreten war, die Ausläufer selbst aber nicht eingezogen, sondern nur entleert dem Auge entschwanden. Es zeigte sich dies darin, dass in einigen Ausläufern und ihren Aesten einfache Reihen von Pigmentkörnern zurückgeblieben waren, welche dieselben noch kenntlich machten.“ (l. c. p. 22.)

So oft auch seither die schwarzen „amoeboiden“ Pigmentzellen verschiedener Thiere Gegenstand histologischer Untersuchung gewesen sind, so scheint doch die durch die letzterwähnte Bemerkung Brücke's angeregte Frage nach dem eigentlichen Wesen der Lageänderungen des Pigmentes bis jetzt nicht sicher entschie-

den zu sein. Während Lister in seiner trefflichen Arbeit über das Hautpigment von *Rana temporaria*¹⁾ durchaus Brücke's Ansicht beipflichtet, scheint die Mehrzahl der späteren Autoren den dunklen Chromatophoren amoeboide Beweglichkeit in dem gewöhnlichen Wortsinne zuzuschreiben und noch in jüngster Zeit äussert sich Lode²⁾ bei Besprechung von Reizversuchen an den Pigmentzellen der Forelle sehr vorsichtig: „Man bemerkt schon nach etwa $\frac{1}{2}$ Min. (der Reizung), wie die vorher zierlich verzweigten, sternförmigen Farbzellen allmählich ihre Fortsätze einziehen und zur Kugelgestalt schrumpfen. Hierbei sieht man deutlich, dass das Pigment gegen das Centrum der Zelle wandert; nicht selten bleiben aber Pigmentkörnchen in den Ramificationen zurück, sei es dass sich die Protoplasmafortsätze nicht sämtlich zusammenziehen, sei es dass einzelne Körnchen aus der Protoplasma-masse herausgedrängt werden und in den Räumen, wo früher die Fortsätze lagen, zurückbleiben, sei es endlich, dass die Bewegung der Körnchen überhaupt nicht darin besteht, dass sie vom Protoplasma mitgeschleppt, sondern dass sie vielmehr innerhalb des Protoplasma in Folge der Erregung von der Peripherie gegen das Centrum gedrängt werden.“

Unter allen Umständen wird man wohl annehmen müssen, dass das körnige Pigment sich auf praeformirten Bahnen bewegt, sei es dass die einzelnen Körnchen, wie Brücke und Lister meinen, in der farblosen Grundsubstanz an sich unveränderlicher Zellausläufer Verlagerungen erfahren oder dass die nach Art der Pseudopodien von Rhizopoden contractilen Zellfortsätze praeformirte Lücken und Spalten der bindegewebigen Grundsubstanz ausfüllen, bez. sich aus denselben zurückziehen. Für dieses letztere Verhalten bieten die Corneazellen in den verzweigten Saftlücken ein bekanntes Beispiel und auch für pigmentirte Bindegewebszellen ist eine solche Lage in praeformirten, der Gestalt der Zellen entsprechenden Hohlräumen erwiesen³⁾ (z. B. in der Sclerotica). Dass sich übrigens Pigmentkörnchen oder Tröpfchen offenbar durch Strömungsvorgänge innerhalb des Plasmas

1) Philos. Transact. Vol. 148. 1859.

2) Wiener Sitzungsber. XCIX. Abth. III. 1890.

3) Waldeyer, Cornée et Sclera in Traité d'Ophthalmologie par Welcker et Landolt 1883.

aus den Fortsätzen einer verzweigten Zelle zurückziehen und im Centrum ansammeln können, ohne dass dabei auch die Fortsätze selbst eingezogen werden, zeigt unter Anderem das Verhalten der schon erwähnten gelben Zellen in den Schuppen des Goldfisches, wo eine derartige Verlagerung der gelben Tröpfchen, die gewöhnlich den ganzen Zellkörper gleichzeitig durchsetzen, nach dem Tode einzutreten pflegt. Zahlreiche und leicht zu bestätigende Beobachtungen weisen darauf hin, dass auch in den dunklen Chromatophoren der Fische und Amphibien eine ähnliche „Wanderung“ der Körnchen von der Peripherie bez. aus den Fortsätzen nach der Mitte hin und umgekehrt ganz regelmässig vorkommt, wie das schon von Lister vollkommen richtig geschildert wurde. Besonders instructive Bilder liefern wieder die Schuppen mancher Fische (so besonders an den dunkleren Stellen mancher Goldfischvarietäten), wo ganz oberflächlich sehr grosse schwarze Pigmentzellen liegen, in deren langen Ausläufern die schwarzen Körnchen oft in sehr charakteristischer Weise angeordnet sind. Sehr häufig findet man keulenförmige Fortsätze, indem das Pigment am peripheren Ende eine grössere Ansammlung bildet, welche mit dem Zellkörper oft nur durch eine einzige Reihe von Körnchen verbunden ist oder wohl auch gänzlich isolirt zu liegen scheint. So findet man nicht selten einen dunklen abgerundeten oder nur mit Andeutungen von Fortsätzen versehenen Zellkörper, in dessen Umgebung tropfenförmige Pigmentklumpen liegen, deren Zugehörigkeit zu dem ersteren sich nur auf Grund anderer Bilder und aus der relativen Lage erschliessen, nicht aber direkt sehen lässt. Auch einzelne Pigmentkörnchen oder kurze Reihen von solchen findet man sehr oft scheinbar frei in der Umgebung der Zellen. Dass es sich in allen diesen Fällen nicht etwa um Absterbeerscheinungen handelt, geht daraus hervor, dass ganz ähnliche Bilder auch bei Fröschen unter ganz normalen Verhältnissen an blutdurchströmten Hautstellen beobachtet werden können, wie dies schon Lister beschrieb und abbildete. Gerade bei *Hyla* gehören die keulen- oder tropfenförmigen Anhäufungen von Pigment an den äussersten Enden der Zellenausläufer in einem gewissen Stadium der Expansion zu den ganz regelmässigen Erscheinungen.

Im Zustande grösster Contraction des Pigmentes bildet dasselbe, wie man besonders schön an durchsichtigen Hautstellen von

Rana temporaria sieht, vollkommen runde glattrandige Ballen ohne irgend eine Andeutung von Fortsätzen, während bei *Hyla* in der Regel noch kurze stumpfe Ausläufer bestehen bleiben. Hier gelingt es nun unter Umständen, besonders an Stellen, wo die Pigmentzellen mehr vereinzelt liegen, die Zellenfortsätze noch eine Strecke weit über die durch das Pigment markirte Grenze hinaus zu verfolgen. Es ist zweckmässig, das Hautstückchen nach Entfernung der Epidermis mit Pikrokarmín zu färben und dann einige Zeit mit starker Essigsäure zu behandeln, um das Bindegewebe zum Quellen zu bringen.

Bei günstiger Beleuchtung lassen sich dann die aus einer ganz homogenen, in ihrem Lichtbrechungsvermögen nur wenig von der Grundsubstanz verschiedenen, pigmentfreien Zellausläufer bisweilen auf grössere Strecken hin sichtbar machen. (Taf. XI Fig. 7). Leider ist es mir nicht gelungen dieselben durch irgend eine der üblichen Tinctiionsmethoden zu färben und ich bin daher auch nicht in der Lage zu entscheiden, ob die Zellfortsätze auch im pigmentfreien Zustande in allen ihren Ramificationen erhalten bleiben, wie Lister anzunehmen scheint, oder ob, wie es wahrscheinlicher ist, nur eine ungleich rasche Bewegung verschiedener Theile des Zellplasmas stattfindet, derart, dass es, ähnlich wie bei Plasmodien und gewissen Rhizopoden, zur Sonderung eines leichter beweglichen, flüssigeren „Körnerplasmas“ und eines festeren „Hyaloplasmas“ kommt. Aus diesem letzteren würden dann die pigmentfreien Fortsätze im wesentlichen bestehen, die aber möglicherweise schliesslich auch eingezogen werden.

Eines Umstandes muss hier noch gedacht werden, der nicht nur im Hinblick auf die noch immer zweifelhafte Herkunft des schwarzen Pigmentes, sondern auch mit Rücksicht auf das später zu schildernde physiologische Verhalten der betreffenden Zellen von grosser Bedeutung ist. Es betrifft dies die nahen Beziehungen der letzteren zu den Blutgefässen. So ist es allbekannt, dass bei Fröschen fast sämmtliche Gefässe von einer Scheide von Pigmentzellen umgeben sind, welcher jene ihre oft dunkelschwarze Farbe verdanken. Das Gleiche gilt übrigens auch für andere Amphibien, sowie für Reptilien und Fische¹⁾.

1) Vergl. List, Biolog. Centralbl. 1890. X. Bd. p. 22. ff.

Sehr deutlich lassen sich die Beziehungen der dunklen Chromatophoren zu den Capillaren an den Schwimmhäuten von *Rana temporaria* erkennen, wenn sich die ersteren im Zustande vollständigster Expansion befinden¹⁾. Es sei gleich hier auf die bemerkenswerthe Thatsache hingewiesen, dass hinsichtlich der Vertheilung des Pigmentes in den einzelnen Zellen die vollste Uebereinstimmung zwischen den Chromatophoren der Haut und der verschiedensten inneren Organe besteht. So findet man beispielsweise bei hellgelb oder hellgrau gefärbten Exemplaren von *Hyla* nicht nur die dunklen Pigmentzellen der Haut geballt, sondern ebenso, ja in einem oft noch höheren Grade auch jene, welche die grösseren arteriellen und venösen Gefässe allorts begleiten. Umgekehrt findet man dagegen wieder allenthalben die Zellen auf das reichste verzweigt, wenn es sich um Individuen von dunkelschwarzer Hautfarbe handelt.

Aus den bisher mitgetheilten histologischen Thatsachen ergibt sich hinsichtlich der Ursachen der Hautfarbe von *Hyla arborea* und deren Veränderungen Folgendes:

Wie schon Brücke richtig erkannte, spielen bei dem Zustandekommen der grünen Hautfarbe des Laubfrosches — (und das Gleiche gilt auch für die grünen Hautpartien von *R. esculenta*) — Zellen eine wesentliche Rolle, welche theils undeutlich krystallinische, durch lebhaft Interferenzfarben ausgezeichnete Körnchen, theils ein gelbes Pigment enthalten und unter der farblosen Epidermis eine fast zusammenhängende Lage bilden. Die intensiv gelben Tröpfchen bilden in jeder Zelle eine die Interferenzkörnchen überlagernde Decke. Als gemeinsamer Untergrund breitet sich das dichte Netz schwarzer verzweigter Chromatophoren in der tiefsten Schichte des Coriums aus, deren Ausläufer bis an die Interferenzzellen heraufreichen, dieselben schwarz umsäumend. Jede dieser letzteren erscheint, für sich betrachtet, unabhängig vom darüberliegenden gelben Pigment im auffallenden Lichte lebhaft blau glitzernd, und nur durch die Combination mit jenem kommt es auf dem schwarzen Untergrunde zu der normalen, hell blattgrünen Hautfarbe des Frosches, die durch Heraufrücken des schwarzen Pigmentes mehr und mehr verdunkelt werden kann. Andererseits

1) Vergl. d. Abbildungen bei Lister l. c.

verblasst das satte Grün zu einem hellen Citronengelb, wenn die dunklen Chromatophoren zurücktreten und die darüber liegenden, im durchfallenden Lichte gelben Zellgruppen grösstentheils freilegen. Wenn bei gleicher Form und Lage der dunklen Chromatophoren das gelbe Pigment zu rundlichen Massen geballt zwischen und nicht mehr über den Interferenzkörnchen liegt, wobei, wie es scheint, gleichzeitig auch diese letzteren eine etwas veränderte Lage in der Zelle erhalten und im durchfallenden Lichte fast farblos, im auffallenden mattgrau erscheinen, gewinnt die Haut jene oben erwähnte weisslichgraue Färbung, welche sich dann bei Emporrücken des dunklen Pigmentes wieder wie das Gelb oder Grün in tiefes Schwarz verwandelt. Eine weitere Mannigfaltigkeit der Färbung kann nun auch noch dadurch bedingt werden, dass die erwähnten Veränderungen der beiden für die Hautfarbe maassgebenden histologischen Elemente nicht an allen Stellen gleichmässig erfolgen, wodurch jenes eigenthümliche grün oder grau gesprenkelte und marmorirte Aussehen der Haut zu Stande kommt, welches man nicht selten beobachtet. Bekanntlich nimmt die grüne Haut der Frösche bei jedem Versuch, die Thiere zu conserviren, eine von dem normalen Farbenton im frischen Zustande sehr abweichende Färbung an. Vor allem lässt sich das lebhaftes Grün in Alkohol oder Spiritus nicht erhalten und es ist dies leicht erklärlich, wenn man die Löslichkeit des gelben (fettähnlichen) Farbstoffes einerseits, die leichte Veränderlichkeit der die Interferenzfarben erzeugenden Körnchen andererseits berücksichtigt. Meist nehmen die ursprünglich grauen Hautstellen nach längerem Verweilen in der conservirenden Flüssigkeit einen lavendelgrauen, graublauen oder auch zuweilen rein blauen Farbenton an, wobei neben dem Verschwinden des gelben Pigmentes und dem alleinigen Hervortreten der blauen Interferenzfarbe auch die Trübung der vorher durchsichtigen Epidermis, die nun über dem schwarzen Grunde bläulich erscheint, eine Rolle spielt. Wittich (l. c.) machte bereits mit Erfolg den Versuch, die grüne Farbe in solchen Fällen durch Bedecken der blauen Haut mit gelbem angefeuchteten Seidenpapier wieder hervortreten zu lassen.

