

Die physiologische Funktion des Chromatophorensystemes als Organ der physikalischen Wärmeregulierung der Poikilothermen.

Von R. F. Fuchs (Breslau).

Seit den ältesten Zeiten hat die Farbenpracht der Tierwelt die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gelenkt und Erklärungsversuche gezeitigt, die den jeweiligen Standpunkt der biologischen Forschung klar widerspiegeln. Besonders war es der oft rasch verlaufende Farbenwechsel, der zu besonderen Deutungen anregte und bereits von Aristoteles¹⁾ an Tintenfischen beobachtet worden war. Ja der große Naturforscher des Altertums dürfte wohl zum ersten Male den Gedanken der Schutzfärbung klar ausgesprochen haben, denn er beschreibt, daß der Polyp, um seinen Verfolgern zu entgehen, seine Farbe ändert je nach den Steinen, zwischen denen er sich bewegt. Außerdem schreibt Aristoteles psychischen Einflüssen, wie z. B. Angst, Zorn, einen großen Einfluß auf die Tierfärbung zu.

Die Deutung der Tierfärbung als Schutz- und Trutzfärbung ist auch in der Periode der Naturforschung vor Darwin vielfach ausgesprochen worden. Da ich hier nicht die Geschichte der Chromatophorenforschung zu schildern beabsichtige, so verweise ich auf van Rynberks²⁾ zusammenfassende Darstellung dieses Gebietes sowie auf meine in einiger

¹⁾ Aristoteles, *Historia animalium* Lib. IV.

²⁾ G. van Rynberk, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogen. chromatische Hautfunktion). *Ergebnisse der Physiologie*. 5. Jahrg. 1906.

Zeit erscheinende monographische Bearbeitung¹⁾ im Handbuche der vergleichenden Physiologie.

Durch Darwins Lehre vom Kampf ums Dasein gewann die Körperfärbung der Tiere eine erhöhte Bedeutung, um das Überleben des am besten an seine Umgebung angepaßten Tieres zu erklären. Man fing an, das ganze Problem der Tierfärbung nur von dem ganz einseitigen Standpunkt der Farbenanpassung bzw. Schutzfärbung aus zu betrachten, und glaubte damit die letzten Fragen des Tierfärbungsproblem es entweder bereits gelöst zu haben oder in naher Zukunft lösen zu können. Und doch liegt in dieser anscheinend so berechtigten Auffassung des ganzen Problem es ein bedenklicher Fehler, worauf ich²⁾ ³⁾ bereits mehrfach hingewiesen habe. Die Darwinsche Hypothese nimmt die Tierfärbung als etwas Gegebenes an, mit dem sie weiter operiert, und das zu wertenden Urteilen verwendet, um eine Reihe biologischer Erscheinungen zu erklären. Damit hat aber diese Lehre, so paradox es auch auf den ersten Anschein klingen mag, den Boden der rein naturwissenschaftlichen Betrachtungsweise verlassen; denn die Naturwissenschaft steht jenseits von Gut und Böse, sie ist nach der Definition des bekannten Freiburger Philosophen Rickert „die wertfreie Betrachtung der Dinge“. Wenn aber die Selektionstheorie wertende Betrachtungen an die Dinge legt, indem sie ihnen nützliche und schädliche Eigenschaften zuerkennt, dann hat sie sich der historischen Betrachtungsweise zugewandt und ist Naturgeschichte geworden. Diese letztere kann uns aber niemals eine Aufklärung über das Zustandekommen einer Naturerscheinung geben.

In unserem besonderen Falle hat denn auch in der Tat die Selektionstheorie uns absolut keine Kenntnis vom Mechanismus der Tierfärbung und des Farbenwechsels

¹⁾ R. F. Fuchs, Über den Farbenwechsel, die chromatische Hautfunktion der Tiere und ihre biologische Bedeutung. Handbuch der vergleichenden Physiologie (Winterstein). Bd. III.

²⁾ R. F. Fuchs, E. Fischers (Zürich) experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 16. 1903.

³⁾ R. F. Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biologisches Centralblatt. Bd. 26. 1906.

gebracht, ja wir können damit niemals erfahren, wieso eine Schutzfärbung jemals entstehen konnte. Man kann auch hier sogar fragen, wie weit mußten bereits die Färbungen entwickelt sein, um irgendeinen Selektionswert zu erreichen, und warum erreichten einige Färbungen Selektionswert, andere aber nicht. Alle diese Fragen vermag die Selektionstheorie nicht zu beantworten.

Trotz des Siegeszuges der Selektionstheorie hat es immer einzelne Forscher gegeben, die sich dessen bewußt blieben, daß diese Lehre keine Erklärungen im streng naturwissenschaftlichen Sinne über den Mechanismus der Tierfärbung zu geben vermag. In erster Linie ist hier Semper¹⁾ zu nennen, der sich über das uns hier interessierende Problem folgendermaßen äußert:

„Es fragt sich, ob nicht manche Farbenverteilungen, denen wir jetzt einen bedeutenden Wert für die Auswahl unter den Formen zuzuschreiben geneigt sind, von uns in dieser Beziehung gar sehr überschätzt werden . . . Nicht nur die Farben, das heißt die Pigmente, sondern auch deren Verteilung, also die Zeichnung, können unter Umständen durch Ursachen hervorgerufen werden, welche verschieden sind von denen, auf deren Wirken die Zuchtwahl zu beruhen scheint. Die Zuchtwahl kann unter keinen Umständen das Pigment, den eigentlichen Farbstoff selbst erzeugen. Die Entstehung des Pigmentes muß abhängen von physiologischen Prozessen im Körper jedes Individuums, welche für das gesunde Leben dieses einzelnen Tieres von hoher Bedeutung zu sein scheinen. Die bestimmte Art ihrer Verteilung auf der Haut wird zunächst ganz allgemein durch innere im Tier selbst tätige Ursachen bewirkt werden müssen. Sie kann dabei von Anfang an eine regelmäßige oder ganz ungeordnete sein, und diese wird davon abhängen, ob die inneren physiologischen Ursachen die Ablagerung der Farbstoffe in die Haut in gewisse Bahnen leiten oder nicht. Sind die Bahnen sehr scharf bestimmt, so wird natürlich auch die Farbenverteilung eine sehr regelmäßige sein müssen, und viele ungemein charakteristische Zeichnungen bei den Actinien, Stein-

¹⁾ Karl Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig 1880. Bd. 39/40 der internationalen wissenschaftlichen Bibliothek.

korallen, Schnecken- und Muschelschalen dürften auf solche Weise entstanden sein. Andererseits kann aber auch die Zuchtwahl diese Farben und Zeichnungen vervollkommen.“

Wollen wir daher zu einem unser Kausalbedürfnis nur einigermaßen befriedigenden Verständnis der Probleme der Tierfärbung und des Farbenwechsels gelangen, so müssen in erster Linie die physiologischen Grundlagen des ganzen Fragenkomplexes erforscht werden, denn ohne diese fundamentalen Kenntnisse wird das ganze große Gebiet immer eitel Stückwerk bleiben. Wie groß und wie lohnend diese Aufgaben sind, hat einer der besten Kenner des Problems der Tierfärbung, Franz Leydig¹⁾, klar ausgesprochen: „Es wäre eine verdienstvolle und dankenswerte Arbeit, wenn ein in Histologie, Physik und Chemie durchgebildeter Beobachter die in der Tierwelt auftretenden Färbungen einer genaueren vergleichenden Prüfung unterziehen wollte. Und auch jetzt kann ich den Wunsch nicht unterdrücken, daß ein Naturforscher von solchen umfassenden Kenntnissen sich finden möge, um das „wunderbare Kapitel“ der Farben der Tiere in die Hand nehmen zu können. Ich selber bin mir wohl bewußt, daß ich nur vom einseitig morphologischen Standpunkt aus einige der Fragen berühren könnte.“

Wer anders als der Physiologe wäre geeigneter den Forderungen Leydigs am ehesten zu entsprechen, obgleich heute bei dem ungeheueren Umfange der einschlägigen Gebiete ein solcher Polyhistor, wie ihn Leydig fordert, wohl kaum zu finden sein dürfte. Aber so viel steht zweifellos fest, daß das Problem der Tierfärbung ein wesentliches Kapitel der physiologischen Forschung ist, dem leider von Seite der Fachphysiologen, mit wenigen Ausnahmen wie Brücke, Biedermann, Fredericq und einigen anderen, viel zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden ist, so daß der größte Teil der Arbeit den Zoologen und Anatomen überlassen blieb, die meist mit anderen Fragestellungen und Methoden an die Lösung ihrer Fragen herantraten.

Die Mannigfaltigkeit der Tierfärbung kommt durch eine verschiedene Anordnung der Farbstoffe in den Bestand-

¹⁾ F. Leydig, Pigmente der Haut und Iris. Würzburger Verhandlungen. Bd. 22. 1889.

teilen des tierischen Organismus zustande. Scheinbar am einfachsten liegen die Verhältnisse da, wo es noch zu keiner Differenzierung eigener morphologischer Elemente, Chromatophoren, gekommen ist, sondern die Farbstoffe diffus in den verschiedensten Teilen des Organismus ohne regelmäßige Anordnung vorhanden sind. Zumeist sind dann die Farbstoffe mehr oder weniger gleichmäßig im Zellprotoplasma gelöst. Diese Art von Färbung tierischer Gewebelemente ist die allgemein verbreitetste, sie kommt bereits bei Protozoen vor und erstreckt sich bis zu den höchsten Wirbeltieren, den Menschen, wie die Muskelfarbstoffe und andere Farbstoffe des menschlichen Organismus zeigen. Diese Färbungen sind unmöglich von irgendeinem Schutzwert im Sinne der Selektion, sie sind nur als Produkte des Stoffwechsels anzusehen, indem sie entweder im Tierkörper erst erzeugt worden sind oder in mehr oder weniger veränderter Form aus der aufgenommenen Nahrung stammen. Ein anderer Fall ist der, daß die im Organismus vorhandenen Farbstoffe in Form von Körnchen in allen Zellen des Körpers vorkommen, ohne daß eine Ablagerung der Farbstoffe an bestimmten Stellen des Körpers erfolgt, ein Verhalten, das gleichfalls durch die ganze Tierreihe hindurch zur Beobachtung kommt. Auch diese Art der Färbung kann unmöglich durch Schutzfärbung erklärt werden; offenbar handelt es sich auch hier um Stoffwechselprodukte, deren physiologische Bedeutung zunächst noch nicht aufgeklärt ist. Man darf wohl vermuten, daß diese Farbstoffkörner im Zellgetriebe eine Rolle spielen dürften, indem sie der Ausnützung sonst nicht zugänglicher Energieformen dienen, wie z. B. Absorption bestimmter Lichtwellen bzw. Wärmestrahlen. Eine solche Auffassung würde vollständig übereinstimmen mit der funktionellen Bedeutung, welche die Pflanzenphysiologen den Farbstoffkörnern der Pflanzen (Chloroplasten, Leukoplasten, Chromoplasten) zuschreiben. Alle diese Farbkörner sind gleichen Ursprunges und werden von den Botanikern als Chromatophoren zusammengefaßt. Die Chromatophoren liegen um den Zellkern der Pflanzenzelle und sind stark lichtbrechende, meist farblose Körperchen. „Zellkern, Cytoplasma und Chromatophoren sind die Elemente des lebendigen

Körpers einer typischen pflanzlichen Zelle“ (Strasburger¹⁾). Aus dieser Beschreibung geht hervor, daß die bei den Pflanzen Chromatophoren genannten Körperchen ähnlich sind den in verschiedenen tierischen Zellen abgelagerten Farbstoffkörnern.

Endlich tritt eine schärfere morphologische Differenzierung dahingehend ein, daß die Farbstoffkörnerchen sich nicht mehr in allen oder ganz verschiedenartigen Zellen des tierischen Körpers ablageren, sondern in besonderen Zellen sich ansammeln, die Chromophoren oder Chromatophoren genannt werden. (Die Terminologie deckt sich leider nicht mit der der Botaniker.) Neben diesen Chromatophoren können sich aber auch zahlreiche Pigmentkörnerchen in verschiedenen anderen Zellarten noch vorfinden. Die Chromatophoren zeigen allmählich eine mehr oder weniger bestimmte Anordnung in den einzelnen Gewebs- und Organsystemen des Körpers. Zumeist sind die Chromatophoren im Integument abgelagert, aber auch im Verdauungstraktus sowie im zentralen Nervensystem finden sich reichliche Mengen von Chromatophoren. Ja es gibt Fälle, wo Chromatophoren nur in den inneren Organen vorkommen und im Integument vollständig fehlen, wie z. B. im Zentralnervensystem des *Amphioxus* (Pouchet²) oder bei *Fierasfer*, wo nach Emery³) braune Pigmentzellen die Wirbelsäule umgeben und in den Hirnhäuten anzutreffen sind. In beiden Fällen kann das Pigment keine Schutzfärbung bewirken, denn der glashelle *Amphioxus* ist natürlich ohne Färbung am besten der Farbe seines Mediums angepaßt, und das gleiche gilt natürlich auch von *Fierasfer*, der übrigens bei seiner parasitischen Lebensweise im Darne der von ihm bewohnten Holothurie eine Schutzfärbung nicht notwendig hätte, selbst wenn sie ihm durch ein Pigment gewährt würde.

¹) Eduard Strasburger, Fritz Noll, Heinrich Schöneck, A. F. W. Schimper, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 5. Aufl. 1902.

