Vererbung erzwungener Farbveränderungen.

IV. Mitteilung:

Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt.

Von

Paul Kammerer.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel II—XVI.

Eingegangen am 8. Dezember 1912.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	5
II. Technik	8
1. Pflegetechnik	8
2. Experimentaltechnik	11
III. Das normale Farbkleid, seine Entwicklung und Erhaltung	17
1. Pigmentarten und ihre Ontogenese	17
2. Beibehalten des Farbkleides in Kontrollversuchen	22
3. Nur hypothetischer Wert von Freilandbeobachtungen	24
IV. Induktions- und Vererbungsversuche	29
A. Lehmerde	29
1. Ausgangsmaterial	29
2. Protokollierung	30
3. Versuchsablauf	32
a. Elterngeneration	32
b. Kindergeneration	34
c. Enkelgeneration	41
α. F_2 von gelber Erde auf gelber Erde	41
β. F_2 von schwarzer (P auf gelber) Erde auf schwarzer Erde	42
* Übertragung auf gemischte Erde	42
** Übertragung auf reingelbe Erde	42
4. Kontrollversuch mit primär längsgestreiften Salamandern	45
5. Selektionsversuch mit extra gelben Salamandern	46
6. Vererbungsversuch an Tieren mit schwacher und ohne Induktion	48

	Seite
B. Gartenerde	50
1. Hauptversuch	50
a. Elterngeneration	50
b. Kindergeneration	52
2. Übertragung auf gelbe Erde	55
3. var! <i>taeniata</i> auf schwarzer Erde	57
4. Selektionsversuch mit extra schwarzen Exemplaren	58
5. Erzielung total schwarzer <i>Salamandra maculosa</i>	58
6. Vererbungsversuch an Tieren mit schwacher und ohne Induktion	60
C. Gelbes Papier	61
D. Schwarzes Papier	64
E. Feuchtigkeit	66
1. Nässe	69
2. Trockenheit	72
3. Naß und Trocken auf farbigen Böden	75
F. Weiße Böden	80
G. Dunkelheit und Blendung	83
1. Lichtabschluß	86
2. Blendung	88
H. Temperaturversuch	92
J. Hunger und Mast	95
K. Regeneration von Hautstücken	99
V. Transplantationsversuche	105
A. Transplantation von Hautstücken	105
B. Transplantation von Ovarien	110
VI. Kreuzungsversuche	125
VII. Physiologische Erklärungsversuche	135
VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse	147
IX. Bestätigungen, Kritik und Antikritik der Ergebnisse	152
X. Theoretische Wertung der Ergebnisse	166
1. Variation	166
2. Vererbung	169
3. Bilateralität	179
4. Phylogenese	182
Anhang: Arbeitsprogramm	183
XI. Literaturverzeichnis	186
XII. Erklärung der Abbildungen	191

I. Einleitung.

Gleich den Versuchen, *Salamandra atra* zum Gebären kiementragender, wasserlebender Larven, *Salamandra maculosa* zum Gebären lungenatmender, landlebender Vollmolche zu veranlassen, reichen die Experimente über Beeinflussung der Salamanderfarbe durch die Bodenbeschaffenheit in meine Knabenzeit zurück: schon seit 1892 — ich war damals 12 Jahre alt — pflegte ich gefleckte Erdmolche einestails auf gelber Lehmerde, andernteils auf schwarzer Gartenerde und nahm

Veränderungen in Verteilung der schwarzen Grundfarbe und gelben Zeichnung wahr.

Den Wert wissenschaftlicher Versuche, die im Zielbewußtsein ihrer theoretischen Bedeutung geführt und publizistisch verwertbar wurden, gewannen jene Kulturen freilich erst in meiner Studentenzeit, von 1900 an; immerhin ist in meiner größeren Erstlingsarbeit (KAMMERER 1904) über Einwirkung gelber und schwarzer Erde schon fast alles enthalten, was ich heute an der Hand von Tafelabbildungen vorzuführen in der Lage bin. Versuche und Kontrollversuche sind ja seither in mannigfacher Richtung ausgebaut und häufig wiederholt worden, — manches, was ich 1904 mitteilte, wird zu ergänzen, zu modifizieren, vorsichtiger zu äußern oder selbst zu berichtigen sein, und besonders gilt letzteres von den statistisch erhobenen Zusammenhängen zwischen Farbkleid und Aufenthaltsbedingungen im Freileben (siehe S. 24—29) —, aber das Prinzip, die Gesetzmäßigkeit selbst, stand schon damals ganz fest.

Während nun der Inhalt meiner damaligen Arbeit (1904), soweit er die Fortpflanzung der Salamander betraf, durch Besprechungen und Zitate weit verbreitet wurde, ist derjenige Teil, welcher sich mit der Salamanderfarbe beschäftigte, wenig bekannt geworden.

Als nächste Frucht jener langjährigen Zuchten hielt ich einen Vortrag auf der Naturforscherversammlung zu Salzburg (KAMMERER 1910d)¹⁾, der rasch in die referierende Literatur überging; noch mehr schien dies der Fall zu werden nach meinem Vortrag auf dem Internationalen Zoologenkongreß zu Graz, um so eher, als jetzt auch eine vorläufige Mitteilung (Abdruck dieses Vortrages in extenso) an einem zuständigen Publikationsort erschien (KAMMERER 1911/12)²⁾.

¹⁾ In einer gemeinsamen Sitzung der Sektionen für Botanik, Zoologie, Anatomie und Physiologie trugen fünf Mitglieder der Biologischen Versuchsanstalt in Wien Hauptergebnisse von acht daselbst geführten experimentell-morphologischen Untersuchungen vor; in den »Verhandlungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte« erschienen aber diese Vorträge unter III. »Abteilung für Botanik«, wo sie, da alle bis auf zwei zoologischen Inhaltes, gewiß selten gesucht und daher im allgemeinen übersehen wurden. Was meinen Vortrag betrifft, so geschah sein Abdruck vollständig (KAMMERER 1910a) und teilweise (KAMMERER 1909) in populären Zeitschriften, welcher Umstand natürlich auch nicht dazu beitrug, ihn den Fachgenossen leicht zugänglich zu machen.

²⁾ Leider sind hier (Zeitschr. ind. Abst.-Vererb.-Lehre) die Tafelabbildungen sehr schlecht ausgefallen; ja die Fig. 1a und b der Taf. III stellen infolge einer Vorlagenverwechslung seitens der Reproduktionsanstalt gar nicht die Tiere dar, auf die sich die Beschreibung S. 280 bezieht. Korrekturen hatten mir nicht vorgelegen, ich wurde beim Erscheinen der Arbeit mit dem *Fait accompli* überrascht!

Seit Erscheinen dieser Vorberichte ist in der Tat schon eine kleine Literatur darüber zutage gefördert worden, und das eben macht es notwendig, nun meinerseits mit ausführlichen Daten hervorzutreten; denn die Referate und Schlußfolgerungen aus meinen knappen Vorberichten haben eine solche Fülle von Mißverständnissen und Deutungen weit übers Ziel hinaus heraufbeschworen, daß ich dem nicht länger abwartend gegenüberstehen darf, trotzdem ich speziell die Kreuzungs- und Transplantationsexperimente gern noch vervollständigt hätte. Die eigentlichen Induktionsexperimente sind dafür heute, glaube ich, zu einem so weitgehenden Abschlusse gediehen, wie er bei solchen Arbeiten, die ja nie »fertig« werden, der definitiven Publikation nur überhaupt vorausgehen kann und soll. — Mit den seitens anderer Schriftsteller über meine Befunde getanen Äußerungen werde ich mich erst im Kap. IX »Kritik und Antikritik«, X »Theoretische Wertung«, teilweise auch im Kap. III »Das normale Farbkleid«, zu beschäftigen haben.

Noch ein zweiter Grund drängt dazu, meine bisherigen Resultate ohne weiteres Zögern der Öffentlichkeit zu übergeben: mehrere Kollegen, die meine Tiere und die Versuchsanordnung besichtigten, erklärten mir, sie würden sich jetzt demselben Probleme zuwenden — andere schrieben es mir, und auch die Abhandlung von E. G. BOULENGER scheint es anzukündigen. Nun gibt es aber bei Durchführung derartiger Experimente einige technische Voraussetzungen, die, wenn man sie nicht kennt, leicht zu unübersteiglichen Hemmnissen werden und den ganzen Versuchsausfall vereiteln. So einfach, ja geradezu einfältig die Anordnung der Versuche zu sein scheint, wenn man sie in kurzer, datenloser Beschreibung liest oder vorgetragen hört, — ja selbst, wenn man die fertig im Gang befindlichen Versuche inspiziert: es gehört dennoch sehr viele Erfahrung und Übung dazu, um sie richtig in Gang zu bringen und zu erhalten. Insbesondere mit der Pflorgetechnik muß der Experimentator aus eigener, sauer erworbener und teuer bezahlter Erfahrung vertraut sein; die Lebensgewohnheiten und Bedürfnisse der Tiere, ihre ganze Eigenart, selbst angefangen von der Weise, sie anzufassen und bei der Revision oder Zeichnung in der Hand aufzuheben, müssen ihm sozusagen in Fleisch und Blut übergegangen sein, wie dies bei mir zufällig seit frühester Kindheit zutrifft. So ist es also meine nächste Pflicht, auf jene unumgänglichen Voraussetzungen hinzuweisen. Jedem, der sie sich zu eigen macht, prophezeie ich trotzdem: will er hier mit dauerndem und sicherem Erfolg experimentieren, so muß er ein gutes Stück seines

Lebens daranwenden; unter einem bis zwei Jahrzehnten geht es nicht ab! Wie oft habe ich Zoologen trotz bester, schriftlicher oder sogar praktischer Anleitung in Kürze all ihre Versuchstiere zugrunde richten sehen; oder sie siechten lange dahin, reagierten aber natürlich in solchem Zustande nicht normal. Auch auf diesem Gebiete verbürgt eben nicht die Tradition den wahren Fortschritt, sondern lediglich Eigenerwerb oder die glücklich ererbte Anlage.

Die Fortsetzung meines Experimentierens in betreff der Salamanderfarben anderen zu überlassen, ist trotz der Schwierigkeiten, die ich voraussehe, eigentlich meine Absicht: obschon ich die Empfindung habe, in bezug auf die Erklärung der beobachteten Phänomene eher am Anfange als am Ende zu stehen, werde ich mich wahrscheinlich mit diesem Problem, das mehr als ein anderes mein Schmerzenskind geworden ist, nicht mehr beschäftigen. Da es, wie vorhin angedeutet, in erfreulicher Weise Schule zu machen scheint, brauche ich an seiner Weiterverfolgung nicht mehr zu verzweifeln: früher oder später muß sie zur allgemeinen Anerkennung bringen, was auf Grund meiner Versuchserfahrung bis jetzt zu wenigen außer mir zur unumstößlichen Überzeugung wurde: die Macht des Milieus und die hohe Bedeutung des Individuums für die Geschichte seines Stammes!

II. Technik.

1. **Pflegetechnik.** Die Erdsalamander sind im Grunde genommen recht empfindsame Pfleglinge. Es ist zwar richtig, daß es unter Umständen bei sehr einfacher Wartung gelingt, einen Salamander jahrelang am Leben zu erhalten, etwa in einem Kistchen mit etwas feucht erhaltenem Moos und zeitweise hineingeworfenen Regenwürmern; aber man wird nicht darauf rechnen dürfen, unter solchen Bedingungen größere Mengen von Versuchstieren dauernd bei guter Gesundheit bleiben, noch weniger, sie zur Fortpflanzung schreiten und ihre Nachkommen abermals zur Geschlechtsreife und Geschlechtstüchtigkeit heranwachsen zu sehen; all dies wieder dann am wenigsten, wenn bestimmte Experimentalfaktoren, die nach irgendeiner Richtung hin von den natürlichen Lebensverhältnissen abweichen, ohnedies mit starken Ansprüchen an die Vitalität der Tiere herantreten. Würden nicht andere Eigenschaften, die Variabilität der einfach zusammengesetzten Färbung und Zeichnung, das prompte Reagieren in Fortpflanzung und Farbe auf verschiedenste Einflüsse der Außenwelt, die relativ bequeme Aufzucht einer hinlänglich zahlreichen Nach-

kommenschaft den Salamander zum Versuchsobjekt der experimentellen Biologie prädestinieren, seine Halt- und Züchtbarkeit im Gefangenleben allein müßte eher davon abschrecken, ihn zu Dauer- und namentlich Vererbungsexperimenten zu verwenden.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, zur Pflege des Feuersalamanders überhaupt Anleitung zu geben; um sich darüber zu orientieren, muß der angehende Salamanderzüchter unbedingt einen Leitfaden der Terrariumkunde lesen, am besten eines der beiden Werke von KREFFT; ich selbst habe mich in meiner Arbeit 1904, sowie in der Beschreibung unserer Anstalt (PRZIBRAM 1908/9), endlich in einem vor kurzem erschienenen Büchlein »Terrarium und Insektarium« (KAMMERER 1912) mehr oder weniger ausführlich darüber geäußert.

An erstgenannter Stelle (1904) beschrieb ich auch die häufigsten Krankheiten der fertig entwickelten Salamander und ihrer Larven; inzwischen ist meine diesbezügliche Praxis um zwei neue, wiederholt aufgetretene pathologische Erscheinungen, je eine am Volltier und an der Larve, in unerwünschter Weise bereichert worden. Die erste besteht darin, daß die Salamander sich nicht ordentlich häuten können: die verhärtete Haut bleibt in warzenähnlichen Krusten auf dem Körper, bewirkt dadurch eine Verdüsterung, ja zuweilen beinahe ein Verschwinden sämtlicher gelber Flecken, was ohne genauere Untersuchung leicht für Schwund des gelben Pigmentes genommen werden und so zu verhängnisvollen Täuschungen verleiten könnte. Das Haftenbleiben der alten Haut zieht eine Behinderung der Hautatmung nach sich: die Tiere sperren infolgedessen oft das Maul auf, erheben sich wie im Krampf hoch auf ihre Beine; zuletzt wird ihr Körper steif wie Holz, und dann tritt binnen längstens einem Tag der Tod ein, — die an der Krankheit verendeten Tiere sehen aus wie geräuchert und verändern sich tagelang nicht, während sonst die Verwesung rasche Fortschritte macht. FAHR hat diese Krankheit nur an Tieren beobachtet, die im Terrarium zur Welt gekommen waren, — ich ebenso oft an solchen, die noch aus dem Freileben stammten. Unrichtige Ernährung ist nicht, wie FAHR vermutet, schuld daran; wohl aber eine nicht ausreichende oder nicht rechtzeitige Benetzung der Haut. In Behältern, deren Boden des Experimentes halber trockener ist, als mit den normalen Lebensgewohnheiten übereinstimmt, ferner in Behältern ohne Wasserbecken, in Überwinterungskisten, wo ja nicht regelmäßig gegossen und gespritzt wird, ist die Krankheit am häufigsten. Auch zufällige Umstände, die das Tier verhindern, seine Befeuchtungs- und Badegelegenheit auszunützen, können mittel-

bar verantwortlich werden: beispielsweise bleiben die Salamander, wenn es sehr kalt ist, in ihren Schlupfwinkeln, suchen nicht das Wasserbecken auf; hält dies tagelang an und sind dann die Schlupfwinkel nicht selber sehr feucht und steht das Tier kurz vor der Häutung, so ist das Malheur schon fertig. Mit Trockenheit als Entstehungsursache stimmt es auch, daß die Krankheit zum Glück nicht epidemisch auftritt, eben immer nur aus den gleichen äußeren Ursachen hervorgeht, aber nicht von einem Exemplar auf das andere übertragbar ist. In einem Falle erzielte FAHR Heilung durch warme Bäder, welche die Häutung beschleunigten; vermutlich war das im Anfangsstadium der Erkrankung. Ich sah jeden derartigen Fall trotz lauer Waschungen letal endigen.

Eine zweite neue Krankheit richtet bisweilen unter den Larven Verheerungen an; zum Unterschied von der erstbeschriebenen tritt sie seuchenartig auf. Das erste Anzeichen besteht darin, daß die Beweglichkeit der Gliedmaßen, besonders der hinteren, und des Schwanzes auffällig abnimmt, so daß die Larve auf dem Grunde bleibt und freiwillig nicht mehr schwimmt. Dann verliert sie das Gleichgewicht, liegt auf der Seite, kann aber durch Anstoßen immer noch dazu bewogen werden, sich unter offenbar großer Anstrengung ein Stück weiter zu schnellen. Schließlich wird sie ganz bewegungslos, und doch können, wie man an den Kontraktionen des Herzens erkennt, noch Tage vergehen, ehe sie tot ist. Ich glaube, daß diese Krankheit, bzw. ihr Erreger, mit dem Futter, den roten Bachröhrenwürmern (*Tubifex tubifex*), eingeschleppt wird, zumal wenn dabei leichte Verunreinigung des Wassers eintritt. Häufiger Wasserwechsel, sonst durchaus nicht zu empfehlen, ist denn auch nebst Übergang zur Fleisch- und Daphnienfütterung das beste Mittel, um wenigstens etliche Exemplare des befallenen Wurfes zu retten. An eine bestimmte Jahreszeit und Wassertemperatur sah ich die Krankheit nicht gebunden.

Wie schon aus diesen Krankheitsbildern hervorgehen dürfte, sind Haupt- und Normalbedürfnisse der Salamanderlarven reines, nicht über 12 cm tiefes, nicht über 17 Grad C. warmes Wasser, die der fertig entwickelten Salamander gleichmäßige Feuchtigkeit (nicht Nässe) des Bodens, 60—75 % relative Luftfeuchtigkeit, geräumiges Wasserbecken mit bequemer Gelegenheit (Steine) zum Ein- und Aussteigen, und vor allen Dingen abermals peinlichste Sauberkeit. Niemals darf die Terrariumluft einen dumpfen Moder- oder gar Fäulnisgeruch aufweisen; sie soll entweder geruchlos sein

oder, da dies in Versuchen mit Feuchtigkeitssättigung und selten ventiliertem Terrariuminneren nicht wohl erreichbar ist, so riechen, wie Wiese und Waldesrand nach warmem Gewitterregen: nach frischem Moos, Gras und Erde. Faulende Substanzen sind daher der Terrariumeinrichtung strenge fernzuhalten, — zur Herstellung von Versteckplätzen sind reichlich lebende, krautige, kriechende und rasenbildende Pflanzen sowie Steine zu verwenden, kein Holz. Moospolster sind nicht gut zu entbehren, müssen aber, wenn es zu keiner wirklichen Mooskultur kommen will, ausgewechselt werden, sobald sie nicht mehr das frische Grün zeigen wie anfangs. Aus der Verwendung lebender Blattpflanzen folgt, was für Färbungsexperimente, wie wir sehen werden, erst recht notwendig wird, nämlich, daß das Salamanderterrarium hell stehen muß; sogar direkte Sonnenstrahlen, wenn sie die Temperatur nicht über 22 Grad C. anwachsen lassen, schaden nicht, obgleich sich die Tiere vor ihnen verkriechen. Wichtig ist eben nur, daß sie Gelegenheit haben, sich zu verkriechen.

Ein hygienischer Zustand wird sich nur dann einstellen und automatisch regulieren, wenn das Terrarium Vorrichtungen zur Luft- und Bodenventilation, sowie zur Bodenentwässerung (Drainage) besitzt; die Anbringung dieser Vorrichtungen ist zum Teil bereits Sache der Konstruktion, zum andern Teil der ersten, vieljahrelang unverändert belassenen inneren Einrichtung. Hauptsächlich deshalb mußte ich auf die oben zitierten technischen Schriften verweisen, da ich hier absolut nicht darauf eingehen kann. Die fertig käuflichen Terrarien besitzen jene Vorrichtungen in der Regel nicht; man ist also meist gezwungen, sie nach dem Muster des Terrariums »Modell KAMMERER«, wie besonders bei PRZIBRAM (1908/9) beschrieben und abgebildet, erst herstellen zu lassen. Wiederholt wurde aus ökonomischen Rücksichten, da die Zahl verfügbarer Versuchsterrarien nicht mehr ausreichte, auf Behälter einfacherer und älterer Konstruktion, z. B. große, vergitterte und verglaste Holzterrarien, zurückgegriffen; allein noch jedesmal endigte diese Unterbringung, selbst gut eingewöhnter Tiere, mit Mißerfolg.

2. **Experimentalmethode.** Verschiedene Überlegungen bestimmten mich, jede Versuchsreihe, d. h. jeden Versuch, dessen Objekte infolge gleichsinniger Beeinflussung in ein und demselben Behältnis beisammen sein dürfen, mit 40 Exemplaren zu beginnen. Geschah dies zwar in der Regel mit kleineren, durchschnittlich 70 mm langen Tieren (vgl. z. B. Taf. II, VII und XII), die immerhin bedeutend älter sind als frischverwandelte, so benötigt man dazu doch ein Terrarium von

100 cm Länge, 80 cm Breite, 60 cm Höhe, wenn man nicht von vornherein sicher auf ein Anfangsverlustkonto rechnen will, das der Überführung aus dem Frei- ins Gefangenleben zuzuschreiben ist. Nach Jahren, wenn sich die Zahl der Versuchstiere ohnehin aus andern Ursachen etwas vermindert hatte oder die Tiere so gut eingewöhnt waren, daß ihnen größere Raumbeschränkung nicht mehr so leicht schadete, oder schließlich, wenn es galt, annähernd ebensoviele Exemplare der frischverwandelten, nur etwa 45—48 mm langen Nachkommen unterzubringen, griff ich, mehr der Not gehorchend, zu gleichkonstruierten Terrarien von nur 60 cm Länge, 36 cm Breite, 50 cm Höhe, worin die Salamanderkulturen keinesfalls so gut gediehen und sich vor allem bei weitem nicht so stark vermehrten, wie in den großen. Man kann aber eben leider nicht unbegrenzt viele der sehr kostspieligen großen Behälter zur Verfügung haben; es ist schon ein Fortschritt, daß die Zuchten in derartig kleinen Terrarien überhaupt vonstatten gehen, — der Salamander ist eben bei uns völlig zum Haustier geworden. Ursprünglich konnte ich die Zucht nur unter freiem Himmel, in Freilandterrarien (siehe ihre Beschreibung in KAMMERER 1908, 1912 und in PRZIBRAM 1908/9, hier nebst Bild) zuwege bringen, wo aus noch zu erörternden Gründen die Versuchsbedingungen und daher deren Ergebnisse, auch die Kontrollmöglichkeiten, viel weniger exakt ausfallen, als im Gebäudeinnern.

Jene Grundzahl — 40 — pflegt sich, wie gesagt, im Laufe der ersten Induktionsjahre etwas zu mindern, dann durch Fortpflanzung vorübergehend stark anzusteigen, jedoch durch Sterblichkeit der Larven und Jungen wieder auf den Anfangszustand eingeschränkt zu werden; im großen und ganzen kann man aber bei sorgsamer Wartung darauf zählen, von jeder Versuchsreihe dauernd durchschnittlich etwa ein halbes Hundert Exemplare überblicken zu können.

Schon zur eigentlichen Experimentalkultur gehört die Fütterung. Das beste Futter für Salamander im allgemeinen besteht aus Regenwürmern und Nacktschnecken. Aus doppeltem Grunde mußte ich davon Abstand nehmen: erstens um dem Einwand vorzubeugen, daß die beobachteten Farbveränderungen — Zunahme des Gelb auf gelbem, des Schwarz auf schwarzem Boden — einer Aufnahme von färbenden Substanzen, also einer Art Vitalfärbung zuzuschreiben seien. Heute weiß ich, daß dies nicht zutrifft und scheue mich wegen der Bequemlichkeit und Natürlichkeit dieser Ernährungsweise nicht mehr, wenigstens zur warmen Jahreszeit, die kleinen Acker- nacktschnecken (*Limax agrestis*) zu verfüttern. Aber ein zweiter

Grund hält mich nach wie vor davon zurück, Regenwürmer zu verabreichen: Sand- und Lehmboden wird von ihnen durch die Exkremente derart verunreinigt, daß der helle Ton dieser Substrate bald dunkel, ja stellenweise schwärzlich wird. Verbietet dies die Anwendung von Regenwürmern auf hellem Untergrund, so durften sie wegen Gleichheit der Bedingungen auch auf schwarzem, wo die Verunreinigung gegenstandslos wäre, nicht benützt werden. Um das Einschleppen von Regenwürmern schon bei Neueinrichtung des Versuches zu vermeiden, wurde die in den Bodenteil des Terrariums zu füllende Erde vorher sorgfältig durchgeseibt. In den Freilandterrarien hingegen ließ sich die Ansiedlung von Regenwürmern nicht vermeiden, — hier wurde auch mit ihnen gefüttert, und vor allem diesem Umstande muß ich es zuschreiben, wenn dort der Lehmboden binnen 1—2 Jahren vom Humusboden kaum mehr zu unterscheiden war und frisch aufgeschichtet werden mußte. Mittlerweile hatten aber natürlich die Salamander bereits längere Zeit auf einem Mischboden gelebt, und die Kontraste ihrer Farben zu denen der Schwarzkultur waren daher minder groß, als in den Zimmerzuchten.

So blieb für letztere also kein anderes Futter als der so universell gebrauchte »Mehlwurm«, die Larve von *Tenebrio molitor*. Das Ideal eines Salamanderfutters ist er nicht, besonders im Anfang; doch gewöhnen sich die Tiere daran, wie sie sich auch erst daran gewöhnen müssen, aus Näpfen zu fressen. Da dies bequemer ist als das Durchstöbern des ganzen Terrariums, welches auf der Regenwurm- und Schneckenjagd dem Beuteerwerb vorangehen muß, so ziehen sie schließlich Mehlwürmer allem anderen vor und gedeihen ganz gut bei dieser wenig abwechslungsreichen Kost. Bei vielen andern Tieren würde ein solcher Anspruch den Ablauf des Versuches und der Zucht geradewegs vereiteln. Für Aufstellung von Mehlwürmern in Tierbehältern empfahl ich sonst die sogenannten Senf- oder Zuckertäbchen aus weißem Porzellan, wegen ihrer Flachheit und das Entkommen der Mehlwürmer trotzdem verhindernden glatten, gleichmäßigen Krümmung; in den Farbzuchten aber sah ich mich, da weiße Schalen hier eine Störung der Farbwirkung hervorrufen könnten, genötigt, Glasschälchen zu verwenden, die bis zum oberen Rand in den Grund gegraben werden, damit die Salamander nicht vergeblich von der Seite schnappen. Das Glas lernen sie nämlich nie kennen, wohl aber läßt sie das häufige Stoßen der Schnauze an das harte Hindernis schließlich die Freßlußt verlernen. In den Erdzuchten, wo die Faktoren nicht isoliert sind und es daher nicht so

sehr darauf ankommt, Substanzen, deren Wirkung man nicht kennt, in den Versuchsraum zu bringen, verwendete ich als Mehlwurmschüsselchen auf Lehmerde auch die gelben Tiegel von Straßburger Gänseleberpastete, natürlich ohne Deckel, — auf Gartenerde Glasnäpfe, die außen schwarz gefirnißt worden waren. Die Futternäpfe sind nicht zu dicht und dafür lieber häufiger mit Mehlwürmern zu beschicken; aus einem Gewimmel fressen die Salamander nicht gern, sondern am liebsten fassen sie einen Mehlwurm, der sich am Schalenrand aufrichtet und daher momentan etwas isoliert daliegt. Auch sonst ist es von Vorteil, wenn die Mehlwürmer nicht allzulange im Schüsselchen liegen bleiben: denn erstens haben sie dort nichts zu fressen und werden dadurch selber weniger nahrhaft; der Darm eines frisch aus der Zuchtkiste geholten Mehlwurmes strotzt von weißem, stärkehaltigen Chylus, nach wenigen Tagen sind nur noch schwarze Fäces darin zu sehen. Dann ermatten die in den Näpfen verbleibenden Mehlwürmer bald in ihren Bewegungen, welche letztere ja aber wiederum den unwiderstehlichsten Appetitreiz für den Salamander abgeben. Man erspart also nichts dabei, wenn man die Näpfe recht dicht mit Mehlwürmern füllt und glaubt, dafür seltener nachsehen zu müssen.

Als Futter für die Salamanderlarven halte ich mich schon längst ausschließlich an *Tubifex*, trotz der Seuchengefahr, die vorhin beschrieben wurde. Denn erstens ist sie bei richtiger Fütterung, die stets so sparsam sein soll, daß keine Reste bleiben, und Reinhaltung der Larvenbehälter nicht so groß, daß die gänzliche Vernichtung einer Versuchsreihe zu befürchten wäre; zweitens können durch andere Futtermittel (Daphnien, *Cyclops*, Mückenlarven) ebenfalls Parasiten eingeschleppt werden; drittens sind die zuletzt aufgezählten Futtertiere wegen ihrer harten Körperdecke weniger beliebt, auch nicht zu jeder Jahreszeit so leicht zu haben; viertens fressen sie gelegentlich den Salamanderlarven Kiemen und Flossensäume ab, werden also selbst zu Räubern. Mit rohen Fleischfasern oder zerschnittenen Regenwürmern zu füttern, ist aber des damit verbundenen Zeitverbrauches halber — man muß den Bissen jedem einzelnen Tiere an der Pinzette vor die Schnauze halten — bei solchen Mengen von Versuchslarven, wie sie die Farbversuche erfordern, ein unmögliches Beginnen.

Und nun komme ich zum wichtigsten Erfordernis, welches erfüllt sein muß, damit Reaktionen der Salamanderfärbung auf verschiedenfarbigen Gründen überhaupt erkennbar werden: viel, kräf-

tiges, von oben einfallendes Licht! Die Terrarien mit den Farbversuchen stehen sämtlich in einem langen, mit Oberlichtfenstern versehenen Gang (siehe dessen Abbildung samt Versuchsaufstellung in Fig. 22, Taf. VIII bei PRZIBRAM 1908/9); außerdem öffnen sich noch seitlich große Fenster auf einen zweiten, ausschließlich glasgedeckten Gang, so daß neben dem Oberlicht noch ziemlich viel Seitenlicht einfällt. Die Terrarien stehen dort auf Etageren, aber ausschließlich deren oberste Stellflächen kommen für die Versuche in Betracht, — je höher und näher der verglasten Decke, desto besser. Schon ein Fach tiefer, wo nur Seitenlicht einfällt, vollzieht sich die Reaktion um ein Vielfaches langsamer, bei älteren Objekten anscheinend gar nicht mehr, und noch weiter unten sind Veränderungen wenigstens innerhalb der dem Experimentator zur Verfügung stehenden Zeiträume kaum mehr abzuwarten, womit ich nicht behaupten will, daß sie überhaupt nicht vonstatten gehen, — nur eben so unendlich langsam, daß es wirklich der von der bisherigen Deszendenzlehre beanspruchten »unzähligen Jahre« bedürfen würde, um sie nach soundso vielen Generationen sichtbar zu machen. K. v. FRISCH (mündliche Mitteilung — ich kann seine vermutlich etwa gleichzeitig mit der vorliegenden erscheinende Arbeit noch nicht im Literaturverzeichnis anführen), der meine Untersuchung über Einwirkung gelber und schwarzer Papierunterlage auf frisch metamorphosierte *Salamandra maculosa* nachprüfte und kein Oberlicht zur Verfügung hatte, ersetzte es durch Spiegel, mit denen er die notwendigen Lichtmengen in die Versuchsbehälter reflektierte, und kam damit sehr rasch zu Resultaten, die mit den meinigen übereinstimmen.

Die Forderung nach grellem Licht ist deshalb so unabweisbar, weil der Salamanderkörper sich doch nur einem geringen Bruchteil dessen exponiert, was der Standort an Helligkeit bietet. Zwar ist der Salamander nicht, wie oft geglaubt wird, ein Nachttier, wohl aber ein Dämmerungstier, und zwar speziell ein Tier der Morgendämmerung. Dies ist günstiger für die Versuche, als wenn seine Haupttätigkeitszeit, wie z. B. bei den Kröten, auf die Abenddämmerung entfiel; denn er bleibt außerhalb der Verstecke, bis die Sonnenstrahlen den Boden erreichen, — vorher ist es aber doch schon vollkommen Tag geworden. Wie viele andere gefangen gehaltene Tiere, die bei Tage gefüttert und gewartet werden, geht übrigens auch der Salamander nach und nach zu immer vollständigerem Tagleben über, so daß er dann nur noch direkte Sonne meidet; diese Umgewöhnung vollzieht sich freilich wiederum beim Salamander besonders langsam,

bei den vorhin vergleichsweise herangezogenen Kröten z. B. viel schneller, — auch sind, wie bei allen psychischen Reaktionen, Zahmwerden u. dgl., sehr starke individuelle Verschiedenheiten zu bemerken.

Als radikalstes Auskunftsmittel wäre das gänzliche Fortlassen von Versteckmitteln in Betracht zu ziehen. K. v. FRISCH hat diese Methode gewählt und, da er mit ganz jungen Tieren arbeitete, Erfolg gehabt. Ältere aber gehen bald zugrunde, wenn man ihnen nicht wenigstens ein kleines Moosnest bietet, das von Steinen umrahmt ist, um das Verschleppen der Moosästchen über die andere Bodenfläche zu verhindern; mir gelang es nicht auf die Dauer, gesunde und, was ja hier das wichtigste war, zuchtfähige Exemplare zu behalten, wenn ich ihnen das Verkriechen in Moos unmöglich machte. Deshalb verzichtete ich darauf auch bei den kleinen Exemplaren, die sich nicht soviel daraus machen: ich gewährte ihnen Versteckplätze erstens der Gleichmäßigkeit der Bedingungen zuliebe, zweitens um mich nicht des Urteils darüber zu berauben, in welchem Stadium die Farbwandlung am raschesten vor sich geht. Dies geschieht, wie zu erwarten, in den Jugendstadien, aber wenn ich letztere stärker dem Licht aussetze als halbwüchsige und erwachsene, so weiß man nicht, ob es dem stetigeren Wirken des Faktors oder dem Alter zu danken ist. Darum verzichtete ich auf eine eventuelle Beschleunigung des Prozesses durch permanentere Belichtung und gewährte Alt und Jung die steinumrahmten Moosnester.

Um die Tiere dennoch zu zwingen, möglichst viel auf der farbigen Unterlage zu verweilen, rückte ich Wasserbecken und Futternapf in entgegengesetzte Ecken des Terrariums, so daß zwischen ihnen und Moosnest eine längere Strecke des Grundes bloßlag. Ich konnte denn auch bemerken, daß dieser Weg von sämtlichen Exemplaren täglich begangen wird; und indem sie sich, ihrer Gewohnheit gemäß, nicht eben sehr damit beeilen und unterwegs oft stundenlang liegen bleiben, so war damit das Höchstausmaß an Lichtexposition erreicht, das sich ohne Gefahr für das Wohlbefinden der Tiere durchsetzen ließ.

Dieses Wohlbefinden — ich kann es nicht oft genug sagen — ist eben neben ausreichender Belichtung die wichtigste und einzige Voraussetzung, damit die erwarteten Farbreaktionen wirklich eintreten: ein krankes Tier zeigt sie entweder gar nicht oder in ganz anderem Verlaufe. Es gehört ein geübter Blick dazu, ein Tier als krank zu erkennen: Unterernährung, schwache Verdauungsstörungen

und Hautaffektionen bedingen bisweilen ein so langsames Siechtum, daß der Tod erst nach vielen Monaten eintritt. Schon bei einem mageren Tier, das noch gar nicht im pathologischen Sinne krank zu nennen ist, wird der Stoffwechsel naturgemäß in ganz andere Bahnen gelenkt als in diejenigen, wo Verschiebungen des Farbkleidmusters geleistet werden könnten. Oder wenn sie geleistet wurden, so finden sie, sobald die Unterernährung anhält, ihren vorzeitigen Abschluß. Ohne daß der Organismus des Versuchstieres während des für den Versuchsablauf erforderlichen Zeitraumes vollkommen normal funktioniert, ist somit nichts Sicheres auszurichten, — den Organismus in diesem richtig funktionierenden Zustand zu erhalten, darin besteht die Schwierigkeit und die Kunst der zu beschreibenden Dauerexperimente, deren Anordnung im übrigen einfach, deren Ausfall beinahe schematisch zu nennen ist.

Die speziellen technischen Einrichtungen der einzelnen Versuchsreihen sollen erst, wo von diesen selbst die Rede ist, angegeben werden.

III. Das normale Farbkleid von *Salamandra maculosa*, seine Entwicklung und Erhaltung.

1. Die Pigmentarten und ihre Ontogenese.

Was bei einem so variablen Tier wie dem Feuersalamander, von dem gewiß keine zwei Exemplare existieren, die ganz gleich gezeichnet sind, als »normal« zu betrachten sei, kann natürlich nur Sache einer willkürlich definierenden Abgrenzung sein. Ich will unter »normalem Farbkleid« erstens dasjenige verstehen, welches uns bei den freilebenden Tieren in ihrem Naturzustande unterkommt; zweitens dasjenige, welches sich im Gefangenleben nicht verändert hat, also dem zu Beobachtungsbeginn, wie wir es an den natürlichen Aufenthaltsorten angetroffen hatten, gleich blieb. Folglich werden in diesem Kapitel auch die Bedingungen zu erörtern sein, unter denen wir jenes Konstantbleiben der ursprünglichen Verteilung von Grundfarbe und Zeichnung zu erzielen vermögen; endlich werden die Möglichkeiten zu erörtern sein, aus den physikalischen Verhältnissen des Freilebens etwas betreffs deren Wirksamkeit auf das Farbmuster zu erschließen.

Der Feuersalamander erscheint insofern zu Versuchen über morphologischen Farbwechsel, d. h. über Vermehrung, Verminderung, Neuentstehung und Änderung von Pigmenten besonders geeignet, als

von einem physiologischen Farbwechsel, d. h. bloßer Zusammenziehung und Ausdehnung der nach Menge und Art dabei konstant bleibenden Pigmente beim Volltier nichts zu bemerken ist (vgl. Kap. VII); ferner deshalb, weil das Farbkleid sich im allgemeinen nur aus zwei Pigmenten zusammensetzt; dem tiefschwarzen und dem gelben.

Das schwarze Pigment, ein Melanin, tritt bei gesunden, kräftigen Exemplaren an sämtlichen nicht gelben Körperstellen in dichtgedrängter Menge und bei der forma typica zu allermeist als Grundfarbe auf.

Das gelbe Pigment tritt in mehreren Schattierungen als Chrom-, Orange-, Stroh-, Schwefelgelb und in Form von Punkten, Flecken, Schnörkeln und Streifen auf, entweder in unsymmetrischer oder in bilateral-symmetrischer Anordnung. Exemplare mit symmetrischer Zeichnung, gleichgültig ob es Längsreihen von Flecken, zwei oder vier Streifen sind, faßt E. G. BOULENGER unter dem Namen var. *taeniata* zusammen, während DÜRIGEN unter diesem Namen nur die zweibindigen Exemplare, die vierbindigen extra mit var. *quadrivirgata* bezeichnet. Die mehr oder weniger unsymmetrisch gezeichneten Exemplare nennt E. G. BOULENGER forma typica und ist geneigt, die spanische var. *gallaica* Seoane, die sich von jener nur durch noch intensiveres Schwarz und die geringe Zahl der gelben Flecken unterscheiden soll, dazuzurechnen, ebenso die Varietäten *corsica* Savi und *algira* Bedr. (Wie POCHE ausführt, müßte übrigens *Salamandra maculosa* nomenklatorisch richtig *Salamandra salamandra*, ihre forma typica aber *Salamandra salamandra salamandra* heißen! Aber wer kann da mitgehen?!) — In alten, ungedruckten Manuskripten aus meiner Gymnasiastenzzeit ist die symmetrisch gezeichnete Form ohne Kenntnis der Literatur als »var. *vittata*« bezeichnet, nebenbei für mich ein Beweis, das BOULENGERS Vorwurf (S. 324, 341), die Autoren hätten diese Form nicht unterschieden und überhaupt auf Verteilung und Stil der Zeichnung zu wenig Wert gelegt, auf meine Person schon damals keine Anwendung fand; auch DÜRIGEN dürfte sich davon nicht getroffen fühlen. Später allerdings (KAMMERER 1901) habe ich mich, in Ergänzung einer das Farbkleid des Feuersalamanders betreffenden Mitteilung von SCHNEE, dahin ausgesprochen, daß eine eigene Benennung der gestreiften Form trotz ihrer Auffälligkeit wegen kontinuierlicher Übergänge von gestreiften zu gefleckten Exemplaren nicht zulässig sei.

