Die Pigmentierung der Farbenrassen von *Mus musculus* und ihre Beziehung zur Vererbung.

Von

Fritz Werneke.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Jena.)

Mit 2 Figuren im Text und Taf. V und VI.

Eingegangen am 29. Juni 1915.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	72
II. Aufgabe der Untersuchung und Material	76
III. Bau der Haare	77
IV. Methode der Untersuchung	79
V. Die Pigmentierung im allgemeinen	81
VI. Die Pigmentierung der Rassen	84
A. Die schwarzäugigen (<i>CE</i>) Mäuse	84
1. orangefarbige	84
2. wildfarbige	85
3. zimtgelbe	88
4. schwarze und blaue	89
5. schokoladenbraune	89
B. Die rotäugigen (<i>Ce</i>) Mäuse	90
1. orangefarbige	90
2. graugelbe	91
3. gelbe	92
4. silbergraue	92
5. weißgelbe	93
C. Vergleich der schwarzäugigen Rassen mit den rotäugigen	93
D. Die <i>h</i> -Rassen und »sables«	95
VII. Die Wirkung der Erbfaktoren	97

I. Einleitung.

Seitdem im Jahre 1890 DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK die MENDELSche Vererbungsregel von neuem entdeckten, hat eine große Zahl von Forschern die Vererbungslehre nach der experimentell-statistischen Seite hin weiter ausgebaut zum Nutzen der Wissenschaft, zum Nutzen auch der Tierzucht und des Pflanzenbaues. — Zum nicht

unerheblichen Teil sind es die Ergebnisse von Mäusezuchten gewesen, die ein weiteres Eindringen in die Erbliehkeitsprobleme möglich machten. Man hat aus den beiden Farbenvariationen der wilden Hausmaus, der grauen¹⁾ und der rötlichbraunen²⁾ Form, eine Reihe von Farbenrassen gezüchtet. Jede Rasse tritt in zwei Formen auf. Ähnlich den wildfarbigen Stammformen ist die eine intensiver gefärbt, während die andere verwaschen aussieht. Dieser Unterschied ist, wie weiter unten näher ausgeführt wird, auf verschiedene Pigmentmengen zurückzuführen. Man nennt die mit kräftigeren Farben die *D*-Rassen, die verwaschenen die *d*-Formen, eine Bezeichnung, die auf S. 103 und S. 104 dieser Abhandlung ihre Erklärung findet. Die Ausgangsformen für alle Zuchtmäuse sind also die wildfarbige *D*- und *d*-Rasse. Ich zähle die davon abgeleiteten Rassen hier auf und füge die von PLATE gebrauchten Abkürzungen hinzu (schwarzäugig = *s*; rotäugig = *r*).

I. Schwarzäugige (= *CE*) Rassen:

1) orange	= abgek. $or^s(D)$	und	2) verwasch. orange	= $or^s(d)$,
3) wildfarben	= $wi^s(D)$	und	4) - wildfarben	= $wi^s(d)$,
5) zimtgelb	= $ge^s(D)$	und	6) - zimtgelb	= $ge^s(d)$,
7) schwarz	= $s^s(D)$	und	8) blau	= $bl^s(d)$,
9) schokoladen	= $schoc^s(D)$	und	10) - schokolad.	= $schoc^s(d)$.

II. Rotäugige (= *Ce*) Rassen:

1) orange	= $or^r(D)$	und	2) verwaschen orange	= $or^r(d)$,
3) graugelb	= $grge^r(D)$	und	4) - graugelb	= $grge^r(d)$,
5) gelb	= $ge^r(D)$	und	6) - gelb	= $ge^r(d)$,
7) silbern	= $si^r(D)$	und	8) - silbern	= $si^r(d)$,
9) weißgelb	= $wge^r(D)$	und	10) - weißgelb	= $wge^r(d)$.

Dazu kommen noch die *h*-Rassen, die weißen, die gescheckten Mäuse und die »sables«.

Man spricht von einer Farbenrasse, wenn die Tiere im (äußeren) Farbenmerkmal, sowie im züchterischen Verhalten übereinstimmen. Solange eine dieser beiden Bedingungen in Zweifel gezogen wird, kann man von einer Farbenrasse mit Bestimmtheit nicht reden. So bedürfen z. B. die *h*-Formen noch weiterer Aufmerksamkeit seitens der Züchter, da sie von anderen Formen noch nicht sicher unter-

¹⁾ mit *D*, ²⁾ mit *d*. [Hier liegt ein Irrtum des während der Korrektur im Felde stehenden Verfassers vor: die beiden wilden Rassen sind die mit *H* und die mit *h*. PLATE.]

schieden werden können. CUÉNOT ist es zuerst gelungen, nachzuweisen, daß die Farbe der Maus nichts Einheitliches sei, sondern durch eine Anzahl Komponenten der Erbsubstanz sich bestimme, die durch wechselnde Kombination die einzelnen Rassen hervorrufen und zugleich auch die Verwandtschaft der Rassen miteinander bedingen. Durch fortgesetztes Züchten ist es nun in letzter Zeit namhaften Forschern gelungen — erwähnt seien CUÉNOT, CASTLE, DURHAM, HAGEDOORN, MORGAN, PLATE —, dieses oben angedeutete Verwandtschaftsverhältnis näher kennen zu lernen und es in bestimmten Erbformeln auszudrücken. So ist man zu der Annahme von 8 Erbfaktoren für die Haarfarbe der einfarbigen Mäuserassen gekommen, die mit ihrer Dominanz oder Rezessivität, ihrer Epistase oder Hypostase das erbliche Verhalten der 128 bis jetzt bekannten Rassen bestimmen.

Im nachfolgenden seien die Erbfaktoren in der von PLATE¹⁾ angewandten Schreibweise aufgeführt:

* C = Konditionalfaktor für Pigmentbildung, c = Fehlen von C = weiß.

E = bewirkt sehr reichliches dunkelkörniges Pigment, wodurch die Wollhaare braun und die Spitzen der Grannenhaare, abgesehen vom äußersten Ende, schwarz oder braun werden; ist also ein Pigmentfaktor; er beeinflußt auch die Augen, indem alle E -Mäuse schwarze Augen haben.

e hingegen hindert die Entwicklung des braunen Farbstoffes, so daß jene Spitzen wenig oder gar kein Pigment enthalten. Die e -Rassen sind daher viel heller und haben immer rote Augen, trotz Gegenwart von C .

H ist ein zweiter Intensitätsfaktor, dessen Wirkungsweise im einzelnen noch der Aufklärung bedarf.

Sein Fehlen ($= h$) veranlaßt eine matte Färbung, in der besonders die gelben und braunen Töne abgeschwächt sind.

D ist ein dritter Intensitätsfaktor, welcher ebenfalls Pigmentbildung unterstützt.

d = Fehlen von D = blassere Färbung, bei manchen Rassen mit einem silbergrauen Anstrich.

A ist ein Verteilungsfaktor und bewirkt, daß der gelbe Farbstoff sich besonders unter den Spitzen der Haare ansammelt, wodurch eine gelbe Endbinde hervorgerufen wird.

¹⁾ L. PLATE, Vererbungslehre. Leipzig, W. Engelmann, 1913. S. 130 ff. Hier ist auch die wichtigste Literatur über die MENDELSche Analyse der Farbrassen der Hausmaus angegeben.

So entsteht bei gleichzeitig dunkler Haarbasis durch *B* die charakteristische Wildfarbe (»Agoutifarbe«) vieler Nager, schwarze Striche auf gelbem Grunde . . .

a = Fehlen von *A* = Fehlen des Gegensatzes zwischen der gelben oberen und der dunklen unteren Haarportion . . .

B ist ein Erregungsfaktor und erzeugt den dunkelkörnigen Farbstoff, welcher bei dichter Zusammenlagerung schwarz oder schwärzlich erscheint; als *b* erscheint er blasser = braun oder gelb.

Br ruft einen braunen, körnigen Farbstoff hervor, vielleicht auch den diffus gelben der weißgelben Rasse.

Y ist ein Erregungs- und Verteilungsfaktor, welcher orangegelbe Farbe in der oberen Haarahälfte hervorruft, während die untere hell bleibt.

y = Fehlen von *Y*.

Y ist epistatisch über *B* und *Br*, was um so auffälliger, als dieser Faktor der Wildform fehlt.«

Die Erbformeln der Farbenrassen würden danach folgende sein:

orange ¹⁾ ,	<i>or^s</i> (<i>D</i>)	=	<i>C E Y y A B Br H D</i> ,
verwaschen orange,	<i>or^s</i> (<i>d</i>)	=	<i>C E Y y A B Br H d</i> ,
wildfarbig,	<i>wi^s</i> (<i>D</i>)	=	<i>C E y A B Br H D</i> ,
verwaschen wildfarbig,	<i>wi^s</i> (<i>d</i>)	=	<i>C E y A B Br H d</i> ,
zimtgelb	<i>ge^s</i> (<i>D</i>)	=	<i>C E y A b Br H D</i> ,
verwaschen zimtgelb,	<i>ge^s</i> (<i>d</i>)	=	<i>C E y A b Br H d</i> ,
schwarz,	<i>s^s</i> (<i>D</i>)	=	<i>C E y a B Br H D</i> ,
blau,	<i>bl^s</i> (<i>d</i>)	=	<i>C E y a B Br H d</i> ,
schokoladen,	<i>schoc^s</i> (<i>D</i>)	=	<i>C E y a b Br H D</i> ,
verwaschen schokoladen,	<i>schoc^s</i> (<i>d</i>)	=	<i>C E y a b Br H d</i> ,
orange,	<i>or^r</i> (<i>D</i>)	=	<i>C e Y y A B Br H D</i> ,
verwaschen orange,	<i>or^r</i> (<i>d</i>)	=	<i>C e Y y A B Br H d</i> ,
graugelb,	<i>grge^r</i> (<i>D</i>)	=	<i>C e y A B Br H D</i> ,
verwaschen graugelb,	<i>grge^r</i> (<i>d</i>)	=	<i>C e y A B Br H d</i> ,
gelb,	<i>ge^r</i> (<i>D</i>)	=	<i>C e y A b Br H D</i> ,
verwaschen gelb,	<i>ge^r</i> (<i>d</i>)	=	<i>C e y A b Br H d</i> ,
silberfarben,	<i>si^r</i> (<i>D</i>)	=	<i>C e y a B Br H D</i> ,
verwaschen silberfarben,	<i>si^r</i> (<i>d</i>)	=	<i>C e y a B Br H d</i> ,
weißgelb,	<i>wge^r</i> (<i>D</i>)	=	<i>C e y a b Br H D</i> ,
verwaschen weißgelb,	<i>wge^r</i> (<i>d</i>)	=	<i>C e y a b Br H d</i> .

¹⁾ Die orangefarbigten Rassen werden von den Engländern als yellows bezeichnet.

Die weißen Mäuse, die den Faktor *c* haben, variieren in der Zusammensetzung der Erbformeln ebensosehr, wie die farbigen, sind aber äußerlich nicht unterscheidbar. *h*-Rassen nimmt man bisher an bei den Rassen *or^s*, *wi^s*, *ge^s*, *s^s*, *schoc^s*, *grge^r*, *si^r* und *wge^r*. Außerdem unterscheidet man noch drei Faktorenpaare für Scheckung, die aber in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigt werden können. Dazu kommen die von DURHAM und PLATE (1913) schon beschriebenen »sables«, auf die ich unten noch des näheren zurückkomme.