²) G. Pouchet, Des changements des colorations sous influence des nerfs. *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme des animaux*. 1876.

³) Carlo Emery, Le specie del genere *Fierasfer* nel golfo di Napoli. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte*. Bd. 2. 1880.

Ja es scheint sogar zwischen dem Nervensystem, insbesondere zwischen den Sinnesorganen und den Chromatophoren, eine ganz besonders innige Beziehung zu bestehen, die sich am vollkommensten beim Auge ausgebildet hat. Selbst bei niederen Tieren, wo von einer Ausbildung eines Auges im eigentlichen Sinne noch nicht die Rede sein kann, finden sich gar nicht selten Pigmentzellen in der Gegend der Nervenendigungen des Integumentes. Da, wo sich besonders Anhäufungen solcher Chromatophoren um Nervenendigungen ausgebildet haben, spricht man von Ocellen, welche man als die primitivsten Perzeptionsorgane für Licht anzusehen pflegt. Dabei spielt das Pigment die Rolle eines Sensibilisators für die Nervenendigungen, die ohne diesen Sensibilisator durch Licht nicht erregt werden können, weil diese Gewebelemente das Licht nicht genügend absorbieren. Solche Sensibilisierungsversuche für Licht wurden an verschiedenen niederen Organismen und auch an Zellen höherer Tiere zuerst von Tappeiner und seinem Schüler Raab¹⁾ angestellt. Auf diesen Untersuchungen fußend ist es später Hertel²⁾ gelungen, den Nachweis zu führen, daß das Pigment in der Chromatophore die Zelle befähigt, die sichtbaren Strahlen des Lichtes so stark zu absorbieren, daß das Zellplasma, der Träger des Pigmentes, auf diese Strahlen reagiert. Das zeigte auch der mit Pigment durchsetzte Bauchstrang des Sipunculus, der auf Licht reagiert, während der pigmentfreie Bauchstrang des Regenwurms durch die sichtbaren Lichtstrahlen nicht erregt wird. Es wäre aber durchaus unrichtig, aus den Hertelschen

¹⁾ H. v. Tappeiner, Über die Wirkung fluoreszierender Stoffe auf Infusorien nach Versuchen von O. Raab. *Münchener medizinische Wochenschrift*. Jahrg. 47. 1900. H. v. Tappeiner, Über die Wirkung fluoreszierender Stoffe. *Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. Münchener medizinische Wochenschrift*. Jahrg. 48. 1911. H. v. Tappeiner, Beruht die Wirkung der fluoreszierenden Stoffe auf Sensibilisierung? *Münchener medizinische Wochenschrift*. Jahrg. 51. 1904. Oskar Raab, Über die Wirkung fluoreszierender Stoffe auf Infusorien. *Zeitschrift für Biologie*. N. F. Bd. 21. Der ganzen Reihe 39. Bd. 1900.

²⁾ E. Hertel, Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. *Zeitschrift für allgemeine Physiologie*. Bd. 6. 1907.

Versuchen zu schließen, daß das Pigment des Bauchstranges beim Sipunculus etwa im Leben die Rolle eines Sensibilisators für Licht zu spielen habe. Das ist durchaus unwahrscheinlich, denn Baglioni¹⁾ hat gerade am Sipunculus gezeigt, daß das rote Pigment des Bauchstranges (Hämerythrin) ein respiratorischer Farbstoff ist, der die Aufgabe hat, das Nervensystem dieses Tieres mit dem erforderlichen Sauerstoff zu versorgen. Es handelt sich hier um ähnliche Wirkungen der Farbstoffe wie bei dem Hämoglobin und anderen respiratorischen Farbstoffen der Tiere, also Färbungen, die nicht das Geringste mit Schutzfärbungen der Tiere zu tun haben.

Durch das Studium der Hertelschen Arbeiten wurde mir²⁾ der Gedanke nahe gelegt, daß die tierischen Pigmente, soweit sie als Sensibilisatoren für strahlende Energie in Betracht kommen, nicht nur für jene Wellenlängen von Bedeutung sind, die wir als Licht bezeichnen, sondern auch bei der Absorption größerer Wellenlängen, den Wärmewellen, von größter Wichtigkeit sein müssen, so daß die tierischen Pigmente und die Chromatophoren ein Organ zur Ausnützung dieser Wellenlängen bzw. ein Organ der Wärmeregulation darstellen. Damit war mir der ganze Farbenwechsel der Tiere durch Chromatophoren viel verständlicher geworden als unter der ganz einseitigen Voraussetzung der Schutzfärbungshypothese, die so viele unbewiesene und, wie mir scheinen will, noch lange unbeweisbare Voraussetzungen erfordert.

Es erschien mir wunderbar, daß diese Bedeutung des Chromatophorensystemes als Organ der Wärmeregulation niemals ernstlich erwogen worden ist, trotzdem eine solche Deutung der Chromatophorenfunktion eigentlich den Physiologen hätte naheliegen müssen. Durch Zufall stieß ich bei Literaturstudien auf die Arbeit Max Webers³⁾, der vor mehr als 30 Jahren

¹⁾ S. Baglioni, Über das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Zeitschrift für allgemeine Physiologie. Bd. 5. 1905.

²⁾ R. F. Fuchs, E. Hertels (Jena) Untersuchungen über die Wirkung von Lichtstrahlen auf lebende Zellen. Biologisches Centralblatt. Bd. 27. 1907.

³⁾ Max Weber, Anatomisches über Trichonisciden. Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Bedeutung der Chromatophoren, Pigmente

bereits die gleichen Ideen geäußert hat, wie ich sie ohne Kenntniss der Weberschen Arbeit bereits ausgearbeitet hatte. Daß Webers Arbeit so gänzlich in Vergessenheit geriet, wenigstens bei den Physiologen, mag vielleicht damit zusammenhängen, daß nur ihr Haupttitel „Anatomisches über Trichonisciden“ zitiert und der Untertitel ganz verschwiegen wurde, sowie vielleicht auch dadurch begründet sein, daß das von ihm angeführte Beweismaterial den Tatsachen nicht entspricht.

Weber berichtet über die Farbenveränderungen von Hyla, wonach „die Temperatur der Luft und deren Feuchtigkeitsgehalt in auffallender Weise das Farbenkleid unserer Thiere beeinflußt“ . . .

„Im Hinblick auf den oben betonten Einfluß der Temperatur auf das Chromatophorenspiel sei es gestattet, den Gedanken zu äußern, ob eben dieses Spiel nicht etwa im Verband stehe mit dem Wärmebedürfnis des Thieres, indem es die Theile, die durch ihr eingelagertes schwarzes Pigment besonders befähigt sind, Wärmestrahlen zu absorbieren, nach Möglichkeit in die Gelegenheit bringt, diese Thätigkeit zu besorgen, die sich eben äußert in der Ausdehnung der schwarzen Pigmentzellen, die alsdann das ganze Thier dunkler erscheinen läßt.“

„Unter den Wirbelthieren finden wir denn auch die Chromatophoren vornehmlich bei den poikilothermen Thieren entwickelt, und Farbenwechsel ist vornehmlich wieder von denen unter ihnen bekannt, die am meisten einer schnellen Änderung der Temperatur des umgebenden Mediums ausgesetzt sind: Amphibien und Reptilien; viel weniger bei Fischen. Sollte es nun seine Richtigkeit haben, daß die verzweigten Zellen der Epidermis, die wir als Terminalzellen von Hautnerven bei Säugethieren kennen lernten, den Chromatophoren homolog sind, so ließe sich vielleicht folgendes denken. Die homoiothermen Thiere, über die Außentemperatur unterrichtet, compensiren deren Einwirkung durch in ihnen selbst gelegene Wärmeregulierung. So konnten aus Wärme absorbierenden Chromatophoren Nervenendzellen werden, die vielleicht mit der Temperaturwahrnehmung betraut sind.“

„Wenn diesem Gedankengang zur Zeit auch nahezu jede Stütze fehlt¹⁾, so sollte er doch mitgeteilt werden, um abermals die Aufmerksamkeit auf die Erscheinung der Farbenveränderung zu lenken und um namentlich der Ansicht entgegen zu treten, die in derselben nur eine durch chromatische Anpassung an die Umgebung erreichte Schutzvorrichtung erblickt.“

„Daß solche Anpassung zu erzielen in der That in vielen Fällen die Aufgabe der Pigmentzellen ist, soll gewiß nicht angezweifelt werden; nur soll man hierin nicht die einzige Bedeutung derselben suchen.“

Dann weist Weber darauf hin, daß eine gewisse Proportionalität zwischen Pigmententwicklung und Belichtung besteht. Denn die Unterseiten vieler Tiere sind ungefärbt, ferner fehlt bei Höhlentieren meist das Pigment. Die weitere Bedeutung der Pigmentzellen erblickt Weber darin, daß durch sie die „Diaphanität des Körpers“ herabgesetzt wird und dadurch die direkte Einwirkung des Lichtes auf den Stoffwechsel ausgeglichen wird, da Weber annimmt, daß das Licht ohne Mitwirkung der Augen eine direkte Beschleunigung des Zellenstoffwechsels herbeiführt, wie es von Moleschott und Fubini²⁾ angenommen worden ist.

Weber hat ja selbst angegeben, daß seinem Gedankengang fast jede tatsächliche Stütze fehlt, aber selbst das von Weber zur Stütze seiner Hypothese angeführte Material entspricht keineswegs den Tatsachen. Vor allem ist es unrichtig, daß die Fische einen geringeren Farbenwechsel haben als Amphibien und Reptilien. Denn der Umfang der Farbenveränderung ist oft sehr bedeutend, wie z. B. bei chinesischen Makropoden, deren Farbe plötzlich von einem einheitlichen Grau in ein intensives Purpurrot mit leuchtenden blauen und grünen Flecken übergeht (Carbonnier³⁾), oder

¹⁾ Von mir gesperrt gedruckt, im Original nicht gesperrt.

²⁾ Jac Moleschott und S. Fubini, Über den Einfluß gemischten und farbigen Lichtes auf die Ausscheidung der Kohlensäure bei Tieren. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Bd. XII. 1881.

³⁾ Carbonnier zitiert nach van Kynberk, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel (sogen. chromatische Hautfunktion). Ergebnisse der Physiologie. Jahrg. V. 1906.

bei Rhombus, dessen Farbe nach Pouchet¹⁾ zwischen der des Fichtenholzes und der des Mahagoniholzes wechselt. Auch ist der Farbenwechsel der Fische keineswegs langsamer als der der Amphibien und Reptilien, denn es gibt eine Anzahl Fische, die es in bezug auf Schnelligkeit des Farbenwechsels ganz gut mit dem Chamäleon aufnehmen können, wie z. B. *Trigla lineata*, die momentan erbleichen kann, ferner wird *Scorpaena porcus* bei Berührung oder Aufregung plötzlich ganz dunkel (v. Frisch²⁾). Ferner ist die Behauptung Webers unrichtig, daß ein Farbenwechsel hauptsächlich nur bei jenen poikilothermen Tieren vorkommt, die am meisten einer schnellen Änderung der Temperatur des umgebenden Mediums ausgesetzt sind, wie Amphibien und Reptilien, wobei er offenbar an den Wechsel von Land- und Wasserleben dachte. Dem widerspricht die Tatsache, daß die Fische einen ebenso schnellen Farbenwechsel haben als die Amphibien und die Reptilien, sowie der blitzartige Farbenwechsel der Kephelopoden. Selbst wenn man bei litoralen Oktopodenformen eine ganz ausnahmsweises Austauchen aus dem Wasser annehmen könnte, so ist ein solches für die rein pelagischen Dekapoden ganz ausgeschlossen, ebenso für *Sepia*, die zum Teil benthonisch lebt, und doch haben *Loligo* und *Sepia* einen äußerst raschen und umfangreichen Farbenwechsel. Ferner zeigt das auf Bäumen lebende Chamäleon unter allen Reptilien den stärksten und schnellsten Farbenwechsel. Endlich ist durch nichts bewiesen, daß eine Expansion der dunklen Chromatophoren die den Stoffwechsel erhöhende Wirkung des Lichtes herabsetzt. Eine solche Annahme ist sogar höchst unwahrscheinlich und widerspricht direkt den oben gemachten Annahmen, daß die Chromatophoren die Wärmestrahlen absorbieren. Denn durch die Wärmestrahlen, die dem Körper nun in erhöhtem Maße zugeführt werden, muß eine Erhöhung

¹⁾ G. Pouchet, Des changements des colorations sous l'influence des nerfs. Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux. 1876.

²⁾ Karl von Frisch, Über farbige Anpassung bei Fischen. Zoologische Jahrbücher. Abt. f. allgemeine Zoologie u. Physiologie der Tiere. Bd. 32. 1912.

der Körpertemperatur eintreten, die ihrerseits den Stoffwechsel steigert. Also keines der von Weber angeführten Argumente vermag einer strengen Kritik stand zu halten, so daß Webers Hypothese keinen anderen Stützpunkt besitzt als die Tatsache, daß der Laubfrosch in seiner Färbung durch die Temperatur und Belichtung beeinflusst wird. Dabei ist es aber in Webers Beobachtungen ganz unentschieden, ob die Temperatur oder das Licht der für die Farbenveränderung maßgebende Faktor ist.