Wie LEYDIG gefunden hat, entsteht das Gelb des metamorphosierten Tieres nicht aus den bei der Larve vorhandenen gelblichen,

irisierenden Pigmentkörperchen, sondern vollständig für sich. Doch aber ist das definitive Gelb (und ebenso das Melanin) bei älteren Larven schon vorhanden; die zuerst auftretenden, zunächst ganz blaßgelben Flecken erscheinen auf den Ohrdrüsen (Parotiden), den Augenlidern und den Ansätzen der Extremitäten; letztere sind sogar schon bei sehr kleinen Larven zu erkennen und diese daran am leichtesten von Tritonlarven zu unterscheiden. Laut GADOW befinden sich in der Haut dicke Ablagerungen von Kalksalzen: »wo diese auftreten, wird das schwarze Pigment verdrängt und nur auf diesen melaninlosen Stellen erscheint die gelbe, eventuell orange oder rote Farbe«. Immerhin ist dieser Prozeß nicht so zu denken, als ob schwarzes und gelbes Pigment einander unbedingt und sofort ausschließen, ersteres nicht wenigstens einige Zeit existieren könne, wo letzteres sich etabliert; die beiden Farbstoffe kommen auch gemischt vor und erzeugen dann eine eigentümlich dunkel ölgrüne Interferenzfarbe, die man ohne mikroskopische Untersuchung als eigenes Pigment zu nehmen geneigt wäre. Wenngleich diese düstergrünen, in ihren Konturen meist runden, aber verwaschenen Flecken letzten Endes als Vorstufen scharf abgehobener gelber Flecken anzusehen sind, so persistieren sie doch oft geraume Zeit, unter Umständen Jahre. Bei sehr melaninreichen, frisch verwandelten Salamandern können oft alle Flecken noch jenen Ton zeigen, gehen aber hier rasch in leuchtendes Gelb über; bei älteren Exemplaren sind sie am häufigsten auf der Bauchseite vorhanden und bleiben sehr lange auf ihrem Zwischenstadium stehen, weil dort die Entstehung von Gelb am spätesten einsetzt, am längsten braucht, aber auch bis ins höchste Alter fort-dauert.

Die grünliche Interferenzfarbe entsteht nur dann, wenn Gelb und Schwarz schichtweise übereinander liegen, gewöhnlich Gelb tiefer als Schwarz: jenes wandert in die Höhe, breitet sich in der oberflächlichsten Schicht aus und verdrängt dort das Schwarz. Seltenere kann es umgekehrt sein, Gelb von vornherein die hohe Schicht einnehmen und durch nach oben wanderndes Schwarz ersetzt werden. — Nicht die grünliche, sondern eine schmutzige, düstergelbe Farbe entsteht, wenn sich die beiderlei Pigmente neben-, statt übereinander behaupten: und zwar nicht in jenem gewöhnlichen Nebeneinander, wie es an der Grenze von gelbem Fleck und schwarzer Grundfarbe stets der Fall ist, sondern in der besonderen Art, daß eine gelbe Makel ganz an der Oberfläche von Melanininselchen durchsetzt ist. Mit freiem Auge betrachtet, erscheint dann eine solche

Makel, wie erwähnt, in unreinem Gelb (mit graulichem, nicht grünlichem Ton), unter der Lupe fein und dicht schwarz punktiert. Auf den Tafelfiguren habe ich denn auch den Unterschied zwischen Über- und Neben-, vielleicht besser Durcheinanderlagerung in größerer Weise dadurch zum Ausdruck gebracht, daß der Fleck im ersteren Fall mit schwarzer Tusche leicht überpinselt (bes. Taf. II, III, V, IX, XII), im letzteren Falle aber mit der Zeichenfeder möglichst klein punktiert wurde (Taf. IV—IX, XIII). Während das Übereinander meist mit dem Siege des Gelb endet, also wie gesagt die ölgrüne Farbe in der Regel eine Vorstufe der grellgelben darstellt, bedeutet das Nebeneinander fast immer einen Sieg des Schwarz: der gelbe Fleck wird mehr und mehr zerfressen, die dunklen Pünktchen häufen sich, fließen zu größeren schwarzen Höfen zusammen, auch von den Rändern her kommen Invasionen von Melanin entgegen, bis dieses auf der ganzen Fläche allein herrschend wurde. Es ist Ausnahme und kann nur durch besondere Faktoren zustande kommen, wenn innerhalb einer gelben Makel selbst entstandenes Melanin wieder zum Schwund gelangt und die verdüsterte Makel dann wieder in ursprünglicher Reinheit erstrahlt.

So werden denn vielerlei Farbnuancen, Reingelb in seinen diversen Schattierungen, Tiefschwarz, Düstergelb, Ölgrün, nur aus den zwei bis jetzt beschriebenen Farbstoffen bestritten, aus denen das Farbleid des Salamanders im allgemeinen ausschließlich besteht; doch gibt es bei manchen Exemplaren noch ein bis zwei andere, wirklich selbständige Arten von Pigmenten.

1) Ein rotes Pigment, das in verschiedensten Schattierungen (Zinnober-, Ziegel-, Blut-, Purpur- und Weinrot), namentlich auf den Ohrdrüsen, auf Stirn und Scheitel, im Umkreise der Augen, an den Mundwinkeln und an der Kehle, gelegentlich aber auch am ganzen übrigen Körper vorhanden ist. Genau wie das gelbe kann es vom schwarzen entweder überlagert sein und dann düster purpurn, oder von ihm durchsetzt sein und dann grau- oder braunrot erscheinen. Aber auch inmitten des gelben Pigmentes, mit dem es nach Form und Auftreten der Chromatophoren offenbar nahe verwandt ist, tritt es auf und bildet inmitten der gelben Makeln rote Inseln und Marmelzeichnungen. Eine recht seltene Farbspielart, die von SCHWEIZER-BARTH var. *coccinea* genannt worden ist, in ihrer geographischen Verbreitung sich nicht an bestimmte Gegenden bindet, sondern sporadisch überall unter den normalen vorkommt, besitzt sogar nur rote Flecken, die nach Gestalt und Verteilung vollständig an die Stelle der gelben

treten, d. h. durchaus dort vorhanden sind, wo man sonst gelbe Flecken zu sehen erwartet.

2) Ein gelblich-weißes Pigment, das in Form sehr kleiner Flecken besonders auf den Flanken und der Unterseite, und zwar fast immer in größeren Haufen beisammen auftritt. Es ist als sehr charakteristisch für dieses Pigment hervorzuheben, daß es wenigstens bei *Salamandra* stets nur in ganz kleinen Ansammlungen, in Tüpfeln von höchstens 2 qmm Flächenausbreitung, vorkommt. Es scheint das nämliche Pigment zu sein, das bei sehr vielen, namentlich altertümlichen Urodelengattungen (*Siren*, *Proteus*, *Spelerpes*, *Plethodon*, *Desmognathus*, *Amblystoma*) und zwar gewöhnlich ebenfalls nur in Punkt- oder Sprenkelform die schwarze Grundfarbe unterbricht, und es scheint demnach einen uralten Charakter der geschwänzten Lurche darzustellen. Nur bei vereinzelten Arten, wie dem künstlich beleuchteten *Proteus*, sowie bei *Amblystoma opacum* Bd. und *tigrinum* Green. (= *mavortium* Baird) nimmt auch das jetzt besprochene Pigment die Gestalt größerer Flecken und Binden an, während es noch bei ganz nahe verwandten Spezies, so bei *Amblystoma punctatum* Bd. und *mexicanum* Cope (= *tigrinum* Laur.), seine auch bei *Salamandra* und den übrigen, vorhin aufgezählten Gattungen streng eingehaltene Regel, etwa 2 qmm Flächenraum nicht zu überschreiten, einhält.

Mir und anderen ist es schon begegnet, das zuvor beschriebene rote Pigment mit pigmentlosen Stellen, die dann infolge der durchschimmernden Kapillargefäße rot erscheinen, zu verwechseln. Die Entscheidung darüber ist natürlich leicht getroffen, man braucht nur eine gute Lupe aufzusetzen; aber schon dem unbewaffneten Auge bieten sich zwei Anhaltspunkte, um die durch Pigmentmangel verursachte Rotfärbung richtig zu erkennen. Einmal äußert sich letztere nicht in so gesättigtem Rot, sondern blasserem Rosa; dann wird sie gewöhnlich an minder blutreichen Hautregionen von Stellen begleitet, die infolge Lockerheit des Melanins grau oder braun statt schwarz sind. Beides trifft zu für die portugiesische var. *molleri* De Bedr., deren Untersuchung E. G. BOULENGER (S. 336) zur Überzeugung brachte, daß die graue und rote Zeichnung hier der geringen Menge bzw. Abwesenheit von Pigment zu danken sei. Die Schlußfolgerung, daß letzteres bei roten Zeichnungen stets zutrefte, ist unangebracht, denn tatsächlich gibt es ja ein eigenes, rotes Pigment.

Wir werden uns in vorliegender Experimentaluntersuchung fast ausschließlich mit den beiden Hauptpigmenten des Feuersalamanders, dem schwarzen und dem gelben, beschäftigen, und auch den

verschiedenen Intensitätsgraden des letzteren nur selten und gelegentlich Aufmerksamkeit schenken, da die Bedingungen ihres Auftretens größtenteils ungeklärt blieben. Von den in 1904 diesbezüglich mitgeteilten Verhältnissen habe ich mich in meinen späteren Versuchen nie wieder so recht überzeugen können.

2. Das Beibehalten des normalen Farbkleides in den Kontrollversuchen.

Es gilt nun, das »normale« Farbkleid des Feuersalamanders in seinem ursprünglichen Zustande zu erhalten, genauer gesagt, es auf diejenige Entwicklungsmöglichkeit zu beschränken, die ihm von Natur aus innewohnte. Das geschieht, indem wir die Tiere allen Faktoren fernhalten, welche die natürliche Entwicklungsrichtung abnorm zu beschleunigen oder gar umzuschalten geeignet wären: Feuchtigkeits- und Temperaturextreme, sowie Umgebungsfarben, die mit denen der Tiere selbst, wenigstens ungefähr, übereinstimmen. Die dabei zu befolgenden Maßregeln sind beiläufig identisch mit denen, die auf möglichst normale, naturgemäße Haltung überhaupt abzielen und im vorigen Kapitel (II. Technik) größtenteils schon erörtert wurden. Hier sei ergänzt, daß die Temperatur in der warmen Jahreszeit 20 Grad C. nicht häufig überschreiten sollte, in der kalten so weit abfallen darf, daß ein Winterschlaf, wenn auch kein so langer und ununterbrochener wie im Freien, zustande kommt, also zeitweilig bis nahe an den Gefrierpunkt. Betreffs der Luft- und Bodenfeuchtigkeit genügt es, wenn sie nicht beständig nahe an 80 % heranreicht und nicht unter 60 % herabgeht.

Endlich ist, was die Umgebungsfarbe anbelangt, jede Farbe außer Schwarz und Gelb in unserem Sinne als neutral anzusehen. Ich hielt Salamander auf allen nur erdenklichen Unterlagen: in Behältern, deren Böden, Wände und zuweilen auch Decken, in Form von schrägen Schirmen, die dem Oberlicht Eintritt verstatten, es aber in der betreffenden Farbe hineinreflektieren — mit Papier in allen Spektralfarben und Mischfarben ausgelegt waren: entweder nur je eine Farbe in jedem Behältnis oder ein und derselbe Käfig mosaik- oder sternförmig mit sämtlichen Farben — außer Rot, Grün, Violett, Blau auch Grau, Braun und Weiß. Letzteres sowie sehr heller, nahezu weißer Flußsand hat zwar eine bleichende Wirkung auf die Sättigung der gelben Flecken (vgl. S. 80), aber keine auf ihre Größe und Begrenzungsschärfe. Selbst die sonst so wirksamen Farben Gelb und Schwarz brauchen nicht vermieden zu werden, wenn man aus ihnen

entweder eine so gleichförmige, empirisch zu ermittelnde Mischung herstellt, daß fördernde und hemmende Einflüsse einander die Wagschale halten, oder sie vollkommen durch Moos und andere Vegetation verdeckt, so daß nirgends Licht auf sie fällt. Wie nach diesen Feststellungen zu erwarten, eignet sich auch ein Substrat aus bunten, nassen Bachkieseln — den Tieren sehr angenehm und hygienisch — zur Konservierung des ursprünglichen Farbzustandes. Es gibt aber noch ein einfacheres Mittel zu diesem Zwecke: alle Farben waren ja auch Versuches halber angewendet worden, beispielsweise um zu entscheiden, ob wir in den beobachteten Farbverschiebungen tatsächlich echte Farbwirkungen oder nur Wirkungen des Helligkeitsgrades vor uns haben; und da wirklich nur die Eigenfarben der Tiere, wenn sie in deren Umgebung auftreten, Veränderungen auslösen, so spricht das schon genügend gegen nicht spezifische Intensitätswirkung. Aber noch eine zweite Tatsache, die wir schon jetzt kennen, spricht dagegen: nämlich die, daß wir in jedem Falle, wo wir Farbveränderungen zu erzielen wünschen, der höchsten Lichtintensitäten bedürfen, sei es auf Gelb für Vermehrung der Zeichnung; sei es auf Schwarz zur Ausbreitung der Grundfarbe. Und daraus eben endlich resultiert von selbst das simpelste Mittel, um sowohl auf Gelb als auf Schwarz jede spezifische Veränderung auszuschließen: es ist hierzu nur nötig, den Behälter dunkel zu stellen, nicht einmal notwendigerweise in die vom Licht gänzlich abgeschlossene Dunkelkammer, die ja nicht mehr »normalen« Verhältnissen, sondern schon wieder besonderen Versuchsbedingungen entspricht, sondern einfach an einen halbdunklen, nur seitlichem Licht zugänglichen Raum. Es wird von der besonderen Beschaffenheit der jeweiligen Versuchsreihe abhängen, wie man den dazugehörigen Kontrollversuch, der die normalen Verhältnisse wiedergibt, ausstatten will; entweder mit denselben Lichtbedingungen, wie sie im eigentlichen Experiment obwalten, und dann natürlich mit anderen Böden als Gelb und Schwarz; oder mit denselben Substraten wie im Versuch selbst, dann aber müssen diese weniger Licht empfangen oder verdeckt sein. Ich habe von all diesen Möglichkeiten reichlich Gebrauch gemacht und bitte meine Herren Referenten und Rezensenten, bei ihren gefälligen Einwänden doch ja dieser Kontrollversuche, die in der »Zusammenfassung« am Schlusse fehlen, nicht wieder vollkommen zu vergessen.

Bringt man ältere, arterwachsene Salamander in einen beliebigen dieser Kontrollbehälter, so wird man noch nach Jahren keinerlei Veränderungen in Verteilung des Gelb und Schwarz wahrnehmen.

Junge Salamander, welche die natürliche Entwicklung ihres Farbmusters noch nicht abgeschlossen haben, werden hingegen selbstverständlich gewisse, relativ geringfügige Veränderungen zeigen, aber diese schlagen — es sei denn, daß die Beschaffenheit des Fundortes eine bestimmte Richtung nachwirken läßt — regellos auseinander: manche neigen zur Ausdehnung, andere zur Einschränkung der gelben Zeichnung, bei zahlreichen anderen vergrößert sich der eine Fleck, während ein benachbarter sich verkleinert, allenfalls fast verschwindet, während anderswo neue Flecken auftauchen. Das alles aber so langsam, daß bei Salamandern, die nur erst einige Monate nach der Metamorphose hinter sich haben, eigentlich keine Veränderung auffällt, und ohne zeichnende, periodische Kontrolle die geringen Veränderungen sicher unbemerkt geblieben wären. Das Charakteristische aller dieser Kontrollkulturen besteht somit — wieder von einseitig induzierender Herkunft des Materials abgesehen — darin, daß sich schließlich in jeder von ihnen Exemplare mit viel und mit wenig Gelb befinden, ohne daß sowohl das Viel wie das Wenig eine sehr moderierte Variationsbreite übertritt.

3. Über den nur hypothetischen Wert von Freilandbeobachtungen.

Das ist aber ganz dasselbe Bild, welches uns an Durchschnittsfundorten auch im Freien entgegen tritt: viel und wenig gefleckte Salamander, solche mit großen und kleinen, satt- und blaßgelben Flecken, mit und ohne rote Flecken und gelblich-weiße Sprenkel leben bunt durcheinander in ein und demselben Waldgebiet. Wer die Wirkungsgesetze der Lebensbedingungen noch nicht kennt — und dies trifft für viele zeitgenössische Biologen zu — würde daraus leicht den Schluß ziehen, all jene Faktoren seien von äußeren Faktoren unabhängig. Denselben Schluß würde er ziehen, wenn er an Örtlichkeiten von anscheinend sehr verschiedenen physikalischen Verhältnissen Tiere von gleichem Farbtypus antrifft; so sagt E. G. BOULENGER: »Exemplare von hügeligen Gegenden Belgiens, von den meisten französischen Fundorten, sowohl am Meeresgestade wie in beträchtlicher Höhe (Pyrenäen) stimmen im allgemeinen Stil der Flecken und der Farben vollkommen überein und zeigen so, daß das Klima auf dieses Merkmal keinen Einfluß hat«¹⁾. Um

¹⁾ Im englischen Original nicht gesperrt gedruckt: »... thus showing that climate has no bearing on this character«.

das Übereilte einer solchen Folgerung zu kennzeichnen, braucht bloß auf die Komplexheit der Milieubedingungen hingewiesen zu werden, weiter auf die zahllosen Möglichkeiten des Milieuwechsels, dem sich die Tiere selbst fortwährend auszusetzen vermögen. Ein und derselbe Wald, ja ein und dasselbe Gebüsch stellen keineswegs gleichförmige Bedingungen dar, sondern umfassen Faktoren, die das Verhältnis von Färbung und Zeichnung teils in positiver, teils in negativer Hinsicht zu verschieben trachten, demzufolge einander hemmen, wo sie gleichzeitig einwirken, an ihrer Salamanderbevölkerung entgegengesetzte Effekte hervorbringen, wenn die eine Partie den positiven, die andere den negativen exponiert bleibt. Angenommen, eine Salamanderpopulation befinde sich auf Lehm Boden, aber etliche Exemplare wählen morsche Baumstrünke zum Aufenthalt, die sie infolge andauernd trockener Witterung monatelang nicht verlassen; die übrigen haben sich in Erdlöcher verkrochen und müssen dort mit geringerem Feuchtigkeitsvorrat vorlieb nehmen, der sie zwingt, allmorgendlich im Tau zu baden und sich dem von der gelben Umgebung reflektierten Licht zu exponieren: so würde diese tatsächlich oft vorkommende Aufenthaltsverschiedenheit allein schon genügen, um in den Strünken klein-, in den Erdhöhlen großfleckige Exemplare heranzuziehen. Wieder ein anderer Teil derselben Population hat sich in der Nähe des Bachrandes angesiedelt, wadet täglich durch seichte Pfützen und setzt die ganze Haut dem Wasser aus; vom benachbarten Hügel machen die Tiere diesen Weg nicht, sie sind auf Tau und Regen angewiesen, halten sich daher überhaupt mehr verborgen, haben dadurch, abgesehen vom trockeneren Milieu, weniger Gelegenheit, Beute zu machen usw. Sehen wir von den anschließenden Ernährungs- und Belichtungsschwankungen ab, so würde allein schon die Feuchtigkeitsverschiedenheit dort zahlreiche rundliche, lichte Ozellen, hier größere, unregelmäßig begrenzte, aber durch Verunreinigung mit Melanin düsterfarbige Flecken entstehen lassen.

Nehmen wir nun noch hinzu, daß all diese Induktionen eine Nachwirkung entfalten, so daß ein vom Hügel zum Bachrand, aus dem Baumstumpf in Lehmhöhlen übersiedelnder Salamander nicht sogleich die Charaktere seines ersten Wohnortes verliert, ja sie unter Umständen noch seinen Nachkommen vererbt, so ergibt sich eine endlose Reihe von Mischungen und Differenzierungen. In Freiheit muß ein bestimmter Faktor schon sehr dominierend auftreten, sehr gleichförmig und beständig die übrigen Faktoren an Energie überbieten, um dem bunten Rassengemisch einheitlichen Typus aufzu-

prägen. Bei Wüsten-, Wasser-, Hochgebirgstieren wird dies eher möglich sein, als bei Waldbewohnern, wo eo ipso die Mannigfaltigkeit des Milieu größer ist, als meist anderswo.

Aus diesen Erörterungen folgt ebenso ungezwungen, weshalb nicht bloß, wie bisher erklärt, die Bewohner einer Lokalität ungleich, sondern auch Bewohner stark verschiedener und entfernter Lokalitäten gleich sein können. Ich sehe ganz ab von Wanderungen, die bei Salamandern keinen allzu großen Umfang annehmen können. Gesetzt aber den Fall, eine südlich warme, eher trockene Gegend beherberge einen ähnlich großfleckigen Farbtypus wie eine nördliche feuchte mit rauherem Klima, so ist also wohl der Faktor »Feuchtigkeit« als wirksam auf Fleckenvermehrung laut E. G. BOULENGER ad absurdum geführt? Keineswegs, denn denselben Effekt, der hier der Nässe zuzuschreiben war, konnte dort die Wärme bewirkt haben usw. usw.

Und nun vergegenwärtige man sich, wie die Aussichten eines Unternehmens beschaffen sind, den Zusammenhang von Salamanderfarbe und Umwelt draußen im Freien beurteilen zu wollen! Wie jener trockene Hügel, jenes feuchte Ufer in unseren vorhin benützten fiktiven Beispielen wirken würden, weiß ich ja auch nur aus Experimenten, wo ich in Gefangenschaft die betreffenden Faktoren isoliert hatte; derartiges in der Natur zu erkennen, erachte ich heute ganz einfach als unmöglich, es ist hundert gegen eins zu wetten, daß man dabei auf Irrwege gerät. Warum das so sein muß, setzte ich in meiner Schrift über die Wirkungen der äußeren Lebensbedingungen (KAMMERER 1910c) noch ausführlicher auseinander; Freilandbeobachtungen können daher (und das gilt allgemein, nicht etwa bloß vom Salamanderkleid) höchstens den Wert von Arbeitshypothesen beanspruchen. Nicht höher hatte ich meine 1904 auf variationsstatistischem Wege ermittelten Korrelationen (nicht Kausalitäten!) zwischen Salamanderfarbe einerseits, Boden- und Gesteinsbeschaffenheit, Temperatur und Feuchtigkeit andererseits ausdrücklich eingeschätzt. Sie sind durch meine in vorliegender Abhandlung darzustellenden Experimente zum Teil bestätigt, zum Teil widerlegt worden; die Entscheidung über ihre Richtigkeit konnte aber ausschließlich durch analytische Experimente erbracht werden, auf gar keinen Fall durch wieder andere Freilandbeobachtungen, wie es E. G. BOULENGER getan hat.

Im Lichte meiner seitherigen Experimentalerfahrungen stellen sich seine Einwände folgendermaßen dar (die einzelnen Punkte kor-

respondieren mit denen bei E. G. BOULENGER, S. 344 ff., und mit denen meiner Arbeit 1904, S. 234):

1) Meine Hypothese, daß warmes Klima die Zeichnung und deren Sättigung unterstützt, kaltes sie unterdrückt, ist dahin zu berichtigen, daß die Temperatur stets nur die dem betreffenden Exemplare von Haus aus immanente Entwicklungsrichtung bestärkt, aber keinen spezifischen Einfluß nimmt. Die Temperatur ist im Sinne von ROUX ein aktivierender, kein determinierender Faktor. Hatte das Exemplar die Tendenz, seine Zeichnung zu mehrern, so wird es in hoher Temperatur noch rascher und vollständiger gelb, als in niedriger. Hatte es die Tendenz, seine Zeichnung einzuschränken, so bleibt es in niedriger Temperatur immerhin noch länger und ausgebreiteter gelb als in hoher (vgl. S. 94). Damit entfallen viele Widersprüche, auch solche, die in späteren Punkten aufgezählt sind.

2) Meine Vermutung, daß Gegenden mit starker Luft- und Bodenfeuchtigkeit, vielen Wasserläufen, Zahl, Größe und Sättigung der Flecken begünstigen, wogegen Trockenheit und Gewässerarmut sie zurücktreten lasse, ist dahin zu präzisieren, daß in Nässe zunächst nur die Zahl der Flecke vermehrt wird, ihre Größe minimal oder nur durch Zusammenfließen eng beisammen entstandener Tüpfel; Trockenheit verdüstert die Flecken bis zu völligem Schwund, verringert dadurch nach und nach deren Zahl, läßt aber ihre Größe, solange sie überhaupt sichtbar bleiben, fast wie anfangs bestehen. Wenn E. G. BOULENGER hier einwendet, daß Salamander überhaupt nur an Örtlichkeiten von erstgenannter Beschaffenheit denkbar seien, so kennt er mindestens die dalmatinischen Fundorte nicht, wo bisweilen (z. B. auf der Insel Bua) Salamander geradezu in Steinwüsten auftreten, ohne daß man begreift, wie sie zu der ihrer Haut unentbehrlichen Feuchtigkeit gelangen. Daß südfranzösische, süditalienische und kleinasiatische Tiere oft gelber sind als kleinfleckige von feuchteren Lokalitäten Österreich-Ungarns und Rumäniens, kann im Untergrund und der Temperatur seine Erklärung finden, was im einzelnen erst angesehen werden mußte. Überdies ist man geneigt, Exemplare mit kleinen Flecken für ärmer an Gelb zu halten, als solche mit größeren, auffallenderen Flecken, was durchaus nicht immer zutrifft, wie E. G. BOULENGER selber, mich berichtigend, betont (S. 341). Gerade für Feuchtigkeitstiere ist es charakteristisch, daß ihre Flecken klein bleiben, aber, weil sie sich stark an Zahl vermehren, ihrem Träger schließlich trotzdem zu einem ansehnlichen Reichtum an Gelb verhelfen.

3) Mit Gesteinsarten habe ich keine Experimente geführt. Hinsichtlich des Kalkgebirges liegt eine bestätigende Gelegenheitsbeobachtung seitens v. SCHWEIZERBARTHS (1909) vor. Jedenfalls ist dagegen nichts bewiesen, wenn Salamander von verschiedenen Gesteinsarten gleich gefärbt sind: BOULENGERS auf Grund längerer Aufzählung gewonnener Satz »dies zeigt deutlich, daß der geologische Untergrund wenigstens in Frankreich nichts mit der Färbung der Salamander zu tun hat« erledigt sich vor Anstellung der Experimente durch meine obigen allgemeineren Ausführungen als unberechtigt.

4) Die Beziehung zwischen gelber und dunkler Farbe des Bodens einerseits, gelber Zeichnung und schwarzer Grundfarbe der Salamander andererseits hat sich experimentell als zutreffend herausgestellt, soweit es das Mengenverhältnis der beiden Pigmente betrifft. Die im Freien vorkommenden Unregelmäßigkeiten infolge heterogenen Zusammentreffens der Faktoren waren von mir 1904, wie man meinem auch von E. G. BOULENGER zitierten Wortlaut nach erwarten sollte, klar genug auseinandergesetzt worden: wenn die von ihm zweimal ins Treffen geführten belgischen Salamander auf dunklem Boden und in kaltem Klima reich gezeichnet erscheinen, so darf daher nicht geschlossen werden, daß diese beiden Faktoren sich in Beseitigung der Zeichnung summieren müßten, sondern daß dort ein dritter, noch mächtigerer Faktor beide ihn hemmenden Faktoren überbietet: wahrscheinlich die Feuchtigkeit.

G. E. BOULENGER spielt schließlich seinen letzten Trumpf aus, indem »contrary to KAMMERER's results, our blackest specimen of the typical form is from a hot locality (Ticino) at an altitude of only about 600 metres, our yellowest from the highest altitude on record, 1600 metres (Calabria). It might be objected that in the case of the latter the altitude is compensated by the latitude, but that will not answer, since at a more southern latitude, and almost at the sea-level, on the coast of Africa, paucity of yellow markings is the rule. In the var. *taeniata*, a totally black specimen has been recorded from the Siebengebirge (Rhenisch Prussia) whilst the opposite extreme of almost wholly yellow specimens is on record from as distant and dissimilar localities as the Harz, Bilbao, Toulouse, and (?) Rome«. All diese Funde stimmen ja ausgezeichnet mit meinen Voraussetzungen und vor allem mit den Resultaten meiner Experimente überein; wir brauchen nur anzunehmen, daß die Hitze des Tessiner Fundortes reaktionsbeschleunigend auf eine präexistierende Tendenz zur Vermehrung des Melanins gewirkt habe, das warme Klima Ca-

labriens aber mildernd auf die große Seehöhe des zweiten Fundplatzes — BOULENGER selbst zieht dies in Erwägung, verwirft es aber wieder, weil nur in Küstenhöhe Nordafrikas lebende Tiere in der Regel wenig Flecken tragen; bei der dort herrschenden Trockenheit ist dies äußerst plausibel! Denselben Gesetzmäßigkeiten ist die »var. *taeniata*« ganz so unterworfen wie die »forma typica«.

Möglicherweise lösen sich so die mir von G. E. BOULENGER entgegengehaltenen Paradoxe, möglicherweise auch anders, — bestimmt aber nicht in der von ihm gemeinten Art, daß all jene äußeren Einflüsse keine Geltung haben. Nicht in der Erwartung, daß etwas Positives dabei herauskommt, habe ich die ganze Auseinandersetzung durchgeführt; sondern vielmehr um zu zeigen, daß nichts dabei herauskommt, solange man nicht bessere Methoden zu Hilfe nimmt. Auf Grund bloßer Naturbeobachtungen kann man eben die Dinge drehen wie man will, kann ein und dasselbe leugnen und bestätigt finden; dies gilt von meiner soeben gegebenen Darstellung, insoweit sie nicht bereits Versuchsergebnisse vorwegnimmt, ganz ebenso wie von derjenigen BOULENGERS: und deshalb ist es Zeit, daß wir uns den tatsächlichen Entscheidungen zuwenden.

IV. Induktions- und Vererbungsversuche.

A. Lehmerde.

1. Das Ausgangsmaterial.

Der Versuch mit den beiden Erdsorten, gelber Lehmerde und schwarzer Gartenerde, ist es, über den ich mich in den vorläufigen Mitteilungen (KAMMERER 1904, 1908/9, 1909, 1910a—d, 1910/11, 1911a—c, 1911/12) am ausführlichsten verbreitet habe und der auch (BAUR, BENDL, BOULENGER, v. FEJÉRVÁRY, F. M., GOLDSCHMIDT 1911, v. HANSTEIN, ŠEČEROV 1912a, c, SEMON 1910, 1912, THILO usw.) bis jetzt am häufigsten besprochen wurde.

Als Ausgangsmaterial dienen *Salamandra maculosa* des Wiener Waldes, zumeist in den Buchenwäldern von Tullnerbach und Purkersdorf (an der Westbahnstrecke) gesammelt. Die Fleckenzeichnung ist hier durchweg eine ganz unregelmäßige, unsymmetrische; als große Seltenheit muß es bezeichnet werden, wenn etliche Flecken einigermaßen in einer oder zwei Reihen liegen; doch ist dies immer sehr weit entfernt davon, daß man von bilateraler Anordnung der Zeichnungselemente sprechen könnte. Selbstverständlich bilden die Flecken auf Augenlidern, Parotiden und Extremitätenansätzen hiervon eine

Ausnahme: diese ersten, bei der Metamorphose deutlich werdenden Flecken sind ja stets, bei sämtlichen Farbspielen des Feuersalamanders, symmetrisch gelagert.

Nicht nur dem Lehmerdeversuch, sondern auch den meisten andern Experimenten haben die unregelmäßig gefleckten Salamander des Wiener Waldes, und zwar der nächsten Umgebung von Wien, als Ursprung gedient; nur wo es nicht der Fall ist, wird daher im weiteren Verlauf der Darstellung die Herkunft des Materials eigens vermerkt werden.

Fassen wir die Unregelmäßigkeit der Fleckung als »Merkmal«, als Elementareigenschaft oder Erbeinheit auf — und unsere später zu besprechenden Kreuzungsversuche zeigen, daß hierzu alle Berechtigung vorliegt —, so dürfen wir daher das Material diesbezüglich als völlig gleichartig ansehen. Aus solcher »Gleichartigkeit« folgt freilich größte Ungleichartigkeit in bezug auf Menge und spezielle Verteilung der Zeichnungselemente. Es ist unmöglich, auch nur zwei Exemplare ausfindig zu machen, die einander gleich sehen. Im Gegenteil findet man, wie schon im vorigen Kapitel (III. Das normale Farbkleid) hervorgehoben wurde, sehr stark und sehr wenig gefleckte Exemplare an ein und demselben Fundort durcheinander gemengt. Es ist also unmöglich und, wie die Kreuzungen ergeben, unnötig, den Versuch etwa mit Tieren zu beginnen, die sich äußerlich sehr ähnlich sehen.

2. Die Protokollierung.

In einer Beziehung ist der zuletzt erwähnte Umstand sogar als günstig zu bezeichnen: nämlich was Kontrolle und Protokollierung anbelangt. Wären alle Exemplare zum Verwechseln ähnlich, so müßte man jedes für sich in einem besonderen Behälter pflegen, was mit Unausführbarkeit der ganzen Untersuchung in ihrer jetzigen Ausdehnung — wenigstens europäische Mittel in Betracht gezogen — ungefähr gleichbedeutend wäre. So aber kann man für jedes einzelne Exemplar zwar ein besonderes Protokoll führen und braucht dabei nicht zu befürchten, daß man dieses selbe Exemplar aus der Schar seiner etwa 40 Käfiggenossen nicht mit Leichtigkeit und Sicherheit wieder herauskennen werde. Da die Veränderungen sehr langsam vor sich gehen, ist ja selbst nach halb- oder ganzjähriger Pause in der Kontrolle kein Zweifel möglich. Um auch dieses Maß von subjektivem Urteil, das wir uns doch wohl wahren müssen, soll unser Skeptizismus nicht zur Unfruchtbarkeit führen, auszuschalten, zog ich trotzdem eine Reihe von Tieren in kleinen Behältern auf den

verschiedenfarbigen Böden isoliert auf und hatte somit Gelegenheit, in objektiver Weise an ihnen die in der Massenkultur beobachteten Gesetzmäßigkeiten zu bestätigen. Von diesen Isoliertieren wird noch die Rede sein: sie dienten später den Kreuzungsversuchen.

Die Protokollierung nun wird in sämtlichen Versuchen auf die Weise durchgeführt, daß ich mir (vgl. die Tafeln II—XIII) Blätter mit schematischen Umrissen von Salamandern in aufsteigender Größe, von oben, unten und der Seite gesehen, herstellte; in die Umrisse wird die Fleckenzeichnung eingetragen, sobald das betreffende Tier die Größe erreicht hat, die durch den jeweils folgenden Umriß vorgezeichnet ist. Da es aber, schon aus energie-ökonomischen Gründen, wünschenswert erschien, die Kontrolle innerhalb regelmäßiger Zeitintervalle vorzunehmen, so wurden geringe Millimeterdifferenzen infolge der sich ergebenden Wachstumsungleichmäßigkeiten vernachlässigt, d. h. also, von stärkeren Abweichungen abgesehen, in der Regel angenommen, daß die Tiere in gleichen Zeiten ungefähr gleich stark an Größe zunehmen. Im letzten Versuchsjahre (1912) ließen wir von Herrn PRZIBRAM gezeichnete Diagramme vervielfältigen, in die der Inhalt jener graphischen Protokolle eingetragen wurde. Um drei Reihen von Umrissen (Ober-, Unterseite, Flanken) auf einem Tafelblatt unterzubringen, war es nötig, nicht ganz so viele Bauchseiten und Flankenansichten wie Oberseiten auszufüllen; dadurch entsteht kein Verlust, da die Veränderungen der Oberseite, wenigstens wo es sich um Lichtwirkungen handelt, weitaus am raschesten und gründlichsten vor sich gehen.

Vielleicht hätte ich mich entschlossen, statt der einfachen Umrisse, welche die jeweils dargebotene Fläche des Salamanderkörpers nicht mehr in engere Bezirke teilt, die E. G. BOULENGERSchen Diagramme (S. 325, Fig. 99) in meine Protokolle einzuführen, da es in der Tat oft schwer ist, die Makeln auf der ganzen freien Fläche in ihrer wirklichen Lage, Größe und Stellung zueinander richtig wiederzugeben. Durch Einteilung der Fläche in mehrere Längs- und Querregionen wird die Einzeichnung sicherlich erleichtert und exakter ausfallen müssen. Indessen waren meine Protokolle beim Erscheinen der BOULENGERSchen Arbeit (1911) natürlich schon zu weit vorgeschritten, um jetzt noch Befolgung eines andern Systems rätlich erscheinen zu lassen; an den drei dorsalen Drüsenreihen, die BOULENGER zur Abteilung der Längsregionen benützt, hatte ich mich ohnehin orientiert und somit nur die fünf fiktiven Querlinien durch Halsenge, Rumpfhälfte, Schwanzwurzel, Mitte zwischen Halsenge und

Rumpfhälfte, Mitte zwischen Rumpfhälfte und Schwanzwurzel außer acht gelassen. Entscheidend für diese Unterlassung wurde aber erst folgende Erwägung: die Regioneneinteilung und besonders die Numerierung der Flecken ist offenbar nur dort praktisch, wo es gilt, konserviertes Museumsmaterial ohne lange Beschreibung so genau zu registrieren, daß man schon dem Katalog entnehmen kann, wie ungefähr das Tier aussieht. Aber beim lebenden, sich verändernden Tiere kommen zu viele Transgressionen von Flecken aus einer in die andere Region, Neuentstehung und Verschmelzung von Flecken vor, die die Numerierung mit einem Schlage über den Haufen werfen, wodurch das Praktische der Flächenunterteilung größtenteils wieder aufgehoben erscheint.

In den ersten Jahren des Versuchsablaufes wurde jedes einzelne Versuchstier in beschriebener Weise registriert, seine Farbveränderungen weiter verfolgt; als dies später infolge der sich mehrenden Versuchsserien nicht mehr zu bewältigen war, wurden innerhalb jeder Serie nur mehr einzelne Exemplare gezeichnet, die von Anfang an willkürlich und selbstverständlich ohne Kenntnis davon, ob sie sich besonders gut dazu eignen würden, daher auch ohne Rücksicht darauf gewählt worden waren. Alle übrigen wurden zwar jedesmal mitkontrolliert, aber prinzipiell übereinstimmende Beobachtungen an ihnen nicht mehr in den Protokollen graphisch festgelegt. Nur wenn sich an einem derartigen Exemplare etwas Ungewohntes, möglicherweise Interessantes zeigte, wurde die Beobachtung in ein Diagramm passender Größe eingetragen und von da ab weitergeführt.

3. Der Versuchsablauf.

a. Elterngeneration [*P*]. (Taf. II.)

Die große Variationsbreite des Ausgangsmateriales — viel und wenig gefleckte Exemplare an ein und derselben Fundstelle — gewährte mir außer den soeben geschilderten Vorteilen für die Protokollierung noch eine Vergünstigung, nämlich den Einwand auszuschließen, die erbliche Steigerung einer Farbe sei auf unbeabsichtigte Selektion zurückzuführen. Die Unmöglichkeit, den Versuch mit annähernd gleich aussehenden, in bezug auf ihre Zeichnung mittenstehenden Exemplaren zu beginnen, zwang mich, Kontraselektion, negative Zuchtwahl zu betreiben.

Für den jetzt in Rede stehenden Versuch, auf gelber Erde, wählte ich also Tiere, die wenig Gelb hatten. Nicht gerade die allerschwärzesten suchte ich aus, aber doch solche, die von jeder-

mann als vorwiegend schwarz bezeichnet worden wären (Taf. II, Fig. 3a—c).