Wenn man die Bedingungen und die Ursachen der Grünfärbung, sowie ihrer Uebergänge nach Gelb, Grau und Schwarz bei anderen Amphibien und Reptilien untersucht, so lässt sich die grosse Uebereinstimmung mit den beim Laubfrosch zu beobachten-

den Verhältnissen wenigstens in den allgemeinen Zügen nicht verkennen. In der grossen Mehrzahl der Fälle scheint es sich um das Zusammenwirken von Blau und Gelb auf schwarzem Grunde zu handeln, wobei das erstere entweder nur als Farbe trüber Medien oder, wie bei der grünen Froschhaut, als Interferenzfarbe erzeugt wird. So führt Brücke die grüne Farbe der Eidechschenschuppen darauf zurück, dass über schwarzem Pigment eine dünne Lage von weissem oder gelbweissem Pigment ausgebreitet liegt, so dass, wenn man die Epidermis wegnimmt, die Schuppe blau oder blaugrün erscheint, je nachdem das helle Pigment mehr weiss oder gelblich ist. „Die Epidermis selbst ist mit weingelber Farbe durchscheinend und verwandelt somit das Blau oder Blaugrün in die schöne grasgrüne Farbe, mit welcher das Thier geziert ist.“ Aehnlich verhält es sich nach Brücke auch beim Chamäleon, in dessen Haut nebst den Interferenzerscheinungen darbietenden Epidermisschüppchen wieder ein weisses und ein gelbes Pigment vorhanden ist. „Eine Hautstelle, deren helles Pigment rein weiss ist, wird weiss erscheinen, sobald das schwarze Pigment soweit in die Tiefe zurückgezogen ist, dass das helle darüber eine Schicht bildet, die dick genug ist, um undurchsichtig zu sein; sobald aber das schwarze Pigment sich der Oberfläche nähert, so wird das Weiss in Blaugrau übergehen und endlich, wenn es ihr schon sehr nahe gekommen ist, einer violettgrauen Farbe Platz machen.... Je mehr aber das helle Pigment in seiner oberen Schichte gelb gefärbt ist, um so mehr wird die Erzeugung des Violett unmöglich werden und je nach der Energie des Gelb werden Blaugrün, Grün und Gelbgrün auftreten, welche natürlich wiederum mit der verschiedenen Dicke der hellen Schicht, welche über der dunklen liegt, in Rücksicht auf Ton und Schattirung modificirt werden. In der That ist es leicht, sich zu überzeugen, dass die Tuberkeln, an denen die blauen und violetten Töne entstehen, wenn sie ihre hellste Farbe annehmen, weiss werden, während diejenigen, an welchen man die grünen wahrnimmt, nur bis zum Gelb verbleichen.“

Wie bei *Hyla* und *R. esculenta*, so spielen auch wieder bei *R. temporaria* neben den dunklen Chromatophoren Interferenzzellen mit krystallinischen Körnchen und einem gelben (theilweise auch rothen) Pigment die wichtigste Rolle bei dem hier nicht minder auffallenden Farbenwechsel. In der Regel handelt

es sich, abgesehen von der dunklen Binden- und Fleckenzeichnung, um Uebergänge zwischen tiefstem, gleichmässigem Schwarz und hellem Gelb oder Gelbbraun; oft treten auch ziemlich unbestimmte gelb- oder grünlichgraue Farbentöne auf und nur unter ganz besonderen Umständen scheint es zu bläulicher oder gar himmelblauer Färbung der Haut zu kommen. Ich habe dies letztere selbst nicht beobachtet, zweifle aber nicht, dass es sich auch hier im Wesentlichen um eine Interferenzerscheinung handelt. An manchen Stellen der Haut erscheinen frisch untersucht einzelne Interferenzzellen auch bei ockergelber Gesamtfärbung blau schillernd, die Mehrheit erscheint allerdings im auffallenden Lichte olivengrün.

II.

Zur Physiologie des Farbenwechsels.

Aus den bisherigen Auseinandersetzungen ergibt sich, dass den mannigfaltigen Farbenerscheinungen, welche an der Haut der Frösche zu beobachten sind, ein sehr verwickelter Bau und sehr complicirte Lage und Formänderungen der in Betracht kommenden zelligen Elemente zu Grunde liegen. Die folgenden Mittheilungen werden zeigen, dass auch in physiologischer Beziehung die den Farbenwechsel bedingenden Momente über alle Erwartung verwickelte sind. Bei den wenigen einschlägigen Untersuchungen, welche bisher über diesen Gegenstand vorliegen, fanden fast nur die dunklen Chromatophoren Berücksichtigung, obschon dieselben ja keineswegs allein den Wechsel der Hautfärbung bedingen. Aber auch in dieser Beschränkung begegnet man bei Durchsicht der vorhandenen Litteratur vielen auffallenden Widersprüchen oder wenigstens einer grossen Unsicherheit selbst in Bezug auf manche Grundfragen, wie beispielsweise die Abhängigkeit der Färbung vom Nervensystem, vom Lichteinfluss, von gewissen Giften u. s. w. Die merkwürdigen Anpassungserscheinungen, welche bezüglich der Hautfärbung in einem so hohen Grade bei Fischen, Amphibien und Reptilien beobachtet werden, machten einen Einfluss des Nervensystems auf die Pigmentzellen von vornherein wahrscheinlich, da man sich wohl kaum anders den oft überaus raschen Farbenwechsel zu erklären vermag. Während es aber Pouchet

gelungen ist, bei gewissen Fischen den Einfluss sympathischer Nervenfasern auf die dunklen Pigmentzellen, sowie die merkwürdige Abhängigkeit der jeweiligen Hautfärbung vom Auge festzustellen, Thatsachen, welche neuerdings wieder von Lode bestätigt wurden, ist der noch viel auffallendere Farbenwechsel des Chamäleons, wenn man von einer den Gegenstand in einer sehr oberflächlichen und einseitigen Weise behandelnden Arbeit von Krukenberg¹⁾ absieht, seit Brücke und P. Bert²⁾ nicht wieder untersucht worden und unsere Kenntnisse hierüber sind in Folge dessen noch recht unbefriedigende. In noch viel höherem Grade gilt dies aber bezüglich der Hautfarbe der Frösche, deren Wechsel seit Wittich und Lister kaum wieder berücksichtigt wurde. Und doch bieten sich der Untersuchung gerade hier manche Vortheile dar, nicht nur in Folge der Häufigkeit des Objektes, sondern insbesondere auch wegen der Durchsichtigkeit der Haut und der so sehr entwickelten Fähigkeit aller Gewebe, ihre Lebenseigenschaften lange zu bewahren.

Wenn man häufiger Gelegenheit hat, die bei uns heimischen Froschspecies im Freien unter ganz normalen Verhältnissen zu beobachten, so kann der ausserordentlich auffallende und scheinbar ganz regellose Wechsel der Färbung zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten nicht unbemerkt bleiben, und wenn auch die Veränderungen nicht so rasch erfolgen, wie etwa beim Chamäleon, so sind doch die Endeffekte nicht minder auffallend. Dass den schwarzen Chromatophören der Haut hierbei die Hauptrolle zufällt, ergiebt sich schon aus früheren Bemerkungen. Es sollen daher auch vor Allem diejenigen Momente im Folgenden besprochen werden, durch welche Form- und Lageveränderungen der schwarzen Pigmentzellen bedingt werden. Man hat in ziemlich willkürlicher Weise als Ursache des Dunkeln bez. Hellwerdens der Frösche bald das Licht, bald die Temperatur, die Windrichtung, wohl auch die Elektrizitätsverhältnisse der Atmosphäre oder psychische Momente geltend zu machen versucht, ohne jedoch die eine oder andere Ansicht hinreichend stützen zu können. Eine grössere Reihe derartiger Beobachtungen hat Leydig³⁾ zusammengestellt. Es ist

1) Vgl. physiol. Studien III. Abth. p. 20.

2) Compt. rend. 1875. T. 81. p. 938–941.

3) Ueber die allgem. Bedeckungen der Amphibien 1876.

klar, dass man zu einer Entscheidung nur gelangen kann, wenn man zuvörderst die vitalen Eigenschaften der in Betracht kommenden zelligen Elemente unter möglichst einfachen Bedingungen kennen lernt.

Die nächstliegende Frage, welche hier Berücksichtigung verdient, ist die nach dem Verhalten der Pigmentzellen im überlebenden Zustande nach Trennung der Haut vom übrigen Organismus. Dabei stösst man sofort auf eine wichtige Thatsache, welche bereits Lister bekannt gewesen ist, in der Folge aber, wie es scheint, mehrfach wieder neu entdeckt wurde.

Excidirt man nämlich an beliebiger Körperstelle ein Stück der Haut eines möglichst dunklen Exemplares von *Rana temporaria* oder *Hyla arborea* — (es wird später zu erörtern sein, unter welchen Bedingungen die Haut der genannten Froschspecies stets eine sehr dunkle Färbung annimmt) — und bewahrt dasselbe einige Zeit geschützt vor Vertrocknung auf, so sieht man alsbald die Farbe heller werden und in der Regel dauert es nicht lange, bis das ursprüngliche Schwarz der *Temporaria* zu einem hellen Ockergelb, bei *Hyla* zu einem gelblichen Grün verblasst ist, welches nun unverändert bis zum völligen Absterben des Hautstückes bestehen bleibt. Verfolgt man den Vorgang näher an einer der mikroskopischen Untersuchung zugänglichen, durchsichtigen Hautstelle, wie beispielsweise der Schwimmhaut an einem abgeschnittenen Fuss von *R. temporaria*, so kann man sich leicht überzeugen, wie die dem Verlauf der Capillaren folgenden, anfangs aufs reichste verzweigten Pigmentzellen ihre Gestalt allmählich ändern, indem sich der Farbstoff mehr und mehr nach dem Centrum der Zelle hinzieht, bis schliesslich das gesammte Pigment zu runden Klumpen geballt ist und die Chromatophoren als schwarze kreisrunde Flecken erscheinen. Diese Veränderungen sind in so vortrefflicher und erschöpfender Weise von Lister beschrieben und abgebildet worden, dass ich mich hier wohl begnügen darf, auf die schon mehrfach erwähnte Abhandlung zu verweisen.

Lister hat auch bereits als eigentliche Ursache dieser Veränderungen das Aufhören der Blutcirculation richtig erkannt, deren Einfluss auf den Zustand der Pigmentzellen 12 Jahre später Hering und Hoyer offenbar ohne Kenntniss der Angaben von Lister abermals entdeckten.

Wo und in welcher Weise immer die Circulation in der Haut

eines dunklen Frosches unterbrochen wird, tritt in kürzester Zeit Contraction der schwarzen Chromatophoren ein und zwar genau begrenzt auf das Gebiet der Circulationsstörung. So kann man einfach durch Umschnürung eines Gliedes oder durch Unterbindung der zuführenden Arterie die Haut sich schon wenige Minuten später deutlich aufhellen sehen und nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde hat sie bereits den höchsten Grad der Helligkeit erreicht, während alle übrigen Theile ihre ursprüngliche Dunkelheit bewahren, sofern nicht andere Momente eine Farbenänderung bedingen. Bekanntlich kann sich auch nach Unterbindung der Schenkelarterie an dem sonst unversehrten Fuss unter Vermittlung der Hautgefäße ein Collateralkreislauf entwickeln und es kann in Folge dessen geschehen, dass die anämische Contraction der dunklen Pigmentzellen auch nach Abklemmung der Arterie nur langsam und unvollständig erfolgt. Dagegen misslingt der Versuch, wie schon Hoyer hervorhebt, niemals „wenn gleichzeitig die Circulation in den zahlreichen in der Haut verlaufenden Arterien aufgehoben wird durch völlige Circumscision der Haut am Schenkel“. Die instructivste Form gewinnt aber der Versuch, wenn man an dem einen Oberschenkel eines möglichst dunklen Frosches (am besten eignet sich *R. temporaria* während der kalten Jahreszeit) die Haut und sämtliche Weichtheile bis auf den Nerven, die Arterie und die dicht daneben befindliche Hauptvene unmittelbar über dem Knie durchtrennt, so dass, wenn man etwa auch noch den Nerven durchschneidet, der Zusammenhang zwischen dem Unterschenkel und dem übrigen Körper nur noch durch die beiden Gefäße vermittelt wird. Es gelingt dies leicht ohne erheblichen Blutverlust, besonders wenn man den Frosch vorher schwach curarisirt hat, was den Erfolg des beabsichtigten Versuches in keiner Weise beeinträchtigt. Vorbedingung ist nur, dass die Circulation vollkommen ungestört blieb, wovon man sich jederzeit an der Schwimnhaut des betreffenden Fusses leicht überzeugen kann. So lange das Blut in lebhaftem Strome die Capillaren durchfließt, zeigen sich an den umspinnenden maximal expandirten Pigmentzellen keinerlei Veränderungen; sobald man jedoch die zuführende Arterie abklemmt, treten auch alsbald die geschilderten Veränderungen ein und man kann nun mit dem Mikroskope die Entwicklung derselben bis zur vollständigen Ballung des Pigmentes verfolgen, sowie auch die Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes in allen Zwischen-

stadien beobachten. Sobald die Arterie geöffnet und der Kreislauf wieder im Gang ist, fangen die Pigmentkörnchen an, sich in centrifugaler Richtung zu bewegen und nach kurzer Zeit haben sämtliche Zellen wieder ihre anfängliche verzweigte Sternform angenommen. Der Versuch lässt sich beliebig oft hintereinander mit immer gleichem Erfolge anstellen. Es muss noch bemerkt werden, dass beim Laubfrosch die durch Anaemie bewirkte Pigmentballung niemals soweit geht wie bei *R. temporaria*, indem die Chromatophoren nur stellenweise kugelige Form annehmen, meist aber noch deutlich sternförmig erscheinen; auch ist es beachtenswerth, dass das gelbe Pigment der Interferenzzellen sich unter gleichen Verhältnissen niemals ballt. Dem entspricht es, dass die grüne Farbe sich bei Anaemie oder im Tode nur in ein etwas helleres Gelbgrün (nicht in Grau) verwandelt. Da, wie später noch zu erwähnen sein wird, Erwärmung der Haut an sich ein Hellerwerden bedingt, so müssen alle Versuche über den Einfluss der Circulation auf die Hautfärbung bei nicht zu hoher Temperatur angestellt werden. Anstatt nur in einer Extremität den Blutkreislauf zeitweise zu unterbrechen, kann man auch durch Abklemmung der Bauchaorta, etwa mittels eines in der Mitte des Rumpfes herumgelegten und hinreichend fest angezogenen Kautschukbandes, an einem dunklen Frosch eine Hellfärbung aller unterhalb der Ligatur gelegenen Hautgebiete, sowie abermaliges Dunkeln bei Wiederherstellung der Circulation herbeiführen. In allen Fällen erfolgen die Farbenänderungen ziemlich schnell und innerhalb gewisser Grenzen um so schneller, je höher die Temperatur ist.