Die Webersche Hypothese ist in nur unwesentlich veränderter Form von Menke¹⁾ neuerdings wieder aufgegriffen worden, ohne daß es Menke gelungen wäre, auch nur im geringsten einen Fortschritt auf diesem Gebiete zu erzielen. Die Chromatophorenreaktion, welche *Idothea* (Isopoden) auf den Untergrund zeigt, dient nach Menke der Schutzfärbung, dagegen ist der von Bauer²⁾ zuerst beobachtete periodische Tag- und Nachtfarbenwechsel eine wärmeregulatorische Einrichtung, die bezwecken soll den respiratorischen Quotienten, wo er zu klein sein sollte, zu erhöhen. Eine solche Erhöhung des respiratorischen Quotienten soll durch Wärmespeicherung mit Hilfe von Pigmenten stattfinden. „Bei Tage dehnt die *Idothea* die Chromatophoren aus und zieht sie bei Nacht zusammen. Parallel mit dieser Erscheinung geht bei Tage eine Herabsetzung, bei Nacht eine Erhöhung des Stoffwechsels. Der respiratorische Quotient ist also bei Tage klein, bei Nacht groß. Die bei Tage dunkle Oberfläche der Tiere absorbiert die auf sie fallenden Lichtstrahlen und wandelt sie in kalorische Energie um. Es wird so ein Wärmevorrat geschaffen, der zur Erhöhung des respiratorischen Quotienten dienen kann.“

Die ganze Auseinandersetzung Menkes zeigt, daß dem Autor der Begriff des respiratorischen Quotienten (resp. Quot. = $\frac{\text{ausgeatmetes CO}_2}{\text{aufgenommenes O}_2}$ Volumen) absolut unklar ist. Denn über das Verhalten des respiratorischen Quotienten

¹⁾ Heinrich Menke, Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht und Stoffwechsel. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 140. 1911.

²⁾ Victor Bauer, Über einen objektiven Nachweis des Simultan- kontrastes bei Tieren. Zentralblatt für Physiologie. Bd. 19. Literatur 1905.

bei *Idothea* fehlen meines Wissens bisher alle Untersuchungen. Man kann also auch nicht angeben, daß der respiratorische Quotient bei Zunahme des Stoffwechsels größer wird, denn dann müßte erwiesen werden, daß diese Stoffwechselsteigerung auf Kosten von Kohlenhydraten stattfindet, oder daß zumindest die Fettverbrennung eingeschränkt wurde. Das ist aber nach Bauers¹⁾ Versuchen über den Fettverbrauch an *Leander* ganz unwahrscheinlich. Wie ferner eine Wärmespeicherung durch die Chromatophoren eine Erhöhung des respiratorischen Quotienten herbeiführen soll, ist vollkommen unverständlich. Ich kann nur annehmen, daß Menke den respiratorischen Quotienten mit der Intensität des Stoffumsatzes verwechselt hat; aber auch dann werden Menkes Deduktionen nicht beweiskräftiger und klarer. Denn nach Menkes Auffassung würde dann die Wärmeabsorption nur den Zweck haben, den Stoffwechsel zu steigern, während es, wie später von mir gezeigt werden wird, viel wahrscheinlicher ist, daß es sich um eine Verminderung der Entwärmung oder um eine Einsparung von Körpersubstanz handelt, wann überhaupt eine solche Einsparung bei Kaltblütlern möglich ist.

Ich bin auch von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehend zur Entwicklung meiner Hypothese gelangt. Die ersten Zweifel an der Schutzfärbung wurden bei mir dadurch rege, daß die Schutzfärbung vor allem als notwendige Voraussetzung annehmen muß, daß die Tiere Farben sehen und zwar nicht als Helligkeiten, sondern als verschiedene Farben, den Wellenlängen der Lichter entsprechend. Die Frage, ob die Tiere Farben als Farben sehen, ist noch nicht sicher entschieden. Ohne auf diese Streitfragen hier im besonderen eingehen zu wollen, möchte ich nur darauf hinweisen, daß, selbst wenn einzelne Tierklassen einen Farbensinn besitzen, es gar nicht entschieden ist, ob allen mit Augen versehenen Tieren ein Farbensinn zukommt, und wie groß das Farbenunterscheidungsvermögen der mit Farbensinn begabten Tiere ist.

¹⁾ Victor Bauer, Über die Ausnutzung strahlender Energie im intermediären Fettstoffwechsel der Garneelen. Zeitschrift für allgemeine Physiologie. Bd. 13. 1912.

Nach den Untersuchungen von Heß¹⁾ wären Säugetiere, Vögel, Reptilien und Amphibien imstande, Farben zu unterscheiden, jedoch mit der Einschränkung, daß die Vögel wegen der roten und gelben Ölkugeln in den Retinalzapfen die kurzwelligen Lichter vom Blaugrün ab nicht oder nur sehr unvollkommen wahrnehmen können, da diese Lichter von den Ölkugeln absorbiert werden. Das Gleiche gilt von den mit Ölkugeln versehenen Reptilien (Schildkröten). Dagegen sind die Fische und wirbellosen Tiere farbenblind, sie sehen die Farben nur nach ihren Helligkeiten. Die Farbenblindheit der Fische ist sowohl von Bauer²⁻³⁾ als von v. Frisch⁴⁻⁵⁾ auf das Entschiedenste bestritten worden. Nach Bauers Beobachtungen zeigen verschiedene hell adaptierte Fische eine „Rot-scheu“, d. h. sie fliehen aus dem Rot, während dunkel adaptierte Fische das nicht tun. Bauer sieht in dieser von ihm zweifellos festgestellten Tatsache einen Beweis dafür, daß die Fische Farben unterscheiden. Diesen Schluß halte ich aber nicht für strikte bewiesen, denn im roten Teile des Spektrums

¹⁾ C. Heß, Gesichtssinn. Handbuch der vergleichenden Physiologie (Winterstein). Bd. IV. Lieferung 20. 1912.

²⁾ Victor Bauer, Über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 133. 1910.

³⁾ Victor Bauer, Zu meinen Versuchen über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Erwiderung an C. Heß. Ebenda Bd. 137. 1911.

⁴⁾ K. v. Frisch, Über den Farbensinn der Fische. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. (21. Jahresversammlung in Basel.) 1911.

⁵⁾ Karl v. Frisch, Über farbige Anpassung bei Fischen. Zoologische Jahrbücher. Abteilung f. allg. Zoologie u. Physiologie der Tiere. Bd. 32. 1912.

⁶⁾ K. v. Frisch, Über Färbung und Farbensinn der Tiere. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München. 1912 (Sep.-Abdr.).

⁷⁾ Karl v. Frisch, Sind die Fische farbenblind? Zoologische Jahrbücher. Abteilung f. allg. Zoologie u. Physiologie der Tiere. Bd. 33. 1912.

⁸⁾ Karl v. Frisch, Über Farbenanpassung des Crenilabrus. Zoologische Jahrbücher. Abteilung f. allg. Zoologie u. Physiologie der Tiere. Bd. 33. 1912.

oder in rotem Licht farbiger Gläser sind erhebliche Mengen von Wärmestrahlen vorhanden, deren Wirkung Bauer nicht mit Sicherheit ausgeschaltet hat, denn Bauer¹⁾ sagt S. 16: „Bei starker Annäherung der Lichtquelle wurde ein Wasserkasten eingeschaltet, um Erwärmung zu verhüten.“ Trotzdem kann man nicht sicher sein, daß nicht Wärmestrahlen hier wirksam waren, denn die Stäbchen der Fischeaugen könnten für Wärmestrahlen eventuell sehr empfindlich sein. Nun könnte man gegen die Wirkung der Wärme anführen, daß dunkel adaptierte Fische unter gleichen Bedingungen keine „Rotscheu“ zeigen. Dabei muß aber bedacht werden, daß der Schpurpur, der während der Dunkeladaptation gebildet wird, von rotem Licht nicht zersetzt wird, daß also auch die im roten Lichte vorhandenen Wärmestrahlen nicht auf die Stäbchen wirken könnten. Jedenfalls scheint es mir nach Bauers Versuchen noch nicht entschieden zu sein, daß die „Rotscheu“ der untersuchten Fische tatsächlich auf einer Wahrnehmung der roten Farbe beruht.

In den Versuchen von v. Frisch wird gezeigt, daß eine Farbenanpassung bei *Phoxinus laevis* und *Crenilabrus ocellatus* sowie *Crenilabrus roissali* nur bei sehenden Fischen möglich ist. Auch scheint es nach den Beobachtungen von v. Frisch richtig, daß bei *Phoxinus* die Expansion der roten Chromatophoren innerhalb weiter Grenzen von der Helligkeit des Untergrundes unabhängig ist und scheinbar vom Farbwert beeinflußt wird. Dagegen ist in den Versuchen über die Farbenanpassung von *Crenilabrus* nicht ausgeschlossen, daß die als Lichtfilter verwendeten Farblösungen tatsächlich ungleiche Helligkeiten hatten, denn eine genaue Helligkeitsbestimmung der von den Farbfiltern durchgelassenen Lichtmengen konnte ich in den Arbeiten v. Frischs nicht finden. Aber darauf muß es unbedingt ankommen, wenn diese Versuche streng beweisend sein sollen, daß *Crenilabrus ocellatus* und *roissali* sich der Farbe des umgebenden Mediums anpassen und nicht an Helligkeiten. Außerdem kommt bei den Versuchen mit den Farbfiltern noch die Fehlerquelle in Frage, daß von ver-

¹⁾ Victor Bauer, Über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 133. 1910.

schieden gefärbten Lösungen die Wärmestrahlen und chemischen Strahlen in verschiedener Weise durchgelassen werden, so daß verschiedene Temperatureinflüsse sowie Wirkungen der chemischen Strahlen nicht ausgeschlossen sind.

Selbst wenn wir in allen Versuchen von eventuell möglichen Fehlerquellen absehen wollen und annähmen, die Fische könnten gewisse Farben von einem gleichhellen Grau unterscheiden, so haben die Versuche von v. Frisch für *Phoxinus laevis* jedoch ergeben, daß ein gelber und ein roter Grund die gleichen Wirkungen auf die Chromatophoren hervorbringen, die Pfrille expandiert auf beiden Gründen stets die roten sowie gelben Chromatophoren, aber es ist v. Frisch nicht gelungen, auf einem gelben Grund eine Pfrille rein gelb zu färben und auf einem roten Grund nur die roten Chromatophoren zu expandieren. Darauf kommt es aber an, wenn wir den Wert der Farbenanpassung für die Schutzfärbung beurteilen wollen.

Ganz analog sind auch die Ergebnisse an den beiden Labridenarten; wenn wir von manchen Unregelmäßigkeiten absehen, so sind die in roter, gelber und grüner Umgebung gehaltenen Tiere ziemlich gleich gefärbt, indem die roten und gelben Chromatophoren expandiert sind, dagegen erfolgt im blauen Licht eine Retraktion der Chromatophoren, wodurch der diffuse blaugüne Farbstoff, welcher die Gewebe durchsetzt, den Tieren eine blaugüne Farbe verleiht. Dieser Farbstoff ist nach Angaben von v. Frisch bei diesen Tieren vermehrt. Wir können wohl sagen, daß kurzwelliges Licht die Chromatophoren zur Retraktion bringt, aber es kann nicht gesagt werden, daß die blaue Farbe es ist. Denn in den durch Blaufilter gegangenen Strahlen sind stets große Mengen chemischer und ultravioletter Strahlen enthalten. Deren Wirksamkeit müßte aber zuerst ausgeschaltet sein, um sagen zu können, daß es sich hier um die Wirkung von blauer Farbe handelt, wobei natürlich auch die Reizung infolge von Helligkeitsunterschieden ausgeschlossen sein müßte. Nun wollen wir wieder zu den Wirkungen der langwelligen Lichter zurückkehren, bei ihrer Einwirkung tritt eine Expansion der Chromatophoren ein, aber niemals in der Weise, daß in rotem Licht nur die roten,

in gelbem Licht nur die gelben Chromatophoren zur Expansion kommen, so daß es gelänge, rote oder gelbe oder grüne Tiere zu erzeugen, die der Farbe der Umgebung wirklich angepaßt sind. Davon kann nicht die Rede sein.

Sehen wir uns die mikroskopischen Untersuchungen von v. Frisch¹⁾ einmal genauer an:

S. 155 „Kontrolltiere (6 Individuen, eines war gestorben): die roten und gelben Pigmentzellen sind bei allen in einem mittleren Expansionszustand.

Blautiere (6, eines war gestorben): die Zellen sind bei allen stark bis maximal kontrahiert (nur bei einem Tier an einzelnen Körperstellen expandiert).

Rottiere (7): die Zellen sind bei einem Tier mittel expandiert, bei sechs Tieren stark bis sehr stark expandiert.

Gelbtiere (6, eines war gestorben): die Zellen sind bei einem Tier stark kontrahiert, bei einem mittel expandiert, bei zwei stellenweise stark expandiert, stellenweise ziemlich stark kontrahiert, bei zwei am ganzen Körper stark expandiert.