Und natürlich war es, wie vorauszusehen, zweckmäßig, mit jungen Exemplaren zu beginnen. Zum Stammversuch nahm ich zwar keine ganz frisch verwandelten Tiere — diese sind im Freien sehr selten zu finden, weil sie überaus verborgen leben, und das Aufziehen der Larven erschwert in diesem Falle die Auswahl einer genügenden Anzahl richtig, d. h. wenig gelb gefärbter Tiere. Immerhin nahm ich solche Tiere, die nur etwa 1 Jahr alt sein konnten, und möglichst gleichgroße. Arterwachsene Exemplare entbehren zwar auch nicht jedweder Plastizität in der zu schildernden Hinsicht, aber es geht zu langsam, als daß man es erwarten könnte, kommt auch wahrscheinlich vorzeitig zum Stillstand, bei einigen früher, bei andern später, und das Endresultat nach jahrelangem Versuchsablauf sieht dann sehr ungleichmäßig, nämlich so aus, als ob nur ein Teil der Tiere sich verändert hätte, der übrige Teil nicht. Erwünscht war es mir aber zu zeigen, daß hier nicht Zufälligkeiten vorliegen, sondern daß jedes einzelne auf gelber Erde gehaltene gesunde Exemplar die zu beschreibenden Veränderungen unbedingt mitmachen muß. Die Verwendung junger Tiere bietet noch den weiteren Vorteil, daß sie jungfräulich sind, die Weibchen also nicht etwa schon Sperma eines Männchens aufbewahren, dessen sich vererbenden Eigenschaften die im Versuch erworbenen durchkreuzen; sondern die Weibchen des Versuches können nur von Männchen befruchtet werden, die dieselben Veränderungen mitmachten, wie sie selbst.

Der an sämtlichen jungen Tieren auf gelber Erde einsetzende Prozeß besteht darin, daß sich die bereits vorhandenen, an Zahl und Größe geringen, an Form einfachen Flecke vergrößern, mannigfach gerichtete und gebogene Fortsätze entsenden und dadurch eine gegliederte, gebuchtete Gestalt gewinnen. Die Fortsätze besitzen die deutliche Tendenz, sich so zu verlängern und zu verlagern, daß sie korrespondierenden Fortsätzen benachbarter Flecke näherkommen und endlich mit ihnen zusammentreffen: es entstehen auf diese Weise unregelmäßige Quer- und Längsbinden und Schleifen. Zwischen den alten, derart umfänglich gewordenen, bilden sich aber auch isolierte, ganz neue Flecke, zunächst stets in Punkt- oder Tropfengestalt, die sich hierauf abermals unter Bildung gelappter Fortsätze vergrößern. Die Art und Weise, wie ein ungegliederter Fleck Lappen entsendet, erinnert, natürlich von der Langsamkeit abgesehen, auffallend an die Pseudopodienbildung einer Amöbe; und der Umstand,

daß ein Fleck gewöhnlich gerade auch an der Stelle, wo ein benachbarter Fleck bereits einen Fortsatz entwickelt hatte, einen eben solchen entsendet, erinnert an das chemotaktische Benehmen der Amöben. Von Chemotaxis kann man allerdings hier nicht sprechen, wohl aber vielleicht von Chemotropismus, denn es handelt sich um keinen Bewegungs-, sondern um einen Wachstumsvorgang, nicht um Expansion, sondern um Vermehrung des gelben Pigmentes, nicht um physiologischen, sondern morphologischen Farbwechsel. Inwieweit dieser von physiologischen Vorgängen seinen Ausgang nimmt, soll in einem späteren Kapitel (VII) gesagt werden. Dem morphologischen Vorgang entspricht die lange Dauer: es vergehen immerhin 3—4 Jahre, bevor man unter günstigsten Umständen von einer einigermaßen auffallenden, gründlichen Umfärbung des Tieres sprechen kann. Besonders langsam ist der Prozeß auf der Unterseite, was weniger für Neuentstehung, als für Vergrößerung von Flecken gilt; diese merkwürdige Doppelheit der Erscheinung wird der Leser erst auf S. 77 in befriedigender Weise erklärt finden.

Waren zu Beginn des Versuches bei dem betreffenden Exemplar Vorstadien gelber Flecken in Gestalt ölgrüner Makeln (siehe darüber Kap. III, S. 19) vorhanden, so gelangt jetzt das darüber lagernde Melanin zum Schwund, das gelbe Pigment tritt im ganzen Umfang dieses Fleckes alsbald rein hervor. Die Größenbereicherung der übrigen schon von vornherein rein gelben Flecke und ihre Verschmelzungszonen sind entweder sogleich melaninfrei, oder zeigen zunächst jene grünliche Interferenzfarbe, so daß man längere Zeit den Neuerwerb vom alten Pigmentbestand unterscheiden kann.

Die Zeit der relativ raschesten Umfärbungen ist die warme Jahreszeit; im Winter stockt der Prozeß oft völlig. Es liegt nahe, dafür in erster Linie die im Sommer größere Lichtintensität verantwortlich zu machen, da wir ja gehört haben (S. 14, 15), daß starkes Licht Grundbedingung für Gelingen des Versuches ist; aber auch die größere Wärme trägt, da sie die Zellteilungen beschleunigt, dazu bei, wie die später zu besprechenden Temperaturversuche (S. 93) lehren.

b. Kindergeneration [F_1]. (Taf. III—VI.)

Um einwandfrei festzustellen, ob und inwieweit sich der in der Elterngeneration erworbene Überschuß an gelber Farbe vererben werde, mußte die Nachkommenschaft von zwei Gesichtspunkten aus in Gruppen geteilt werden: erstens nach den Bedingungen, unter denen sie gezeugt, zweitens nach den Bedingungen, unter welchen sie aufgezogen wurde.

Zu 1 konnte Befruchtung und Geburt entweder unter den Bedingungen des jeweiligen Versuches (also in unserem jetzigen Falle im Behälter mit gelbem Lehm Boden) oder unter neutralen Bedingungen oder unter solchen, die eine Gegeninduktion bewirken, stattfinden. Oder man konnte von der Zeugungsphase, deren Anfang wir mit der Befruchtung, deren Ende mit der Geburt annehmen, einen Teil unter den Versuchsbedingungen, einen andern Teil unter den neutralen oder entgegengesetzten Bedingungen ablaufen lassen. — Zu 2 konnte auch das Heranwachsen der Nachkommen von der Geburt ab sich entweder unter Versuchs- oder neutralen oder Gegenbedingungen vollziehen.

All diese Wege wurden in den meisten erdenklichen Kombinationen wirklich begangen. Was zuerst wieder die Bedingungen der Zeugung (Befruchtung bis Geburt) anlangt, so ergab sich als häufigster Vorgang der, daß die Befruchtung im Versuchsbehälter vorstatten ging, die als trächtig erkannten Weibchen aber zum Teil auf Kies (neutral), zum Teil auf schwarze Erde (Gegeninduktion) gesetzt wurden, wo sie ihre Jungen vollends austrugen und gebaren. Wartete man ein größeres Begattungstreiben ab und brachte dann aufs Geratewohl alle Weibchen des betreffenden Behälters in einen Behälter mit Kies oder schwarzer Erde, so bedeutete dies natürlich eine Übertragung der Weibchen schon ganz zu Anfang der Trächtigkeitsperiode; man riskiert zwar dabei, daß ein Teil der Weibchen nicht begattet ist, die übrigen aber werden ja doch trächtig, und man hat die ganze Embryonalentwicklung einer möglichen Induktion der Embryonen durch die gelbe Erde entzogen.

Um dies noch einschließlich des Befruchtungsvorganges zu tun, mußte ich knapp vor zu erwartender Brunft die ganze männliche und weibliche Bevölkerung eines »gelben« Versuchsterrariums in ein »schwarzes« oder »neutrales« (Kies, Flußsand) übersiedeln lassen; da aber die Brunft durch Übersiedlung oft gestört, ja aufgehoben, ferner ihre Voraussicht leicht enttäuscht wird, weil sie (zumal in Gefangenschaft) nicht streng genug periodisch abläuft, endlich Anzeichen bereits eingetretener Brunft (Jagen und Balgen der Tiere) bereits stattgefundene Begattungen nicht einwandfrei ausschließen lassen, so schritt ich zu künstlicher Besamung, die sich unter Opferung eines Männchens verläßlich und leicht, ohne dieses Opfer etwas schwieriger ausführen läßt. Tötet man ein Männchen, so ist das reifste Sperma in den SIEBOLDschen Schläuchen frei in der Kloake sowie im Harnsamenleiter, das nächstbeste im grauen

Bezirk des Testikels zu finden; will man das Männchen am Leben lassen, so versetzt man es in leichte Äthernarkose, übt dann auf Bauch (in antero-posteriorer Richtung) und Kloake (seitlich in dorso-ventraler Richtung) verhältnismäßig kräftige Druckmassage aus, worauf sich in der Kloake etwas reifes Sperma anzusammeln pflegt. Die Massage kann 2—3 Minuten dauern, das Maximum der Spermaansammlung ist aber erst etwa 10 Minuten nachher erreicht, also erst nachdem das Tier aus der Narkose erwacht ist; doch ist es für den Rest der Prozedur nicht nötig, daß es narkotisiert sei. Die Samenflüssigkeit — es braucht nur verschwindend wenig zu sein — wird in beiden Fällen in eine kleine Injektionsspritze aufgesogen (im zweiten Falle, beim lebenden Männchen, muß man das Spritzenende in die Kloakenöffnung ohne zu verletzen einführen), sodann sofort, ebenfalls mit aller Vorsicht, nichts durchzustechen, in die weibliche Kloake eingespritzt. Man braucht dabei gar nicht tief zu gehen, denn alsbald füllen sich im Kloakenraum, wie ich durch Sektion von Weibchen, die vor der Injektion jungfräulich gewesen waren, feststellte, die SIEBOLDschen Schläuche, von denen aus dann die Ovidukte selbsttätig mit Spermien infiziert werden.

Dafür, daß man schließlich auch eine Gruppe von Jungtieren erhält, deren gesamte Zeugungsphase inklusive Geburt unter den Versuchsbedingungen verläuft, braucht in der Regel nicht eigens gesorgt zu werden: es passiert nur zu leicht, daß man die Trächtigkeit eines Weibchens übersieht — trächtige Weibchen mit wenig Jungen können oft sehr schlank bleiben — und dann von Jungen überrascht wird, die im Wasserbecken des Versuchsbehälters, also in unserm Falle auf gelber Erde, geboren werden.

Mit eben beschriebener Umständlichkeit hatte ich all die Kombinationen nur in den ersten Jahren der Versuchsführung aufgestellt; später begnügte ich mich damit, nur die Geburt unter neutralen Bedingungen (in Glaswannen mit schräger Kiesfläche, die zur Hälfte aus 4—5 cm hohem Wasserstand herausragt) stattfinden zu lassen, nachdem ich mich davon überzeugt hatte, daß es fürs Aussehen der Jungen durchaus gleichbedeutend ist, unter welchen Bedingungen sie empfangen und ausgetragen wurden. Ihr individuelles Erleben, wenigstens in bezug auf die farbigen Böden, beginnt erst mit ihrer selbständigen Larvenexistenz, und deshalb trug ich Sorge, diese in exakter Weise, mithin schon mit Einschluß des Geburtsaktes selbst, vor eventuellen Neuinduktionen zu behüten. Man könnte allerdings einwenden, daß eben dieser Induktionsentzug der

Larven die Folgen einer eventuellen Beeinflussung im Mutterleibe wieder abzuschwächen imstande wäre. In Anbetracht des überall erwiesenen, verläßlich farbenneutralen Charakters des für die Larven gewählten Bodens, der ja keinerlei Gegeninduktion bewirken konnte, halte ich das nicht gerade für wahrscheinlich, indes wäre die Frage einer noch exakteren Prüfung mit Hilfe von vollmolchgebärenden Weibchen zugänglich.

Die Larven zog ich nämlich ausnahmslos auf neutralem (Kies-) Boden — bei flachem Wasserstand in Glaswannen — auf. Auch hier wieder in Gruppen zu teilen, zwischen Jungtieren, die schon das Larvenleben, und solchen, die erst seit Metamorphose auf farbigen Böden gehalten werden, überstieg nachgerade meine Kräfte, und ich überließ es andern, diese Kombinationen zu ergänzen. Es ist inzwischen durch die Untersuchungen von ŠEČEROV (1912 c) und v. FRISCH (Publikation bevorstehend) geschehen, die in übereinstimmender Weise ergeben, daß die Induktion der Larven mittels gelben und schwarzen Untergrundes bereits einen bestimmenden Einfluß darauf nimmt, ob der frischverwandelte Salamander mit viel oder wenig gelbem Zeichnungsbereich das Wasser verläßt.

Wir haben nunmehr den Vererbungseffekt selbst festzustellen, also die Salamander der F_1 -Generation (P -Generation auf Lehmerde) zu beschreiben. Wie angedeutet, wurde die Nachkommenschaft zur Hälfte auf Lehmerde belassen, zur Hälfte auf schwarze Gartenerde übertragen; diese Aufteilung findet statt, sobald die samt und sonders auf Kies (aber natürlich in separierten Gefäßen) gehaltenen Larven ihre Metamorphose vollendet haben; dieselbe ist aber doch schon während des Larvenlebens vorbereitet, indem die einzelnen Würfel tunlichst isoliert gehalten werden und schließlich von jedem Wurf je die Hälfte, also gleichviele Geschwister auf gelbe und schwarze Erde kommen. Wo sich die Teilung wegen ungerader Zahl der Nachkommen nicht streng durchführen läßt, werden die überschüssigen Tiere auf keine der beiden Erdsorten, sondern als Kontrollen extra auf Kies, Sand oder in ein Terrarium, dessen Erde total von Vegetation überwuchert ist, oder auf andersfarbigen Böden als Gelb und Schwarz großgezogen.

Wo immer die Angehörigen der F_1 -Generation heranwachsen, in folgenden zwei grundsätzlichen Punkten stimmen sie doch überein, und zwar schon von dem Tage an, wo die gelben Flecke an der Larve zuerst sichtbar werden, bis zu sehr vorgeschrittenen Altersstadien des fertigen Tieres: 1) sie sind sehr reich gelb gezeichnet;

2) die gelbe Zeichnung ist — im Gegensatz zu der der Eltern — bilateral-symmetrisch angeordnet (Taf. III—VI, Fig. 1a).

Eben metamorphosierte Junge zeigen zwei Längsreihen von Flecken, die in Fortsetzung der sowieso immer symmetrisch gelegenen Parotidenmakeln rückenabwärts ziehen; die später auftretenden Flecken der Rumpfsseiten haben ebenfalls die (immer vollkommener durchgeführte) Tendenz, sich serienweise zu stellen, so daß aus den zwei dann vier Längsreihen geworden sind.

Verschieden gestaltet sich nachher die Pigmentierung, je nachdem ob die Tiere auf gelber oder schwarzer Erde leben. Betrachten wir zunächst die Wandlungen auf gelber Erde (Taf. III). Hier verschmelzen die Fleckenreihen der Länge nach, so daß Longitudinalstreifen daraus werden; zuerst verschmelzen nur die ganz nahe gelegenen Flecke, indem sie (und zwar stets in longitudinaler Richtung) die uns bereits bekannten pseudopodienähnlichen Fortsätze gegeneinander entsenden, und es entsteht eine Zwischenstufe von Längsreihen- und Längsstreifenbildung, die am besten als unterbrochene Streifung oder als reihenweis gestellte Streifenstücke bezeichnet werden kann; endlich fließen aber auch die relativ entferntesten Flecken zusammen, die Bänderung wird keine kontinuierliche. Die Rückenbinden, als die stärker belichteten, eilen darin den Flankenbinden regelmäßig voraus.

Der Prozeß ist aber damit noch nicht abgeschlossen: schon als sie noch Fleckenreihen und unterbrochen waren, waren die Streifen zugleich in der Transversalrichtung, wiewohl schwächer, gewachsen (die dorsalen abermals rascher als die lateralen), was einerseits durch ziemlich gleichmäßige Verbreiterung, bei der die Binden ganzrandig bleiben oder höchstens gewellte Ränder annehmen, anderseits durch Fortsatzbildung geschieht; die einander korrespondierenden Fortsätze bilden Querbrücken; nahegelegene Querbrücken verschmelzen ihrerseits wieder der Länge nach und bilden dort auf ganzer Rückenbreite eine gelbe Zone. Am ehesten geschieht letzteres in Nacken- und ganz besonders Schwanzwurzelgegend, wo naturgemäß die beiden Binden einander von Anfang an am nächsten waren; hier bedarf es zuweilen gar keiner Brückenbildung, sondern lediglich gleichförmiger Breitenwucherung, um die schwarze Mittelzone verschwinden zu machen. Dann schreitet dieser Prozeß vom Nacken kaudal-, von der Schwanzwurzel kranialwärts fort und stößt, mit ihnen verschmelzend, unterwegs auf bereits früher durch verschmolzene Fortsätze gebildete Querbrücken. Es ist leicht einzusehen, wohin

das zum Schlusse führen muß: zu totaler Verdrängung des schwarzen Pigments im gesamten Dorsalbereich; doch bleibt in F_1 eine schwarze, wenn auch mehrfach von Gelb unterbrochene Rückenzone, die in Nacken- und Schwanzgrundgegend auf eine ganz schmale Linie zusammenschrumpft, bestehen.

Querbinden ziehen sich auch von den Flanken- zu den Rückenbinden derselben Seite, ja mit der Zeit ventralwärts von Flanken- zu Flankenbinde herüber. Während die Querbrücken zwischen den Rückenbinden, wo nur ein kurzer Weg zurückzulegen ist, gewöhnlich auf letzteren ziemlich senkrecht stehen, also geradlinig quer verlaufen, ziehen jene zwischen den Flankenbinden, wo es auf Brust und Bauch eine viel breitere dunkle Zone zu überwinden gilt, oft schräg und krumm, wodurch dann schließlich die ursprünglich streng symmetrische Anordnung nicht unerheblich gestört erscheint.

Die teilweise Aufhebung der Symmetrie wird — abermals vorwiegend auf der Unterseite, auf der Oberseite bleibt ja nachgerade beinahe kein Platz dafür — außerdem noch durch Auftreten isolierter gelber Ozellen verstärkt, die keine Derivate der bereits angeborenen, nur vergrößerten Zeichnung darstellen, sondern selbständig auftreten, sich selbständig vergrößern, eventuell dann mit der ursprünglichen Zeichnung verschmelzen.

Das Endziel, das die Tiere von F_1 auf gelber Erde erreichen, besteht also in anschnlichem Gewinn an Gelb, weit hinaus über das Maximalmaß dessen, was die P -Generation diesbezüglich erlangt hatte. Man kann demnach sehr wohl von einem kumulativen Effekt, der sich über diese zwei Generationen erstreckt, sprechen, und das Kriterium der stattgefundenen Vererbung in eben dieser Häufung, Verstärkung der gelben Zeichnungselemente erblicken.

Sehen wir uns jetzt die Wandlungen der nach Metamorphose auf schwarze Erde übertragenen Geschwister an (Taf. IV). Die Wirkung der schwarzen Erde braucht hier noch nicht näher erörtert zu werden, es ist ihr eine besondere Versuchsreihe (dieses Kapitel unter B, S. 50—52) gewidmet; für jetzt genügt die Feststellung, daß sie geradewegs eine Gegeninduktion der gelben Erde darstellt, also die Eigenschaft besitzt, das schwarze Pigment auf Kosten des gelben zu mehren. Trotzdem nimmt bei solchen F_1 -Tieren, deren Eltern auf gelber Erde stark gelb geworden waren, auch hier zunächst der gelbe Farbstoff einen Aufschwung, der sich (auf dem Rücken, nicht auf den Seiten) in Verschmelzung der nahegelegenen Reihenflecken äußert und somit das Stadium der

unterbrochenen Streifung erreicht. Dann allerdings findet (oft, aber nicht notwendigerweise an denselben Stellen, wo die Verschmelzung stattgefunden hatte) sekundärer Zerfall statt, das Tier kehrt zum Stadium der Fleckenreihen zurück. Die einzelnen Flecken werden kleiner, düsterer (d. h. mit Melanin in gleicher Höhenlage untermischt, siehe Kap. III), runden sich ab, die kleinsten verschwinden schließlich ganz, so daß die übrig gebliebenen zwar noch deutlich die seriale Anordnung sehen lassen, aber, je mehr Flecken absorbiert werden, desto weiter in der Längsrichtung voneinander zu stehen kommen. Dabei ist nie zu verkennen, daß dieser retrogressive Prozeß sehr träge vonstatten geht, daß ein gewisser Bestand an Gelb sich wenigstens in F_1 noch hartnäckig erhält, mag das Tier auf schwarzem Boden ein noch so hohes Alter erreichen. Es ist immer noch relativ reichlich gefleckt, wenn von der Fleckung eines Tieres, dessen Eltern nicht auf gelber Erde gelebt hatten, fast nichts mehr übrig blieb.

Bringt man solche Tiere, deren Flecken noch nicht gar zu weit, etwa nicht weiter als 8—10 mm, voneinander entfernt stehen, von der schwarzen auf gelbe Erde zurück, also in dasselbe Milieu, welches ihre Eltern bewohnt hatten, so tritt Longitudinalverlängerung und -verschmelzung der Flecken ein, dies führt selbstverständlich zum Stadium der unterbrochenen Streifung zurück, unter günstigen Umständen (falls das Tier noch nicht zu alt ist) sogar noch zum Stadium der ununterbrochenen Streifung. Sind aber die Flecken in Längsrichtung schon weiter als 10 mm auseinander gerückt, so erfolgt gern statt der dann ausbleibenden Longitudinal- eine Transversalverlängerung und -verschmelzung, wodurch quergebänderte Salamander entstehen (Taf. V). Mit voller Reinheit und Regelmäßigkeit ist aber dieser in F_1 noch seltene Zeichnungstypus erst in F_2 zu sehen, nachdem weitere Verluste an Flecken eintraten, welche die noch reparierbare Kontinuität der Längsketten gewährleisteten¹⁾.

¹⁾ Seit Vollendung des Manuskriptes sind (im Herbst 1912) F_2 -Nachkommen jener schon in F_1 quergebänderten Salamander zur Verwandlung gekommen und sie zeigen allesamt schöne, regelmäßige Querbänderung, an 16 Exemplaren schon vollendet, an den übrigen 11 durch parallel stehende Flecken mit Fortsätzen gegen die Mitte zu bereits weitgehend angedeutet und auch auf nicht-gelbem Boden rüstig fortschreitend, so daß die endgültige mediane Verschmelzung nur eine Frage der Zeit sein kann. Die Zahl der Querbinden schwankt zwischen vier und fünf. Somit ein Beweis, daß auch eine spezifische Zeichnungsform getreu vererbt wird, sobald sie symmetrisch ist, und nur bei unsymmetrischer Zeichnung wird gewöhnlich nicht ganz im einzelnen ihr Stil (mit Bewahrung von Form und Ort der Flecken), sondern nur ihr Flächenraum übertragen.

F_1 -Salamander, die auf den verschiedenen, mehrfach aufgezählten neutralen Böden aufgezogen werden, stimmen untereinander im Prinzip überein, d. h. zeigen keinerlei gesetzmäßige Unterschiede, ob sie nun auf Kies, Sand, Moos, auf violetter, blauem, rotem, grünem Boden gehalten werden. Zwischen den beiden Extremkulturen (auf Gelb, auf Schwarz) nehmen sie durchschnittlich eine Mittelstellung ein: sie zeigen Ausdehnung der Fleckenreihen in Längs- und Querrichtung, erreichen ausnahmslos das Stadium der unterbrochenen Streifung, ohne von ihm wieder zum Stadium der bloßen Fleckenreihen zurückzusinken. Einige wenige schreiten sogar zu fast ununterbrochenen (Rücken-)Längsstreifen vor, so daß sich, und zwar innerhalb jeder einzelnen solchen Kultur, erhebliche individuelle Unterschiede herausstellen.

c. Enkelgeneration (F_2).

Die Enkelgeneration ist noch sehr jung und nicht von allen, wohl aber von den wichtigsten Versuchsreihen, in die F_1 gespalten werden mußte, vorhanden.

a) F_2 -Abkömmlinge von gelber Erde bei Weiterzucht auf gelber Erde: hier hat also dann diese Bodenart auf drei Generationen ununterbrochen eingewirkt, d. h. auf die erste Generation angefangen von dem Zeitpunkte, da man sie in den Versuch aufnahm, und nur unterbrochen von den auf Kiesflächen im Wasser verbrachten Larvenperioden. Die Geburten lasse ich bei dieser Versuchsreihe ohne weiteres im Versuchsbehälter selbst stattfinden, da ein Vermeiden neuerlicher Induktion auf die Nachkommen gar nicht beabsichtigt ist.

Schon bei den frisch verwandelten Tierchen zeigte sich der weitere Fortschritt des Gelb: sie besitzen nicht mehr eigentliche Fleckenreihen, sondern bereits wenig unterbrochene Längsbinden zu beiden Seiten des Rückens, die (und zwar auch auf neutralem Boden ausnahmslos) schon bald zu gänzlich ununterbrochenen verschmelzen. Auch die Querbrückenbildung und direkte Querver Verschmelzung der Binden durch Transversalwachstum geht hier bedeutend energischer vonstatten, — ein Exemplar, obwohl noch klein, hat seine schwarze Medianzone bis auf eine feine, unterbrochene Längslinie, ein zweites überhaupt restlos aufgebraucht. Letzteres erscheint daher von oben gesehen vollständig gelb, nur an den Seiten und unten sind Bezirke schwarzen Pigmentes übrig geblieben.

Ich sprach davon, daß die Vergrößerung der vorhandenen und

das Auftreten der neuen Flecken die angeborene Symmetrie in F_1 mit der Zeit gestört, ventral nahezu verwischt hatte; F_2 jedoch tritt mit völlig wieder hergestellter Symmetrie auf: aller Neuerwerb an Gelb, den die Kinder ihren Eltern gegenüber aufzuweisen hatten, erscheint bei den Enkeln abermals der Bilateralität unterworfen, also tertiär aufgeteilt, wenn man die Aufteilung des Gelbvorrates in F_1 als eine sekundäre bezeichnen wollte. — Auf die Bedeutung dieser sekundären Symmetrien in bezug auf das Bilateralitätsproblem im besonderen und das Vererbungsproblem im allgemeinen wird im Kap. X (»Theoretische Wertung«) zurückzukommen sein.

β) F_2 -Abkömmlinge von schwarzer Erde (P auf gelber Erde) bei Weiterzucht auf schwarzer Erde: der Auflösungsprozeß, durch den die übrigbleibenden Reihenflecken in der Längsrichtung immer weiter voneinander abrücken, ohne daß aber deswegen ihre reihenweise, symmetrische Anordnung je verkannt werden könnte, wird in F_2 fortgesetzt, wo sie in F_1 aufhörte. Es resultieren daher vorwiegend schwarze Salamander mit wenigen, kleinen, weit entfernt stehenden Rückenflecken (lateral und ventral ohne Flecken), die man sich durch zwei gerade Linien, von den Ohrdrüsen aus zu beiden Seiten des Rückens gezogen, verbunden denken könnte.

* Übertragung der Reihe β auf gemischte Erde (Taf. XIV, Fig. 7).

Aus fast gleichen Teilen Lehm- und Gartenerde (mit schwachem Überwiegen der ersteren) wurde ein Gemengsel hergestellt, das eine Mal ein gleichförmiges, das andere Mal ein mosaikartiges. Beidemal, nur im zweiten Falle etwas intensiver, zeigte sich folgende Erscheinung: die auf der schwarzen Erde übrig gebliebenen, rund gewordenen Flecken entsenden kleine, auffallend schwache und schmale Fortsätze, die, weil sie keine korrespondierenden Fortsätze benachbarter Flecken finden (es gibt eben keine Flecken in genügend naher Nachbarschaft), nicht verschmelzen können, sondern relativ lang auswachsen und dadurch schnörkelförmige Form gewinnen. Es sieht so aus, als hätten die meisten Flecke Schwänzchen bekommen.

** Übertragung der Reihe β auf rein gelbe Erde.

Hier mußte das Auswachsen der auf schwarzer Erde noch stehengebliebenen Flecken natürlich viel energischer erfolgen. Je nachdem, wie viele Flecken stehen geblieben waren und wie nahe sie sich dementsprechend noch zueinander befinden, also je nach dem mehr oder minder vorgeschrittenen Absorptionsprozeß der gelben

Zeichnung als Wirkung der schwarzen Erde, können wir drei ganz verschiedene Ausfälle des neu einsetzenden Bildungsprozesses gelben Pigmentes unterscheiden:

1) Bildung von Querbinden (Taf. V und Fig. 6 auf Taf. XIV): da die Längsdistanz zwischen den Flecken meist zu groß geworden ist, nicht aber die Querdistanz über den Rücken hinweg, so entsenden einander gegenüberstehende Flecken korrespondierende, sozusagen zielbewußt aufeinander loswachsende Fortsätze, die sich ungefähr auf halbem Wege treffen. Regelmäßig erzeugt dabei der größere Fleck den stärkeren und längeren Fortsatz, der folglich dem Fortsatz des kleineren Fleckes eine größere Strecke entgegenkommt, als der kleine dem großen. Durch geeignete Auswahl von Salamandern, deren Flecke in der Längsdimension durchwegs über 1 cm weit, in der Querdimension nicht so weit durch die schwarze Grundfarbe getrennt sind, konnte ich auf gelber Erde rein quergebänderte Tiere gewinnen, die ebenso symmetrisch gezeichnet sind wie die längsgestreiften.

2) Gemischter Modus; Bildung von Querbinden kombiniert mit Entstehung kurzer Längsstreifen (Taf. XIV, Fig. 5, 5a): daß alle Flecken, wie es noch in voriger Generation möglich war, nach Rückversetzung auf gelbe Erde wieder der Länge nach zusammenfließen und die reinen Längsstreifen wieder herstellen konnten, geschah hier zwar nie mehr, — dazu waren eben doch gar zu viele Flecken aus den Längsreihen zu völligem Schwund gelangt, die Reihen waren zu lückenhaft geworden, behufs regelmäßiger kontinuierlicher Verschmelzung der Länge nach wären gar zu große Abstände zu überbrücken gewesen; aber einzelne, die Längsreihen kombinierende Makeln konnten trotzdem noch nahe genug beisammen geblieben sein, um sich jetzt in antero-posteriorer Richtung zu vereinigen; andere hingegen waren in lateraler Richtung nahe genug beisammen und verschmolzen zur Querbinde. Dies ist der bei weitem häufigste Fall. Liegen drei oder mehr nicht derselben Dorsalreihe angehörenden Flecke so, daß zwei von ihnen der Quere, einer von den letzteren mit den übrigen der Länge nach verschmelzen können, so entsteht eine rechtwinklig abgebogene Binde, von welcher der eine Schenkel die Querbinde, der andere die Längsbinde darstellt, die sich durch Vermittlung der Eckmakel verbunden haben. Auch zwei Querbinden können mit einer zwischenliegenden Längsbinde verschmelzen und so ein offenes Viereck erzeugen; recht mannigfache, zuweilen buchstabenförmige Zeichnungen kommen auf solche

Weise zustande. Durch diesen Prozeß wird schließlich, ebenso wie auf gemischter Erde durch Schnörkelbildung, die symmetrische Zeichnung bis zur Unkenntlichkeit zerstört; wir haben hier den eigentümlichen Fall, daß durch Kombination zweier symmetrischer Systeme, von denen das eine infolge minimaler, primär vorhandener Asymmetrien unvollständig ausgebildet ist, ein unsymmetrisches entsteht, wogegen es sich früher einfach um Aufhebung der Symmetrie durch ganz ungeordneten Zuwachs gehandelt hatte. Da auf gelber Erde außerdem, wie wiederholt erwähnt, neue Flecke auftauchen, und zwar durchaus nicht dem symmetrischen System eingegliedert, sondern an beliebigen Stellen, so gleichen die Tiere zuletzt stark, aber vollkommen unsymmetrisch gefleckten Exemplaren, wie sie die sogenannte *forma typica* des Feuersalamanders, die im Wiener Wald ausschließlich vorkommt, repräsentiert.

3) Bildung sehr langer, schräg und krumm verlaufender Binden (Taf. VI, Taf. XIV, Fig. 8): Dieser Modus wird von Tieren befolgt, die zuvor auf der schwarzen Erde die meisten ihrer Flecken verloren hatten, so zwar, daß nicht nur, wie bei 1) und teilweise bei 2), in der Längsrichtung keine Verschmelzung mehr zustande kommt, sondern auch nicht in der Querrichtung, aus dem einfachen Grunde, weil sich fast nirgends mehr Flecke gegenüberstehen; die Reihen sind vielmehr so lückenhaft geworden, daß, wenn rechts noch ein Fleck erhalten blieb, fast sicher sein Gegenteil verschwunden ist und umgekehrt. Da aber nunmehr die Versetzung auf gelbe Erde ein kräftiges Auswachsen der wenigen restierenden Makeln zur Folge hat, so entstehen Fortsätze, Schnörkel, die, bildlich gesprochen, ziellos in die umliegende schwarze Grundfarbe einwandern, in ihr umherirren, da nirgends Gelegenheit gegeben ist, eine bestimmte Richtung einzuschlagen, die dazu führen könnte, sich mit Nachbarflecken zu vereinigen. Im Prinzip ähneln die Fortsätze der Gestalt nach denen, die auf gemischter Erde entstanden, wo ihnen nicht unbedingt die Entfernung der Nachbarn, sondern ihr schwaches Wachstum den bestimmt gerichteten Charakter nahm, denn sie hätten demzufolge auch nahe gelegene Flecke nicht erreichen können; hier sind aber die Fortsätze viel kräftiger, nehmen von der ganzen Breite des Ursprungsfleckens ihren Ausgang, erscheinen deswegen bald nicht mehr als schwanzartige Anhängsel des Ausgangsfleckens, sondern lassen letzteren völlig in sich aufgehen, so daß man, wenn man den Prozeß nicht in seinem Werden verfolgt hat, nicht mehr unterscheiden könnte, wo der Schnörkel seinen Anfang und wo er vorläufig sein Ende ge-

nommen hat. Nur das eine Kriterium bleibt zur Verfügung und kann einem z. B. bei ähnlich gezeichneten Salamandern, die man im Freien gefangen hat, zur Orientierung dienen: die Schnörkel gingen ja von symmetrisch gelegenen, wenngleich sporadisch gewordenen Flecken der ursprünglichen Dorsal-Längsreihen aus, sie beginnen demzufolge alle an Orten, die sich nur wenig über die mutmaßliche, gewöhnliche Lage solcher Reihenflecken hinaus verlagert haben; deckt man den Schnörkel zu, so daß das Gelb der Ursprungsstellen frei bleibt, so erblickt man wieder das Tier mit den lückenhaften Fleckenreihen.

Viel besser noch gelingt derselbe Versuch, wenn man die Tiere statt auf gelbe Erde, auf gelbes Papier überträgt (Taf. VI), weil dieses nur die Vergrößerung der zur Zeit des Versuchsbeginnes vorhandenen Flecken, aber in energischerer Weise besorgt als die doch nicht so intensiv gelbe Erde. Doch soll über die Wirkungsweise der gelben Papierunterlage jetzt nicht weiter vorgegriffen werden. Wohl aber ist nachträglich noch zu bemerken, daß ein gemischter Modus von regelloser Schnörkelbildung, wie sie soeben beschrieben wurde, und regelmäßiger Querbindenbildung, in ganz seltenen Fällen auch zwischen ersterer und Längsbindenbildung oder allen dreien auf gelber Erde oder anderen gelben Böden zustande kommen kann, wenn eben die meisten Flecken zwar schon so weit voneinander entfernt waren, daß nur mehr »ziellose« schräge, krumme Schnörkel wachsen konnten, einige Flecke aber doch noch longitudinal oder transversal zu »zielbewußter« geradliniger Fortsatzbildung und Verschmelzung Gelegenheit gaben.

Wenn regellose Schnörkel mit Längs- oder Querbinden verschmelzen, so entstehen natürlich wieder mannigfachste, hiërographenähnliche Zeichnungsgebilde, wie man sie nicht selten auch bei freilebenden Salamandern antrifft, aber jetzt in ihrem Entstehen genau verfolgen kann.

4. Kontrollversuch mit primär längsgestreiften Salamandern.

(Taf. XIV, Fig. 1, 2).

Der vorige Versuch hatte unter anderem dargestellt, daß die Nachkommen ursprünglich gefleckter, sogenannter »typischer« Salamander, falls letzteren eine bedeutende Zunahme gelber Farbe aufgezwungen worden war, symmetrisch gezeichnet, gefleckt oder gestreift ausfallen. Wir erfuhren ferner bereits im Kap. III, daß solche Tiere nicht bloß als Kunstprodukt der experimentellen Zuchten, son-

dern auch im Freien vorkommen und verschiedentlich besonders benannt wurden (var. *taeniata*, *vittata*, *quadrivirgata*). E. G. BOULENGER gibt diese Farbenvarietät von Frankreich, Belgien, Südholland, Luxemburg, Deutschland, der Schweiz, Spanien und Portugal an; im Naturalienkabinett des Franziskanergymnasiums zu Bozen, das der (kürzlich verstorbene) P. Dir. GREDLER verwaltet hatte, befinden sich sehr breitstreifige Exemplare aus Apulien. Danach könnte auch der von BOULENGER wegen seiner Zweifelhaftigkeit beiseite gestellte DUMERILSche Fundort (Rom) seine Richtigkeit haben. Diejenigen Exemplare, welche ich zu meinem jetzt zu beschreibenden und anderen, *taeniata*-Ausgangsmaterial benützenden Experimenten verwendete, stammen aus Vorwohle (Braunschweig) und sind von P. ENGHARDT daselbst bezogen; wenige stammen aus dem Harz.

Ich wollte sehen, wie sich im Freien gefangene, bereits primär symmetrisch gezeichnete Salamander dem Einflusse der gelben Erde gegenüber verhalten. Das einfachste Geschehen ergibt sich, wenn man Exemplare mit Fleckenreihen oder unterbrochenen Streifen auf gelbe Erde setzt: die Flecken verschmelzen der Länge nach, alle Unterbrechungen werden hier mit der Zeit ausgefüllt, und es resultiert die kontinuierlich längsgestreifte Form. Gleichzeitig tritt auch wieder die uns bekannte Verbreiterung des Streifens ein: an günstigen Stellen (Nacken, Schwanzoberseite) kommen sich die Streifen schon durch ihr gleichmäßiges Breitenwachstum so nahe, daß sie verschmelzen; wo sie weiter entfernt sind (Rücken), bilden sie doch korrespondierende Fortsätze, und in weiterer Folge Querbrücken. Überdies treten immer wieder isolierte Tupfen hinzu.

5. Selektions- und Induktionsversuch mit extra gelben *typica* und *taeniata*.

Der Versuch Nr. 4 war somit zwar mit bereits regelmäßig gezeichneten, aber doch zu Versuchsbeginn nicht gerade vorherrschend gelben Tieren begonnen worden; und der Versuchsablauf ist ohne weiteres zu überblicken, da er geradeso vonstatten geht, wie mit Tieren, denen wir den dabei gegebenen Zeichnungsstil bereits auf experimentellem Wege verschafft haben. Etwas schwieriger ist der Ausfall zu beurteilen, wenn wir extra gelb gefärbte, also ununterbrochen und breit gebänderte Tiere auswählen und diese auf gelbe Erde setzen. Ich hoffte ursprünglich dadurch am ehesten zur Schaffung total gelber Salamander zu gelangen. Es zeigte sich aber, daß erhebliche Zunahme des Gelb hier nicht mehr zu erzielen

war, auch dann nicht, wenn die ausgewählten Exemplare noch hinreichend jung waren und genug Plastizität voraussetzen ließen. Wohl trat die geläufige Transversalverschmelzung in Nacken-, Schwanzwurzelgegend und, wenn sie dort nicht überhaupt schon bestand, auf der gesamten Schwanzoberseite, sowie die Querbrückenbildung auf Rücken- und Kopfoberseite ein; wohl überzog sich beinahe die ganze Unterseite zwischen den ansehnlichen, bereits bestehenden Flecken mit gelber Patina; aber meine Erwartung, die scheinbar zu völligem Gelbwerden so gut prädisponierten Tiere würden die negativ selektierten des Hauptversuches übertrumpfen, wurde enttäuscht. Wenn gleich ich, wie insbesondere die oben beschriebene F_2 -Generation bei Weiterwirkung gelben Untergrundes zeigt, noch nicht an die eigentliche Grenze der Modifikabilität gekommen bin, diese Grenze vielmehr möglicherweise erst mit totaler Verdrängung des Melanins gegeben ist, so war im gegenwärtigen Versuch doch nicht zu verkennen, daß die Fortschritte stets langsamer werden, je mehr schon erreicht wurde, also nicht nur in Abhängigkeit vom zunehmenden Alter, sondern nebstbei auch noch in Abhängigkeit vom zunehmenden Gelbvorrat des Versuchstieres. Ein Restbestand an Melanin wehrt sich gleichsam hartnäckig gegen seine Ausrottung.