II. Aufgabe der vorliegenden Arbeit und Material.

Die Rassen unterscheiden sich alle in der Farbe. Was ist aber im Grunde die Farbe? Ein rein äußeres Merkmal, ja im Grunde nur ein subjektiver Eindruck, den unser Auge hat. Über das, was wirklich vererbt wird, wissen wir also recht wenig. Es wäre z. B. denkbar, daß zwei Mäuse gleichfarbig wären und deshalb zur selben Rasse gerechnet würden, obwohl in den Pigmentierungsverhältnissen prinzipielle Unterschiede beständen. Um also über die Erbllichkeit der Farbenrassen genauer urteilen zu können, müssen wir die histologischen Verhältnisse kennen, durch welche die Farben bedingt werden. Die Pigmentierungsverhältnisse durch eine mikroskopische Analyse aufzudecken ist daher der Zweck vorliegender Arbeit. Durch die Pigmente wird die Haarfarbe erst hervorgerufen. Es soll darum gezeigt werden, welche Pigmentierungsverhältnisse die Haarfarbe der verschiedenen Rassen erzeugen und welches Licht von den hierbei gewonnenen Resultaten auf die einzelnen Erbfaktoren fällt. Namentlich wäre festzustellen, ob jeder Faktor eine makro- oder mikroskopisch nachweisbare spezifische Wirkung ausübt, oder ob die Erbfaktoren einer Rasse so zusammenwirken bei der Erzeugung der Farbe, daß der Anteil jedes einzelnen an dem Gesamtbilde sich nicht weiter erkennen läßt.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor PLATE, dem ich auch an dieser Stelle für die liebenswürdige Unterstützung, die er meiner Arbeit zuteil werden ließ, meinen tiefgefühlten Dank sage, stellte mir für diese Untersuchung die aufbewahrten Felle seiner Zuchten bereitwilligst zur Verfügung.

Da das charakteristische Rassenmerkmal die Farbe des Rückens ist, entnahm ich die beschriebenen Haarproben immer nur der Rückengegend, und zwar hauptsächlich der Mitte derselben.

III. Bau der Haare.

Im folgenden möchte ich nun, um das Verständnis für die Pigmentverhältnisse zu erleichtern, eine Beschreibung des Haares der

Fig. 1.

Fig. 2.

Maus geben. Es ist ein Hohlzylinder dessen Weite wechselt und der oben in eine Spitze ausläuft. In der Mitte oder oberhalb derselben ist das Haar am dicksten. Es wird von der Basis her langsam dicker, um sich oberhalb der Mitte rasch zu verjüngen. Histologisch unterscheidet man am Haar das Oberhäutchen, die Rinde und die Markelemente. Alle Teile bestehen aus verhornten Zellen.

Die Oberhäutchen sind hier und da an den Tafelzeichnungen erkenn-

bar. Die Konturen der einzelnen Haarzellen sind nicht sichtbar. Die Markbestandteile hängen mit denen der Rinde zusammen, indem sie zapfenartig in den Hohlraum des Haares hineingreifen. Wegen ihrer Form (s. Textfig. 1) nenne ich sie Markzellpakete oder -Polster. Der Zusammenhang der Mark- mit den Rindenelementen ist an jedem Mäusehaar im Mikroskop leicht erkennbar. Es lassen sich nun zwei Arten von Haaren unterscheiden, Grannen- und Wollhaare. Die ersteren sind gerade, während die Wollhaare Knicke aufweisen (s. Fig. 1 des Textes). Diese rühren von Verengungen am Haare her. An einem Wollhaare befinden sich oft drei und mehr solcher dünner Partien. Im übrigen werden die Wollhaare meist nicht so dick wie die Grannenhaare. Bezüglich der Längenverhältnisse sei festgestellt, daß die Grannenhaare teils gleiche Länge, teils größere Länge haben als die Wollhaare. — Entsprechend der verschiedenen Dicke der Haare ist auch die Markröhre bei ersteren weiter als bei diesen. Das Mark reicht bei den Mäusehaaren sehr weit bis in die Spitze hinauf. Im basalen Teil ist die Markröhre so eng, daß nur eine Reihe von Zellpaketen oder Zellpolstern Platz hat (s. Textfig. 1 bei a). Oberhalb der Basis wird, wie die gleiche Figur zeigt, das Haar dicker. Es werden in den Wollhaaren meist nur zwei Reihen solcher Polster liegen; im Grannenhaar haben dagegen nicht selten sechs bis sieben derartiger Markpakete in der Haarmitte (Textfig. 1, b) Platz. Nach der Spitze zu verengt sich der Markkanal wieder. Es verschwindet eine Reihe Markpakete nach der anderen, bis schließlich nur noch eine Reihe übrig bleibt, deren Elemente stark verkümmert sind (s. Textfig. 1, c). Die äußerste Spitze ist gänzlich massiv (Textfig. 1 d) und besteht nur aus Rinde. Die Knicke der Wollhaare haben ebenfalls stark verkümmerte oder gar keine Markpolster. Der Hohlraum des Haares ist vollständig von Luft erfüllt.

Die Rinde des Haares ist im großen und ganzen in allen Regionen des Haares von gleicher Stärke.

Erwähnt sei, daß das Haar der Maus keinen kreisrunden, sondern ovalen Querschnitt besitzt. Fig. 9, Taf. V stellt einen solchen durch den oberen Teil des Haares dar. Die Markzellen liegen hier in vier Reihen. Der Schnitt zeigt ferner, daß die Pigmente sowohl im Mark, als auch in der Rinde liegen. In vielen Fällen ist das Pigment des Markes jedoch viel dichter zusammengeballt als das der Rinde. Entsprechend der Form der Zellen liegt das Markpigment in mehr oder weniger dichten Klumpen, das Rindenpigment dagegen in Reihen oder aber einzeln. Neben den dargestellten und beschrie-

benen regelmäßigen Markpigmentballen kommen hier und da unförmige, unregelmäßige Klumpen von Pigment vor, wie sie mit besonderer Deutlichkeit die Fig. 3, Taf. V zeigt.

Die Zeichnungen sind nicht als einfache Wiedergaben des mikroskopischen Bildes aufzufassen, sondern ich sah mich hin und wieder genötigt, Einzelheiten zu kombinieren. Wo allerdings erheblichere Abweichungen in den Pigmentierungsverhältnissen eines Falles vorlagen, wie bei der *vis(D)*-Rasse, habe ich das in mehreren Farbenbildern dargestellt. Ferner muß ich zur Orientierung noch sagen, daß ich in den Tafelzeichnungen meist vier verschiedene Regionen des Haares herausgegriffen und gezeichnet habe. Es sind das im wesentlichen die Partien, die annähernd ein Bild des ganzen Haares geben (vgl. Textfig. 1). *a* ist die Haarbasis, aus der ich bald einen höheren, bald einen tieferen Teil dargestellt habe. *b* ist die Region, wo das Haar am dicksten ist, ich nenne sie kurz: die Haarmitte; die Markzellen liegen hier in mehreren Reihen. *c* ist der Subapex, d. h. der Teil unter der Spitze, wo der Markkanal sich stark zuspitzt. *d* ist der Apex, d. h. die Spitze, bestehend aus massiver Rinde. Wo die Pigmentierungsverhältnisse rascher wechselten, habe ich zwei Zeichnungen aus einer Region gegeben und sie mit 1 oder 2 bezeichnet. Die Rindenpigmente habe ich in *a* und *b* nur im optischen Schnitt dargestellt. In *c* und *d* dagegen, wo sie besser zu erkennen sind — wegen ihrer dichteren Lage — und wo sie darum auch mehr bedeuten, habe ich auch Oberflächenbilder gewählt. Fig. *c* ist teils optischer Schnitt, teils Oberflächenbild.

Bevor ich die Resultate der Untersuchung selbst bespreche, möchte ich noch einige Bemerkungen zur Methode der Untersuchung vorausschicken.

IV. Methode der Untersuchung.

Wie schon erwähnt, ist der Hohlraum des Haares mit Luft erfüllt, welche der Untersuchung mit dem Mikroskop große Schwierigkeiten bereitet. Sie macht das Haar vollständig undurchsichtig, da sie das Licht total reflektiert. Die Luft zu entfernen, ist sehr schwer. Die ersten Luftpumpenversuche mittels Wasserstrahls schlugen fehl; durch Kochen glaubte ich die Farbe zu beeinträchtigen, so habe ich mir lange Zeit geholfen, indem ich die Haare zwischen zwei polierten Stahlplatten preßte und dann in Alkohol, Xylol und Kanadabalsam brachte. Erst unter dem stärkeren Vakuum einer GÄDESCHEN

Quecksilberpumpe, die den Druck auf $\frac{1}{1000}$ mm reduziert, wurden viele Haare luftleer. Die Luft drang aber nach dem Evakuieren bald wieder ein, trotzdem die Haare in Xylol unter den Rezipienten gebracht wurden. Später habe ich die Haarproben in Kanadabalsam, der sehr dünnflüssig sein muß, getan und so evakuiert. Aber selbst im fertigen Präparat, während der Balsam eintrocknete, drang noch Luft ein, vielleicht war es auch Xyloldampf, und machte so gute Dauerpräparate unmöglich. Besonders entzogen sich die Wollhaare wegen der überaus engen Markröhre einer genaueren Untersuchung. Dadurch, daß ich die Haare durchschnitt, habe ich etwas Abhilfe geschaffen und so leidlich gute Präparate erhalten. In einer Hinsicht sind aber diese Methoden doch völlig unbrauchbar; man kann die Härchen nie glatt aneinanderliegend auf den Objektträger bringen, so daß die gleichen Regionen mehrerer Haare im Gesichtsfeld des Mikroskopes liegen. Die Übersichtlichkeit und die Möglichkeit, zu vergleichen, ist sehr erschwert. Dem habe ich nun durch Auskochen der Luft abgeholfen. Es ist mir durch Vergleich mit anderen Präparaten gelungen, festzustellen, daß bei vorsichtigem Kochen die Pigmentverhältnisse nicht gestört werden. Ein Büschel Haare wird mit einem Tropfen Glyzerin glatt auf den Objektträger gebracht, darauf legt man vorsichtig das Deckgläschen und kocht über der Spiritusflamme das Präparat aus, jedoch nicht zu lange, sonst treten Trübungen in der Hornmasse auf. Danach wird das Deckgläschen festgekittet. So ist es möglich, einwandfreie Präparate rasch herzustellen.

Eine eingehende Untersuchung der Rassenfarben mit Hilfe des Mikroskopes ist bisher noch nicht vorgenommen worden. Wo man das Mikroskop zur Lupe hinzugezogen hat, ist es meines Wissens nur gelegentlich geschehen. Diese gelegentliche Betrachtung hat aber einen Nachteil ergeben. Man hat dazu die gewöhnlichen Achromatobjektive benutzt, die für eine solche Farbenuntersuchung unzureichend sind. Auch ich habe zu Anfang die gebräuchlichen Linsensysteme benutzt, besonders die homogene Ölimmersion $\frac{1}{12}$. Die Bilder ergaben aber Farbentöne, die nicht vom Pigment herrühren konnten. Es sind das Farben des sekundären Spektrums, von denen dieses System nicht frei ist. Es mußten darum für eine derartige mikroskopische Analyse apochromatisch korrigierte Gläser gewählt werden. Ich möchte an dieser Stelle nicht versäumen, Herrn Professor AMBRONN für manchen praktischen Wink, die Benutzung und Wahl der Linsensysteme betreffend, zu danken. Auch der Firma

Carl Zeiß danke ich, die mir freundlichst eine apochromatische Öl-immersion mit Zubehör leihweise überließ. So war es mir möglich, bei 500facher Vergrößerung die Objekte mit apochromatischer Öl-immersion 2 mm num. Apert. 1,30 und Kompensationsokular 4 zu untersuchen.

Wenn man bedenkt, daß ein kleines Wölkchen, dessen Licht ins Mikroskop fällt, den Farbeindruck schon ändert, wird man es verstehen, daß ich die Farbe immer nur bei blauem Himmel bestimmt und wiedergegeben habe. Ebenso war es für diesen Zweck erforderlich, das Lichtbüschel voll auszunutzen. Dazu gehört einmal das Arbeiten mit offener Blende, und außerdem muß der Übergang des Lichtstrahls von der Kondensorlinse bis zum Objektiv durchaus homogen sein. Man erreicht das, indem man auch zwischen Kondensorlinse und Objektträger Öl bringt.

