

Übersetzung der Arbeit „SUSANN RAUTENBERG (2007): Understanding the reasons for postmortem cyanism in dead reptiles, with the sand lizard, *Lacerta agilis*, as an example. – Salamandra, Rheinbach, 43(3): 173-185“.

Erkenntnisse zur Ursache der postmortalen Blaufärbung verendeter Reptilien am Beispiel der Zauneidechse, *Lacerta agilis*

Zusammenfassung: Tiefblaue Verfärbungen der Kadaver von Zauneidechsen (*Lacerta agilis*) werden besonders bei überfahrenen Tieren immer wieder festgestellt. Zur Entstehung dieses Phänomens gab es bislang jedoch nur Spekulationen. In vorliegender Arbeit wurde der Verlauf des Farbumschlages der ventralen Hautbereiche von einem blassen Hellgrün nach Schwarzblau an einer frisch tot aufgefundenen männlichen Zauneidechse (*Lacerta agilis*) beobachtet und fotografisch dokumentiert. Dabei sind sowohl Zeitverlauf als auch klimatische Verhältnisse erfasst und in die Diskussion einbezogen worden. Die Ergebnisse sprechen dafür, dass es sich bei der Ursache dieser Verfärbung und Verdunklung in erster Linie um einen physikalischen Prozess handelt, welcher aufgrund von Dehydration des Integumentes Änderungen im Reflexionsspektrum der Iridophoren hervorruft. Durch die Inkubation eines Hautstückes in hypotonischem Milieu (Aqua dest.) wurde zwar hinsichtlich der Helligkeit eine weitgehende Reversibilität des Vorganges festgestellt, während der blaue Farbton jedoch bestehen blieb. Für den Verlust des Grüntonnes scheinen physiologische und/oder chemische Modifikationen der Lipochrome bzw. Lipophoren ausschlaggebend und so in das Gesamtgeschehen involviert zu sein. Die in Frage kommenden Effekte und Vorgänge wurden anhand verschiedener Quellen ermittelt und ausführlich diskutiert.

Schlüsselwörter: *Lacerta agilis*, postmortale Blaufärbung, Integument, Chromatophoren, Iridophoren, Dehydration, Mehrschicht-Reflektor (multilayer reflector), Dünnschicht-Interferenz (thin-film-interference), Reflexionsspektrum.

Einleitung

Das Auftreten einer postmortalen Blaufärbung bei Reptilien ist ein oft zu beobachtendes Phänomen und die Kenntnis seiner Existenz daher relativ weit verbreitet. *In vivo* zumindest teilweise grün gefärbte Exemplare unterschiedlicher Arten erscheinen bei einer Konservierung in Alkohol bläulich, und im Freiland aufgefundene unbehandelte Kadaver von Zaun- und Waldeidechsen (besonders jene überfahrene Tiere) zeigen an *in vivo* grünen bzw. hell perlmuttfarbigen Hautbereichen eine oft tiefblaue Farbe. Neben eigenen Beobachtungen und persönlichen Mitteilungen anderer Autoren (U. PROKOPH, H. BERGER pers. Mitt.) gibt es dazu auch in der einschlägigen Literatur entsprechende Verweise (BLANKE 2004, S. 14: „Verstorbene Reptilien weisen oft blaue Färbungen auf“). Während die Blaufärbung im Zuge einer Alkohol-Fixierung im Allgemeinen mit dem Lösen gelbreflektierender Carotinoide der Lipophoren bei Persistenz blaureflektierender Iridophoren erklärt wird, scheint die genaue Ursache bei unbehandelten

Kadavern bislang unbekannt zu sein, zumal deren blaue Färbung deutlich dunkler und intensiver als in Alkoholpräparaten ist. Nach Erfahrung der Autorin beziehen sich die Spekulationen in Fachdiskussionen vor allem auf biochemische oder mikrobielle Aspekte.

Durch einen Zufallsfund einer frisch toten und noch art- und alterstypisch gefärbten Zauneidechse (*Lacerta agilis*, semiadultes Männchen) entstand spontan das Vorhaben, den Vorgang unter kontrollierten Bedingungen ablaufen zu lassen und zu dokumentieren. Dabei sollten die bereits im Vorfeld der Untersuchung vermuteten Einflüsse von äußeren Faktoren sowie der Zeit überprüft werden. Die Ergebnisse der Untersuchungen werden in vorliegender Arbeit dargestellt und diskutiert.

Zunächst soll eine kurze Übersicht des Zustandekommens *in vivo* auftretender Färbungen bei Reptilien erläutern. Die natürliche Färbung (alle echten Färbungen einschließlich Anomalien, keine Verfärbungen durch sekundäre pathologische Veränderungen wie Hämatome, Pilzbefall u. Ä.) wird durch unterschiedliche

Chromatophorentypen (siehe Tab. 1) und deren Zusammenspiel hervorgerufen. Die Chromatophoren („Farbzellen“) sind im Corium lokalisiert, welches zusammen mit der darüberliegenden mehrschichtigen und bei Reptilien stark verhornten Epidermis das Integument bildet (KABISCH 1990).

Mischfarben entstehen durch das Zusammenspiel unterschiedlicher Chromatophorentypen: So resultiert die Farbe „Grün“ aus dem gemeinsamen Auftreten von Xanthophoren (Reflexion gelben Lichtes) und Iridophoren (Reflexion blauen Lichtes) (ROHRLICH & PORTER 1972).

Die Effekte eines physiologischen Farbwechsels basieren ebenfalls auf der – hier variablen – Interaktion verschiedener Chromatophorentypen und dem morphologischen Zustand dieser Zellen. Beispielhaft wird dies durch die zahlreichen Farbanomalien infolge genetischer Defekte verdeutlicht. So können im Wildtyp grüne Taxa Lipochrom-Mangelmutanten hervorbringen, die lediglich über funktionsfähige Melano- und Iridophoren verfügen und aufgrund dessen blau bzw. blau/braun gefärbt sind. Solche cyanistischen Individuen sind beispielsweise von der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) bekannt (STRIBOSCH 1994).

Helle Hautfarben entstehen einerseits aufgrund primär pathologisch (z. B. Albinos, „Flavinos“) bzw. apathologisch (z. B. Grottenolm) fehlendem Melanin oder sie werden durch dessen intrazelluläre Kondensation bei physiologischem Farbwechsel bewirkt (z. B. in Chamäleons). Andererseits können auch statische Melanophoren des untersten Coriumbereiches durch darüberliegende reflektierende Elemente (Iridophoren, Gewebsflüssigkeit etc.) überdeckt werden (eigene Beobachtung), sodass ein heller Farbeindruck entsteht. Durch ein Fehlen von funktionsfähigen Iridophoren und Lipophoren kann das durch sie ansonsten weitgehend überdeckte Melanin sichtbar werden. Dies ist auch der Aussage von MÜDDE et al. (1994) zu entnehmen, Cyanismus sei (im Hinblick auf *Lacerta agilis*) eine Vorstufe des Melanismus.