Ein homologes Schwächerwerden der Modifikabilität bemerkte ich nicht bloß dann, wenn ich möglichst reich gezeichnete Exemplare der var. *taeniata* als Ausgangsmaterial benutzte, sondern auch, wenn ich möglichst ausgiebig gefleckte *forma typica* verwendete, von denen mir ja, da sie um Wien sehr häufig vorkommen, ungleich größere Mengen zur Verfügung standen, um die allergelbsten aus ihnen auszusuchen. Ein kleiner Unterschied, auf den man nicht kommt, wenn man einzelne Exemplare, sondern nur, wenn man den Durchschnitt in Rechnung zieht, besteht aber doch zwischen var. *taeniata* und *forma typica* in bezug auf ihre Modifikabilität in Richtung des Gelberwerdens; bei letzterer ist sie immerhin noch um ein Geringes größer, trotzdem die auf gelbe Erde gesetzten Tiere unter vielen Hunderten die allergelbsten waren.

Interessant ist die F_1 -Generation solcher extra gelb gewählter, gleichviel ob von *taeniata* oder *typica* abstammender Tiere; sie kommt nämlich beinahe schon den F_2 -Nachkommen unseres Hauptversuches gleich, vermag also wenigstens oberseits total gelb zu werden. Daß sie hierin der F_2 -Generation des Hauptversuches etwas nachsteht, ist wiederum nicht am Einzelexemplar, sondern nur mehr am Durchschnittsausfall zu erkennen. Daß so hohe Grade der Gelbfärbung

hier, bei direkter statt Kontraselektion, um eine volle Generation früher zu erreichen waren, spricht eben doch dafür, daß eine eigentliche Grenze der Modifikabilität nicht existiert, sondern daß die Veränderung, wenn auch unter Hindernissen, die im zeitlich begrenzten Experiment um so schwieriger zu überwinden sind, bis zu derjenigen selbstverständlichen Grenze vorschreiten kann, wo das induzierte Merkmal vom gesamten, ihm zugänglichen und zuständigen Bezirk des Tieres (hier der gesamten Hautoberfläche) Besitz ergriffen hat. Woher es aber kommt, daß die Modifikation überhaupt eine Verzögerung erleidet, ist ebenfalls leicht zu erklären: diese kommt vom Widerstand des zu Beginn und im Verlauf des Prozesses den übrigen Raum okkupierenden ähnlichsten Gewebes oder Zellenmaterials, hier der das schwarze Pigment enthaltenden Epidermiszellen.

6. Vererbungsversuche an Tieren mit schwacher Induktion und an vorwiegend gelben *forma typica* ohne Induktion.

Nochmals knüpfe ich an die Tatsache an, daß ein reichlicher Neuerwerb an gelbem Pigment in der Nachkommenschaft sekundärsymmetrisch aufgeteilt wird; und daß dies tertiär auch bei den Jungen solcher Tiere wieder geschieht, die bereits symmetrisch gezeichnet waren, aber infolge Neuerwerbs von Gelb die Symmetrie mehr weniger eingebüßt hatten. Zur Klärung dieses mir unerwartet gekommenen Phänomens unternahm ich noch zwei Kontrollversuche.

Da ja auch im Wiener Wald, der Bezugsquelle meines Hauptmaterials, sehr reich gefleckte Tiere vorkommen, niemals aber gestreifte, so war zunächst einmal zu untersuchen, wie ihre in Gefangenschaft geborenen Jungen aussehen würden. War die sekundäre Bilateralität vielleicht eine Domestikations- oder Degenerationsfolge? Ich wählte also unter Hunderten die reichst gefleckten Exemplare der *forma typica*, verpflegte sie auf einem Boden, der in bezug auf Induktionen des Farbkleides verläßlich neutral ist, und ließ sie daselbst sich fortpflanzen: ihre Jungen waren fast durchwegs reichlich, aber ausnahmslos ebenso unregelmäßig gefleckt, wie ihre Eltern.

Somit erschien der Schluß unabweislich, daß gelbes Pigment individuell neu hinzukommen müsse, um generell zur symmetrischen Aufteilung Anstoß zu geben. Es war nur noch die Frage, ob hierzu ein beliebiger, wenn selbst geringfügiger Neuerwerb genüge, oder ob die Erscheinung erst von einer gewissen Menge an aufwärts eintrete. Von vornherein erschien letzteres wahrscheinlicher;

denn im Lebensverlaufe eines Salamanders treten ja meist etliche neue Flecke auf, selbst wenn er sich nicht auf ausgesprochen gelbem Boden bewegt; freilich ist dabei nicht entscheidbar, ob das »spontane« Auftreten einer Außeninduktion oder einer ererbten Tendenz verdankt wird. Um Aufschluß zu erlangen, muß der Termin und der zu diesem Termin erlangte Ausfärbungszustand variiert werden, auf welchem Versuchstiere in Richtung der Gelbzunahme den Induktionsbedingungen entzogen und in neutraler Umgebung gezüchtet werden. Zur idealen Lösung der Aufgabe bedarf es ungeheuer vieler derartiger Variationen; ich habe sie nur unvollkommen gelöst und gefunden, daß ein geringer Zuwachs an Gelb, auf gelbem Boden gewonnen, bei den Nachkommen keine symmetrische Anordnung desselben auslöst, sondern daß eben zu diesem Behufe ein sehr ansehnlicher, von außen erworbener Zuwachs an Gelb vonnöten ist. Durch genügend viele Isolierungen müßte man in die Lage kommen, *ceteris paribus* ganz genau den Punkt zu fixieren, von dem angefangen die symmetrische Umlagerung einsetzt; und falls es nicht so schwierig wäre, den Flächenraum der Flecken zu bestimmen, müßte man die Grenze zwischen unsymmetrischer und symmetrischer Übertragung des Farbbesitzes sogar ziffernmäßig bestimmen können. Leichter wäre es, den Flächeninhalt der regelmäßigen Streifen zu berechnen, aber da ist eben die Symmetrie schon gegeben, die Berechnung daher gegenstandslos.

Um recht verstanden zu werden, muß ich folgenden Umstand besonders herausheben: ob der Farbbestand symmetrisch oder unsymmetrisch übertragen wird, hängt nicht von seiner absoluten Größe ab, sondern lediglich davon, ob er im Individualdasein eines unsymmetrisch gefleckten Tieres erheblich vermehrt wurde. Ich kann daher Fälle vergleichen, in denen relativ schwächer gefleckte Tiere symmetrisch gezeichnete Junge bekamen, ganz stark gefleckte Tiere aber unsymmetrisch gefleckte Junge; erstere waren eben in ihrer Jugend noch weniger gefleckt gewesen und hatten auf einem Substrat gelebt, das der Vermehrung ihres jugendlichen Fleckenbestandes günstig gewesen war; letztere hingegen hatten ihren reichen Zeichnungsbesitz schon annähernd fertig mit zur Welt gebracht. Wie überwiegend gelbe, aber dabei unsymmetrisch gezeichnete Exemplare zustande kommen können, läßt sich auf folgende Weise erklären: ihr Lebensmilieu vermehrt zwar das gelbe Pigment, aber in jeder Generation nur wenig, so daß der Umfang des Neuerwerbs zur symmetrischen Umgruppierung gelegentlich der Ontogenese der nächsten

Generation noch nicht ausreicht. Durch Summierung der spärlichen Neuerwerbe durch viele Generationen kommt schließlich ein Salamander zustande, der sehr viel Gelb besitzt, es aber trotzdem in unsymmetrischer Form weitervererbt. Wäre dem nicht so, so könnte es gar keine Rasse mit unsymmetrischer Zeichnung geben, müßten sich vielmehr überall, wo stark gefleckte Tiere heranwachsen, alsbald auch fleckreihige und gestreifte einstellen, was nicht der Fall. Umgekehrt sitzt ja — wie wir sehen werden (Kap. VI) — die Unsymmetrie so fest, daß sie sich in Kreuzung mit der Symmetrie als Elementareigenschaft, als allelomorphes, und zwar »dominantes« Merkmal verhält, falls nichts dazwischen kommt, d. h. keine Neuinduktion, die zu ansehnlichem Neuerwerb gelben Pigmentes führt.

Noch auf einen scheinbar nebensächlichen Umstand, der sich im gegenwärtigen Versuch besonders aufgedrängt hat, muß ich die Aufmerksamkeit hinlenken: nämlich daß es unmöglich ist, einen unsymmetrischen Flecken bei der Vererbung an einen bestimmten Ort am Körper zu fixieren. Es steht dies in Übereinstimmung mit den züchterischen Erfahrungen, die McCURDY und CASTLE an unsymmetrisch gescheckten Meerschweinchen, LUTZ an Fliegen (*Drosophila*) mit ungleich ausgebildeten Flügeln, gemacht hat. Ein bestimmter Fleck ist bei den Nachkommen des betreffenden Exemplares überhaupt nie wieder zu erkennen, weder der Form noch der Lage nach: vererbt wird also nur das gelbe Pigment (genauer die Fähigkeit, es zu entwickeln) und der allgemeine Zeichnungsstil, nicht aber weitere lokale Details. Ich glaube, daß diese Erfahrung für das Verständnis des Wesens der Vererbung nicht ohne Bedeutung ist; im Zusammenhang mit einem Einwand, den H. E. ZIEGLER gegen die FISCHERSchen Schmetterlingsexperimente gemacht hat, komme ich im Kapitel »Theoretische Wertung« darauf zurück.

B. Gartenerde.

1. Der Hauptversuch.

a. Elterngeneration [P]. (Taf. VII.)

Ausgangsmaterial und Protokollierung unterscheiden sich nicht von derjenigen des vorigen Hauptversuches (A. Lehmerde), so daß ich gleich mit Beschreibung des Versuchsablaufes beginnen kann. Auch hier wurde wieder darauf Bedacht genommen, vor allem den Zuchtwahl einwand auszuschließen und folglich lieber gleich negative Zuchtwahl zu betreiben; diesmal mußten zu solchem Zwecke ziemlich reichlich gelb gefleckte, etwa einjährige Tiere

(nicht gerade die Extreme der Gelbfärbung — Taf. VII, Fig. 3a—c) ausgewählt werden, bevor sie auf schwarze Gartenerde gesetzt und dort dauernd verpflegt wurden.

Alle so behandelten Exemplare zeigen die reziproke Erscheinung des Lehmerdeversuches: die anfänglich großen, reich gegliederten Flecken verkleinern sich, runden sich zur Kreis- und Punktform ab, um schließlich ganz zu verschwinden; größere Zeichnungskomplexe schnüren sich zuerst — beinahe wie ein in Teilung begriffenes Protozoon — an verschiedenen Stellen ein, treten auseinander und fallen dann dem weiteren Prozeß der Verkleinerung, Abrundung und Auflösung anheim. Etwa vorhandene ölgrüne Flecken — bekanntlich Vorstadien der gelben — werden rasch in toto rückgebildet. Hand in Hand mit der Verkleinerung geht Verdüsterung; wird die Verkleinerung dem Umstande verdankt, daß das schwarze Pigment von außen her das gelbe verdrängt, so entsteht die Verdüsterung dadurch, daß mitten im gelben Bereich Melaninkörnchen und somit winzige schwarze Inselchen auftreten. Indem sie gleichmäßig überhand nehmen, versinkt die Makel oft noch bevor sie vom Rande her auf Null zerfressen worden war; zuweilen aber vermehrt sich das Melanin ungleichmäßig, verdichtet sich stellenweise mehr als anderswo und erscheint dann als schwarzer Tupfen oder sogar als gelappter Fleck, der noch eine Zeitlang einen gelben Hof oder Saum besitzt. Alle kleinen ring- und hufeisenförmigen Flecke, die man bei Salamandern (auch im Freien) vorfindet, dürften auf die geschilderte Weise zustande kommen.

Wie beim Lehmerdeversuch in bezug auf Vermehrung des Gelb, ist beim Gartenerdeversuch das Tempo, welches Ober- und Unterseite in bezug auf das Verschwinden des Gelb einschlagen, nicht das gleiche; zwar ist die von vornherein spärlicher gefleckte Unterseite rascher mit ihrem beschränkten Gelbvorrat gänzlich zu Ende, aber dennoch vollzieht sich die Reaktion selbst langsamer. Die konzentrische Einengung der Flecken vom Rande her spielt eine sehr untergeordnete Rolle; obwohl, wie gesagt, überaus langsam vor sich gehend, dominiert das Verschwinden der Flecken durch Verdüsterung bis zu schließlichem »Untertauchen«, also die Entstehung und Häufung isolierter Melanininseln. Ganz anders auf der Oberseite: hier dominiert die zentripetale Verkleinerung, trotzdem auch der andere Prozeß nicht fehlt, ja sogar mehr leistet, schneller vor sich geht als auf der Bauchseite, — aber die Einengung der Flecken vom Rande her ist eben noch stärker und schneller. Die Gründe für dieses Verhalten

werden wir bald kennen lernen, bis wir dazu gelangen, die Faktoren, welche die Gesamtreaktion zusammensetzen, zu isolieren (vgl. besonders S. 77, 78).

Wie die zunehmende, so hat auch die abnehmende Gelbfärbung im Sommer raschere Fortschritte zu verzeichnen, als im Winter, und aus denselben Gründen, wie unter A angegeben.

b. Kindergeneration [F_1]. (Taf. VIII, IX.)

Auf welche Weise das Keimplasma der F_1 -Generation möglichst lange, tunlichst inklusive der zu vermutenden »sensiblen Periode«, direkter Induktion entzogen wird, möge im Lehm-erdeversuch (S. 35) nachgelesen werden. Mindestens die Geburt und daher das in Wahrheit erst mit ihr einsetzende individuelle Farberleben der neuen Generation vollzogen sich stets in neutraler oder sogar entgegengesetzt wirkender Umgebung, außer es war beabsichtigt, die Induktionsbedingungen auf mehr als eine Generation sich summieren zu lassen, in welchem Falle die Larven natürlich ohne weiteres im Versuchsterrarium geboren werden dürfen. Die Aufzucht der Larven erfolgt dann wieder auf dem neutralen Kiesboden, die frisch verwandelten Tiere, und zwar die Geschwister jedes Wurfes je zur Hälfte, kommen einerseits auf gelbe, anderseits wieder auf schwarze Erde. Die überzähligen Exemplare der Würfe mit ungerader Geschwisterzahl werden dazu benützt, um eine neutrale Kultur auf einem die Farben unverändert lassenden Boden anzusetzen.

Vom Tage des Sichtbarwerdens der gelben Flecke (also schon an älteren Larven) bis zu vorgerückten Altersstadien läßt sich von allen F_1 -Nachkommen bei all ihrer sonstigen Verschiedenheit gemeinsam aussagen: 1) sie sind sehr arm gelb gezeichnet; 2) die gelbe Zeichnung, vielleicht besser gesagt die schwarze Grundfarbe, ist — im Gegensatz zu derjenigen der Eltern — bilateral symmetrisch angeordnet.

Frisch metamorphosierte Junge zeigen eine Längsreihe von Flecken, die in der Mitte zwischen den Parotidenflecken, etwas hinter ihnen beginnend, rückenabwärts zieht; sie halten dabei ziemlich genau die Medianlinie inne, von der sie mindestens stets getroffen werden (Taf. VIII, IX, Fig. 1a).

Verschieden gestaltet sich die weitere Pigmentierung, je nachdem ob die Tiere auf schwarzer oder gelber Erde heranwachsen (Taf. IX und XIV, Fig. 9). Hier verschmelzen die Flecken der Länge nach, so daß ein mittelständiger Longitudinalstreifen daraus

wird; es geht aber langsamer, als wir es sonst von Vermehrung des Gelb auf gelber Unterlage gewohnt sind, und öfter bleiben zeitlebens Unterbrechungen erhalten. Wenige Exemplare machen insofern hiervon eine Ausnahme, als der Zuwachs an Gelb nicht nur der ganzen Rücken- und eventuell Schwanzlänge zu einer kontinuierlichen Mittellängsbinde verhilft, sondern daß diese Strecke dazu anscheinend nicht mehr ausreicht, um die Binde gerade verlaufen zu lassen; sie beginnt dann, sich zu krümmen, und indem sie immer noch die Wirbellinie einhält, wird daraus eine Wellen- oder stumpfe Zickzacklinie. Dies kommt dadurch zustande, daß der ursprünglich gerade Medianstreifen ein nicht unerhebliches Breitenwachstum zeigt, das schwarze Pigment aber trotz der Haltung auf gelber Erde immer wieder erfolgreich bald rechts bald links Buchten hineinfrißt. — Flecken an den Rumpfsseiten, falls solche überhaupt vorhanden sind oder neu auftreten, haben gleichfalls die Tendenz, sich serienweise anzuordnen. Erfährt also das gelbe Pigment der F_1 -Tiere, die von einer auf schwarzer Erde vorwiegend schwarz gewordenen P -Generation abstammen, bei Versetzung auf gelbe Erde einen Aufschwung, so wird jedes derartige Exemplar, mag es selbst im Maximum eine ziemlich breite, gewellte Medianbinde tragen, stets noch den Eindruck relativ ärmlicher Zeichnung und des Vorwaltens der schwarzen Grundfarbe hervorrufen, zumal verglichen mit den auf gleichem Boden lebenden Abkömmlingen der Lehmerdekultur von P ab.

Betrachten wir jetzt die Wandlungen der nach Metamorphose gleich ihren Eltern auf schwarzer Erde verbliebenen Geschwister (Taf. VIII). Hier bleibt es natürlich bei der medianen Fleckenreihe, es wird keine Binde daraus, ja die bei der Metamorphose aufgetretenen Flecken erfahren im Gegenteil noch eine Verkleinerung, Verdüsterung und Einschränkung, indem manche von ihnen diesen Prozessen ganz zum Opfer fallen. Es resultieren Exemplare mit ganz wenigen, durchaus auf der Wirbelsäule gelegenen Flecken, die oft bis nahe zur Unkenntlichkeit verschwommen (von Melanin durchlagert) aussehen, aber wegen ihrer medianen Lage immer ihre Zugehörigkeit zu einer Reihe erkennen lassen. Auf der Unterseite und an den Flanken — hier höchstens mit Ausnahme einiger ganz unbedeutender Punkte und Sprengel — treten diesmal überhaupt keine Zeichnungselemente auf.

Sieht man von etlichen Exemplaren ab, die es in der Reduktion des Gelb sehr weit gebracht haben, sondern zieht mehr den Durchschnitt in Betracht, so muß gesagt werden, daß das gelbe Pigment

sich — wenigstens auf farbigen Unterlagen, nicht anderen Bedingungen gegenüber, die wir kennen lernen werden — wesentlich widerstandsfähiger zeigt, als das schwarze. Die Fortschritte des Gelb auf gelber Erde sind größer als die des Schwarz auf schwarzer Erde; die Rückschritte des Gelb auf schwarzer Erde sind geringer als die des Schwarz auf gelber Erde. Die Nachkommen gelber Tiere auf schwarzem Boden zeigen zunächst noch vorübergehenden Aufschwung des Gelb, ehe der Gegeninduktion stattgegeben wird; die Nachkommen schwarzer Tiere auf gelbem Boden lassen einen analogen Aufschwung des Schwarz vermissen. In den bezeichneten Fällen entsprechen die Veränderungen des Gelb einer an- und wieder absteigenden, die des Schwarz einer zwar langsam, aber doch kontinuierlich nur absteigenden Kurve.

Gänzlich unerwartet und überraschend kam mir die eigenartige sekundäre Symmetrie der Farbenbereiche, die auch in diesem Hauptversuch in den beiden Tochterreihen der Schwarzerdekultur eingetreten war. Auf den ersten Blick erscheinen ja solche Salamander minder streng symmetrisch gezeichnet, als die zweireihigen oder gar zweistreifigen, und E. G. BOULENGER rechnet sie, wie aus seinen hierhergehörigen Figuren *a*, *b* und *c* seiner Textabbildung 110, S. 332 hervorgeht, zur *forma typica* mit unsymmetrischem Zeichnungsstil. Sie sind übrigens, nebenbei bemerkt, im Freien ziemlich selten, während sie sich in den Zuchtbedingungen in beliebiger Menge mit absoluter Sicherheit erzeugen lassen. — Ich glaube nun, daß die geringere Regelmäßigkeit nur Schein ist; sie sind in Wirklichkeit ebenso regelmäßig gezeichnet wie die »*taeniata*«: nicht wie bei dieser ist es nämlich die gelbe Farbe, die sich symmetrisch aufgeteilt hat, sondern die schwarze. Letztere, als die nunmehr vorherrschend gewordene, nimmt jetzt die Flanken ein und läßt der unterdrückten eine schmale Rückenzone übrig. Die Tiere sind den *taeniata*-Formen genau reziprok; malt man auf einem Bild der var. *taeniata* den gelben Bereich schwarz, den schwarzen gelb an, so resultiert ein Exemplar, wie wir es jetzt besprechen, und nun mit einemmal scheint es ebenfalls viel von seiner Symmetrie verloren zu haben. Das grelle Gelb der *taeniata* ist eben für den Eindruck regelmäßiger Bilateralität viel bestimmender, das unregelmäßige Aussehen der dazwischen übrig gebliebenen schwarzen Bezirke fällt nicht auf; umgekehrt ist die geringste Unregelmäßigkeit der restierenden gelben Bereiche, wenn sozusagen die Flankenbinden schwarz sind, wiederum nur wegen ihres grelleren Hervortretens sehr ausschlaggebend. Beide Formen

der F_1 -Generation, die Nachkommen mit reicher Gelb- wie die mit ansehnlicher Schwarzzunahme, sind aber bilateral-symmetrisch gezeichnet; bei jenen sind die Seiten des Rückens gelb, die Rückenmitte schwarz; bei diesen sind die Seiten schwarz, die Mittelregion gelb. Erstere bilden zwischen den seitlichen Binden gelbe Querbrücken, letztere notwendigerweise schwarze Querbrücken.

Für diejenigen, denen die Beweiskraft des zuletzt beschriebenen Vererbungsversuches dadurch (unnötigerweise — denn wozu wären all die Kontrollzuchten da?) geschmälert wird, sei gewissenshalber noch bemerkt, daß mittelstreifige und median-fleckreihige Tiere ziemlich selten, aber immerhin auch im Freien unter dem im Wiener Wald gesammelten Ursprungsmaterial vorkommen, was bei den doppelstreifigen und lateral-fleckreihigen Tieren des Gelbversuches nicht der Fall war. Wir dürfen vielleicht daraus schließen, daß die Wiener Wald-Population gegenwärtig mehr zu einer Abnahme des Gelb tendiert; doch ist die Symmetrie solcher Naturfunde nie eine so reine, streng bilaterale, wie im Experiment.

Eine Enkelgeneration des Hauptversuches auf schwarzer Erde existiert erst im jungen Larvenzustande, man kann also über ihren Färbungszustand noch nichts aussagen. Ich benütze diesen Rückstand gegenüber dem Hauptversuch der Lehmerdekultur, um zu konstatieren, daß ich geradezu ganz allgemein erfuhr, um wie vieles besser Lehmerde den Amphibien zusagt als Gartenerde; sie werden, wie schon v. SCHREIBERS wußte, dort größer, wachsen rascher und länger, fressen ausgiebiger, leben länger und pflanzen sich lieber und öfter fort. Teilweise erklärt sich das verschiedene Gedeihen daraus, daß die gelbe Erde unter gleichen Bedingungen immer einen etwas größeren Feuchtigkeitsgehalt bewahrt (siehe Feuchtigkeitsversuch S. 67); wichtiger dürfte aber der größere Bakterienreichtum der schwarzen Erde sein, worunter sich sicher manche für Salamander pathogene Mikroben befinden.

2. Übertragung schwarz gehaltener F_1 -Tiere auf gelbe Erde.

Um den Überblick nicht verloren gehen zu lassen, muß ich jetzt wohl schon schlagwortartig die ganze Versuchslinie rekapitulieren: also P -Generation auf schwarzer Erde, vorwiegend schwarz geworden; F_1 -Generation wiederum auf schwarzer Erde, noch schwärzer geworden, die wenigen, düsteren, immer weniger und düsterer werden den Flecken längs der Rückenmitte. Solche Tiere werden jetzt erst auf gelbe Erde übertragen.

Ihr Verhalten ist verschieden, je nachdem man die Rückübertragung mit Exemplaren vornimmt, deren Rückenfleckenreihe noch relativ intakt ist, d. h. aus ziemlich nahe (in etwa 8—10 mm Distanz) gelegenen Makeln besteht, oder ob die Lücken schon weiter sind. Im ersteren Falle erfolgt einfach Längsverschmelzung, wenigstens der einander am nächsten gelegenen Flecken, so daß die Kultur derjenigen fast gleich werden kann, die in F_1 von vornherein sich auf gelber Erde befand.

Im zweiten Falle erfolgt, da die Flecken für »zielbewußtes«, geradliniges Verschmelzen zu weit entfernt liegen, richtungsloses, unsymmetrisches Auswachsen der übrig gebliebenen Flecken, die hierdurch zu schrägen, krummen oder zackigen Schleifen werden, ähnlich denjenigen, die bei gleicher Übertragung auf gelbe Erde von den Doppelreihen der schwarz gehaltenen F_1 -Generation des Lehmversuches ausgingen. Nur ist die Wachstumsenergie hier, bei der gleichen F_1 -Partie des Gartenerdeversuches, minder groß, was man besonders schön auf gemischter Erde sehen kann, wo sie dort (im Lehmerversuch) immerhin ausgesprochene Schnörkel, hier aber kaum Ansätze zu solchen liefert. Isoliert auftretende neue Flecken helfen dazu, die durch Medianlagerung der gelben Flecke gegebene Symmetrie zu zerstören. Eine etwaige, leider nicht vorhandene F_2 -Generation dieser Partie würde wahrscheinlich wieder Junge mit unregelmäßiger, in mittlerem Ausmaß vertretener Zeichnung liefern, also recht charakteristische »forma typica«.

Besonders reine Schleifenbildung, die von den Mittelflecken nach unbestimmten Richtungen ausgeht, gewinnt man, wenn man die bisher schwarz gehaltenen F_1 -Tiere statt auf gelbe Erde auf gelbes Papier überträgt, da das Gelb hier schneller wächst, sofort reiner auftritt, und die Neubildung von Flecken fortfällt. Es entstehen nur die Schleifen als Ausdruck einer longitudinalen, wiewohl sonst ungerichteten Vergrößerung des spärlich verbliebenen medianen Fleckenbestandes.

Man wird vielleicht fragen, warum die auf schwarzer Erde noch stehengebliebenen Flecken nach Übersiedlung auf gelbe Erde kein allseitig gleichmäßiges Flächenwachstum, sondern gerade die eben beschriebenen Schleifen und Schnörkel zeigen; die Antwort muß vorläufig dahin lauten, daß ein solch konzentrisches Wachstum nach allen Seiten eigentlich auch sonst nie statt hat, sondern daß die Größenzunahme jedes Fleckes sich durch Fortsatzbildung mit nachträglicher Ausfüllung der Buchten vollzieht. Nur werden Fort-

sätze nicht bloß, wie hier, von einer Seite, sondern von verschiedenen Seiten der Fleckenperipherie entsendet; daß dies und wo dies geschieht, wird durch die mehrfach berührte, noch nicht recht geklärte chemotropische Anziehungskraft bestimmt, welche benachbarte, sich vergrößernde Flecken aufeinander ausüben. In unserem gegenwärtigen Falle fehlen solche Flecken in genügend naher Nachbarschaft, so wächst denn der Fleck unter dem Zwange des äußeren Faktors, nachdem sich an beliebiger Stelle des Umfanges ein Fortsatz gebildet hatte, von diesem Fortsatz aus ins Richtungslose.

3. Haltung der var. *taeniata* auf schwarzer Erde.

(Taf. XIV, Fig. 3, 4.)

Dieser Versuch beginnt also mit anderem Ausgangsmaterial als die bisher beschriebenen zwei Versuche auf schwarzer Erde. Und zwar sind es wieder gestreifte und fleckreihige Exemplare der var. *taeniata*, die bei Vorwohle (Braunschweig, nördl. Deutschland) gefangen worden waren. Im Lehmerdeversuch Nr. 4 (S. 46) hatten wir von fleckreihigen, unterbrochen gestreiften Tieren gehört, daß die Unterbrechungen auf gelber Erde ausgefüllt werden, so daß sie zu kontinuierlich gebänderten Exemplaren avancieren. Hier kann zunächst der genau reziproke Vorgang gemeldet werden: Exemplare mit ununterbrochenen Streifen zeigen eine Verschmälerung dieser Streifen, die zunächst hartnäckig an ihrer Kontinuität festhalten; endlich aber zerfallen sie doch in einzelne Stücke (Taf. XIV, Fig. 4), und die Stücke zerfallen abermals, so daß dann ein fleckreihiges Exemplar hergestellt erscheint.

Begann man den Versuch schon mit einem solchen, d. h. setzte man ein Exemplar mit Fleckenreihen auf schwarze Erde, so kommt wieder der uns ebenfalls schon sattsam bekannte Verkleinerungs- und Verdüsterungsprozeß zur Geltung, der ein Glied aus der Kette nach dem anderen, immer naturgemäß die kleinsten Flecken zuerst, eliminiert und schließlich Exemplare herstellt, deren Flecken zwar immer noch gereiht zu beiden Seiten des Rückens stehen, aber in sehr großen Entfernungen voneinander und durchaus nicht mehr immer einander gegenüber, d. h. so, daß einem Fleck in der rechten Dorsalreihe ein Fleck in der linken Reihe entspricht; sondern wenn dieser zuerst kleiner war, so ist er jetzt bereits eliminiert, oder umgekehrt. Allerdings sind vis-à-vis stehende Flecken einander häufig nahezu größenenebenbürtig, so daß sie immerhin häufig entweder gemeinsam erhalten bleiben oder gemeinsam fast zur selben Zeit verschwinden.

4. Selektions- und Induktionsversuch mit extra schwarzen Exemplaren.

Gleichwie wir im Lehmerdeversuch die Wirkung der Selektion und die eventuelle Grenze der Modifikabilität wenigstens in zwei Generationen untersucht haben, war dieser notwendige Ergänzungsversuch auch im Gartenerdeversuch anzustellen. Er beginnt also mit Salamandern, die unter vielen Hunderten als die schwärzesten ausgesucht worden waren, und läßt sie auf schwarzer Erde heranwachsen. War schon bei Selektion möglichst gelber Tiere und dem Bestreben, die Gelbfärbung durch entsprechende Induktion auf die Spitze zu treiben, ein Widerstand, ein Langsamerwerden und (für unsere Beobachtungsmittel) ein annäherndes Stillstehen der Reaktionen zutage gekommen, so gilt dies noch mehr für die jetzt in Rede stehende Kultur. Man bekommt die Tiere nicht mehr viel schwärzer, als sie es bei ihrer Ansetzung ohnehin schon sind. Es steht dies im Einklang mit jener anderen, vorhin wiedergegebenen Erfahrung, daß nämlich das Gelb dem es verdrängenden Einflusse schwarzen Untergrundes hartnäckiger Widerstand leistet, als das Schwarz dem es verdrängenden Einfluß gelben Untergrundes. Ein gewisser, freilich weit hinter den Erwartungen zurückbleibender Fortschritt der Schwarzfärbung war aber doch auch zu erzielen; er spricht abermals dafür, daß Grenzen der Modifikabilität in Wirklichkeit nicht bestehen und nur durch das Langsamerwerden der Modifikation bis zum Infinitesimalen sowie durch die notgedrungene Kürze der Experimentaldauer im Vergleich zu den wirklich erforderlichen Zeiträumen vorgetäuscht werden. Besonders die von schwarz selektierten, schwarz gehaltenen Tieren glücklich aufgezogene F_1 -Generation läßt einen solchen Schluß zu, denn sie ist entschieden schwärzer als die gleichnamige der gelb selektierten Ausgangstiere des Hauptversuches. Bis zur Evidenz läßt sich jedoch die Unbeschränktheit der Modifikabilität hier erst beweisen, wenn man nebst der schwarzen Erde noch vier andere Faktoren zu Hilfe nimmt, die ebenfalls dem gelben Pigment teils ungünstig, teils dem schwarzen direkt günstig sind, und das geschieht im folgenden Versuch.

5. Erzielung total schwarzer *Salamandra maculosa*.

Schon in meiner Arbeit 1904, noch mehr in derjenigen von 1908, hatte ich angegeben, daß junge *Salamandra maculosa*, die man nach Art der ganz schwarzen alpinen *Salamandra atra* sich hatte entwickeln lassen, d. h. so, daß ihre gesamte Larvenentwicklung

ins Innere des Uterus verlegt wird, normal im Wasser entwickelten gegenüber eine geringere Menge gelben Pigmentes aufweisen. Sie sind also nicht nur in ihrer Fortpflanzung und Entwicklung, sondern auch in ihrer Färbung an *Salamandra atra* angenähert. Im Verlaufe ihres Wachstums gleicht sich das allerdings, sofern sie auf neutralem Boden leben, wieder aus, und sie sind dann von gewöhnlich gefleckten Feuersalamandern nicht mehr zu unterscheiden.

Anders wird es, wenn solche Tierchen, die notabene einer schwarz selegierten F_1 -Generation der Schwarzerdekultur entstammen, von ihrer Verwandlung ab auf schwarzer Erde gehalten werden. Dann tritt ja natürlich weitere Rückbildung des übernommenen Bestandes an Zeichnung ein, und da sie vermöge ihrer eigenartigen Entwicklung ohnehin schon wenig hiervon mit auf die Welt brachten, so gleichen sie vorzüglich dunkel selegierten, dabei aber wegen ihrer Jugend noch dazu sehr plastischen Versuchsexemplaren. Vorgreifend muß ich jetzt noch ganz kurz bemerken, daß ich überdies in der Lage bin, das gelbe Pigment durch relativen Feuchtigkeitsmangel — ganz trocken trägt es kein Amphibium — zu zerstören (S. 72); durch knappe Ernährung herabzumindern; endlich die Tendenz zur regen Vermehrung des schwarzen durch relativ hohe Temperatur von etwa 25—30 Grad — viel mehr trägt kein Salamander — zu verstärken und zu beschleunigen.

Allerdings sind das Versuchsbedingungen, unter denen große Sterblichkeit nicht zu vermeiden war. Es verblieben mir nur wenige, aber dafür sehr interessante, viel entscheidende Exemplare am Leben, die ich gesondert beschreibe:

1) Zwei Exemplare völlig schwarz, bis auf je einen kleinen Fleck auf den Augenlidern, Ohrdrüsen (bei einem Exemplar auf der rechten in zwei gespalten), Ansätzen der Extremitäten. Es ist hervorzuheben, daß diese, wie wir gehört haben (S. 19), die Flecken sind, die bei der Larve zu allererst zum Vorschein kommen. An den hellen, weißlich-gelben Extremitätenansätzen sind schon ganz junge Salamanderlarven mit Leichtigkeit von Tritonlarven zu unterscheiden. Und diese selben Flecken erweisen sich nunmehr als diejenigen, die beim entwickelten Tier, wenn es Bedingungen unterworfen ist, die dem gelben Pigment äußerst ungünstig sind, sich am hartnäckigsten der völligen Auflösung wehren.

2) Ein Exemplar, dessen Flecken in relativ großem Umfange noch Körnchen gelben Farbstoffes zwischen dem überwuchernden

Melanin enthalten, also mit Mühe noch sichtbar sind, obwohl so düster, daß das Tier auf einige Entfernung total schwarz erscheint.

3) Ein Exemplar, das auf der Kehle und Oberlippe einige gelbliche, winzig kleine Sprenkel besitzt, sonst aber, einschließlich der Parotiden, Augenlider usw. total schwarz ist. Die Sprenkel kommen kaum als Reste früherer Gelbfärbung in Betracht, da sie nicht dem gewöhnlichen gelben Pigment, sondern dem im III. Kapitel beschriebenen weißlich-gelben, grundverschiedenen angehören, wie es als ziemliche Seltenheit sogar bei *Salamandra atra* mitunter zu sehen ist. Wir können also ruhig sagen, daß bei dem jetzt erwähnten Tier jede Spur seiner ursprünglichen, einen ausgesprochenen Artcharakter der *Salamandra maculosa* abgebenden gelben Flecken geschwunden ist.

Haben wir dieses Exemplar noch als *Salamandra maculosa* zu bezeichnen, oder haben wir es in *Salamandra atra* übergeführt, deren Färbung und Fortpflanzung es erblich besitzt? Ich werde diese Frage erst im X. Kapitel (»Theoretische Wertung«, S. 182) zu entscheiden versuchen. Für jetzt sei nur noch auf den rein experimentellen Befund hingewiesen: die Farb- und Fortpflanzungsverschiedenheiten stehen nämlich in den Salamanderkulturen keineswegs allein da, sondern zu ihnen beginnen sich immerhin schon solche der Körperform, wenngleich zunächst nur in Gestalt nicht erblicher fluktuierender Modifikationen, zu gesellen: die Tiere der extremen Gelbkultur behalten ihre normale Größe, wachsen eher über Durchschnittsdimensionen hinaus, sind feist und breatköpfig; die Tiere der extremen Schwarzkultur sind (ohne den Nanismus von *Salamandra atra* zu erreichen) etwas verzwert, kümmerlich, schmal, all das, auch ohne daß sie schlecht genährt werden, wie es ja aber im gegenwärtigen Versuch zum Überfluß wirklich gehandhabt worden war.

6. Vererbungsversuche an Tieren mit schwacher Induktion und an vorwiegend schwarzen Tieren ohne Induktion.

Um die Parallelität des Schwarzerdeversuches mit dem Lehm-erdeversuch zu vervollständigen, war nunmehr noch die Probe auf die näheren Bedingungen des Auftretens der sekundären Bilateralsymmetrie zu machen. Wir wissen ja, daß ein reichlicher Neuerwerb an schwarzem Pigment in der Nachkommenschaft symmetrisch aufgeteilt wird, so zwar, daß dieses die breiten Regionen zu beiden Dorsalseiten und Flanken einnimmt, während sich das Gelb auf eine mehr weniger schmale, mehr weniger unterbrochene Zone in der Dorsalmitte zusammendrängen lassen muß.

Da ja auch im Wiener Wald, der Bezugsquelle meines Hauptmaterials, sehr spärlich gefleckte Tiere vorkommen, so war zunächst einmal zu untersuchen, wie ihre in Gefangenschaft ohne Induktion der Eltern, also auf neutralem Boden geborenen Jungen aussehen würden. Sie waren fast durchwegs sehr ärmlich, aber ausnahmslos ebenso unregelmäßig gefleckt wie die Eltern.

Auch ein geringer Zuwachs an Schwarz, der von mittelmäßig gefleckten Tieren bei Haltung auf schwarzer Erde gewonnen wurde, worauf sie, um diesen Zuwachs in Schranken zu halten, auf neutralen Boden versetzt wurden, löst bei den Nachkommen keine symmetrische Anordnung desselben aus, sondern zu diesem Behufe ist eben ein sehr ansehnlicher, aus der Umwelt erworbener Zuwachs an Schwarz unbedingt erforderlich. Es können daher Exemplare, die sehr schwarz sind, aber im Verlaufe ihres Lebens nicht mehr viel dazu getan haben, sondern den Zeichnungsmangel erblich übernahmen, unsymmetrisch gezeichnete Junge erzeugen; relativ noch reichlicher gezeichnete Exemplare aber, die während ihres Individualdaseins darin große Einbuße erlitten haben, symmetrisch gezeichnete Junge zur Welt bringen.

C. Gelbes Papier.

(Taf. X und XIV, Fig. 10, 11.)

Es leuchtet ein, daß noch so viele Versuche und Kontrollversuche auf schwarzer und gelber Erde das Phänomen des korrespondierenden morphologischen Farbwechsels nicht aufzuklären vermögen: denn bei den Erdsorten wissen wir zu wenig, was für einen wirksamen Faktor wir vor uns haben. Die erdige Umgebung läßt ja zweifellos verschiedene Energiearten auf die darin lebenden Salamander einwirken: zwischen schwarzer Gartenerde und gelber Lehmerde bestehen ja keinesfalls nur die Unterschiede, die durch die Farben gegeben sind, sondern außerdem natürlich chemische, Feuchtigkeitsunterschiede wegen der verschiedenen Hygroskopie, geringe Temperaturunterschiede wegen der größeren Wärmeabsorption auf dem dunkleren Boden, endlich vielleicht sogar Unterschiede in den vermittelten taktilen Reizen. Möglicherweise nur einer von diesen Faktoren konnte den beobachteten Farbwechsel hervorrufen, möglicherweise aber auch mehr als einer oder alle. Es war daher zuvörderst meine wichtigste Aufgabe, die aufgezählten Faktoren zu isolieren.