Grüntiere (7): die Zellen sind bei einem Tier sehr stark, bei einem anderen ziemlich stark kontrahiert, bei einem mittel expandiert, bei den vier übrigen stark expandiert.“

Da der Expansionszustand der Chromatophoren nach unserer Ansicht der Ruhe entspricht und der Ballungszustand dem der Tätigkeit, so können wir auf Grund der Untersuchungen von v. Frisch zweifellos sagen, daß die Reizwirkung des Lichtes um so intensiver wird, je kürzer die Wellenlängen des Lichtes sind, daß aber das langwellige rote Licht keine Erregung der Chromatophoren hervorbringt. Da nun diese Wirkungen nur durch die Vermittelung des Auges zustande kommen, so könnte man wirklich annehmen, das Fischauge wäre imstande wenigstens bis zu einem gewissen Grade Wellenlängen der Lichter als solche zu unterscheiden, also Farben als Farben zu differenzieren. Aber dieser Schluß darf aus v. Frischs Versuchen doch nicht gezogen werden, denn wir müßten ja sonst der gewöhnlichen nicht sensibilisierten photographischen Platte die Fähigkeit

¹⁾ Karl v. Frisch, Über Farbenanpassung des *Crenilabrus*. Zoologische Jahrbücher. Abteilung f. allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. Bd. 33. 1912.

zuschreiben, Farben zu differenzieren. Denn das Verhalten der Chromatophoren bzw. das ihnen zugrunde liegende Verhalten der Netzhauterregung entspricht genau dem Verhalten der nicht sensibilisierten photographischen Platte, die auf Rot nicht und auf Blau am stärksten reagiert, entsprechend dem Gehalt des Lichtes an chemisch wirksamen Strahlen. Das ist aber keine Reaktion auf Wellenlängen, sondern nur eine Intensitätsreaktion auf eine bestimmte Art von Wellen. Da v. Frisch in seinen Versuchen die Wirkung der photochemischen Strahlen auf die Netzhäute nicht ausgeschaltet hat, so können die Versuche an Labriden als keineswegs beweisend für ein Farbensehen der Fische gelten. Es ist denkbar, daß auch der Versuch an Phoxinus ganz ähnlich erklärt werden kann. Phoxinus zeigt auf einem gelben oder roten Grund eine Expansion der roten Chromatophoren, während ein gleichheller grauer Grund keine solche Expansion hervorbringt. Angenommen die Helligkeiten wären in der Tat gleichgroß, dann würden natürlich im gleichhellen gelben Licht weniger chemisch wirksame Strahlen vorhanden sein müssen als im farblosen Licht, in dem ja noch der kurzwellige Teil des Spektrums mit enthalten ist. Beim farblosen Grund reicht die Intensität der chemischen Strahlen gerade noch hin, um einen so starken Reiz zu erzeugen, daß alle Chromatophoren retrahiert sind, während der vom gelben Grund ausgehende Reiz so schwach ist, daß er die farbigen Chromatophoren nicht mehr erregen kann. Da nun die roten und gelben Chromatophoren auf alle wirksamen Reize (z. B. elektrische Reizungen der Nerven, der Haut oder des Zentralnervensystems) wesentlich schwerer und langsamer reagieren als die Melanophoren, so bietet es keine Schwierigkeit zu verstehen, warum auf gelbem Grund die Expansion der roten Chromatophoren erst nach einiger Zeit eintritt, denn die vorher retrahierten farbigen Chromatophoren expandieren sich erst allmählich, und deshalb muß die rote Färbung erst nach längerem Verweilen auf dem farbigen Grund hervortreten.

In letzter Zeit hat sich nun v. Frisch¹⁾ bemüht, im

¹⁾ K. von Frisch, Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. Münchner medizinische Wochenschrift. Jahrg. 1913.

Gegensatz zu Heß¹⁾, den Nachweis zu führen, daß die Bienen Farben sehen. Durch eine sehr sinnreiche Methode gelang es v. Frisch, die Bienen auf Gelb zu dressieren sowie auf Blau, dagegen gelang es nicht, die Bienen auf ein mittleres Grau oder auf Rot zu dressieren. Aus seinen Versuchen zieht nun v. Frisch den Schluß, daß die Bienen Farben als Farben sehen. Aber auch in diesen Versuchen kann ich die Schlüsse von v. Frisch nicht als strikte bewiesen ansehen. Das Dressurgelb übt wie jede Farbe seine Wirkung durch vier Komponenten aus: Wellenlänge, Helligkeit, chemische Strahlen, Temperaturstrahlen. Wenn nun die Wellenlänge von den Bienen nicht wahrgenommen wird, dann dürfte es schwer sein, mit grauen Papieren eine Kombination zu erzielen, die bei gleicher Helligkeit den gleichen Gehalt an chemisch wirksamen Strahlen hat wie das gelbe Papier, wenn wir von den thermischen ganz absehen. Ein graues Papier von gleichem Gehalt an chemischen Strahlen müßte viel dunkler sein als das gelbe Papier, kann also durch seine differierende Helligkeit vom Gelb unterschieden werden, während ein mit dem gelben gleichhelles graues Papier sich durch den Gehalt an chemisch wirksamen Strahlen unterscheidet und an dieser Differenz erkannt werden kann. Daß eine Dressur auf ein mittleres Grau nicht gelingt, läßt sich auch verstehen, weil bei Abnahme oder Zunahme der Helligkeit der Gehalt an chemischen Strahlen nicht direkt proportional der Helligkeitszunahme oder -abnahme ist. Außerdem ist zu bedenken, daß es sich hier um physiologische Prozesse handelt, bei denen nur innerhalb sehr begrenzter mittlerer Reizintensitäten eine gewisse Proportionalität zwischen Reizstärke und Erregung besteht. An der Reizschwelle sowie über den Maximalreiz hinaus besteht diese Proportionalität nicht mehr. Es kann also sehr viele Grau geben, welche bei nicht zu großer Helligkeitsdifferenz eine nicht zu große Differenz an chemischen Strahlen zeigen, so daß sie alle verwechselt werden können.

Dagegen muß es höchst auffallend erscheinen, daß die Rotdressur nicht gelang. Es müßte daher v. Frisch, wenn

¹⁾ C. Heß, Gesichtssinn. Handbuch der vergleichenden Physiologie (Winterstein). Bd. IV. Jena 1912.

er konsequent sein will, annehmen, daß die Bienen rotblind sind, weil sie Rot mit Schwarz verwechseln. Da im roten Licht die chemischen Strahlen ganz oder fast ganz fehlen, wie im Schwarz, so könnte natürlich hierin die Ursache erblickt werden, warum die Bienen durch Rot nicht erregt werden und dementsprechend sich nicht auf Rot dressieren lassen und es mit Schwarz verwechseln müssen. Sehr einfach lassen sich dann auch die Dressurversuche mit Blau erklären, die v. Frisch folgendermaßen beschreibt:

„Anders fiel der Versuch mit Bienen aus, die auf Blau dressiert waren. Sie ignorierten nun zwar die roten, gelben und grünen Papiere und besuchten reichlich das Dressurblau, sie bevorzugten aber auch in auffallender Weise violette und purpurfarbene Papiere, die für unser Auge mit dem Dressurblau keine Ähnlichkeit mehr hatten.

Und dementsprechend zeigte sich, daß auf Purpurrot dressierte Bienen auch stark auf Violett und Blau gehen, Rot, Gelb und Grün hingegen meiden. Man kann sagen, daß sie Purpurrot mit Violett und Blau »verwechseln«.

Im Blau und Purpur sind die meisten chemisch wirksamen Strahlen enthalten, so daß es sich also bei diesen Versuchen um eine Dressur auf hohe Intensitäten chemisch wirksamer Strahlen handeln kann.

Also auch in diesen Versuchen ist ein Farbensehen der Bienen nicht einwandfrei nachgewiesen.

Kehren wir nun zur Frage des Farbensehens der Tiere in ihren Beziehungen zur Schutzfärbung zurück, so kommen wir zu dem Resultat, daß auf Grund der Untersuchungen von Heß nur den Säugetieren (Pavian) und Amphibien (*Diemictylus viridescens*, *Bufo vulgaris*, *Xenopus Mülleri*) ein vollkommener Farbensinn zukäme, den Vögeln (verschiedene Tag- und Nachtvögel) und Reptilien (Schildkröten) ein sehr unvollkommener, daß aber bei allen anderen Tieren ein Farbensinn nicht einwandfrei erwiesen ist. Wie sollte man da das Chromatophorenspiel als Schutzfärbung erklären können, wenn nur wenige der Tiere einen Farbensinn besitzen. Denn man kann die Befunde an einzelnen Tieren nicht einmal auf alle Gattungen einer Klasse erweitern, da selbst verwandte Arten schon

auffallende Unterschiede zeigen, wie v. Frisch¹⁾ an den verschiedenen Arten von *Crenilabrus* zeigte; denn *Crenilabrus ocellatus* und *roissali* reagieren gut auf Farben, während *Crenilabrus massa* überhaupt nicht auf Farben reagiert. Dahin gehört auch die von mir²⁾ festgestellte Tatsache, daß *Rana fusca* auf verschiedene Gifte eine entgegengesetzte Chromatophorenreaktion zeigt wie die *Rana esculenta*.

Wenn nun das Farbensehen der Fische und Wirbellosen bezweifelt werden muß, wie will man dann das Farbenspiel der im Meere lebenden Tiere erklären? Da ferner selbst bei Vögeln und Reptilien der Farbensinn begrenzt ist, so würden aus diesem Grunde gleichfalls eine ganze Reihe von Farben, nämlich die kurzwelligen Lichter vom Blaugrün ab, als Schutzfarben gegen diese Tiere bedeutungslos sein, was natürlich für die Schutzfärbung der Insekten von großer Wichtigkeit ist, da sich gerade unter den Vögeln sowie Reptilien die größten Insektenfeinde finden! Es müßten deshalb allmählich alle Beutetiere der Reptilien und Vögel eine rote bis grüne Schutzfärbung annehmen oder nur Schutzfärbungen in Abstufungen von Hell und Dunkel zeigen. Das Gleiche gilt natürlich auch von den Schmuck- und Schreckfarben, wenn wir von den rein anthropomorphistischen Spekulationen absehen, die diesen Deutungen zugrunde liegen. Außerdem würden viele als Schreckzeichnungen gedeuteten Zeichnungen ein sehr genaues Formensehen von seiten der Tiere erfordern; was wir aber bis jetzt aus der Beobachtung freilebender Tiere wissen, spricht vielmehr gegen als für ein genaues Formensehen.

Betrachten wir die Verbreitung des Farbenwechsels durch Chromatophoren in der Tierreihe, so muß sofort auffallen, daß erst bei verhältnismäßig hochstehenden Metazoen von einem Farbenwechsel gesprochen werden kann, obwohl Pigmentzellen schon bei sehr niederen Tieren, z. B. bei den

¹⁾ Karl v. Frisch, Über die Farbenanpassung des *Crenilabrus*. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. Bd. 33. 1912.

²⁾ R. F. Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biologisches Centralblatt. Bd. 26. 1906.

Spongien, von v. Lendenfeld¹⁾ und F. E. Schulze²⁾ beschrieben worden sind. Auch bei Medusen, verschiedenen Würmern sowie fast allen Mollusken sind Chromatophoren beschrieben worden, aber ein durch Chromatophoren bedingter Farbenwechsel wird erst bei Pteropoden beschrieben, indem Kölliker und Müller³⁾ an *Cymbulia radiata* das plötzliche Auftreten und Verschwinden roter Flecke beobachteten. Ob bei Phyllirrhoe (Nudibranchiate), wo Müller ganz ähnliche Chromatophoren wie bei *Cymbulia* beobachtet hat, ein Farbenwechsel vorkommt, ist zweifelhaft, da Müller einen Formwechsel der Chromatophoren nur bei Änderungen des Kontraktionszustandes des ganzen Tieres beobachtet hat. Einen Höhepunkt erreicht das Farbenspiel bei den Cephalopoden, dann finden wir einen ausgesprochenen Farbenwechsel bei den Crustaceen, während die Insekten zwar Chromatophoren besitzen, aber keinen durch sie bedingten Farbenwechsel. Von den Vertebraten haben die Fische, Amphibien, Reptilien einen chromatophorischen Farbenwechsel, dagegen fehlt ein solcher bei den Vögeln und Säugetieren, trotzdem auch bei diesen beiden höchsten Klassen zahlreiche Chromatophoren vorhanden sind. Zweifellos zeigt diese Übersicht, daß Chromatophoren in verschiedener Menge bei allen Metazoenklassen von den Spongien aufwärts bekannt sind, daß aber nur wenige Tierklassen einen ausgesprochenen durch Chromatophoren vermittelten Farbenwechsel besitzen.

Auch da, wo Chromatophoren ohne Farbenwechsel sich in großen Mengen in der Haut vorfinden, kommen sie als Mittel der Schutzfärbung nicht in Frage. Wir brauchen ja nur die Klassen der Säugetiere und Vögel zu betrachten. Bei beiden Klassen wird die Schutzfärbung durch die Behaarung bzw. durch das Gefieder genügend garantiert, so daß die unter

¹⁾ R. von Lendenfeld, Über Cölenteraten der Südsee. II. Mitteilung. Neue Aplisinidae. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 38. 1883.

²⁾ Franz Eilhard Schulze, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. 8. Mitteil. Die Gattung *Hircinia*, *Nardo* und *Oligoceras* n. g. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 33. 1880.

³⁾ C. Gegenbaur, A. Kölliker und H. Müller, Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend anatomische Untersuchungen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 4. 1853.

diesen Anhangsgebilden der Haut gelegenen Chromatophoren hiefür ganz bedeutungslos sind. Ja die Vögel und Säugetiere haben sogar innerhalb gewisser Grenzen einen rasch verlaufenden Farbenwechsel, wenn sie das Gefieder oder die Haare sträuben, da die Unterseiten der Federn sowie die vom Deckgefieder bedeckten Teile gewöhnlich anders gefärbt sind, und ebenso sind die Unterhaare anders gefärbt als die Oberhaare. Es würden dann die Chromatophoren nur die Reste eines ehemals funktionierenden Organes darstellen, das jetzt, da wirksamere Mittel für den Farbenschutz und Farbenwechsel vorhanden sind, physiologisch bedeutungslos geworden ist. Die anatomischen Elemente dieses Organes, die Chromatophoren, persistieren zwar noch, ihre Funktion ist aber bereits erloschen, sie haben ihre Beweglichkeit eingebüßt. Damit wäre aber nach unseren Vorstellungen von den nutritiven Wirkungen des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs das Todesurteil für die Chromatophoren gesprochen, sie müßten bei Vögeln und Säugetieren allmählich gänzlich verschwinden.