Sehr viel langsamer vollziehen sich die Pigmentverschiebungen, wenn der Kreislauf in der Haut durch Abklemmung der Vene gestört wird und in Folge dessen eine hochgradige Stauung sich entwickelt. Ich habe unter diesen Umständen bei *R. temporaria* die anfängliche dunkle Hautfärbung viele Stunden (bei niederer Aussentemperatur) unverändert gefunden, obschon die Circulation bis auf das bekannte Oscilliren der Blutsäule in den Arterien und einem Theil der Capillaren vollkommen stockte und gleichzeitig ein starkes Oedem des Fusses sich entwickelt hatte. Es kommt demnach zweifellos auf die Füllung der Gefäße mit Blut an und es tritt das Hellerwerden bei vollständiger Anaemie der Haut wesentlich rascher ein als bei blosser Unterbrechung der strömenden Be-

wegung des Blutes. Dies ergibt sich auch aus der schon von Lister und Hoyer hervorgehobenen Thatsache, dass die Haut eines ligirten und oberhalb der Ligatur amputirten Beines, dessen Gefässe daher noch Blut enthalten, langsamer hell wird, als die eines einfach abgeschnittenen, aus dem das Blut theilweise ausfliesst. Dieser Unterschied tritt noch viel deutlicher hervor, wenn man nach fester Umschnürung des einen Oberschenkels das Blut aus den Gefässen des Frosches durch Ausspritzung mit 0,6 % Kochsalzlösung vom Herzen aus vollständig verdrängt. Während dann die ganze Haut des Rumpfes und der nicht ligirten Extremitäten sehr rasch maximal hell wird, bewahrt das unterbundene Bein seine ursprüngliche dunkelschwarze Färbung sehr viel länger.

Wir haben also in der normalen Blutversorgung der Haut ein Moment zu erblicken, welches für den jeweiligen Zustand der dunklen Chromatophoren von der allergrössten Bedeutung ist. Dass auch die helle Färbung, welche vorher dunkle Frösche ganz ausnahmslos kurze Zeit nach dem Tode annehmen, im Wesentlichen nur dem Aufhören der Circulation zuzuschreiben ist, kann nach den mitgetheilten Erfahrungen nicht bezweifelt werden.

Es scheint, dass es sich hier um eine weitverbreitete Eigenthümlichkeit der schwarzen Pigmentzellen handelt, da man analoge Veränderungen derselben auch in anderen Fällen zu beobachten Gelegenheit hat. So findet man die dunklen Chromatophoren auch bei Fischen nach dem Tode vielfach geballt und ein Gleiches gilt, wie aus Bemerkungen von Brücke und Krukenberg hervorgeht, auch für das Chamäleon. Bemerkenswerth erscheint es, dass das Retinalpigment gerade umgekehrt im ausgeschnittenen verdunkelten Froschauge Lichtstellung einnimmt, d. i. zwischen die Stäbchen einwandert.

Eine weitere zunächst sich anschliessende Frage betrifft die eigentliche Ursache der Pigmentballung nach Unterbrechung der Blutzufuhr. Da eine mechanische Wirkung etwa durch veränderte Druck- oder Strömungsverhältnisse, sowie auch eine indirecte Beeinflussung unter Vermittlung des centralen Nervensystems sicher ausgeschlossen werden kann, so bleibt als nächstliegende Annahme wohl nur die übrig, dass die dunklen Chromatophoren der Haut (und der Gefässe) in bestimm-

ter Weise bei Verminderung der Sauerstoffzufuhr oder Zunahme der Kohlensäure reagiren.

Um diese Annahme zu prüfen, wurde zunächst der Einfluss der Dyspnoe und Asphyxie auf die Färbung der Haut untersucht.

Bringt man ein möglichst dunkles Exemplar von *R. temporaria* bei niedriger Temperatur (0–12° C.) und bei völligem Ausschluss des Lichtes in ein verschliessbares, ganz mit neutralem Olivenöl gefülltes Gefäss, so dauert es bekanntlich stundenlang, ehe eine asphyktische Lähmung sich entwickelt, nach deren Eintritt die Circulation noch sehr lange fortbestehen kann. Dabei gilt es nun als Regel, dass die anfängliche dunkle Färbung in keinem Stadium der Dyspnoe oder Asphyxie irgend eine erhebliche Veränderung erleidet und, was vor allem hervorzuheben ist, auch dann noch bestehen bleibt, wenn bereits die Circulation stockt und der Tod des Thieres eingetreten ist. Dabei ist es vollkommen gleichgültig, ob der Frosch zuvor schwach mit Curare vergiftet oder ein *N. ischiadicus* durchschnitten wurde. Die Haut des gelähmten Beines verhält sich dann ganz ebenso wie die des normal innervirten. Es scheint, daher, dass die Pigmentzellen durch den zunehmenden Kohlensäuregehalt des Blutes in einen lähmungsähnlichen Zustand versetzt werden, in welchem sie nicht befähigt erscheinen, auf jene Reize zu reagiren, welche sonst nach dem Aufhören der Circulation auf sie einwirken. Dies ergibt sich zweifellos aus dem Umstande, dass noch lange nach dem in Oel erfolgten Absterben eines dunklen Frosches die Haut noch jene im Tode charakteristische helle Färbung annimmt, wenn man das Thier aus dem Oel entfernt und nach sorgfältiger Reinigung an der Luft liegen lässt. Da die Zusammenballung des schwarzen Pigmentes zweifellos ein vitales Phänomen darstellt, so beweist dieses Verhalten zugleich die sehr lange Ueberlebensfähigkeit der Zellen.

Dieselbe Unveränderlichkeit der dunklen Hautfärbung wie bei der Erstickung in Oel beobachtet man auch dann, wenn die Frösche unter vorher ausgekochtem, luftfreien Wasser oder in einem indifferenten Gase erstickt werden. Als Beispiele seien folgende Versuche erwähnt:

10./II. 91. Sehr dunkles Männchen von *R. temporaria* (nicht curarisirt) wird Mittags nach Durchschneidung eines *Ischiadicus* in eine mit

Wasser ganz gefüllte verschlossene Flasche gebracht und bei etwa 6° C. im Dunkeln aufbewahrt. Am nächsten Morgen ist der Frosch asphyktisch gelähmt, aber nicht heller geworden. Die Circulation in den Schwimmhäuten vollständig erhalten.

11./II. 91. Ein dunkles Männchen von *R. temporaria* (nicht curarisirt) wird nach Durchschneidung beider Ischiadici in reinen Wasserstoff gebracht; nach 24 Stunden asphyktische Lähmung ohne Farbenänderung; diese bleibt auch aus, nachdem in der H-Atmosphäre die Circulation erloschen ist. An der Luft färbt sich die Haut des todten Thieres im Verlauf einer Stunde ganz hell.

Bei diesen Erstickungsversuchen kann es unter Umständen offenbar unter dem Einfluss des Nervensystems bei den energischen Fluchtversuchen der Thiere zu einer vorübergehenden Hellerfärbung der Haut kommen. Hierher dürfte auch die Beobachtung von Hering und Hoyer (l. c. p. 53.) gehören, welche unversehrte, dunkelgefärbte Frösche (Temporarien) in ausgekochtem Wasser nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde hell werden sahen, während andere gleichzeitig eingebrachte Frösche, denen aber vorher das Rückenmark unterhalb der Oblongata durchschnitten worden war, dunkel blieben.

In den bisher erwähnten Fällen handelt es sich um eine ganz allmählich zunehmende Anhäufung von CO₂ im Blute. Man kann die Lähmung der Chromatophoren aber auch sehr rasch herbeiführen, wenn man Frösche in Kohlensäurereiches Wasser oder direct in reine Kohlensäure bringt. Derartige Versuche hat bereits Lister angestellt. Das Resultat war in Kürze folgendes:

Die Vertheilung des Pigmentes wird durch CO₂ gewissermaassen fixirt, indem die Beweglichkeit der Zellen aufgehoben erscheint und erst wiederkehrt, wenn die Haut dem Einfluss der Luft wieder ausgesetzt wird.

Lister schnitt einem dunklen Frosch (*R. tempor.*) beide Hinterbeine ab und brachte das eine in gewöhnliches, das andere in CO₂-haltiges Wasser; die Haut des ersteren erbleichte sehr rasch. Die des andern dagegen blieb dunkel wie vorher und wurde erst hell, als nach zweistündigem Verweilen in der CO₂ das Bein einige Zeit an der Luft gelegen hatte. In einem Falle sah L. die „post-mortale Pigmentballung“ sogar noch eintreten, nachdem eine dunkle Extremität während 9 Stunden in CO₂-haltigem Wasser gelegen

hatte. Ich selbst habe dunkle Frösche noch hell werden sehen, nachdem sie in einer mit CO_2 gefüllten Flasche länger als 24 St. gelegen hatten.

Aus den vorstehenden Beobachtungen über die Einwirkung der CO_2 auf die dunklen Chromatophoren der Froshhaut ergibt sich jedenfalls, dass die postmortale Pigmentballung in keinem Falle durch CO_2 -Anhäufung bedingt sein kann, da die CO_2 nicht als Reiz auf die Pigmentzellen in dem Sinne einwirkt, dass dadurch die diffus vertheilten Pigmentkörnchen zur Ballung im Centrum der Zellen veranlasst würden. Ja es lässt sich sogar zeigen, dass der Erfolg unter Umständen ein gerade entgegengesetzter ist, indem hellgefärbte Hautpartien durch Einwirkung von CO_2 dunkeln, das geballte Pigment daher in centrifugaler Richtung wandert. In sehr einfacher Weise lässt sich diese Thatsache bei *Hyla arborea* demonstrieren. Bringt man einen hellgrün gefärbten unversehrten Laubfrosch in eine mit CO_2 gefüllte Flasche, so kann man schon nach wenigen Minuten ein deutliches Dunkeln der Haut constatiren, welches in der Folge rasch zunimmt, ohne dass es jedoch zur Entstehung eines tiefen Schwarz kommt. Bleibt der Frosch in der CO_2 -Atmosphäre, so tritt weiterhin keine Veränderung ein und erst an der Luft entwickelt sich allmählich die grünlichgelbe Leichenfarbe. An dem Erfolg dieses Versuches ändert sich nichts, wenn vorher der eine Ischiadicus durchtrennt oder der Frosch schwach mit Curare vergiftet wird. Auch ein frisch abgetrenntes hellgrünes Hautstück oder eine ebenso gefärbte ganze Extremität dunkeln in CO_2 noch ganz deutlich. Handelt es sich um einen hellgelb oder grau gefärbten Laubfrosch, so tritt auch in diesem Falle unter dem Einfluss der CO_2 durch Ausbreitung des schwarzen Pigmentes eine Verfärbung ein, die sich in beiden Fällen in einem Uebergang nach einem dunklen Grau äussert.

Auch das anfängliche Dunkeln der Haut bei langsam sich entwickelnder Asphyxie dürfte wohl vorwiegend auf die CO_2 -Wirkung zu beziehen sein, obschon noch andere Momente mit in Betracht kommen. Man beobachtet die Erscheinung stets, wenn ein hellgefärbter Laubfrosch, gleichgiltig ob im Hellen oder bei Ausschluss des Lichtes unter Wasser erstickt wird. Vorgängige Nervendurchschneidung hat auch hier

keinerlei Einfluss auf die Art und den Verlauf der Farbenänderung.

Ähnlich wie *Hyla* verhalten sich der CO_2 gegenüber auch hellgefärbte Temporarien. So sah ich Männchen, welche (im März) bei einer Lufttemperatur von etwa 17°C . spontan ganz hell geworden waren, in einem mit reinem Wasserstoff gefüllten Raum sehr bald dunkeln und fand dieselben nach 3—4 Stunden fast schwarz, aber immer noch beweglich und reizbar. Auch Ersticken in Oel oder Wasser hat mehr oder weniger rasches Dunkeln der anfänglich hellen Haut zur Folge. Stets erfolgt dann auch der Tod bei völlig dunkler Haut, wie dies bereits oben erwähnt wurde.

Etwas abweichend gestaltet sich das Verhalten hellgefärbter Temporarien in reiner CO_2 . Als Beispiel sei folgender Versuch erwähnt:

20./III. 91. Ein Temp.-Männchen wird schwach curarisirt und dann im feuchten Raume längere Zeit einer Temperatur von $18\text{--}20^\circ \text{C}$. ausgesetzt, wobei die Haut sehr hell wird; nach Durchschneidung eines Ischiadicus in CO_2 gebracht, dunkelt der Frosch anfangs deutlich, bleibt aber dann während des einstündigen Aufenthaltes in der CO_2 -Atmosphäre constant auf einer mittleren Helligkeit stehen. An die Luft gebracht dunkelt die Haut bei noch immer lebhafter Circulation maximal im Verlaufe einer halben Stunde, worauf neuerdings Aufhellung erfolgt und nach etwa 2 St. den anfänglichen Grad erreicht hat.

Dieses Verhalten, welches unter gleichen Umständen mehrfach beobachtet wurde, erklärt sich wie mir scheint einfach durch die Annahme, dass die Chromatophoren durch die auf die Haut direkt wirkende CO_2 gelähmt wurden, ehe sie den äussersten Grad der Expansion erreicht hatten. Bei Zutritt der Luft erfolgt dann wohl hauptsächlich in Folge der hochgradigen Venosität des Blutes zunächst noch eine weitere Ausbreitung des dunklen Pigmentes, worauf bei normal gewordener Blutbeschaffenheit jene Momente wieder in Wirksamkeit treten, welche die ursprüngliche Ballung des Pigmentes bewirkt hatten.

