Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse,

mit besonderer Berücksichtigung der Wirbeltierzeichnung.

Von **V. Haecker**, Halle a. S.

Mit 3 Figuren im Text.

(Eingegangen am 15. Juli 1915.)

Seit einer Reihe von Jahren sind im hiesigen zoologischen Institut Arbeiten im Gange, welche Fragen der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse zum Gegenstand haben oder deren Behandlung vorbereiten sollen. Einige dieser Untersuchungen konnten zum Abschluß gebracht werden, andere wurden in mehr oder weniger vorgeschrittenem Stadium durch den Krieg unterbrochen. Da sich aber auf Grund dieser Arbeiten über Ziele, Methoden und Ergebnisse des Untersuchungsgebietes Einiges mehr sagen läßt, als in meinem Bericht anläßlich des Halleschen Zoologentages (1912)¹⁾, und da neuerdings auch von anderer Seite dem Gegenstand eine größere Aufmerksamkeit zugewandt wird, so möchte ich in kurzem, zugleich für meine im Felde stehenden Mitarbeiter, das Wort ergreifen.

Die entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse (Phänogenese) untersucht morphogenetisch und entwicklungsphysiologisch die Entstehung der Außeneigenschaften des fertigen Organismus und sucht deren Wurzel bis in möglichst frühe Entwicklungsstadien zurückzuverfolgen, indem sie Schritt für Schritt auf die während der Entwicklung wirksamen Zwischenprozesse und die vorübergehenden Zwischeneigenschaften zurückgeht.

Speziell auf dem Gebiete der Rassen- und Vererbungslehre hat sie auszugehen von den fertigen Rassen- und Arteigenschaften, sie

¹⁾ Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1912; Zeitschr. Ind. Abst., Bd. 8, 1912, S. 36.

beginnt also mit einer möglichst genauen morphologisch, histologisch und chemisch-physiologisch durchgeführten Differentialdiagnose der verschiedenen Varianten der Außeneigenschaft und sucht diese bis zum scheinbaren Gabelpunkt zurückzuverfolgen, d. h. bis zu demjenigen Stadium der Entwicklung, in welchem sich mit Hilfe der jetzigen Methoden erstmals eine Divergenz in der Entwicklung der Varianten beobachten läßt. Sie sucht unter weiterer Vervollkommnung der Methoden bis zu den Keimzellen zu gelangen und diejenigen Unterschiede in den strukturellen und chemischen Elementareigenschaften der Keimzellen aufzudecken, welche die Ursache der äußeren Verschiedenheiten darstellen. Schließlich hofft sie den wirklichen Gabelpunkt zu erreichen, mag nun die allgemein als Spaltung bezeichnete Gabelung der Entwicklungspotenzen in der Reifungsperiode oder in einem noch weiter zurückliegenden Stadium der Keimzellenentwicklung zu suchen sein. Das ideale Endziel der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse ist jedenfalls eine genauere Kenntnis der als Ursachen den reifen Außeneigenschaften zugrunde liegenden hypothetischen Anlagen (Elementareigenschaften, Erbeinheiten, Determinanten, Faktoren oder Gene).

Es ist mir von befreundeter Seite entgegengehalten worden, daß es jedenfalls zurzeit nicht denkbar sei, eine genauere Kenntnis der Anlagen auf diesem Wege zu gewinnen, da die chemischen und strukturellen Verhältnisse des Plasmas unseren heutigen Methoden nicht genügenden Angriffspunkt gewähren. Indessen ist die Untersuchung bezüglich einiger Eigenschaften schon jetzt soweit gediehen, daß das Endziel nicht mehr als unerreichbar betrachtet zu werden braucht.

Bekannt ist, wie weit die Chemie der Pflanzenfarbstoffe in letzter Zeit vorgeschritten ist¹⁾. Hier ist der gerade Weg zum Ziel bereits deutlich erkennbar.

Auch für die direkte Verbindung gewisser Außeneigenschaften mit strukturellen Verhältnissen der Keimzellen sind bereits die ersten Richtlinien gezogen. So ist bekanntlich die äußere Erscheinung der *Oenothera lamarckiana* auf die Chromosomenzahl²⁾, die als Variante auftretende Linkswindung bei der Schnecke *Crepidula* auf Verschiedenheiten im Verlauf der ersten Furchungsteilungen und vermutungsweise auf Anomalien im Gange der Reifungsteilungen zurückgeführt worden³⁾. Auch an die Ver-

¹⁾ Vergl. das Referat von E. Schiemann, Zeitschr. Ind. Abst., 14. Bd., 1915.

²⁾ R. R. Gates, Arch. Zellf., 3. Bd., 1909.

³⁾ Conklin, An. Anz., 23. Bd., 1903.

suche, das Geschlecht — das ja in einem sehr allgemeinen Sinne ebenfalls als Rassenmerkmal betrachtet werden kann — mit den Chromosomenverhältnissen der reifenden und reifen Keimzellen in Zusammenhang zu bringen, darf hier erinnert werden. Nach meiner Ansicht stellt allerdings das „Geschlechtschromosom“ nicht den eigentlichen strukturellen Träger der Anlage zu Weiblichkeit oder Männlichkeit dar, sondern es bildet, worauf einige Tatsachen mit Bestimmtheit schließen lassen, nur einen Index für die bereits vollzogene geschlechtliche Differenzierung der Keimzellen¹⁾.

Diese Beispiele sind, wie ich glaube, geeignet, den erwähnten Einwand zu beseitigen. Sie lassen gleichzeitig einen für die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse wichtigen Unterschied hervortreten, von dem gleich hier kurz gesprochen werden soll.

Leichter als bei den höheren Organismen läßt sich wegen der geringen Zahl von Etappen, welche der Entwicklungsprozeß durchläuft, bei Einzelligen und zwar bei den Radiolarien die Ontogenese der Varianten, speziell der Skelettvarianten, verfolgen. Es kann hier wahrscheinlich gemacht werden, daß die meisten Skelettvarianten auf der Abänderung je eines der Elementarprozesse beruhen, welche bei der Skelettentwicklung zusammenwirken²⁾, und daß sie infolgedessen in der Hauptsache von zweierlei Art sein müssen

Die einen Abänderungen der Skelettform sind durch einen verschiedenen Ablauf der bei der Skelettbildung beteiligten Sekretions- und Sprossungsvorgänge bedingt und müssen also ihren letzten Grund in Artplasmavariationen physiologischer Natur haben, z. B. in geringen quantitativen und qualitativen Unterschieden des Sekretionsvermögens, in Verschiedenheiten der physikalischen Beschaffenheit der Plasmahäute u. a. (prophysiologische Artplasmavariationen). Andere Abänderungen des Skelettes betreffen seine allgemeinen Formverhältnisse (konzentrisch-sphärischer, monaxon-bipolarer, bilateral-symme-

¹⁾ Allg. Vererbungsl., 2. Aufl., S. 368. Auf meine Einwände gegen die übliche Chromosomentheorie der Geschlechtsbestimmung ist von deren Anhängern nur wenig eingegangen worden.