Material und Methoden

Tiermaterial

Bei dem untersuchten Tier handelt es sich um eine semiadulte männliche Zauneidechse (*La-*

certa agilis), die in frisch überfahrenem und noch art- und alterstypisch gefärbtem Zustand aufgefunden wurde. Das Blut war nicht geronnen, der Geruch unauffällig. Unmittelbar vor dem Aufgreifen überrollte ein Fahrzeug nochmals den Kadaver, wodurch die Haut weitgehend separiert wurde.

Funddaten: 27.06.2006 13.10 Uhr MESZ; Coswig/Radebeul, Meißner Strasse, 13°35'23,8"O/51°07'24,2"N; 108 m NN; ca. 30 °C, Sonne.

Methoden und Durchführung

Zunächst wurden die Reste des Kadavers (Kopfrumpf-Haut, beschädigte Extremitäten, wenige anhaftende Fleischreste) am Fundort fotografiert und danach in eine kleine undurchsichtige Folientüte überführt, deren Öffnung grob umgefaltet wurde (Luftaustausch eingeschränkt möglich). Der Transport erfolgte über 2,5 h bei ca. 30 °C.

Anschließend wurde der Kadaver dorsal auf einem grauen Papiertuch liegend an einem offenen Süd-Fenster zunächst in der vollen Sonne exponiert und über die folgenden ca. 72 h den natürlichen Licht- und Temperaturverhältnissen im Tagesgang ausgesetzt (siehe dazu Diagramm 1). In zeitlichen Abständen, welche hauptsächlich anhand auffälliger Änderungen des Objektes im Zuge seiner Dehydration determiniert wurden, erfolgte die fotografische Dokumentation des Vorganges mit einer Digitalkamera (Canon Powershot A420). Teilweise wurde durch ein Auflicht-Binokular-Mikroskop (Zeiss) bei 40facher Vergrößerung (Okular 25 x; Objektiv 1,6 x) fotografiert. Als Untergrund fungierte stets das gleiche Papiertuch, um eine Referenz hinsichtlich des Farbtones bei u. U. notwendig gewordenen alternativen Beleuchtungsarten bzw. Kameraeinstellungen zu gewährleisten.

Nachdem über einen Zeitraum von ca. 20 h nach der letzten zurückliegenden Aufnahme (52,5 h vs. 72 h nach Fund) keine weitere Veränderung des Objektes feststellbar war, sollte ein Test zeigen, inwieweit der Wassergehalt des Integumentes tatsächlich eine Rolle bei dessen Färbung spielt. Dazu wurde ein ca. 6 × 7 mm großes Hautstück aus der rechten seitlichen Bauchregion entnommen (Abb. 18) und in zimmerwarmes Aqua dest. überführt. Die Dokumentation der

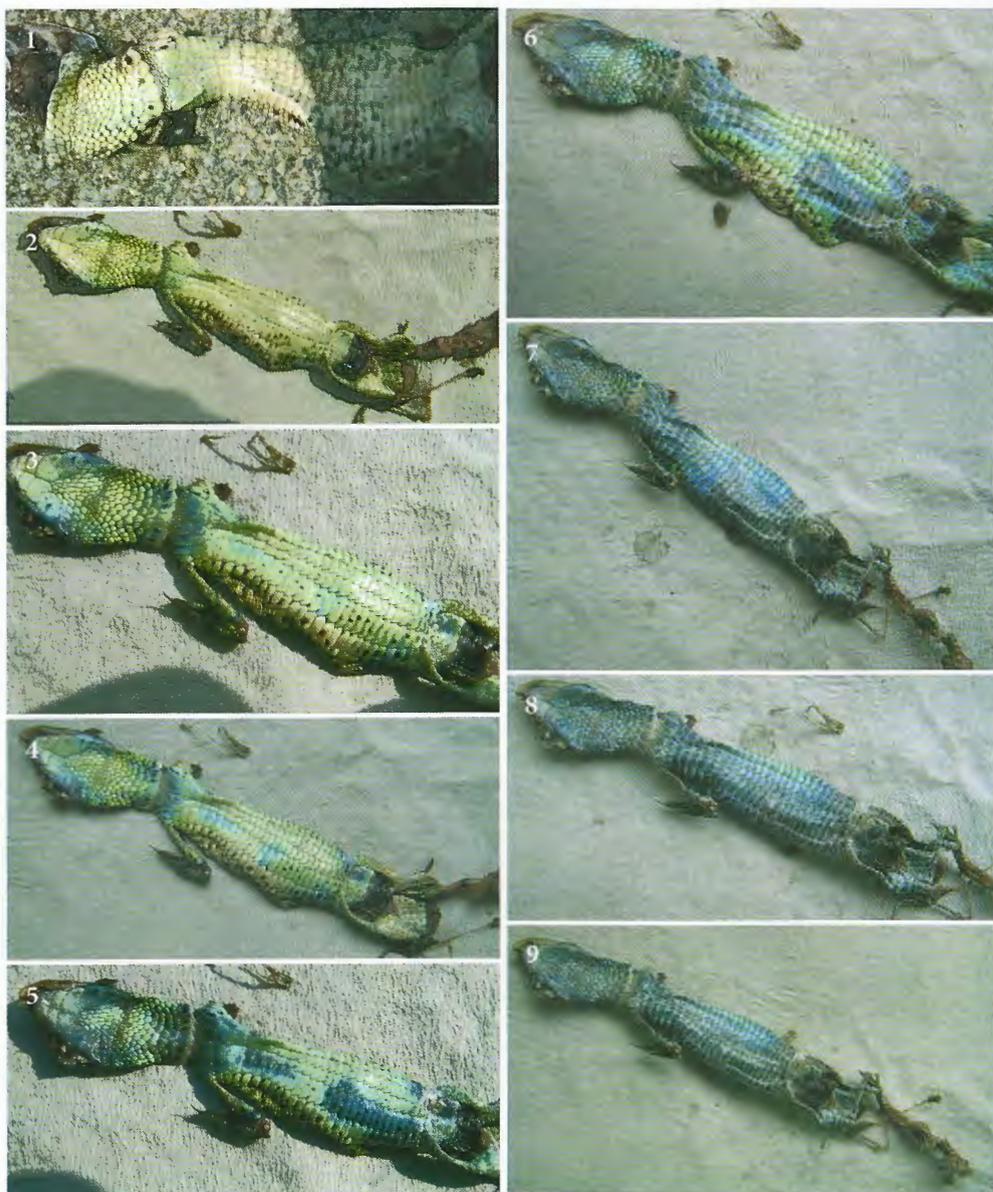


Abb. 1. Situation zum Fundzeitpunkt (27.06.06, 13.10 Uhr). Abb. 2. Unmittelbar nach dem Transport (15.35 Uhr) in einer Folientüte bei ca. 30 °C sind noch keine auffälligen Veränderungen feststellbar. Startpunkt der Sonnen-Exposition. Abb. 3. Nach 8 min Sonnen-Exposition. Abb. 4. Nach 17 min Sonnen-Exposition. Abb. 5. Nach 55 min Sonnen-Exposition. Abb. 6. Nach 80 min Sonnen-Exposition. Abb. 7. 29,5 h nach Fund (28.06.06). Abb. 8. 52,5 h nach Fund (29.06.06). Abb. 9. 72 h nach Fund (30.06.06). Die fast schwarzen Bereiche zeigen den Endzustand des Farbumschlages. Unter der noch heller blau gefärbten Zone befinden sich Reste der Rückenhaut, sodass der Trocknungsprozess stark behindert wurde. Später glich sich auch dieser Bereich farblich dem Rest an.