V. Die Pigmentierung der Mäusehaare im allgemeinen.

Doch nun zu den Untersuchungen selbst. Ich wende mich zunächst der Pigmentierung im allgemeinen zu: Die gewöhnliche Öl-immersion $\frac{1}{12}$ läßt die Hornmasse des Haares diffus gelb, grün oder violett erscheinen. Bei Benutzung des Apochromaten fallen diese Farben sofort weg, und die Hornmasse erscheint durchaus hyalin. Die Farben der einzelnen Rassen sind die Wirkung eines in Körnchen auftretenden Farbstoffes. Die Form und Größe dieser Körnchen variiert. Ihre Veränderlichkeit ist nicht ohne Bedeutung für die verschiedene Farbe (s. S. 94, 100). Nicht selten sind Pigmentkörnchen zu einer kompakten, homogenen Masse verschmolzen. Diese Erscheinung haben wir jedoch nur bei gelbem Farbstoff. Wenn in der Literatur außer dem körnigen ein diffuses, gelbes Pigment hier und da erwähnt wird, so ist die Annahme eines solchen irrig. Es gibt kein diffuses Pigment, es gibt nur körnchenartiges. Allerdings hat man bei Benutzung nicht farbenreiner Gläser den Eindruck, als wäre gelbes, diffuses Pigment vorhanden. So erklärt sich wohl die bisherige Annahme eines diffusen, gelben Farbstoffes. Es resultieren also die drei Tatsachen:

- 1) die Hornmasse des Haares ist hyalin;
- 2) diffuses Pigment fehlt;
- 3) die Pigmente haben meist Körnchenform.

Die Rand- oder Rindenpigmente treten von der Haarmitte ab erst in nennenswerten Mengen auf. Indem sie nach der Spitze zu

dichter werden, bilden sie gewissermaßen einen Mantel um die Markpigmente herum. In intensiv gefärbten Haaren ist dieser Mantel in der Spitze nahezu undurchsichtig, so daß man von den Binnenpigmenten nichts mehr sieht. Das ist z. B. der Fall bei den Haaren der *s*^s-Maus.

Der Farbenton, die Qualität des Farbstoffes, variiert zwischen gelbbraun und schwarz. Das einzelne Körnchen jedoch scheint eine Grundfarbe zu haben, braun, das drei Abweichungen erleidet, nach Gelb, nach Rot und nach Grau. Die *E*-Rassen, also die schwarz-äugigen Tiere, haben reines Braun oder Abweichungen nach Rot und Grau, während bei den *e*-Rassen reines Braun mit Abweichungen nach Gelb häufiger ist. Diese Behauptung, die *E*-Rassen betreffend, berührt jedoch nicht die orangefarbenen Mäuse. Es ist selbstverständlich, daß beim Zustandekommen der Haarfarben außer der optischen Qualität des Farbstoffes in erster Linie die Menge und Dichte der Anordnung des Pigments mitwirkt. Dunkelrotes Blut sieht, um ein Analogon anzuführen, unter dem Mikroskop gelblich aus, weil man da immer nur einzelne Blutkörperchen sieht. Ebenso erscheinen die einzelnen Pigmentkörnchen des schwarzen Haares grau- oder erdigbraun, und erst infolge der großen Menge von Körnchen, die sich hier zusammenballt, bekommen wir den Farbeneindruck schwarz. Vor allem sind es die Markpigmente der Basis, welche häufig ziemlich dicht liegen, während die der Spitze viel lockerer angeordnet sind. Darum erscheinen die Spitzen, genau betrachtet, oft heller als das Unterhaar, ein Umstand, der bei Tieren, die den Agouti-charakter (= *A*) nicht besitzen, leicht gelbe oder braune Endbinde vortäuscht. Das ist besonders dann möglich, wenn man das betreffende Fell vergleicht mit einem Agoutifell, das keine deutlich ausgesprochene Endbinde aufweist. So kann man junge blaue Mäuse z. B. verwechseln mit jungen wildfarbigen *d*-Tieren. Ich möchte jedoch schon hier feststellen, daß der Agouti-charakter nur auf Anwesenheit zweier in der Qualität verschiedener Farbstoffe im selben Haar zurückzuführen ist. Bei mikroskopischer Untersuchung ist also obige Erscheinung mit der typischen gelben Endbinde nicht zu verwechseln.

Ein anderer Faktor, der die Farbe des Felles mitbestimmt, ist die Lage des Pigmentes.

Naturgemäß liegen die Markpigmente tiefer im Haar als die Rindenpigmente, sind also von mehr Hornmasse überdeckt. Das an sich vielleicht hellbraune Körnchen kann daher nicht mit der ganzen Intensität seiner Farbe wirken. Sein Licht muß durch eine relativ

dicke Hornmasse hindurch, ehe es in uns eine Farbenempfindung erzeugt. Infolgedessen büßt es an Lichtstärke ein, ähnlich einer mit Deckweiß abgestumpften Farbe. Das ist allerdings auch bei den Randpigmenten der Fall, welche auch etwas von Hornsubstanz überlagert sind, aber in geringerem Maße. Ich möchte darum schon aus diesem Grunde den Randpigmenten größere Bedeutung zusprechen. Die stärkere Wirkung der Rindenpigmente, die nicht etwa nur von mir vermutet wird, sondern zu deren Annahme eine mikroskopische Betrachtung geradezu zwingt, beruht aber zum größeren Teil auf einer anderen Tatsache.

Die Randpigmente treten hauptsächlich im oberen Teil des Haares auf. Gerade die Spitze des Haares von der Mitte ab kommt aber vornehmlich bei der Farbwirkung zur Geltung, da der untere Teil des Haares von ihr verdeckt wird. Bei glattem Fell ist darum von der Färbung der unteren Partien nichts oder nur sehr wenig zu erkennen. Man muß da schon das Haar aus seiner glatten Lage aufrichten, oder die Felle knicken (s. PLATE, Vererbungslehre, Tafel I und II). Die Rassen *ge^s* und *or^s*, ferner *ge^r(d)* und *wge(D)* sehen sich in einigen Individuen sehr ähnlich, solange man nicht das Haar aufrichtet, ein Beweis für die größere Bedeutung der Pigmente in den oberen Haarpartien und im speziellen der Randpigmente.

Die obenerwähnte Tatsache, daß die Pigmente nicht mit der ganzen Farbintensität zur Wirkung kommen, wolle man zum Verständnis der dieser Arbeit angehängten farbigen Tafeln berücksichtigen. Man kann von ihnen aus auf die Farben der Felle nur dann schließen, wenn man sich den Farbenton der Tafeln in seiner Intensität abgestumpft oder auch, z. B. bei *s^s*, durch Massenwirkung verstärkt denkt.

Zum Zustandekommen der Haarfarbe trägt auch die im Haar eingeschlossene Luft nicht unwesentlich bei. Die Farbe einer blauen Maus rührt beispielsweise nicht ausschließlich von dem Pigment her; denn das ist, wie aus Fig. IV, Taf. V hervorgeht, dunkelbraun. Woher also die blaue Farbe? Ich glaube den blauen Schimmer hier ebenso erklären zu müssen, wie den Silberschimmer bei *schoc^s(d)*, Fig. V, Taf. V: Beide entstehen durch totale Reflexion des weißen Lichtes. Daß die Wirkung einmal Silber- und einmal Blauschimmer ist, liegt allerdings an der spezifischen Pigmentierung. Auch die Sorte »silver brown, dilute agouti« der Engländer, die mit unserer *wi^s(d)* identisch ist, hat diesen Silberreflex. Die Untersuchung ergab denn auch sowohl bei den aus England bezogenen dilute agouti,

als auch bei den hier gezogenen *wi^s(d)*, daß in den einzelnen Haaren bestimmte Stellen pigmentleer sind. Der beste Beweis, daß die Luft zur Farbe des Haares beiträgt, ist die weiße Maus, deren Haare völlig pigmentleer sind. Die Haare sehen aber nicht horngrau aus, sondern weiß, und zwar infolge totaler Reflexion des weißen Lichts durch eingeschlossene Luft. Je mehr Pigmente mitwirken, desto mehr nimmt das Haar farbigen Schimmer an: zunächst den Silberton, im weiteren dunklere Töne, wie die Blaufärbung. Daß der Silberreflex fast nur bei *d*-Mäusen ausgesprochen zu finden ist, entspricht durchaus obiger Erklärung, da Pigmentmangel bei ihnen häufiger ist als bei *D*-Tieren.

So hätten wir also außer der Qualität des Farbstoffes drei Faktoren, die beim Zustandekommen der Rassenfarben mitwirken: die Menge, die Lage des Pigmentes und die im Haar vorhandene Luft. Letzterer ist aber mit dem Mengenfaktor verquickt; denn je mehr Pigment, desto weniger kann die Luft wirken. Die Lage des Pigmentes ist nach zwei Seiten hin von Bedeutung. Es ist die Feststellung wichtig, ob Rinden- oder Markpigmente vorhanden sind und ob die basale oder die obere Haarpartie reicher pigmentiert ist.

Nach diesen Ausführungen über die Pigmentierung im allgemeinen wende ich mich den Befunden über die einzelnen Rassen zu.

VI. Die Pigmentierungsverhältnisse der einzelnen Farbenrassen.

PLATE hat die von mir untersuchten Rassen seiner Zuchten in einzelnen Veröffentlichungen, besonders 1913 in seiner »Vererbungslehre«, bereits beschrieben. Da ich die Beschreibung der Pigmentierungsverhältnisse mit einer solchen des Felles zu vergleichen habe, schicke ich PLATES Beschreibung der Untersuchung jeder einzelnen Rasse voraus.

A. Die schwarzäugigen (= CE) Mäuse.

1. Die orangefarbigen Mäuse (Taf. V, Fig. 1).

PLATE 1913 schreibt: »*CEYyABBrHD* bis *CEYyabBrHD*. Farbe tieforangegelb, Unterhaar hell, Augen schwarz, sehr schöne Rasse, welche mit keiner anderen verwechselt werden kann. Wie CUÉNOT zuerst zeigte und durch CASTLE und DURHAM bestätigt wurde, wird sie immer nur im heterozygoten Zustande (*Yy*) angetroffen. — — Der Faktor *Y* läßt *A* unberührt, weshalb das gelbe Pigment die obere Haarhälfte erfüllt. *Y* ist aber epistatisch über *B*

und *Br* und daher erscheint die untere Hälfte hell. — — Die zugehörige *d*-Form ist nach DURHAM cremefarbig und ebenfalls immer heterozygot. LITTLE behauptet, daß cremefarbige Tiere durch einen besonderen Verdünnungsfaktor hervorgerufen werden, weil sie echte schwarze und braune Junge (mit *D*) werfen können, während die echte *d*-Form variieren soll zwischen Tieforange bis Helleremefarbig, aber immer eigentümlich verwaschen aussieht. Wahrscheinlich hat LITTLE eine Rasse von der Zusammensetzung *YyaBbBrhD* vor sich gehabt. Eine Sorte, bei welcher die Orangefarbe deutlich blasser ist, hat nach HAGEDOORN die Einheiten *abbrH*.^{*} Die mikroskopische Untersuchung stellte in beiden *or*^s-Formen gelbbraunes Pigment fest, das bei der *D*-Form ein wenig rötlich erschien. Das Gelb ist so hell leuchtend, daß die Hornmasse davon ganz übergossen erscheint. Bei beiden *or*-Tieren liegen die Markpigmente basal und in der Mitte ziemlich dicht, bei *D* auch noch in der Spitze. Die *d*-Form weicht in der Pigmentierung der Spitze von *D* ab. Die Markpigmente der *d*-Maus liegen hier sehr spärlich, auch Rindenpigmente fehlen fast ganz, die doch bei *D* — wenigstens in der Spitze — mäßig dicht auftreten. Die Haarspitze der *d*-Maus ist also fast unpigmentiert, die der *D*-Form ist pigmentiert.

Die beobachtete Rotfärbung scheint Altersfärbung zu sein, tritt jedoch nur bei *D*-Formen auf. Ich habe in der Zeichnung nur die normale Farbe dargestellt. Charakteristisch für *d* ist, daß sich in dem Fell eine beträchtliche Anzahl von Haaren mit unregelmäßig wechselnder Pigmentmenge und plötzlich aussetzender Pigmentierung findet. Wenn man mit diesem Resultate die Fellfarbe vergleicht, so kann man sich die blässere Färbung der *d*-Tiere ohne weiteres aus dem Mangel an Pigment im oberen Teil des Haares, insbesondere aus dem fast völligen Fehlen von Randpigmenten dieser Region erklären.