²⁾ Zeitschr. Ind. Abst. u. Ver., 2. Bd., 1909. Trotz des in den „Tiefsee-Radiolarien“ geführten Nachweises, daß bei der Entstehung des Radiolarienskeletts eine ganze Anzahl von Einzelprozessen zusammenwirken, die zum großen Teil einen ausgesprochen physiologischen (vitalen) Charakter haben, wird auch heute noch auf Grund der Dreyerschen Gerüstbildungstheorie die Skelettbildung der Radiolarien als Schulbeispiel eines in einfach-mechanischer Weise zu verstehenden Entwicklungsprozesses in Lehrbüchern angeführt.

trischer Bau usw.) und die wechselnde Differenzierung und Lokalisierung ursprünglich gleichartiger und gleichmäßig verteilter Organe, vor allem der radialen Skelettelemente. Diese Skelettänderungen werden mindestens zum Teil auf Verschiedenheiten im promorphologischen Aufbau der Zelle, also direkt oder indirekt auf Verschiedenheiten in der molekulären Struktur und Statik der Artplasmateilchen zurückzuführen sein, ähnlich, wie die Form der Kristalle vielfach in einer gewissen Abhängigkeit von der Molekularstruktur steht (promorphologische Artplasmavariationen).

Ein ziemlich genaues Gegenstück bilden die Verhältnisse bei den höheren Organismen. Die Variationen einiger Außeneigenschaften, vor allem der Pigmentfarben, müssen unmittelbar auf Abänderungen des Stoffwechsels des ganzen Organismus und damit des Chemismus des Artplasmas beruhen und können daher als prophysiologische Abänderungen bezeichnet werden. Ein anderer Teil der Variationen ist dagegen zurückzuführen auf Verschiedenheiten im Wachstumsmaß und Zellteilungsrythmus, sei es, daß bei zwei verschiedenen Rassen ein Organ verschieden oft zur Anlage kommt — die bekannten meristischen oder numerischen Abänderungen der Variationslehre —, oder daß statt zahlreicher kleinerer Organe wenige größere derselben Art auftreten (z. B. die Schuppen des gewöhnlichen Karpfens und Spiegelkarpfens), oder daß bei der einen Rasse ein Organ zu exzessiver Ausbildung gelangt, bei der anderen ganz unterdrückt wird (langhörnige und hornlose Rinder) usw. Alle derartigen Rassenverschiedenheiten müssen darauf beruhen, daß während der Entwicklung die bei den verschiedenen Rassen einander entsprechenden Zellen oder Zellengruppen sich in bezug auf Teilungshäufigkeit und Teilungsrythmus verschieden verhalten. Es ist aber aus der Furchungsgeschichte des Amphibien-eies, aus den ersten Entwicklungsphasen der Gonaden¹⁾ usw. bekannt, daß Besonderheiten in der Teilungshäufigkeit und im Teilungsrythmus embryonaler und anderer jugendlicher Zellen vielfach in engem Zusammenhang mit einer asymmetrischen (inäqualen, differentiellen) Teilung ihrer Ausgangs- oder Mutterzelle stehen. Und da ferner die Asymmetrie einer Mitose in der Regel wohl durch die anisotrope Plasmastruktur der sich teilenden Zelle bedingt ist, so wird man diese ganze Reihe von Variationen als zellteilungsrythmisch oder promorphologisch begründete Abänderungen bezeichnen dürfen. Es braucht

¹⁾ Allg. Vererbungsl., 2. Aufl., S. 377.

kaum besonders betont zu werden, daß aus verschiedenen Gründen eine scharfe Grenze zwischen promorphologischen und prophysiologischen Abänderungen nicht zu ziehen ist, wie denn bekanntlich bei den Wachstumserscheinungen höherer Organismen innersekretorische Vorgänge eine wichtige regulatorische Rolle spielen.

Zur Veranschaulichung des bisher Gesagten sei hier eine Eigenschaft besprochen, welche auch in der Rassen- und Vererbungslehre eine wichtige Rolle spielt: die Zeichnung der Wirbeltiere.

Die Grundlage der Zeichnung ist die Färbung und diese kommt bekanntlich zustande durch Pigment- und Strukturfarben. Für die Rassenlehre kommen von den Pigmenten hauptsächlich die Melanine in Betracht, und zwar können speziell bei Vögeln auf Grund der Löslichkeitsverhältnisse zwei Hauptformen von Melaninen unterschieden werden: ein in der Farbe zwischen Schwarz, Dunkelbraun und Schmutziggelb und ein zwischen Dunkelrotbraun und Chromgelb wechselndes Pigment¹⁾.

Bei Vögeln spielen außerdem die auf einem ganz andern Chemismus²⁾ beruhenden Lipochrome (Gelb des Kanarienvogels) und von reinen Strukturfarben das Taubenblau³⁾ in rassengeschichtlicher Hinsicht eine Rolle.

In histologischer Hinsicht sind speziell bei den Melaninen vier Vorkommnisse zu unterscheiden: Das primäre oder originäre, schon in den unreifen Eizellen enthaltene, während der Entwicklung den Embryonalzellen übermittelte Pigment (z. B. bei Amphibieneiern und -Embryonen)⁴⁾; das autochthone Pigment prismatischer oder poly-

¹⁾ Nach ziemlich genau übereinstimmenden Ergebnissen von Spöttel (Zool. Jahrb., An. Abt., Bd. 38, 1914; Diss. Halle) und Lloyd-Jones (J. Exp. Zool., V. 18, 1915) bei Tauben. Paul (Halle) hat bei zahlreichen andern Vögeln (niederen Seevögeln, Tagraubvögeln u. a.) Unterschiede der nämlichen Art finden können. Vielleicht entsprechen die beiden Arten den echten Melaninen und Melanoproteiden Gortners (Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., V. 9, 1912).

²⁾ Einen Beweis bilden die schizochroischen Defektanomalien, bei welchen entweder nur die Melanine oder nur die Lipochrome in der Entwicklung unterdrückt sind. Jahreshefte Ver. Vaterl. Naturk. Württ., 1898, S. 394.

³⁾ Nach Spöttel (l. c.) beruht das charakteristische Taubenblau (Mohnblau) der Felsentaube auf einer Mischung der grauen, durch locker verteilte Melaninkörner hervorgerufenen Farbe mit den blauen Strahlen, welche von dem den Federn aufliegenden, ein „trübes Medium“ bildenden Puderstaub reflektiert werden.

⁴⁾ Vergl. bes. Ehrmann, Bibl. Medica, Abt. D^{II}, Heft 6, Kassel 1896; Weidenreich, Zeitschr. f. Morph. u. Anthr., Sonderheft II, 1912.

edrischer Epidermiszellen¹⁾; die Pigmentzellen epidermalen Ursprungs, wie sie nach übereinstimmenden Befunden mehrerer Autoren²⁾ in den Federkeimen der Vögeln auftreten; und die Pigmentzellen bindegewebigen Ursprungs, auf welchen wahrscheinlich die Färbung der Säugetierhaare beruht³⁾).