So bestechend auch diese Argumentation erscheinen mag, so halte ich die zuletzt getane Prophezeiung für durchaus unhaltbar und unbegründet, obgleich sie eine unerbittliche logische Konsequenz wäre, wenn in der Tat die Schutzfärbung der einzige Zweck oder die einzige physiologische Funktion der Chromatophoren wäre. Gegen diese zuletzt geäußerte Auffassung lassen sich aber viele gewichtige Gründe ins Feld führen. Wir wissen, daß unter physiologischen Bedingungen die Pigmentbildung in der Haut sehr wesentlich gesteigert werden kann, so daß es zu auffälligen Pigmentierungen kommt, wie es während der Schwangerschaft beim Menschen bekannt ist. Hier kann doch von Schutzfärbung absolut nicht die Rede sein, sondern es ist das Nächstliegende, diese vermehrte Pigmentbildung auf den während der Schwangerschaft sehr wesentlich gesteigerten Stoffwechsel zu beziehen. Ferner ist es durch Tausende von Beobachtungen festgestellt, daß an ständig gedrückten Hautstellen sich bei normalen Menschen Pigmentierungen entwickeln, wie z. B. an den Bundstellen der Röcke bei Frauen. Ferner wirkt Besonnung der Haut oder Bestrahlung der Haut mit ultravioletem Licht stark pigmentierend. Aber auch die Pathologie hat uns ge-

lehrt, daß bei gewissen krankhaften Prozessen eine starke Pigmentbildung eintritt wie beim Morbus Addisonii (Bronzed skin) oder in Geschwülsten. Alle diese Tatsachen werden uns nur verständlich, wenn wir daran festhalten, daß das Pigment ein Stoffwechselprodukt ist, das unabhängig von jeder Schutzfärbungsbestimmung gebildet wird.

Andererseits kennen wir auch eine verminderte Pigmentbildung, den totalen oder partiellen Albinismus, der sowohl bei Menschen als auch bei Tieren bekannt ist. Hier müssen auch die Beobachtungen von Ogneff¹⁾ an Axolotlen und Goldfischen angeführt werden, bei denen während des Hungerns im Dunkeln wie im Licht ein Zerfall der Chromatophoren eintritt, auch bei Tritonen und Rana wurde ein Gleiches, wenn auch in geringerem Umfang, beobachtet. Wie sehr die Tierfärbung mit den Vorgängen des Stoffwechsels zusammenhängt, haben insbesondere die Untersuchungen von Keeble und Gamble²⁻⁴⁾ über den periodischen Farbenwechsel der Crustaceen und das Auftreten eines blauen Farbstoffes zur Nachtzeit gezeigt; denn die englischen Autoren konnten außer Veränderungen des Herzschlages auch Veränderungen in der Reaktion der Leber und der Muskeln (Auftreten von Säure) zur Nachtzeit nachweisen. Dieses Auftreten des blauen Farbstoffes wurde vielfach bestätigt. Ja Doflein⁵⁾ geht in seinen Deutungen noch weiter, er vergleicht die Chromatophoren mit den Drüsen, deren Sekret das Pigment sein soll; die Bildung des blauen Farbstoffes wäre nach Doflein als ein Fall von innerer Sekretion anzusehen. Die Untersuchungen von Keeble und

¹⁾ J. F. Ogneff, Über die Veränderungen in den Chromatophoren bei Axolotlen und Goldfischen bei dauernder Lichtentbehrung und Hungern. Anatomischer Anzeiger. Bd. 32. 1908.

²⁾ F. W. Keeble and F. W. Gamble, The colour physiology of Hippolyte varians. Proceedings of the royal society of London. Vol. 65. 1900.

³⁾ F. W. Gamble and F. W. Keeble, Hippolyte varians, a study in colour change. Quaterly journal of mikroskopical science. Vol. 43. New Series 1900.

⁴⁾ Frederick Keeble and F. W. Gamble, The colour physiology of higher crustacea. Philosophical transactions of the royal society of London. Series B. Vol. 196. 1904.

⁵⁾ F. Doflein, Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwigs. Bd. 3. 1900.

Gamble wurden von Bauer¹⁾ weiter ausgebaut, wobei er zu dem Ergebnis kam, daß der blaue Farbstoff, welcher sich um die Chromatophoren herum sammelt und in deren Äste eintritt, wahrscheinlich ein intermediäres Stoffwechselprodukt des Fettstoffwechsels darstellt. Denn mit dem Verschwinden dieses Stoffes tritt gleichzeitig fein verteiltes Fett in den interzellulären Lücken des Hautepithels auf; es nimmt im Laufe des Tages allmählich zu und geht während der Nacht in die Epithelzellen selbst über. Die Umwandlung des blauen Farbstoffes in Fett erfolgt durch das Licht, während sich im Dunkeln der blaue Farbstoff anhäuft. Keeble und Gamble hatten eine photosynthetische Entstehung des Fettes in den Chromatophoren mit Hilfe des Pigmentes angenommen. Nach Bauers Beobachtungen stellen aber die Chromatophoren nur ein Lichtfilter dar, indem das in ihnen enthaltene gelbe Pigment die für die blaue Substanz besonders wirksamen Strahlen allein durchläßt, während das rote Pigment deren Intensität abschwächt. Der Ausdehnungszustand der Chromatophoren und damit der Wirkungsgrad der Filter ist von der Intensität der Beleuchtung abhängig und wird durch die Augen reflektorisch reguliert.

Wir finden in dem angeführten Beobachtungsmaterial eine Fülle von Tatsachen, die sich auf Grund der Schutzfärbungshypothese unmöglich erklären lassen, und sehen andererseits, wie innig die Beziehungen der Pigmente und Chromatophoren zu den Stoffwechselprozessen sind, was von mir bereits früher zu wiederholten Malen²⁾ betont worden ist.

Es kann nicht unerwähnt bleiben, daß wir auch die Pigmentationen der farbigen Menschenrassen als Schutzfärbung erklären müßten, wenn wir als die hauptsächlichste Funktion der Chromatophoren die Schutzfärbung ansehen wollen. Das ist jedoch ein Ding der Unmöglichkeit. Aber der Hinweis auf die farbigen Menschenrassen ist in dem uns interessierenden

¹⁾ Victor Bauer, Über die Ausnutzung strahlender Energie im intermediären Fettstoffwechsel der Garneelen. Zeitschrift für allgemeine Physiologie. Bd. 13. 1912.

²⁾ R. F. Fuchs, E. Fischers (Zürich) experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 16. 1903.

Zusammenhang von prinzipieller Bedeutung, weil diese Menschenrassen zeigen, daß selbst bei den höchststehenden Säugetieren von einer Rückbildung der Chromatophoren bzw. Pigmentationen keine Rede sein kann. Wenn wir aber auf dem Boden der Darwinschen Anschauungen verharren wollen, dann kann die Selektionstheorie bzw. die Schutzfärbungshypothese dem Menschen keine Sonderstellung einräumen.

Man könnte vielleicht gegen meine bisherigen Ausführungen einwenden, daß die Pigmentzellen der Säugetiere und Vögel ganz andere Gebilde seien als die echten Chromatophoren der Fische, Amphibien und Reptilien. Denn die Pigmentzellen der Säugetiere und Vögel scheinen unbeweglich zu sein und könnten nach ihrem ganzen Habitus als Bindegewebszellen betrachtet werden, in denen Pigment abgelagert worden ist. Aber auch dieser Einwand ist nicht stichhaltig, denn sowohl die vergleichende Anatomie als auch die Entwicklungsgeschichte hat seit den grundlegenden Untersuchungen Leydigs¹⁾²⁾ ergeben, daß eine scharfe Grenze zwischen unpigmentierten und pigmentierten Bindegewebszellen und echten Chromatophoren mit sichtbaren Pigmentverschiebungen nicht besteht. Ja Leydig²⁾ geht sogar so weit, die nicht pigmentierten Zellen ebenfalls für kontraktile zu halten.

Außerdem ist es auch nicht erwiesen, daß die Chromatophoren der Säugetiere und Vögel wirklich keine Pigmentverschiebungen aufweisen, da an histologischen Präparaten Zellen gefunden werden, bei denen das ganze Pigment vollkommen konzentriert ist, so daß diese Zellen keine Fortsätze erkennen lassen, während andererseits Pigmentzellen mit zahlreichen reichverzweigten Fortsätzen gleichfalls beobachtet werden und auch Zwischenstufen zwischen diesen beiden Extremen bekannt sind. Da man an den histologischen Präparaten unmöglich entscheiden kann, ob die verschiedenen Zell-

¹⁾ Franz Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857.

²⁾ F. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden nebst einer Übersicht der einheimischen Limacinen. Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. 42. Bd. 1. 1876.

bilder verschiedenen Expansionsstufen des Pigmentes oder verschiedenen anatomischen Zellformen entsprechen, so muß es mindestens als unentschieden gelten, ob die Chromatophoren der höchsten Vertebratenklassen keine Pigmentverschiebung haben. Es gibt aber auch bei Vögeln¹⁾ zweifellos Pigmentzellen, welche ausgesprochene Retraktions- und Expansionserscheinungen des Pigmentes aufweisen, nämlich die Chromatophoren der Retina. Bei diesen alle Eigenschaften einer funktionsfähigen Chromatophore zeigenden Zelle ist eine Erklärung ihrer Existenz vom Standpunkte der Schutzfärbungshypothese absolut ausgeschlossen. Bei Säugetieren scheinen allerdings die Pigmentverschiebungen der retinalen Chromatophoren nicht beträchtlich zu sein. Die physiologische Bedeutung des Pigmentes der Retina scheint noch nicht vollständig geklärt, wie aus der Arbeit von Heß¹⁾ zur Genüge hervorgeht.

Während uns die Schutzfärbungshypothese für die Entstehung der Pigmente und Chromatophoren absolut keine Erklärung zu geben vermag und sich mit einer Reihe sehr schwerwiegender Tatsachen im Widerspruch befindet, so gewinnen wir eine viel befriedigendere Anschauung über die Funktion des Chromatophorensystems, wenn wir es als ein Organ zur Ausnützung sonst nicht ausnützbarer Energieformen der strahlenden Energie ansehen. Unter diesem Gesichtspunkt gewinnt die Tatsache, daß den Vögeln und Säugetieren trotz der Gegenwart von Chromatophoren ein durch sie bedingter Farbenwechsel fehlt, prinzipielle Bedeutung; denn alle Tiere, welche einen ausgesprochenen Farbenwechsel durch Chromatophoren besitzen, sind poikilotherme Lebewesen, also solche, die nicht imstande sind eine von den äußeren Medien der Umgebung bis zu einem gewissen Grade unabhängige Körpertemperatur zu erhalten. Rubner²⁾ bezeichnet die Kaltblütler als „Organismen, welchen ein Regulationsmechanismus fehlt, die chemische Wärmeregulation. Sie vermögen bei einigermaßen starkem Wärmeverlust diesen nicht abzugleichen, und sie sinken daher mit

¹⁾ C. Heß, Gesichtssinn. Handbuch der vergleichenden Physiologie (Winterstein). Bd. IV. 21. Lieferung. 1912.

²⁾ Max Rubner, Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Leipzig u. Wien 1902.

ihrer Leibestemperatur und ihrer Oxydation. Die natürlichen Lebensbedingungen bringen sie aber bisweilen unter Bedingungen der Wärme, welche ihre Lebensvorgänge nicht eben geringer sein läßt als *cet. par.* bei Warmblütlern. Sie vertragen, so viel man weiß, recht hohe Temperaturen, und wahrscheinlich mangelt es ihnen nicht immer an den Mitteln der physikalischen Wärmeregulation. Sollen sie nicht durch Überwärmung einer großen Lebensgefahr ausgesetzt sein, so muß auch bei ihnen bei hoher Temperatur die Wärmeproduktion in angemessenem Verhältnis zu der Möglichkeit der Wärmeabgabe durch die Haut stehen.

Näheres ist uns darüber freilich auch nicht bekannt, aber vielleicht klären künftige Untersuchungen an Kaltblütlern uns über diesen Gegenstand noch näher auf.“

Bei den homoiothermen Tieren (Warmblütlern), welchen neben der chemischen Wärmeregulierung eine ausreichende physikalische Wärmeregulation durch die Behaarung und Befiederung garantiert ist, können die Chromatophoren der Haut als Organ der Wärmeregulation keine Rolle mehr spielen, sie wären dazu gar nicht mehr befähigt, da sie durch das Haar- und Federkleid verdeckt sind, so daß sie nur noch die Reste eines phylogenetisch einstmals funktionierenden Organes sind, das in seiner physiologischen Bedeutung durch vollkommener funktionierende Organe (Haare, Federn) ersetzt worden ist. Für die homoiothermen Tiere ist eine Ausnützung der Wärmestrahlen von untergeordneter Bedeutung, da sie durch die Wärmeproduktion genügende Wärmemengen erzeugen, so daß sich ihre Regulationsmechanismen hauptsächlich auf die Entwärmung beziehen, je nachdem die Wärmeabgabe an das umgebende Medium (Luft) vergrößert oder verringert werden muß, um eine Überhitzung oder schädliche Abkühlung des Körpers zu verhindern. Bei dieser Entwärmung spielt die Wasserverdampfung von der Haut und den Lungen aus die bedeutendste Rolle, neben der Vermehrung der durch Leitung und Strahlung abzugebenden Wärmemenge, wenn die Hauttemperatur durch Erweiterung der Blutgefäße erhöht wird.