2. Die wildfarbigen Rassen (Taf. V, Fig. 2 und II).

PLATE 1910: > — — Durch *E* und *A* entsteht die charakteristische Agoutizeichnung, nämlich schwarze, mit bloßem Auge noch deutlich sichtbare Striche auf gelbem Grunde. Die *d*-Rasse sieht schwärzlicher aus, weil weniger gelbes Pigment vorhanden ist. Faltet man das Fell etwas hinter den Vorderbeinen quer der Breite nach, so daß die vordere Partie von der hinteren verdeckt wird und an der Kante die Haare in ganzer Länge zu übersehen sind, so zeigt sich, daß — wie bei allen *d*-Rassen, welche gleichzeitig *A* besitzen — die gelbe

Endbinde viel weniger deutlich und scharf abgesetzt ist, als bei der gelbwildfarbigen Rasse. — —

PLATE 1913: » — — Sie (die wilde Hausmaus) enthält nicht *Y*, was zu der Auffassung zwingt, daß *Y* einmal durch progressive Mutation während der künstlichen Züchtung neu hinzugekommen sein muß. Die unteren drei Viertel der Wollhaare sind durch *B* und *D* tiefschwarz. Das Ende erscheint durch *A* und *D* deutlich gelb. Die Wollhaare werden überragt von einzelnen längeren Grannenhaaren mit dunklerer Spitze (durch *E*). Indem die Haare sich nicht genau decken, kommt die charakteristische ‚Agoutizeichnung‘, gelb mit schwarzen Strichen, zustande. — — Die *d*-Rasse (*C E y A B Br H d*) zeigt noch weniger Gelb in der terminalen Region der Wollhaare (als die *h*-Rasse), wodurch eine verwaschene Färbung mit silbergrauem Schimmer hervorgerufen wird.«

In vorstehenden Ausführungen über die wildfarbenen Rassen nimmt PLATE an, die normal langen Haare dieser Rassen seien sämtlich Wollhaare und nur die vereinzelt längeren mit dunklerer Spitze seien Grannenhaare. Es trifft zwar zu, daß die vereinzelt längeren mit dunklerer Spitze ausschließlich Grannenhaare sind, doch finden sich Grannen- oder Stichelhaare — also die gestreckt und ohne Knick sind — in größerer Anzahl auch unter den normal langen Haaren. Die Haare mit gelber Endbinde können sein Grannen- und auch Wollhaare, die ohne Endbinde sind meistens Grannenhaare, und zwar kürzere sowohl wie längere. Wir haben, wie aus diesen Erörterungen ersichtlich, hier eine bezüglich der Farbe heterogene Zusammensetzung der Felle aus Haaren mit gelber Endbinde und ohne solche. Da die Erscheinung ziemlich weite Verbreitung unter den Mäuserassen besitzt, haben wir uns noch an anderer Stelle im allgemeinen damit auseinanderzusetzen. Hier will ich nur noch erwähnen, daß die Zahl der eingestreuten schwarzen Haare schwankt, jedoch ziemlich beträchtlich sein kann. In einigen Präparaten betrug sie die Hälfte aller Haare. Die mikroskopische Untersuchung ergab für die Pigmentierung der schwarzen Haare, daß sie z. T. den gewöhnlichen Haaren der schwarzen Maus gleichen. Das Braun dieser Haare kann ein zweifaches sein, bei einigen neigt es zum Grau, während andere schwarze Haare derselben Wildmaus etwas mehr rötlich sind (s. Fig. 4 s^s, Taf. V). — Für den Rassencharakter sind nun die Haare mit gelber Endbinde wichtiger. Fig. 2 stellt ein solches dar. Die Pigmente sind hier sehr dicht gelagert, sie erscheinen im basalen Teil völlig schwarz. Nur hier und da fällt Licht hindurch und ver-

rät eine graubraune Färbung. Die Figur stellt ein Wollhaar dar. In *a* ist es dicht unter einem Knick getroffen und nimmt daher hier an Dicke ab. Von der Mitte ab haben wir dann gelbbraunen Farbstoff, der ebenfalls dicht liegt und erst in der Spitze geringer wird. Die Rindenpigmente beginnen in der Mitte, sie sind dicht gelagert und haben dieselbe Farbe wie die darunter befindlichen Markkörnerchen. Das Gelb der Rindenpigmente der Spitze wechselt. Es ist in einigen mehr dem Braun genähert als in anderen Tieren. In der Zeichnung sind beide Formen unter *c* und *c*₂ dargestellt. So erklären sich sowohl die ziemlich helle braune Farbe wie auch das dunklere Unterhaar aus der Beschaffenheit und der Lage der Pigmente. Die gelbe Endbinde nimmt entgegen PLATES Annahme einen größeren Teil des Haares ein als das obere Viertel; sie reicht ziemlich weit zur Mitte hinab.

Die schwarzen Striche auf gelbem Grunde rühren nicht etwa, wie man leicht glauben könnte, von dem dunkleren Untergrunde her, der hier und da durch die gelben Spitzen hindurchschaut. Das ist schon aus dem Grunde nicht möglich, weil man sie selbst bei völlig glattem Fell sieht. Das dunkle Unterhaar stumpft nur im allgemeinen die Farbe ab. Die schwarze Strichelung rührt m. E. von den vielen eingestreuten schwarzen Haaren her. Bei der Besprechung des Faktors *A* soll diese Erscheinung noch des weiteren erörtert werden.

Heterogen in der Zusammensetzung ist auch das Fell der wildfarbigen *d*-Rasse. Auch hier sind es dieselben schwarzen Haare wie bei *D*, die z. T. über die anderen hinwegragen; auch hier treten sie in bedeutender Zahl auf. Unter dem binokularen Präpariermikroskop, das ich zu Hilfe nahm, fand ich braune und schwarze Haare, die bei einigen Individuen beide in ungefähr gleicher Anzahl auftraten. Diese Beobachtung wurde durch das Mikroskop dahin ergänzt, daß die basale Partie der der *D*-Form gleicht, sowohl in der Qualität, wie in der Menge der Pigmente; im mittleren Teil wird die Pigmentierung schwächer und der Farbenton geht oberhalb der Mitte in Braun über, das aber nicht so intensiv ist wie bei *D*. Randpigmente sind hier nur dünn gelagert, nehmen nach der Spitze hin jedoch etwas zu. Das Braun der Endbinde nimmt auch nicht einen so großen Teil des Haares ein wie in der *D*-Form. So erklärt sich die weniger deutlich und scharf abgesetzte Binde. Eine Variation unter den *vis*^s(*d*)-Mäusen scheinen mir die mit »silbergrauem Schimmer« zu sein. Ein von mir untersuchtes Exemplar dieser Sorte gehörte zu den dilute agouti der Engländer. Die Haare zeigten die Eigentümlichkeit, daß

die Pigmentierung da, wo das schwarze in braunes Pigment übergehen mußte, völlig oder fast völlig aussetzte. Erst unterhalb der Spitze traten wieder Pigmente, nämlich braune, auf. Die Silberfarbe wäre also auch hier auf völliges Fehlen von Pigment in gewissen Regionen zurückzuführen. Ich glaube damit die Erörterungen über die wildfarbigen Mäuse abschließen zu können und wende mich jetzt den zimtgelben zu.

3. Die zimtgelben Mäuse (Taf. V, Fig. 3 und III).

PLATE 1913 schreibt: »Die zimtgelben Mäuse stehen den wildfarbigen sehr nahe, doch ist die dunklere Unterfärbung weniger intensiv, weil *B* durch *b* ersetzt ist. Daher ist die dunkle Strichelung des Rückens weniger auffällig, und das Gelb tritt um so mehr hervor. Die Tiere sind, verglichen mit den wildfarbigen Mäusen, mehr rotgelb gefärbt.«

1910: »Die Grannenhaare sehen unter der Lupe dunkelbraun aus (bei *wi* schwarz) und die äußerste Spitze der Wollhaare ist weißlich (bei *wi* schwarz). Im Alter nimmt das Gelb der *d*-Form eine rotbraune Färbung an, namentlich auf der hinteren Hälfte des Rückens.«

Auch hier ergab sich eine heterogene Zusammensetzung des Felles, die demnach allen schwarzäugigen Agoutis eigen ist. Hier sind es jedoch, entsprechend dem weniger dunklen Pigment dieser Rasse, keine schwarzen Haare, sondern braune. Der größte Teil der Haare des *D*-Tieres besitzt gelbe Endbinde. Fig. 3, Taf. V stellt die Pigmentierung dieses Tieres dar: schokoladenbraune Farbe, im basalen Teil sehr dicht gelagert, in der Mitte an Menge zunehmend, geht oberhalb der Mitte in deutliches Gelbbraun über. Die Randpigmente sind in der Mitte noch in geringerer Menge, nehmen in der Spitze aber sehr zu. Hier liegen sie sehr dicht. Die eingestreuten dunkleren Haare stimmen mit den beschriebenen bis auf die Endbinde überein. Sie behalten im oberen Teil die schokoladenbraune Farbe.

Eine Betrachtung des Felles mit dem Präpariermikroskop ergab auch hier, daß die »dunkle Strichelung« auf dunklere, z. T. aus dem Gelb hervorstechende, längere Grannenhaare zurückzuführen sei. Von der *d*-Sorte (Taf. V, Fig. III) haben mir Felle vorgelegen, die sehr voneinander abwichen. Sie glichen sich jedoch alle in einem Merkmal, dem der — gegenüber *D* — abgestumpfteren Gelbfärbung. Der Agouticharakter war bei einigen sehr schwach ausgeprägt, was sich

bei der mikroskopischen Untersuchung als Folge einer sehr starken Beimengung von dunkleren Haaren, d. h. von solchen ohne Endbinde, erwies. Die Farbe des einzelnen Körnchens ist rötlichbraun, anscheinend etwas weniger rötlich als bei $ge^s(D)$. Die Binnenpigmente liegen in der Basis dicht, im oberen Teil weniger dicht. Über der Mitte beginnen die Randpigmente zunächst dünn, werden in der Spitze jedoch dichter. Die Endbinde ist auch bei $ge^s(d)$ durch gelbes Pigment bedingt. Wenn das Fell der d -Form dunkler erscheint als das von D , so ist die Ursache hier wohl nur zum Teil auf größere Mengen gelber Randpigmente bei D zurückzuführen. Andernteils liegt es an der größeren Zahl dunkler Haare bei d .

4. Die schwarzen und die blauen Mäuse.

(Taf. V, Fig. 4 und IV.)

PLATE 1913: »Wird B durch E und D zu intensiverer Pigmentbildung angeregt, so entsteht die gewöhnliche schwarze Maus, während in Gegenwart von d das Schwarz matter und abgestumpfter erscheint. — Der scharfe Gegensatz zwischen dunkler Basis und gelber Endbinde fällt hier fort.« Beide Sorten sind unverkennbar. Die Farbe der Körnchen ist bei beiden dieselbe braungraue. Die Pigmentklumpen des Markes sind bei s^s sehr groß und dicht, erscheinen im Mikroskop völlig undurchsichtig, schwarz. Sie liegen auch in der Spitze noch dicht. Sehr dicht gelagert sind auch die Randpigmente. Sie bilden hier einen völlig undurchsichtigen Mantel um die anderen herum. Sie reichen bis in die äußerste Spitze hinauf.

Über den blauen Glanz der aBd bitte ich die früheren Ausführungen (S. 83) zu vergleichen. Die Binnenpigmente liegen hier über der Mitte, abweichend von s^s , dünner. Randpigmente sind hier erheblich weniger zu finden als bei s^s . Das wird in erster Linie auf d , wie auch bei den anderen Rassen, zurückzuführen sein.