Tab. 1. Übersicht zu den wesentlichsten färbungsrelevanten Einheiten bei Reptilien. [Zusammengestellt aus: KABISCH (1990), WIEBER (O.J.), JAKUBKE & JESCHKEIT (1987)]

Chromatophorentyp	Farbe	Substanz/Pigment und dessen Eigenschaften	
Melanophoren	Braun bis schwarz	Eumelanin	Pigmente – Farbwirkung beruht auf chemischer Eigenschaft des Moleküls. Chemisch relativ stabil, polymerisierte Oxidationsprodukte aromatischer Aminosäuren, besonders Tyrosin
	Ockergelb bis rotbraun	Phaeomelanin (schwefelhaltig)	
Lipophoren		Lipochrome	Pigmente – Farbwirkung beruht auf chemischer Eigenschaft des Moleküls. Carotinoidderivate, werden im Körper aus ursprünglich pflanzlichen Carotinoiden synthetisiert (Aufnahme aus Nahrung, bei Carnivoren über Nahrungskette). Hochungesättigte Moleküle, daher reaktiv. Fett- und alkohollöslich, licht-, sauerstoff- und wärmeempfindlich, werden durch Oxidation farblos
Xanthophoren	Gelbtöne	Xanthophylle	
Erythrophoren	Rottöne	Carotinoide	
Iridophoren	Weiß, Blautöne, silbrig	Purinkristalle, Vorw. Guanin. In der Zelle zu Plättchen aggregiert in mehreren Schichten vorliegend. Zwischenlagen aus Cytoplasma bzw. Filamenten.	Keine Pigmente, Strukturfarben – Farb- und Glanzwirkung sind physikalische Phänomene : spezifische Lichtbrechung und Reflexion an farblosen Kristallen in Abhängigkeit von deren Anordnung und Abstand zueinander. Chemisch und physikalisch relativ stabil, z. B. keine Änderung in Alkohol, kein Ausbleichen im Licht.

Veränderung dieses Hautstückes unter Einwirkung von Aqua dest. über 275 min erfolgte analog zum oben dargestellten Vorgehen. Um Farbeffekte durch das Aufquellen der translucen-ten Epidermis auszuschließen, wurde diese von einer Schuppe exemplarisch entfernt (s. Abb. 13).

Abschließend wurde das Hautstück 20 h unter Raumbedingungen wieder getrocknet und erneut fotografiert. Das offenliegende farbig erscheinende Corium der präparierten Schuppe wurde teilweise mechanisch bearbeitet und das Resultat mikroskop-fotografisch dokumentiert.

Veränderungen auf zellulärer Ebene, besonders an den Lipophoren, konnten nicht direkt untersucht, sondern nur deren makroskopisch sichtbaren Auswirkungen erfasst, interpretiert und diskutiert werden.

Ergebnisse

Der Vorgang des Farbumschlages konnte bei dem untersuchten Tier direkt verfolgt und doku-

mentiert werden (Abb. 1-9). Es zeigte sich, dass Auftreten, Ausprägung und Geschwindigkeit einer Verfärbung offenbar weitestgehend von äußeren Umständen abhängen und somit nicht auf chemische Veränderungen durch katabolische oder mikrobielle Prozesse zurückzuführen sind.

Sonnenexposition und Dehydratation

Nach dem zweistündigen Transport in einer wasser- und lichtdichten Folientüte wurde trotz der Einwirkung hoher Temperaturen keine wesentliche eindeutige Farbveränderung festgestellt, lediglich im Bereich der letzten Sublabialia und -maxillaria scheint sich der Beginn einer Blaufärbung abzuzeichnen (Abb. 2).

Bei der anschließenden Exposition in der Sonne hingegen ist schon nach wenigen Minuten die deutliche Blaufärbung einiger Bereiche zu beobachten gewesen. Trotz einheitlicher Sonnenbestrahlung verlief die Verfärbung ungleichmäßig. Sie begann an Hautzonen, die entweder a

priori fleischarme Teile überdecken (z. B. im Bereich der Sublabialia, Submaxillaria, Beckenregion etc.), oder aufgrund des Überrollens durch Fahrzeuge und dem damit bewirkten „Abbalgen“ lose vorlagen (Abb. 10). Auch die Verfärbung einzelner Schuppen konnte inhomogen sein, wenn sie über der Grenze zweier unterschiedlich schnell trocknender Bereiche lagen (Abb. 11/12). Allgemein nahmen Intensität und Quantität der Verfärbungen im Zuge der Dehydratation deutlich zu.

Nach Ablauf einer Expositionsdauer über 52,5 h war in vorliegendem Fall der Endzustand des Farbumschlages fast flächendeckend erreicht, da auch nach weiteren 19,5 h keine Veränderung mehr festgestellt werden konnte. Erst Tage später glich sich auch die letzte etwas hellere Zone auf der linken Bauchseite, welche über der umgefalteten Rückenhaut lag und daher nur eingeschränkt trocknete, farblich den übrigen ventralen Bereichen an. Im Zustand der vollständigen Dehydratation erschien das Individuum in einem schwarzblauen bzw. fast schwarzen, blau überreiften Farbbild. Generell konnte das Phänomen der Blaufärbung am untersuchten Individuum nur ventral und partiell lateral beobachtet werden. Es handelte sich somit ausnahmslos um Bereiche, die arttypisch im lebenden und im frisch toten Tier grünlich perlmuttfarben gefärbt waren.