Indem an benachbarten Körperstellen sehr verschiedene Helligkeitsabstufungen oder sonstwie kontrastierende Farben nebeneinander auftreten, entstehen Zeichnungsmuster verschiedener Art. Einen besonders einfachen Fall stellt die „primitive“ Zeichnung der Wirbeltiere dar, die aus parallel laufenden, abwechselnd dunklen (schwärzlichen oder dunkelbraunen) und hellen (meist hellgraubraunen) Streifen oder auch aus Fleckenreihen besteht. Sie findet sich namentlich bei Formen, die innerhalb ihrer Klasse oder Ordnung als verhältnismäßig niedrig stehende zu betrachten sind (junge Taucher; Schweine und Tapire; Viverren). An die primitiven Zeichnungsformen schließen sich ihrer äußeren Erscheinung zufolge und vermutlich auch phylogenetisch sekundäre Typen an, die in der allgemeinen Anordnung mit jenen übereinstimmen, aber durch Reduktion auf bestimmte Körperstellen, durch abweichende Verlaufsrichtung der Streifen und kompliziertere Gestaltung der Flecken, durch stärkere Farbenkontraste und überhaupt lebhaftere Farbentönung unterschieden sind und vielfach einen „nützlichen“ Charakter haben (Zügel- und Bartstreif vieler Vögel; Querstreifung von Zebra und Königstiger). Einen besonderen, dritten Typus stellt die Zeichnung vieler Vögel dar, die in weitem Umfang auf der Zeichnung der Einzelfedern und dem harmonischen Zusammenwirken dieser Einzelzeichnungen beruht. Ein schönes Beispiel bildet die Schnee-eule (*Nyctea nivea*), bei welcher, namentlich an den Weichen, die dunklen Farbbänder nicht bloß der neben-, sondern auch der übereinander liegenden Federn sich in der Lage sehr genau entsprechen.

Kontrastwirkungen spielen natürlich auch bei der eigentlich bunten, auf dem Zusammenwirken von Melanin-, Lipochrom- und

¹⁾ Dieses ist nicht immer scharf von anderen Formen zu unterscheiden. Bei *Amblystoma*-Larven sind die isolierten „pigmentierten Epidermiszellen“ vermutlich die letzten Träger des primären Pigmentes (Schapitz, Arch. f. mikr. An., Bd. 79, 1912, S. 57; Arbeit aus Halle), in den Federkeimen der Vögel bilden polyedrische pigmentierte Zellen die Anfangsstufen wirklicher Pigmentzellen (Strong, Lloyd-Jones).

²⁾ Post, Rabl, Strong, Lloyd-Jones.

³⁾ Vergl. Ehrmann l. c.

Strukturfarben beruhenden Schmuckzeichnung vieler Vögel eine wichtige Rolle¹⁾).

Da also die Zeichnung im wesentlichen auf kontrastierender Färbung beruht, so ist für ihre entwicklungsgeschichtliche Analyse vor allem die Frage von Wichtigkeit, wodurch die Lokalisation von Pigment und Pigmentzellen bedingt ist. Hier sei nur kurz erwähnt, daß das autochthone Pigment unter normalen Verhältnissen besonders an Stellen lebhafter Wachstums- und also intensiver Stoffwechseltätigkeit auftritt. Ein besonders schönes Beispiel bildet die präanale Segmentbildungszone von Annelidenlarven, welche im Gegensatz zu den bereits gebildeten Segmenten und ebenso zum Analfeld eine starke Pigmentierung aufweist²⁾. Unter pathologischen Verhältnissen kommt autochthones Pigment besonders bei unregelmäßigen und exzessiv gesteigerten Zellvermehrungsprozessen, sowie bei restitutiven Vorgängen vor. Beispiele sind die Pigmentmale, die melanotischen Tumoren und das Wundpigment bei Käfern, Cladoceren u. a.

Auch die Pigmentzellen häufen sich unter normalen Verhältnissen nicht selten gerade an den Stellen an, wo lebhaftere Wachstums- und Stoffwechselvorgänge stattfinden oder in Vorbereitung sind, so bei Seeigellarven schon vor der Bildung der Arm- und Wimper-Epauletten (Herbst, Runnström), in den Leithaaranlagen der Säuger (Toldt jun.), bei der Neubildung des Schwanzes der Froschlarven an den Stümpfen angeschnittener Blutgefäße (Tornier).

Alles in allem treten sowohl autochthones Pigment als Pigmentzellen namentlich an Stellen besonders energischer, sei es normaler, sei es abnormer Stoffwechseltätigkeit auf, mit einem Worte, da, wo „etwas los ist“ oder sich vorbereitet. Das autochthone Pigment wird hier unter dem unmittelbaren Einfluß des intensiven Stoffwechsels als ein zunächst zufälliges End- oder Nebenprodukt gebildet, die Pigmentzellen dagegen folgen entweder chemotaktischen Wirkungen, worauf besonders auch ihre so häufig beobachtete Anlagerung an Blutkapillaren hinweist, oder es kommt ihre Vermehrung an bestimmten Körperstellen dadurch zu stande, daß von bestimmten Epithelzellengruppen, wenigstens in gewissen Phasen der Entwicklung, stärkere Teilungsimpulse auf die

¹⁾ V. Haecker u. G. Meyer, Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 15, 1901, S. 290, 292.

²⁾ Spätere Entw. der Polynoëlarve. Zool. Jahrb. (An.), 8. Bd., 1894, S. 250, Taf. 16, Fig. 23. Vergl. Zeitschr. wiss. Zool., 62. Bd., 1896, S. 133 ff.

Pigmentzellen übergehen, vielleicht teilungserregende Reizstoffe abgeschieden werden¹⁾).

Die hier aufgestellten Tatsachen und Annahmen sind z. T. bereits bei früheren Versuchen, die Zeichnung der Wirbeltiere entwicklungsgeschichtlich zu erklären, berücksichtigt worden, ohne daß allerdings der Hauptnachdruck auf sie gelegt worden ist. Der erste eingehende Versuch stammt von Zenneck²⁾), welcher bei Ringelnatterembryonen das erste Auftreten der primitiven Zeichnung mit dem Verlauf embryonaler Hautvenen in Verbindung gebracht hat. Sodann hat van Rynberk³⁾ die dunklen Querstreifen der Equiden u. a. durch die Annahme zu erklären versucht, daß an den betreffenden Stellen die Ausbreitungsgebiete der in segmentaler Anordnung sich folgenden Hautnerven übereinander greifen, so daß die Innervierung und damit auch Stoffwechsel und Pigmentierung längs bandförmiger Zonen eine Summierung erfahren. Endlich sind besondere Zeichnungselemente wiederholt mit Haarwirbeln, Konvergenzpunkten und anderen speziellen Haaranordnungen in Verbindung gebracht worden⁴⁾), vor allem hat Toldt jun.⁵⁾ zeigen können, daß die primitiven Längsstreifen der Katze speziell in der Nackengegend den Linien entsprechen, längs welcher die Anlagen der zuerst auftretenden und kräftigsten Haare, der „Leithaare“ angeordnet sind.

Alle diese Aufstellungen enthalten sicher einen richtigen Wahrheitskern, indessen kann leicht gezeigt werden, daß keine eine Verallgemeinerung erlaubt ist. Insbesondere ist gegenüber der zunächst sehr einleuchtenden Hypothese van Rynberks schon von Grosser⁶⁾ der Einwand gemacht worden, daß die Querstreifung der Wirbeltiere durchaus nicht immer mit der Körpermetamerie und also mit der Metamerie des Nervensystems zusammenfällt; daß vielmehr die Hautzeichnung der Wirbeltiere — „vielfach“, wie man hinzufügen muß! — ihren eigenen Gesetzen folgt, unbekümmert um die Metamerie. Auch die Querbänder unserer Amblystomalarven zeigen keine regelmäßigen Beziehungen zu bestimmten Metameren.