5. Die schokoladenfarbigen Mäuse (Taf. V, Fig. 5 und V).

PLATE 1913: » $CEyab$ — die bekannten braunen Mäuse, während die zugehörigen d -Tiere silberbraun aussehen, wobei der braune Ton oft stark zurücktritt.« Der Ton der einzelnen Körnchen ist bei beiden braun, doch bei D sieht er mehr rötlich aus als bei d . Fig. 5 stellt ein D -Haar dar. Es fanden sich dichte Ballen in der Basis und in und über der Mitte, die Spitze zeigt dünnere Lage. Hier treten aber die Randpigmente in die Erscheinung. Sie bilden einen

dichten Mantel, jedoch nicht in dem Maße wie bei s^s . Die hellbraunen Körnchen in der Rinde des Haares, also dicht unter der Oberfläche, im Verein mit den ebenfalls dichten Binnenpigmenten dürften eine hinreichende Erklärung geben für die satte, braune Farbe dieser Maus.

Auch die $schoc^s(d)$ -Form (Fig. V) hat in der Basis ziemlich dichte Pigmentierung, ebenso in der Mitte; in der Spitze liegen die Körnchen dünn. Entscheidend ist jedoch auch hier wieder, daß die Rindenpigmentierung derjenigen der D -Form beträchtlich nachsteht. Die Ursache des Silberreflexes ist bereits besprochen.

B. Die rotäugigen (= Ce) Rassen.

1. Die orangefarbigten Mäuse (Taf. VI, Fig. 1 und I).

PLATE (1913) sagt: »— — ebenfalls immer heterozygot. Sie ist heller gefärbt als die vorige (= or^s), aber immer noch deutlich orangegelb. Sie kann leicht mit den gelben Mäusen verwechselt werden, welche bei genauer Untersuchung aber an der dunklen, grauen Haarwurzel zu erkennen sind.« Gerade zu dem letzten Kriterium möchte ich sagen, daß es wohl kein absolut sicheres ist. Bei älteren $or(D)$ findet man sehr häufig eine von der Farbe des oberen Teiles abweichende Haarwurzel. Die Basis erscheint zwar nicht dunkler als die Spitze, aber gebleicht. Ähnliches läßt sich auch bei $schoc^s(D)$ und s^s nachweisen. PLATE weist 1910 auch schon in einer Bemerkung darauf hin: »die basale Hälfte erscheint bei $schoc^s$ und s^s heller als die terminale«. Die Erscheinung erklärt sich aus einer schon früher diskutierten Beobachtung: die Basis enthält nur Markpigmente, die infolge ihrer tieferen Lage im Haar nicht mit derselben Intensität wirken können wie die Rindenpigmente. Daher die bleichere Farbe.

Die Färbungsverhältnisse von $or^r(D)$ sind in Fig. 1 und I, Taf. VI dargestellt. Ein leuchtendes Gelbbraun, das mit seinem großen Lichtbrechungsvermögen die ganze Hornmasse wie bei or^s scheinbar übergießt, ist im basalen Teil nur mäßig dicht, im terminalen dagegen dichter gelagert. Die Randpigmente liegen ebenfalls nur mäßig dicht. Den Ausschlag bei der Unterscheidung von $or^r(d)$ scheinen auch hier die Pigmentierungsverhältnisse der oberen Haarahälfte zu geben; denn $or^r(d)$ hat in Basis und Mitte sowohl dieselbe Menge, wie annähernd auch dieselbe Farbe. Fig. I zeigt ein Wollhaar, von dem Basis und Mitte, da sie die gleichen Verhältnisse aufweisen, nur in einer Zeichnung wiedergegeben sind. Die Spitze ist pigmentleer, oder aber fast

pigmentleer. Die Cremefarbe ist also wohl auf diesen Pigmentmangel zurückzuführen. Auch hier habe ich eine häufige Verschmelzung der Pigmentkörnchen zu einer homogenen Masse beobachtet, wie schon bei *or^s*. Es scheint das eine Eigentümlichkeit des spezifisch gelben Farbstoffes zu sein.

2. Die graugelben Mäuse (Taf. VI, Fig. 2 und II).

PLATE (1910) sagt: »Die Graugelben sehen zuerst schmutzig gelb aus, während sie ziemlich ausgewachsen eine rein rotgelbe Rückenfärbung bekommen und dann leicht mit den Gelben verwechselt werden können. Untersucht man jedoch die Beschaffenheit unter der gelben Endbinde, so sind sie bei *grge* wegen des Besitzes von *B* deutlich schwärzlich (bei *CeABD* in stärkerem Grade als bei *CeABd*), bei *ge* hingegen weißgelb. Die Spitzen der Grannenhaare sind ganz oder fast ganz ungefärbt unter der Lupe.« 1913: »— so daß man die Tiere als rötlich braungelb oder rötlich graugelb bezeichnen kann. Die Basalpartie der Haare ist nicht tiefschwarz, sondern nur grauschwärzlich.« Die rötlich braungelben, das sind die *D*-Tiere, zeigen ziemlich intensives Gelb im oberen Teil, infolgedessen ist auch die Basis bei ihnen deutlicher abgesetzt als bei den rötlich graugelben. Letztere sind infolge ihres Gelbmangels mit *si^r(D)* zu verwechseln. Fig. 2, Taf. VI zeigt ein Grannenhaar der *grge(D)*-Form. Es ist ein Haar mit gelber Endbinde. Die Basalpigmente sind dicht und von brauner Farbe mit etwas Graumischung.

Die gelben Pigmente treten schon ziemlich nahe der Mitte auf, die Endbinde reicht also ziemlich weit am Haar hinab. Während auch die Markpigmente des terminalen Teiles noch dicht liegen, kann man das nicht sagen von den Randpigmenten. Sie bilden nur einen sehr wenig dichten Mantel um die Markelemente herum. Die Endbinde wird also wohl in erster Linie eine Wirkung der Markpigmente sein. Immerhin liegen auch die Randpigmente dichter als bei *grge(d)*. Das Fell der letzteren ist rostfarbig braun mit einem schwachen Anflug von gelb. Die Rostfarbe ist auf ziemlich dicht liegende, braungraue Pigmente der Basis und der Mitte zurückzuführen, verquickt mit der Wirkung gelber Endbinden (Fig. II). Das gelbe Pigment erfüllt nur einen kleinen Teil des Haares. Es liegt nur mäßig dicht. Die ebenfalls gelben Rindenpigmente sind sehr vereinzelt. Es bleibt noch übrig eine Erscheinung zu erwähnen, die die beiden Agouti *grge(D)* und (*d*) auszeichnet. Man findet auch hier, wie bei allen schwarzzügigen Agoutitieren, eine Vermischung mit dunkleren Haaren,

d. h. solchen ohne Endbinde. Die Spitzenpigmente haben dieselbe Qualität der Farbe wie die der Basis. Der Faktor *e* macht diese Haare jedoch weniger auffallend als *E*. Die *d*-Tiere enthalten eine größere Zahl solcher Haare, während diese Vermischung bei *grge(D)* auf ein Minimum herabgerückt ist. Die Farbe des *D*-Felles ist auch darum eine gleichmäßig gelbe, was man von *d* nicht behaupten kann.

3. Die gelben Mäuse (Taf. VI, Fig. 3 und III).

PLATE (1910) schildert sie mit den Worten: »Die beiden *ge*-Sorten sind nur bei größerem Material sicher zu unterscheiden, da die Haare der *d*-Form unterhalb der gelben Binde etwas heller gefärbt sind.« 1913: »Die *ge^r(d)*-Rasse ist noch nicht gezüchtet, wenigstens nicht beschrieben worden.« Auch mir scheint es, daß man noch zu wenig übereinstimmendes Vergleichsmaterial der *ge^r(d)*-Rasse besitzt, um ein abschließendes Urteil abgeben zu können. Eins jedoch läßt sich mit Bestimmtheit sagen: außer der lebhaft gelb gefärbten (*D*)-Sorte treten Tiere mit abgestumpfteren Fellfarben auf, die ich für *d* halte. Weitere Studien des erblichen Verhaltens dieser variablen Sorte würden hier nötig sein, um Klarheit zu schaffen. Die mikroskopische Untersuchung ergab für die *D*-Tiere dunkles Pigment, ähnlich dem der Rasse *grge(D)*. Der erdig graue Ton ist hier nicht so stark wie bei *grge*; es ist mehr Braun vorhanden. Die Quantität ist als ziemlich dicht zu bezeichnen; diese Menge ist auch bei den gelbbraunen Binnenpigmenten der Spitze noch anzutreffen. Dasselbe Prädikat gilt den ebenfalls gelben Randpigmenten. In ihnen haben wir m. E. das für die Unterscheidung von (*d*) wichtigste Merkmal. Die von mir untersuchten *ge*-Mäuse mit matterer Farbe, also vermutlich *d*-Charakter, hatten nur wenig Rindenfarbstoffe aufzuweisen. Im übrigen haben die Haare von (*d*) dichtes Binnenpigment in der Basis und regelmäßiges oder rascheres Abnehmen nach der Spitze zu. Hierin glichen sich die Felle eben nicht. Die Randpigmente lagen also bei allen *d* nur dünn, infolge der Verschiedenheit der Markpigmentierung aber waren die Haarspitzen mehr oder weniger pigmentarm. Haare ohne Endbinde fanden sich bei *d*.

4. Die silbergrauen Mäuse (Taf. VI, Fig. 4 und IV).

D- und *d*-Individuen dieser Rasse weichen sehr voneinander ab, äußerlich schon, auffallend aber erst bei mikroskopischer Betrachtung. Das Fell der *D*-Form hat von Silberfarbe eigentlich sehr wenig, man könnte es eher rostfarbig, schmutzigbraun nennen. Wir

finden hier die denkbar regelmäßigste Pigmentierung. Ein rein brauner Farbstoff, in der Basis dicht gelagert, nimmt zur Spitze hin ganz gleichmäßig ab. In der Mitte setzen Randpigmente ein, die nun ihrerseits zur Spitze zunehmen, im ganzen aber nur mäßig dicht liegen. Die Qualität des Farbstoffes ist überall dieselbe (Fig. 4).

si^r(d) (Fig. IV) zeigt sehr unregelmäßige Pigmentierung. Die Farbe entspricht der bei *E* öfters anzutreffenden schwarzbraunen. Die Körnchen ballen sich im Mark der Basis stellenweise überaus stark und in großen Klumpen zusammen. Nach der schönen Silberfarbe zu urteilen, ist es unglaublich, daß solche Mengen schwarzer Farbe kein dunkleres Fell hervorrufen. Alles erklärt sich jedoch aus der Überdeckung der Farbe durch pigmentleere Hornmasse. Die Pigmentierung setzt nämlich in der Basis noch fast ganz aus. Die regelmäßigen Binnenpigmente sind schon in der Mitte sehr dünn und hören bald völlig auf. Vereinzelt treten aber dicke Klumpen im ganzen Haare auf. Im übrigen wirkt die Luft bei dieser Rasse sehr stark mit, die hier durch Randpigmente gar nicht beeinträchtigt wird.

5. Die weißgelben Mäuse (Taf. VI, Fig. 5 und V).

Auch hier ist die Färbung der *D*-Form viel regelmäßiger als bei *d*. Die gelbbraunen Pigmentkörner liegen nur dünn und im Mark des oberen Haarteiles sehr dünn. Dünn gelagert sind ebenfalls die Randpigmente. Und doch sind sie hinreichend, um — wie auch bei silbergrau — intensivere Färbung des Felles zu erreichen. *d* ist auch hier in der Qualität des Farbstoffes von *D* abweichend, eine Erscheinung, die demnach unter den Farbenrassen ziemlich häufig ist. Randpigmente fehlen ihr völlig; dagegen steht sie in der Markpigmentierung *D* nicht nach. Doch sind die Markpigmente ähnlich *si^r(d)* sehr unregelmäßig und liegen fast nur in der Basis in größeren Mengen.