Nach den vorstehend mitgetheilten Versuchen kann es wohl keinem Zweifel unterworfen sein, dass die Kohlensäure die Expansion der dunklen Chromatophoren der Froschhaut anregt und es kann sich nur fragen, ob es sich dabei um eine direkte oder eine indirekte, durch das Nervensystem vermittelte Einwirkung auf die Zelle handelt. Im Sinne der ersteren Annahme scheint der Umstand zu sprechen, dass die vorgängige

Durchschneidung eines Extremitätennerven keinerlei Unterschied in Bezug auf die Intensität oder den zeitlichen Verlauf der Farbenänderung an den gelähmten und nicht gelähmten Theilen zur Folge hat. Indessen wird unten gezeigt werden, dass die Beziehungen zwischen den Chromatophoren und dem centralen Nervensystem keineswegs nur durch die Spinalnerven vermittelt werden und es bleibt somit immer noch die Möglichkeit bestehen, dass die CO_2 in den erwähnten Versuchen zunächst auf gewisse Theile der Centralorgane und später erst auf die Zellen selbst lähmend gewirkt habe. Da jedoch (bei *Hyla*) auch frisch abgetrennte Hautstücke in einer Kohlensäure-Atmosphäre noch merklich dunkeln und dasselbe für eine Extremität gilt, deren Verbindungen mit dem Centralorgan vollständig unterbrochen sind, so kann an der direkten lähmenden Wirkung der Kohlensäure nicht gezweifelt werden.

Da sich die Wirkung der Kohlensäure in dieser Beziehung am ehesten jener der Anaesthetica vergleichen lässt, so lag es nahe auch den Einfluss dieser letzteren auf die Chromatophoren zu prüfen. Es scheint jedoch, dass in einer Aether- oder Chloroform-Atmosphäre die Chromatophoren, ähnlich wie in reiner CO_2 , früher gelähmt werden, ehe sie noch in den Zustand völliger Erschlaffung übergegangen sind. In der That sah ich bei ganz vorsichtiger Anwendung von Aether ein deutliches Dunkeln der Haut bei hellgefärbten Temporarien eintreten, doch war dasselbe nie sehr stark ausgeprägt. Hier sei noch der auffallenden Angabe *Krukenberg's* (l. c.) gedacht, welcher Chamäleon bei Anaesthesien mittels Chloroform sich schwarz, durch Aether aber gelb färben sah. Es muss vorläufig unentschieden bleiben, inwieweit hierbei centrale oder periphere Wirkungen zur Geltung kamen.

Bemerkenswerth sind einige Angaben von *Lister* in Betreff rein örtlicher Lähmungen der dunklen Chromatophoren der Froshhaut durch gewisse Substanzen, welche allgemein als starke, entzündungserregende Hautreize bekannt sind, wie insbesondere Senföl, Crotonöl und Canthariden. Bei örtlicher Application bewirken diese Substanzen eine ebenso locale Ausbreitung der dunklen Pigmentzellen, welche auch nach Entfernung des Reizes sich noch lange erhält.

Die Annahme von *Lister*, dass es sich hierbei um eine primäre Lähmung peripherer nervöser Theile durch die betreffenden Substanzen handelt, erscheint bei der derzeitigen noch sehr

mangelhaften Kenntniss der anatomischen Beziehungen des Nervensystemes zu den Pigmentzellen zum mindesten sehr fraglich und sämtliche Erscheinungen lassen sich ebenso ungezwungen unter der Voraussetzung einer directen Lähmung der Zellen selbst erklären. Die Gründe, welche Lister bestimmten, einen peripheren „localen Nervenapparat“ der Pigmentzellen anzunehmen, waren wesentlich aus dem schon erwähnten Verhalten derselben nach Aufhören der Blutcirculation hergeleitet und stützen sich anderentheils auf die spontane Veränderlichkeit der Pigmentvertheilung, welche man unter gewissen Umständen auch nach dem Tode und selbst an abgetrennten Hautstücken wahrnimmt.

Was nun die eigentliche Ursache der postmortalen Pigmentballung anlangt, so kann nach den vorstehenden Erörterungen nicht gezweifelt werden, dass es sich um eine Erregung der Zellen selbst oder der mit ihnen im Zusammenhang befindlichen peripheren Nerven unter dem Einfluss der mit dem Aufhören der Blutcirculation nothwendig verbundenen Aenderungen des normalen Stoffwechsels handelt.

Es wurde oben schon auf die Möglichkeit hingedeutet, dass die Verminderung der Sauerstoffzufuhr dabei eine wesentliche Rolle spielt und in der That scheinen die folgenden Thatsachen sehr zu Gunsten dieser Annahme zu sprechen.

Während indifferente Gase, wie H, N, auch bei noch so langer Einwirkung keine Hellerfärbung eines dunklen Frosches bewirken, die CO₂ sogar umgekehrt ein Dunkeln der vorher hellen Hautfarbe bedingt, zeichnet sich das Kohlenoxyd (CO) sowie alle dasselbe in reichlicherer Menge enthaltende Gasgemische dadurch aus, dass sie die dunkle Färbung der ihrer Wirkung ausgesetzten Frösche in kurzer Zeit aufhellen und das Pigment schliesslich auch bei niedrigerer Temperatur in den Zustand stärkster Ballung versetzen. Dabei kann der Blutkreislauf vollkommen erhalten sein zu einer Zeit, wo die Haut bereits so hell geworden ist, wie sonst nur nach dem Tode oder bei örtlicher Unterbrechung der Circulation. Da das CO eine directe reizende Wirkung wohl kaum ausüben dürfte, so erscheint es von vorneherein am wahrscheinlichsten, dass es in erster Linie durch Verdrängung des Blutsauerstoffes wirkt.

Bringt man möglichst dunkel gefärbte Frösche bei niedriger

Temperatur in ein Gefäss, in welches man Leuchtgas einleitet, so bemerkt man in der Regel schon nach wenigen Minuten, dass die Haut heller wird, und nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde kann sie bereits bei vollständig erhaltenem Kreislauf den grössten überhaupt möglichen Helligkeitsgrad erreicht haben. Dabei treten aber an dem sonst unversehrten Thier Erscheinungen auf, welche auf eine gleichzeitige starke Erregung des centralen Nervensystems, insbesondere auch des Rückenmarkes schliessen lassen. Dies äussert sich theils in einer sehr gesteigerten Reflexerregbarkeit, theils auch in klonischen Muskelzuckungen und Krämpfen, sowie durch eine sehr vermehrte Hautsekretion. Unter diesen Umständen liegt die Vermuthung nahe, dass hier die Pigmentverschiebung hauptsächlich unter dem Einfluss des Nervensystemes durch eine centrale Erregung vermittelt wird. Es wurden daher dieselben Versuche nach vorgängiger Durchschneidung eines Ischiadicus wiederholt, wobei sich in einigen Fällen eine merkliche Verzögerung des Erbleichens an dem gelähmten Bein beobachten liess, ohne dass dasselbe jedoch ausgeblieben wäre. Da, wie unten gezeigt werden soll, auch mit den Gefässen Nerven für die Chromatophoren verlaufen, so müssen auch diese in einer später zu beschreibenden Weise leitungsunfähig gemacht werden, wenn der Versuch wirklich einwandfrei sein soll. Auch in diesem Falle erfolgt unter den erwähnten Umständen noch Hellfärbung der Haut. Auch wenn vor dem Einbringen der Frösche in das Gas das Rückenmark in der Höhe des Schultergürtels durchschnitten und von der Schnittstelle aus nach abwärts mit einer Sonde zerstört und ausserdem noch beide Ischiadici durchtrennt wurden, wobei in Folge der mit diesen Operationen verbundenen Nervenerregung die Haut der dunklen Frösche (Temporarien) vorübergehend ziemlich hell wird, tritt sowohl in Leuchtgas wie auch in reinem Kohlenoxyd sehr bald Aufhellung ein und zwar in der Regel zuerst an der Haut der noch innervirten Theile (Kopf, Vorderbeine); später erscheint jedoch das ganze Thier gleichmässig hell. In einigen Fällen beobachtete ich bei längerem Verweilen in Kohlenoxyd neuerdings ein deutliches Nachdunkeln der Haut, welches vielleicht auf Kohlensäurewirkung beruht. Lässt man die Frösche nicht allzu lange im Kohlenoxyd, so kann innerhalb verhältnissmässig kurzer Zeit Wiedererholung erfolgen, die normale Beweglichkeit kehrt zurück und auch die Hautfarbe dunkelt allmählich wieder nach, obschon dies viel länger dauert, als etwa

bei dem Wiedereinströmen des Blutes nach vorhergehender Abklemmung der Arterie einer Extremität.

Wenn es richtig ist, dass Ballung des dunklen Pigmentes der Chromatophoren und damit Hellfärbung der Haut bei Fröschen immer eintritt, wenn aus irgend einem Grunde die Sauerstoffzufuhr erheblich vermindert oder ganz aufgehoben wird, ohne dass es gleichzeitig zu einer raschen CO_2 -Anhäufung kommt, so würden sich unter der weiteren Voraussetzung, dass der O-Mangel auf die Zellen selbst als Reiz wirkt, diese letzteren in ihren Lebenseigenschaften sehr wesentlich von den übrigen Gewebs-elementen des Frosches unterscheiden, die sich im Allgemeinen durch eine sehr weitgehende Unabhängigkeit ihren Functionen, speciell der Bewegungserscheinungen, von der O-Zufuhr auszeichnen. Es braucht in dieser Beziehung nur an Muskeln, Nerven und Flimmerzellen erinnert zu werden, für welche bekanntlich Sauerstoffmangel, wie überhaupt Unterbrechung der Blutzufuhr, nicht als Reiz wirkt. Ja selbst die centrale Nervensubstanz kann bei völliger Unterbrechung der Circulation und sogar nach Ausspülung des gesammten Blutes mittels physiologischer Kochsalzlösung bei Fröschen bekanntlich noch lange Zeit in scheinbar normaler Weise functioniren; jedenfalls beobachtet man bei derartigen blutlosen Fröschen keine Erscheinungen, welche auf einen etwa bestehenden Reizzustand des Nervensystemes schliessen lassen, während doch gleichzeitig die ganze Haut in Folge stärkster Contraction der dunklen Chromatophoren den äussersten Grad der Helligkeit darbietet.

Man darf wohl auch in der nahen Beziehung der Pigmentzellen zu den Blutgefässen einen Hinweis auf die functionelle Abhängigkeit derselben vom Inhalte der letzteren erblicken. Ob dabei aber wirklich nur der Gasgehalt des Blutes eine Rolle spielt oder ob nicht auch andere Bestandtheile die Chromatophoren zu beeinflussen im Stande sind, muss ich vorläufig unentschieden lassen. Durchströmungsversuche mit Kaninchenserum, welche ich mit Rücksicht auf die Frage anstellte, welche Bedeutung den Blutkörperchen als Sauerstoffträgern für die postmortale Pigmentballung zukommt, lieferten das erwartete Ergebniss, dass die vorher dunkle Froschhaut dabei ebenso rasch hell wurde, wie nach Durchspülung mit Kochsalzlösung; dabei bleibt allerdings immer noch der Einwand möglich, dass das Kaninchenserum an sich als chemisches Reizmittel wirkte.

Einen sehr ausgeprägten Einfluss auf die Pigmentvertheilung besitzt ausser den schon erwähnten Momenten auch die Temperatur des umgebenden Mediums. Ganz allgemein scheint eine niedere Aussentemperatur die Ausbreitung, eine höhere die Contraction der Chromatophoren zu begünstigen. Diese Thatsache war schon Hering und Hoyer bekannt (l. c. p. 53), welche beobachteten, dass dunkle Frösche bei Erwärmung auf 20—25° C. sämmtlich hell wurden, „und zwar erfolgte diese Veränderung um so schneller und intensiver, je höher die Temperatur war. Die Pigmentzellen ballten sich bei 25—27° C. völlig zu runden Kugeln zusammen und die Hautfarbe wurde bei *R. esculenta* fast gelb.“ (Ebenso verhält es sich, wie oben erwähnt wurde, bei grünen Laubfröschen.) „In das kalte Wasser zurückversetzt, nahmen die Thiere allmählich wieder die dunkle Färbung an.“ Diese leicht zu bestätigenden Beobachtungen zeigen, dass die jeweils herrschende Aussentemperatur die Hautfarbe der Frösche in sehr entschiedener Weise beeinflusst und zum Theil ist die in der Regel helle Sommerfärbung, sowie die dunkle Farbe überwinternder Frösche sicher auf den erwähnten Umstand zurückzuführen. Es fragt sich nur wieder, ob Wärme und Kälte die Chromatophoren direkt oder unter Vermittlung des Nervensystems beeinflussen. Da bei Temperaturschwankungen die Pigmentverschiebung auch dann noch eintritt, wenn an einer Extremität der Hauptnerv, alle Weichtheile und ausserdem die mit den Gefässen verlaufenden Nerven durchtrennt oder leitungsunfähig gemacht wurden und da ferner auch an frisch abgetrennten, dunkel gefärbten Hautstücken die postmortale Pigmentballung bei Erwärmung viel rascher erfolgt als sonst, obschon sie bei niederer Temperatur nicht, wie Hering und Hoyer meinten, ganz ausbleibt, scheint es sich hier um eine direkte Wirkung auf die Zellen zu handeln. Keinesfalls aber sind, wie die genannten Autoren annehmen, Veränderungen der Circulation die Ursache der bei Erwärmung oder Abkühlung eintretenden Farbenänderungen.