Bei allen im Wasser lebenden Organismen ist aber der mächtigste Faktor der physikalischen Wärmeregulation, die Wasserverdampfung, unmöglich. Gerade

unter diesen poikilothermen Tieren finden wir solche, die ein Chromatophorenspiel besitzen. Es muß auffallen, daß wir bei den in der Luft lebenden Arthropoden (Arachnoiden, Myriopoden, Hexapoden) keinen raschen Farbenwechsel durch Chromatophoren finden, trotzdem alle diese Tiere gleichfalls Chromatophoren besitzen. Bisher ist nur ein periodischer Farbenwechsel bei *Dixippus morosus* (Stabheuschrecke) von Schleip¹⁾ beobachtet worden, indem die verschieden gefärbten Varietäten, mit Ausnahme der grünen, bei Nacht dunkel gefärbt sind, während sie tagsüber heller sind. Es handelt sich hier um einen analogen periodischen Farbenwechsel, wie er von Keeble und Gamble zuerst bei Crustaceen beobachtet wurde. *Dixippus* ist ein ausgesprochenes Nachttier, denn tagsüber sitzt es bewegungslos in seiner „Schutzstellung“, während es nachts sich bewegt und Nahrung zu sich nimmt. Es darf wohl angenommen werden, daß zur Nachtzeit auch die Stoffwechselvorgänge intensiver sind, so daß damit die dunklere Färbung zusammenhängt. Als eine Schutzfärbung kann der periodische Farbenwechsel des *Dixippus* aber keinesfalls angesehen werden.

Während also die luftlebenden Arthropoden keinen raschen Farbenwechsel durch Chromatophoren haben, besitzen die im Wasser lebenden Arthropoden, die Crustaceen, einen ausgesprochenen Farbenwechsel durch Chromatophoren. Wenn man für die phylogenetische Entwicklung der Chromatophoren und des durch sie bedingten Farbenwechsels die Schutzfärbung als wesentlich oder maßgebend ansehen wollte, dann wäre niemals zu verstehen, warum die Chromatophoren der Crustaceen zur Schutzfärbung geeignet sind und einen Farbenwechsel vermitteln, während die Chromatophoren der übrigen Arthropoden zur Ausbildung eines Farbenwechsels keinen Selektionswert besitzen. Es wird wohl keinen Anhänger der Schutzfärbungshypothese geben, der etwa behaupten wollte, für die Arachnoiden, Myriopoden und Hexapoden sei ein Farbenwechsel zur Schutzfärbung vor Feinden überflüssig. Warum sollten aber gerade die Crustaceen einen

¹⁾ Waldemar Schleip, Der Farbenwechsel von *Dixippus morosus* (Phasmidae). Zoologische Jahrbücher. Abteilung f. allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. Bd. 30, 1911.

Farbenwechsel zum Schutze vor ihren Feinden nötiger haben als die anderen Klassen der Arthropoden? Diese Frage kann die Schutzfärbungshypothese keineswegs beantworten.

Gerade diese auffallende Scheidung innerhalb des Stammes der Arthropoden weist darauf hin, daß die physiologische Bedeutung des Chromatophorensystemes eine andere sein muß als die der Schutzfärbung. Denn diese Unterschiede im Farbenwechsel fallen zusammen mit der Teilung des Stammes der Arthropoden in Branchiaten und Tracheaten, also Kiemenatmer und Tracheenatmer. Wenn wir die physikalischen Wärmeregulationsmittel der beiden Unterstämme der Arthropoden analysieren, so haben die Tracheaten als Luftatmer die Fähigkeit, ihre Wärmeregulation durch Wasserverdampfung in der ständig wechselnden Luft des Tracheensystemes zu bewirken. Außerdem besitzen viele Tracheaten einen ziemlich ausgebildeten Haarpelz sowie häufig Schuppenbelege, zwischen denen stehende Luftsäulen als Wärmeisolatoren vorhanden sind, so daß diese Tiere nicht nur gegen Überhitzung, sondern auch gegen zu große Wärmeverluste einigermaßen geschützt sind; wir haben auch hier im Prinzip alle Mechanismen der physikalischen Wärmeregulation wie bei Säugern und Vögeln.

Alle diese physikalischen Wärmeregulationsmittel sind bei den im Wasser lebenden Branchiaten (Crustaceen) nicht möglich, sie wären deshalb nicht in der Lage, sich gegen Überwärmung oder zu starke Entwärmung im geringsten zu schützen. Dagegen wäre das Chromatophorensystem imstande, eine gewisse physikalische Wärmeregulation zu vermitteln, denn bei expandierten Chromatophoren erscheinen die Tiere dunkel bis schwarz, während sie bei Retraktion des Pigmentes hell erscheinen. Dementsprechend muß sich auch das Wärmeabsorptions- und Strahlungsvermögen der Tiere ändern, indem die dunklen Tiere weniger Wärme ausstrahlen und mehr absorbieren als die hellen. Damit ist den Tieren die Gelegenheit gegeben, Wärmestrahlen aufzunehmen, also eine Energieform auszunützen, die für sie sonst verloren wäre, andererseits sich aber auch gegen eine zu intensive Bestrahlung zu schützen, wenn sie für die Tiere nachteilig wäre. Der Schutz gegen die Überwärmung ist sicher sehr wesentlich für

alle Tiere, denn durch die stärkere Absorption von Wärmestrahlen müßte die Körpertemperatur steigen, was mit einem vermehrten Stoffumsatz verbunden wäre, da die Temperaturerhöhung zu einer Beschleunigung der chemischen Umsetzungen führt, außerdem könnten die Zellen selbst durch zu hohe Temperaturen in ihrer Lebensfähigkeit gestört werden. Wenn nun, wie Rubner annimmt, bei den poikilothermen Tieren die chemische Wärmeregulation fehlt, dann wäre ein solcher Schutz gegen die Überwärmung, wie ihn das Chromatophorenspiel zu bieten vermag, ein sehr wichtiger Faktor für den normalen Ablauf der Umsetzungen des Organismus und der Erhaltung des Lebens. Rubner hat, ohne die physikalische Wärmeregulation der Kaltblütler zu analysieren, die Möglichkeit einer solchen angenommen im Hinblick auf die Gefahren einer Überwärmung. Rubner kommt auf Grund seiner Studien über die Wärmeregulation zu folgendem Resultat: „Der Kampf gegen die Überwärmung des Körpers ist also auch ein Organisationsprinzip und nicht minder wichtig als die Akkommodation an den Wärmeverlust, ja vielleicht dürfte das erstere sogar das wichtigere und in der Tierwelt das primäre gewesen sein“. Wir wissen nun durch zahlreiche Versuche,* auf die ich hier nicht eingehen kann, daß die Temperatur des umgebenden Mediums den Expansions- bzw. Retraktionszustand der Chromatophoren beeinflusst. Vorläufig sind die Resultate der Temperaturversuche noch ziemlich widerspruchsvoll, so daß sich allgemeine Schlüsse noch nicht ziehen lassen. Systematisch ist der lokale Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Fischchromatophoren von v. Frisch^{1) 2)} untersucht worden, der im Gegensatz zu allen anderen Autoren zu dem Resultat gelangt, daß lokale Wärmeeinwirkung die Chromatophoren expandiert, während sie lokale Kältewirkung retrahiert. Allerdings gibt v. Frisch¹⁾ auch an, daß beim Übertragen von Fischen aus 15° warmem Wasser in solches von 25° eine Ver-

¹⁾ Karl v. Frisch, Über den Einfluß der Temperatur auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut. Biologisches Centralblatt. Bd. 31. 1911.

²⁾ Karl v. Frisch, Über farbige Anpassung bei Fischen. Zoolog. Jahrbücher. Abteilung f. allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere. Bd. 32. 1912.

dunkelung eintritt; „häufig ist jedoch der Effekt undeutlich oder sogar umgekehrt, z. B. trat bei manchen Pfrillen die aus normalem Wasser in solches von 4° C. gebracht wurden, deutliche Verdunkelung ein.“ Die verdunkelnde Wirkung der Kälte und aufhellende Wirkung der Wärme ist von den meisten Autoren nicht nur an Fischen, sondern auch an Amphibien und Reptilien beschrieben worden. Es scheinen hier noch ungeklärte Widersprüche zu bestehen, zumal die Wirkungen lokaler Temperatureinflüsse nicht auf die freilebenden Tiere übertragen werden können, wo die Temperatur auf das ganze Individuum einwirkt und den Gesamtstoffwechsel zu ändern vermag, was eine lokale Temperatureinwirkung nicht kann. Ferner sind in den Versuchen mit verschieden temperiertem Wasser keine Wirkungen der Wärmestrahlung vorhanden, was auch nicht übersehen werden darf.

Unsere Betrachtungen über den Farbenwechsel der Crustaceen als physikalischen Wärmeregulationsmechanismus gipfelten darin, daß den Branchiaten eine Wärmeregulation durch Wasserverdampfung fehlt, so daß das Chromatophorensystem den einzigen Wärmeregulationsmechanismus darstellt. Wenn diese Anschauung richtig ist, dann dürften in der Luft lebende Tiere, die ja eine Entwärmung durch Wasserverdampfung haben, keinen Farbenwechsel durch Chromatophoren besitzen, da für sie andere ausreichende, ja sogar wirksamere Regulationsmechanismen außer dem Chromatophorensystem vorhanden sind. Dieser Annahme scheinen nun die am Lande lebenden, Farbenwechsel zeigenden Reptilien entschieden zu widersprechen, wofür das Chamäleon mit seinem ausgesprochenen Farbenwechsel das längstbekannte, geradezu klassische Beispiel ist. Dieser Widerspruch ist aber nur ein scheinbarer, der sich bei näherer Betrachtung in eine gute Stütze für die von mir vertretene Anschauung umwandelt. Denn die Reptilien haben infolge ihrer Beschuppung oder Bepanzerung keine Möglichkeit einer physikalischen Wärmeregulation durch Wasserverdampfung von ihrer Hautoberfläche aus, da bei den Reptilien Hautdrüsen fehlen oder nur in verhältnismäßig geringem Grade an einzelnen Stellen vorhanden sind. Ihnen bleibt als ausschließlichen Lungenatmern nur die Wasserverdampfung von der Lungenoberfläche übrig, die jedenfalls nicht ausreicht, um

jede andere physikalische Wärmeregulation überflüssig zu machen, so daß bei diesen Tieren das Chromatophorenspiel als Wärmeregulationsmechanismus seine große physiologische Bedeutung beibehalten hat.

Die Amphibien nehmen insofern eine Sonderstellung ein, als sie mit Ausnahme der Gymnophionen eine nackte Haut besitzen, von der aus eine Wasserverdampfung möglich ist, so daß also auf diese Weise wohl eine ausreichende physikalische Wärmeregulation bewirkt werden könnte. Aber da die Amphibien in ihren Larvenstadien dauernd an das Wasser gebunden sind und als ausgebildete Tiere vielfach im Wasser leben und während ihres Landaufenthaltes an feuchten schattigen Plätzen in der Nähe des Wassers leben, wo eine feuchte Atmosphäre ist, so kann die Wasserverdampfung von der Hautoberfläche selbst während des Landaufenthaltes nur eine sehr geringe sein, so daß auch bei diesen Tieren das Chromatophorenspiel einen wesentlichen Faktor der physikalischen Wärmeregulation darstellt. Aus den Untersuchungen Biedermanns¹⁾ wissen wir, daß bei Fröschen für den jeweiligen Expansionszustand in erster Linie die von seiten der äußeren Haut vermittelten Eindrücke das maßgebendste sind, viel bedeutungsvoller als die Lichteinwirkungen auf die Haut oder das Auge. Hautreize jeglicher Art wirken aufhellend, so besonders die Austrocknung, so daß bei *Rana esculenta* und *temporaria* die Hautfärbung in erster Linie von der Temperatur und Feuchtigkeit der Umgebung bestimmt wird, während bei *Hyla arborea* auch noch die Tasteindrücke eine entscheidende Rolle mitspielen.

Daß der Farbenwechsel unter dem Einfluß des Nervensystemes steht, ist längst bekannt. Wir wissen aus den Untersuchungen zahlreicher Forscher, daß es eigene koloratorische Zentren gibt, von denen aus die komplizierten Färbungsreflexe vermittelt werden. Wie ich²⁾ bereits früher ausgeführt habe,

¹⁾ W. Biedermann, Über den Farbenwechsel der Frösche. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 51. 1892.