C. Vergleich der schwarzäugigen mit den rotäugigen Mäusen.

Überblicken wir noch einmal die beiden großen Gruppen der *CE*- und der *Ce*-Rassen, so finden wir, daß außer der Färbung des Auges auch die Fellfarbe deutlich verschieden ist. Makroskopisch betrachtet weisen die *E*-Rassen satte, dunklere Farben auf, die *e*-Rassen sind weniger intensiv gefärbt. Dem entsprechen im allgemeinen auch die mikroskopischen Befunde. Die Pigmente der schwarzäugigen Rassen sind — mit Ausnahme von *or^s* — dunkelbraun, und zwar

teils rötlich-, teils graubraun. Demgegenüber läßt sich bei den rötlichen ein starkes Vorherrschen gelben Pigmentes feststellen. Dieser Unterschied ist jedoch nicht so ausgesprochen, daß er allein imstande wäre, die Färbungsverhältnisse zu erklären. Erst wenn wir die Menge des Pigmentes auf beiden Seiten berücksichtigen, ist eine weitere Klärung des ursächlichen Zusammenhanges möglich. Und gerade der Mengenfaktor scheint mir in erster Linie ausschlaggebend zu sein. Es ist jedoch noch ein prinzipieller Unterschied der *E*- und *e*-Pigmente zu erwähnen. Ich hätte ihn vielleicht schon bei den einzelnen Beschreibungen der Rassen feststellen können, habe ihn aber absichtlich verschoben, um ihn hier ausführlicher zu behandeln. — Im allgemeinen Teil habe ich darauf hingewiesen, daß die Form der Pigmentkörnchen wechselt. Und gerade diese Beobachtung hat zur Klärung der Frage nach dem Zustandekommen der Rassenfarben bedeutend beigetragen. Es handelt sich um folgendes: bei allen *E*-Rassen — wieder mit Ausnahme von *or^s* — haben wir ein in großen, kugeligen, gesonderten und scharf konturierten Körnern auftretendes Pigment. Abweichend sind außer *or^s* noch die gelben Pigmente der Endbinden der *A*-Rassen. Da das Pigment in deutlichen, kugeligen Körnchen abgelagert ist, nenne ich es »körnig«. Man kann sagen, alle dunkelkörnigen Pigmente der *E*-Mäuse haben diese Gestalt, also alle dunklen Pigmente der *E*-Rassen sind körnig (Taf. V, Fig. 6).

Ein ursächlicher Zusammenhang zwischen dem körnigen Pigment und den dunklen Farben läßt sich also wohl nicht leugnen, zumal wenn man weiter die entsprechenden Verhältnisse bei *e* untersucht. Die Pigmente bei *e* sind sämtlich kleiner als die von *E*, sie sind nicht so scharf gesondert, weil häufig miteinander verschmolzen, es fehlt ihnen die regelmäßige, kugelige Gestalt und die deutlichen Konturen (Taf. V, Fig. 7). Das Ganze sieht aus wie die vom Radieren auf Papier zurückgebliebenen Krümel. Ich nenne diese Form daher »krümelig«. Außer der Verschmelzung zu unförmigen Klumpen zeigt das krümelige Pigment — jedoch nur das gelbe — eine Verschmelzung zu einer völlig homogenen, gelben Masse (Taf. V, Fig. 8). Da diese drei Formen des Pigments — körnig, krümelig, verschmolzen — sich nicht in jedem Falle wiedergeben lassen, habe ich sie in den Figuren 6—8, Taf. V vergrößert dargestellt. Ich bitte, die Ungenauigkeit der übrigen Bilder in diesem Punkte zugunsten der Genauigkeit im Farbenton entschuldigen zu wollen.

D. Die *h*-Rassen und die »sables«-Mäuse.

Ich bin damit am Ende meiner Ausführungen über die mikroskopischen Befunde der Rassenfarben. Es fehlen noch die *h*-Rassen. Auch von ihnen habe ich Exemplare untersucht, und ich muß sagen, sie von den *H*-Tieren zu unterscheiden — sei es makroskopisch oder mikroskopisch — ist noch nicht mit Sicherheit möglich. Hier muß durch weiteres Züchten erst eine konstante Rassensorte herausgearbeitet werden, ehe eine mikroskopische Analyse einsetzt. Ich habe daher vorläufig davon Abstand genommen, würde mich aber freuen, es bald nachholen zu dürfen.

Auf eine andere, aus England stammende Sorte der Zuchten des Zoologischen Instituts Jena möchte ich noch eingehen; ich meine die »sables«. PLATE sagt (1913) von ihnen: »Eine besondere Abart der orangegelben Mäuse sind die »sables«, welche nach DURHAM einen schwarzen oder braunen Längsstrich in der Rückenmediane haben, welcher verschieden breit sein kann und sich zuweilen im Alter verliert. Sie sind ebenfalls immer heterozygot, und ihr erbliches Verhalten bedarf weiterer Aufklärung.«

Ich habe eine Anzahl dieser Tiere untersucht und glaube in der Lage zu sein, einige wichtige Mitteilungen machen zu können: Der schwarze oder braune Längsstreifen in der Rückengegend dieser Tiere ist darauf zurückzuführen, daß die gewöhnlichen Haare dieser Rasse mit dunkleren Haaren vermenget sind. Man müßte nun, um Klarheit zu haben, welcher Rasse man die sables zuzurechnen hat, erst die normalen Haare untersuchen. Bisher hielt man sie für eine Abart der orangefarbigten Mäuse. Die Mehrzahl der von mir untersuchten sables ließ indes seitlich, also da, wo der Sattel von schwarzen Haaren aufhört, dunkles Unterhaar mit gelber Endbinde erkennen — also Anwesenheit des Faktors *A*. Auch in Einzelheiten glichen diese Haare mit Endbinde denen der schwarzäugigen Agoutis, zu denen ja bekanntlich die zimtgelben und die wildfarbigen Tiere gehören. Nur vereinzelt fand ich Tiere ohne gelbe Endbinde an den Haaren seitlich der sable-Region, die der Rasse *or^s* angehören dürften. Die *A*-sables sind m. E. in erster Linie der Rasse *ge^s*, der Rest der *wi^s* zuzurechnen.

Unter den sables des Zoologischen Instituts fand ich drei von Herrn Professor PLATE gezüchtete und benannte Sorten:

gelb-sable,	abgekürzt <i>ge-sables</i> ,
mittel-sable,	abgekürzt <i>mit-sables</i> , und
schwarz-sable,	abgekürzt <i>s-sables</i> .

Die *ge-sables* haben sehr wenig Schwarz in der Rückengegend; sie tragen im übrigen alle Merkmale der *or^s*-Mäuse. Die eingestreuten dunkleren Haare sind meist nur in der apikalen Region, seltener in ganzer Länge, mit dunkleren Pigmenten versehen. Die *sable*-Mäuse sind also hier tatsächlich eine Abart der *or^s*-Rasse.

Von den *ge-sables* weichen die *mit-sables* und *s-sables* erheblich ab. Bei ihnen ist nicht nur der *sable*-Charakter stärker ausgeprägt, sondern sie gehören nach dem mir vorgelegenen Material beide zu den *Agoutis*. Bei *s-sable* ist die Zahl der eingestreuten schwarzen Haare so beträchtlich, daß der Rücken fast dem der *s^s* gleicht. Bei *mit-sable* ist sie geringer. Eine Scheidung zwischen beiden ist häufig schwer. — Bei allen *sables* können die schwarzen Haare zu den längeren und zu den normal langen Grannenhaaren sowohl wie zu den Wollhaaren gehören.

Ich fasse die Resultate, die mir von besonderer Wichtigkeit erscheinen, zusammen:

1) Die *sables* sind sowohl aus den *or^s*, wie aus den Sorten mit *Agouti*-Charakter (zimtgelbe und wildfarbige) hervorgegangen.

2) Der Grad des *sable*-Charakters ist schwankend.

Es handelt sich beim *sable*-Charakter um eine Vermengung der normalen Haare eines Felles mit dunkleren, also eine heterogene Zusammensetzung des Felles. Eine solche haben wir bereits bei der Besprechung der *Agouti*-Rassen kennen gelernt (S. 86 und 87). Auch dort haben wir einzelne dunklere Haare im Fell zwischen solchen mit gelber Endbinde; unter den ersteren gibt es Haare, die ganz schwarz (Fig. 4, Taf. V) und solche, die nur an der Spitze dunkler sind (Fig. 2 *c*₂). Die Erscheinung also, die wir als *sable* bezeichnen, finden wir schwach angedeutet schon bei den gewöhnlichen *Agoutis*. Es ist darum m. E. eine berechtigte Folgerung, daß schon das gewöhnliche Vorkommen schwarzer Haare im Fell der *Agouti*-Maus der Anfang des *sable*-Charakters sei, den man vielleicht durch Selektion unter den Nachkommen künstlich bis zum *s-sable*-Grad steigern könnte. Diese Vermutung würde durch die bereits S. 87 erwähnte Beobachtung, daß die Zahl der im Fell der *Agoutis* eingestreuten schwarzen Haare ebenfalls schwankt und in einzelnen Individuen sehr beträchtlich ist, nur an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Auch die Begrenzung des von schwarzen Haaren eingenommenen Rückenbezirkes ist bei *sables* und *Agoutis* keine so prinzipiell verschiedene, daß sich daraus für obige Annahme Schwierigkeiten ergeben könnten. Bei den *Agoutis* ist gleichmäßig der ganze Rücken

von schwarzen Haaren durchsetzt. Dasselbe gilt von der Mehrzahl der *sables*. Es besteht allerdings bei dem *sable*-Rücken die Neigung, mit deutlichen Grenzen seitlich abzusetzen. Diese Erscheinung ist aber nicht die Regel, sondern gewöhnlich geht das Schwarz allmählich in die Rassenfarbe über.

Eine Eigenschaft, die bisher als verquickt mit dem Faktor *A* aufgefaßt wurde, ist demnach für die *sables* nachgewiesen, allerdings in etwas veränderter Form. Es läßt sich daher vermuten, daß auch bei den *sables* der *A*-Faktor vorkommen kann.

Bei der bisherigen Argumentation ist die Tatsache unberücksichtigt geblieben, daß die *sable*-Mäuse stets heterozygot sind. Sie zeigen damit bezüglich ihres erblichen Verhaltens große Ähnlichkeit mit den *or^s*-Mäusen. Fassen wir diese Eigentümlichkeit ins Auge, so wird eine zweite Erklärung des *sable*-Charakters wahrscheinlich. Es liegt danach nämlich die Auffassung nahe, daß die *sables*, wie es auch PLATE und DURHAM annehmen, nur aus der Rasse *or* hervorgegangen sind. Die Schwierigkeit dieser Annahme liegt darin, zu erklären, wie der Faktor *A* bei einigen *sable*-Arten wieder wirksam wird, der doch in der gewöhnlichen *or*-Maus durch *Y* hypostatisch aufgehoben ist. Es wäre da ein besonderer Faktor für *sable*-Bildung nötig. Er müßte die Epistase des Faktors *Y* über *A* wieder aufheben können, so daß *sables* sowohl mit als auch ohne Agouti-Charakter entstünden, je nachdem ob *A* in der Rasse vorhanden ist oder fehlt. — Die erste oben dargebotene Annahme scheint mir mehr für sich zu haben, doch enthalten beide Erklärungsmöglichkeiten Schwierigkeiten. Eine Entscheidung ist erst nach weiteren Züchtungsergebnissen möglich.

VII. Die Wirkung der Erbfaktoren.

Damit möchte ich die Untersuchungen des Materials abschließen, und ich komme nun dazu, festzustellen, wie sich die Erbfaktoren unter der Perspektive obiger Ergebnisse ausnehmen. Es ist kein Zufall, daß die Erbformeln bisher in unserer Darstellung so unbeachtet geblieben sind. Ich habe mich mit Absicht bemüht, sie in vorstehenden Erörterungen außer Betracht zu lassen, um nicht zu gunsten irgendeines Erbfaktors oder einer Deutung der Rassenfarben den Blick für die sehr relativen Schätzungswerte der Farben sowohl wie der Mengen zu trüben. Ich habe mich bisher damit begnügt, soweit als möglich die reinen Tatsachen wiederzugeben.