Als die vorliegende Arbeit bereits abgeschlossen war, erschien im physiologischen Centralblatt eine vorläufige Mittheilung von E. Steinach¹⁾ worin Versuche mitgetheilt werden, aus denen sich ergibt, dass auch das Licht die dunklen Chro-

1) Centralbl. f. Physiol. V. 1891. p. 326 ff.

matophoren der Froshhaut zu erregen, d. i. das Pigment zur Ballung zu veranlassen vermag. Ich hatte schon vorher ganz ähnliche Versuche, wie sie Steinach beschreibt, mit gleichem Erfolge angestellt, muss aber auf der anderen Seite betonen, dass der unzweifelhaft vorhandenen direkten Lichtwirkung für die jeweilige Gesammtfärbung der Frösche nur eine, wie unten gezeigt werden soll, geringe Bedeutung gegenüber anderen Momenten zukommt.

Die Innervation der Chromatophoren.

Die ebenso interessanten wie verwickelten Beziehungen des Nervensystems zu den dunklen Chromatophoren der Haut bei vielen Fischen, Amphibien und Reptilien, deren genaue Kenntniss namentlich auch für die Biologie des Farbenwechsels von der grössten Bedeutung sein würde, sind leider bisher nur in sehr unvollständiger Weise erforscht und eine auch nur flüchtige Durchsicht der vorhandenen Litteratur lässt erkennen, wie viel auf diesem Gebiete noch zu leisten übrig bleibt. Die im Folgenden mitzutheilenden Beobachtungen beziehen sich nur auf *Hyla* und *R. temporaria*, welche insoferne recht ungünstige Versuchsobjecte darstellen, als die Gestaltveränderungen der dunklen Chromatophoren unter allen Umständen viel träger erfolgen, als etwa bei gewissen Fischen oder dem Chamäleon. Auf der anderen Seite bietet aber gerade der Farbenwechsel der Frösche ein Beispiel für die grosse Mannigfaltigkeit dar, welche in Bezug auf die Innervationsverhältnisse der Chromatophoren bei niederen Wirbelthieren besteht.

Schon 1853 fand Axmann¹⁾, dass bei *R. temporaria* nach Durchschneidung des Nervus ischiadicus unterhalb des Ramus communicans des Sympathicus ein schon für das blosse Auge deutliches Erblässen der Hautfarbe des betreffenden Fusses eintrat, wobei, wie Virchow und Lothar Meyer²⁾ bestätigten, die strahligen Ausläufer der dunklen Pigmentzellen in der Schwimnhaut verschwanden. Einen gegensinnigen Unterschied in der Form der Pigmentzellen fand Meyer nach einseitiger Durchschneidung der Rami communicantes in beiden Extremitäten, glaubte

1) Beitr. z. mikroskop. Anat. u. Physiol. d. Ganglien-Nervensystemes.

2) Virchow's Arch VI. 1854. p. 267 u. p. 582.

sich aber gleichzeitig auch überzeugt zu haben, „dass die Formänderung (der Pigmentzellen) ein namentlich vom Lichte abhängiges Contractionsphänomen sei.“ In der ihrer sympathischen Fasern beraubten Extremität erfolgte unter der Einwirkung des Lichtes der Uebergang der schwarzen Chromatophoren aus der verästelten in die kugelige Form weit langsamer und unvollständiger, als in der anderen. „Verweilte der Frosch längere Zeit im Finstern, so erschienen beide Beine gleich dunkel; kurze Zeit dem Lichte ausgesetzt, zeigt sich das unversehrte mehr oder weniger oft sehr bedeutend heller.“ Obschon durch Schützen einer Extremität vor dem Lichte, während die andere demselben ausgesetzt war, kein Unterschied der Färbung hervorzurufen war, lässt es Mayer doch unentschieden, „ob die Einwirkung des Lichtes direkt auf die Zellen oder mittelbar durch die Centralorgane des Nervensystems“ geschieht.

Die Empfindlichkeit gegen Licht ist nach Meyer bei den Fröschen (Temporarien) im Herbst und Winter sehr viel deutlicher zu beobachten als im Frühling, „wo häufig centrale Erregungen den Effect der peripherischen zu paralysiren scheinen; wenigstens bleiben in dieser Jahreszeit die Thiere häufig im Lichte dunkel, im Finstern hell.“

Etwas eingehendere Untersuchungen über den Einfluss des Nervensystemes und des Lichtes auf die Froschhaut verdanken wir v. Wittich und Lister. Während es L. Meyer nicht gelungen war, bei *R. temporaria* durch Inductionsströme irgendwelche Veränderungen der Pigmentzellen hervorzurufen, weder wenn der Reiz auf die Haut direkt, noch wenn er auf die hinzutretenden Nerven wirkte, waren die Versuche v. Wittich's bei *Hyla arborea* nach beiden Richtungen hin von Erfolg begleitet, stets aber erwies sich die direkte elektrische Hautreizung viel wirksamer als die indirekte vom Nerven aus. Wurden die Elektroden eines Inductionsapparates auf eine vorher grüne Stelle eines lebenden Laubfrosches gesetzt, „so färbten sich die berührten Stellen und waren die beiden Elektroden nicht gar weit voneinander, auch die dazwischen liegende Partie sehr schnell gelb und gehen später nach Aufhebung des Reizes allmählich durch Orange, Rostbraun, Braun wieder in Grün über.“ (l. c. p. 49.) Wurden dagegen durch einen seitlich von der Wirbelsäule geführten Hautschnitt einzelne der Rückenhautnerven hervorgezogen und isolirt

auf die Elektroden gelegt, so war die Veränderung der Farbe der entsprechenden Stellen „nie sehr eklatant“ und erfolgte auch nie so schnell, als wenn man direkt die Haut reizt; „sie beschränkte sich ferner nicht so genau nur auf bestimmte Stellen, sondern erfolgte ziemlich auf der ganzen Rückenfläche und gab derselben ein hell und dunkelgelecktes Ansehen.“ Ein entsprechendes Resultat erzielte v. Wittich auch bei tetanisirender Reizung eines durchschnittenen Ischiadicus; auch hier gewinnt die von demselben versorgte Haut ein hellfleckiges Aussehen, desgleichen, nur nicht so intensiv, wenn man den Nerven durch Zerren mit der Pinzette oder chemisch reizt. Bei elektrischer Reizung des Rückenmarkes sah v. W. „die ganze Haut des Rumpfes unter heftigen tetanischen Erscheinungen des Körpers“ sich „entfärben“. Auch während des Strychnintetanus färbten sich Laubfrösche „intensiv hellgelb“, gewannen aber beim Nachlass der Krämpfe ihre grüne Farbe wieder.

Während so von Wittich durch Nervenreizung positive Anhaltspunkte gewann für die Annahme einer direkten Beeinflussung der dunklen Chromatophoren von Seiten des centralen Nervensystems auf dem Wege der Spinalnerven, blieben auffallenderweise Durchschneidungsversuche so gut wie erfolglos. So blieb bei *R. esculenta* nach Durchtrennung der Rückenhautnerven die grüne Farbe „gleichmässig über den ganzen Rücken“ erhalten. „Trotzdem war dieselbe nach längerem Verweilen an einem dunklen Orte dunkelgrün und wurde gelbgrün im Sonnenlichte, zeigte auch die lebhafteste Farbenreaction auf direkte elektrische Reize.“ (v. W. l. c. p. 53.) „Einem Laubfrosch wurden gleichfalls die Rückenhautnerven und gleichzeitig der rechte Ischiadicus dicht hinter seinem Austritt aus dem Wirbelkanal durchschnitten.“ „Der Frosch war während und nach der Operation vollkommen hellgrün, die Schnittländer fast orangegelb; nach einiger Zeit war er wieder vollkommen gleichmässig gefärbt und blieb so.“ In feuchtes Moos gepackt wurde er bei Lichtausschluss nach längerer Zeit gleichmässig dunkel blattgrün, unter dem Einfluss des Tageslichtes aber wieder vollkommen hellgrün. Im direkten Sonnenlichte wurde er noch heller und dunkelte dann im Schatten ungemein schnell nach. Ebenso wenig erfolgte eine bleibende Farbenänderung nach Durchschneidung des Plexus ischiadicus von der Bauchhöhle aus unter dem

Ramus communicans sympathici oder des Nerven dicht bei seinem Austritt in den Schenkel. Der hohe Grad von Unabhängigkeit, welcher diesen Versuchen zufolge den Chromatophoren der Froschhaut zuzukommen scheint, veranlasst v. Wittich, wie später auch Lister, nach peripheren sympathischen Ganglien in der Haut zu suchen, ohne dass es jedoch gelungen wäre, solche mit Sicherheit nachzuweisen.

Lister, welcher ausschliesslich an *R. temporaria* experimentirte, sah in Uebereinstimmung mit v. W. nach theilweiser Trennung der Wurzeln des Ischiadicus der einen Seite innerhalb des Wirbelkanals ein vorübergehendes Erblassen der Haut des Fusses. In einigen Fällen erschien dann nach längerer Zeit (9 Stunden bis 2 Tage) der Schenkel mit durchschnittenem Nerv entschieden dunkler als die übrige Haut. Dieser Unterschied trat noch deutlicher und zugleich regelmässiger hervor, wenn ausser dem Nerven auch noch alle Weichtheile am Oberschenkel durchtrennt wurden, so dass der Unterschenkel nur durch Arterie und Vene mit dem Thier zusammenhing. Die vorher gleichmässig helle Hautfarbe dunkelte nach einiger Zeit unterhalb der Schnittstelle und zwar dauernd.

In Uebereinstimmung mit der sich hieraus ergebenden Folgerung, dass die Chromatophoren unter der Herrschaft des Nervensystemes stehen und von derselben befreit in den Zustand der Expansion übergehen, befindet sich auch die weitere von L. beobachtete Thatsache; dass in der ersten Zeit nach Amputation einer hellgefärbten Extremität die Pigmentzellen Sternform annehmen bez. ihre Ausläufer weiter erstrecken, bis dann die postmortale Ballung der beginnenden Verdunkelung ein Ziel setzt.

Wittich sowohl wie Lister schreiben dem Lichte eine ganz wesentliche Bedeutung für das Zustandekommen der jeweiligen Hautfärbung zu; während aber der Erstere auf Grund seiner erwähnten Versuche eher eine direkte Lichtwirkung auf die Chromatophoren oder deren hypothetischen Nervenapparat anzunehmen geneigt scheint, glaubt L., dass es sich um einen Reflexvorgang unter Vermittlung des Auges handelt. Geblendete Frösche oder solche, deren Kopf mit einer lichtdichten Kappe verhüllt worden war, liessen keinen wesentlichen Unterschied der Färbung erkennen, je nachdem sie im Hellen oder Dunklen gehalten wurden. Obwohl nun diese spärlichen Angaben in der Folge einer experimen-

tellen Prüfung gar nicht wieder unterzogen wurden, so scheint es doch, hauptsächlich unter dem Eindruck der späteren Versuche von Pouchet an Fischen, als ziemlich sicher zu gelten, dass der Farbenwechsel der Frösche in erster Linie durch das Licht unter Vermittelung des Auges hervorgerufen wird.

Ehe ich auf diesen Punkt näher eingehe, sei es gestattet, zunächst meine eigenen Versuche über Nervenreizung und Durchschneidung bei *R. temporaria* und *Hyla* in Kürze zu besprechen. Dass überhaupt die dunklen Chromatophoren vom Nervensystem direkt abhängig sind, scheint mir in unzweideutigster Weise schon aus der einen Thatsache hervorzugehen, dass jeder Eingriff, durch welchen ein dunkel gefärbter Frosch in lebhaftere Erregung versetzt wird, auch stets zu einer mehr oder weniger bedeutenden Aufhellung der gesammten Haut Anlass giebt. So erwähnt schon Lister, dass schmerzhaft Verletzungen oder auch nur die Fluchtbewegungen bei dem Versuch, einen dem Behälter entkommenen Frosch wieder einzufangen, immer ein Hellerwerden der ganzen Haut des betreffenden Thieres zur Folge haben und auch v. Wittich gedenkt eines Falles, wo ein im Moos verborgen gewesener dunkler Laubfrosch nach dem Herausnehmen „zwischen den Fingern bis zum hellsten Gelbgrün“ verblich.

Ich hatte selbst sehr oft Gelegenheit, Aehnliches auch bei *Rana temporaria* zu beobachten, wo die anfängliche, dunkle Hautfarbe oft schon beim Fixiren des Thieres merklich heller wird und sehr rasch gänzlich abblasst, wenn man den aufgebundenen Frosch an irgend einer Stelle schmerzhaft reizt. Solche Veränderungen, die sich oft innerhalb einiger Minuten vollziehen, lassen sich wohl nur durch eine direkte Nervenwirkung erklären.

Eine solche lässt sich nun auch in der That leicht durch künstliche Reizung blossgelegter Nervenstämme nachweisen. Wie schon erwähnt, war es L. Meyer nicht gelungen, durch elektrische Reizung des N. ischiadici bei *R. temporaria* irgendwelche Veränderungen an den dunklen Chromatophoren der Haut des betreffenden Beines hervorzurufen und Lister scheint derartige Versuche gar nicht angestellt zu haben. Der Misserfolg Meyer's dürfte aber wohl nur dem Umstande zuzuschreiben sein, dass er die Zeitdauer der Reizung zu kurz bemessen hatte.

Wenn man (am besten wieder während der kalten Jahreszeit, wo *R. temporaria* im seichten Wasser gehalten fast ausnahms-

los dunkel erscheint) ein männliches Exemplar, bei welchem die Bindenzeichnung der Beine in dem gleichmässigen Schwarzbraun der Hautfarbe nur undeutlich hervortritt, schwach mit Curare vergiftet, sodann den N. ischiadicus einseitig freilegt und durchschneidet, so hat dies in der Regel keine Farbenänderung zur Folge. Wird dann der Nerv mit tetanisirenden Wechselströmen rhythmisch gereizt, so dass zwischen je zwei durch ein Metronom bewirkten Schliessungen des secundären Kreises eine etwa secundenlange Pause sich einschiebt, so sieht man meist schon nach wenigen Minuten eine deutliche Aufhellung der Haut des betreffenden Beines erfolgen, die hellen und dunklen Querbinden treten immer schärfer hervor und nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunden erscheinen die schwarzen Chromatophoren in der Regel vollkommen geballt, die Haut so hell wie sonst nur bei Erwärmung oder Absperrung der Blutzufuhr. Der Grad der Aufhellung ist natürlich entsprechend der normalen Bindenzeichnung ein sehr verschiedener an verschiedenen Hautstellen desselben Beines; doch muss ausdrücklich bemerkt werden, dass sowohl die von vorneherein dunkelbraunen, wie die hellen Binden dunkeln bez. sich aufhellen, wenn die Bedingungen für die eine oder andere Veränderung gegeben sind.