Inkubation in Aqua dest. und erneute Dehydratation

Das schwarzblau gefärbte Hautstück, welches dem dehydrierten Untersuchungsobjekt nach 72 h entnommen und in Aqua dest. überführt wurde, hellte sich unter diesen stark hypotonen Bedingungen bereits nach 25 min deutlich sichtbar auf (Abb. 13-17). Nach einer Inkubationsdauer von 275 min schien die Helligkeitsstufe vor allem der angeschnittenen und so eindrucksvoll dem Wasser besonders ausgesetzten Schuppen der Helligkeitsstufe des frisch toten Tieres sehr nahe, wie die Umwandlung der Farbaufnahmen in Schwarz-Weiß-Versionen (Abb. 22/23) deutlich zeigt. Allerdings blieb der Farbton blassblau und konvertierte nicht wieder in einen Grünton. Nach dem abermaligen Dehydrieren des Hautstückes über 20 h glichen Farbe und Helligkeitsstufe wieder der unbehandelten trockenen Haut

(Abb. 17). Die Epidermis verursachte einen milchig grauen Eindruck, weshalb sie exemplarisch von einer Schuppe entfernt und damit das Corium freigelegt wurde. Dessen Oberfläche zeigte sich im dehydrierten Zustand dunkel metallisch stahlblau, (Abb. 18) nach Wässerung weißlich hellblau (Abb. 19), und überdeckt je nach Zeichnung der Schuppe eine darunterliegende schwarze Schicht mehr oder weniger vollständig. Schwarze Zeichnungselemente wie das Mal auf Abb. 19 sind mit größter Wahrscheinlichkeit Aussparungen in der farbigen Corium-Oberschicht.

Mechanische Behandlung des Coriums

Im Zuge der mikroskopischen Untersuchung und Präparation wurde zufällig festgestellt, dass die blaue Oberschicht mit einer Nadel wie ein Belag abzuschaben ist. Die dabei entstandenen Späne waren farblos. Anders hingegen verhielt es sich beim Anschaben der darunterliegenden schwarzen Schicht. Die hierbei entstandenen Späne waren schwarz (Abb. 20).

Diskussion

Diskussion der Grenzen vorliegender Untersuchung

1. Der geringe Stichprobenumfang von $n = 1$ und das damit verbundene Fehlen von Vergleichsmaterial erlaubt nur eingeschränkt eine Verallgemeinerung der Untersuchungsergebnisse. Da es sich bei dem Untersuchungsobjekt um einen Zufallsfund auf einer Exkursion handelte, konnte diese Fehlerquelle in vorliegendem Fall nicht ausgeschaltet werden. Ein korrektes Experiment, dessen Ergebnisse eine deutlich höhere, statistisch abgesicherte Aussagekraft als die der vorliegenden Untersuchung erwarten lassen könnten, müsste selbstverständlich auf einem größeren Stichprobenumfang basieren. Dies erforderte jedoch – unter Beachtung des Tierschutzgesetzes (TierschG) – die Tötung mehrerer Individuen der geschützten Art *Lacerta agilis*. Jedoch ist an dieser Stelle zu vermerken, dass sich die Angaben diverser Personen (ANONYMUS, pers. Mitt.) zu ihren teilweise fotografisch dokumentierten Beobachtungen des Phänomens der Blaufärbung subjektiv stark ähneln. Daher ist zu



Abb. 10: In der Dorsalansicht wird das lose Vorliegen der Haut an den zuerst verfärbten Stellen sichtbar (Pfeil).

vermuten, dass die Entstehung des Phänomens auf denselben Prozess, welcher den Gegenstand der vorliegenden Untersuchung bildet, zurückzuführen sein kann.

2. Die Definition und Beschreibung der Verfärbung unterliegt der subjektiven Beobachtung des Autors und den (teilweise unter Feldbedingungen angewandten) fototechnischen Möglichkeiten, da die konkrete Messung der Reflexionsspektren mit der daraus resultierenden mathematisch-physikalischen Beschreibung der Farben anhand der reflektierten Wellenlängen im Rahmen der Untersuchung nicht möglich war. Zur bestmöglichen Kompensierung dieser Fehlerquelle unter den gegebenen Umständen wurde stets dieselbe Unterlage (graues Papiertuch) verwendet. Eine weitere Möglichkeit bestünde in der digitalen Bildbearbeitung, indem alle Aufnahmen in Referenz zur Farbe der erwähnten Unterlage einander angeglichen würden. Da der Autorin diesbezüglich jedoch das Fehlerpotenzial der Bildbearbeitungssoftware unbekannt und eine Wertung der Resultate demnach nicht möglich ist, wurde von diesem Verfahren abgesehen.

3. Morphologische Veränderungen auf zellulärer Ebene konnten nicht beobachtet werden, da hierfür die Benutzung eines Transmissions-Elektronenmikroskops erforderlich gewesen wäre, welches nicht zur Verfügung stand. Die dargestellten Hypothesen basieren daher auf makroskopischen Beobachtungen, deren Deutung mittels cytologischer Literatur erfolgte.



Abb. 11/12. An den Grenzen der sich schneller verfärbenden Zonen weisen auch die einzelnen Schuppen farbliche Inhomogenität auf.

4. Auch hinsichtlich chemischer Veränderungen waren mangels geeigneter Geräte keine eigenen Untersuchungen möglich. Jedoch wären Stoffnachweise z. B. mittels Gaschromatographie theoretisch zu erbringen.

5. Das Ergebnis der Rehydratation einer ausgewählten Hautpartie mittels destillierten Wassers darf nicht als Wiederherstellung des ursprünglichen histologischen und physiologischen Gewebezustandes verstanden werden, sondern kann bestenfalls einen weiteren Hinweis zur Stützung der Hypothesen darstellen.

Diskussion der Ergebnisse

Sämtliche Befunde sprechen dafür, dass die blaue Verfärbung und Verdunklung im engeren Sinne zwar nicht auf die Entstehung blauer Reaktionsprodukte durch postmortale chemische Prozesse zurückzuführen ist, Letztere aber entschei-

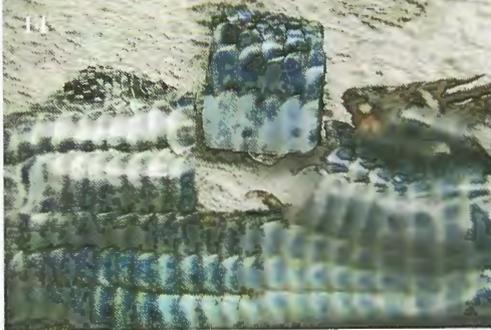
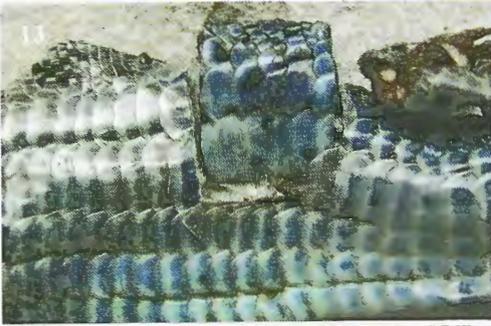


Abb. 13. Hautstück nach 25-minütiger Inkubation in Aqua dest. Abb. 14. Hautstück nach 50-minütiger Inkubation in Aqua dest. Abb. 15. Hautstück nach 86-minütiger Inkubation in Aqua dest. Abb. 16. Hautstück nach 275-minütiger Inkubation in Aqua dest. Abb. 17. Hautstück nach 275-minütiger Inkubation in Aqua dest. und 20 h Trocknung.



dend an der Ausprägung des Phänomens beteiligt sind. Die Erscheinung der Blaufärbung liegt hauptsächlich in der physikalischen Eigenschaft der natürlicherweise in der Haut vorhandenen Purinkristalle begründet, Licht kurzer Wellenlängen zu reflektieren. Sie gehören als Verursacher der „Strukturfarben“ zu den normalen farbgebenden Bestandteilen der Haut zahlreicher Taxa und lagen bereits im lebenden Tier vor.