²⁾ R. F. Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen, zugleich ein Beitrag zur Funktion des Stellarganglions der Cephalopoden. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 30. 2. Teil. 1910.

müssen wir annehmen, daß die koloratorischen Zentren sich zuerst bei jenen Tieren durch funktionelle Anpassung entwickelt haben dürften, bei denen die koloratorischen Funktionen eine lebenswichtige Bedeutung und vor allem auch eine große Mannigfaltigkeit ihrer Form erlangt haben. Bei diesen Tieren ergab sich zuerst die Notwendigkeit eigener koloratorischer Zentralorgane, um einesteils diese lebenswichtigen, sich ständig wiederholenden Vorgänge in feste Bahnen zu lenken, die einen gesetzmäßigen prompten Ablauf des Vorganges sichern, sie zum Reflex zu machen. Für die Ausbildung eigener koloratorischer Zentren kommt weiterhin auch der Umstand in Betracht, daß mit der Mannigfaltigkeit der koloratorischen Reaktionen sich auch die Notwendigkeit von Koordinationszentren ergeben muß, wenn auf verschiedene Reize verschiedene, voneinander deutlich unterscheidbare Reaktionen erfolgen sollen.

Die Anhänger der Schutzfärbungshypothese haben die nervöse Regulation des Farbenwechsels als eine der wertvollsten Stützen für ihre Auffassung angesehen, zumal deshalb, weil bestimmte Reflexe des Farbenwechsels vom Auge aus vermittelt werden. Daraus schlossen sie wiederum, daß das Licht der maßgebendste Faktor des Farbenwechsels sei und das ganze Farbenspiel nur eine Anpassung der Tierfärbung an die Farbe der Umgebung bezwecke. Wenn diese Auffassung richtig wäre, dann bliebe es unverständlich, daß auch geblendete Tiere auf vielfache nicht optische Reize, besonders auf Temperatur- und Feuchtigkeitsänderungen mit einem Farbenwechsel reagieren. Diese Tatsache allein würde schon genügen, um zu zeigen, daß die vom Auge vermittelten Färbungsreflexe nicht die primären gewesen sein können, sondern daß das Auge erst sekundär einen Einfluß auf die Tierfärbung erlangt hat. Wir können mit keiner stichhaltigen Begründung annehmen, daß das Auge ein Perzeptionsorgan für Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen ist oder jemals gewesen ist. Diese Reizmodalitäten kommen nicht einmal als inäquate Reize für das Auge in Betracht.

Wäre in der Tat die Farbenanpassung das primäre Moment für die Entstehung des Farbenwechsels, dann müßte eine Erklärung dafür gegeben werden, daß Temperatur und

Feuchtigkeit eine Änderung der Tierfärbung aus optischen Gründen nötig machten, daß also ein Tier, das bei einer gewissen Temperatur sich der Farbe seiner Umgebung angepaßt hat, bei einer anderen Temperatur mit der Farbe der Umgebung nicht mehr übereinstimmt, weil sich die Farbe der Umgebung durch die Temperatur geändert hat, so daß nun ein Farbenwechsel nötig wird, um die Übereinstimmung neuerdings zu erzielen. Solche weitgehenden Farbenveränderungen der Umgebung durch verhältnismäßig geringe Temperaturänderungen sind gänzlich unbekannt. Damit ist aber auch die Unmöglichkeit erwiesen, den Farbenwechsel durch Temperatureinflüsse in irgendwelche kausale Beziehungen zur Schutzfärbung zu bringen. Das Gleiche gilt auch für den durch Feuchtigkeitsänderungen hervorgerufenen Farbenwechsel.

Man könnte nun gegen meine Auffassung einwenden, daß die optische Beeinflussung des Farbenwechsels auch nicht dadurch erklärt werden könne, wenn man das primäre Moment für die Entstehung des Farbenwechsels in der Notwendigkeit einer physikalischen Wärmeregulation sucht. Dieser Einwand läßt sich sehr wohl widerlegen. Für die freilebenden Tiere ist das Sonnenlicht nicht nur die Lichtquelle, sondern auch die Wärmequelle, so daß für sie stets eine gleichzeitige untrennbare Einwirkung von Licht und Wärme stattfindet. Es erscheint deshalb nicht wunderbar, daß von jenem Organ, für das die Lichtwellen den adäquaten Reiz darstellen, das somit auch indirekt der Wärmeperzeption dient, allmählich Reflexeinwirkungen auf den Wärmeregulationsapparat sich ausbilden konnten, da die Koinzidenz zwischen Licht- und Wärmereiz fast immer besteht und auch sogar quantitativ bis zu gewissen Graden miteinander parallel geht. Diese Reflexverkettung ist vielleicht phylogenetisch eine der ältesten, die existieren. Je mehr sich nun die Augen differenzieren, und je mehr die von ihnen vermittelten Sinnesindrücke im Tierleben vorherrschen, um so stärker und feiner abgestuft wird dann der durch sie vermittelte Reflex auf das Chromatophorensystem. Die koloratorischen Effekte, die das Licht hervorzubringen vermag, sind außerordentlich kompliziert, soviel ist aber zweifellos sicher, daß das Licht nicht nur durch die Augen allein koloratorische Effekte hervorzubringen

vermag, da ja auch geblendete Tiere auf Veränderung der Belichtung Farbenwechsel zeigen. Hertel¹⁾ hat an mit Atropin gelähmten Hautstücken von *Loligo* gezeigt, daß das Licht auch direkt erregend auf die Chromatophoren wirkt; ob diese Befunde an Cephalopoden für alle Chromatophoren verallgemeinert werden dürfen, ist zwar nicht streng bewiesen, aber immerhin wahrscheinlich. Ferner hat v. Frisch²⁾ beobachtet, daß bei Belichtung des Scheitelfleckes an blinden Pfrillen eine Verdunkelung eintritt, die v. Frisch auf eine Erregung des Parietalorganes bzw. des Zwischenhirnventrikels zurückführt. Es ist dies gerade das entgegengesetzte Verhalten wie bei sehenden Tieren, die im Dunklen dunkel und im Lichte hell gefärbt erscheinen. Aber beim sehenden Tier überwiegen die koloratorischen Effekte, welche vom Auge ausgelöst werden, über die übrigen, in dem Falle von v. Frisch also über die Wirkung des Parietalorganes. Wir dürfen hier das Parietalorgan wohl als ein Hemmungszentrum ansehen, da ja die Expansion der Chromatophoren ihrem Ruhezustand entspricht. Es würde sich hier eine Parallele finden zu dem von mir³⁾ als koloratorisches Hemmungszentrum sichergestellten Stellarganglion der Cephalopoden. Auch die Lage des Hemmungszentrums im Mittelhirn der Fische entspricht unserer herrschenden Anschauung über die hemmenden Funktionen des Mittelhirns bei Wirbeltieren, wie sie seit den Untersuchungen von Setschenow⁴⁾ bekannt geworden sind.

Wie auch immer der Färbungseffekt der nicht durch das Auge vermittelten Lichtwirkungen sein mag, so beweisen diese Versuche, daß solche koloratorische Lichtwirkungen auch ohne Auge vorhanden sind. Wäre nur die Schutzfärbung für die

¹⁾ E. Hertel, Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Zeitschrift für allgemeine Physiologie. Bd. 6. 1907.

²⁾ Karl v. Frisch, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 138. 1911.

³⁾ R. F. Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen, zugleich ein Beitrag zur Funktion des Stellarganglions der Cephalopoden. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 30. 2. Teil. 1910.

⁴⁾ J. Setschenow, Physiologische Studien über Hemmungsmechanismen für Reflextätigkeit im Gehirn des Frosches. Berlin 1863.

Entwicklung des Farbenwechsels das maßgebende, dann sind Farbenveränderungen durch Licht ohne Mitwirkung der Augen vollständig unerklärlich. Ferner zeigen diese Farbenveränderungen durch Licht bei geblendeten Tieren, daß die Regulationen der Färbung durch das Auge erst sekundär zustande gekommen sind, später aber die herrschenden wurden. Damit ist aber keineswegs gesagt, daß das Überwiegen der koloratorischen Effekte von seiten des Auges nur durch die Schutzfärbung bedingt ist.

Man könnte noch einwenden, daß die Farbenveränderungen, welche durch den Untergrund bedingt sind und nur durch das Auge vermittelt werden, sich einzig und allein durch Schutzfärbung erklären lassen. Sowohl an Crustaceen wie an Fischen sind weitgehende Anpassungen an die Helligkeit des Grundes beschrieben worden, welche sich nach den Untersuchungen von Bauer¹⁾ an Crustaceen, von v. Frisch²⁾ an Fischen als von der Netzhaut vermittelte Reflexe herausgestellt haben. Diese Anpassungen an die Helligkeiten des Grundes könnten gleichfalls mit der physikalischen Wärmeregulation in Zusammenhang gebracht werden. Denn wenn z. B. ein dunkles Tier auf hellem Grunde sich befände, so würde das Wärmeabsorptionsvermögen sowie die Strahlung wesentlich von der des Grundes abweichen, so daß das dunkle Tier dann in seiner Entwärmung beeinträchtigt wäre. Ganz analoge Verhältnisse würden eintreten, wenn ein helles Tier sich auf dunklem Grunde befände, denn dann würde der Grund eine wesentlich höhere Wärmeabsorption haben als das Tier, wodurch dem Tier eventuell Wärme entzogen werden könnte.

Für die Auffassung, daß die Übereinstimmung der Tierfarbe bzw. Helligkeit mit der des Grundes eine Schutzfärbung sei, waren in erster Linie die Beobachtungen an den benthonisch lebenden Pleuronektiden maßgebend. Es ist deshalb von prinzipieller Bedeutung, daß van Rynberk³⁾ experimentell den

¹⁾ Victor Bauer, Über einen objektiven Nachweis des Simultan-
kontrastes bei Tieren. Zentralblatt f. Physiologie. Bd. 19. Literatur 1905.

²⁾ Karl v. Frisch, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in
der Fischhaut. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und
der Tiere. Bd. 138. 1911.

³⁾ G. van Rynberk, Kleinere Beiträge zur vergleichenden Physio-
logie. Zentralblatt für Physiologie. Bd. 24. Literatur 1910.

Nachweis geführt hat, daß neben den durch die Augen vermittelten Einflüssen auch die Tastempfindungen für die Regulation der Anpassung an den Grund eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen. In van Rynberks Versuchen paßte sich *Pleuronectes maximus* genau der Farbe des Sandes an, der sich auf dem Boden des Aquariums befand. Wurde jedoch dieser Sand durch eine Glasplatte überdeckt, dann zeigte das Versuchstier einen deutlichen Farbenunterschied gegenüber dem Grunde, auf dem es sich befand. Wenn man die Lebensgewohnheiten der Pleuronektiden näher betrachtet, dann kann uns das Ergebnis der van Rynberkschen Versuche nicht überraschen. Denn diese Tiere haben die Gewohnheit, sich mehr oder weniger mit Sand zu bedecken, wenn sie auf dem Grunde liegen. Man kann häufig beobachten, wie das Tier, sofort nachdem es auf dem Sandboden angelangt ist, sich durch einige Schwanzschläge mit Sand bedeckt. Diese mechanische Reizung ist für den jeweiligen Expansionszustand der Chromatophoren gleichfalls von Bedeutung, so daß die Pleuronektiden ganz analoge Verhältnisse darbieten wie die Cephalopoden, bei denen nach Steinachs¹⁾ Versuchen der Farbenwechsel durch die von den Saugnäpfen ausgehenden mechanischen Erregungen wesentlich beeinflußt wird, ebenso hatte Biedermann²⁾ gezeigt, daß bei *Hyla* die mechanischen Hautreize für die Färbung von allergrößter Bedeutung sind. Diese durch Tastempfindungen vermittelten Farbenveränderungen bezw. Anpassungen haben aber nichts mit Schutzfärbung zu tun, da sie ja vom Auge unabhängig sind. Dagegen kann man wohl verstehen, daß durch die Bedeckung der Pleuronektiden mit Sand sowohl die Wärmeabsorption als auch die Entwärmung des Tieres geändert wird, so daß die physikalische Wärmeregulierung mit Hilfe des Chromatophoren in Tätigkeit tritt.

Wenn wir die Farbenanpassung der Fische an die Farbe des Grundes nur als Schutzfärbung ansehen wollen, dann ergeben sich für die Biologie dieser Tiere höchst sonderbare

¹⁾ E. Steinach, Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 87. 1901.

²⁾ W. Biedermann, Über den Farbenwechsel der Frösche. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 51. 1892.

Konsequenzen, die mit den tatsächlichen Verhältnissen sicher nicht in Einklang stehen. Denn eine Farbenübereinstimmung zwischen Fisch und Grund würde nur dann einen Schutz gewähren, wenn die Fischfeinde ihre Beute nur von oben her ergreifen würden, oder wenn die Fische ihre Beutetiere nur von unten her ergreifen würden, so daß die Annäherung des feindlichen Fisches nicht bemerkt würde. Ein solches Verhalten könnte doch nur bei benthonischen Fischen in Frage kommen, während die nektonischen bzw. pelagischen Tiere durch eine Farbenanpassung an die Farbe des Grundes keine Schutzfärbung erhalten können, da ihre Feinde bzw. Beutetiere etwa in den gleichen Höhen oder Tiefen leben, so daß also Feinde und Beutetiere sich bald von der Seite, bald von oben oder unten begegnen werden. Nun zeigen aber auch viele ausgesprochen nektonisch lebende Fische die Anpassung an die Farbe des Grundes, wie z. B. *Esox*, *Perca*, *Phoxinus*, *Gasterosteus*, *Salmoniden* u. s. w. Auch aus diesen Betrachtungen über die schützende Wirkung der Farbenanpassung an die Farbe des Grundes ergibt sich, daß sie eine Schutzfärbung in vielen Fällen gar nicht gewähren kann, so daß auch hier andere Ursachen für die Entstehung dieses Reflexes maßgebend gewesen sein müssen.