Nach Beendigung der Nervenreizung tritt bei normaler Circulation und nicht zu hoher Aussentemperatur gewöhnlich wieder rasches Nachdunkeln der Haut ein. Stellt man denselben Versuch an einem hellgrün gefärbten, entweder normalen oder ebenfalls schwach mit Curare vergifteten Laubfrosch an, so beobachtet man auch bei noch so lange fortgesetzter Reizung keinen merklichen Erfolg, obschon die dunklen Chromatophoren in diesem Falle weitverzweigt sind und bei ihrer Contraction die Haut gelb erscheinen lassen; dagegen beobachtete ich in einem Falle, wo die Haut von vorneherein dunkel schwarz erschien, bei Tetanisiren des Nerven rasche Grünfärbung des betreffenden Beines, so dass auch hier kein Zweifel darüber bestehen kann, dass im Ischiadicus (motorische) Fasern für die schwarzen Chromatophoren verlaufen.

Aus diesen einfachen Versuchen ergibt sich einmal, dass im N. ischiadicus Fasern verlaufen, welche in Bezug auf die dunklen Pigmentzellen als motorische bezeichnet werden dürfen, und ferner, dass Vergiftung mit Curare wenigstens in Dosen, de-

ren man sich gewöhnlich bei Fröschen zu bedienen pflegt, die Wirkung der „coloratorischen“ Nerven nicht wesentlich beeinträchtigt.

Es scheint allerdings, dass grosse Dosen des Giftes den Reizerfolg merklich verzögern, indessen habe ich systematische Versuche in Bezug auf diesen Punkt nicht angestellt. Für eine theilweise Aufhebung des functionellen Zusammenhanges zwischen den Chromatophoren und den zugehörigen Nervenfasern scheint auch der Umstand zu sprechen, dass, wie schon Lister fand, bei stärkerer Curarevergiftung in der Regel, wenngleich nicht in allen Fällen und manchmal nur vorübergehend, ein Dunkeln der vorher hellen Hautfarbe eintritt. Ich habe diese Erscheinung nicht nur bei *R. temporaria*, sondern auch bei Laubfröschen beobachtet, welche letztere in der ersten Zeit nach der Vergiftung oft ein eigenthümlich grüngrau geflecktes Aussehen gewinnen, später aber in der Regel wieder rein grün werden. War die Hautfarbe von vorneherein dunkel, so bleibt sie so gewöhnlich auch nach der Vergiftung, doch macht sich dann bei Anwendung starker Lösungen in der Regel eine locale Wirkung geltend, die in einer Ballung des Pigmentes besteht, soweit die Haut von dem betreffenden Lymphraum her mit dem Gifte in Berührung gekommen ist. So färbt sich genau den Grenzen des Rückenlymphsackes entsprechend die Haut bei dunklen Temporarien hell ockergelb, wenn eine nicht zu geringe Menge einer stärkeren Curarelösung in denselben injicirt wird und bei einem Laubfrosch, welcher aus später zu erörternden Gründen eine dunkelschwarze Farbe angenommen hatte, sah ich in gleichem Falle local eine hell graugelbe Färbung entstehen. Es scheint demnach, dass das Curare die dunklen Chromatophoren selbst nicht nur nicht lähmt, sondern sogar in einen Zustand andauernder Erregung zu versetzen vermag, wenn es in grösserer Menge mit jenen in Berührung kommt und es ist dies vielleicht mit ein Grund für die etwas unsichere Wirkung des Curarisirens in Bezug auf das Dunkeln der hellen Hautfarbe bei Fröschen.

Schärfer ausgeprägt scheint das Dunkeln der Haut in Folge theilweiser Lähmung der Pigmentnerven oder Nervenendigungen

bei Fischen und Reptilien zu sein. So beobachtete Lode (l. c.) bei Forellen eine „deutlich wahrnehmbare dunklere Hautfärbung“ nach Injection von 3—4 cm³ einer Curarelösung, was noch deutlicher hervortritt, wenn in Folge Abklemmung der Aorta nicht das ganze Thier der Curarewirkung ausgesetzt wird. L. fand übrigens, dass in diesem Falle „die Chromatophoren wirklich vollständig dem Einfluss des Nervensystemes entzogen sind,“ indem bei elektrischer Reizung des Rückenmarkes die Hautfarbe vollkommen unverändert bleibt. „Nur an den Einstichstellen der Nadelelektroden bemerkt man helle, der localen Zellenreizung entsprechende Stellen.“ In Bezug auf das Chamaeleon theilt Krukenberg (l. c.) mit, dass es regelmässig gelingt die helle Hautfarbe innerhalb weniger Minuten in tiefes Schwarz überzuführen, wenn man die Thiere mit Curare vergiftet. Auch hier werden nicht die Chromatophoren selbst gelähmt, denn nach dem Tode tritt wie gewöhnlich Pigmentballung und damit wieder Aufhellung ein. Eine Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Frösche scheint auch hinsichtlich der rasch vorübergehenden Wirkung der Curarevergiftung zu bestehen, indem Kr. mittheilt „dass das durch Curare erhaltene Schwarz nicht lange Stand hält“; „nach 2—4 Stunden ist das Chamaeleon bisweilen schon wieder völlig gelb geworden.“ Auf elektrische Reizung des blossgelegten Ischiadicus sah Kr. (wohl in Folge zu starker Vergiftung) im Gegensatze zu P. Bert¹⁾ keine Farbenänderung des betreffenden Hautgebietes.

Wenn nach den mitgetheilten Erfahrungen über die Erfolge von Reizversuchen an den gemischten Nervenstämmen der Frösche die Existenz besonderer „motorischer“ Nerven für die dunklen Chromatophoren der Haut nicht zu bezweifeln ist, so würde ein ähnlich sicherer Schluss sich kaum ergeben, wenn man bloss die zunächst sehr widerspruchsvoll erscheinenden Resultate von Durchschneidungsversuchen berücksichtigen wollte. Es ist hier vor Allem zu beachten, dass eine Contraction der dunklen Chromatophoren und damit helle Färbung der Haut nicht allein durch centrale Innervation, sondern wie oben ausführlich mitgetheilt wurde, auch durch gewisse Einflüsse bedingt sein kann, welche auf die Zellen selbst, beziehungsweise auf periphere Nervenenden als Reize wirken, wie beispielsweise die Wärme, Circulationsstörungen

1) Compt. rend. 1875. T. 81. p. 938. f.

u. s. w. Es ist daher auch von vorneherein klar, dass der Durchschneidung eines Nerven nicht in allen Fällen auch nothwendig ein Dunkeln vorher heller Hautgebiete folgen muss und dass, wenn es eintritt, der Grad der Verdunkelung zu verschiedenen Zeiten ein sehr wechselnder sein kann, je nachdem die centrale Innervation als ursächliches Moment der Pigmentballung eine im gegebenen Falle wesentliche oder nur eine unwesentliche Rolle spielt. Auf die Nichtberücksichtigung dieses Umstandes sind gewiss manche der widersprechenden Angaben früherer Autoren zurückzuführen; auch in Bezug auf die Curarelähmung der Pigmentnerven gelten, wie ohne weiteres ersichtlich ist, die vorstehenden Bemerkungen und es wird daher auch in diesem Falle ein stärkeres Dunkeln der Haut nur dann zu erwarten sein, wenn die Ursache der Hellfärbung nicht in den Zellen selbst, sondern in Verhältnissen der Innervation zu suchen ist. Bisweilen findet man unter einer grösseren Anzahl von Fröschen (Temporarien), welche im Winter bei einer nur wenig über 0° C. befindlichen Temperatur und völligem Lichtausschluss im seichten Wasser gehalten, fast ausnahmslos sehr dunkel gefärbt, häufig fast schwarz erscheinen, einige wenige Exemplare, die unter denselben äusseren Bedingungen lebend, dennoch auffallend hell bleiben. Man darf dann wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit als Ursache dieser ausnahmsweise eintretenden Pigmentballung einen Erregungszustand des centralen Nervensystemes annehmen, da alle anderen Bedingungen hierfür zu fehlen scheinen. Und in der That habe ich wiederholt sowohl die Curarevergiftung wie auch Nervendurchschneidung an solchen hellgefärbten Kaltfröschen sehr wirksam gefunden in Bezug auf das darauffolgende Dunkeln der Haut. Zweifellos auf einer centralen Innervation beruht das rasche Hellerwerden vorher dunkler Frösche, wenn man dieselben irgendwie lebhaft beunruhigt, besonders bei schmerzhafter Reizung. War vorher der Ischiadicus einseitig durchschnitten worden, so macht sich dann in der Regel sehr bald ein auffallender Unterschied in der Färbung beider Hinterbeine bemerkbar, indem das gelähmte dunkel oder doch dunkler bleibt, während sich die Haut des noch innervirten Beines wie der ganze übrige Körper alsbald aufhellt.

Als Beispiel sei folgender Versuch erwähnt:

Ein sehr dunkles männliches Exemplar von *R. temporaria* wird rasch fixirt und sofort der eine *N. ischiadicus* am Oberschenkel durchschnitten. Bei schmerzhafter electrischer Reizung der Haut des nicht gelähmten Beines und des Rückens wird das Thier schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde ganz hell mit Ausnahme des gelähmten Beines, welches viel dunkler erscheint. Derselbe Versuch gelingt auch nach vorgängiger schwacher Curarevergiftung.

Viel unsicherer fallen, wie auch Lister fand, die Durchschneidungsversuche an Temporarien aus, welche während der warmen Jahreszeit spontan hell geworden sind. Auch hier kann man zwar in der grossen Mehrzahl der Fälle ein Dunkeln der gelähmten Extremität constatiren, aber meist ist der Unterschied der Helligkeit ein sehr geringer. Dasselbe gilt auch für Temporarien, welche, wie dies unter allen Umständen geschieht, dadurch dauernd sehr hell geworden sind, dass sie während längerer Zeit trocken gehalten wurden. Man kann nämlich auch bei niederer Aussentemperatur jederzeit selbst ganz dunklen Temporarien innerhalb weniger Stunden die hellste Färbung verleihen, wenn man sie zunächst sorgfältig trocknet und dann am besten in einem Gefäss hält, dessen Boden und Wände mit trockenem Filterpapier bekleidet sind; dabei ist es vollkommen gleichgiltig, ob man dem Lichte Zutritt gestattet oder nicht. Auf diesem Umstande beruht es auch, dass Temporarien, welche zwischen trockenem Moos aufbewahrt werden, auch in der Kälte und im Dunkeln hellfarbig bleiben, sowie dass Exemplare, welche im Zimmer entkamen, stets hell gefunden werden. Im einen oder andern Falle erfolgt rasches Dunkeln, sobald man die Frösche in seichtes Wasser bringt.

Es ist nicht ganz leicht, darüber ein sicheres Urtheil zu gewinnen, ob die Pigmentballung in diesem Falle peripheren oder centralen Ursprungs ist, denn die Durchschneidung eines Nerven, wie etwa des *Ischiadicus*, verhindert einerseits nicht das Hellwerden der betreffenden Hautpartien in einem trockenen Raume und ebenso wenig nimmt das Bein eines durch Trocknen hell gewordenen Frosches die ursprüngliche dunkle Färbung an, wenn der betreffende Nerv durchtrennt wird; es dunkelt dann entweder gar nicht oder doch nur in geringem Grade. Gleichwohl erscheint es unzulässig, hieraus unmittelbar auf eine direkte Erregung der dunklen Chromatophoren durch den Wasserverlust der Haut zu schliessen. Es ist hiergegen vor Allem zu bemerken, dass, wie unten näher

gezeigt werden soll, die Spinalnerven keineswegs die einzige Bahn darstellen, durch welche den Pigmentzellen motorische Fasern zugeführt werden und andererseits scheint mit der erwähnten Auffassung auch der Umstand im Widerspruch zu stehen, dass nur ausgiebige Benetzung der Haut des ganzen Körpers (bei niedriger Temperatur) Dunkeln veranlasst, während partielle Befeuchtung, wie etwa Eintauchen einer Extremität, kein Dunklerwerden bedingt, selbst wenn es dabei zu localem Oedem kommt. Als Beispiel erwähne ich folgenden Versuch:

Ein sehr dunkles *Temporaria*-Männchen wurde bei einer Temperatur von etwa 6° C. während der Nacht in ein trockenes mit Filterpapier ausgekleidetes Glas gebracht; am Morgen ist die Haut gleichmässig hell ockergelb geworden. Eine ziemlich starke Dosis Curare ändert nichts an der Färbung (in einem andern Falle sah ich jedoch einen hellen Trockenfrosch nach dem Curarisiren rasch und sehr stark dunkeln).

Am nächstfolgenden Tage ist der Frosch noch immer gleich hell, alle Pigmentzellen kugelig geballt, obschon die Circulation in den Schwimmhäuten sehr lebhaft ist. Der Frosch wird nun in einer feuchten Kammer vertikal frei aufgehängt und bis zur Hälfte der Oberschenkel in Wasser getaucht; am folgenden Morgen erscheinen die Beine, so weit sie eingetaucht waren, eher heller als früher, dabei befindet sich reichliches Transsudat unter der Haut der Oberschenkel. Der Rumpf, Kopf und die Vorderbeine erscheinen kaum merklich gedunkelt. Der Frosch wird nun in ein Gefäss mit seichtem Wasser gebracht und allseitig benetzt, worauf die Haut schon nach 1 Stunde stark gedunkelt erscheint.