¹⁾ G. Haberlandt, Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Berlin 1914, S. 1110.

²⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58, 1894.

³⁾ Archivio Fisiologico, V. 3, 1905, u. a. a. O.

⁴⁾ So schon von H. Allen, Proc. Am. Nat. Sci. Philad. 1888.

⁵⁾ Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 33, 1912. Vergl. auch Hickls Beobachtungen am Wildschwein, Anat. Anz., Bd. 44, 1913.

⁶⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 80, 1906.

Und doch müssen wir nach einem allgemeinen Erklärungsprinzip suchen, da nicht angenommen werden kann, daß die Haupttypen der Wirbeltierzeichnung auf vollkommen verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen aufgebaut sind.

Dieses allgemeine Prinzip ist aber, wie ich glaube, das ausgesprochen rhythmische Wachstum flächenhafter Organe verbunden mit rhythmischer Differenzierung, in unserem Fall der Wachstums- und Teilungsrhythmus der Haut, der manchmal in Korrelation mit dem Wachstumsrhythmus der Körpermetameren steht, manchmal aber in weitem Umfang autonom ist.

Wenn ein flächenhaftes Organ wächst, so ist von vornherein zu erwarten, daß eine gewisse regelmäßige Ordnung und Folge für die Teilungsprozesse besteht, wodurch eine im ganzen stetig, nach den verschiedenen Seiten hin gleichmäßig fortschreitende, dem Wachstum der übrigen Organe sich anpassende Ausbreitung zustande kommt. Das Wachstum eines solchen Organs kann entweder ein diffuses sein, d. h. die Teilungsintensität ist an allen Punkten die nämliche und die Mitosen sind zu jeder Zeit ziemlich gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt. Oder es kann das Wachstum ein mehr wellenförmiges oder schließlich ein polyzentrisches sein, d. h. von regelmäßig verteilten Herden stärkster Teilungsenergie ausgehen. Wellenförmiges und polyzentrisches Wachstum finden sich im sog. teloblastischen Wachstum des Keimstreifs, beispielsweise der Isopoden, verbunden.

Einen besonderen Untertypus des polyzentrischen Rhythmus stellt der zunächst theoretisch aufgestellte Schachbretttypus dar, bei welchem das zweiseitige Wachstum von Wachstumsfeldern ausgeht, die in Längs- und Querreihen angeordnet sind und auf Grund einer Differenzierung je einen Wachstumskern mit besonders intensiver Teilungsenergie im Zentrum und einen Wachstumsrand mit geringerer Energie aufweisen. Die Wachstumskerne können, sei es in der Quer- oder in der Längsrichtung, eine dichtere Anordnung zeigen oder vollständig zu quer- oder längsgerichteten Wachstumslinien verschmolzen sein.

Nimmt man nun an, daß das Hautwachstum der Wirbeltiere im ganzen dem Schachbretttypus des Flächenwachstums, bzw. dem eng damit zusammenhängenden Längs- oder Querlinientypus folgt, daß aber die besonderen Krümmungsverhältnisse der einzelnen Körperteile und die dadurch bedingten Zug- und Druckspannungen, ferner die mehr oder weniger enge Verbindung der Haut mit tiefer liegenden Geweben

und andere örtliche Verhältnisse die Richtung der Zentrenreihen und Wachstumslinien beeinflussen, — nimmt man ferner nach dem früher Gesagten an, daß die Bildung autochthonen Pigmentes und die Anhäufung oder Vermehrung der Pigmentzellen in erster Linie an den Stellen besonders energischer Teilungs- und Differenzierungsenergie stattfindet¹⁾, so ist zunächst für die erste Entstehung der Pigmentfleckenreihen und Pigmentstreifen eine Erklärung gegeben. Da aber die innerhalb der Wachstumsfelder bestehenden Energieunterschiede während der ganzen Entwicklungszeit fortdauern oder nur ganz allmählich verschwinden werden, so würde die Hypothese imstande sein, nicht bloß das erste Auftreten, sondern auch die vollständige Entwicklung der Zeichnung auf die Wirkung eines und desselben Ursachenkomplexes zurückzuführen. Sie vermeidet also gewisse Schwierigkeiten, welche anderen Erklärungshypothesen im Wege stehen²⁾.

Im übrigen dürfte durch örtliche Verhältnisse, wie z. B. das Relief des Körpers und das Verhalten der tieferen Gewebe nicht bloß die Verlaufsrichtung der Fleckenreihen und Streifen, sondern auch die örtliche Ausdehnung des Zeichnungsmusters, das zeitliche Auftreten und der längere oder kürzere Fortbestand in der Einzel- oder Stammesgeschichte beeinflußt werden. Bei Kreuzungen können, was von unserer Hypothese aus ebenfalls leicht verständlich ist, intermediäre Zeichnungsmuster zustande kommen, wie es z. B. die Schwanz- und Schwungfedern der Fasanenbastarde besonders schön zeigen³⁾.

Sind außer dem Zeichnungsmuster noch andere geometrisch angeordnete Hautdifferenzierungen vorhanden (Schuppen-, Feder- oder Haarreihen), so werden, da solche Hautbildungen während der Entwicklung die Stellen besonders intensiver Teilungs- und Differenzierungs-

¹⁾ Manche Vorkommnisse, wie z. B. die Apfelfung bei Grauschimmeln, weisen darauf hin, daß die stärkere Pigmentierung unter Umständen nicht die Wachstumskerne, sondern die Wachstumsränder einnehmen kann. Diese inverse Pigmentierung, die nicht bloß bei domestizierten, sondern auch bei freilebenden Tieren (z. B. kleineren Beuteltieren) vorkommt, ist bis jetzt physiologisch nicht zu erklären. Sie findet ihr Gegenstück in dem auch von früheren Forschern (vergl. Adametz, *Jahrb. landw. Pflanzen- und Tierzucht*, II, 1904) öfters betonten alternierenden Auftreten von Melanismus und Leucismus.

²⁾ So vermag die Zennecksche Hypothese keine Erklärung dafür zu geben, daß bei den Schlangen auch nach dem Schwund der Hautvenen eine Fortentwicklung der Zeichnung stattfindet.

³⁾ A. Ghigi, *Archivio Zoologico*, V. 1, 1903, Tab. 16; R. H. Thomas, *Proc. Zool. Soc. L.*, V. 2, 1912.

energie bezeichnen, beide Systeme sich in vielen Fällen decken, so z. B. bei Katzen- und Schweineembryonen. In andern Fällen trifft dies nicht zu, so besteht z. B. am Schwanz des Alligators keine Kongruenz zwischen Querstreifen und Schuppenreihen¹⁾. Man wird dann mit der Möglichkeit zu rechnen haben, daß der in der Zeichnung zum Ausdruck kommende Teilungsrhythmus insofern der „ursprünglichere“ ist, als er eine in der allgemeinen Wachstumsharmonie des Embryos begründete Erscheinung darstellt, während die besondere Anordnung der Hautbildungen als eine sekundäre, vielleicht mit dem Bewegungsmechanismus des betreffenden Körperteiles zusammenhängende Anpassungserscheinung zu betrachten wäre²⁾.