Das Naheliegendste, weil es sich mit den Wirkungen am meisten assoziiert, blieben natürlich trotzdem die Farbenunterschiede. Und

ich will daher zuerst beschreiben, wie ich die Farbenwirkungen tñnlichst isolierte. Es gelangen dabei dieselben Terrarien zur Verwendung, wie bei den Erdversuchen; doch wird ihr Bodenteil, der zur Aufnahme des Substrates bestimmt ist, mit Flußsand angefüllt, also einer Masse, die in bezug auf Farbenwirkungen nachgewiesenermaßen neutral ist und übrigens in beiden Parallelreihen (C und D) identisch war. Von chemischen und Feuchtigkeitsunterschieden konnte hier keine Rede sein. Die Flußsandschicht, auch ein Stück der Seitenwände des Terrariums, wurde sodann im Versuch C mit gelbem, im Versuch D, den wir gesondert beschreiben werden, mit schwarzem Papier überdeckt, so daß nichts mehr von der Sandfläche sichtbar blieb, sondern die ganze Bodenfläche des Terrariums eine einheitlich gelbe bzw. schwarze Ebene darstellt. Das zur Verwendung gelangende Papier ist, um einer hemmenden Wirkung von Beschädigungen, Zerreißungen u. dgl. vorzubeugen, beiderseits gefärbt und wird in doppelter Lage aufgebracht. Es macht keinen besonderen Unterschied, ob es mattes oder Glanzpapier ist; letzteres wird, wenn die Salamander erst ein paarmal mit ihren feuchten Leibern darüber gekrochen sind, ohnehin matt, so daß eine etwaige störende Wirkung des Spiegelglanzes sogleich fortfällt, — und ich wählte zumeist Glanzpapier, weil es in satteren Farben, auch das schwarze in viel tieferer Tönung in den Handel kommt, als das matte.

Damit sich die Tiere halbwegs behaglich fühlen, nämlich insoweit, daß sie dauernd am Leben bleiben und sich fortpflanzen, ist die Einrichtung nun noch durch Moosnester zu vervollständigen, groß genug, daß sie sich darin einwühlen können, klein genug, daß viel farbige Bodenfläche übrig bleibt. Um ein Verschleppen des Mooses zu hindern, werden die Nester mit Steinen umgeben, die in sämtlichen Behältern gleichartig sind (irgend ein Quarz). Wasserbecken und Futternapf werden an das dem Moosneste entgegengesetzte Ende des Behälters gestellt, um die Salamander zu zwingen, hinüber und herüber auf dem farbigen Papier zu wandern.

Durch die beschriebene Einrichtung haben wir also zunächst den Feuchtigkeits- und die in den Erdsorten steckenden chemischen und taktilen Verschiedenheiten eliminiert. Noch vollkommener geschieht letzteres, wenn man Gefäße mit Glasboden verwendet, ganz leer läßt und das Papier nicht über, sondern unter den Boden legt. So haben es ŠEĆEROV (1912c), v. FRISCH u. a. bei ihren Nachprüfungen gehalten und methodisch meine Resultate verbessert; nur kann man in leeren Glasgefäßen mit Papierunterlage die Salamander wohl lange genug

halten, um deutliche Farbwirkungen zu beobachten, allein man kann sie sehr wahrscheinlich nicht darin züchten, worauf es mir doch mit in erster Linie ankommen mußte.

Beschäftigen wir uns jetzt mit den Farbwechsellerscheinungen, die auf dem gelben Papier eintreten. Als Ausgangsmaterial dienen typische Salamander, und zwar solche, die mit recht wenigen Flecken ausgesucht wurden. Die Flecken beginnen sich in der uns schon bekannten Weise zu vergrößern, Fortsätze zu entsenden, wodurch anfänglich runde Flecke eine reiche Gliederung bekommen, endlich, wo Fortsätze sich berühren — und dazu besitzen sie entschieden große Neigung —, zu verschmelzen. Soweit gleicht also das Phänomen demjenigen auf gelber Erde, wobei nur zu bemerken ist, daß der Größenzuwachs an gelbem Pigment fast sofort in voller Farbenreinheit erscheint, Übergangsstufen, die aus allmählicher Verdrängung des Schwarz und Mischung des letzteren mit dem Gelb resultieren, beinahe gar nicht zur Beobachtung gelangen (Taf. X und Fig. 11 auf Taf. XIV). Es ist dies eine Funktion der größeren Geschwindigkeit, mit der die gelben Flecke hier auswachsen, und ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich die Ursache in der satteren Farbe des Substrates suche: gelbes Papier ist doch bedeutend intensiver gelb, als gelbe Erde.

Eine Teilerscheinung aber, die sich auf gelber Erde mit größter Regelmäßigkeit gezeigt hatte, blieb hier auf dem Papier ganz aus: das isolierte Neuauftreten von zunächst punktförmigen, dann ebenfalls sich vergrößernden Flecken. Neue Flecken entstanden überhaupt nicht, höchstens ganz selten einer auf der Unterseite, die aus später verständlich werdenden Gründen mehr dazu neigt; sie wären hier wahrscheinlich sowieso, infolge erblicher Tendenz einzelne solche Fleckchen hervorzubringen, entstanden. Hätte ich daher nicht negative Selektion betrieben, sondern Tiere verwendet, die eine stärkere Vermehrung des Gelb schon immanent in sich tragen, so wären jedenfalls noch mehr neue Flecken entstanden, — so aber war es geradezu eine Ausnahme und große Seltenheit. Es resultieren daher am Ende des Versuches Salamander, die sehr reich gelb gezeichnet sind, diesen Reichtum aber nicht ihren zahlreichen, sondern ihren großen Flecken verdanken. Im Grunde genommen, besitzen sie nur sehr wenige Flecken, — nicht mehr als zu Anfang: aber diese Flecken bedecken ein gut Teil der gesamten Körperoberfläche.

Mit wenig Worten kann ich auch gleich die Kindergeneration abtun, die ich von diesen auf gelbem Papier stark gelb gewordenen

Salamandern (aber erst $1\frac{1}{2}$ Jahre verwandelt) besitze: sie zeigen wieder die sekundäre Symmetrie, aber ich möchte sagen noch reiner, noch regelmäßiger als die Kindergeneration von gelber Erde, weil zwischenliegende Zeichnungselemente, Ozellen, Punkte vollständig fehlen und bei Weiterhaltung auf Papierunterlagen auch nicht auftreten. Die wieder auf gelbem Papier heranwachsenden Tiere besitzen ganz einfach, sozusagen schematisch, 4 gelbe Längsbinden (2 an den Flanken, 2 auf dem Rücken) oder 2 Längsbinden und 2 Fleckenreihen (letztere an den Flanken) von außerordentlich regelmäßigen, ganzrandigen Konturen. Die auf schwarzem Papier heranwachsenden Tiere besitzen 2—4 longitudinale Fleckenreihen (die an den Flanken können fehlen oder sehr schwach ausgebildet sein). Beide Partien machen im ganzen den Eindruck, viel Gelb zu besitzen; die Partie auf gelbem Papier in höherem Maße als die Eltern, die auf schwarzem Papier in abgeschwächtem Maße.

Weitere Versuche, die sich ausschließlich des gelben Papiers bedienten, wurden nicht gemacht, da ja das erhaltene Resultat in jeder nur wünschenswerten Weise aufklärend gewesen war. Zu erinnern ist nur noch an diejenigen Versuche auf gelbem Papier, die ihr Material von den Erdkulturen übernahmen: das Auswachsen schräger, krummer, »richtungsloser« Schnörkel und Schleifen bei zweireihigen (F_1 , F_2 der P von gelber Erde bei Weiterhaltung auf schwarzer Erde — Taf. VI) und bei einreihigen (F_1 der P von schwarzer Erde bei Weiterhaltung auf schwarzer Erde) Salamandern, deren Flecken schon zu weit voneinander entfernt lagen, um direkte Verschmelzung zuzulassen. Es war bereits gesagt worden, daß auch hier der Gelbzuwachs sich bei weitem reiner, schöner vollzieht, als bei Versetzung der betreffenden Tiere auf gelbe Erde.

D. Schwarzes Papier.

(Taf. XI und XIV, Fig. 12—15.)

Was wir durch Verwendung des Papiers isolieren und wie wir die Behälter einrichten, darüber ist nichts Neues mehr zu sagen; der Leser möge es sub C (gelbes Papier) nachsehen. Ich kann sofort die auf schwarzem Papier beobachteten Wirkungen an den recht reichlich gelb ausgesuchten Salamandern berichten.

Die Wirkungen bestehen in einem Kleinerwerden der Flecken (Taf. XI, XIV, Fig. 14). Vom Rande her dringt das Melanin ein, und zwar nur insofern unregelmäßig, als Fortsätze, die ihrer Natur nach, weil sie schmaler sind als der Fleckenrumpf, rascher weggerafft

werden als mehr ganzrandige Strecken der Fleckenperipherie. Die Folge hiervon ist, daß der Flecken sich zuerst mehr und mehr abrundet. Hat er erst einmal annähernd die Kreisform angenommen, so erfolgt seine Verkleinerung so regelmäßig, daß sie direkt durch konzentrische Kreisringe dargestellt werden kann. Schließlich wird der runde Fleck zum Punkt reduziert und verschwindet ganz. Solange aber noch irgend etwas von ihm sichtbar bleibt, ist sein gelbes Pigment ganz rein, weil es unmittelbar an der Oberfläche liegt, — es ist hier nicht mit Melanin untermischt und daher nicht getrübt. Von dieser Regel gibt es bei entsprechender Behandlung der Kultur, namentlich regelmäßigen Spenden von Feuchtigkeit, ebenso selten Ausnahmen, wie von der bloßen Fleckenvergrößerung, dem Ausbleiben der Fleckenvermehrung in der Gelbpapier-Kultur. Nur wenn man, etwa um die Papierunterlage zu schonen (die natürlich, wenn zu naß geworden, ausgewechselt werden muß, was so ungefähr alle zwei Wochen nötig wird), den Zerstäuber nicht genügend in Anwendung gebracht hatte, so daß das Substrat stark ausgetrocknet war, ereignen sich Fleckenverdüsterungen häufiger. Man kann sie aber durch Steigerung der Feuchtigkeit wieder zum Rückgange, das Gelb neuerdings in ungetrübter Reinheit zum Vorschein kommen lassen. Im Interesse der Versuchereinheit sind solche Schwankungen natürlich womöglich zu vermeiden und in meinen neuen Kulturen auch stets mit Erfolg vermieden worden, so daß vorübergehende, schwache und seltene Fleckentrübungen nur der erbten Tendenz zu dieser Art des Melaninauftretens zugeschrieben werden dürfen und weiter für den Versuchsablauf keine Bedeutung beihielten. Es resultieren also Tiere mit sehr wenigen, sehr kleinen Flecken, die aber, so lange überhaupt vorhanden, und wenn selbst nur mehr in Punktform vertreten, durch ihr leuchtendes Gelb weiterhin sichtbar bleiben. Was von Gelbpapier-Kultur im Vergleich zur Gelberde-Kultur gesagt werden könnte, nämlich daß die Zunahme des Gelb dort energischer erfolgt als hier, kann reziprok auch von der Schwarzpapier-Kultur ausgesagt werden: die Abnahme des Gelb ist eine raschere als auf der schwarzen Erde. So groß ist der Unterschied freilich nicht wie zwischen dem Resultat auf gelbem Papier und gelber Erde, wie denn auch der Intensitätsunterschied zwischen schwarzem Papier und schwarzer Erde nicht so groß ist.

Ich konstatiere gleich von der Tochtergeneration (Taf. XIV Fig. 15, mit Fig. 13 zu vergleichen), daß sie sich mit wenigen, nicht

großen, wenig gegliederten oder runden Flecken, die fast insgesamt längs der Wirbellinie stehen, verwandelte, also ganz wie bei den Nachkommen der Schwarzerde-Kultur, aber ohne Verdüsterung dieser Flecken. Die auch weiterhin auf schwarzem Papier belassene Partie blieb so, nur daß die Fleckenreihe durch Ausschaltung von Flecken noch größere Lücken bekam; die auf gelbes Papier versetzte Partie ließ die mediane Fleckenreihe zu einer unterbrochenen oder manchmal auch ununterbrochenen Längsbinde zusammenfließen. Bei beiden Reihen, auch der schwarz gehaltenen, ist das Gelb sehr grell, weil vollkommen melaninfrei. Schon ein kurzer Aufenthalt solcher Tiere — mit einzelnen von ihnen wurde dieser Seitenversuch unternommen — auf schwarzer Erde oder in einem relativ trockenen Milieu läßt aber trübende Melanininseln im Fleckenbereich entstehen; und schon ein ebenso kurzer Aufenthalt — es genügen 4—5 Monate — auf gelber Erde oder in einem sehr feuchten Milieu läßt zu den alten, sich vergrößernden Flecken neue in Tupfenform hinzutreten.

Als nebensächliches, ökologisches Ergebnis könnte ich auch hier wieder, wozu ich schon S. 55 Gelegenheit hatte, auf die besonderen hygienischen Eigenschaften der Lehmerde verweisen: während nämlich überall, wo Parallelversuche mit Lehmerde—Gartenerde laufen, dort die besseren Erfolge und insbesondere zeitigeren Zuchterfolge zu sehen sind, ist dieses gesetzmäßige Eintreffen bei Anwendung der in hygienischer Beziehung gewiß unterschiedslosen Farbpapiere sogleich durchbrochen: hier ist es (diesmal wohl nur zufällig) die Kultur auf schwarzem Papier, deren Nachzucht bereits älter ist und daher schon in vorläufigen Mitteilungen (KAMMERER 1911a) ausgewiesen werden konnte, als von dem gelben Papier noch keine Kindergeneration vorlag.

E. Feuchtigkeit.

Schon aus manchem Vorhergehenden, besonders aber aus den Schlußworten der letzten Versuchsbeschreibung, dürfte der aufmerksame Leser erraten, worin die Wirkung der Feuchtigkeit (nach ihren beiden Extremen hin) besteht.

Ich gebe zunächst den Grund an, der mich veranlaßte, einen gesonderten Feuchtigkeitsversuch aufzustellen, und die spezielle Versuchsanordnung. Die beiden in den Hauptversuchen A und B verwendeten Erdsorten, gelbe Lehmerde und schwarze Gartenerde, unterscheiden sich nämlich unter sonst gleichen Bedingungen auch

durch ihren Wassergehalt. Da Feuchtigkeit immerhin ein Faktor ist, der auf die organische Variation, im besonderen auch, wie wir z. B. aus den *Leptinotarsa*-Versuchen von TOWER wissen, auf den morphologischen Farbenwechsel einen mächtigen Einfluß ausübt, so war damit die Notwendigkeit gegeben, von den eventuell wirksamen Energien der beiden Erdsorten auch die Feuchtigkeit zu isolieren.

Unter ihnen ist die Lehmerde bedeutend hygroskopischer; der Unterschied ist sogar so groß, daß man ihn subjektiv, etwa durch Prüfung mit dem Finger, wahrnehmen kann. Da trotzdem selbst in Gärtnerkreisen bisweilen die entgegengesetzte Meinung vertreten wird, nämlich daß die Gartenerde mehr Luftfeuchtigkeit an sich ziehe und behalte, sah ich mich gezwungen, selbst diesbezüglich den exakten Versuch entscheiden zu lassen. Ich nahm gleiche Volumina (je 1 cdm) der beiden Erdarten und trocknete sie im Exsikkator mit Hilfe von Calciumchlorid (CaCl_2) vollständig aus; wog sie dann ab, ließ sie nebeneinander, also im selben Raum bei gleichen Temperaturen, 20 Tage stehen und konstatierte nach Ablauf dieser Zeit, sowohl durch ernente Wägung als auch mit dem Haar-Hygrometer, daß die gelbe Erde feuchter war als die schwarze. Wenigstens für die von mir verwandten Erdsorten — es waren in allen Versuchen die gleichen und von fast gleicher Herkunft — muß ich daher den *ceteris paribus* größeren Wassergehalt der Lehmerde mit aller Bestimmtheit behaupten. Man erkennt dies, wie gesagt, ohne weiteres schon durch grob-qualitative, subjektive Beobachtung, durch den Tast- oder selbst den Gesichtssinn: denn wenn beiden Terrarien täglich mit dem Zerstäuber ein annähernd gleiches Quantum von Feuchtigkeit durch Überbrausen zugeführt wird — dieses Quantum wurde zwar nicht durch exakte Volumsbestimmung, sondern nur nach Gefühl und Augenmaß reguliert, aber es ist bei Behandlung sehr vieler Versuchsbehälter doch nicht anzunehmen, daß gerade alle Lehmbehälter diesbezüglich reicher bedacht worden seien als die Garten-erdebehälter —, so ist die Lehmerde andern Tags immer noch etwas backend, schmierend, wogegen die Gartenerde bereits austrocknete und ihre bekannte krümelig-staubige Beschaffenheit aufwies.

Die Versuchsterrarien, die zur Isolierung des Feuchtigkeitsfaktors dienen sollten, wurden genau so eingerichtet wie die der beiden vorigen Versuche (C und D), nur mit Hingewlassung der Papierunterlagen: die Bodenfüllung bestand also bei allen aus Flußsand, dazu tritt das stereotype, steinumrahmte (immer unter Verwendung der gleichen Quarzsorte) Mooshäufchen, Wasserbecken und Futter-

napf. Es wäre nahegelegen, beim Trockenheitsversuch das Wasserbecken ganz fortzulassen; folgende Gründe bestimmten mich, es beizubehalten: erstens heißt es einem Salamander, der nicht durch sehr feuchtes Milieu (wie in meinen Versuchen, den Feuersalamander vom Larven- zum Vollmolchgebären zu veranlassen) entschädigt wird, zu viel zumuten, ihn bei relativ trockenem Milieu auch noch der täglichen Badegelegenheit zu berauben. Gewiß, ich hätte die Resultate dadurch vielleicht markanter gestalten können, aber es wäre unmöglich gewesen, diese Trockenkultur dauernd lebensfähig und vor allem fortpflanzungsfähig zu erhalten. Dieser Grund deckt sich also mit dem, der mich bei den Papierversuchen bestimmte, ein Moosnest beizugeben, das die Tiere natürlich eine geraume Zeit des Tages der Farbeninduktion entziehen mußte. Fast noch schwerwiegender ist folgender Beweggrund für Beibehaltung des Wassernapfes auch in der »Trockenkultur«: sein Vorhandensein oder Nichtvorhandensein bedeutet nicht allein eine Variierung des Feuchtigkeits-, sondern auch eine solche des molaren Faktors; es werden einem Salamander, der täglich ins Wasser steigt, ganz andere taktile Reize vermittelt, als einem, der das nicht tun kann. Ich hätte also höchstens auch aus der »Feuchtkultur« das Becken weglassen müssen, was hinwiederum mit zu großer Einbuße an Wasseraufnahme in diesem und, wie gesagt, mit zu großer Einbuße an Lebensfähigkeit in der parallelen Trockenkultur verknüpft gewesen wäre.

Der Unterschied zwischen meiner Feuchtigkeits- und meiner Trockenheitskultur bestand somit nur darin, daß dort der Boden (Flußsand) täglich ausgiebig mit der Gießkanne oder dem Zerstäuber eingenaßt, hier aber dieser Behandlung überhaupt nicht unterzogen wurde. Der Sand der Trockenkultur, desgleichen das dortige Moosnest, konnte höchstens etwas Feuchtigkeit aus der Luft aufnehmen oder diejenige, welche die aus dem Bade steigenden Salamander verschleppten. Für Auge und Hand aber repräsentierte sich Sand und Moos in der Trockenkultur tatsächlich staubtrocken, in der Feuchtigkeitskultur von Nässe triefend. Da die Ventilationsklappen des Behälters hier überdies — bis auf kurze Lüftungspausen bei der Pflege — geschlossen gehalten wurden, teilte sich dieser beträchtliche Feuchtigkeitsunterschied, trotzdem auch in der Trockenkultur die verdunstende Fläche des Wasserbeckens vorhanden war, der Luft mit und konnte mit dem Hygrometer gemessen werden. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug in der offenen Trockenkultur durchschnittlich 40—50%, in der geschlossenen Feuchtkultur 80—90%, die Differenz also stets

mindestens 30%. Damit durfte ich mich, bevor an unserer Anstalt Einrichtungen und Apparate zur Konstanterhaltung und ständigen Registrierung der Feuchtigkeit bestanden, trotz sonstiger Mängel, wie der unexakten, subjektiv beurteilten Feuchtigkeitsspendung, wohl zufrieden geben. Ich glaube, daß der Faktor Feuchtigkeit damit für qualitative Beobachtungszwecke ausreichend untersucht und isoliert war.

Nicht versäumen möchte ich, noch besonders zu betonen, daß auch bei diesem Versuch die befruchteten und gebärenden Weibchen tunlichst einer ev. direkten Induktion entzogen, spätestens vor Niederkunft in neutrales oder gegeninduktorisches Milieu gesetzt wurden. Für Aussehen der Nachkommen blieb diese Maßregel oder ihre Unterlassung ebenso gleichgültig, wie in allen früheren Vererbungsversuchen.

1. Nässe.

(Taf. XII und XV, Fig. 16—18).

Ich wählte wiederum junge Tiere mit wenig Flecken und setzte sie auf nassen Sand. Oberseits fiel lange keine Veränderung auf, so daß ich schon an die Unwirksamkeit des Faktors zu glauben geneigt war. Die Bauchseite aber überraschte mich durch die Menge der kleinen gelben Punkte und Tropfen, die inzwischen neu hinzugekommen waren (Taf. XII, Fig. 4*b*, 6*b*, 8*b*). Nach und nach nahm auch die Rückenseite an dieser Neubildung isolierter Bezirke des gelben Pigmentes Anteil (Taf. XII, Fig. 6*a*—9*a*). Hingegen verblieben alle zur Zeit des Versuchsbeginnes schon vorhandenen Flecken in ihrem ursprünglichen Zustande, d. h. es veränderte sich weder ihre Größe in irgendwie erheblichem Grade, noch ihre Farbensättigung. Die diesbezüglichen, ganz unauffälligen und langsamen Veränderungen halten sich fast durchweg ziemlich in den Grenzen desjenigen, was beim natürlichen Wachstum jedes Salamanders vor sich geht; man kann also behaupten, daß die Feuchtigkeit mit der Größenzunahme der vorhandenen Flecken wenig zu tun hat. In einigen Fällen, wo dies nicht zuzutreffen schien, waren dicht neben einem alten Fleck ein oder mehrere neue entstanden und mit ihm verschmolzen: dadurch war Größenzunahme des alten Fleckes vorgetäuscht. Das ist offenbar nicht so zu verstehen, als ob die durch Nässe beförderte Neubildung von gelbem Pigment sich auf vorher schwarz gefärbtes Revier beschränkt und im gelben Revier überhaupt nicht statthat; jene Neubildung und Vermehrung geht vielmehr

auf der gesamten Hautfläche vor sich, nur aber ist sie im Bereiche des gleichartigen Farbstoffes wegen des mangelnden Kontrastes minder auffallend und besteht hier fast lediglich in Verdichtung der bereits abgelagerten Pigmentkörnchen und -Zellen, deren Überhandnehmen aber doch nicht ausreicht, um eine irgendwie erhebliche Vergrößerung der betreffenden Zone herbeizuführen. Mikroskopisch gut nachweisbar ist diese Verdichtung entweder bei ganz jungen, in Metamorphose begriffenen Tieren, oder bei älteren, die einige Wochen lang keine Nahrung aufgenommen haben: denn beide besitzen ihre Pigmente in einer der Beobachtung noch zugänglicheren, lockeren Lagerung. Einzig darin, in der universelleren Verbreitung der Vermehrung eines bestimmten Pigmentes, beruht der Unterschied gegenüber dem farbenwirksamen Boden, der die Vermehrung auch des von ihm begünstigten Pigmentes nicht im ungleichartigen, sondern nur vom gleichartigen Pigment aus gestattet, hier aber in besonders energischer Weise, die deshalb zur schon makroskopisch deutlich nachweisbaren Zonenvergrößerung führt.

Auch die neugebildeten Fleckchen, in winziger Punktform inmitten des schwarzen Bereiches auftretend, vergrößerten sich nur bis zur Ozellen-(Tropfen-)Form, worauf ihr Wachstum stille steht. Sie nehmen keinerlei Gliederung an, so daß die Kreisgestalt vorherrscht; höchstens 1—2 kurze Fortsätze bilden sich und geben dem kleinen Fleck Birnen- oder Hufeisenform. Mithin resultieren Salamander, deren vorherrschend schwarze Grundfarbe von ungewöhnlich zahlreichen, ungewöhnlich kleinen und einfach geformten Flecken unterbrochen ist; und während sonst sowohl im normalen Geschehen als auch unter dem Einfluß gelbbefördernder Umgebung die Dorsalseite reicher gezeichnet wird als die Ventralseite, ist hier das Umgekehrte der Fall. Weil die Flecken aber so klein bleiben, machen die (von Anfang an ja möglichst schwarz ausgesuchten Tiere) dennoch keinen besonders gelben Eindruck.

Bringt man solche Tiere auf gelbe Erde oder noch besser auf gelbes Papier, so beginnen all die kleinen Fleckchen alsbald größer zu werden, und, da sie infolge ihrer großen Menge meist nahe beieinander stehen, treten besonders viele Fleckenverschmelzungen ein. Natürlich müssen die Tiere noch entsprechend jung sein, sonst unterbleibt die Reaktion, oder ist schwach.

Bringt man sie auf schwarzes Papier oder noch besser auf schwarze Erde, so tritt rapider Fleckenschwund ein, da das von allen Seiten, vom Zentrum wie vom Rande her (auf dem Papier

nur vom Rande her) eindringende Melanin mit Flecken von so geringem Umfang natürlich bald aufräumt.

Die frisch verwandelten Jungen der naßgehaltenen Eltern zeigen alle dieselbe Erscheinung: merkwürdig viele, aber sehr kleine, klein bleibende, runde Fleckchen (Taf. XV, Fig. 18). Man könnte hier vielleicht einwenden, daß dies in einer neuerlichen Feuchtinduktion seine Ursache habe, weil sie ja als Larven im Wasser lebten. Doch lehrte die Aufzucht junger Salamander aus so vielen anderen Versuchsreihen, daß der Besitz zahlreicher Fleckchen beim frisch metamorphosierten Tierchen in meinen Versuchen etwas Ungewöhnliches ist. Er besitzt in der Regel eher wenige, allenfalls relativ sehr große Flecken, oder auch wenige kleine Flecken; viele kleine Flecken sind eine Seltenheit, die aber in unserer gegenwärtigen Versuchsreihe allen Jungtieren ohne eine einzige Ausnahme zukam. Erst mit der nunmehr einsetzenden Haltung unter verschiedenen Bedingungen schlägt auch die Entwicklung der Zeichnung verschiedene Bahnen ein.

Bleibt es bei der nassen Umgebung (80—90 % relative Luftfeuchtigkeit), so bleibt es auch bei dem beschriebenen Zeichnungstypus, unter fortwährendem Neuauftreten von Punkten und Tupfen. Die Tiere sind noch nicht alt genug, als daß sich entscheiden ließe, ob hierin der Elterngeneration gegenüber eine Steigerung auftreten werde. Auf der Rückenseite des reichst gezeichneten Elternexemplares zählt man 109 Flecken, auf der des vorgeschrittensten Jungtieres 106 Flecken. Dabei befindet sich aber dieses erst $1\frac{3}{4}$ Jahre, ersteres war über 4 Jahre unter den Versuchsbedingungen. Die durchschnittliche Fleckenzahl, gewonnen von 100 normalen, typischen Exemplaren, beträgt dagegen auf der Oberseite 20—25, und auf der Bauchseite wäre der Unterschied zwischen ihnen und den Feuchttieren noch weit größer.

In einer mittelfeuchten Umgebung (60—75 % relative Feuchtigkeit) bleibt der »nasse« Zeichnungstypus ebenfalls soweit erhalten, daß bei oberflächlicher Betrachtung der stark feuchten Kultur gegenüber gar keine Abschwächung bemerkt wird. Erst wenn man sich aufs Zählen der Fleckchen verlegt, erhält man in der mittleren Feuchtigkeit einen geringeren Durchschnitt. Das extremst gefleckte Exemplar besitzt auf der Rückenseite 97 Fleckchen, das am wenigsten gezeichnete 88 Fleckchen.

In der relativ trockenen Umgebung jedoch (40—50 % Feuchtigkeit) ist die Gegeninduktion zu stark. Sehr rasch beginnen sich

daher bei den jungen Tieren innerhalb ihrer Fleckchen die bekannten, das Gelb verdüsternden Melaninanhäufungen zu bilden, und bei der Kleinheit der Fleckchen dauert es nicht lange, bis eine große Menge davon ausgetilgt erscheint. Schon binnen ungefähr 8 Monaten hat dann diese Kultur ihren ursprünglichen und zunächst erblich wiedererschiedenen Charakter verloren.

Eine sekundäre Bilateralität wie in den Versuchen mit farbigen Böden, also hier entsprechend einer Zunahme des Gelb 2—4 Längsreihen gelber Flecken, ist bei den Nachkommen des Nässeversuches nirgendwo zutage getreten; offenbar war jene Zunahme hierfür zu gering, vielleicht aber spielt auch die spezifische Übertragung des klein- und vielpunktigen Zeichnungstypus, der sich damit schlecht vereinbaren ließe, eine Rolle.

2. Trockenheit.

(Taf. XIII, XV, Fig. 19—23.)

Ich wählte junge Tiere mit vielen und großen Flecken, setzte sie auf trockenen Sand. Die nunmehr einsetzenden Veränderungen gingen hier, der Regel nach, oberseits rascher vonstatten als unterseits. Sie bestehen aus einer Verdüsterung der Flecken ohne merkliche Größeneinbuße derselben. Wenn hier ein Fleck zu völligem Verschwinden gelangt, so geschieht es nicht, weil er vom Rande her immer weiter eingeengt und auf diesem Wege schließlich auf Null reduziert wird; sondern in der Fleckenfläche selbst entstehen ganz isoliert Melaninkörnchen, die sich immer mehr anhäufen, verdichten und auf diese Weise schließlich das gelbe Pigment verdrängen (Taf. XV, Fig. 23a). Der makroskopische Anblick kann nicht besser charakterisiert werden, als wenn man sagt: der Fleck scheint in schwarze Tiefe zu versinken, im Schwarz unterzutauchen, bis man ihn nicht mehr sieht. Es sind folgende Fälle dieses Prozesses möglich: der häufigere Fall ist es, wenn das Melanin sich auf der ganzen Fläche des gelben Fleckens gleichmäßig vermehrt, der gesamte Flecken also zuerst wie von schwacher Dämmerung überflogen, dann immer düsterer erscheint, zuletzt so düster, daß kaum Spuren von Gelb mehr zu entdecken sind. Es kann aber auch vorkommen, daß an irgend einer Stelle des Fleckenzentrums die Vermehrung des schwarzen Pigmentes besonders rege ist, so daß das lückenlose Zusammenschließen der Melaninkörnchen dort eher zustande kommt, als mehr peripheriewärts. Dann haben wir auf diesem Stadium düstergelbe Flecke mit schwarzem Mittelozellus, also Augen-

flecken mit schmutziggelbem Saum vor uns. Das schwarze Mittelfeld kann dann irgendwo zur schwarzen Grundfarbe der Fleckenumgebung durchbrechen, der kreisförmige gelbe Fleckenhof ist dann zum Hufeisen, Halbkreis, Viertelmond geworden; und diese auch bei im Freien gefangenen Salamandern nicht seltenen Fleckenformen sind hier auf ganz andere Weise entstanden, als im Feuchtigkeitsversuch, wo sie durch Fortsatzbildung eines kleinen gelben Tupfens zustande kamen. Im allgemeinen muß noch von dieser Kultur gesagt werden, daß das gelbe Pigment sich sehr hartnäckig gegen seine endgültige Austilgung, auch innerhalb eines und desselben Fleckens, zu wehren weiß. Das Charakteristische der Kultur besteht also viel weniger darin, daß von den anfänglichen Flecken sehr viele verschwunden sind, sondern daß insbesondere alle nur einigermaßen großen Flecken erhalten bleiben, aber ein sehr schmutziges Graugelb aufweisen, das mit der ursprünglichen leuchtenden Farbe kaum mehr Ähnlichkeit aufweist. Besonders schön ist diese Wirkung zu beobachten, wenn man, wie ich dies mit nur wenigen Exemplaren tat, den Versuch nicht mit *forma typica*, sondern mit regelmäßig und breit gestreiften var. *taeniata* beginnt. Es resultieren dann düsterstreifige Salamander. Wenn also von der Feuchtkultur behauptet werden konnte, daß sie den ihr unterworfenen Tieren trotz zahlreicher Fleckenvermehrung nicht das Aussehen allgemein reich gezeichneter Exemplare verleiht, so darf von denen der Trockenkultur gesagt werden, daß sie beim Versuchsabschluß gewöhnlich nicht eigentlich als spärlich gezeichnete, vorwiegend schwarze Salamander auf den Beobachter wirken. Und wie in der nassen Kultur das eigentlich Charakteristische darin besteht, daß das Gelb überall auf der Hautfläche zur Ausbildung gelangen kann, nicht bloß (wie auf gelbem Papier) nur von schon bestehenden gelben Zonen aus; so wird die trockene Kultur dadurch gekennzeichnet, daß jene unbeschränkte Entstehungsmöglichkeit jetzt vom schwarzen Farbstoff gilt, der nicht nur (wie auf schwarzem Papier) von ohnehin bereits bestehenden schwarzen Regionen aus vermehrt, sondern an beliebiger Stelle erzeugt werden kann. Innerhalb des ungleich gefärbten Revieres gelangt dies natürlich leichter zur Wahrnehmung, während innerhalb des gleichgefärbten (diesmal schwarzen) im wesentlichen nur eine makroskopisch kaum nachweisbare Verdichtung der Farbstoffelemente stattfindet. Mikroskopisch ist sie leicht nachweisbar, wenn man in Metamorphose befindliche oder auch ältere, hungernde Tiere — erstere tragen das Pigment noch nicht so dicht,

letztere erfuhren eine Auflockerung desselben — auf trockenen Boden setzt.

Bringt man trocken gehaltene Tiere auf schwarzes Papier oder besser auf schwarze Erde, so tritt ausgesprochener Zeichnungsschwund allerdings begreiflicherweise in viel kürzerer Zeit ein, als wenn man für dieses Phänomen weniger gut vorbereitetes Material verwenden würde. Denn abgesehen von der auf schwarzer Erde in etwas langsamerem Tempo fortfahrenden Verdüsterung kommt ja nun (auf schwarzem Papier ausschließlich) Verkleinerung der Flecken vom Rande her hinzu. Bringt man die Tiere auf gelbe Erde oder, wirksamer, auf gelbes Papier, so werden nicht zu weit vorgeschrittene Grade der Verdüsterung wieder rückgängig gemacht, und die sich nebstbei noch peripheriewärts vergrößernden Flecken erstrahlen in ihrer ursprünglichen Reinheit.

Die frisch verwandelten Jungen der trocken gehaltenen Eltern (Taf. XV, Fig. 22, 23 mit 20 vergleichen) zeigen sämtlich die gleiche Erscheinung: gelbe Flecken, die an Zahl und Größe etwa dem entsprechen, was man sonst von kürzlich metamorphosierten Salamandern gewohnt ist, die aber ein unreines, melaningemischtes Gelb zur Schau tragen. Nun wird man vielleicht einwenden, daß ein minder klares Hervortreten der Flecken während und in den ersten Tagen nach der Verwandlung auch sonst bei Salamandern eine häufige Erscheinung ist; dieser mögliche Einwand entkräftet sich aber sofort durch das, was ich im Kap. III (Normales Farbkleid), S. 19, 20 über die zwei Arten, wie unreines Gelb zustande kommt, gesagt habe: es kann makroskopisch mehr grünlich oder mehr graulich erscheinen; diesfalls ist es in gleicher Horizontalschicht mit Melanin untermengt und deutet meist — falls nicht rechtzeitig energische Kontrainduktion waltet — einen Rückbildungsprozeß des Fleckens an; jenen andern Falles aber lagern die beiden Pigmente in zwei Schichten übereinander, der grünliche Fleck ist gewöhnlich das Vorstadium des reingelben. Letzteres nun trifft für all jene unreinen Flecke zu, die bei Salamandern der Metamorphosezeit so häufig zu sehen sind; ersteres aber, das Graugelb, ist die Tönung der Verwandlungsstadien, wenn sie von Eltern stammen, die infolge Trockenhaltung verdüsterte Flecken bekommen hatten.

Freilich bleibt dieser Zeichnungstypus nur dann erhalten, wenn die Jungen selbst in einem relativ trockenen Milieu (40–50 %) verbleiben. Die Fortschritte der Verdüsterung, welche in genanntem Milieu unzweifelhaft zu bemerken sind, gehen trotzdem langsam von-

statten. Sie sind zurzeit nicht weit genug gediehen, daß man bereits von einer Steigerung des Merkmals im Vergleiche zur Elterngeneration reden könnte. Wahrscheinlich ist eine gewisse Steigerung nichtsdestoweniger vorhanden oder im Zuge; doch hat man hier kein Mittel, sie objektiv — ähnlich wie in der Naßkultur durch Zählen der Flecken — festzustellen, wenn der subjektive Eindruck hierzu nicht ausreicht.

Ganz ebenso, wie der in F_1 schon erblich mitgebrachte Verdüsterungsprozeß trotz Weiterwirkung des trockenen Milieus keine merklichen Fortschritte mehr macht, so auch nicht der Aufhellungsprozeß im mäßig feuchten Milieu (60—75 %). Es scheint, daß die im gelben Bereich einmal aufgetretenen Melanininseln nach beiderlei Richtung hin sehr zäh, konservativ sind. Betrachte ich aber die beiden Kulturen in ihrem Endstadium — sie sind, von der Metamorphose an gerechnet, $1\frac{1}{2}$ Jahre alt geworden — so unterscheiden sie sich dennoch merklich; das Gelb der mäßig feuchten ist doch etwas heller als das der trockensten Kultur.

Nur wenn man gleich die Gegeninduktion anwendet, also die Nachkommen der trocken gehaltenen Tiere sogleich in feuchte Umgebung bringt, hält die ererbte Dürsterkeit nicht lange an: kaum ist ein Vierteljahr vergangen, so haben alle Flecken das normale, satte Gelb gewonnen, und nicht wenige sind neu hinzugekommen.

So wenig wie im Nässeversuch gab es im Trockenheitsversuch irgendwelche Andeutung von bilateraler Übertragung der Farbveränderung, und aus denselben Gründen wie dort. Offenbar ist namentlich, wie in Nässe zu geringe Zunahme des Gelb, so hier zu geringe Zunahme des Schwarz schuld daran.

3. Naß und Trocken auf farbigen Böden.

Es ist ausgeführt worden, daß die gelbe Lehmerde hygroskopischer ist als die schwarze, also unter gleichen Bedingungen stets mehr Wasser enthält. Da nun die Feuchtigkeitsverschiedenheit als wirksam beteiligter Faktor beim Farbenwechsel erkannt war, so lag es nahe, den Versuch einmal auch so aufzustellen, daß die gelbe Erde nicht besprengt und derart besonderer Trockenheit ausgesetzt, umgekehrt aber die schwarze Erde tüchtig begossen wurde. Dies mußte einer Aufrechterhaltung der Farb-, einer Umkehr der Feuchtigkeitswirkungen gleichkommen.

In die betreffenden Terrarien setzte ich sowohl typische, unregelmäßig gefleckte, als auch regelmäßig gestreifte var. *taeniata* ein.