Als eine weitere wichtige Stütze für die von mir vertretene Anschauung, daß das Chromatophorensystem das Organ der physikalischen Wärmeregulierung ist, lassen sich auch die Innervationsverhältnisse anführen, die genau jenen der Hautgefäße und *Arrectores pilorum* bei den homoiothermen Tieren entsprechen. Wir können natürlich hier nur die Verhältnisse bei den Vertebraten untereinander vergleichen, da eine Homologisierung des Zentralnervensystems der Avertebraten mit dem der Vertebraten unmöglich ist wegen der ganz verschiedenen Organisationstypen der einzelnen Stämme der Avertebraten einerseits sowie auch wegen der prinzipiellen Verschiedenheiten zwischen Wirbellosen und Wirbeltieren andererseits.

Bei den Fischen ist der Innervationstypus der Chromatophoren nach den letzten Untersuchungen von v. Frisch¹⁾ an

¹⁾ Karl v. Frisch, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen der Fischhaut. Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bd. 138. 1911.

Phoxinus laevis folgender: Das koloratorische Zentrum, von dem aus die Erregung der Chromatophoren beherrscht wird, liegt am Vorderende des verlängerten Markes. Von hier aus zieht die koloratorische Bahn durch das Rückenmark kaudalwärts bis in die Gegend des 15. Wirbels, wo sie aus dem Rückenmark in den Sympathikus übertritt und in diesem nach vorn und rückwärts verläuft. Aus dem Sympathikus werden die koloratorischen Fasern auf dem Wege der segmental angeordneten Spinalnerven den Hautbezirken zugeführt, am Kopf verlaufen die aus dem Sympathikus kommenden Kolorationsfasern im Nervus trigeminus zu ihrem Hautgebiet. Vollkommen analog ist der Innervationstypus der Gefäße und Arrectores pilorum sowie der Schweißdrüsen. Daß wir bei den Gefäßen sowie Schweißdrüsen im Rückenmark noch segmentale Zentren außer jenen allgemeinen im Kopfmark gelegenen Hauptzentren antreffen, ist kein prinzipieller Unterschied. Gefäße, Schweißdrüsen und Arrectores pilorum sind die Organe der physikalischen Wärmeregulation der Homoiothermen. Es kann wohl kein blinder Zufall sein, daß zwei Organsysteme der Vertebraten bis in alle Einzelheiten den gleichen Innervationsmechanismus haben. Wir müssen vielmehr annehmen, daß es sich hier um physiologisch gleichwertige (homologe) Organe handeln dürfte.

Der geschilderte Innervationstypus gilt für vegetative, reflektorisch sich abspielende Prozesse, welche unter der Herrschaft des autonomen Nervensystemes stehen und dem Willen des Tieres nicht untergeordnet sind. Wir wissen nun durch eine große Reihe von Versuchen, daß das Adrenalin auf die Organe des autonomen Systemes erregend wirkt, während das Nikotin die sympathischen Ganglienzellen lähmt. In einer großen Reihe von Versuchen am Frosch habe ich¹⁾ nachgewiesen, daß das Nikotin eine sehr intensive lähmende Wirkung auf den koloratorischen Apparat ausübt, denn die Tiere werden stark dunkel und können durch keinerlei sonst sehr stark aufhellend wirkende Reize, wie z. B. Trockenhalten der Tiere, zur Aufhellung gebracht werden. Ferner hat

¹⁾ R. F. Fuchs, Zur Physiologie der Pigmentzellen. Biologisches Centralblatt. Bd. 26. 1906.

Lieben¹⁾ nach Adrenalineinwirkung auf die Pigmentzellen eine starke Retraktion des Pigmentes der Chromatophoren beobachtet. Damit ist ein weiterer Beweis dafür geliefert, daß das Chromatophorensystem vom autonomen Nervensystem beherrscht wird, und daß seine Tätigkeit eine unwillkürliche ist. Würden wir aber eine Schutzfärbung durch Farbenanpassung infolge einer Analyse der vom Auge vermittelten optischen Eindrücke voraussetzen, dann hätten wir es nicht mehr mit unwillkürlichen Vorgängen zu tun. Solche Prozesse stehen unter dem Einfluß des Großhirns und werden nicht vom autonomen Nervensystem geregelt. Das Großhirn (Vorderhirn) ist aber für die Chromatophorenfunktion, den Farbenwechsel, kein Zentralorgan. Zwar können von ihm ausgehende Impulse den Ablauf der Reflexe beeinflussen, genau so, wie ja auch vasomotorische oder pilomotorische Effekte durch Großhirneinflüsse beim Menschen und den übrigen Warmblütlern bekannt sind, aber diese Einflüsse sind sekundäre auf die Einrichtungen des autonomen Nervensystemes.

Die vergleichend physiologische Analyse der Innervation des Chromatophorensystems lehrt also gleichfalls, daß die physiologische Funktion des Farbenwechsels nicht in der Schutzfärbung liegen kann, dagegen spricht nichts dagegen, sondern alles dafür, daß wir es mit einem Organ der physikalischen Wärmeregulation zu tun haben, da wir vollkommen homologe Innervationsverhältnisse wie bei den Organen der physikalischen Wärmeregulation der Warmblütler antreffen.

Wenn wir die physiologische Bedeutung des Chromatophorensystemes beurteilen wollen, dürfen wir die auffallenden Erscheinungen des farbenprächtigen sogen. „Hochzeitskleides“ nicht außer acht lassen. Die Anhänger der Schutzfärbungshypothese fassen diese Erscheinungen unter der Bezeichnung „Schmuckfärbung“ zusammen. Von diesen Schmuckfarben sagt neuerdings v. Frisch²⁾, „sie sind da, damit sie gesehen werden, und sie

¹⁾ Salomon Lieben, Über die Wirkung von Extrakten chromaffinen Gewebes (Adrenalin) auf die Pigmentzellen. Zentralblatt für Physiologie. Bd. 20. Literatur. 1906.

²⁾ K. v. Frisch, Über Färbung und Farbensinn der Tiere. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 1912.

werden vor dem Weibchen gezeigt, um zu gefallen.“ Eine solche apodiktische Behauptung kann unsere Kenntnis auf diesem Gebiete nicht fördern, denn sie ist eine *Petio principii*.

Diese Behauptung von v. Frisch sowie der anderen Anhänger der Lehre von den Schmuckfarben setzt zunächst voraus, daß die Tiere Farben als Farben unterscheiden. Daß eine solche Voraussetzung bis heute bei Fischen und Wirbellosen nicht bewiesen ist und für Vögel und Reptilien einer großen Einschränkung bedarf, ist oben ausführlich dargelegt worden. Die zweite absolut unbeweisbare Voraussetzung ist aber die eines hochkomplizierten ästhetischen Urteiles bei Tieren, denn „gefallen“ kann nur ein solches Urteil bedeuten. Eine Diskussion über diesen Punkt kann vom naturwissenschaftlichen und somit physiologischen Standpunkt aus nicht geführt werden, da wir auf ein rein psychologisches bzw. ästhetisches Gebiet kommen würden. Die Beurteilung der ganzen Frage durch v. Frisch ist ein ganz gewaltiger Anthropomorphismus, der jede streng naturwissenschaftliche Beweisführung ausschließt. Ebenso wenig kann v. Frischs Behauptung: „Sie (die Schmuckfarben) sind nicht einfach eine »Begleiterscheinung gesteigerter Lebensenergie«, wie man so häufig äußern hört,“ diese Auffassung erschüttern, denn v. Frisch hat keinen einzigen Beweis dafür erbracht, daß diese Auffassung unrichtig wäre. Selbst wenn es v. Frisch gelungen wäre nachzuweisen, daß die gesamten Tiere Farben als Farben unterscheiden könnten, so beweist das noch nicht, daß die lebhaften Tierfarben zur Zeit der Geschlechtsperiode keine Begleiterscheinungen gesteigerter Lebensenergie sind, und daß sie nur dazu da sind, um gesehen zu werden. Mit dem gleichen Recht, wie v. Frisch¹⁾ behauptet, „daß die Blumenfarben »um der Insekten willen« da sind und nicht als Laune der Natur“, könnte man behaupten, daß die Blumenfarben oder gar die Farben der verschiedensten Mineralien der Menschen wegen da sind, weil der Mensch die Farben unterscheiden kann. Die Unzulässigkeit einer derartigen Beweisführung bedarf keiner weiteren Ausführung.

Wir müssen daran festhalten, daß die tierischen Farben,

¹⁾ K. v. Frisch, Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. Münchner medizinische Wochenschrift. 1913.

soweit sie nicht durch physikalische Wirkungen (Interferenz) hervorgebracht sind, also die Pigmente chemische Körper sind, deren Bildung nur aus den Stoffwechselprozessen der lebenden Organismen befriedigend erklärt werden kann. Eine vermehrte Bildung von Pigmenten kann nur durch eine entsprechende Veränderung des Stoffwechsels herbeigeführt werden. Zur Zeit der Sexualperiode ist der Gesamtstoffwechsel der Tiere sicherlich sehr bedeutend gesteigert, außerdem hat die Tätigkeit der Sexualdrüsen eine geradezu enorme Steigerung erfahren. Die Tätigkeit der Sexualdrüsen ist mit der Bildung der Geschlechtsprodukte keineswegs erschöpft, sondern sie sind Drüsen mit innerer Sekretion, durch welche sie wichtige trophische Einflüsse ausüben, welche namentlich für die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere von allergrößter Wichtigkeit sind, wie die vielfachen Kastrationsversuche ergeben haben.

Da wir den gesteigerten Farbenwechsel während der Sexualperiode bezw. das Hochzeitskleid zu den sekundären Geschlechtscharakteren rechnen dürfen, so würde sich ohne weiteres eine rein physiologische Erklärung dafür ergeben durch die im Körper zu jener Zeit vermehrten Produkte der inneren Sekretion. Vom Adrenalin, einem typischen Produkt der inneren Sekretion, ist es ja bereits experimentell nachgewiesen, daß es eine erregende Wirkung auf das Chromatophorensystem ausübt.

Aber auch noch ein zweiter Faktor ist für die Steigerung des Farbenwechsels während der Sexualperiode mit in Rechnung zu ziehen. Die Steigerung des Stoffwechsels zu dieser Zeit müßte, da mehr Wärme als sonst produziert wird, zu einer Wärmestauung im Körper führen, wenn dem Organismus nicht die Möglichkeit einer erhöhten Entwärmung gegeben wäre. Damit würde sehr gut übereinstimmen, daß im allgemeinen lebhaftere helle Farben im Hochzeitskleid überwiegen, die im wesentlichen durch eine starke Retraktion der Melanophoren erzeugt werden. Andererseits darf aber auch der Wärmeverlust des Organismus nicht zu groß werden, weil dadurch die Intensität der zur Hervorbringung der Sexualprodukte notwendigen Stoffwechselprozesse so stark

gehemmt werden könnte, daß die Sexualprodukte nicht zur Reife gelangen würden. Daraus ergibt sich dann die Notwendigkeit eines Schutzes gegen Wärmeverluste. Es braucht also das Tier gerade zur Zeit der Sexualperiode eine möglichst gut funktionierende Wärmeregulation, die nach meiner Auffassung durch den lebhaften Farbenwechsel ermöglicht wird.

Wenn wir die innige Beziehung zwischen Stoffwechsel und Pigmenten einerseits und zwischen Stoffwechsel Wärmeproduktion und Wärmeregulation andererseits erwägen, so kann es uns nicht wunderbar erscheinen, daß der Stoffwechsel selbstregulatorisch die Elemente bildet, die zu seiner Erhaltung notwendig sind. Denn die ganze Wärmeregulation ist ein regulatorischer Prozeß im Dienste des Stoffwechsels, um den Organismus innerhalb der Temperaturgrenzen zu erhalten, innerhalb derer ein normaler Ablauf des Stoffwechsels möglich ist, durch den allein das Leben bestehen kann. Wenn eine Schutzwirkung zur Erhaltung des Individuums und damit auch der Art nötig ist, so ist es in erster Linie eine solche, die den normalen Ablauf des Stoffwechsels garantiert, sie ist viel notwendiger als eine Schutzanpassung gegen äußere Feinde.

Die von mir vertretene Ansicht, daß die physiologische Funktion der Chromatophoren, insbesondere der durch sie bedingte Farbenwechsel die physikalische Wärmeregulation der Poikilothermen ist, läßt uns nicht nur die phylogenetische Entstehung dieses Organsystemes verständlich erscheinen, was die Schutzfärbungshypothese niemals kann, sondern wir sind auch imstande, eine große Reihe von Tatsachen zu erklären, für die eine Erklärung auf dem Boden der Schutzfärbungshypothese vollkommen ausgeschlossen erscheint. Endlich ist die von mir vertretene Anschauung nicht auf einer Reihe zum Teil falscher, unbewiesener und unbeweisbarer Voraussetzungen aufgebaut, wie es bei der Schutzfärbungshypothese leider teilweise der Fall ist. Alle Voraussetzungen meiner Anschauung sind einer experimentellen Prüfung zugänglich, die im einzelnen auszuführen meine Aufgabe sein wird, deren Ausführung ich mir vorbehalte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Physikalisch-Medizinischen Sozietät zu Erlangen](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Fuchs R. F.

Artikel/Article: [Die physiologische Funktion des Chromatophorensystemes als Organ der physikalischen Wärmeregulierung der Poikilothermen. 134-177](#)