Die seit Eimer vielfach erörterte Frage, ob Fleckung, Längsstreifung oder Querstreifung die „ursprüngliche“ Zeichnungsform darstellt, ist nach dem Gesagten offenbar nicht im allgemeinen zu beantworten und wird erst in Angriff genommen werden können, wenn die Untersuchungen über das Hautwachstum der verschiedenen Wirbeltiergruppen, über welche unten berichtet werden soll, weiter vorgeritten sind.

Teile der primären Zeichnung können, wie wir sahen, auf Grund weiterer Differenzierung, vielfach unter Abänderung der Verlaufsrichtung, eine spezielle biologische Bedeutung erhalten. So kann sich der dunkle Augenstrich der Vögel in verschiedener Weise zu einem Schmuck- oder Arterkennungszeichen umbilden, sei es, daß er, nach der Ventralseite umbiegend, die Kehlgegend umfaßt oder umgekehrt sich mit seinem Gegenüber im Nacken vereinigt³⁾. Hier mögen gelegentliche, im Verlaufe der Stammesgeschichte aufgetretene Variationen im Teilungsrhythmus der embryonalen Epidermis in ähnlicher Weise einen Angriffspunkt für Ausleseprozesse gebildet haben, wie z. B. Abänderungen im Wachstumsrhythmus der einzelnen Federteile bei der stammesgeschichtlichen Entwicklung mancher besonders gestalteter Schmuckfedern.

¹⁾ Grosser, l. c.

²⁾ Vergl. zu dem letzteren Punkte Grosser, l. c., S. 59.

³⁾ Vergl. die zu den Regenpfeifern gehörigen, einander näher stehenden Arten: Halsband-Giarol (*Glareola pratincola* L.) und Rennvogel (*Cursorius gallicus* Gm.). In diesen Fällen haben die dunklen Streifen die spezielle Bedeutung von Zwischen- oder Schaltstreifen, durch welche zwei benachbarte, an und für sich wenig kontrastierende Farben zu stärkerer Wirkung gebracht werden, eine bekanntlich auch in der Malerei beliebte Kombination.

Was ferner die Einzelzeichnung der Säugetierhaare und Vogelfedern anbelangt, so liegt es nahe, die einfacheren Typen, wie z. B. die bei wildgrauen Säugern und bei Dunenjungten von Wasservögeln¹⁾ so häufige Zusammenstellung: schwarze Spitze — weißer Ring — mittelfarbige Basis auf eine vorübergehende Erschöpfung des Pigmentbildungsvermögens während des Wachstums des Haar- oder Dunenkeims zurückzuführen²⁾.

Auch die Entstehung der mehrfachen Ringelung des Säugetierhaares würde leicht zu verstehen sein, und ähnliches gilt für die einfacheren Zeichnungstypen der Vogelfedern, speziell für den gleichmäßigen Wechsel von schmalen dunklen und hellen Binden, der bei zahlreichen Vögeln im Dunen- und Federkleid vorkommt und von Whitman³⁾ als die primitive Zeichnung der Vögel (fundamental barring) angesehen wurde. Ausgehend von erfolgreichen Versuchen, durch ungenügende Ernährung, durch Füttern mit Sudan III, durch Herabsetzung des Blutdrucks mittels Amylnitrits usw. gewisse bandförmige, quer über die Federfahne verlaufende Defektbildungen (fault-bars) künstlich zu erzeugen, ist Riddle⁴⁾ zu der Ansicht gelangt, daß jene dunklen und lichten Bänder der Federn mit periodischen Ernährungs- und Wachstumsverhältnissen in Verbindung zu bringen sind: die ersteren sollen unter den bei Tag und im ersten Drittel der Nacht bestehenden günstigen Bedingungen, die letzteren in den späteren Nachtstunden bei herabgesetzter Ernährung entstehen.

Indessen gibt schon Riddle an, daß die breiten Querbänder bei gesperberten Hühnern und Tagraubvögeln anderer Art sein müssen und jeweils dem Wachstumszuwachs von 2, 3 oder mehr Tagen entsprechen dürften. Vollends die komplizierten Band-, Netz- und Augenzeichnungen vieler Hühner, Drosseln u. a. können nicht auf der Tagesperiodizität beruhen, vielmehr muß ihnen ein abgeänderter Wachstumsrhythmus zugrunde liegen, welcher in der basalen Wachstumszone des zylindrischen Federkeims schon vor der ersten Differenzierung der Ramus- und Radiusanlagen besteht, aber erst während oder nach der Zerlegung des Keims in seine einzelnen Teile (leistenförmige

¹⁾ Zool. Jahrb. (An.), 3. Bd. 1887.

²⁾ Vergl. die Ausführung Ehrmanns (l. c., S. 49 ff.) über die Pigmentbildungsvorgänge im Mäusehaar und Igelstachel.

³⁾ Bull. Wisc. Nat. Hist. Soc. 1907.

⁴⁾ Biol. Bull., V. 14, 1908.

Ramusanlagen usw.) in der wechselnden Pigmentierung erkennbar wird (Textfigur 1). Dafür spricht u. a. die Tatsache, daß selbst bei den kompliziertesten Netz- und Bandmustern, z. B. an den Schwanzfedern vieler Fasanen, auch die zarteren Teile des Maschenwerks oder Bindensystems vollkommen kontinuierlich über ganze Reihen benachbarter Rami hinweglaufen. Erinnert man sich dabei an die Beobachtung von Davies und Strong, wonach die Rami isoliert und zwar zuerst mit ihren distalen Abschnitten (Fig. 1, *r*) an der „Ventralseite“ des zylindrischen Federkeims (*v*) angelegt werden und erst allmählich mit der „dorsal“ gelegenen Anlage des Schaftes (*d*) und dadurch auch miteinander Zusammenhang gewinnen, so wird man ohne weiteres zu der Anschauung geführt, daß das über die fertige Feder als harmonisches System ausgebreitete Zeichnungsmuster schon vor der Differenzierung der einzelnen Feder Teile im Entwurf vorhanden sein muß. Ebenso wie beim Zebra die dem Zeichnungsmuster zugrunde liegenden teilungsrhythmischen Verhältnisse der Haut schon vor dem Auftreten der Haare und der Pigmentierung im wesentlichen festgelegt sein müssen, so spielt sich also auch beim Federkeim ein die Zeichnung bedingender Wachstumsrhythmus innerhalb der epithelialen Rinde ab, ehe die Herausdifferenzierung der Rami und Radii und das erste Auftreten des Zeichnungsmusters wahrzunehmen ist. Die Analogie ist dabei eine sehr weitgehende: man kann nicht nur im allgemeinen die Haut eines Zebraembryos mit der epidermalen Rinde des Federkeimes und die abgezogene und ausgebreitete Haut des erwachsenen Tieres mit der nach Abstreifung der Federnscheide flächenhaft entfalteten Feder in Parallele bringen, vielmehr finden fast sämtliche Einzelheiten im Farbenmuster der verschiedenen Zebraarten und Varietäten (Aalstrich, geschwungener Verlauf der hinteren Querbinden und die sonstigen unregelmäßigen Muster auf der Kruppe, die häufig alternierende Anordnung der beiderseitigen Querbänder u. a.) in der mannigfaltigen Zeichnung einer Schneehuhn-, Fasan- oder Drosselfeder ihr vollkommenes Gegenstück.