Die an ihnen manifestierten Farbenänderungen sind sehr bezeichnend und lassen sich kurz in folgender Weise beschreiben:

Die Tiere auf der nassen schwarzen Erde bekamen eine Menge neuer, kleiner, runder Tupfen, aber ausschließlich auf der Unterseite. Es ist erinnerlich, daß dies in demjenigen Versuch, wo die Feuchtigkeit isoliert worden war (nasser Sand), ebenfalls vorzugsweise auf der Unterseite, später aber immerhin auch auf der Oberseite in erklecklichem Ausmaße geschehen war. Hier aber, auf der nassen schwarzen Erde, waren solche durch die Nässe entstandene Ozellen zuletzt immer nur auf der Unterseite zu sehen, — in großer, aber nicht so großer Zahl, wie auf nassem Sand. Denn viele wurden infolge der Farbenwirkung immer wieder resorbiert, und auf der gesamten, dem Licht und daher der Wirkung des schwarzen Bodens mehr ausgesetzten Oberseite geschah dies eben so radikal, daß jeder Ansatz zu einem neuen Ozellus, wie er mitunter schüchtern und verschwommen auftauchte, alsbald durch Überwuchern des Melanins vereitelt wurde. Daneben sieht man natürlich auch wieder die konzentrische Einengung der zu Versuchsanfang bestandenen Flecken. Es resultieren daher Salamander, die oberseits wenige, kleine, ungegliederte Flecken bzw., wenn var. *taeniata*, schmale, zerfallene Streifen tragen, unterseits viele, kleine, ebenfalls ungelappte Flecken. Erstere sind die Reste derjenigen, die das Tier besaß, bevor es ins Experimentiermedium kam; letztere sind im Verlaufe des Experimentes erworben worden.

Die Tiere auf der trockenen gelben Erde zeigten die auf gelben Substraten uns geläufige Vergrößerung ihrer in den Versuch mitgebrachten Flecken; aber neue Flecken, die man doch sonst auf der gelben Erde entstehen sieht, traten hier nicht auf, und noch dazu erhielten die alten Flecken, so groß sie auch wurden, das düsterfarbene, grauliche Kolorit, das uns schon makroskopisch anzeigt, daß im gelben Bereich isolierte Melaninbildung im Werke ist. Besonders auffällig ist das Phänomen wieder bei der var. *taeniata*, die oben und unten fast ganz gelbe Formen erzielt, deren Dorsalbinden auf Kopf, Nacken und Schwanz miteinander verschmolzen sind, auch über die Rückenbreite hinweg Querbrücken gebildet haben, — aber dieser ganze ansehnliche Zeichnungsbereich, der schon nicht mehr Zeichnung, sondern eher Grundfarbe geworden ist, wogegen die ehemalige schwarze Grundfarbe zur untergeordneten Zeichnung herabsank, bietet einen unerfreulich schmutzigen Anblick dar, als ob das Tier krank wäre, was doch aber durchaus nicht der Fall.

Eine Nachkommenschaft von diesen Kulturen liegt nicht vor; sie sollten ja auch nur dazu dienen, die Farben- und Feuchtigkeitswirkungen des Bodens in einer entgegengesetzten Art, als es sonst bei den beiden Erdsorten zutrifft, zu kombinieren und dadurch die Resultate der Isolierungsversuche mit farbigen Papieren und einfach feuchten und trockeneren Böden zu erhärten. Letzteres darf um so eher als gelungen bezeichnet werden, als ich auch noch die Möglichkeit erprobte, gleiche Wirkungen mit den papierüberbreiteten Sanden herbeizuführen; hält man die sandige Bodenfüllung eines Terrariums, das mit gelbem Papier ausgeschlagen ist, naß, so stellen sich vollkommen die Wirkungen der Lehmerde her: Fleckenvergrößerung und Fleckenvermehrung. Hält man den Sand unter dem gelben Papier trocken, so stellen sich die Wirkungen der absichtlich trocken gehaltenen Lehmerde her: Fleckenvergrößerung und Fleckenverdüsterung. Hält man den Sand in einem schwarz austapezierten Terrarium trocken, so erhalten wir die Wirkung der gewöhnlichen, nicht extra behandelten Gartenerde: Fleckenverkleinerung plus Fleckenverdüsterung. Hält man ihn aber ebenhier naß, so erblickt man die Wirkung der eingenaßten Gartenerde: allgemeine Fleckenverkleinerung bei Neubildung von Fleckchen auf der Unterseite. — —

Wir können danach jetzt das Fazit der bisherigen Induktions- und Isolierungsversuche ziehen: die gelbe Erde vereinigt in sich zwei Faktoren, die der Vermehrung des gelben Pigmentes günstig sind, nämlich die gelbe Farbe und den größeren Feuchtigkeitsgehalt. Erstere bewirkt, daß die ursprünglichen Flecken an Flächeninhalt gewinnen; letzterer bewirkt, daß dazwischen isoliert neue Flecken auftauchen. — Die schwarze Gartenerde vereinigt in sich zwei Faktoren, die der Verminderung des gelben Pigmentes günstig sind: die schwarze Farbe und den geringeren Feuchtigkeitsgehalt. Erstere bewirkt, daß die ursprünglichen Flecken an Flächeninhalt einbüßen; letzterer bewirkt, daß mitten im Bereich der gelben Flecken isoliert schwarze auftreten. Denn darin besteht die mit freiem Auge zu beobachtende Verdüsterung, die übrigens oft genug zu lokaler Verdichtung weiterschreitet und dann wirklich — jetzt auch makroskopisch der Neubildung gelber Tupfen im schwarzen Bereich völlig homolog — schwarze Inseln im gelben Bereich erzeugt.

Jedes der beiden, somit voneinander getrennten Phänomene — Vergrößerung des anfänglichen Revieres und Neubildung von Gebieten mitten im entgegengesetzten (gleichviel welcher Farbe, die

jetzt gewählte Ausdrucksweise gilt in allen Fällen) — geht an denjenigen Körperregionen ein und desselben Tieres am schnellsten vonstatten, die der betreffenden Eigenschaft des Substrates am ausgiebigsten exponiert sind: die Feuchtigkeitswirkung auf der Bauchseite, denn hier wird die Haut in einem feuchten Milieu stärker und ständiger benetzt sein; die Trockenheitswirkung auf der Rückenseite, denn die geringen Feuchtigkeitsmengen, die man dem Salamander immer gewähren muß, werden den Prozeß auf der damit in Berührung kommenden Bauchseite einigermaßen zu hemmen imstande sein, wogegen die Dorsalseite durch Abdunsten rascher trocken wird. Die beiderlei Farbenwirkungen werden endlich immer stärker auf der Oberseite, denn diese wird stärker vom Lichte getroffen, und wir wissen ja, daß für das Zustandekommen der Farbenwirkungen — auch der Wirkung schwarzen Untergrundes — viel Licht unbedingt notwendig ist.

Insbesondere die Fleckenverdüsterung bei Trockenheit kann infolge dieser Ungleichmäßigkeit des Gesamtprozesses zum Irrtum verleiten, als sei, wenn man nun z. B. etliche Flecken schon schmutzig, die übrigen noch reingelb sieht, eine qualitative Differenzierung zwischen ihnen eingetreten, oder als bleibe überhaupt (wenn beispielsweise der Versuch vorzeitig abbricht) ein Teil der Flecken unbeeinflusst; aber es handelt sich, wie gesagt, nur um quantitative zeitliche Unterschiede infolge der graduell ungleichen Angriffsmöglichkeit seitens des bewirkenden Faktors.

Damit erklären sich ungezwungen alle die auf den verschiedenartigen Substraten beobachteten Erscheinungen des morphologischen Farbwechsels (vgl. z. B. das bisher unerklärt Gebliebene in der Beschreibung S. 34, 52). Und noch ein Schluß darf aus dem bisherigen Tatsachenmaterial bereits gewagt werden: wie wir sahen, ergänzen einander die auf den farbigen Papieren und in den hinsichtlich ihrer Feuchtigkeit variierten Medien beobachteten Phänomene derart, daß sie zusammen die Gesamtheit der Erscheinungen wiedergeben, die sich auf den Erden ereignen. Reaktion des gelben Papiers plus Feuchtigkeit gibt die Reaktion der Lehmerde; Reaktion des schwarzen Papiers plus Trockenheit gibt die der Gartenerde. Andere, hiervon abweichende oder dort nicht beobachtete Erscheinungen enthält der Farbwechsel auf den Erdarten nicht. Deshalb ist es auch nicht wahrscheinlich, daß andere Faktoren als Farbe und Feuchtigkeit für die festgestellten Farbenverschiebungen in den Erden verantwortlich zu machen sind. Ihre chemischen, molaren und thermischen

Verschiedenheiten sind für die Vermehrung oder Verminderung eines der beiden Pigmente, aus denen sich das Farbkleid des Feuersalamanders hauptsächlich zusammensetzt, entweder unwirksam, oder sie reichen nicht aus, um mit unsern Mitteln kontrollierbare Verschiedenheiten daselbst hervorzurufen.

In zwei Beziehungen ist die Erforschung des Farbwechsels hier trotzdem noch lückenhaft geblieben; wir kennen zwar die äußeren Bedingungen, die ihn hervorrufen, und vermögen den Vorgang willkürlich ablaufen zu lassen. In der Tat dürfte es kaum denkbar sein, die Variationen eines Merkmals besser in die Hand zu bekommen, als Menge und Form der gelben Zeichnungselemente in vorstehenden Versuchen; ich kann willkürlich Salamander mit Längsstreifen und Querbänden, mit symmetrisch und unsymmetrisch gelegenen, großen und kleinen Flecken herstellen; solche, die eine Längsbinde in der Mitte, zwei bis vier an den Seiten oder regellose, krumme, Wellen- und Zackenlinien, buchstabenähnliche Schnörkel tragen; solche, bei denen all die Zeichnungsformen, seien es Streifen oder Flecken, rein- oder schmutziggelb aussehen; und ich kann endlich ziemlich genau das Ausmaß bestimmen, in welchem dies alles manifest sein soll.

Einen näheren kausalen Zusammenhang zwischen den Faktoren der Außenwelt und den von ihnen erzeugten Veränderungen am Tier werden wir denn auch zwar nicht so bald erlangen können; die und die Bedingungen müssen eintreffen, wenn sich dieses oder jenes Pigment vermehren soll. Das ist vorläufig ein Axiom, über welches wir nicht hinaus können. Wohl aber sind uns noch die während des Veränderungsprozesses in der Innenwelt des Tieres ablaufenden Vorgänge einer näheren Erforschung zugänglich. Mit einem Wort: unsere bisherigen Experimente liefern keine physiologische Erklärung des Phänomens. Das ist die eine Beziehung, in der die im folgenden zu beschreibenden Experimente ergänzend eingreifen mußten.

Dann wäre bis jetzt nicht genau zu entscheiden, ob die auf gelber und schwarzer Erde beobachteten, auf gelbem und schwarzem Papier isolierten Wirkungen spezifische Farbenwirkungen darstellen oder nur der verschiedenen Lichtintensität zu danken sind. ŠEČEROV (1912a) hat messend festgestellt, daß das gelbe Versuchspapier $\frac{1}{30}$ des auffallenden Lichtes, das schwarze $\frac{1}{60}$ zurückwirft. Und er folgert im Schlußpassus seiner serbisch geschriebenen Abhandlung (1912c) aus diesem Unterschied der Lichtintensität, daß sie »als Ursache der Wirkungen angenommen werden könnte«. Bis

jetzt spricht gegen diese Vermutung, daß beiderlei Wirkungen auf anders gefärbten Substraten als Schwarz und Gelb nicht eintreten; ebenso sehr, daß zu ihrer Erzielung in jedem Falle eine hohe Intensität des einfallenden Oberlichtes erforderlich ist. Wie schon im Kapitel II »Technik« (S. 15) hervorgehoben, gelingen die Versuche schon dann nicht mehr, wenn die Terrarien im zweiten Fach, statt auf der obersten Tragfläche der Stellagen stehen. Wäre der Farbwechsel nur Funktion der Lichtintensität, wobei also die schwarze Unterlage nur einer schwächeren Intensität gleichkäme, so müßten alle dem Dämmerlicht ausgesetzten Salamander zunehmend schwarz werden, was ja aber keineswegs der Fall ist. Vielmehr bleibt ihr ursprünglicher Fleckenbestand erhalten. Immerhin dienen der endgültigen Entkräftung jener Erklärung die bald zu besprechenden Blendungs- und Lichtabschlußversuche, die nicht eigens deswegen angestellt wurden, sondern weil sie auch außerdem viel Aufschluß versprachen, die Beantwortung der jetzt aufgerollten Frage aber nebstbei gleich mitbringen mußten.

Bevor ich zu ihrer Beschreibung übergehe, muß ich noch kurz, gleichsam nur in Parenthese, eine Beobachtung berücksichtigen, die in einigem Ausmaß auf den bei den Feuchtigkeitsversuchen benützten Sanden in Erscheinung trat, die ich aber dort nicht erwähnt habe, um die Darstellung nicht unnötig zu komplizieren. Denn, wie sich bald herausstellte, hat sie, die mir anfangs nicht wenig Kopferbrechen verursachte, mit den Feuchtigkeitsreaktionen gar nichts zu tun, sondern nur mit der hellen, nahezu weißen Farbe des verwendeten Flußsand.

F. Weiße Böden.

Mehrmals und zuletzt erst im Schlußabsatz des vorigen Versuches wurde hervorgehoben, daß einzig und allein Gelb und Schwarz die ausführlich geschilderten Wirkungen auf das Farbkleid des Salamanders hervorbringen, daß hingegen alle anderen Böden in bezug auf ihre Farbe als neutral zu betrachten seien.

Unter den neutralen Böden war auch Sand wiederholt aufgezählt worden. Und er ist es in der Tat, was Menge und Ausbreitung des schwarzen Pigmentes anbelangt, so das folgerichtig auch die dazwischen eingestreuten gelben Zeichnungselemente sich weder in ihrer Zahl noch in ihrer Ausdehnung und Form verändern dürfen und können.

Da aber der in den Feucht-Trocken-Versuchen verwendete, aus der Donau stammende Sand von sehr heller, beinahe weißer Farbe

war, ging dennoch eine gewisse Veränderung mit den gelben Flecken vor sich, die zwar in der Tat keine Verschiebung in deren Quantität und Gestalt mit sich brachte, aber die Tönung des im übrigen konstant bleibenden Pigmentes modifizierte. Sie war nach mehr als volljährigem Aufenthalte auf dem genannten Substrate kaum mehr gelb zu nennen, so stark war sie ausgebleicht. Die Erscheinung war in beiderlei Parallelkulturen, sowohl auf dem nassen wie dem trockenen Sande, ungefähr gleich stark zu sehen, — vielleicht auf dem nassen etwas schwächer, wohl weil dieser nie so hell aussieht wie trockener. Und die Erscheinung bestand unbeschadet neben den für die Feuchtigkeit und Trockenheit charakteristischen topographischen Veränderungen der Zeichnung zu Recht: die zu blassem Weißlichgelb ausgebleichenen Flecken waren also auf dem trockenen Sand durch eingestreute Melaninkörnchen verdüstert (schmutzig Weißgelb), und auf dem nassen Sand entstanden fortwährend neue Flecken, die aber immer selbst bald wieder verblaßten, bisweilen so schnell, daß man bei ungenauer Beobachtung den Eindruck gewinnen konnte, der Fleck sei schon von vornherein bleich aufgetreten. In mäßiger Feuchtigkeit (60—70 %) entfielen die für Beobachtung des Ausbleiche-Phänomens natürlich einigermaßen störenden spezifischen Feuchtigkeitsreaktionen, man konnte hier am besten kontrollieren, daß tatsächlich nur ein Weißwerden der Zeichnungselemente — mochten es nun Streifen oder Flecken sein — stattfand, keinerlei sonstige Veränderung.

Macht es diesschon mehr als wahrscheinlich, daß die Erscheinung nur zufällig von mir gerade in den Feuchtigkeitsversuchen zuerst bemerkt worden war, mit der Feuchtigkeit selbst aber gar nichts zu tun hat (sonst wäre sie ja auch wohl kaum in beiden Extremen des Feuchten aufgetreten), so gab ich mich damit noch nicht zufrieden, sondern setzte zwei Kulturen an, von denen die eine den für Aquarienzwecke käuflichen schneeweißen Glassand, die andere weißes Papier in einem leeren Glasgefäß (ohne Sandunterlage) als Substrat benützte.

Wäre die Ausbleichung etwa nur auf dem Glassand, nicht aber auf dem weißen Papier eingetreten, so hätte man daraus schließen können, daß die taktilen (molaren) Reize, die von Sandkörnchen ja in hohem Maße vermittelt werden, damit zu tun haben; aber der Effekt war in beiden Fällen ganz übereinstimmend, in beiden überdies weit schöner, markanter, als auf den nicht so rein weißen Flußsanden. Die gelben Flecken behielten jetzt in der Tat nur noch einen kaum merklichen Stich ins Gelbliche, sahen ohne Kontrast der weißen Unterlage und ohne sehr genaues Hinsehen wirklich weiß aus. Hätte

die Kultur länger gedauert — sie wurde nur $1\frac{1}{2}$ Jahr geführt, — so wäre vielleicht totales Weißwerden erzielt worden.

Damit erscheint erwiesen, daß die Veränderung auf den sehr hellen Boden als Ursache zurückgeht. Und hier, erwiesenermaßen nicht in meinen übrigen Versuchen, dürfte die Erklärung durch die Lichtintensität zu geben sein, nicht durch spezifische Farbenanpassung. Es ist klar, daß der so stark reflektierende weiße Boden in derselben Höhe und demselben Raume, wo unter gleichen Bedingungen auch die übrigen Salamander-Farbversuche (auf gelbem, schwarzem Boden, die Feuchtigkeitsversuche usw.) stehen, weitaus die stärkste Lichtintensität liefern mußte. Wenn also die auf nichtweißen Böden lebenden Salamander, trotzdem in ihre Behältnisse gleiche Mengen Oberlicht eindringen, die Ausbleichung nicht zeigten, so rührt dies daher, daß auf dem weißen Boden ja viel mehr reflektierte Strahlen dazu kommen wie auf den andern, die Lichtintensität also summiert wird. Stehen die mit Sand und weißem Papier eingerichteten Terrarien um ein Fach tiefer auf der Etagere, wo auch die spezifischen Farben- (noch nicht aber die Feuchtigkeits-) wirkungen aufhören, so bleiben die Flecken nicht bloß hinsichtlich Ausdehnung, Menge und Form, sondern auch hinsichtlich ihrer Sättigung unverändert, mag der Boden noch so hell, mag er selbst reinweiß sein.

Ganz neuerdings habe ich Salamander, die nicht auf weißen Böden leben, in leeren Glasgefäßen einer noch stärkeren Lichtintensität exponiert, als sie in den Versuchsräumen für die Farbenanpassungsexperimente vorhanden ist. Ich setzte sie nämlich, ohne die Möglichkeit, sich zu verkriechen, täglich einige (je nach der sonstigen Temperatur verschiedene) Zeit den direkten Sonnenstrahlen unter freiem Himmel aus. Als Folge davon bekam ich schon im Verlaufe eines einzigen Frühlings und Sommers auch bei denjenigen Exemplaren, die dieser für Salamander etwas gewaltsamen Behandlung nicht zum Opfer fielen, sondern am Ende des Versuches gesund waren, die nämliche Fleckenverbleichung wie früher. Hierdurch glaube ich jetzt endgültig dargetan zu haben, daß die Verblässung der Zeichnung auf weißen oder nahezu weißen Substraten mit den sonstigen in meinen Versuchen zutage geförderten Phänomenen, welche, soweit es sich um spezifische Farbenwirkungen handelt, echte Adaptationen (vgl. S. 23 und 168) darstellen, nichts zu tun haben und im weiteren aus der Darstellung ausscheiden können, wie ich sie ja bereits bei Beschreibung der Feuchtigkeitsversuche, wo ich zufällig zuerst auf sie aufmerksam geworden war, vernachlässigt hatte.

Nur noch das eine will ich darüber bemerken, daß man fehlgehen würde, in der Ausbleichung eine Zerstörung der betreffenden Pigmentzellen durch zu viel Licht zu sehen. Mikroskopisch repräsentieren sich die Pigmentkörnchen ganz unverändert, nur eben nicht mehr so sattgelb. Und ferner hat jede Zerstörung des gelben Farbstoffes ein Vorrücken des schwarzen, der alsbald die entstandenen Lücken auszufüllen bestrebt ist, und umgekehrt, Zugrundegehen des schwarzen Ausbreitung des gelben zur Folge. Der Fleckenbereich könnte bei der Bleichung nicht so konstant bleiben, wenn letztere mit Zerstörung der Chromatophoren gleichbedeutend wäre.

G. Dunkelheit und Blendung.

Die Versuche, Salamander bei vollständigem Lichtabschluß in der (nur ganz vorübergehend zu Kontrollzwecken rot erleuchteten) Dunkelkammer zu ziehen, sowie eine weitere Partie ihrer Sehfähigkeit durch Blendung zu berauben und dann auch diese sowohl am Licht als auch ohne Licht zu halten, waren mir schon sehr frühzeitig als unumgänglich notwendige Ergänzungen zu den übrigen Farbwechselversuchen vorgeschwebt; trotzdem ist ihre glückliche Durchführung ein Ergebnis verhältnismäßig jüngster Zeit. Noch während des Grazer Zoologenkongresses (1910 — siehe die Verhandlung des Kongresses, KAMMERER 1911/12) vermochte ich nur mit einer ganz allgemeinen Bemerkung, als Antwort auf eine Diskussionsfrage, darauf einzugehen; und erst als ich vom selben Kongreß aus Graz nach Wien zurückkehrte, waren mittlerweile die betreffenden Kulturen so gut in Gang gekommen, daß ich mich bei Publikation des Grazer Vortrages in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre den größten Umrissen nach bestimmter, aber immer noch sehr vorsichtig ausdrücken konnte, unter ausdrücklichem Hinweis darauf, daß die mitgeteilten Resultate noch sehr der Bestätigung bedürfen.

Inzwischen ist auch dies nachgeholt worden. Ich habe meine Methoden so weit verbessert, daß ich heute die große Sterblichkeit der Dunkel- und Blindtiere — diese war die Ursache des hartnäckigen Fehlschlagens der Versuche — nicht mehr zu fürchten brauche. Es wird aber lehrreich sein, mit ein paar Worten die Ursachen der Sterblichkeit, welche in den Blendungsversuchen andere waren als in den Dunkelversuchen, zu berühren. In den Blendungsversuchen hatte ich hauptsächlich mit furchtbaren Infektionen zu kämpfen, trotzdem ich das Operationszeug selbstverständlich vor

jedem Gebrauch sterilisierte; aber in der Erwartung, daß die Tiere in leeren Glasgefäßen, worin sie unmittelbar nach der Operation immer untergebracht wurden, in der Augengegend keiner Berührung mit Eitererregern ausgesetzt sein würden, hatte ich die Gefäße zu desinfizieren unterlassen, ferner den Aufenthalt der Operierten daselbst offenbar zu kurz bemessen, in dem Bestreben, sie lieber möglichst bald (zu ihrer wie meiner Erleichterung) dem natürlichen Milieu, der Erde, dem Moos und der frischen Vegetation zurückzugeben. Endlich waren die zur Operation benützten Tiere zu alt und die Exstirpation beider Bulbi bei ein und derselben Gelegenheit eine zu starke Zumutung gewesen. So trat denn starke Blutung ein, die Wunde heilte nicht, begann aber stark zu eitern, die ganze Augenhöhlengegend mächtig anzuschwellen, und nach wenig Wochen — man könnte sagen trotzdem erst nach Wochen — waren immer wieder alle Versuchstiere Leichen.

Ich beseitigte die hier aufgezählten Mängel nur sukzessive, immer nur einen nach dem andern, weil ich jedesmal schon genug getan zu haben hoffte, während sie doch alle zu beseitigen waren, ehe auf ein Gelingen zu rechnen war. So ist es mir heute vollkommen begreiflich, warum ich gerade hier von solchen Mißerfolgen heimgesucht war. Eine weitere, gänzlich unerwartete Schwierigkeit aber, die ich nun für die Blendungsversuche noch nachzutragen habe, ist identisch mit derjenigen, die mir die Dunkelversuche so sehr lange Zeit vereitelte, — ich kann sie daher für beide Versuchsserien gemeinsam besprechen.

Man sollte es bei einem so schatten- und dämmerungsliebenden, sonnenscheuen Tiere, wie der Salamander eines ist, nicht für möglich halten, daß er im geblendeten Zustande, auch nachdem die Wunden längst geheilt waren, ferner aber auch im gänzlich unversehrten Zustande in der absoluten Finsternis verhungerte, bei Anwendung der Trockenkultur aber schon viel früher vertrocknete, weil er weder zu bewegen war, den Futternapf oder frei im Behälter umherkriechende Futtertiere, noch das Wasserbecken aufzusuchen. Die Tiere blieben einfach, sobald sie nicht sahen — sei es nun, weil sie ihres Augenlichtes beraubt oder überhaupt vom Tageslicht abgeschlossen waren —, ruhig liegen, kümmerten sich um nichts mehr, verhungerten, vertrockneten. Somit erweist es sich, daß eine gewisse, wenn auch geringe Lichtmenge unbedingt erforderlich ist, um die Salamander ihren vitalen Instinkten und Funktionen nachgehen zu lassen, und dieser Umstand mag denen

zur Beruhigung gereichen, die es nicht glauben wollten, daß die Salamander sich auf den farbigen Böden, bzw. der durch letztere hervorgebrachten Farbenwirkung je freiwillig genügend exponieren würden. Seit ich durch das in seinen Ursachen erörterte Fehlschlagen der Dunkelversuche weiß, daß die vitalen Energien auch des Salamanders nur durch eine gewisse Menge Licht wachgerufen und in Gang erhalten werden können, bürgt mir diese Erkenntnis dafür, daß die Farbeninduktion auch in jenen Behältern stattfindet, wo ich die Insassen zu gewöhnlichen Tageszeiten fast niemals zu sehen bekomme.

Der eigentümliche Zustand der Lethargie, in welchen die vollkommen im Dunkel lebenden oder geblendeten Salamander verfallen, könnte vielleicht einigen erklärenden Wert auch für das Phänomen des Winterschlafes gewinnen, den die Salamander bekanntermaßen unter der Erdoberfläche in finsternen Verstecken erwarten und durchmachen. Auch bei andern poikilothermen Winterschläfern, z. B. Chelonien, Lacertiliern, machte ich ähnliche Erfahrungen, nämlich daß eine Art von Latenzzustand herbeigeführt wird, wenn die Tiere nicht das ihnen gewohnte und bekömmliche Maß von strahlender Energie erhalten. Tritt dann als weitere Ursache der Erstarrung die (in der Natur ja mit Abnahme der Lichtintensität stets einhergehende) Erniedrigung der Temperatur hinzu, die den Stoffwechsel noch weiter verlangsamt, so können die durch beide Faktoren gemeinsam veranlaßten Ruheperioden überstanden werden. Bei meinen künstlich in Dunkelheit ohne Temperaturabfall versetzten Salamandern konnte letzteres natürlich nicht der Fall sein.

Ich half mir schließlich auf folgende einfache, aber mühevollen Weise: in den Versuchen, wo der Boden trocken gehalten werden mußte, wurden die Tiere täglich, in feuchteren Milieus nur dreimal wöchentlich gebadet, einfach ins Wasserbecken geworfen und nach etwa 5 Minuten wieder herausgenommen. Und in allen Versuchen fand 2—3 mal wöchentlich künstliche Fütterung durch Stopfen statt: das Tier, welches vorher nicht im Wasser gewesen sein darf, weil die Nässe es schlüpfrig macht und keinen festen, sicheren Griff gestattet, wird so in die linke Hand genommen, daß der Zeigefinger zu oberst, der Daumen an die Kehle zu liegen kommt. Dann genügt ein schwacher Druck des Daumens (Zug der an ihm klebenden Kehlhaut) nach hinten (auf den Kehlkopf), um die Unterlippe ein wenig herunterzuziehen; hierdurch entsteht eine kleine Öffnung des Maules, groß genug, um einen Mehlwurm hineinzuschieben. Ist dies

geschehen, so läßt man das Tier sofort frei, welches den in seinen Rachen geschobenen Bissen in den meisten Fällen schlucken wird. Mehlwürmer, abgesehen davon, daß sie aus den im Kapitel »Technik« (S. 12, 13) erörterten Gründen das ausschließliche Futter unserer Versuchstiere bilden müssen, werden auf diese Weise am leichtesten angenommen, weil sie sich vermöge ihrer harten Körperbedeckung (mit dem Kopf voran) am bequemsten hineinschieben lassen, und weil es kleine Bissen sind. Es genügt vollkommen, wenn bei jeder Stopfmanipulation ein einziger Mehlwurm hineinpraktiziert wird, das Tier also mit einem Nahrungsquantum von 2—3 Mehlwürmern in der Woche versorgt wird.

1. Lichtabschluß.

Er war mein Bestreben, die Haltung der Salamander ohne Licht vollständig parallel zur bisher beschriebenen Haltung am Licht auszugestalten, d. h. sämtliche Versuchsreihen, mit gleichem Ausgangsmaterial, in Größe, Konstruktion und innerer Einrichtung (Faktorenisolierung usw.), gleichbeschaffenen Behältern auch in der Dunkelkammer ablaufen zu lassen, wobei mich die annähernd übereinstimmenden Temperaturverhältnisse in Dunkelkammer und hellem Versuchsraum unterstützten. Hingegen mußten zwei Konzessionen wegen der Platzverhältnisse gemacht werden: erstens konnten nicht alle Versuchsreihen zu gleicher Zeit begonnen werden; da ich aber wenigstens engere Parallelversuche (gelbe Erde — schwarze Erde; gelbes Papier — schwarzes Papier, Nässe — relative Trockenheit) immer gleichzeitig aufstellte, dürfte das Gesamtergebnat kaum benachteiligt sein. Zweitens mußten zuweilen kleinere Behältertypen herangezogen werden, einmal weil die großen meistens besetzt waren, dann, um mit dem verfügbaren engen Raum der Dunkelkammer auszukommen. Endlich unterscheiden sich die Dunkelversuche noch dadurch von den Lichtversuchen, daß bei jenen nirgends Nachkommenschaft vorliegt, ihre Gewinnung auch nicht beabsichtigt war, da sie keine weiteren Aufschlüsse gebracht hätte. Sonst ist die ganze Anordnung dieselbe, wie bisher besprochen.

Das übereinstimmende, einheitliche Gesamtergebnat läßt sich leicht in einem einzigen Satze ausdrücken: sämtliche Reaktionen, die am Licht so präzis eingetreten waren, blieben in der Dunkelheit aus. Derjenige Färbungszustand, der den jungen, in die Dunkelheit gebrachten Salamander zu Versuchsbeginn auszeichnet, bleibt dauernd unverändert erhalten. Weder das gelbe noch das schwarze Pigment vermehrt sich, aber auch keins von beiden wird

innerhalb der bisherigen 3 Jahre zerstört, so entweder dem andern freie Bahn zu rascherer Vermehrung gewährend oder pigmentarme bzw. pigmentlose Stellen zurücklassend. Ich will durchaus nicht in Abrede stellen, daß gerade letzteres (Pigmentzerstörung) in weit längerer Zeit noch eingetreten wäre; binnen 3 Jahren, die doch genügen, um bei Licht ganz deutliche Reaktionen hervorzurufen, ist es jedenfalls nicht geschehen.

So stellen sich die Dinge dar, wenn ich aus der Gesamtheit der Versuche das Endergebnis ziehe. Bei detaillierterer Betrachtung muß ich folgende Einschränkung machen: Ganz uneingeschränkt, ohne jeden Vorbehalt, gilt der Satz bestimmt von den Farbenwirkungen, also insbesondere von den Kulturen auf verschiedenfarbigem Papier. Ebenso unterbleibt auf der gelben und schwarzen Erde dort die Vergrößerung, hier die Verkleinerung der Flecken (bzw. der Streifen, wenn wir var. *taeniata* benützt hatten) — es unterbleibt also auch bei Wirkung der komplexen Faktoren das, was wir als Farbenwirkung erkannt und isoliert hatten.

Anderseits — ich muß mich hier noch sehr zurückhaltend ausdrücken — macht es mir den Eindruck, als ob eine ganz schwache Feuchtigkeitsreaktion eingetreten wäre. Sicher hätte ich in den Lichtkulturen bei so wenig deutlichen Resultaten nie eine Induktionswirkung zu konstatieren gewagt, sondern die beobachteten Verschiedenheiten als zufällige, bedingt durch erbliche, in den Versuch mitgebrachte Tendenzen, also Rassenverschiedenheiten, angesehen. Und nur die unverkennbare Parallelität der Vorgänge in der Dunkelkammer mit denen des hellen Raumes und ihre bezeichnende Verteilung auf Versuch und Kontrollversuch bestimmt mich, es als wahrscheinlich hinzustellen, daß die uns bekannt gewordene Reaktion auf Nässe und Trockenheit auch bei völligem Lichtabschluß nicht ganz ausbleibt, nur aber unvergleichlich schwächer und langsamer ist als im Licht.

Es treten nämlich bei den auf Lehmerde und den auf nassem Sande gehaltenen Dunkelsalamandern — durchaus nicht bei allen Exemplaren, sondern im Gegenteil bei einer Minorität der Versuchstiere — vereinzelte neue gelbe Fleckchen in Punktform auf, ohne sich weiterhin darüber hinaus (also nicht einmal bis zur Form eines kleinen Kreises, bis zur Tropfenform) zu vergrößern. Noch undeutlicher ist das reziproke Resultat: leichte Trübung der Flecken, durch eingelagertes Melanin hervorgerufen, bei einem kleinen Teile der auf schwarzer Erde und auf trockenem Sande

lebenden Tieren. Es bedarf aber einer sehr genauen Vergleichung des Materials zu Beginn und am Ende des Versuches, um die genannten Unterschiede überhaupt zu bemerken. Da nun solche geringfügige Veränderungen (wie wir gehört haben, besonders das Neuauftreten von Flecken) im Lebenslaufe jedes Salamanders vorkommen, auf welchem Boden immer er gehalten werden mag, indem ja der neuverwandelte, auch noch der ein- bis zweijährige Salamander sich keineswegs im Vollbesitze seines ererbten Zeichnungsschatzes befindet, so lasse ich immerhin die Möglichkeit offen, daß die gesehenen Erscheinungen hier nicht auf den induzierenden Einfluß der Substrate zurückgehen. Unwahrscheinlich wird diese hiermit offen gelassene Eventualität nur durch die Parallelheit, mit der das Phänomen den Versuchen und Gegenversuchen folgt; denkbar wird sie durch den Umstand, daß in jeder Kultur nur einzelne Exemplare es zeigen.

2. Blendung.

Hinsichtlich der Operationstechnik ist, abgesehen von der üblichen aseptischen Behandlung, nur folgendes zu sagen: es dient zur Bequemlichkeit, wenn man nicht den Augapfel allein herauszuschneiden trachtet, sondern in seiner unmittelbaren Umgebung ein Stück Haut mitnimmt; freilich lange kein so großes wie UHLENHUTH, der es benötigte, um es an anderer Stelle wieder einzuheilen. Ich schneide zuerst (am äthernarkotisierten Salamander) mit kleiner, gebogener Schere im engen Umkreise des Auges (1 mm radialer Entfernung) die Haut durch; fasse sodann an beliebiger Stelle die mit dem Auge zusammenhängende Haut mittels einer spitzen Pinzette und präpariere sie dicht bis zum Bulbus frei, was durch einen einzigen Scheren- oder Skalpellschlag geschieht. Nun läßt sich der Bulbus, wenn man an jenem Hautstück mit der Pinzette zieht, ziemlich weit aus der Orbita herausziehen und gibt dadurch bequeme Gelegenheit, ihn proximal durchzutrennen, so daß er also in toto herausfällt. Jetzt erst löst man an der übrigen Peripherie des zirkumzisierten kreisförmigen Stückes die Haut vollkommen los. In denjenigen Versuchen, wo beiderseits geblendet wurde, machte ich zwischen Exstirpation des linken und rechten Augapfels eine Pause von 8 Tagen; mittlerweile ist die Wunde der einen Seite geheilt, das Tier etwas erholt und durch (erforderlichenfalls künstliche) Nahrungsaufnahme etwas gekräftigt.

In der Periode schlimmster Mißerfolge griff ich noch zu einer anderen Operationsmethode, die ich Herrn Prof. STEINACH verdanke,

aber später, nach Gelingen der Bulbusexstirpation, nicht mehr angewendet habe, da sie mir für mein Objekt keine genügende Garantie zu bieten schien. Es ist nicht schwer und wird von den Tieren viel besser ertragen, wenn man nicht die große, zur Entfernung des Bulbus nötige Wunde setzt, sondern vom Gaumen aus den Opticus durchschneidet. Hierzu genügen zwei Skalpell- oder Scherenschnitte, die man bei einer einzigen Operationsgelegenheit am narkotisierten Tiere erledigt: es wird auf steriler Unterlage (Glasplatte) auf den Rücken gelegt, der Unterkiefer mit zwei Sperrpinzetten herabgezogen, der Oberkiefer durch ein belastetes Doppelhäkchen in seiner Lage erhalten. Dann werden die Schnitte gemacht, das Maul sofort geschlossen, das Tier in seine normale Stellung zurückgebracht. Außer dem Vorteil sofortiger beidseitiger Operationserledigung und geringerer Verwundung bietet die Methode auch noch den weiteren, daß sie in Anbetracht der geschützten Wundlage im Inneren der Mundhöhle die Infektionsmöglichkeit sehr herabdrückt. Die so behandelten Tiere wurden den von außen her geblendeten einfach zugemischt und reagierten auf die Induktionswirkungen wie diese, sind also offenbar vollkommen geblendeten tatsächlich als gleichwertig zu erachten. Bloß möchte ich wieder mit Bezug auf die Erfahrungen von UHLENHUTH ein nachträgliches Zusammenwachsen der durchtrennten Opticusstümpfe nicht für ausgeschlossen halten, wodurch das Auge neuerdings zu funktionieren beginne und der Versuchsablauf in unliebsamer, vielleicht sogar sehr verwirrender Weise gestört werden könnte. Am Aussehen und der Stellung der Augäpfel zeigte sich bei so operierten Salamandern keinerlei Veränderung: sie boten vollkommen den Anblick normaler Tiere dar; ob sie, wenn ich die in diesen Versuchen allgemein geübte Fütterungsmethode des Stopfens nicht auf sie ausgedehnt hätte, selbständig zum Futternapf gegangen wären, vermag ich nicht zu sagen.

Eine besondere Behandlung der Wunde nach Operation war in keinem Falle vonnöten; sie verheilte anstandslos von selbst: bei den Tieren mit exstirpiertem Augapfel wächst die neue Haut ohne Unterbrechung über die leeren Augenhöhlen darüber.

Die Versuche mit geblendeten Tieren wurden so angeordnet, daß beidseitig geblendete je zur Hälfte, sowohl im Licht als auch in der Dunkelkammer, auf die verschiedenen Böden verteilt wurden. Doch unterscheiden sich die Versuchsreihen mit geblendeten Tieren, die also denen mit sehenden vollkommen parallel gehen, dadurch, daß jeder Versuch nur mit einer geringeren Zahl

von Exemplaren bestockt werden konnte. Die einseitig geblendeten wurden, da kein Vererbungsversuch geplant und folglich keine Kreuzungen zu fürchten waren (freiwillige Fortpflanzung ist wenigstens bei den total blinden ohnehin ausgeschlossen — man hätte es nur mit künstlicher Spermainjektion probieren können), zu den beidseitig geblendeten in dieselben Behälter gesetzt, wodurch an Behältnissen gespart werden konnte, die Resultate insofern noch exakter wurden, als beiderlei Operationsarten jetzt noch objektiver in gleichen Bedingungen lebten, wie wenn man sie subjektiv in getrennten Terrarien herstellt, endlich die Kontraste noch deutlicher zu demonstrieren waren.

Ich konnte z. B. aus größerer Entfernung, die noch sehr gut die allgemeine Fleckenzeichnung, nicht aber sehen ließ, ob das Exemplar im Besitze seiner Augen war, auf der Bodenfläche des Terrariums einen Salamander auswählen lassen, der anscheinend ganz so gefärbt war, wie es der betreffenden Versuchsreihe (z. B. gelbe Erde, schwarze Erde) zukam; dann konnte ich voraussagen, daß das Tier ein Auge wohl erhalten besaß, und die Voraussage traf allemal ein. Denn die einseitig geblendeten Tiere reagierten dem Grade wie dem Wesen nach vollkommen wie normale, die sich im Besitze beider Augen befinden. Sie sind darum nicht weiter interessant und dürfen aus unserer fernerer Darstellung ausscheiden.

Hingegen erlangen die beidseitig geblendeten Salamander für das Verständnis des Anpassungsvorganges große Bedeutung: Zwar im Dunkeln unterscheiden auch sie sich nicht von allen übrigen; das heißt, sie zeigen absolut keine Farbenreaktion und nur eine innerhalb der Versuchsfehlergrenzen verharrende, also undeutliche Feuchtreaktion. Ganz anders die dem gewöhnlichen, intensiven Oberlicht exponierten blinden Tiere.