Um jedoch einen Wandel von „Grün“ zu „Blau“ hervorzurufen, müssen auch Änderungen in der Präsenz bzw. dem Zustand der Lipochrome stattfinden. Erst deren physische oder auch nur visuelle Abwesenheit führt zur alleinigen Wahrnehmbarkeit des „Strukturblaus“. So bewirkt auch das genetisch bedingte Fehlen von Lipochromen im lebenden Tier der Art eine blaue Farbe (vgl. STRIJBOSCH 1994, MUDDE et al. 1994).

Bedingungen für den Eintritt der Blaufärbung und Verdunklung des Integuments

Hohe Temperaturen (bei gleichbleibend hoher Feuchte), wie sie im vorliegenden Falle durch den zweistündigen Transport bei $> 30^{\circ}\text{C}$ einwirkten, sowie (UV-) Licht können als separate Ursachen des Farbwandels ausgeschlossen werden. Zum Ersten haben während des Transportes kaum Veränderungen hinsichtlich der Färbung stattgefunden, obwohl die feuchtwarmen Bedingungen für mikrobielle Aktivität oder den Ablauf endothermer chemischer Reaktionen prädestiniert waren. Zum Zweiten steht der gleichmäßigen Sonnenexposition des Kadavers dessen ungleichmäßige Verfärbung gegenüber.

Auch eine biochemische Reaktion durch aus-

getretene Verdauungsenzyme etc. kann ausgeschlossen werden, da die inneren Organe bereits etwa seit Eintritt des Todes durch das Überrollen gefehlt haben müssen. Der theoretisch mögliche Austritt von Gallenflüssigkeit in Folge einer Verletzung der Gallenblase hätte zwar zu Verfärbungen führen können, jedoch ist dies als Ursache im vorliegenden Fall sehr unwahrscheinlich. Die Blaufärbung begann vor allem in Körperregionen (z. B. Sublabialia, Submaxillaria, Bereich der Collaren), deren potenzieller Kontakt zur Gallenflüssigkeit nur schwer erklärbar ist.

Da die Verfärbung erst im trocken-heißen Milieu einsetzte, kommt offenbar nur die Dehydratation des Integumentes als Ursache in Frage. Ein solcher Vorgang erklärt auch die Ungleichmäßigkeit der Farbveränderung: lose, durch das Überrollen fleischfreie Hautbereiche sowie natürlicherweise fleischarme Stellen an Unterkiefer, Schulter- und Beckengürtel trockneten bei totaler Sonnenexposition, hoher Temperatur und geringer Luftfeuchte (< 50 %; siehe Diagramm 1: 27.06.06, 14.00-20.00 Uhr) in wenigen Minuten und nahmen in diesem Zuge besonders schnell eine immer intensiver werdende blaue Farbe an. Die Umfärbung der über eine längere Zeit feucht gebliebenen Hautbereiche geschah dagegen partiell erst nach Tagen. Auch die Tatsache, dass überfahrene Tiere besonders häufig in verfärbtem Zustand aufgefunden werden, wäre hiermit erklärbar: erst gravierende Verletzungen des Integumentes ermöglichen dessen rasche Trocknung, da diese aufgrund der verdunstungshemmenden Epidermis von der Innenseite erfolgen muss. Für eine Verfärbung muss der Trocknungsprozess kurz nach dem Tod des Tieres beginnen und fortschreiten können, da andernfalls Verwesungsvorgänge und verschiedene Destruenten den Kadaver mit großer Wahrscheinlichkeit vorher zersetzen.

Ursachen der Blaufärbung und Verdunklung des Integumentes

Den Iridophoren kommt bei der Blaufärbung und Verdunklung des Integumentes eine besondere Bedeutung zu, da sie aufgrund der eingelagerten Purinkristalle die einzigen Chromatophoren mit dem Potenzial zur Reflexion blauen (und weißen) Lichtes sind. Die Kristalle liegen nicht zufällig verteilt, sondern zu Plättchen ag-

gregiert und in Schichten vor, deren Zwischenräume aus Cytoplasma in weiterem Sinne bestehen. Eine Intensivierung des blauen Farbtones durch den Trockenvorgang kann daher auf eine veränderte Anordnung der Kristallplättchen und/oder eine Verringerung des vertikalen Abstandes ihrer Schichten im Zuge des Schwindens der inter- und intrazellulären Flüssigkeit zurückzuführen sein. Diese Vermutung wird dadurch gestützt, dass auch *in vivo* bei Tieren mit der Möglichkeit zu physiologischem Farbwechsel (z. B. *Anolis*, *Hyla*, *Pentapodus*) Änderungen in der Anordnung der Kristalle auftreten, was zu einer veränderten Reflexion und damit zum Wandel der Hautfarbe beiträgt (vgl. ROHRLICH & PORTER 1972, NIELSEN 1978, MORRISON 1995, MÄTHGER et al. 2003).

Die determinierte Schichtung und Anordnung der Purinkristalle in den Iridophoren sowie die veränderliche Ausrichtung der Kristalle wird durch intrazelluläre zu Kontraktion und Relaxion befähigte Filamente gewährleistet, wie ROHRLICH & PORTER (1972) bei der Gattung *Anolis* zeigten. Die Autoren vermuteten diese Schichtung als Ursache der charakteristischen Reflexion blaugrünen Lichtes, da so das Phänomen der Dünnfilm-Interferenz aufträte. Bei der Dünnfilm-Interferenz fungieren Ober- und Unterseite einer dünnen Schicht (hier: Kristallplättchen) zusammen mit dem angrenzenden Medium (hier: cytoplasmatische Filamente) als lichtbrechende Grenzflächen. Je nach Brechungsindex der Schichten finden an deren Grenzflächen bei der Reflexion Phasenverschiebungen für die einzelnen Wellenlängen statt, wodurch es zur Auslöschung oder Verstärkung der Wellen kommen kann. Das Spektrum des weißen Tageslichtes ist damit nicht mehr vollständig bzw. hinsichtlich der Intensität der einzelnen Spektralfarben nicht mehr homogen, wodurch Farbeffekte zustande kommen.