Außer der primären und sekundären Zeichnung und der Einzelzeichnung der Hautgebilde kann noch ein vierter Zeichnungstypus vom Boden der Hautwachstumshypothese aus unserem Verständnis näher gerückt werden: die metameroide Scheckung domestizierter Tiere. Besonders deutlich bei Mäusen¹⁾ und Meerschweichen²⁾, ferner bei

¹⁾ G. M. Allen, Proc. Am. Ac., V. 40, 1904.

²⁾ W. E. Castle, Publ. Carneg. Inst. Wash. 1905.

Rindern¹, Schafen, Schweinen (hauptsächlich Bastarden)², Hunden (Foxterriers u. a.), zuweilen auch bei Pferden³) haben im Fall der Scheckung die dunklen Flecke die offenbare Tendenz, an ganz bestimmten, paarweise angeordneten Körperstellen aufzutreten. Genauer gesprochen handelt es sich um paarweise angeordnete Zentren, in deren Umgebung das Pigment am längsten erhalten bleibt, während am übrigen Körper Pigmentlosigkeit (partieller Albinismus) Platz gegriffen hat.

Die Zahl der Zentren ist eine spezifische, sie ist aber jedenfalls immer wesentlich geringer als die Zahl der Körpersegmente, weshalb vielleicht zweckmäßig von einer metameroiden Zeichnung oder Scheckung gesprochen werden kann. Diese Zeichnungsform ist durch Übergänge einerseits mit dem Auftreten weißer Abzeichen oder Akroleucismus (Mäuse, Kaninchen, Schafe, Schweine), andererseits mit der Gürtelzeichnung (Rinder, Schweine, vielleicht auch Ziegen), mit der Schwarzköpfigkeit oder dem Kephalomelanismus (Schafe, Schweine) und dem echten Leu-

Fig. 1.

Schematische Darstellung eines dorso-ventralen Längsschnitts durch einen Federkeim. Die Pulpa ist entfernt, die Ramusanlagen sind von innen sichtbar. *v* Ventral-, *d* Dorsal- oder Schaftseite, *r* jüngste Ramusanlagen. Der Umriss des Federkeims und die Anordnung der in Entwicklung begriffenen Rami frei nach einer Figur Strongs; das gewählte Zeichnungsmuster entspricht im ganzen dem der Steuerfedern des Goldfasans. Die Figur deutet an, daß das Muster schon in der noch nicht differenzierten Wachstumszone (*wz*) des Keims durch dessen Wachstumsrhythmus vorbereitet ist, aber erst während der Entwicklung der Rami (*r*) zur Ausführung kommt. (Die Wachstumskerne sind hier nicht, wie bei der primären Schachbrettzeichnung, die Stellen stärkster Pigmententwicklung, sondern, wie z. B. bei der Apfelfung der Pferde, diejenigen geringster Pigmentierung; s. S. 269, Anm. 1.)

¹) Sehr deutlich bei *primigenius*-Rindern von Holländer, Oldenburger und Holsteiner Herkunft, sowie bei den zur *frontosus*-Gruppe gehörigen Simmentalern.

²) H. Henseler, 23. Flugschr. Ges. Zücht. 1913.

³) A. R. Walther, Beiträge z. Kenntnis d. Vererb. d. Pferdefarben. Hann. 1912.

cismus (Mäuse, Meerschweinchen) verbunden. Eine mehr isolierte Stellung scheint die Spitzenzeichnung oder der Akromelanismus besonders der russischen oder Himalajakaninchen einzunehmen.

Auf die zuletzt aufgezählten besonderen Zeichnungsformen soll hier nicht näher eingegangen werden. Für ihr entwicklungsgeschichtliches Verständnis sind spezielle Untersuchungen nötig, die erst zum Teil eingeleitet werden konnten¹⁾. Dagegen kann jetzt schon bezüglich der metameroiden Scheckung, der allgemeinsten unter diesen Zeichnungsformen, die Vermutung ausgesprochen werden, daß sie auf ähnlicher Grundlage, wie die früher besprochenen Zeichnungstypen beruht.

So wie die Vermehrung der Keimzellen eines Tieres in mehreren deutlichen Absätzen erfolgt (Teilung der Urgeschlechtszellen, Nährzellenbildung der Arthropoden, Reifung), so vollzieht sich vielleicht auch der Teilungsrhythmus der Haut absatzweise, indem in früheren Stadien der Entwicklung übergeordnete, metameroid angeordnete Wachstumsfelder mit Wachstumskern und -rand bestehen, welche sich erst später in die Felder des Schachbretttypus zerlegen. Wenn nun auf Grund von Keimesvariationen Störungen des Wachstums- und Teilungsrhythmus vorkommen, so werden diese zuerst die entwicklungsgeschichtlich späteren Etappen der Hautentwicklung beeinflussen, so wie z. B. bei der Keimzellenbildung der Bastarde ebenfalls zunächst die späteren Phasen (Reifungsteilungen) von den Folgen der heterogenen Plasmaverbindung betroffen werden, während die Spermatogonien noch eine ganz normale Vermehrung zeigen können²⁾. Es werden also bei Haustieren infolge solcher Störungen die Regelmäßigkeiten der Schachbrettfelderung und der parallelen Wachstumslinien und damit die Grundlagen der primären Zeichnung vollkommen verwischt sein können, während die metameroiden Zentrenpaare noch wirksam sind. Äußerlich können diese allerdings nur dann zutage treten, wenn partieller Albinismus hinzukommt, also in Form der metameroiden Scheckzeichnung.

Während das Sichtbarwerden der übergeordneten Zentren an das Auftreten des partiellen Albinismus gebunden ist, ist umgekehrt diese letztere Erscheinung keineswegs auf solche Varianten beschränkt, bei

¹⁾ Das kausale Verständnis des Akromelanismus ist durch die Untersuchungen von W. Schultz (Arch. Entw. Mech., Bd. 41, 1915) angebahnt worden, welcher bei Himalajakaninchen fand, daß nach Rasur weißer Haarstellen schwarze Haare nachwachsen.

²⁾ Vgl. H. Poll, Arch. Rass. u. Ges. Biol. 1911 u. a. a. O.

welchen nur noch die bei der metameroiden Scheckung hervortretenden Zentren wirksam sind, bei denen aber infolge von Entwicklungsstörungen die der primären Zeichnung zugrunde liegenden Wachstumszentren und Wachstumslinien nicht mehr zur regelmäßigen Ausbildung gelangten. Vielmehr kommt partieller Albinismus beispielsweise auch bei wildfarbigen, schwarzgezeichneten Ziegen in Form eines weißen Gürtels und bei gestromten Hunden in Gestalt größerer weißer Abzeichen vor.

Noch in viel späteren Stadien der Hautentwicklung, kurz vor und während der Differenzierung der Hautgebilde, können sich Bedingungen für das Auftreten besonderer Formen des partiellen Albinismus ergeben, indem dichtbenachbarte Anlagen von Federn, Federteilen und Haaren eine verschiedene Fähigkeit zur Pigmentbildung oder einen verschiedenen Einfluß auf die Pigmentzellen des Koriums erlangen. So kommt auf Grund von sehr späten „somatischen Spaltungen“¹⁾, die auf einer innigen Mischung von pigmentierten und pigmentlosen Haaren beruhende Rot- und Blauschimmelung bei Pferden, sowie die Rotschimmelung bei Rindern zustande, und dasselbe gilt wohl auch für die Mischung pigmentierter und weißer Federn bei Hühnern und Tauben und die auf der Mischung farbiger und farbloser Rami beruhende partielle Färbung einzelner Federn, wie sie namentlich bei Tauben²⁾ vorkommt.