Tabelle der Pigmentverhältnisse

Rasse	1.	2.	3.	4.	5.
	Erbformel	Wechselt die Farbe der Pigmente im einzelnen Haar?	Form der Körnchen	Farbe der Basalpigmente	Farbe der Spitzenpigmente
<i>or^s</i> (D)	<i>CEYyABD</i>	nein	krümelig	gelbbraun	gelbbraun
<i>or^s</i> (d)	<i>CEYyABd</i>	nein	krümelig	gelbbraun	gelbbraun
<i>wi^s</i> (D)	<i>CeyABD</i>	ja	körnig	graubraun	gelbbraun
<i>wi^s</i> (d)	<i>CeyABd</i>	ja	körnig	graubraun	gelbbraun
<i>ge^s</i> (D)	<i>CeyAbD</i>	ja	körnig	dunkelbraun	gelbbraun
<i>ge^s</i> (d)	<i>CeyAbd</i>	ja	körnig	dunkelbraun	gelbbraun
<i>s^s</i>	<i>CeyABD</i>	nein	körnig	graubraun	graubraun
<i>bl^s</i>	<i>CeyABd</i>	nein	körnig	graubraun	graubraun
<i>schoc^s</i> (D)	<i>CeyabD</i>	nein	körnig	rötlichbraun	rötlichbraun
<i>schoc^s</i> (d)	<i>Ceyabd</i>	nein	körnig	braun	braun
<i>or^r</i> (D)	<i>CeYyABD</i>	nein	krümelig	gelbbraun	gelbbraun
<i>or^r</i> (d)	<i>CeYyABd</i>	nein	krümelig	gelbbraun	gelbbraun
<i>grge^r</i> (D)	<i>CeyABD</i>	ja	krümelig	graubraun	gelbbraun
<i>grge^r</i> (d)	<i>CeyABd</i>	ja	krümelig	graubraun	gelbbraun
<i>ge^r</i> (D)	<i>CeyAbD</i>	ja	krümelig	braun	gelbbraun
<i>ge^r</i> (d)	<i>CeyAbd</i>	ja	krümelig	braun	gelbbraun
<i>si^r</i> (D)	<i>CeyaBD</i>	nein	krümelig	braun	braun
<i>si^r</i> (d)	<i>CeyaBd</i>	nein	krümelig	graubraun	graubraun
<i>wge^r</i> (D)	<i>CeyabD</i>	nein	krümelig	gelbbraun	gelbbraun
<i>wge^r</i> (d)	<i>Ceyabd</i>	nein	krümelig	gelbbraun	gelbbraun

Der besseren Übersicht wegen sind in obenstehender Tabelle die Pigmentverhältnisse der Rassen noch einmal kurz zusammengefaßt. Es ist dabei folgende, im Text schon angewandte Pigmentskala benutzt worden:

(pigment) leer,
sehr dünn, dünn,
mäßig dicht, ziemlich dicht, dicht, sehr dicht.

Es handelt sich nun darum, die Wirkungsweise der einzelnen Erbfaktoren an der Hand dieser Tabelle zu prüfen.

der einfarbigen Mäuserassen.

6.	7.	8.	9.	10.	11.
Menge der Markpigmente			Menge der Rindenpigmente		Zusammen- setzung homogen oder heterogen
in der Basis	in der Mitte	in der Spitze	in der Mitte	in der Spitze	
ziemlich dicht	ziemlich dicht	ziemlich dicht	dünn	mäßig dicht	homogen
ziemlich dicht	ziemlich dicht	sehr dünn	leer	sehr dünn	homogen
sehr dicht	dicht	ziemlich dicht	mäßig dicht	dicht	heterogen
sehr dicht	dicht	ziemlich dicht	dünn	mäßig dicht	heterogen
sehr dicht	sehr dicht	dicht	mäßig dicht	sehr dicht	heterogen
ziemlich dicht	ziemlich dicht	mäßig dicht	sehr dünn	dünn	heterogen
sehr dicht	sehr dicht	sehr dicht	sehr dicht	sehr dicht	homogen
sehr dicht	sehr dicht	dicht	dicht	dicht	homogen
sehr dicht	sehr dicht	dünn	dicht	dicht	homogen
dicht	dicht	dünn	dünn	dünn	homogen
mäßig dicht	mäßig dicht	dicht	mäßig dicht	mäßig dicht	homogen
mäßig dicht	mäßig dicht	sehr dünn	leer	leer	homogen
dicht	dicht	dicht	sehr dünn	dünn	heterogen
ziemlich dicht	ziemlich dicht	mäßig dicht	leer	sehr dünn	heterogen
ziemlich dicht	ziemlich dicht	ziemlich dicht	leer	mäßig dicht	?
dünn	dünn	sehr dünn	leer	dünn	heterogen
dicht	ziemlich dicht	mäßig dicht	mäßig dicht	mäßig dicht	homogen
sehr dicht	mäßig dicht	dünn	leer	leer	homogen
dünn	dünn	sehr dünn	dünn	dünn	homogen
dünn	dünn	sehr dünn	leer	leer	homogen

Der Faktor *C*.

Den Faktor *C* haben alle farbigen Rassen. Er bleibt infolgedessen hier unberührt (s. S. 104).

Der Faktor *E*.

Innerhalb der *C*-Rassen werden zwei große Gruppen geschaffen durch den Faktor *E*, der sowohl Augen- wie Haarfarbe beeinflusst. Es sind die schwarzäugigen (= *E*) und die rotäugigen (= *e*) Rassen. In der Haarfarbe unterscheiden sich beide, da *E*-Rassen dunkler sind

als die *e*-Mäuse. PLATE sieht, wie schon eingangs wörtlich wiedergegeben, die Ursache darin, daß *E* dunkelkörniges Pigment hervorruft und *e* die Entwicklung des braunen Farbstoffes hindert. Untersuchen wir also mit Hilfe der Tabelle, was den *E*-Farbstoff vor den *e*-Pigmenten auszeichnet. Die Qualität des Farbstoffes ist es nicht, denn sie ist bei beiden in vielen Fällen gleich, wie Vertikalreihe 4 nachweist. Obige Definition trifft also nicht ganz zu.

Klarheit bringt hier Rubrik 3. Daraus geht hervor, daß alle *E*-Mäuse körniges, alle *e* krümeliges Pigment haben. *or^s* ist hierin allerdings nicht einbegriffen. Weiteren Aufschluß erhalten wir aus Spalten 6—10, wenn wir die entsprechenden *E*- und *e*-Tiere vergleichen. Ich greife ein Beispiel heraus:

	6.	7.	8.	9.	10.
<i>wi^s(D)</i>	sehr dicht	dicht	ziemlich dicht	mäßig dicht	dicht
<i>grge'(D)</i>	dicht	dicht	dicht	sehr dünn	dünn

Aus dieser Gegenüberstellung erhellt, daß die Menge der Pigmente bei *wi^s(D)* größer ist als bei *grge'(D)*, das mit Ausnahme von *e* dieselben Erbfaktoren besitzt. Ähnlich ist es bei allen anderen Sorten. Die satten Farben der *E*-Mäuse finden so ihre Erklärung in der körnigen Beschaffenheit sowie der Menge der Pigmente. Die weniger intensiven Farben der *e*-Rassen sind eine Wirkung der krümeligen Form und der geringeren Menge der Pigmente. Der Faktor *E* bewirkt demnach schwarze Augenfarbe und viel körniges Pigment im Haar. Neben der roten Augenfarbe ruft *e* krümeliges Pigment und geringere Mengen hervor. Wenn man von der Farbe der Augen absieht, scheint *E* in *or^s* nicht wirksam zu sein, da das Pigment hier krümelig ist. Man kann also an den Rassen, wo der Faktor *E* wirklich in die Erscheinung tritt, seine spezifische Wirkungsweise leicht feststellen.

Der Faktor *A*.

Ein weiterer Gruppengegensatz unter den Mäusen besteht in dem Auftreten und Fehlen der gelben Endbinde. Dieser Erscheinung wurde bisher ein Verteilungsfaktor ($= A$) zugrunde gelegt. Ich habe diese Ansicht bestätigt gefunden, da alle *A*-Tiere, welche durch *B* oder *E* dunkle Pigmente erhalten haben, diese in der basalen Region führen, während die Spitze gelb ist. Auch der Meinung, daß *A* bei der schwarzen Strichelung auf gelbem Grunde, dem charakteristischen Merkmal der Wildfarbe, mitwirkt, kann ich mich anschließen. Eingee-

streute dunklere Haare kommen zwar nicht nur bei Agouti-Tieren vor, sondern auch bei *sables*, was vielleicht ebenfalls auf Anwesenheit von *A* beruht. Außerdem schwankt die Zahl der den Agoutis eingestreuten schwarzen Haare. Es wäre daher denkbar, daß sie durch Zuchtwahl auf Null reduziert oder gesteigert werden könnte. Ich fasse meine Beobachtungen dahin zusammen: Der Faktor *A* ruft bei Gegenwart von *B* oder *E* dunkle Haarbasis und gelbe Endbinde an der Mehrzahl der Haare hervor; die übrigen haben keine gelbe Endbinde und erscheinen dann total dunkel oder nur an der Spitze dunkel. In früheren Erörterungen der betr. Autoren ist es nicht deutlich ausgesprochen, ob *A* nur die gelbe Endbinde hervorruft, die sich von einer bereits anderweitig verursachten dunklen Haarbasis abhebt, oder ob auch die dunkle Basis durch *A* entsteht. Nach meiner Ansicht trifft ersteres zu, denn *ge^r* hat eine helle Basis der Haare trotz Anwesenheit von *A*. Man muß also annehmen, daß die dunkle Basis von *ge^s* durch *E* erzeugt wird, während sie bei *grge^r* durch *B*, bei *wi^s* durch *B + E* entsteht. *A* ist also ein Verteilungsfaktor, welcher die gelben Pigmente gegen die Spitze drängt. Etwa vorhandene dunkle Farbstoffe müssen sich dann an der Basis ablagern. Merkwürdigerweise wird aber ein Teil der Rückenhaare von *A* nicht beeinflusst, sondern erscheint durch *B* oder *E* gleichmäßig dunkel, was als Heterogenität der Haarfärbung bezeichnet werden kann. Sie findet ein Analogon in der abweichenden, helleren Färbung der Bauchseite. Ist *a* wirksam, so tritt nur ein Farbstoff in dem einzelnen Haar auf. Das kann nun gelbes oder dunkelbraunes Pigment sein, je nach der Gametenformel. — In *or* ist *A* zuweilen anwesend, aber dann nicht wirksam. Es ist nur eine Pigmentsorte vorhanden. Ähnliches wurde bereits vom Faktor *E* konstatiert.

Der Faktor *B*.

Weniger leicht ist es, die Wirkungen des Faktors *B* aus der Tabelle herauszulesen. Was unterscheidet denn äußerlich die *B*- von den *b*-Individuen? Innerhalb der *E*-Gruppen ist es ohne weiteres zu erkennen: Die wildfarbigen und die schwarzen bzw. blauen Mäuse haben dunklere Farben als die zimtgelben und die schokoladenfarbigen. (Ich sehe von den *or^s* ab, weil diese auch bez. des *B*-Faktors wieder eine Sonderstellung einnehmen.) Unter den *EB*-Tieren macht es auch keine Schwierigkeit, die Pigmentverhältnisse aus der Tabelle herauszufinden, die den Unterschied *B:b* schaffen. Da eine Beschreibung des Farbtones, zumal in den knappen Worten der Tabelle,

schwer ist, bitte ich zum Vergleich dieser Tiere die Tafeln heranzuziehen. Die einzelnen Körnchen sind bei B dunkler als bei b . Graubraun, das bei der dichten Lagerung in s^s schwarz erscheint, steht einem Rötlichbraun bei $schoc^s(D)$ gegenüber. Ähnlich ist das Verhältnis $wi^s(D) : ge^s(D)$. Die Reihen 6—10 der Tabelle zeigen ferner konstante Mengenunterschiede zwischen B und b , und zwar ist die B -Rasse fast immer dichter pigmentiert als die ihr entsprechende mit b ; in einigen Fällen (viermal) ist zwischen beiden in dieser Hinsicht kein Unterschied, und beim Vergleich von wi^s mit ge^s erweist sich dreimal die B -Form als die weniger dicht pigmentierte. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob es sich hierbei nur um individuelle Ausnahmen handelt. Da zwölfmal B mit dichterem Pigmentierung verbunden war, darf er jedenfalls als Quantitätsfaktor angesprochen werden.