Soviel ich sehe, lässt sich dieses Verhalten kaum anders erklären, als durch die Annahme, dass der abnorme Zustand der Trockenheit der Haut einen Reiz setzt, welcher reflectorisch unter Vermittlung des centralen Nervensystemes eine dauernde Erregung der Chromatophoren bedingt. Es soll jedoch damit keineswegs die Möglichkeit einer gleichzeitigen peripheren Erregung in Abrede gestellt werden. Im Gegensatz zu *R. temporaria* zeigt der Laubfrosch unter gleichen Umständen keine Helligkeitsänderung, was wohl mit seiner abweichenden Lebensweise zusammenhängt, indem er während des grössten Theiles der warmen Jahreszeit im Trocknen lebt, während Grasfrösche fast nur an feuchten Orten vorkommen. Gleichwohl spielen, wie wir sehen werden, auch bei *Hyla* gewisse Hautreize eine sehr wesentliche, ja vielleicht die wichtigste Rolle für die jeweilige Hautfärbung.

Die Unsicherheit, welche sich, wie die vorstehenden Erörterungen zeigen, in Bezug auf das Dunkeln der Haut von *R. temporaria* nach Durchschneidung von Spinalnerven ergiebt, hatte bereits Lister Anlass gegeben, nach „collateralen“ Nervenbahnen zu suchen, welche vicariirend eintreten, wenn die einen durchtrennt sind. Es kommt hier natürlich vor allem der Sympathicus in Frage, dessen Bedeutung für die Innervation der Chromatophoren bei anderen Wirbelthieren sicher feststeht. So fand Pouchet, dass bei Fischen ausser gewissen Spinalnerven vorzugsweise der Sympathicus „coloratorische“ Nervenfasern enthält, dessen Durchschneidung stets ein Dunkeln der betreffenden Hautgebiete herbeiführt. Lode (l. c.) constatirte dies besonders an der Forelle.

Man kann beim Frosch den Sympathicus in der Bauchhöhle ziemlich leicht durchschneiden, ohne die grossen Gefässe zu verletzen; doch habe ich bei hellgrün gefärbten Laubfröschen niemals, bei Temporarien nicht ganz regelmässig Dunkeln der Haut eines Hinterbeines eintreten sehen, wenn etwa in der Nierengegend die Ischiadicuswurzeln nebst dem sympathischen Grenzstrang einseitig durchgeschnitten werden. Den von Lister angegebenen Versuch, nebst dem Hauptnerven noch sämtliche Weichtheile am Oberschenkel in der oben schon erwähnten Weise zu durchtrennen, so dass der Zusammenhang zwischen dem Unterschenkel und dem übrigen Thier nur noch durch die Arterie und Vene vermittelt wird, habe ich sowohl bei *R. temporaria* wie *Hyla* oft angestellt, ohne jedoch auch hierdurch ganz sichere Resultate zu erzielen. Speciell bei hellgrasgrün gefärbten Laubfröschen blieb die Operation, gerade wie auch die einfache Nervendurchschneidung, stets ohne jeden Erfolg; bei *R. temporaria* habe ich allerdings oft ein deutliches und manchmal sogar starkes Dunkeln der Haut des Unterschenkels und Fusses beobachtet, aber auch hier blieb die Farbenänderung bisweilen ohne sicher nachweisbaren Grund aus oder trat nur vorübergehend ein. Es bleibt daher, wenn man nicht einen in der Haut selbst gelegenen Nervenapparat annehmen will, nur die eine Annahme übrig, dass mit den Gefässen selbst, d. h. in der Wand derselben, Nervenfasern verlaufen, welche schliesslich mit den Chromatophoren in Verbindung treten. Der folgende Versuch lässt hierüber kaum noch einen Zweifel aufkommen:

15./VII. 91. Hellgefärbtes *Temporaria*-Männchen; schwach curarisirt,

worauf die Haut ziemlich stark dunkelt. Am rechten Oberschenkel werden hierauf alle Weichtheile bis auf Arterie, Vene und Nerv durchtrennt und der letztere dann auch durchschnitten. Das gelähmte Bein wird dadurch nur wenig dunkler. Am darauffolgenden Morgen ist die Curarelähmung verschwunden; das gelähmte Bein erscheint viel dunkler als die übrige Haut, doch wird es sofort heller, sobald der sich lebhaft sträubende Frosch mit der Hand gefasst wird. Die reflectorische Erregung der Chromatophoren konnte hier nur durch Nervenfasern, welche mit den beiden Gefässen verlaufen, vermittelt worden sein, da an eine wirk-same Störung der Blutcirculation wohl nicht gedacht werden kann.

Unten werden übrigens noch weitere zwingende Beweise für die Richtigkeit dieser Voraussetzung beigebracht werden. In Bezug auf die den Gefässen selbst zugehörigen schwarzen Chromatophoren, welche sich allen Einflüssen gegenüber (Wärme, Austrocknen u. s. w.) ganz ebenso verhalten, wie jene der Haut und daher wohl auch innervirt sind, ist eine andere Annahme ohnedies ausgeschlossen und ausserdem ist auch mit Hülfe der Ehrlich'schen Methylenblaufärbung der ausserordentliche Reichthum aller Gefässe an Nerven jederzeit leicht sichtbar zu machen. Es muss daher möglich sein, durch locale Zerstörung der mit den Gefässen verlaufenden Nerven nach vorübergehender Durchtrennung der betreffenden Spinalnerven ein bestimmtes Hautgebiet dem Einfluss des centralen Nervensystems vollständig und dauernd zu entziehen.

In der That sieht man bei hell gefärbten Temporarien die Haut des Unterschenkels und Fusses ausnahmslos, wenn auch aus den oben erwähnten Gründen nicht immer in gleichem Grade, dunkeln, wenn man am Oberschenkel dicht über dem Knie den Ischiadicus und sämtliche Weichtheile durchtrennt und dann die Wand der Arterie und Vene, soweit diese Gefässe blossliegen, in geeigneter Weise abtödtet. Es geschieht dies am sichersten und wie ich mich überzeugt habe, ohne wesentliche Störung der Circulation, durch Hitze, indem man die beiden Gefässe mit einem siedendes Wasser enthaltenden Reagenzglase wiederholt und in ausgiebiger Weise in Berührung bringt.

Diese Versuche zeigen, dass man, wenn es sich darum handelt, den Erfolg irgend eines Eingriffs auf die dem Einfluss des centralen Nervensystemes gänzlich entzogenen Pigmentzellen zu prüfen, sich nicht damit begnügen darf, bloss die zu dem betreffenden Hautgebiete gehörigen Spinalnerven zu durchtrennen (also etwa

den Ischiadicus, wenn es sich um Unterschenkel und Fuss handelt), sondern dass auch die mit den Gefässen verlaufenden Nerven in geeigneter Weise leitungsunfähig gemacht werden müssen.

Wenn es somit als sichergestellt betrachtet werden kann, dass bei Fröschen das Centralnervensystem theils unter Vermittlung der Spinalnerven, theils durch Fasern, welche mit den Gefässen verlaufen, die dunklen Pigmentzellen stetig beeinflusst, so dass man in demselben Sinne wie bei den Gefässmuskeln, von einem gewissen „Tonus“ der ersteren sprechen kann, so bleibt jetzt noch übrig, die Theile des Centralorganes näher zu bezeichnen, von welchen diese tonische Erregung ausgeht.

Der Umstand, dass bei Vergiftung mit Strychnin sich die Haut, wie schon v. Wittich beobachtete, während des Krampfstadiums mehr oder weniger hell färbt, wie dies auch für das Chamaeleon bekannt ist, legt die Vermuthung nahe, dass dem Rückenmark eine wesentliche Bedeutung als „Innervationscentrum“ zukommt, umsomehr als der gleiche Erfolg auch dann noch beobachtet wird, wenn man vor der Vergiftung das Rückenmark unterhalb der Oblongata quer durchschneidet. Diese letztere Operation hat an sich ebensowenig wie eine tiefere Rückenmarksdurchschneidung irgendwelche dauernde Farbenänderung zur Folge. Ein allerdings auch nur vorübergehendes Dunkeln der Hinterbeine und der hinteren Rumpfpartien habe ich dagegen beobachtet in der ersten Zeit nach Zerstörung des Rückenmarkes unterhalb der Durchschneidungsstelle, wenn es sich um einen Frosch (*Temporaria*) handelte, welcher spontan und dauernd hell geworden war. An hellgrün gefärbten Laubfröschen habe ich nach demselben Eingriff keine sicheren Wirkungen gesehen. Es scheint demnach, dass dem Rückenmark der Frösche weder als „Centrum“ noch als Leitungsbahn der Pigmentnerven eine wesentliche Bedeutung zukommt. Dagegen lässt sich zeigen, dass der „Tonus“ der Chromatophoren vor allem von gewissen Theilen des Gehirns abhängt, deren Zerstörung oder Reizung überaus auffallende Farbenänderungen der ganzen äussern Haut und gleichzeitig auch entsprechende Formveränderungen der dunklen Chromatophoren innerer Theile (Gefässe etc.) zur Folge hat. Im Jahre 1885 machte Steiner¹⁾

1) Das Froschhirn 1885. p. 29 ff.

die wie es scheint wenig beachtete Angabe, dass nach Durchschneidung des Gehirns an der Grenze zwischen Seh- und Zweihügeln die Hautfarbe der Frösche (*Esculenta* und *Temporaria*) dauernd eine sehr dunkle wird. Da die alleinige Exstirpation der Grosshirnhemisphären eine derartige Farbenänderung nicht zur Folge hat, wenn die Operation mit der nöthigen Vorsicht ausgeführt wird, so war der Schluss naheliegend, dass die Sehhügel als Centrum der Innervation der schwarzen Chromatophoren anzusehen seien.

In der That lässt sich die eben erwähnte Beobachtung von Steiner jederzeit mit Leichtigkeit bestätigen und es liefert der Versuch besonders auch an Laubfröschen, welche unter gewissen Umständen ihre hellgrüne Hautfarbe mit grosser Beharrlichkeit bewahren, ein sehr auffallendes Resultat. In keinem der bisher erwähnten Fälle, wo durch Vorrücken des schwarzen Pigmentes aus der Tiefe die ursprünglich hellgrüne Farbe des Laubfrosches dunkelt, ist dies je in dem Maasse der Fall, wie nach Zerstörung der Sehhügel, wobei in der Regel in kurzer Zeit ein tiefes, glänzendes Schwarz zu Stande kommt, welches bei Nervenreizung (*Ischiadicus*) in Hellgrün, durch direkte Curarewirkung, wie oben schon bemerkt wurde, in Gelb und durch Erwärmung endlich in jenes weissliche Grau übergeht, bei welchem das gelbe Pigment sowohl wie das schwarze geballt erscheinen. Da nun, wie man sich leicht überzeugt, das erstere auch bei schwarzer Hautfarbe sich stets im Zustande der Ballung befindet, bei grüner Färbung dagegen diffus verbreitet ist, so muss durch die Nervenreizung im vorliegenden Falle eine entgegengesetzte Wirkung auf beiderlei Pigmente ausgeübt worden sein. Ich habe derart operirte Laubfrösche wochenlang sowohl im Dunkeln wie auch bei diffusum Tageslicht unter Bedingungen gehalten, wo sonst ein Ergrünen niemals ausbleibt, ohne dass eine Veränderung der gleichmässig schwarzen Farbe eingetreten wäre. Auch das Licht hat in diesem Falle, wenn überhaupt, doch nur einen sehr geringen erregenden Einfluss auf die dunklen Chromatophoren. Der Grad der durch dasselbe bewirkten Aufhellung war jedenfalls immer nur geringfügig, wenn ich nicht etwa direktes Sonnenlicht (natürlich mit Ausschluss der Wärmestrahlen) einwirken liess.

Es wurde oben schon erwähnt, dass Curare die hellgrüne

Farbe des Laubfrosches, wenn überhaupt, nur vorübergehend etwas dunkeln lässt. Darauf folgende Zerstörung der Sehhügel bewirkt dann, ebenso wie unter normalen Verhältnissen am unvergifteten Thier, rasche und dauernde Schwarzfärbung der Haut.

Ganz analog wie *Hyla* verhält sich auch der braune Grasfrosch, dessen Haut nach Durchschneidung des Gehirns an der Grenze zwischen Seh- und Zweihügeln ebenfalls einen sehr dunklen Farbenton annimmt, der oft in ein so tiefes Schwarz übergeht, dass von der Binden- und Fleckenzeichnung des Thieres kaum noch Spuren zu sehen sind.

Dies ist besonders dann der Fall, wenn man der in Rede stehenden Operation eine schwache Curarevergiftung vorausschickt oder auch folgen lässt, die an sich schon die Haut merklich dunkeln macht. Oft hat man auch Gelegenheit zu beobachten, dass die Extremitäten früher dunkel werden als die Haut des Rumpfes. Es ist ferner bemerkenswerth, dass auch trocken gehaltene und dadurch sehr hell gewordene Temporarien nach Zerstörung der Zweihügel dunkeln, während anderseits in gleicher Weise operirte ganz dunkle Frösche, ins Trockene gebracht, innerhalb der gewöhnlichen Zeit entweder gar nicht oder nur in sehr unvollkommener Weise heller werden. Es scheint mir dies eine weitere Stütze der Annahme zu sein, dass die Ballung des Pigmentes bei Wasserverlust der Haut im Wesentlichen durch eine centrale (reflectorisch ausgelöste) Erregung bedingt wird.