Die hier vorgeführten Anschauungen über die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen, welche den Haupttypen der Wirbeltierzeichnung zugrunde liegen, bleiben im ganzen unberührt davon, ob die Färbung der Haut und Hautgebilde epidermalen Ursprungs ist, wie dies für die Vögel angegeben wird (S. 265), oder ob sie vorwiegend auf den Pigmentzellen des Koriums (Urodelen) oder auf der Einwanderung von Pigmentzellen aus dem Korium in die Epidermis beruht (bei Säugern nach Ehrmann u. a.). Im ersten Fall ist das besondere Zeichnungsmuster unmittelbar auf die teilungsrhythmischen Verhältnisse der Epidermis und den damit verbundenen Wechsel von Gebieten mit stärkerem und solchen mit schwächerem Pigmentstoffwechsel zurückzuführen, in den beiden letzteren Fällen ist anzunehmen, daß die verschiedenartigen, durch den Teilungsrhythmus bedingten Felder und Zonen der Epidermis eine verschiedene Anziehung auf die Pigmentzellen ausüben oder sie verschieden stark zur

¹⁾ Allg. Ver., 33. Kap., Abs. a, 2. Aufl., S. 374 f.

²⁾ Bonhote und Smalley, Proc. Zool. Soc. L. 1911.

Teilung anregen (S. 266). Es wird bei Anwendung geeigneter experimenteller Methoden sicher möglich werden, in dieser Richtung auch bei Vögeln und Säugern zu endgültigen Ergebnissen zu gelangen, zunächst schien es jedenfalls wünschenswert zu sein, die weniger komplizierten Verhältnisse, wie sie bei Amphibien, speziell beim Axolotl vorliegen, zum Gegenstand einer eingehenden rassenanalytischen Untersuchung zu machen und zu versuchen, der ungezählten Einzelprobleme, auf welche man schon bei einem so einfach erscheinenden Objekte bei jedem Schritte stößt, einigermaßen Herr zu werden.

Beim Axolotl (*Amblystoma tigrinum*) liegen zwei Hauptrassen vor, eine melanistische und eine helle. Bei ersterer zeigen die jungen Larven eine „barschartige“, metameroide Rumpfzeichnung, bestehend in abwechselnd schwärzlichen und grüngelben Querbinden von wechselnder Zahl und Breite, bei letzterer, welche sich im erwachsenen Zustand in der Regel als eine extrem-akromelanistische Varietät darstellt, ist die Zeichnung der jungen Larven im wesentlichen auf 4—5 rundliche Flecken am Grunde des Rückenflössensaumes reduziert.

Was zunächst die Rassenunterschiede der jungen Larven anbelangt, so ergab die Untersuchung¹⁾, daß bei der dunklen und hellen Rasse die schwarzen und gelben Pigmentzellen (Melanophoren und Xanthophoren) keine besonders in die Augen fallenden Unterschiede aufweisen, auch sind bei den hellen Larven die pigmentierten Zellen nicht etwa, wie man vielleicht vermuten könnte, durch pigmentlose ersetzt. Das Pigmentbildungsvermögen dieser Zellen ist also bei beiden Rassen mindestens nicht sehr erheblich verschieden. Dagegen besteht, abgesehen davon, daß die Pigmentzellen der dunklen Rasse durchschnittlich etwas größer zu sein scheinen, als die der hellen, der wesentliche Unterschied zwischen beiden Rassen darin, daß bei der dunklen die Zahl der Pigmentzellen, besonders der Melanophoren, bedeutend größer ist, als bei den hellen. Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß sich die Pigmentzellen bei den Axolotllarven sehr lebhaft mitotisch teilen, ergibt sich aus den verschiedenen Beobachtungen die notwendige Schlußfolgerung, daß der partielle Albinismus der hellen Larven im wesentlichen auf einer Verlangsamung und schließlich Sistierung der mitotischen Teilungsvorgänge der Pigmentzellen, also im ganzen auf Unterschieden teilungsrhythmischer Art beruht. In der Regel, wenn auch nicht immer,

¹⁾ F. Pernitzsch, Arch. mikr. An., 82. Bd., 1913 (Diss. Halle).

geht die Erscheinung mit einer geringeren Wachstums- und Lebenskraft der hellen Larven in der ersten Jugendzeit Hand in Hand¹⁾.

Die beiden Hauptrassen treten in verschiedenen Varianten auf. Bei Kreuzung von sehr hellen Tieren mit heterozygot-schwarzen kamen wiederholt „Metamerschecken“, genauer „Metameroidschecken“ vor, welche eine kräftigere Pigmentierung am Kopfe und stärkere, je über 2—3 Segmente sich erstreckende Pigmentanhäufungen an den Seiten des Körpers aufweisen²⁾. Die Erklärung, welche auch auf Grund der neuesten Kreuzungsversuche als die wahrscheinlichste erscheint, ist die, daß das heterozygot-schwarze Tier unrein gespalten, d. h. Gameten gebildet hat, deren Anlage zum extremen Akromelanismus durch den Aufenthalt im Soma des schwarzen Tieres in höherem oder geringerem Maße beeinflußt worden ist³⁾. Vielleicht ist die Ursache für diese Abweichung vom strengen Mendelschen Vererbungsmodus darauf zurückzuführen, daß beim Axolotl die Verschiedenheit der schwarzen und hellen Rasse nicht auf einem verschiedenen Pigmentbildungsvermögen, also wenigstens nicht direkt auf einem verschiedenen Chemismus, sondern auf einem abweichenden Teilungsrhythmus beruht, wie es denn überhaupt scheint, daß die Spaltungserscheinungen bei Unterschieden im Chemismus in besonders reiner Form hervortreten (Farbenrassen der Mäuse; Blütenfarbrassen von *Antirrhinum* u. a.), während Varianten, die offenbar auf Verschiedenheiten des Teilungsrhythmus beruhen, wie z. B. die Zeichnungsmuster der Vogelfedern, bei der Kreuzung vielfach Abweichungen ähnlich den beim Axolotl beobachteten aufweisen⁴⁾.

¹⁾ Mit der Zurückverfolgung der Rassenunterschiede bis in die früheren Embryonalstadien war bis Anfang August letzten Jahres Herr Yoshida beschäftigt. Infolge seiner raschen Abreise ist das betreffende Material nicht mehr in unsern Händen.

Eine rassenanalytische Untersuchung der Augenfarbe (bei der hellen Rasse ist die Iris pigmentiert, der Augenhintergrund fast pigmentfrei) hat Herr E. Keitel bedeutend gefördert.

²⁾ Abbildungen finden sich in Verh. d. Zool. Ges. 1908, S. 200, sowie bei Goldschmidt, Vererbungswiss., 2. Aufl., S. 235.

³⁾ Vergl. diese Zeitschr., Bd. 8, 1912, S. 41. Seither sind zwei weitere Generationen aufgezogen bzw. erzeugt worden.