Nicht ganz so deutlich ist das Verhältnis $B:b$ bei den e -Rassen. $si^r(D)$ enthält den Faktor B . Die Pigmentfarbe bei dieser Maus ist Braun. Es ist annähernd das Gleiche, was wir in der Basis von $ge^r(D)$ finden, trotzdem $ge^r(D)$ in seiner Erbformel b führt. Bei den geringen Mengen Pigment der e -Rassen kann natürlich der Unterschied hier nicht so auffällig sein wie bei E .

Auch in toto unterscheiden sich die Fellfarben dieser e -Tiere nicht so stark wie s^s und ge^s . Darum können denn auch die Pigmente nicht in so auffälligem Gegensatz stehen, zumal der Faktor A in ge^r durch seine verdunkelnde Wirkung auf die basale Haarhälfte den B -Mangel z. T. wieder ausgleicht. Trotzdem ergibt sich bei genauerer Prüfung von B - und b -Pigmenten auch bei den e -Rassen ein Qualitätsunterschied. Die B -Pigmente sind etwas dunkler als die b -Farben.

Dahinzu kommt ein Unterschied in der Menge der Farbstoffe. Ich stelle hier die Pigmentmengen von $eaBD$ und $eAbD$ und $eabD$ gegenüber:

	6.	7.	8.	9.	10.
$si^r(D)$	dicht	zieml. dicht	mäßig dicht	mäßig dicht	mäßig dicht
$ge^r(D)$	zieml. d.	zieml. dicht	mäßig dicht	leer	sehr dünn
$wge^r(D)$	dünn	dünn	sehr dünn	dünn	dünn

Die Menge der Körnchen ist bei $si^r(D)$ infolge Anwesenheit von B am größten. Der Faktor B ist also Erregungsfaktor und Quantitätsfaktor. Seine spezifischen Wirkungen lassen sich bei genauerer Prüfung wohl erkennen. Sie zeigen sich auch, wenn B mit A kom-

biniert ist, insofern als AB dunklere Haarbasis aufweist als Ab (vgl. wi^s und ge^s , $grge^r$ und ge^r).

In or^s und or^r ist B hypostatisch und kommt daher nicht zur Wirkung.

Der Faktor Y .

Da viele or^s -Mäuse schwarze und wildfarbige Nachkommen werfen, so enthalten sie die Faktoren B und A . Es müßte also eine solche Maus viele körnige Pigmente von dunkler Farbe und Verschiedenheit in Basis und Spitze aufweisen. Es trifft jedoch keins dieser Merkmale zu, wie sich aus obigem Text und den Tafeln ergibt. Die Faktoren A und B befinden sich demnach hier im Zustand der Hypostase. Auf E übt Y keinen Einfluß aus, da das Schwarz der Augen unbeeinträchtigt bleibt. Jenes Verhalten der or -Mäuse ist höchst merkwürdig. Es tritt ein bei den wi^s -Mäusen rezessiver Faktor, nämlich y , hier in der Dominanz auf, obgleich die Rasse aus der Wildfarbe hervorgegangen ist. PLATE erklärt diese Erscheinung als progressive Mutation.

Der Faktor D .

Es bleibt nun noch eine Eigentümlichkeit zu erwähnen, die innerhalb jeder einzelnen Rasse auftritt; ich meine das Vorkommen dunklerer und hellerer Formen (D und d), wobei die dunklere stets über die hellere dominiert. Zwei Ausnahmen gibt es, $wi^s(d)$ und $ge^s(d)$. Bei diesen ist sonderbarerweise d dunkler als D . Das hat seinen Grund in der stark heterogenen Zusammensetzung des Felles. Die Zahl der eingestreuten schwarzen Haare ist hier so groß, daß der eigentliche Rassencharakter, d. h. der Eindruck der Haare mit gelber Endbinde, verwischt wird. Nach der Pigmentierung dieser letzteren müßte nämlich auch hier d die hellere Form sein; denn die Farbentöne der Pigmente sind bei d und D annähernd gleich. Die Mengen sind jedoch bei d geringer (s. Reihe 6—10 der Tabelle).

Hierin scheint mir der beste Beweis zu liegen, daß die »schwarze Strichelung oder Sprenkelung« nicht durch die dunklen Pigmente an der Haarbasis entsteht, wenigstens nicht bei glatt liegenden Haaren.

Der Unterschied also zwischen D und d liegt in der Intensität der Farbe, z. B. schwarz : blau. Um dieses Faktorenpaar zu erklären, muß ich auf meine im allgemeinen Teil gemachten Ausführungen zurückgreifen. Ich habe da vorausgeschickt, daß die Pigmente der Rinde, die also hauptsächlich Spitzenpigmente sind, mehr in die Erscheinung treten als die Markpigmente. Diese Erfahrung ergibt sich

vor allem bei der Untersuchung von *D*- und *d*-Formen. Alle *d*-Tiere haben weniger Rindenpigmente als *D*. Zum Teil ist dieser Gegensatz recht auffallend; ich bitte Reihe 9 und 10 dazu zu vergleichen. *D* bewirkt also, daß sich der Farbstoff in größeren Mengen als bei *d* in der Rinde des oberen Haarkörpers sammelt. Bei den *D*-Formen erscheinen daher die Farben lebhaft und kräftig, bei den *d*-Rassen verwaschen und matt.

Ich bin damit am Schlusse meiner Ausführungen. Weitere Unterschiede der Rassen, die z. B. die Annahme eines Faktors *Br* nötig machten, habe ich unter Herrn Professor PLATES Material nicht entdeckt. Ich glaube auch, daß die Erbfaktoren *CEYABD* mit ihren Antagonisten zur Erklärung der Rassenunterschiede der einfarbigen Mäuse durchaus hinreichen, wenn man annimmt, daß die Pigmente von *schoc*^s = *CEyab* und von *wge*^r = *Ceyab* durch *C* hervorgerufen werden. Sieht man *C* als einen reinen Konditionalfaktor an, so kann man den Faktor *Br* nicht entbehren zur Erklärung dieser Farbstoffe.

Ich fasse meine Ausführungen über die Erbfaktoren zusammen.

Übersicht über die Erbfaktoren.

C = Konditionalfaktor für Pigmentbildung; seine Anwesenheit ruft ein braunes Pigment hervor.

c = Fehlen von *C* = weiß.

E = Qualitäts- und Quantitätsfaktor. Er bewirkt reichliches, körniges Pigment und ruft schwarze Farbe der Augen hervor.

e = Fehlen von *E*. Krümeliges Pigment in geringerer Menge und rote Augen infolge der Blutgefäße.

A = Verteilungsfaktor, erzeugt eine gelbe Endbinde bei der Mehrzahl der Rückenhaare und zwingt *B* und *E* ihre dunklen Pigmente an der Basis abzulagern. Die von *A* nicht beeinflussten Haare sind gleichmäßig dunkel. Diese Heterogenität der Färbung ist charakteristisch für die Wildfarbe (dunkle Striche auf gelbem Grunde).

a = Fehlen von *A*, nur ein Farbstoff, keine gelbe Endbinde.

B = Qualitätsfaktor und Quantitätsfaktor. Die bei Anwesenheit von bzw. durch *C* hervorgerufenen Pigmente sind dunkelbraun bis schwärzlich, Anordnung dicht.

b = Fehlen von *B*. Farbe der Körnchen hellbraun bis gelb bei weniger dichter Anordnung.

Y = Qualitätsfaktor, ruft gelbes bis rotbraunes, krümeliges Pigment hervor. $Y > A, B$.

y = Fehlen von Y .

D = Verteilungs- und Quantitätsfaktor. Er bewirkt viel Randpigmente in der Spitze, daher im allgemeinen dunkle, lebhafte Farben.

d = Fehlen von D , daher weniger Spitzenrandpigmente und mattere Farben (häufig mit Silberglanz durch Luftreflex).

Wirkungsweise der Faktoren im allgemeinen.

Die Frage, ob man den Anteil jedes einzelnen Erbfaktors am Gesamtbilde erkennen kann, läßt sich nach diesen Ausführungen dahin beantworten, daß man durch MENDELSche Rassenkreuzungen und durch die mikroskopische Analyse der Haarpigmente zweifellos bis zu einem gewissen Grade erkennen kann, welchen Anteil die einzelnen Faktoren an der Färbung der Haare haben. Diese wirken also nicht als Komplex, so wie etwa die Farben des Spektrums zusammen weiß geben, sondern sie wirken spezifisch auf Form, Menge und Verteilung der Farbstoffe.

Die spezifische Wirkung jedes einzelnen Faktors erkennt man freilich erst, wenn man die Rasse vergleicht mit anderen, deren Erbformeln den entsprechenden Antagonisten enthalten.

Eine Frage von allgemeinerer Bedeutung harret nun zum Schlusse noch der Beantwortung: Haben auch die rezessiven Faktoren eine positive Wirkung?

Ich glaube nach obigen Untersuchungen gegen eine solche Auffassung sein zu müssen. Was die Quantitätsfaktoren anbetrifft, — und die sind in der Mehrzahl — kann man von einer positiven Wirkung doch wohl nur dann sprechen, wenn Pigmentkörperchen hinzukommen (also bei Dominanz), nicht aber, wenn sie fehlen. Dasselbe gilt von dem Faktor A , der zwei Farben hervorruft. Bezüglich B möchte ich keine Entscheidung über den von ihm bewirkten Farberton treffen. E bewirkt, daß sich der Farbstoff zu großen, runden Körnern sammelt. e läßt ihn in seine unregelmäßigen Teile zerfallen. Man kann demnach auch hier von positiver Wirkung des Faktors e nicht reden.

Soweit ich auf Grund vorliegender Arbeit darüber urteilen kann, möchte ich daher den rezessiven Faktoren positive Wirkung absprechen. Ich halte eher eine Wirkungsweise im Sinne der »presence and absence«-Theorie für wahrscheinlich.

Erklärung der Abbildungen.

Die Pigmente sind so gewählt, wie sie bei offener Blende mit Apochromat ZEISS 2 mm, Apertur 1,30 und Kompensationsokular 4 erscheinen. Die Figuren sind Flächenbilder oder optische Schnitte *a* von der Basis, *b* von der Mitte, *c* unter der Spitze, *d* von der Spitze. Arabische Nr. = *D*-Form, römische Nr. = *d*-Form. Vgl. auch S. 79.

Tafel V.

Schwarzäugige Rassen mit *CE*.

- Fig. 1. Orangefarbig, Abkürzung *or^s*, *d*- und *D*-Form kombiniert, Erbformel *CEYy* . . .
 Fig. 2 und II. Wildfarbig, *w^s*, *CEyAB*.
 Fig. 3 und III. Zimtgelb, *ge^s*, *CEyAb*.
 Fig. 4. Schwarz, *s^s*, *CEyaBD*.
 Fig. IV. Blau, *bl^s*, *CEyaBd*.
 Fig. 5 und V. Braun, *schoc^s*, *CEyab*.
 Fig. 6. Körnige Pigmentform durch Erbfaktor *E*.
 Fig. 7. Krümelige Pigmentform durch Erbfaktor *e*.
 Fig. 8. Verschmolzene Pigmente, wie sie bei gelbem Farbstoff auftreten.
 Fig. 9. Schematischer Querschnitt durch das Haar einer Maus.

Tafel VI.

Rotäugige Rassen mit *Ce*.

- Fig. 1 und I. Orangefarbig, *or^r*, *CeYy* . . .
 Fig. 2 und II. Graugelb, *grge^r*, *CeyAB*.
 Fig. 3 und III. Gelb, *ge^r*, *CeyAb*.
 Fig. 4 und IV. Silbergrau, *si^r*, *CeyAB*.
 Fig. 5 und V. Weißgelb, *wge^r*, *Ceyab*.
-