Sie zeigen ebenfalls keine Farbenreaktion: von Vergrößerung ihrer Zeichnungselemente (Flecken oder Streifen) auf gelber Erde, gelbem Papier, von Verkleinerung derselben auf schwarzer Erde, schwarzem Papier, ist auch nicht die Spur zu bemerken; das Stadium zu Versuchsanfang wird beim Versuchsabschluß unverändert angetroffen. — Um so ausgiebiger ist in der Tagesbeleuchtung die Feuchtigkeitsreaktion. Auf allen nassen Substraten, also auf Lehmerde, durchnässter Gartenerde und feuchtem Sand, vollzieht sich ungeschwächt die Vermehrung der bestehenden Flecken durch solche in Punktform, die allenfalls bis zur Tropfenform ohne Lappenbildung vorschreiten, dann aber im Wachstum stehen bleiben.

Und auf allen trockenen Substraten, also auf Gartenerde, ausgedörrter Lehmerde und auf trockenem Sand, vollzieht sich im selben Tempo und Ausmaß wie bei sehenden Exemplaren die Verdüsterung der bestehenden Flecken durch schwarze Pünktchen im Bereiche des zusammenhängenden gelben Pigmentes. —

Aus den Ergebnissen der Dunkelheits- und Blendungsversuche läßt sich nun gemeinsam folgendes erschließen: Die spezifische Farbenwirkung der Substrate, die eigentliche Farbanpassung, wenn wir so sagen dürfen, geht nur im Licht vonstatten und wird durch das photorezeptorische Spezialorgan, das Auge, in weiterer Folge also durch das Zentralnervensystem vermittelt, ganz so wie es für den physiologischen Farbenwechsel so vieler Tiere, insbesondere den der Fische und Crustaceen, schon längst festgestellt ist. Die Wirkung der Feuchtigkeit auf den morphologischen Farbenwechsel ist jedoch eine selbständige Funktion der Haut; damit sie in vollem Ausmaße zustande komme, ist jedoch gleichfalls eine gewisse Menge Licht erforderlich, denn in der Dunkelkammer unterbleibt sie bis auf geringe Ansätze.

Danach ist für sämtliche Farbveränderungen die Intensitätswirkung des Lichtes der voraussetzende (realisierende, aktivierende — ROUX) Faktor. Für die eine Teilerscheinung (Vergrößerung, Verkleinerung der Zeichnungselemente) ist dann die Farbenwirkung des Lichtes der bestimmende (determinierende, spezifische — ROUX) Faktor, für die andere Teilerscheinung (isolierte Neuentstehung von Pigmenten im Bereich des jeweils anderen Pigments) ist es die Feuchtigkeit in ihren beiden Extremen.

Ehe ich mich der Darstellung des nächsten Versuches zuwende, muß ich die Möglichkeit eines Irrtums in Beurteilung der Ergebnisse des Dunkel- und Blendungsversuches erörtern, der auch mich selbst eine Zeitlang genarrt hatte. Wie mehrfach betont, besitzt der junge, vor kurzem verwandelte Salamander noch nicht das volle Maß seiner gelben Zeichnung, weder in Hinsicht der Zahl, noch der Größe und Intensität seiner Flecken oder Streifen. Der sehr junge Salamander ist also stets schwärzer als der herangewachsene, wenn er keine durch Gegeninduktionen bedingte, also sozusagen »widernatürliche« Reduktion des gelben Pigmentes erfährt. Während also normale Salamander im Verlaufe ihres Lebens, vom Zeitpunkt der Metamorphose angefangen, einen geringeren oder größeren Zeichnungszuwachs erhalten, bleibt bei dem in Finsternis versetzten oder

geblendeten Salamander von diesem Momente an der Zeichnungszustand stationär. Wir sehen dabei von einer eventuellen Feuchtreaktion ab und betrachten nur die spezifische Farbreaktion.

Man vergegenwärtige sich nun folgenden Fall: frisch verwandelte oder doch sehr junge Feuersalamander werden auf gelbem und schwarzem Papier gezogen; die eine Partie am Licht, die andere im Dunkeln; oder die eine Partie sieht, die andere ist geblendet, beide am Licht. So werden doch nur die sehenden, am Licht auf gelbem Papier gehaltenen an gelbem Pigment zunehmen; alle anderen Versuchsreihen werden einander — ehe der regressive Prozeß der sehenden, auf schwarzem Papier am Licht gehaltenen Tierchen kräftig einsetzt — gleichen. In einer Versuchsführung, die sich auf keine längere Zeit als ungefähr 2 Jahre erstreckt, könnte nun der fehlerhafte Eindruck zustande kommen, als sei Haltung auf schwarzem Boden oder Dunkelhaltung (bzw. Blendung) vollkommen gleichbedeutend, als hätten diese dreierlei Ursachen die nämlichen Wirkungen (Beschränktbleiben der gelben Zeichnung, vorwiegende Schwarzfärbung des Tieres) zur Folge, während es doch in Wahrheit ein grundverschiedenes (gleichwohl in Literatur und Experiment oft verwechseltes) Ding ist, ob ein Tier auf schwarzer Unterlage lebt und dabei grell beleuchtet wird, oder ob es in absoluter Finsternis lebt.

Da sich namentlich Blendungsversuche in der Regel über keinen längeren Zeitraum erstrecken werden als 2 Jahre, diese aber bei jugendlichem Ausgangsmaterial für Beurteilung der Kontraste nicht ausreichen, habe ich gerade meine Blendungsversuche vielfach mit halbwüchsigen Tieren wiederholt, und zwar solchen mit reichlicher Fleckung. Hier genügt die genannte Versuchsdauer, um die Unterschiede deutlich hervortreten zu lassen; die geblendeten bleiben reich gezeichnet, sehen also nach wie vor besonders gelb aus; die sehenden auf schwarzer Unterlage haben zur selben Zeit dann schon eine erhebliche Einbuße ihrer Fleckengröße und unter Umständen auch der Fleckenzahl erfahren.

H. Temperaturversuch.

In meiner Arbeit 1904 findet sich die Angabe, daß hohe Temperatur die gelbe Zeichnung von *Salamandra maculosa* begünstige, niedrige sie unterdrücke. In Kap. III (Normale Färbung, S. 27) der jetzt vorliegenden Arbeit hatte ich diese meine Angabe aber bereits dahin berichtet, daß der Temperatur kein spezifisch determinierender Ein-

fluß auf das Farbenmuster zukommt, sondern daß Wärme immer nur jeweils denjenigen Zeichnungstypus begünstigt, den das Tier sowieso zu erreichen strebt, Kälte hingegen seine Erreichung hemmt. Es können mithin allerdings Exemplare, die als Jungtiere schwach gefleckt waren, unter dem Einflusse höherer Temperaturgrade stark gefleckt werden, aber die Wärme wirkte nur als Stimulans, als Reaktionsbeschleuniger — in ungleich längerer Zeit wäre dasselbe Tier auch ohne die Temperaturerhöhung vorwiegend gelb geworden. Und es kann anderseits auf analogem Wege auch vorkommen, daß ein anfangs leidlich reich gezeichnetes Exemplar, ebenfalls unter dem Einfluß von Wärme, den größten Teil seiner Zeichnung verliert und dann vorwiegend schwarz erscheint. Es wäre ohne Temperatursteigerung mit der Zeit ebenso weit gekommen.

Aus diesem jetzigen Ergebnis meiner fortgesetzten Untersuchung kann man ersehen, wie wichtig es ist, daß alle oder doch nahezu alle Exemplare ein und desselben Versuches sich gleichsinnig verändert zeigen; ferner aber auch, daß die von mir geführten Kontrollversuche (1904 hatte ich diesbezüglich noch nicht so exakt gearbeitet wie heute) vollständig genügen, um zu unterscheiden, was der Rasse und was dem äußeren Faktor zuzuschreiben ist. Ich bemerke dies besonders mit Rücksicht auf den immer wiederkehrenden Einwand, es könnten die von mir beobachteten Veränderungen innerhalb der normalen Variationsbreite und Reaktionsnorm der Spezies gelegen sein, und es könnte sich daher nur um Isolation von reinen Linien handeln, die in der zum Versuche benützten Population ohnehin darinstecken. Es sei daher unbedingt von mir nachzuholen, daß ich mit reinen Linien (Biotypen) als Ausgangsmaterial arbeite. Wer solches einwendet, kennt erstens meine Arbeiten nicht: denn er ignoriert die Kontrollversuche; zweitens kennt er das Objekt nicht, sonst müßte er wissen, daß es beim Salamander innerhalb normaler Versuchsdauern (die meinigen sind ohnehin schon übernormal) nicht möglich ist, »reine Linien« zu züchten. Dauert es doch mindestens $3\frac{1}{2}$ Jahre, bis der Salamander überhaupt geschlechtsreif wird, und dann ist noch lange nicht gesagt, daß er sich prompt fortpflanzen müsse, ohne etwa noch ein Jährchen oder zwei zu warten. Dazu kommt dann noch die Kompliziertheit des Merkmals selbst, bezüglich dessen »reine Linien« verlangt werden.

Des näheren standen mir folgende Wege offen, um den Einfluß der Temperatur auf das Farbkleid zu prüfen; ich konnte sie in

höhere als normale Temperaturen (30° — aber allmählich erwärmen!) bringen, und die Normalkultur dazu liefert dann der Raum, wo sich die übrigen Zuchten befinden (siehe Kap. II »Technik«) und worin die Temperatur schwankt, aber wenigstens nach obenhin stets in gemäßigten Grenzen bleibt. Eine eigentliche Kältekultur als Extrem zur Wärmekultur vermochte ich nicht aufzustellen, weil damals die betreffenden Einrichtungen an unserer Anstalt noch fehlten. Der Boden wurde in diesen reinen Temperaturversuchen neutral gewählt; Kies, mit feuchtem Moos bedeckt. Als Ausgangsmaterial konnten entweder beliebige, im Freien gefangene Salamander dienen; dann war das Resultat, wie ich es schon beschrieben habe, nämlich nach Ablauf von etwa 3 Versuchsjahren sowohl sehr gelbe als sehr schwarze Exemplare in ein und demselben Versuchsbehälter, aber keine mittelmäßig gezeichneten. Jedes hatte eben die ihm immanente Zeichnungstendenz zu höchster Entfaltung gebracht. Diese Versuchsvariation wurde mit reichem Material unternommen, und ich konnte auch wieder sehen, daß die Umfärbung desto rascher vonstatten geht, nicht nur je wärmer, sondern auch je lichter es ist und je jünger die Tiere.

Zu einem zweiten, reinen Temperaturversuch verwandte ich zwar nur vereinzelte Tiere, aber solche von bekannter Abstammung. Hier traten beiderlei Extreme nicht in ein und derselben Kultur auf, sondern sämtliche Exemplare, die von vorwiegend schwarzen Eltern abstammten, wurden ebenfalls vorwiegend schwarz, alle Nachkommen von gelben vorwiegend gelb. Ob das Schwarz bzw. Gelb bei den Eltern bereits aus dem Freileben übernommen, also vermutlich größtenteils angeboren, oder erst im Versuch induziert war, ist einerlei. Von dem gleichen Endergebnis in gemäßigter, schwankender Temperatur unterschieden sich diese Wärmekulturen nur dadurch, daß sie den extremen, innerhalb einer jeden konstant gerichteten Farbzustand in unvergleichlich kürzerer Zeit erlangten. Die Unterschiede betragen bis zu 12 Monate.

Endlich ließen sich die Versuche noch so ansetzen, daß gelbe und schwarze, nasse und trockene Böden, wie sie im Raum mit gemäßigten Temperaturbedingungen sowieso angewendet waren, nunmehr auch in der Hitze zur Benützung gelangten. Das Resultat entsprach dem vorigen. Es trat jeweilig diejenige Reaktion ein, die dem Boden entsprach, nur war der extreme Zustand in $\frac{2}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Zeit erreicht, die im kühleren Raum gebraucht wurde. Die auf gelber Erde lebenden Exemplare hatten also schon nach

2 Jahren ebenso große Flecken, wie analoge Exemplare im kühleren Milieu erst nach 3—4 Jahren; diejenigen auf nassem Sand ebenso viele Tüpfel usw.

Ich dachte auch an die Möglichkeit, daß andersfarbige Böden, rote, blaue, grüne, violette Papierunterlagen, die im allgemeinen Versuchsraum wirkungslos blieben, vielleicht mit Hilfe der Wärme eine Farbveränderung ergeben; es könnte ja sein, daß die in gemäßigter Temperatur ausbleibende Reaktion nur wegen ihrer überaus großen Langsamkeit in den uns zur Verfügung stehenden Zeiträumen nicht zur Geltung gelangt. Diese Möglichkeit traf aber nicht zu; auch in hoher Temperatur sind diejenigen Farben, die das Tier selbst besitzt, Gelb und Schwarz, die einzigen, die eine Verschiebung in seinem Farbmuster hervorbringen. Die auf andersfarbigen Böden vor sich gehenden Veränderungen gleichen daher denen, die ich vom moosbedeckten Kiesboden vorhin gemeldet hatte; es sind schließlich beide Extreme in jedem Behälter vertreten, sehr arm und sehr reich gezeichnete Salamander, und die Übergangsglieder fehlen.

J. Hunger und Mast.

Gelegentlich des Berichtes, wie meine total schwarze *Salamandra maculosa* zustande kam, hatte ich vorgreifend bereits bemerkt, daß es möglich ist, durch Hunger bzw. knappe Ernährung die Entwicklung des gelben Pigmentes zu hemmen. Die Anwendung des Hungers in jenem Versuche, wo alle mir bekannten Faktoren zusammenzuwirken hatten, um den gelben Farbstoff zu verdrängen, basierte auf dem jetzt zu beschreibenden Experiment, wo Nahrungsmangel und Nahrungsüberfluß isoliert waren.

Begonnen wurde es mit sehr jungen, kurz metamorphosierten Salamandern, von denen ich durch gelegentlich gemachte frühere Erfahrungen bereits wußte, daß sie auf reichliche oder zu geringe Fütterung sehr stark mit Wachstumsdifferenzen reagieren. Da ich aber den Einfluß der Ernährung auf die Pigmentverteilung weder kannte noch vermutete, war es unmöglich, negativ selegierte Exemplare den beiden Extremen auszusetzen; ich mußte mich damit begnügen, mitelmäßig (aber natürlich nicht gleich) gefleckte auszusuchen, von denen eine Partie nur je einen erwachsenen (d. h. anscheinend vor der Puppenhäutung stehenden) »Mehlwurm« wöchentlich, die andere Partie drei ebensolche täglich erhielt. Die Fütterung geschah künstlich, durch Stopfen, wie beim Dunkelversuch beschrieben, weil

man der Mastkultur, wenigstens nicht mit Sicherheit, eine solche Menge auf natürlichem Wege beigebracht hätte, und die Anwendung derselben Methode bei der Hungerkultur sich dann bereits wegen Gleichheit der Bedingungen empfahl. So lange die Salamander zu klein waren, um den vor Verpuppung stehenden Mehlwurm in einem Stück zu verschlingen, wurde er halbiert und in zwei Portionen (die eine mit dem Kopf, die andere mit dem Hinterleibsende voran) gereicht. Der Boden wurde selbstredend neutral gewählt (Kies, mit frischem Moos bedeckt).

Das Endresultat nach 3 Jahren bestand darin, daß die Mastkultur viel reicher gelb gezeichnet war als die Hungerkultur. Letztere war sogar sehr spärlich gefleckt, sah mithin vorwiegend schwarz aus. Doch waren, im ganzen genommen, die Gegensätze geringer als zwischen einer ebenso angesetzten und ebenso alten Kultur, wo statt Hunger und Mast farbige Böden angewendet wurden. Die vorhandenen Flecken waren in beiden Versuchen ziemlich reingelb.

Demnach würde der Schluß naheliegen, daß wir einen neuen spezifischen Faktor gefunden haben, der in dem einen Extrem, dem Hunger, analog einem schwarzen Boden, die Vermehrung des Melanin, im andern Extrem, der Mast, analog einem gelben Boden, die Vermehrung des gelben Pigmentes befördert. Wäre dieser Schluß richtig, so würde das Ergebnis auch einen gewissen Widerspruch zu Versuchen von TORNIER an Kaulquappen bedeuten, der bei reichlicher Fütterung Melanismus, bei knapper, infolge Schwund der Pigmente, je nach dem Grade Erythrismus oder Albinismus eintreten sah.

Aber der durch die Fütterungsergebnisse am Salamander nahegelegte Schluß ist nicht richtig, und in Wahrheit stimmen bei mikroskopischer Untersuchung der Pigmentierungszustände TORNIERs und meine Ergebnisse vollkommen überein. Der Hunger hemmt nämlich die Entwicklung beider hier in Frage kommender Pigmente, nur geschieht dies insofern in ungleichem Grade, als das gelbe Pigment stärker davon betroffen wird. Das schwarze Pigment vermag sich, obgleich ebenfalls in seiner Vitalität geschwächt, noch in Stadien der Aushungerung zu vermehren, auf denen das gelbe bereits der Resorption anheimfällt. So kommt es, daß es in der Hungerkultur die durch Schwund des gelben entstehenden Lücken noch fast überall auszufüllen vermag. Immerhin aber gibt es Stellen, wo dies in ungenügendem Grade der Fall ist und wo daher die Haut dem unbewaffneten Auge statt schwarz nur braunschwarz oder braun

erscheint, mit rötlichem Schimmer infolge des jetzt durchschimmern-den Blutes. Solche Stellen sind insbesondere die Achselhöhlen und Schenkelbeugen, die Kniekehle, die Falten an den Rumpfseiten, die Kehle manchmal bis zur Brust, also die schwächst belichteten, wo auch der Mangel an Beleuchtung als ungünstig für Pigmententstehung hinzukommt.

In der Mastkultur aber ist für beide Pigmente gute Entwicklungsmöglichkeit gegeben. Sie entwickeln sich nun bis zu dem Grade, den sie unter gewöhnlichen Verhältnissen erlangt haben würden, einfach schneller — abgesehen von einem geringen Vorsprung, den das rascher sich vermehrende Gelb jetzt vor dem Schwarz zu gewinnen scheint. Der Färbungszustand der Kultur, wo übermäßig gestopft wird, unterscheidet sich daher nur wenig von demjenigen einer Normalkultur, und der Gegensatz zwischen Hunger- und Mastkultur wird wesentlich nur durch die schwach, besonders wenig gelb pigmentierte Hungerkultur bedingt.

Ob die hier auf Grund mikroskopischen Befundes vorgebrachte Ansicht über die Art der Hungereinwirkung zutrifft, war noch einer besonderen experimentellen Prüfung zugänglich. Man konnte die knapp gefütterten und die gemästeten Tiere auf gelbem und schwarzem Boden halten. Ich benützte hierzu Lehmerde und Gartenerde, da es auf Isolierung der Farb- und Feuchtigkeitwirkung nicht allzusehr ankam und ich die durch Ernährungsanomalien ohnehin stark beanspruchten Tiere nicht noch obendrein durch die wider-natürlichen Papierböden beeinträchtigen wollte. Hungernde und Gemästete hielt ich, um Behälter zu sparen und die Bedingungen dieser Parallelkulturen dadurch noch besser zu nivellieren, in einem Behälter beisammen, also je 10 Hungernde und Gemästete auf gelber, je 10 ebensolche auf schwarzer Erde. Um sie zu unterscheiden, orientierte ich mich anfangs am Zeichnungsstil, bald aber noch viel bequemer an den sich ergebenden Wachstumsdifferenzen. Es entstehen auf solche Weise vier Farbentypen:

1) Die auf gelbem Boden befindlichen Masttiere sind nach 3 Jahren extrem gelb geworden, denn es gesellt sich ja zur reichen Fütterung, die an und für sich, obwohl beide Pigmente vermehrend, dem Gelb einen gewissen Vorsprung gibt, der mächtige Einfluß des gelb gefärbten Substrates.

2) Die auf gelbem Boden befindlichen Hungertiere zeigen trotz des Substrates eine allmähliche Zerstörung des gelben Pigmentes, die vielleicht etwas langsamer fortschreitet als wenn sie

sich auf neutralem Boden befunden hätten. Von Hungertieren auf neutralem Boden unterscheidet sich aber die gegenwärtige Kultur durch einen viel auffallenderen Umstand; das noch lebensfähige Melanin hat die durch Zugrundegehen des Gelb entstandenen Lücken, wohl infolge einer Hemmungswirkung des gelben Bodens, sehr unvollkommen ausgefüllt, und überall, wo früher gelber Bereich war, befinden sich daher bei Versuchsabschluß Flecken mit nur spärlichem Melanin, die bräunlich, graulich oder sogar rötlich aussehen. Es ist so eine weitgehende Ähnlichkeit mit partiellen Albinos, die man überall mitunter im Freien findet, sowie mit den von E. G. BOULENGER beschriebenen Exemplaren der var. *molleri*, die ihre rosenfarbenen Flecken dem lokalen Pigmentmangel danken, zustande gekommen. Obwohl ich im allgemeinen Schlüsse zwischen Fundortbeschaffenheit und Aussehen des Tieres ablehne, dürfte angesichts der Heimat von var. *molleri*, die sicherlich (im Sinne eines Salamanders gesprochen) nicht gerade wirtliche Gegenden Spaniens und Portugals umfaßt, eine Vermutung ähnlichen Zustandekommens wie im Experiment gestattet sein.

3) Die auf schwarzem Boden befindlichen Masttiere sind, wie zu erwarten, extrem schwarz geworden, denn es gesellt sich ja zur reichlichen Fütterung, welche die Vermehrung des Pigmentes, also auch des schwarzen, an und für sich begünstigt, der entsprechende Einfluß des schwarz gefärbten Substrates.

4) Die auf schwarzem Boden befindlichen Hungertiere sind ebenfalls äußerst ärmlich gezeichnet, aber nicht alle Stellen, die von dem zerstörten Gelb entblößt wurden, sind ganz schwarz geworden, sondern viele nur unvollständig oder gar nicht nachpigmentiert: erstere erscheinen braungrau, letztere rosafarben. Dazwischen finden sich alle Übergänge: grau übertünchtes Rosa usw. Der Unterschied gegenüber den auf gelber Erde gehaltenen Hungertieren besteht darin, daß bei diesen das gelbe Pigment relativ wenig zerstört, das schwarze Pigment gehemmt ist; auf der schwarzen Erde ist zwar das schwarze Pigment noch im Vermehren und Vordringen begriffen, aber nicht ausreichend, um die durch weitgehende Rückbildung des gelben entstehenden Lücken auszufüllen. So kommen dort ziemlich ausgebreitet, hier ziemlich spärlich gelb gefleckte Salamander zustande, beide mit schwach pigmentierten und unpigmentierten Flecken.

Daß man die bei Hungertieren statthabende Auflockerung der Pigmente dazu benutzen kann, um die Verdichtung des gelben auf nassem, die des schwarzen auf trockenem Boden mikroskopisch

auch innerhalb gleichgefärbter Zonen zu demonstrieren, wo sie bei zu dichter Lagerung schwarz und makroskopisch gar nicht zu bemerken wäre, wurde S. 70, bzw. S. 73 schon angegeben.

Der Hungerversuch zeigt schöner als irgendein anderes Experiment, besser insbesondere als die Versuche über Farbenwirkung allein, daß der gelbe Boden nicht allein das gleichnamige Pigment in seiner Vermehrung befördert, und daß die Verdrängung des schwarzen dann nicht nur durch Platz- oder Nahrungsmangel im Sinne eines Kampfes der Teilchen, einer Histonsелеktion zustande kommt, sondern daß der gelbe Boden überdies unabhängig davon die andern Pigmente in ihrer Vermehrung hemmt. Dementsprechend dürfte auch, obwohl aus den Hungerversuchen nicht so klar ersichtlich, die Wirkung des schwarzen Bodens eine doppelte sein: Förderung des schwarzen und Hemmung des gelben (sowie etwaigen sonstigen) Farbstoffes. Völlige Evidenz, daß dies sich bezüglich des gelben Pigmentes so verhält, und eine Bestätigung der Hemmungswirkung gelben Bodens auf das schwarze Pigment bringen erst die folgenden, die Regenerationsversuche.

K. Regeneration von Hautstücken.

Bei den Regenerationsversuchen legte ich mir die Frage vor, in welcher Farbe die Salamanderhaut auf Wunden nachwachsen werde, wenn die Tiere auf neutralem, auf gelbem und schwarzem, nassem und trockenem Boden leben. Dabei war offenbar auch noch in Betracht zu ziehen, ob ein entferntes Hautstück ursprünglich gelb oder schwarz oder gemischt pigmentiert gewesen war. Aus dieser Fragestellung ergab sich die Versuchsanordnung von selbst.

Junge, aber der Operationsbequemlichkeit wegen nicht mehr ganz kleine Tiere verschiedener Farbtypen werden leichter Äthernarkose unterworfen. Allgemein gilt für das Narkotisieren von Salamandern die Regel, erstens Äther dem Chloroform vorzuziehen, zweitens die Tiere aus dem Narkotisierungsglas herauszunehmen, solange sie sich noch heftig bewegen; die für Operationen nötige Ruhe tritt dann in freier Luft trotzdem ein. Sollte es doch noch zu früh gewesen sein — man beobachtet diesbezüglich große individuelle Verschiedenheiten — so ist es besser, das Tier noch ein zweites Mal kurz den Ätherdämpfen auszusetzen. Fängt es aber an, sich zu bewegen, wenn die Operation schon im Gange ist (für das jetzt in Rede stehende Experiment kommt diese Möglichkeit kaum in Betracht,

wohl aber für die später zu beschreibenden Gonadentransplantationen), so dient eine in Äther getränkte Leinenkappe, die über seinen Kopf gestülpt wird, dazu, es zu beruhigen. Bei einiger Übung sind Narkoseverluste bald ausgeschlossen.

Als Region für die Wegnahme von Hautstücken wurde nur die Rückenfläche in Aussicht genommen. Hier ist die Infektionswahrscheinlichkeit am geringsten und die Operationsgelegenheit am bequemsten und ungefährlichsten. Die Spitzen eines Meßzirkels werden so in die Haut eines narkotisierten Tieres eingestochen, daß ein 4—6 qmm großes viereckiges Stück abgegrenzt erscheint, und man sich nach Herausziehen des Zirkels an den von seinen Spitzen hinterlassenen Löchern orientieren kann. Hier setzen jetzt Schere und Pinzette ein, die das abgegrenzte Hautstück rasch und sauber abpräparieren. Nicht größer als 4 qmm kann es in der Regel dann sein, wenn es ausschließlich gelbem Bereiche angehören soll; bis 6 qmm darf es umfassen, wenn es schwarzem oder beiderlei Farbenbereich entnommen wird. Manchmal wurde auch ein bestimmter gelber Fleck im ganzen ausgeschnitten; dann fällt die Zirkelbenutzung weg, aber die Hautwunde hat natürlich nicht die quadratische Gestalt und ist zuweilen größer. Gleichzeitig wurden ein und demselben Salamander höchstens zwei Wunden beigebracht, die dann immer möglichst weit voneinander entfernt zu sein hatten, — etwa die eine in der Nacken-, die andere in der Schwanzwurzelgegend. Doch wurde ein und derselbe Salamander zu wiederholten Malen operiert, und einzelne Versuchstiere haben auf diese Weise nach und nach ihre ganze Rückenhaut, manche Bezirke zweimal, regeneriert.

Die Infektionsmöglichkeit ist, wie gesagt, durch die Wahl des Rückens als Operationsgegend zwar von vornherein herabgemindert, immerhin aber noch groß genug. Abgesehen von der selbstverständlichen Asepsis des Operationszeugs, erscheint auch noch sterile Haltung während der nächstfolgenden 8 Tage und Vermeidung von Erde und Moos während des gesamten, recht langsamen Wundheilungsprozesses am Platze. Es dauert etwa 2 Wochen, bis eine rechteckige Wunde der bezeichneten Größen verläßlich überhäutet ist. Als Behälter wurden deshalb mit gekochtem Wasser gespülte Glaswannen gewählt, die bis auf einen ebenso behandelten Bade- und Futternapf völlig leer blieben. Doch erhielt eine Wanne sogleich eine Unterlage aus gelbem, eine zweite aus schwarzem Papier, während eine dritte ohne besondere Unterlage blieb, so daß die braunen Bretter der Stellage durchschienen und den neutralen Boden

bildeten. Eine vierte Glaswanne, ebenfalls ohne Unterlage, wird 1 cm hoch mit Wasser gefüllt und repräsentiert den nassen, eine fünfte bleibt (bis auf den Badenapf) ohne Wasser und repräsentiert den trockenen Boden. Nach der Wundheilung erfolgt Übertragung in entsprechend (wie früher wiederholt beschrieben) eingerichtete Terrarien.

Die frischen Regenerate sehen überall gleich aus: weißlich mit mehr oder minder rötlichem Anflug infolge des durchschimmern den Blutes, noch fast ohne Pigment. Auf neutralem Boden gilt die Regel, daß der Zustand vor Operation getreu wieder hergestellt wird: gelbe Haut also regeneriert gelb, schwarze schwarz; gehörte das entfernte Hautstück einem Grenzgebiet zwischen schwarzer Grundfarbe und gelbem Fleck an, so werden die Konturen des letzteren bis auf minimale Abweichungen getreu eingehalten. Auch ein ganz entfernter Fleck regeneriert in seiner ursprünglichen Gestalt.

Anders auf den farbenwirksamen Böden. Auf gelbem Papier regenerieren entfernte Hautstücke, die schon vorher gelb waren, selbstverständlich erst recht gelb; gehörte aber das Hautstück einem Grenzgebiete an, so erscheint auf dem Regenerat die Kontur des gelben Fleckes zugunsten des gelben Bereiches in die Grundfarbe hinaus verschoben. Ganz dem schwarzen Bereich angehörende Stücke aber werden selbst auf gelbem Boden abermals schwarz, nur in unverhältnismäßig langer Zeit, und ganz seine ursprüngliche Dichte gewinnt das Melanin nie wieder zurück: hier sieht man also wieder den hemmenden Einfluß des andersfarbigen Bodens. — Analog geht es auf schwarzem Papier: vorher schon schwarze Haut bleibt auch im regenerierten Zustande schwarz, gelbe bleibt trotzdem gelb, bzw. mehrere Monate lang pigmentlos, rosa, dann schließlich blaßgelb, weil sich auch dieses Pigment infolge Hemmungswirkung des andersfarbenen Bodens nie wieder in voller Dichte einstellt; Grenzstücke aber haben im regenerierten Zustande eine Ausdehnung des schwarzen Bereiches zu ungunsten des gelben erfahren. Es geschieht also im Grunde genommen hier auf dem Umwege über die Regeneration nichts anderes, als was schon bei einfacher Haltung auf gelbem und schwarzem Papier geschah: dort Vergrößerung, hier Verkleinerung der gelben Flecken, ohne daß irgendwo isoliert inmitten des gelben oder schwarzen Bereiches das andersfarbene Pigment entstehen kann.

Diese Entstehung von Pigmentinseln kommt vielmehr auch beim Regenerationsprozeß erst durch Vermittlung des Feuchtigkeitsfaktors zustande, wodurch ich mir, wie ich glaube, eine recht überzeugende

Nachprüfung der durch Faktorenisolierung gewonnenen Anschauungen verschafft habe. Auf nassem Boden regeneriert gelbe Haut gelb; schwarze Haut in über 50% der Fälle — in Anbetracht der Kleinheit der entfernten Stücke ist dies ein äußerst hoher Prozentsatz — gelb getüpfelt; Haut, die einem Grenzgebiet angehört, unter ziemlich strenger Wahrung der Fleckkontur, jedoch der ehemals schwarze Anteil nunmehr auch häufig gelb punktiert. — Auf trockenem Boden regeneriert schwarze Haut schwarz; gelbe Haut in mehr als der Hälfte der Fälle trübgelb, d. h. mit Melanin untermischt, ebenso ein ganzer, genau längs seiner Konturen ausgeschnittener, ursprünglich hellgelber Fleck düstergelb; Grenzstücke regenerieren unter Einhaltung der Grenze, jedoch ihr sattgelb gewesener Bereich ist jetzt schmutziggelb und sticht dadurch (wenn auch unscharf) vom nicht verletzt gewesenen, zunächst noch reingelben Bezirke des betreffenden Fleckes ab.

Aus dieser Beobachtung geht zugleich hervor, was bei allen Regenerationsversuchen zu bemerken war: die der Neubildung unterworfenen Haut nimmt schneller die vom jeweiligen Boden verlangte Färbung an, als die primäre, von der Metamorphose her bereits pigmentiert mitgebrachte Haut. Darin zeigt sich wieder einmal die Parallele zwischen Regeneration und Ontogenese; denn auch wenn man, wie es ŠEČEROV getan hat, schon die Larven während der Entwicklung des definitiven Pigmentes farbigen Böden exponiert, ergeben sich dieselben Farbenzustände, zu deren Herstellung das metamorphosierte Tier, weil es sich ja erst umfärben muß, Jahre gebraucht, binnen etlichen Wochen. Der Ontogenese und Regeneration ist hier gemeinsam, daß eine Umfärbung erspart wird, indem das neu entstehende Pigment sogleich die vom Substrat verlangte Beschaffenheit und Verteilung annehmen kann.

Die vom Substrat verlangte Färbung greift dann aber auch auf die nicht wund gewesenen Nachbarpartien über, und insofern bedeutet die Regeneration eng lokalisierter Hautstücke sogar eine gewisse Beschleunigung des Gesamtprozesses. Ein gelber Fleck, dessen eine Hälfte auf trockenem Boden düstergelb nachgewachsen ist, wird nunmehr auch in der zweiten Hälfte rascher mit Melanin verunreinigt; ein Stück schwarzer Grundfarbe, das während der Regeneration in der Nässe gelbe Pigmentinseln in sich aufnahm, strahlt gleichsam die Fähigkeit dazu in seine ebenfalls rein schwarz gewesene Umgebung aus und gibt ihr einen merklichen Vorsprung vor den übrigen schwarzen Körperpartien, die erst etwas später und dabei immer

noch langsamer der gleichsinnigen Forderung des feuchten Milieus Folge leisten. —

Ich gab vorhin als allgemeine Regel für neutrale Umgebung an, daß nach der Regeneration und durch die Regeneration der Farbzustand vor der Regeneration wieder hergestellt wird. In vollem Umfange gilt das aber nur, wenn altbestandene Farbbezirke von der Regeneration betroffen werden. Ist aber ein neu modifizierter Bezirk bei der Operation entfernt worden, so erfolgt jene Wiederherstellung auf farbenunwirksamem Boden zwar ebenfalls, jedoch in längerem Umwege, der über vorübergehende Herstellung des ursprünglichen Farbzustandes vor der Veränderung hinwegführt. Hat man also ein Stückchen gelbe Haut entfernt, die vorher schwarz gewesen und erst im Laufe der Ontogenese gelb geworden war, so nimmt das Regenerat zunächst den Anlauf, wieder schwarz zu werden; dann erst bildet sich unter der Melaninschicht eine Schicht gelbes Pigment, es entsteht als zweites Durchgangsstadium unsere wohlbekannte ölgrüne Interferenzfarbe, die sich schließlich zu Reingelb aufhellt. Die Melaninbildung und mit ihr einhergehende Verdüsterung des Gelb greift gewöhnlich ganz vorübergehend auf die unmittelbar benachbarten, gelben, aber dem Regenerationsprozeß nicht mehr unterworfenen Partien über. — Hat man ein Stückchen schwarze Haut entfernt, die vorher gelb gewesen und erst mit fortschreitendem Alter des Tieres schwarz geworden war, so zeigt die regenerierte Haut zunächst das Bestreben, wieder gelb zu werden; dann erst bildet sich zwischen dem gelben Pigment in gleicher Schicht schwarzes, es entsteht als zweites Durchgangsstadium unsere geläufige schmutziggelbe Farbe, die sich schließlich bis zu Tiefschwarz verdüstert. Spuren von Gelb greifen rasch vorübergehend meist auf die nächstgelegenen schwarzen, aber dem Regenerationsvorgang nicht mehr unterworfenen Partien über.

Diese Darstellung bezog sich auf neutralen Boden. Auf farbenwirksamem Boden wird derjenige Farbenzustand, der dort nur Durchgangsstadium war, je nachdem entweder abgekürzt, bzw. nahezu unterdrückt, oder im Gegenteil persistent. Entfernt man ein Stück gelbe, vorher schwarz gewesene Haut, und das Tier lebt während des Regenerationsprozesses auf gelbem Boden, so entstehen schwarzes und gelbes Pigment in der Über-einanderlagerung gleichzeitig, d. h. das erste, total schwarze Durchgangsstadium entfällt, es setzt sofort das zweite ein, der ölgrüne Fleck, aber in sehr kurzer Zeit ist das reingelbe Endstadium er-

reicht. — Entfernt man ein Stück schwarze, vorher gelb gewesene Haut, und der Regenerationsprozeß vollzieht sich wiederum auf gelbem Boden, so wird das Regenerat gelb und bleibt so, die Umfärbung in Schwarz findet überhaupt nicht mehr statt.

Entfernt man ein Stück gelbe, vorher schwarz gewesene Haut auf schwarzem Boden, so wird und bleibt das Regenerat schwarz. — Entfernt man schwarze, gelb gewesene Haut, ebenfalls auf schwarzem Boden, so entfällt das erste, nur mit gelbem Pigment ausgestattete Zwischenstadium des Regenerates; dieses bildet vielmehr gleichzeitig beide Pigmente in gemischter Lagerung, es entsteht sofort der düstergelbe Fleck, um sich sehr bald in vollkommenes Schwarz umzufärben. Hier sah ich auch Fälle, wo, bis auf geringfügige Spuren, gar kein Gelb mehr im Regenerat entstanden, also auch das zweite Durchgangsstadium so gut wie übersprungen war. — Bei all den beschriebenen Umfärbungen im Regenerat, die eine getreue oder abgekürzte Wiederholung des entsprechenden ontogenetischen Prozesses darstellen, macht es keinen unsern Beobachtungsmitteln bemerkbaren Unterschied, ob die ontogenetische Umfärbung sich spontan vollzog, also nur die Einhaltung der ererbten Pigmententwicklung bedeutete, oder ob sie durch Temperaturerhöhung beschleunigt und verstärkt, durch farbige oder feuchte Böden induziert war.

Zweimalige Regeneration desselben Hautstückes befolgt dieselben Regeln wie einmalige. Dies gilt jetzt auch für Umfärbungen, die von einem farbenwirksamen Milieu während des erstmaligen Regenerationsprozesses herbeigeführt worden waren. Ein Hautbezirk also, der vor Regeneration schwarz, nach Regeneration gelb war, macht bei zweimaliger Regeneration die eben beschriebenen Durchgangsstadien von Schwarz zu Gelb durch, ungekürzt auf neutralem, mit den angegebenen Abkürzungen auf farbenwirksamem Boden. Reziprok gilt dasselbe von einem Hautbezirk, der vor seiner ersten Entfernung gelb gewesen, nach seinem erstmaligen Wiederersatz schwarz geworden war.

Es bot jetzt noch einiges Interesse, wie sich Salamander mit regenerierter und bei dieser Gelegenheit umgefärbter Haut hinsichtlich ihrer Nachkommenschaft verhalten würden. Ganz rein konnte freilich ein derartiges Vererbungsexperiment nicht ausfallen, weil ja immer nur einzelne Hautbezirke regeneriert waren, die übrigen die gleichsinnigen Umfärbungen ohne Ersatzwachstum des pigmentführenden Gewebes selbst erworben hatten. Immerhin ließ es sich derart

ausführen, daß man Tiere verwendete, die nach und nach ihre ganze Dorsalhaut ausgewechselt und dabei auf einem Boden rein isolierter Farbenwirkung, ohne Feuchtigkeitsinduktion, gelebt hatten. Hier beschränkt sich ja die Umfärbung fast ausschließlich auf die stärker belichteten oberen Partien.