Den Effekt der Änderung des Reflexionspektrums in Iridophoren beschrieben auch MÄTHGER et al. (2003) bei veränderlich reflektierenden Zeichnungselementen der Haut des tropischen Fisches *Pentapodus paradiseus*. Jedoch wird als Ursache den Iridophoren hier der Charakter eines Mehrschicht-Reflektors zugesprochen. Dieser Reflektortyp ist aus dünnen Schichten mit einem hohen Brechungsindex aufgebaut, die durch Zwischenräume mit einem niedrigen Brechungsindex voneinander ge-

trennt sind. In einem „idealen“ Mehrschicht-Reflektor, in welchem die optische Dicke (jeweilige Schichtdicke \times Brechungsindex des Schichtmaterials) beider Schichten einem Viertel der vom Schichten-Stapel reflektierten Wellenlänge bei normalem Lichteinfall entspricht, kommt es zu einer Vergrößerung des Reflexionswinkels des einfallenden Lichtes, wodurch selektiv kurze Wellenlängen reflektiert werden. Im „nicht-idealen“ Zustand differieren Kristallschichten und Zwischenräume hinsichtlich ihrer optischen Dicke, wodurch eine Verschiebung zur Reflexion langer Wellenlängen auftritt. Dies konnte in entsprechenden Versuchsreihen (MÄTHGER et al. 2003) demonstriert werden: in hypotoner Lösung inkubierte Hautstücke eines Fisches reflektierten lange Wellenlängen (rotes Licht), da sich in den Iridophoren die Dicke der Cytoplasmaschichten zwischen den Kristallplättchen durch den Wassereinstrom vergrößerte („nicht-idealer“ Zustand des Reflektors). Im Umkehrschluss kam es bei einer Inkubation in hypertoner Lösung und dem damit verbundenen Wasserentzug zu einer Verringerung der Schichtdicke und zur Verschiebung des reflektierten Spektrums nach kurzen Wellenlängen („idealer“ Zustand des Reflektors).

Die Bedeutung von Beschaffenheit bzw. vertikaler Ausdehnung der intrazellulären Schichten aus Kristallplättchen bzw. Cytoplasma für die visuell wahrnehmbare Farbe wird aus beiden Theorien ersichtlich. Besonders die Untersuchungen MÄTHGERS et al. (2003) zum Einfluss des extrazellulären osmotischen Druckes und damit des Wassergehaltes der Iridophoren auf das Spektrum der durch sie reflektierten Wellenlängen zeigen Parallelen zu den hier gemachten Beobachtungen. Sowohl die hypertone Lösung (MÄTHGER ET AL. 2003) als auch die Dehydratation in vorliegender Studie führten in den Iridophoren zum Verlust von Zellwasser. Dies muss in beiden Fällen die Verringerung des Abstandes ausschließlich zwischen den Kristallplättchen bewirkt haben, da diese im festen Aggregatzustand vorliegen und damit gegenüber osmotischen Änderungen stabil sind.

MÄTHGER et al. (2003) bestimmten das Reflexionsspektrum der Iridophoren mit Hilfe eines Spektrometers und stellten anhand der Spektrogramme eine Verschiebung der Reflexion zu kurzen Wellenlängen im hypertonen Milieu bzw. zu langen im hypotonen Milieu fest. Die

Möglichkeit der Dokumentation im Rahmen dieser Studie beschränkte sich dagegen auf die Fotografie und die verbale Beschreibung des visuellen Farbeindrucks, sodass die Ergebnisse nicht im direkten Vergleich gegenübergestellt werden können. Da jedoch kurze Wellenlängen im sichtbaren Bereich als blaues Licht wahrgenommen werden, kann aufgrund der intensiven Blaufärbung bei Dehydratation ebenfalls von einer Verschiebung des Reflexionsspektrums zu kurzen Wellenlängen ausgegangen werden.

Die Inkubation des vollständig dehydrierten Hautstückes in destilliertem Wasser bewirkte eine Umkehrung der intensiven Blaufärbung in einen wässrig hellblauen Ton. Wahrscheinlich vergrößerte sich der Abstand zwischen den Kristallschichten durch Quellung nunmehr unlebter intrazellulärer Strukturen, was zu einem erneut geänderten Reflexionsvermögen geführt haben kann. MÄTHGER et al. (2003) stellten bei einem Test zu der Auswirkung einer hypotonen Lösung auf das Reflexionsspektrum der Iridophoren dessen Verschiebung zu langen Wellenlängen fest. Da jedoch im Ergebnis des vorgestellten Experimentes im Gegensatz zu den Resultaten in MÄTHGER et al. (2003) kein Hinweis auf Reflexion langer Wellenlängen (rötliche Farbe) auftrat, sondern nur ein sehr helles Blau, dessen Helligkeitsstufe jener im frisch toten Tier in etwa entsprach (s. Abb. 22 u. 23), kann im vorliegenden Fall statt einer Verschiebung vorwiegend eine Vergrößerung des Reflexionsspektrums vermutet werden, wodurch vermehrt homogen gemischtes, also weißes Licht reflektiert wurde. Sollte sich diese Interpretation als richtig erweisen, läge es nahe, dass auch *in vivo* nicht nur der Blau-Anteil des Grüns auf die Iridophoren zurückgeht, sondern durch sie auch maßgeblich die Helligkeit bestimmt wird, sofern diese nicht auf fehlendes Melanin zurückzuführen ist. Dies wird auch durch die Beobachtung der ventralen Blaufärbung bei verendeten weiblichen Waldeidechsen (*Lacerta vivipara*) (H. BERGER, pers. Mitt.) gestützt, da die ventrale Färbung dieser Tiere *in vivo* weißlich, grau bis gelblich (GÜNTHER & VÖLKL 1996), aber nie als grün beschrieben wird.

In diesem Zusammenhang sei vermerkt, dass bei dem untersuchten Exemplar von *Lacerta agilis* die *in vivo* hellgrüne und daher mutmaßlich irido- und lipophorenhaltige obere Coriumschicht eine darunterliegende durchgängig

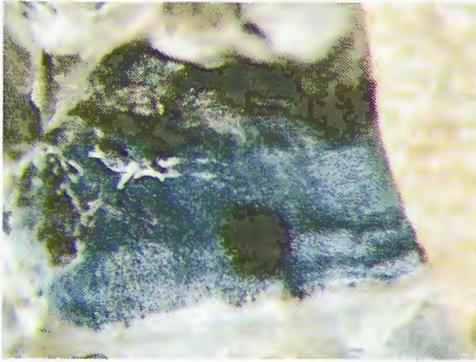


Abb. 18. Einzelschuppe trocken, Epidermis entfernt. Nach 275-minütiger Inkubation in Aqua dest. und 20 h Trocknung (Binokular, 40× + Makrozoom der Kamera).