Von besonderem Interesse sind die Erscheinungen, welche man an Temporarien von ursprünglich heller Hautfarbe beobachtet, wenn die Zerstörung der Sehhügel mit Durchschneidung von Spinalnerven combinirt wird. Es wurde bereits wiederholt hervorgehoben, dass alleinige Durchtrennung des Ischiadicus an beliebiger Stelle bei *Hyla* gar keinen Erfolg, bei *Temporaria* aber nur bisweilen ein schwaches Dunkeln der Haut des gelähmten Beines zur Folge hat. Dies ändert sich nicht wesentlich, wenn man nach dem Vorgange *Lister's* auch noch alle Weichtheile des Oberschenkels bis auf die beiden grossen Gefässstämme durchtrennt. Fügt man nun auch noch die Zerstörung der Sehhügel hinzu, so dunkelt die Haut allerorts, aber wie man sofort sieht, nicht überall gleich schnell, indem das gelähmte Bein zuerst und viel intensiver dunkelt, als alle übrigen

Hautgebiete, von denen es sich in der Regel auch dauernd durch einen tieferen Farbenton unterscheidet. Es sei gestattet, einige Versuchsbeispiele anzuführen:

17./VII. 91. Bei 2 hellgefärbten Temporaria-Männchen werden am rechten Oberschenkel alle Weichtheile bis auf Arterie und Vene, sowie auch der Nerv durchschnitten, worauf die gelähmten Unterschenkel nur unwesentlich dunkeln und nach einiger Zeit überhaupt keinen Unterschied von der übrigen Haut erkennen lassen. Am nächstfolgenden Tage werden bei beiden Thieren die Sehhügel zerstört, worauf schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde die gelähmten Unterschenkel merklich dunkler erscheinen und etwa $\frac{1}{2}$ Stunde später eine tiefschwarze Färbung zeigen, während die übrige Haut, namentlich die des Rumpfes, noch ziemlich hell aussieht. Durch eine kleine Dosis Curare lässt sich der sehr auffallende Unterschied rasch ausgleichen.

21./VII. 91. Bei einem hellgefärbten Temporaria-Männchen werden alle Weichtheile und der Nerv am rechten Oberschenkel durchtrennt, worauf der gelähmte Unterschenkel schwach aber deutlich dunkelt. Wenige Minuten nach Zerstörung der Sehhügel wird derselbe ganz schwarz, während die übrige Haut noch hell erscheint.

Aus den vorstehenden Versuchen ergibt sich, wie mir scheint, nothwendig der Schluss, dass die Sehhügel beim Frosche in der That ein tonisch wirkendes Hauptcentrum für die dunklen Chromatophoren der ganzen Haut darstellen, dass aber ausserdem, wenigstens bei *R. temporaria*, auch tieferen Abschnitten des Gehirns, beziehungsweise dem Rückenmarke, eine gewisse Bedeutung als Innervationscentrum der Pigmentzellen zukommt. Darauf weist die Thatsache hin, dass ein Hautgebiet, welches nur noch durch die Gefässe mit dem übrigen Thier zusammenhängt, nach Zerstörung der Sehhügel früher und stärker dunkelt als ein solches, welches noch durch die Spinalnerven mit dem Rest des Centralorgans in Verbindung steht. Das rasche Nachdunkeln im letzteren Falle bei schwacher Curarevergiftung ist wohl in demselben Sinne zu deuten. Die helle Hautfarbe eines gelähmten Unterschenkels nach Durchschneidung des Ischiadicus und sämtlicher Weichtheile des Oberschenkels, sowie das rasche, starke und dauernde Dunkeln nach Zerstörung der Sehhügel beweist ferner, dass die letzteren ihren tonischen Einfluss auf die Chromatophoren auch dann noch geltend zu machen im Stande sind, wenn nur

mehr die Gefässe (durch die mit ihnen verlaufenden Nerven) denselben vermitteln können.

Hyla zeigt insoferne ein von *R. temporaria* abweichendes Verhalten, als der nach Durchschneidung des *N. ischiadicus* gelähmte Unterschenkel in Folge der Zerstörung der Sehhügel nicht früher oder stärker dunkelt als die Haut des übrigen Körpers, so dass der tonische Einfluss des Rückenmarkes auf die Pigmentzellen hier weniger ausgeprägt zu sein scheint als bei *Temporaria*.

Da bei Durchschneidung des Gehirns an der Grenze zwischen Seh- und Zweihügeln stets auch die *Nn. optici* mit durchtrennt werden, so lag mit Rücksicht auf die Angaben von Lister über den Einfluss des Auges auf die Hautfarbe von *R. temporaria* der Gedanke nahe, dass das Dunkeln der Haut in Folge der genannten Operation lediglich durch die damit nothwendig verbundene Blendung bedingt werde. Indessen lässt sich leicht zeigen, dass dies nicht der Fall ist und dass, wenn überhaupt, dem Auge nur eine sehr geringe Bedeutung für die jeweilige Hautfarbe der Frösche zukommt. Dies ergibt sich schon aus der einfachen Thatsache, dass, wie ich mich in zahlreichen Fällen überzeugt habe, spontan hell gewordene Frösche nach Exstirpation der *Bulbi* unter sonst unveränderten Bedingungen niemals in irgend erheblichem Grade dunkeln. Dies gilt ebensowohl für Temporarien wie für Laubfrösche und ich sehe mich insbesondere durch gleich zu erwähnende Versuche an den letzteren zu der Behauptung veranlasst, dass weder die unzweifelhaft vorhandene **direkte** Lichtwirkung auf die Haut noch auch eine durch das Sehorgan vermittelte Reflexwirkung die jeweilige Färbung des Thieres in erster Linie bedingen, sondern dass den Eindrücken von Seite der äusseren Haut (Hautempfindungen) in dieser Beziehung eine viel wesentlichere Bedeutung zukommt. Zu Gunsten dieser Anschauung spricht schon der Umstand, dass es erfahrungsgemäss so leicht gelingt, die Farbe dunkler Frösche durch Hautreize jeglicher Art aufzuhellen, wofür mehrfache Beispiele erwähnt wurden. Hierher möchte wohl auch die so charakteristische Wirkung des Austrocknens bei *R. temporaria* zu rechnen sein, wobei es zu maximaler Aufhellung in vollständiger Dunkelheit kommt. Am klarsten liegen aber wohl die Verhältnisse beim Laubfrosch.

Als ich im Frühling dieses Jahres eine grössere Zahl dieser Thiere erhielt, wurden dieselben provisorisch in ein irdenes, mit einem Drahtgitter bedecktes Gefäss gebracht und in einem nicht sehr hellen Raum aufbewahrt. Fast ohne Ausnahme hatten die Frösche eine in verschiedenen Nuancen zwischen Dunkelgrün, Grau und Schwarz wechselnde Farbe angenommen und blieben so während vieler Tage. Dies änderte sich aber sofort, als in dasselbe Gefäss ein grösserer Zweig mit Blättern gebracht wurde. Fast alle Frösche nahmen dann in kürzester Zeit eine schöne hellgrüne Farbe an. Eine analoge Beobachtung theilt schon Leydig¹⁾ mit: Er hielt eine Anzahl jüngerer Laubfrösche in einem Gefäss mit etwas abgestorbenem Moos, in dessen Mitte noch ein Glas mit Wasser gestellt war. „Die Thiere bewahrten entweder ein dunkelgrünes oder schwärzliches Aussehen oder zeigten sich graugrün mit einem Gewirre von Flecken, oder endlich erschienen sie auf grauem bronzeschillerigem Grunde marmorirt; niemals aber hatten sie seit ihrer Gefangenschaft das reine oder „freudige Grün“ angezogen. Da setzte ich im Januar einen im Freien gefundenen, lebhaft grünenden und blühenden Stock von *Veronica Buxbaumii* in das Glas und siehe da! alle Frösche, indem sie mit sichtbarem Vergnügen sofort auf der Pflanze Platz nahmen, ziehen selber das reinste, schönste, grüne Kleid an. Wie wenn die Gegenwart des frischen Pflanzengrünes umstimmend auf ihr Nervensystem und ihre Haut eingewirkt hätte! Und als die *Veronica* nach und nach abgewelkt war, ging auch das reine Grün in der Haut der Frösche zurück und dunkelte wieder in das schmutzige Grün um.“

Man kann leicht zeigen, dass in diesem Falle nur die Berührung der Frösche mit den Pflanzenblättern als Ursache der Grünfärbung der Haut angesehen werden kann, denn der Versuch gelingt mit unfehlbarer Sicherheit auch an geblendeten Fröschen oder bei völligem Ausschluss des Lichtes und innerhalb der normalen Grenzen bei beliebiger Temperatur. Ich habe im Frühling wiederholt und mit den verschiedensten Pflanzen den Versuch gemacht, Laubfrösche tagelang in einem Glase mit beblätterten Zweigen in einem absolut lichtlosen Raum (bei niedriger Temperatur) zu halten und sah dieselben stets ohne eine einzige Ausnahme eine

1) Ueber die allgem. Bedeckungen der Amphibien 1876. p. 63 f.

schön hellgrüne Färbung annehmen und behalten. Man findet unter einer grösseren Zahl von Laubfröschen, welche in Gefässen ohne Pflanzen gehalten werden, stets Exemplare, die sich durch eine sehr dunkle, fast schwarze Hautfarbe auszeichnen. Wählt man nur solche aus und bringt sie (im Dunkeln) in ein anderes Gefäss mit Pflanzenblättern zusammen, so ergrünt die Haut in kürzester Zeit. Der Versuch gelingt auch mit künstlichen Blättern und es beweist dieser Umstand allein schon, dass als auslösender Reiz wohl nur gewisse Berührungsempfindungen in Betracht kommen. Offenbar vollziehen sich die betreffenden Pigmentverschiebungen, die einerseits in theilweisem Zurückziehen des schwarzen, anderseits in einer Ausbreitung des gelben Pigmentes und gewissen Lageveränderungen der Interferenzkörnchen bestehen, unter Vermittlung des in den Sehhügeln gelegenen Hauptcentrums der „Pigmentnerven“; denn Laubfrösche, welche nach Zerstörung des letzteren eine schwarze Färbung angenommen haben, ändern dieselbe nicht mehr um, auch wenn man sie noch so lange und selbst im Hellen auf Blättern sitzen lässt. Dagegen hindert, wie nach den oben mitgetheilten Erfahrungen leicht verständlich ist, Durchschneidung des Ischiadicus bei einem dunklen Frosch das Ergrünen des gelähmten Beines unter den erwähnten Umständen in keiner Weise.

Man kann umgekehrt jederzeit hellgrünen Laubfröschen in kürzester Zeit eine dunkelgrüne, graue oder schwarze Färbung ertheilen, wenn man dieselben auf eine so beschaffene Unterlage bringt, dass die Berührung mit derselben zu Sensationen Anlass giebt, die sich offenbar ganz wesentlich von den normalen unterscheiden. So sieht man hellgrüne Exemplare von **Hyla** in einem Glase, dessen Boden und Wände mit Filz oder noch besser mit einem nicht zu feinmaschigen Drahtgitter überzogen sind, sehr rasch dunkeln und schliesslich eine fast schwarze Färbung annehmen, die sich sofort wieder in Hellgrün verwandeln lässt, wenn man in dasselbe Gefäss einen beblätterten Zweig bringt. Auch hier spielt das Licht keinerlei Rolle, denn helle Laubfrösche dunkeln in einem Drahtkäfig auch bei diffusem Tageslicht. Im Allgemeinen wird man das Resultat der vorstehenden Beobachtungen dahin zusammenfassen dürfen, dass rauhe und unebene oder gar unterbrochene Flächen, welche insbesondere den Haftscheiben der Zehen

nur in unvollkommener Weise die Befestigung gestatten, das Dunkeln, glatte Flächen dagegen die Grünfärbung der Haut auf reflectorischem Wege begünstigen. Hiermit steht auch in Uebereinstimmung, dass hellgrüne Laubfrösche (auch bei diffusem Tageslicht) alsbald dunkeln, wenn man an allen vier Extremitäten die Nerven durchschneidet und jene dadurch anaesthetisch macht.

Bei *R. temporaria* und *R. esculenta* habe ich ein ähnliches Verhalten wie bei *Hyla* nicht beobachtet und es scheint bei diesen Froschspecies in erster Linie die Temperatur und die Feuchte des Aufenthaltsortes für die jeweilige Hautfärbung von ausschlaggebender Bedeutung zu sein. Jedenfalls aber spielt das Auge oder eine direkte Lichtwirkung auch in diesem Falle nicht eine so wesentliche Rolle, wie man bisher anzunehmen geneigt schien. Es besteht somit in Bezug auf den Anpassungsmechanismus der Hautfarbe an die Umgebung, die sog. „chromatische Function“, ein ganz wesentlicher Unterschied zwischen den Fischen und Fröschen, indem bei den ersteren Eindrücke von Seite des Gesichtssinnes, bei den letzteren dagegen Hautempfindungen für die jeweilige Färbung maassgebend sind.

Anmerkung: Nächstträglich bemerke ich noch, dass hellgefärbte Temporarien nach Durchschneidung sämtlicher Rückenhautnerven und der Nerven der vier Extremitäten auch im Trockenen gehalten dunkel werden. Unter gleichen Umständen werden auch dunkle Exemplare nicht wie sonst hell.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI.

- Fig. 1. *Hyla arborea*, Haut des Unterschenkels von einem citronengelb gefärbten Exemplar im durchfallenden Lichte gesehen, nach Entfernung der Epidermis.
- Fig. 2. *Hyla arborea*, Unterschenkelhaut von einem hellgrau gefärbten Exemplar. Das gelbe Pigment erscheint zu grösseren Klumpen geballt.
- Fig. 3. *Hyla arborea*, wie Fig. 1. Die Interferenzkörnchen durch Kalilauge gelöst. Das gelbe Pigment erscheint diffus verbreitet.
- Fig. 4. *Hyla*, wie Fig. 2; nach Behandlung mit Kalilauge.
- Fig. 5. *Hyla*, Haut des Unterschenkels bei sehr dunkler (fast schwarzer) Färbung. Das gelbe Pigment ist nicht mit dargestellt.
- Fig. 6. *Hyla*, wie Fig. 5; von einem noch dunkleren Exemplar. Das gelbe Pigment erscheint in den Lücken geballt.
- Fig. 7. *Hyla*. Eine schwarze Chromatophore mit theilweise pigmentfreien Ausläufern.