⁴⁾ Vergl. die Fasanenkreuzungen von Ghigi und Thomas, l. c., sowie die von Castle und Philipps (Carneg. Inst. Publ. No. 195, Wash. 1914) bei Ratten ausgeführten Selektionsversuche. Im letzteren Fall ist allerdings versucht worden, die Ergebnisse mittels einer modifizierten Polymeriehypothese in streng mendelistischem Sinne zu deuten. Auch die von O. Kuttner und mir bei Kaninchenkreuzungen gemachten Beobachtungen gehören innerhalb gewisser Grenzen hierher.

Auch bezüglich anderer Varianten des Axolotls konnten bereits Ergebnisse eigenschaftsanalytischer Art erzielt werden. Herr E. Keitel hat von einem reichlichen Laich, welcher von einem Metameroidscheck-♀ und einem heterozygot-schwarzen ♂ stammte, eine größere Portion bei hellem Tageslicht, eine andere in vollkommenem Dunkel aufgezogen. Die Lichttiere (Fig. 2) erhielten im Laufe von $2\frac{1}{2}$ Monaten eine gleichmäßig grauschwarz bestäubte Oberseite, welche sie auch heute noch, nach mehr als zwei Jahren, aufweisen. Diese diffuse (dilute) Kopf- und Rückenfarbe wird gebildet durch zahlreiche isolierte, ziemlich gleichmäßig verteilte, stark kontrahierte Melanophoren, die bei Lupenbetrachtung als scharf begrenzte schwarze Pünktchen, Keile oder Strichelchen

Fig. 2. Diffusscheck.

erscheinen¹⁾. Die Dunkeltiere (Fig. 3) dagegen erhielten eine überaus charakteristische Kontrastzeichnung, die durch tiefschwarze, gegen die weiße Umgebung scharf abgehobene Streifen am Kopf, durch jederseits zwei Punktreihen am Rumpf und durch die sehr dunkle Farbe der Rückenflosse gebildet wird. Auch diese Zeichnung zeigt nach zweijährigem Aufenthalt in vollkommen dunklem Raume im wesentlichen noch die nämliche Beschaffenheit. Sie wird hervorgerufen durch wenige, stark expandierte Melanophoren, welche am Kopf und an den

¹⁾ Die Befunde bezüglich des Kontraktionszustandes der Melanophoren bei dauerndem Aufenthalt in Licht und Dunkel entsprechen im allgemeinen denjenigen, welche Laurens (J. exp. Z., V. 18, 1915) bei sehr jungen Larven von *Amblystoma punctatum* und *opacum* gemacht hat.

Rumpfsseiten fast vollkommen in der Umgebung der Hautsinnesorgane lokalisiert sind, so daß also die Streifen und Punktreihen dem Verlauf der Facialis- und Lateralisäste folgen. Doch zeigt die dunkle Färbung des Flossensaumes, daß zwischen der Verteilung der Nerven und dem Auftreten der Pigmentzellen kein einfacher und eindeutiger Zusammenhang besteht.

Wechsel der Bedingungen nach einjährigem Aufenthalt in dem einen Medium bewirkt in etwa drei Monaten eine bedeutende Annäherung an den für das neue Medium charakteristischen Zustand. Larven, deren Mütter Metameroidschnecken geringerer Grade oder extreme Akromelanisten waren, entwickelten im Dunkel die Streifenzeichnung nur andeutungsweise.

Die beiden von E. Keitel aufgezogenen Modifikationen der metameroiden Schneckenzeichnung — Diffusschnecke und Streifenschnecke —

Fig. 3. Streifenschnecke.

dürfen wohl mit den „diluten“ Farbenrassen anderer Tiere und mit der primären Längsstreifung vieler Wirbeltiere in Parallele gesetzt werden. Die Ergebnisse Keitels sind also nicht bloß vom Boden der Pluripotenzhypothese von Interesse, insofern sie von mehreren in den Schnecken gelegenen, bei so vielen anderen Tieren realisierten Entwicklungsmöglichkeiten Kenntnis geben, sondern sie gewähren auch weitere Anhaltspunkte für das kausale Verständnis weitverbreiteter Rassenunterschiede.

Bei der Prüfung der Oxydase-Tyrosin-Hypothese der Melaninbildung hatten Banta und Gortner¹⁾ beobachtet, daß Tyrosinbehandlung der Spelerpeslarven die Pigmentbildung begünstigt. Orcin und Resorcin hemmen *in vitro* die Wirkung der Oxydase auf Tyrosin, und die ameri-

¹⁾ Ohio Naturalist, V. 13, 1913.

kanischen Forscher fanden, daß diese Stoffe erwartungsgemäß auch in den lebenden Larven die Pigmentbildung verzögern. Entsprechende Versuche, welche E. Keitel bei Axotllarven unternahm, führten dagegen zu negativen Ergebnissen. Im Hinblick auf die von Pernitzsch festgestellten Ursachen der Rassenunterschiede konnte dieser Befund nicht besonders überraschen.

Da, wie oben erwähnt, auch die Larven der dunkeln und auch diejenigen der gewöhnlichen hellen (extrem-akromelanistischen) Rasse eine metameroide Anordnung der Pigmentierung zeigen und da andererseits beim Axotl sehr günstige Bedingungen für zellteilungsgeschichtliche Untersuchungen bestehen, so lag es gerade bei diesem Objekte sehr nahe, die Frage nach den Zusammenhängen zwischen Zeichnungsmuster und Zellteilungsrythmus zu prüfen. Es war mindestens zu erwarten, daß eine Entscheidung darüber möglich sei, ob das Hautwachstum nach dem diffusen, wellenförmigen oder polyzentrischen Modus erfolge. Untersuchungen, welche Frl. L. v. Mirbach an älteren Embryonen und frisch ausgeschlüpften Larven begonnen hat, haben jetzt schon ergeben, daß sich Zellteilungsfiguren naturgemäß an allen Stellen der Haut vorfinden, daß sie aber besonders längs der Seitenlinien, von welchen in diesen Stadien drei Paare vorhanden sind, und außerdem in einzelnen metameroid angeordneten Nestern oder Gürteln in manchmal sehr großen Mengen angehäuft sind. Der gegenseitige Abstand der Nester oder Gürtel scheint im allgemeinen dem Abstand der dunklen Bänder zu entsprechen. Da aber bei den Axotllarven die letzteren, wie erwähnt, keine ganz bestimmte Zahl und Lage aufweisen, so konnte bis jetzt wenigstens die Frage, ob die Stellen mit gehäuften Kernteilungsfiguren stets immer den dunkeln Binden entsprechen, noch nicht entschieden werden.

Es sind nur kleine Strecken, welche die systematisch vorgehende entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse bisher zurücklegen konnte, und nur an wenigen Stellen ist einigermaßen fester Boden gewonnen. Aber wie bei jedem andern verbindenden Wissenszweig, so vervielfältigen sich auch hier bei jedem neuen Schritte die Fragestellungen und Gesichtspunkte, und schon jetzt kann man sagen, daß auf diesem Gebiete nicht bloß der beschreibenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte, sondern der Morphologie und Physiologie überhaupt für die nächsten Jahre eine gewaltige Fülle neuer Aufgaben erwachsen wird.