Abb. 19. Einzelschuppe feucht, Epidermis entfernt. Nach 275-minütiger Inkubation in Aqua dest. (Binokular, 40× + Makrozoom der Kamera).

und konstant schwarze mutmaßlich melaninhaltige Lage überdeckt. Zunächst wurde bereits beim Auffinden des Tieres eine durchgängige körperseitige Schwarzfärbung des Integumentes beobachtet (Abb. 21). Bei der mikroskopischen Untersuchung einer einzelnen Schuppe wurde weiterhin festgestellt, dass der dort vorhandene schwarze Zeichnungsfleck offenbar etwas tiefer lag und an dieser Stelle nur durch eine Aussparung im umgebenden blauen Bereich die schwarze Schicht sichtbar ist. Eindeutig konnte diese Vermutung durch die mechanische Bearbeitung der Schuppe bestätigt werden. Durch das Abschaben der blauen Coriumschicht wur-

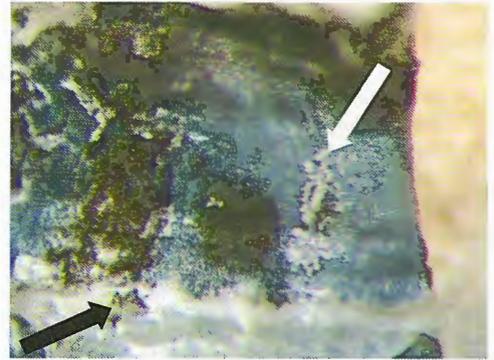


Abb. 20. Mechanische Bearbeitung der Schuppe (s. Abb. 18/19). Der weiße Pfeil markiert die beim Abschaben der blauen Lage entstandenen farblosen Späne, der schwarze Pfeil markiert die schwarzen Späne, die beim Schaben auf der unteren schwarzen Lage entstanden (Binokular, 40× + Makrozoom der Kamera).



Abb. 21. Das Integument ist auf der Innenseite auch im noch feuchten Zustand schwarz (Pfeil). Unmittelbar nach dem Transport, 27.06.06, 15.35 Uhr.

de eine Lage mit schwarzer Färbung sichtbar, die nur mit einem entsprechenden Melaningehalt zu erklären ist. Die Späne der abgeschabten blauen Schicht waren farblos, was als weiteres Indiz für deren nicht-pigmentbedingte Färbung zu werten ist, da eine mechanische Zerstörung von lichtbrechenden Strukturen zum Verlust der spezifischen Reflexion bestimmter Wellenlängen führt. Das Schaben auf der darunterliegenden schwarzen Schicht führte zu schwarzen Spänen (Abb.

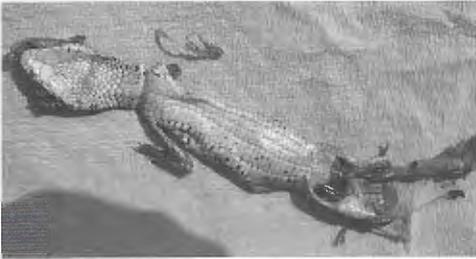


Abb. 22. Konvertierung der Abb. 2 in S/W: Unmittelbar nach dem Transport. Startpunkt der Sonnen-Exposition.

20). Es muss sich also um eine pigmentbedingte Färbung handeln, da hierbei Absorption und Reflexion von der räumlichen Lage der Moleküle unabhängig sind.

Eine weitere physikalische Ursache der selektiven Reflexion blauen Lichtes, der Tyndall-Effekt (Blaufärbung von trüben Flüssigkeiten, hervorgerufen durch verschiedene Makromoleküle [Kolloide], an denen auf Grund ihrer Größe Licht gebeugt und damit gestreut wird), wird zwar von ROHRLICH & PORTER (1972) ebenfalls diskutiert, ihm jedoch nur eine untergeordnete Bedeutung beigemessen, da er eine *absolut zufällige* Verteilung von Kolloiden *in einer Flüssigkeit* verlangt und alle durch die Autoren beobachteten Elemente in den Iridophoren dagegen nach bestimmten Mustern angeordnet sind. Für den vorliegenden Fall kann der Tyndall-Effekt gänzlich ausgeschlossen werden, da die postmortale Blaufärbung erst *mit Flüssigkeitsverlust* einsetzte und somit ein elementares Kriterium für die Erscheinung nicht erfüllt wurde.

Die visuelle Reversibilität von Aufhellung nach Wässerung und Verdunklung nach erneuter Trocknung sehe ich, auch wenn der ursprüngliche physiologische Zustand des Gewebes dadurch nicht wiederherstellbar ist, als weiteren möglichen Hinweis auf einen rein physikalischen Charakter des Geschehens. Erstens sind physiologische Vorgänge aufgrund des zum letzten Experimentabschnitt mehr als 100 Stunden zurückliegenden Todeszeitpunkts des Tieres auszuschließen. Zweitens sind Farbveränderungen im Zuge der Verwesung irreversibel, sodass höchstwahrscheinlich auch keine mikrobielle Aktivität als Ursache in Frage kommt.

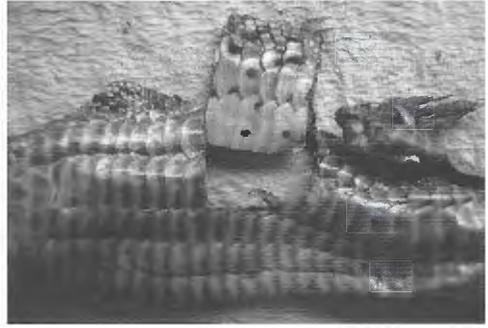


Abb. 23. Konvertierung der Abb. 16 in S/W: Hautstück nach 275-minütiger Inkubation in Aqua dest. Erreicht wieder die Helle der frischen, unbehandelten Haut.

Einfluss der Lipochrome und ihres Verlustes

Der Verlust des Gelbanteils und damit des Grüntones ist damit zu erklären, dass die Lipochrome zahlreiche Eigenschaften besitzen, welche zu einem schnellen Verschwinden führen. Einerseits können sie aufgrund ihrer chemischen Instabilität (zahlreiche reaktive Doppelbindungen im Molekül) schnell abgebaut bzw. zu einer farblosen Form oxidiert werden. Andererseits sind Lipochrome stark lipophil und damit membranfähig. Es liegt demnach nahe, dass sie nur in einem aktiven energie- (ATP)-abhängigen kontinuierlichen Transportprozess der Lipophoren-Membran daran gehindert werden können, entsprechend des Konzentrationsgefälles in den interzellulären Raum zu diffundieren. Mit dem Tod des Organismus kommt es jedoch zu ATP-Mangel, wodurch energieabhängige Prozesse stoppen. In der Konsequenz könnten die Lipochrome nunmehr ungehindert die Lipophoren verlassen und aufgrund ihres lipophilen Charakters in tiefere Hautschichten dringen bzw. sich bei Inkubation in Alkohol in diesem lösen. Als lipophile Substanzen fungieren sie jedoch auch selbst als Lösungsmittel für lipidhaltige Strukturen, wodurch Zellmembranen und damit die Lipophoren als Zellen zersetzt werden (A. WECKHEIMANN pers. Mitt.). Das bedeutet jedoch nicht unbedingt einen gleichzeitigen Abbau der Lipochrome – eventuell wären sie mit entsprechenden Analysemethoden wie der Gaschromatographie noch im Gewebe nachweisbar. Um die Farbe der Lipochrome nicht mehr wahrzunehmen

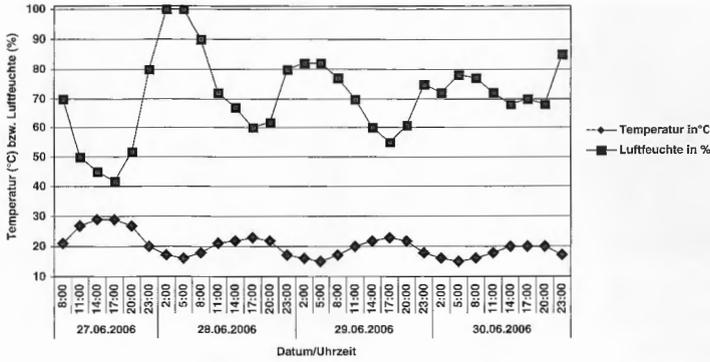


Abb. 24: Meteorologische Daten (Vorhersage) der nächstgelegenen Wetterstation für den Zeitraum vom 27.06.06 bis 30.06.06. Der Kadaver war diesen Einflüssen weitgehend ausgesetzt und wurde nur vor eventuellem Regen geschützt. [erstellt auf Basis der Vorhersagediagramme für Coswig der „meteomedia ag“ (<http://www.kachelmannwetter.de>)]

men, reicht deren freies extrazelluläres Vorliegen. Einen deutlichen Anhaltspunkt für dieses Szenario liefert BECHER (1929): „Die Alkohollöslichkeit des Farbstoffes der Lipophoren bringt es mit sich, dass man zur Untersuchung der Gelb- und Rotzellen wesentlich auf die Untersuchung am lebenden Fisch und auf das frische, in physiologischer Kochsalzlösung gelagerte Präparat angewiesen ist. [...] doch beginnt auch im Glycerinpräparat nicht selten bald das Zusammenfließen der Lipochromtröpfchen zu großen unregelmäßigen Tropfen, sodass eine genauere Beobachtung der Zellformen und -feinheiten unmöglich ist.“ Auch an weiteren Stellen seiner Arbeit verweist der Autor auf dieses postmortale „Zusammenfließen“ des Farbstoffes, verbunden mit dem Verlassen der entsprechenden Chromatophoren.

Zusammenfassend kann auf Grund der beschriebenen Beobachtungen und der Hinweise in der einschlägigen Literatur eine Stützung der eingangs aufgestellten Hypothesen festgestellt werden. So scheint das physiologisch/biochemisch begründbare Verschwinden der gelben Lipochrome aus den Lipophoren zu dem irreversiblen Verlust des Grüntones zu führen, während physikalische Effekte in den Iridophoren die Intensivierung und Verdunklung der blauen Farbe bewirken.

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. FRITZ JÜRGEN OBST und Herrn Dr. HEINZ BERGER für ihre Diskussionsbereitschaft und die Durchsicht meines Manuskriptes sowie dem Lehrer für Physik, Herrn Dipl.-Päd. KURT HARTMANN für die Durchsicht der Textpassagen zu physikalischen Themen. Nicht zuletzt möchte ich mich bei Frau CHRISTEL HEBIG, Bibliothekarin des Museums für Tierkunde in den Staatl. Naturhistorischen Sammlungen Dresden, für die Unterstützung bei der Literaturbeschaffung bedanken.

Schriften

- BECHER, H. (1929): Über die Entwicklung der Xanthophoren in der Haut der Knochenfische. – W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmechanik, **119**: 143-170.
- BLANKE, I. (2004): Die Zauneidechse – zwischen Licht und Schatten. – Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie, 7. Laurenti-Verlag, Bielefeld.
- Brockhaus Verlag (1987): ABC – Chemie – 5. überarb. Auflage. VEB Brockhaus-Verlag. – Leipzig.
- GÜNTHER, R. & W. VÖLKL (1996): Waldeidechse – *Lacerta vivipara*. – S. 588-600 in: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. – Gustav Fischer Verlag, Jena.
- JAKÜBKE, H.-D. & H. JESCHKEIT (1987): ABC Chemie. – 5. überarbeitete Auflage, Brockhaus-Verlag, Leipzig.
- KABISCH, K. (1990): Wörterbuch der Herpetologie. – Gustav Fischer Verlag, Jena.

- MÄTHGER, L. M., M.F. LAND, U. E. SIEBECK & N. J. MARSHALL (2003): Rapid colour changes in multilayer reflecting stripes in the paradise whiptail, *Pentapodus paradiseus*. – *Journal of Experimental Biology*, **206**: 3607-3613.
- Meteomedia AG (2006): Vorhersagediagramme für die Station Coswig (Sachsen) vom 27./28./29./30.06.2006. [<http://www.kachelmannwetter.de>].
- MORRISON, R. L. (1995): A transmission electron microscopic (TEM) method for determining structural colors reflected by lizard iridophores. – *Pigment Cell Res.*, **8**: 28-36.
- MUDDE, P., R. KIVIT & P. MANTEL (1994): Blauwkleuring bij reptielen een kwestie van ultraviolet? – *Lacerta*, **52**: 149-151.
- NIELSEN, H. I. (1978): Ultrastructural changes in the dermal chromatophore unit of *Hyla arborea* during color change. – *Cell and Tissue Research*, **194**: 405-418.
- ROHRLICH, S. T. & K. R. PORTER (1972): Fine structural observations relating to the production of color by the iridophores of a lizard, *Anolis carolinensis*. – *The Journal of Cell Biology*, **53**: 38-52.
- STRIJBOSCH, H. (1994): Een blauwe Zandhagedis (*Lacerta agilis*). – *Lacerta*, **52**: 147-148.
- WIBBER, M. (O. J.): Gefiederfarben. – Organischer Experimentalvortrag im Lehramtsstudium Chemie, Philipps-Universität Marburg. [<http://www.chemie.uni-marburg.de/~butenuth/653.pdf>]

Eingangsdatum: 19. September 2006

Adresse der Autorin der Originalarbeit: SUSANN RAUTENBERG, Erlenstraße 18, 01097 Dresden, Deutschland, E-Mail: susannrautenberg@web.de.