Mir stand nur ein Pärchen der unsymmetrisch gefleckten forma typica zur Verfügung, das auf gelbem Papier (schon mit Vorbedacht für den Zuchtversuch) die gesamte Rückenhaut bis tief auf die Flanken herab, und zwar fast ausschließlich in gelber Farbe regeneriert hatte, indem die abgetragenen Hautstücke stets so gewählt wurden, daß sie zum Teil auf gelbem, zum andern Teil auf schwarzem Bereiche lagen; so hatte ersterer immer Gelegenheit, sich in letzteren vorzuschieben. — Die Befruchtung mußte durch Sperma-injektion durchgeführt werden, gelang aber, und das Weibchen trug auf normalem Boden 24 Larven aus: die nach Wegsterben von 7 Larven übrigbleibenden 17 Jungtiere waren, auf neutralem Boden groß gezogen, reichlich gelb und symmetrisch gezeichnet, brachten es zur Bildung der wenig unterbrochenen, mäßig breiten Längsbinden auf den Rückenseiten, Fleckenreihen auf den Flanken, — zeigen also zur Genüge, daß der Vererbungsprozeß vom Tiere mit regeneriert-umgefärbter Haut sich von demjenigen eines Vorfahren mit Farbveränderung ohne eingeschaltete Regeneration wenigstens qualitativ in nichts unterscheidet.

V. Transplantationsversuche.

A. Transplantation von Hautstücken.

Statt, wie in den vorigen Versuchen, die durch Abpräparieren von Hautstücken entstandenen Rückenwunden offen zu lassen und der natürlichen Regeneration zu überlassen, wurden sie in der jetzt zu besprechenden Versuchsreihe sogleich mit anderer, von einem andern Exemplare genommener, und zwar andersfarbiger Haut bedeckt. Operiert werden also jetzt immer gleichzeitig je zwei Exemplare: ein sehr gelbes (am bequemsten ein breitgebändertes der var. *taeniata*) und ein sehr schwarzes. In derselben Weise, wie im Regenerationsversuch beschrieben, werden von beider Rücken quadratische oder rechteckige Hautstücke entfernt, die aber hier, weil die Wunden nicht offen bleiben, etwas größer (12—25 qmm) genommen werden dürfen: gelbe Hautstücke von dem einen, schwarze vom andern Exemplar, und unter Vertauschung auf den bloßgelegten

Stellen des jeweils andern Exemplares zur Einheilung gebracht. Neben einfarbigen wurden auch gefleckte, auf denen nur jeweils die eine Farbe vorherrschen mußte, zum Austausch verwendet. Die Einheilung erfolgt ohne Naht und ohne Pflaster: man trachte nur, die Ränder des zu verpflanzenden Hautstückes wenigstens an zwei gegenüberliegenden Stellen oder längs einer ganzen Seite des Vierecks unter die Haut des Wundrandes zu schieben. Ist das verpflanzte Stück zufällig genau gleich groß oder etwas kleiner geraten als die zu seiner Aufnahme bestimmte, von ursprünglicher Haut entblößte Stelle, so bleibt natürlich nach jenem Unterschieben ein minimaler, streifenförmiger Zwickel unbedeckt, wund; das schadet aber nicht weiter, dieses kleine Stück darf man ruhig der selbsttätigen Heilung überlassen, die vom Wundrand aus, nicht selten sogar bereits unter Beteiligung der transplantierten Haut erfolgt. Einige Tropfen Collodium verhindern, daß die Ränder von Wunde und Transplantat sich rollen, und halten das Ganze solange beisammen, bis letzteres sicher angeheilt ist und nicht mehr abfallen kann. Allenfalls ist das Betropfen mit Collodium am zweiten, dritten Tage nach der Operation zu wiederholen. Nach längstens 8 Tagen dürfen die operierten Tiere aus den aseptisch behandelten Glaswannen, worin sie zunächst untergebracht werden, in die Terrarien übersiedeln, und zwar beiderlei »Austauschsalamander« ohne weiteres im selben Behälter, da sie ja an der Färbung des oder der Transplantate stets zu erkennen waren. So bedurfte ich für die diversen Böden nur je eines Terrariums.

Auf neutralen Böden (meist Kies, mit frischgrünem, mäßig feucht erhaltenem Moos bedeckt) gilt in vollem Umfange die Regel, daß Pfropfstück und umgebende Körperhaut einander nicht beeinflussen. Transplantierte gelbe Haut bleibt also auf dem vorwiegend melanotischen Salamander gelb, transplantierte schwarze bleibt auf dem vorwiegend xanthorotischen Tiere schwarz. Werden die Hautvertauschungen in Zwischenzeiträumen von 1—2 Monaten an denselben Tieren wiederholt, so gelingt es bei den der (trotz aller Vorsichtsmaßregeln großen) Infektionsgefahr entrinnenden Exemplaren, aus vorwiegend schwarzen Salamandern auf dem Wege der Transplantation wenigstens in Ansehung des Rückens vorwiegend gelbe, aus ursprünglich vorwiegend gelben auf demselben Wege solche mit fast schwarzem Rücken zu machen. Dabei bieten die Tiere nicht, wie man nach der viereckigen Form der Transplantate erwarten könnte, einen regelmäßigen gefelderten, wie gepflasterten Anblick dar, sondern das Verziehen der Wund- und Pfropfstückränder beim Ein-

heilen, sowie der Umstand, daß wenigstens an den unmittelbar aneinandergreifenden Rändern in höchstens Millimeterbreite, meist aber nur Bruchteilen hiervon, eine Diffusion der Pigmente zustande kommt, so zwar also, daß schwarzer Wundrand von gelbem Pfropfstück Spuren gelben Pigmentes mitbekommt und umgekehrt, verwischen die Schroffheit der regelmäßigen Begrenzungen und stellen nach und nach fast den gewohnten Anblick eines unregelmäßig gezeichneten, mit gelappten Flecken bedeckten, nur etwas narbigen Exemplares her.

Auf nassem bzw. trockenem Boden (Sand) treten dann wieder auf dem Transplantat sowohl wie auf dem Stammstück die uns bekannten Feuchtigkeitseffekte in Erscheinung, d. h. also es bilden sich dort im schwarzen Revier, hier im gelben Revier Inseln des jeweils andersfarbenen Pigmentes, was sich dem unbewaffneten Auge in der Nässe als Neuentstehung gelber Punkte, in der Trockenheit als Verdüsterung der gelben Flecke manifestiert. Es macht diesbezüglich gar keinen Unterschied, ob transplantierte oder Stammhaut vorliegt: beide werden in völlig übereinstimmender Weise von dem Prozeß, der die Feuchtigkeitseffekte auf das Farbkleid darstellt, betroffen.

Hingegen war ich in hohem Grade überrascht davon, daß die Farbenwirkung des Lichtes auf die transplantierten Stücke bis auf weiteres vollkommen versagte, während sie an den Zeichnungselementen der angestammten Haut desselben Exemplares, das auch Transplantate trug, ungestört vor sich ging. Erst nach etwa 14—15 monatiger Stagnation setzt die Farbenwirkung plötzlich, beinahe stoßweise, auch auf den gepfropften Hautflächen ein. Betrachten wir diese bemerkenswerte Erscheinung auf den einzelnen, hinsichtlich ihrer farbigen Lichtwirkung isolierten Böden.

Auf gelbem Papier vergrößern sich in typischer Weise die gelben Flecken der Stammhaut: wo sie auf ein transplantiertes Stück stoßen, machen sie Halt, als sei hier ein Hindernis zu überwinden, und schieben sich zunächst nur dem Narbenrand entlang weiter; wachsen aber schließlich doch über das Narbengewebe hinweg in die schwarze Farbe des Transplantates, bzw. verschmelzen mit ihm, wenn es gelb war. Doch habe ich nie die gegenseitige korrespondierende Fortsatzbildung als Einleitung zum Verschmelzen, wie sie sonst zwischen zwei gelben Flecken so charakteristisch ist, zwischen gelbem Stammfleck und gelbem oder gelb geflecktem Transplantat beobachtet: Verschmelzung tritt hier nur ein, wenn gleichmäßiges Breitenwachstum des Stammfleckes diesen in ganzer Ausdehnung

den Narbenrand hatte erreichen lassen. — Gelbe Flecke auf dem Transplantat und total gelbe Transplantate verharren hingegen auf dem gelben Papier in genau gleicher Größe und Gestalt, bis 1 Jahr und etliche Monate darüber verflossen sind; dann erst beginnt die Vergrößerung des gelben Bereiches auch auf der Pfropfhaut, und sie macht nunmehr auch an den Narbenrändern keinen Halt, sondern wächst unmittelbar ins schwarze Stammrevier hinein, bzw. verschmilzt mit dessen gelben Flecken unter typischer, korrespondierender Lappenbildung.

Auf schwarzem Papier verkleinern sich die Makeln der Stammhaut, nicht aber die der Pfropfhaut; erst nach ebensoviel Monaten, nach deren Ablauf gelbe Pfropfflecken sich auf gelbem Papier zu vergrößern beginnen, fangen sie auf schwarzem Papier an, sich zu verkleinern. Etwas weniger als diese Zeit, nämlich nicht ganz 1 Jahr, ist erforderlich, damit die schwarze Stammhaut ihr Melanin in total gelbe Pfropfstücke entsende und diese dadurch zweifarbig mache unter steter Einschränkung ihres gelben Bereiches. Zunächst aber macht auch das schwarze Stammpigment, wie auf gelbem Papier das gelbe, an den Narbenrändern Halt, die es von den Transplantatpigmenten trennen.

Auf den Erdsorten, gelber Lehm- und schwarzer Gartenerde, ist schön zu sehen, wie die Feuchtwirkung sogleich einsetzt, die Farbenwirkung aber ebenfalls erst nach etwa $1\frac{1}{4}$ Jahr. Es lieferte somit auch das Transplantationsverfahren, gleich wie das früher beschriebene Regenerationsverfahren, eine gute Kontrolle dafür, daß die auf den Erden sichtbar werdenden Farbveränderungen durch die farbigen Papiere und feuchten Sande richtig zerlegt wurden. Es liefert durch diese zeitliche Trennung ferner einen Ersatz für die von ŠEČEROV und v. FRISCH an ihren Fischen durchgeführten Versuche mit ausgeschnittenen und isoliert beobachteten Hautstücken, die beim raschen physiologischen Farbenwechsel ganz gut zeigen, welcher Anteil daran der selbständigen Sensibilität der Haut gebührt, während sie für den langsamen morphologischen Farbenwechsel nicht lange genug überleben würden.

Die interessante Tatsache, daß die reine Farbenwirkung erst in Erscheinung tritt, wenn geraume Zeit seit der Operation verfloß, während die Feuchtwirkung sofort beginnt, liefert hinwiederum eine brauchbare Revision für die Dunkel- und Blendungsversuche: sie läßt sich nämlich (obwohl ich das Narbengewebe zwischen Transplantat und Substrat nicht zu verschiedenen Zeiten histologisch untersuchte) kaum anders als in folgender Weise erklären: die verpflanzte

Haut heilt auf dem für sie vorbereiteten, wunden Substrat ein, d. h. sie wird alsbald mit Kapillargefäßen versorgt, mit Blut ernährt; aber sie tritt vorerst mit dem Substratgewebe noch nicht in merkliche reizleitende Verbindung. Viel später als die Blutgefäße wachsen Nervenfasern aus der Umgebung in das Pfropfstück ein, und nun erst bildet es mit dem Stammstück ein einheitliches Ganzes, nun erst können diejenigen Erregungswirkungen zustandekommen, die, wie die Blendungsexperimente lehren, sich lediglich durch Vermittlung des Zentralnervensystems manifestieren. Hingegen bedürfen jene Erregungswirkungen, die, wie ebenfalls die Blendungsexperimente lehrten, auch in Abwesenheit der photorezeptorischen Organe ablaufen, von vornherein nicht der Vermittlung des Nervensystems, sondern nur der allgemeinen Irritabilität des Protoplasmas, die also auch in der Haut zugegen ist, wo der sie auslösende Feuchtigkeitsreiz perzipiert wird.

Von höchstem Interesse müßte es sein, Salamander, die ihre gesamte Rücken- und Flankenhaut durch Transplantation gewechselt und fast ausschließlich solche von einerlei Farbe, entweder schwarz oder gelb, eingetauscht haben, dabei aber in neutralem Milieu lebten, also keinerlei Farbeninduktion erfuhren, zur Fortpflanzung zu bringen. Wie bereits früher beklagt, behält man aber nicht eben viele Exemplare, die wenigstens einen großen Teil ihrer Rückenhaut ausgetauscht erhielten, am Leben. Ich konnte nur ein Pärchen für bezeichneten Vererbungsversuch aufsparen, das der var. *taeniata* angehörte und ursprünglich bereits gelb gebändert gewesen, jetzt aber durch fortgesetztes Transplantieren schwarzer Rückenhaut von einer sehr wenig gezeichneten *forma typica* fast einheitlich schwarz geworden war. Die Tiere waren zu dem Zeitpunkt, als ihre Isolierung in einen Zuchtbehälter erfolgte, bestimmt noch nicht geschlechtsreif, das Weibchen konnte also nicht etwa bereits von einem andern Männchen in demjenigen Behälter, den es mit den gelb aufgefropften Tieren geteilt hatte, befruchtet worden sein.

Hingegen sah ich, als mit nächstfolgender Brunftperiode (Mai 1909) die Geschlechtsreife erreicht war, die gewünschte Kopulation eintreten; die Besamung war somit auf natürlichem Wege erfolgt, sie mußte nicht, wie im Regenerationsversuch, durch künstliche Injektion des Spermas vorgenommen werden. Am 16. November desselben Jahres warf dann das Weibchen, der von mir für *Salamandra maculosa* festgestellten Tragezeit von 6 Monaten entsprechend, 34 Larven, von denen 8 vor Metamorphose wegstarben. Die übrigen 26 ließen ein in bezug auf Vererbung vollkommen negatives

Resultat erkennen: alle gehörten der var. *taeniata* an, deren Charaktere ihre Eltern vor den Transplantationen zur Schau getragen hatten; waren zunächst fleckreihig, dann unterbrochen, zuletzt die meisten bereits ununterbrochen längsgestreift. Die transplantierte schwarze Haut ließ sonach in diesem, leider vereinzelt gebliebenen Falle jede Vererbungswirkung, jede Induktion der männlichen wie der weiblichen Gonade vermissen. Doch darf nicht übersehen werden, daß zum Kopulationstermin ein beträchtlicher Teil der schwarzen überpflanzten Hautstücke der verflossenen Zeit nach jenes zuvor näher beschriebene Stadium noch nicht erreicht haben konnte, wo sie mit dem übrigen Körper in reizleitende Verbindung treten, als deren Symptom auf farbigen Böden die durchs Auge vermittelten Farbenwirkungen des Lichtes begonnen haben würden.

Als mehr nebensächliche Bemerkung sei hier noch angeschlossen, daß mir nur homoioplastische Transplantationen (zwischen verschiedenen Individuen derselben Spezies) gelangen, wobei ich auf das Geschlecht keine Rücksicht nahm, also, wenn es mir gerade unterkam, auch Haut von einem Männchen auf ein Weibchen übertrug und umgekehrt, ohne einen Unterschied im Erfolg zu bemerken. Autoplastische Transplantationen (am selben Individuum) habe ich nicht vorgenommen; sie wären sicherlich ebensogut oder besser gelungen, hatten aber für meine Zwecke keinen Wert. Hingegen versuchte ich es mehrmals mit heteroplastischen Transplantationen zwischen *Salamandra maculosa* und *atra*; diese eben mißlangen stets. Da allenfalls die Farbe ein Hindernis sein konnte (ich wollte zuerst gelbe Hautstücke von *maculosa* auf dem Rücken von *S. atra* befestigen), begnügte ich mich nur des Prinzips halber mit gleichfarbiger Haut (schwarze Stücke von *S. maculosa* auf *S. atra* und solche von *S. atra* in schwarzem Bereich von *S. maculosa*), aber ebenfalls konsequent ohne Erfolg. Es steht dies im Einklang mit der bisher auf jedem Wege (natürlichem wie dem der künstlichen Befruchtung) fehlgeschlagenen Bastardierung des Feuer- und Alpensalamanders, die eben doch, wenn auch wahrscheinlich gemeinsamer Stammform entsprossen, gegenwärtig zwei wohlgetrennte Spezies, »gute Arten«, darstellen.

B. Transplantation von Ovarien.

Keineswegs mehr neu ist ein Lieblingsprojekt der Experimentalbiologen, die uralte Streitfrage, wie die Eigenschaften des Körpers in den Keim kommen, durch Gonadenüberpflanzung zu lösen. Ob Präformations- und Determinantenlehre, ob im Gegenteil Pangenesis

und Epigenesis Recht behalten, auf welche einfachere und schlagendere Weise sollte man dies dartun können als durch Austausch der Keimdrüsen zweier verschiedener reiner Rassen und Züchtung von Nachkommen aus solchen Tieren, die ein fremdes, aber funktionstüchtiges Geschlechtsorgan in sich tragen? — Groß ist denn auch bereits die Zahl der Versuche, die sich mehr oder minder offenherzig dieses hohe Ziel eingestehen; gering noch immer die Zahl der gelungenen Versuche, die, wenn man nur die unanfechtbaren, einwandfrei verwertbaren Erfolge in Rechnung zieht, beinahe auf Null zusammenschrumpft. Gewöhnlich gelangt das überpflanzte Organ gar nicht bis zur Funktionstauglichkeit: die Untersuchung beschränkt sich dann darauf, seine Lebensdauer und seine geweblichen Veränderungen am fremden Ort histologisch zu verfolgen. Oder es werden zwar Junge aus ihm erzielt, aber sie könnten möglicherweise nur aus Resten des alten, zuständigen Fortpflanzungsorganes, die bei der Operation zurückblieben oder nach der Operation regenerierten, herstammen. Ist auch das nicht zutreffend, so begegnen doch die zum Austausch benutzten Rassen mancherlei Zweifel: sind nicht rein oder nicht verschieden genug, mindestens in diesen beiden Beziehungen nicht durch genügend zahlreiche, kontrollierende Rein- und Bastardzuchten geprüft. Daß in der Tat einer oder der andere von diesen Einwürfen auf einen großen Teil der bisherigen »erfolgreichen« Gonadentransplantationen mit Berechtigung anwendbar sein muß, beweist schon das Widerspruchsvolle ihrer Ergebnisse: die einen sprechen sich für eine Beeinflussung, Umstimmung des fremden Keimplasmas durch das Soma der Tragamme aus, die anderen (meisten und exakter durchgeführten) dagegen.

Ich will es gern unterlassen, an den einzelnen, uns in der Literatur bereits vorliegenden Arbeiten die Möglichkeit der Einwände klarzulegen, um so eher, als ich es schon an anderer Stelle (1911) ziemlich erschöpfend getan habe; hier möchte ich mich vorwiegend, schon um das Räumliche meiner Abhandlung nicht ins Ungemessene wachsen zu lassen, mit eigenen Untersuchungen beschäftigen, denen durch jene vorhergehenden zum Teil schon der Weg vorgezeichnet war, die Fehlerquellen von Ursprung an zu vermeiden. Wie die meisten Gonadentransplantationen müssen sich auch die meinigen auf Verpflanzung der Eierstöcke beschränken. Die Hoden scheinen allgemein viel schwerer anzuwachsen und meist nur autoplastischer Übertragung (auf dasselbe Individuum) zugänglich zu sein; ich habe eine Versuchsreihe an der Geburtshelferkröte (*Alytes*) unter-

nommen, die auf bestem Wege ist, diese Schwierigkeit zu überwinden, — beim Salamander aber, überhaupt allen Urodelen, kommt ein Umstand hinzu, der es vollends unmöglich macht, mindestens zu Zwecken des Vererbungsproblems unmöglich, Testikel-Transplantationen vorzunehmen.

Dieser Umstand besteht im Vorhandensein mehrerer (bis 4) Testikelpaare, die sich über eine sehr ansehnliche Strecke der Leibeshöhle verteilen. Um sie alle zu entfernen, müßte man das betreffende Männchen in so großer Ausdehnung öffnen, daß dies mit Sicherheit seinen Tod herbeiführt. Selbst wenn ausnahmsweise einmal nur ein Paar Hoden vorhanden wären, müßte man die Laparotomie in voller Ausdehnung vornehmen, um nachzusehen, ob wirklich nicht mehr da sind; oft sind sie aber sehr klein und dann (außer bei vollständiger Sektion, die von vornherein nicht beabsichtigt, das Tier am Leben zu lassen) schwer zu sehen. Am häufigsten sind ganz junge Salamander wirklich nur im Besitze eines einzigen Hodenpaares: aber niemand kann dafür gutstehen, ob nicht später doch längs der Genitalleiste weitere Paare hinzukommen. Auf Verwendung von Männchen mit ausschließlich fremdrassigem Keimplasma mußte deswegen in den Salamanderversuchen verzichtet, dieser Mangel bei den Zuchten auf andere, später zu beschreibende Weise (durch Auswahl entsprechender Männchen), die freilich das Gelingen erschwerte, umgangen werden. Hingegen bieten die Weibchen für einwandfreien totalen Gonadenaustausch außergewöhnlich günstige Verhältnisse dar. Vor allem ist jederseits nur ein Ovarium vorhanden; dieses ist ferner so beschaffen, daß es keine breiige, leicht zerfallende (wie beim Huhn), oder verästelte, in der Leibeshöhle weitverzweigte Masse darstellt (wie bei den Faltern), auch bei der Operation nicht selbst angeschnitten zu werden braucht, sondern längs des Mesovariums leicht abgetrennt werden kann und dann in einem ganzen, konzisen Stück herausfällt. Nur selten ist das Mesovar so kurz, daß dies mißglückt und das Ovar selbst verletzt wird; dann habe ich solche Weibchen nicht in den Versuch einbezogen. Ein Zurückbleiben von Eierstockresten, die regenerieren konnten, war mithin vollkommen ausgeschlossen; aber auch ein eventuelles Regenerieren aus somatischem Materiale, das bei Amphibien von KUSCHAKEWITSCH nachgewiesen wurde, hat nicht stattgefunden. Dessen vergewisserte ich mich durch Bereithaltung einer Anzahl kastrierter Weibchen, denen nach Entfernung ihrer eigenen keine fremden Eierstöcke eingepflanzt wurden. Jedesmal, wenn bei einem Weibchen mit transplantiertem

Ovar ein Wurf zu registrieren war, seziierte ich einige einfach kastrierte Weibchen, und sie zeigten niemals die Spur einer Neubildung. — Endlich ist unschätzbar günstig, daß man für keine Verbindung zwischen transplantiertem Ovar und Ovidukt zu sorgen hat, bzw. um ihr Zustandekommen besorgt zu sein braucht; denn diese Verbindung besteht schon normalerweise nie, indem die reifen Eier nach dem Platzen der Follikel frei in die Leibeshöhle fallen und von hier erst mittelbar in die Tube des Eileiters gelangen. Es ist daher nicht so nötig, daß das verpflanzte Ovar genau an der Stelle anwächst, wo das normale gesessen hatte.

Des näheren war der Gang der Kastration und Transplantation folgender: die zwei Salamanderweibchen, deren Eierstücke man auszutauschen beabsichtigt, werden gleichzeitig in tiefe Äthernarkose versetzt, die mindestens 25 Minuten andauern soll; zwar darf die gesamte Operation höchstens 10 Minuten in Anspruch nehmen, aber es ist wichtig, daß die Tiere nachher noch eine Weile bewegungslos bleiben. Wie die Narkose am besten gehandhabt wird, möge man im Abschnitt über die Regenerationsversuche (S. 99) nachlesen; ihre vorsichtige Aufrechterhaltung mittels der Ätherkappe spielt hier eine besonders große Rolle. Über die Sterilisierung des Operationswerkzeugs brauche ich wohl nichts zu sagen, sie ist ja selbstverständlich, ebenso wie die Vorbereitung aseptisch gespülter Glasbehälter als Unterkunft bis zur vollendeten Wundheilung; bemerken will ich nur, daß ich es sowohl für Tiere wie für Instrumente zweckmäßiger befand, letztere auszukochen, statt sie einfach durch eine Flamme zu ziehen. Nach einigem Herumprobieren, die für Entnahme der Ovarien nötigen Einschnitte in der Bauch- oder Rückengegend anzubringen, bin ich ein für allemal dazu gelangt, je einen Schnitt auf beiden Flanken zu machen. Die Bauchoperation hat zwar den Vorteil, daß man mit einer einzigen Wunde auslangt, doch wird dieser Vorzug von viel größerer Infektionsgefahr und der Gefahr, große Venen zu verletzen, aufgewogen; auch Rückenwunden (nämlich tiefe, bis in die Leibeshöhle reichende, — nicht die zu Hautregenerations- und Transplantationsversuchen nötigen seichten Wunden) heilen schwer und machen öfter, wenn das Ovarium sich weit cranialwärts erstreckt, ein Abzwicken der Rippen erforderlich.

Bei den seitlichen Einschnitten ist es wichtig, sie gleich in richtiger Höhe, bzw. überhaupt in derartiger Lage anzubringen, daß sich das Ovarium bereits unmittelbar ihnen gegenüber befindet; man muß es nach dem ersten Scherenschlag, der Haut und Rumpf-

muskulatur auf einmal durchtrennt, sofort an seiner hellen, gelblich-weißen Farbe erkennen können. Obwohl man sich leicht einige Übung aneignet, die richtige Stelle zu finden — sie liegt meist im vorderen Drittel einer Geraden, durch die man sich die Ansätze der Extremitäten verbunden denkt, also etwas über halber Flankenhöhe mehr gegen die Vorderbeine zu —, so kann man sich doch leicht täuschen, da die Ovarien sehr verschieden groß sein können, ja sogar hinsichtlich ihrer Insertionsstelle in anterio-posteriorer Richtung variieren. Als untrüglichstes Orientierungsmittel benutze ich jetzt folgendes: ich lasse die beiden, jeweils zu einem Austausch bestimmten Weibchen 8—14 Tage ohne jede Nahrung; sie sind dann genügend entfettet, ihr Rectum so weit entleert, daß man die Ovarien, falls sie nicht gerade auf dem Tiefenpunkt ihrer periodischen Entwicklung stehen, durch die leicht zwischen den Fingern hin- und hergewalkte Haut tasten kann. Und zwar geschieht dies, wenn die Tiere bereits narkotisiert sind; gerade die Äthernarkose eignet sich vorzüglich dazu, weil sie den Muskeltonus aufhebt, Haut und Rumpfmuskulatur schlaff macht, so daß man jedes größere, härtere innere Organ bei einiger Übung durch Greifen zu erkennen vermag. Dabei ist natürlich größte Vorsicht und Zartheit geboten; wird dennoch der Follikelapparat etwas gequetscht, so hat das für das spätere Gedeihen eines so enorm regenerationsfähigen Gewebes am Orte seiner Überpflanzung weiter nichts zu bedeuten. Von selbst abgemagerte Tiere können die durch jene Fastenzeit hergestellten nicht ersetzen; denn sie könnten krank und kraftlos sein, was bei den anderen, wenn sie nur vorher gut ernährt waren, nicht der Fall.

Hat man sich in beschriebener Weise orientiert (vorher muß die Sache natürlich öfter geprobt worden sein, zuerst an frischen Kadavern, dann an wertlosen lebenden Tieren), ferner die Schnittgebiete mit Äther abgerieben und mit kaltem destilliertem Wasser gewaschen, so genügt ein Spalt von 6—8 mm Länge, um das ganze Organ mit stumpfer Pinzette, oder noch besser einem gebogenen stumpfen Haken (auch HARMS 1911 an Tritonen), hervorzuziehen und längs des Mesovars mittels geraden Scherchens abzuschneiden. Früher pflegte ich das Mesovar mit elektrischem Kauterisator durchzubrennen, fand aber, daß dann die Anheilung des Transplantates nicht so gut gelingt. Ist das Mesovar so kurz, daß es das Vorziehen nicht gestattet, so gilt die Operation als mißglückt. Während des Vorziehens ist der Spalt durch 1—2 Sperrpinzetten offen zu halten. Das herausbeförderte Ovar kann für den Augenblick, währenddessen

die Operation auf der andern Flanke und dann auf beiden Flanken des andern Tieres wiederholt wird, in die Wunde zurückgeschoben, aber auch auf ein steriles, trockenes Uhrschälchen gelegt werden. Um die Ovarien nicht zu verwechseln, bereitet man zwei Uhrschälchen vor und bezeichnet sie irgendwie, z. B. durch Unterlegen von schwarzem und gelbem Papier als zum schwärzeren und gelberen Tiere gehörig.

Nun erfolgt die Transplantation. Ob rechtes Ovar wieder rechts zu liegen kommt oder links, ist gleichgültig. Wohl aber spielt die Größe, der Ausbildungszustand eine Rolle: kleine Ovarien mit kaum mohnkorngroßen Eiern heilen leichter an, als große mit hirse- bis hanfkorngroßen Eiern. Eine bestimmte Jahreszeit, wann nur jene zu finden sind, läßt sich leider nicht angeben, dazu ist die Periodizität des Zeugungskreises von *Salamandra* nicht streng genug; man kann nur sagen, daß einerseits im Dezember, Januar (der im übrigen wegen langsamerer Wundheilung ungünstigsten Zeit), anderseits im Juni, Juli die kleinsten Ovarien gefunden werden, d. h. solche, die die kleinsten, unreifsten Eier enthalten. Aber auch dann begegnet es nicht selten, daß von den zwei geöffneten Tieren eins hochentwickelte, das andere unterentwickelte Ovarien besitzt; da auch ersteres neben den großen Eiern und platzreifen Follikeln, die nach Verpflanzung unfehlbar zugrunde gehen und resorbiert werden, ganz kleine besitzt, braucht man sich davon weiter nicht beunruhigen zu lassen, — nur empfiehlt es sich, von einem umfangreichen Organ nur ein sehr kleines Stück zu verpflanzen, das übrige nicht zu verwenden. Auch bei einem kleinen Organ ist es gut, es zum mindesten zu halbieren, aber beide Hälften können eingebracht werden. Die beiderseitige vollständige Operation (Kastration und Transplantation) nimmt man am besten gleichzeitig, d. h. bei gleicher Operationsgelegenheit, vor; es bedeutet kaum eine Schonung, etwa die eine Seite um ein paar Wochen oder Monate früher zu erledigen, als die andere.

Die Stücke werden mit stumpfer Pinzette ungefähr an die Stelle geschoben, wo sich das angestammte Ovar befand, und nun kommt als letzte, aber schwierigste Manipulation das Anlegen der Naht aus feinsten sterilisierter Nähseide mit recht kleiner chirurgischer (krummer) Nadel. Im günstigen Falle kann die Naht gleichzeitig den Wundspalt (Haut samt Rumpfmuskeln in einem) verschließen und jedes eingebrachte Ovarialstück wenigstens mit einem Stich an der dorsalen Leibeswand (am Peritoneum) befestigen. Ist dies infolge minder günstiger Lage des Wundspaltes unausführbar oder wurde

bei Vorhandensein eines recht breiten Mesovars die fürs Gelingen eigentlich unnötige Rückbefestigung an letzterem versucht, so wurden nur die Ovarienstücke angenäht, die äußere Wunde aber gar nicht vernäht, sondern mit 2—3 Klammerchen zusammengeschlossen. Einige Tropfen Collodium, über die Wunde geträufelt, schaden keinesfalls und helfen, der Wunde Infektionen fernzuhalten und ihr das Aufplatzen zu erschweren. Als ganz unpraktisch befand ich die Anwendung irgendwelcher Pflaster, die auf der Salamanderhaut nie halten wollen. Unmittelbar nach Operation empfiehlt sich abermalige, sehr sanfte Waschung mit ausgekochtem, kühl gewordenem Wasser, das wegen darin verbliebenen Äthers auch die Mundhöhle durchfließen soll. Nach etwa 8 Tagen können Klammern wie Nähte entfernt werden, bzw. letztere fallen oft auch selber heraus.

Mittlerweile stehen die Glasgefäße mit den frisch operierten Salamandern an einem finsternen, kühlen Ort, — etwa im Keller, bei uns in der »Trockenzisterne«, in deren unterirdischem Becken sich die Normalzucht unserer Grottenolme befindet. Hier herrscht gerade die richtige, für gutes Fortschreiten der Wundheilung ausreichende, dabei sehr gleichmäßige Temperatur (12—14° C.) und hohe Luftfeuchtigkeit, die es erspart, die Glasbehälter noch besonders mit (vielleicht Infektionskeime bergendem) Wasser zu speisen. Doch müssen sie wegen der sich ansammelnden Exkremente 1—2 mal täglich mit gekochtem, wieder abgekühltem Wasser gespült werden. Das Wichtigste aber ist es, daß sich die Salamander nach der Operation, auch nachdem die Narkose längst vorüber ist, fast gar nicht bewegen; wie wir bei den Dunkelversuchen (S. 84) hörten, wird nun dies durch ihre Versetzung in völlige Finsternis mit automatischer Sicherheit erzielt; und es ist nur darauf zu sehen, daß sie ins Dunkel kommen, ehe sie ganz wach werden, weil sie sonst doch noch eine Weile umherkriechen. Tiere, die man etwa während der Operation in Rückenlage (mit Bauch nach oben) gebracht hatte — zuweilen erscheint dies ja bequemer —, bringt man nachher vorsichtig sofort in normale Lage zurück. Futter erhalten die Tiere erst nach vollständiger Heilung der äußeren Wunde, also keinesfalls vor Ablauf einer Woche; im Finsternen und obendrein noch an den Operationsfolgen leidend, würden sie ohnehin nichts fressen. Beim Herausnehmen der Nähseide und Abnehmen der Klammern, welches, wie bemerkt, nach etwa 8 Tagen stattfindet (man muß natürlich genau zusehen und länger warten, falls sich noch offene Stellen zeigen, ev. das Collodiumhäutchen erneuern), erfolgt zugleich die Rückversetzung der Glas-

behälter ans Licht, deren Einrichtung nunmehr durch einen Porzellanpf mit etlichen Mehlwürmern und einen flachen (!) Badenpf bereichert wird. Aber noch mindestens eine weitere Woche verbleiben die glücklich Operierten in diesen »Sanatorien«, ehe sie definitiv in entsprechende Versuchsterrarien mit Erden, Moos usw. übersiedeln. Sollte ein oder das andere Tier die freiwillige Nahrungsaufnahme verweigern, so schreitet man zu sehr vorsichtiger und mäßiger künstlicher Nahrungszufuhr, wie im Abschnitt »Dunkel- und Blendungsversuche« (S. 85) angegeben.

Ich habe noch nichts über die Auswahl der zu den Ovarientransplantationen verwendeten Weibchen gesagt; man hat da drei Kategorien zu unterscheiden: 1) Unregelmäßig gefleckte (*forma typica*), mit Bevorzugung wenig gefleckter und Ausschluß sehr reichlich gefleckter. Diese Wahl dient zur Verdeutlichung der Versuchsergebnisse, wie gleich klar werden wird. — 2) Regelmäßig gestreifte (*var. taeniata*), mit Bevorzugung reich gelber und Ausschluß solcher, deren Längsbinden nicht vollkommen ununterbrochen verlaufen. Bezugsort: Vorwohle in Braunschweig. Also die gestreifte Naturrasse. — 3) Regelmäßig gestreifte, deren Eltern noch reich, aber unregelmäßig gefleckt waren, also der *forma typica* angehörten, und die ihren Zeichnungsreichtum der induktiven Wirkung gelben Untergrundes verdankten. Bezugsort: Wiener Wald. Also eine gestreifte Kunstrasse. — Die bloß fleckreihigen, doppelreihigen und einreihigen, sowie die einstreifigen (mittelstreifigen) Exemplare, die einer auf schwarzem Boden weiterbehandelten Gelbkultur bzw. auf gelbem Boden weiterbehandelten Schwarzkultur ihre Entstehung verdanken, und die entsprechenden Freilandformen wurden mit gutem Grunde einstweilen nicht in die Transplantationsversuche einbezogen. Es geschah diese vorläufige Ausschaltung im Interesse der Ergebnisdeutlichkeit; denn jetzt stehen einander nur die extremsten Rasseverschiedenheiten mit ausgetauschten Ovarien gegenüber.

Nun handelte es sich darum, mit der Befruchtung keine Versuchsfehler einzuschleppen, da leider die Heranziehung von Männchen mit ebenfalls vertauschten Keimstöcken aus den genannten technischen Gründen unmöglich war. Als erste und wichtigste Maßregel wurde beobachtet, die zum Ovarientausch erwählten Weibchen von klein auf, lange bevor sie geschlechtsreif waren, vom anderen Geschlechte zu trennen, so daß sie, nach der gelungenen Operation mit Männchen zusammengebracht, verläßlich jungfräulich sein mußten. Andernfalls nämlich wird Sperma unbekannter Herkunft in den

SIEBOLDschen Schläuchen (dem physiologischen Receptaculum seminis der dorsalen Kloakenwand) aufbewahrt und kann noch nach jahrelanger Pause unvermutet Trächtigkeit herbeiführen. Um die Geschlechter auf so frühen Stadien auseinander zu kennen, bediente ich mich mit Vorteil des von v. BEDRIAGA angegebenen Merkmals, wonach Vorder- und Hinterbeine des Männchens, nach hinten bzw. vorn an den Rumpf angelegt und gestreckt, einander mit Hand- und Fußteller berühren, die des Weibchens aber nur mit Finger- und Zehenspitzen; ebenso des 1904 von mir angegebenen Merkmals der relativen Schwanzlänge: Schwanz beim Männchen weit länger, beim Weibchen kürzer, ebenso lang oder doch nur wenig länger als der Rumpf. Es ist klar, daß beide Arten der Messung auf dasselbe hinauslaufen: nämlich die erheblichere Rumpflänge des Weibchens herauszufinden, — und ich begreife nicht, daß WUNDERER (S. 64) bei Durchmessung zweier Serien à 73 und 130 Stück von *Salamandra atra* es nicht hat bestätigen können. Übrigens gibt er die Maßzahlen selbst nicht an, auf Grund deren man erst sehen müßte, ob nicht auch bei ihm die relativen Schwanzlängen der Weibchen etwas geringer sind als die der Männchen, nur aber eben fast alle Schwänze bald weniger, bald mehr die Rumpflängen übertreffen. Bei ganz jungen Tieren werden allerdings die durchwegs kleinen, Unterschiede schwer erkennbar machenden Dimensionen für sichere Trennung hinderlich; aber selbst eine Fehldiagnose hat hier, in so kindlichem Alter, für unsere Zwecke gar nichts zu sagen; man braucht nur innerhalb der ersten 3½ Jahre (so lange dauert es, bis die Geschlechtsreife eintritt) die Untersuchung etwa halbjährlich zu wiederholen, und hat dann zuletzt bestimmt alle etwa nicht isoliert gewesenen Männchen noch rechtzeitig ausgeschieden.

Ist das operierte Weibchen geschlechtsreif geworden (viele wurden ja schon vor der Geschlechtsreife operiert, was wegen Kleinheit des Ovariums am besten, wegen Kleinheit des Tieres am schwierigsten ist, — andere aber erst nach Geschlechtsreife, um nicht etwa irgendwie, im positiven oder negativen Sinne, mit einer »sensiblen Periode« des Keimplasmas in Kollision zu kommen), so wird es mit dem ihm zugedachten Männchen zusammengegeben. Ungefähr die Hälfte von jeder Weibchenkategorie wurde mit dem gleichen, zur anderen Hälfte mit dem entgegengesetzten Farbentypus vereinigt.

Die Pärchen wurden entweder auf einer neutralen oder auf einer Bodenart gehalten, deren Farbe, um direkte Keiminduktion in

einer dem Anscheine somatischer Induktion günstigen Richtung auszuschließen, die zur Hauptkörperfarbe der Weibchen konträre war: stärkst gelbe Weibchen — also die mit geschlossenen Streifen — wurden demgemäß auf schwarzer Erde; Weibchen mit wenig Gelb — die unregelmäßig gefleckten — auf gelber Erde gepflegt. In den neuerdings gewonnenen Ergebnissen war noch die weitere Vorsichtsmaßregel gebraucht worden, alle Zuchten mit transplantierten Eierstöcken in dämmerigem Halbdunkel aufzustellen, wo die Tiere sich noch bereitwillig bewegen und fressen, wo aber, wie wir wissen (vgl. S. 23), keinerlei im Laufe der uns zur Verfügung stehenden Versuchszeiten sichtbar werdende Farbenveränderungen vonstatten gehen: diese Vorsichtsmaßregel nimmt Rücksicht auf die durch ŠEČEROV mitgeteilte Erfahrung, daß die gelben Flecken mehr Licht durchlassen als die schwarze Grundfarbe; es konnte also das Keimplasma stark gezeichneter Tiere, selbst wenn sie auf schwarzem Boden lebten, mehr Licht genießen und dadurch eine stärkere Gelbfärbungspotenz des vom wenig gezeichneten Tiere stammenden Keimplasmas, mithin den falschen Anschein somatischer Induktion hervorrufen. Dies um auch jene zu vergewissern, die trotz meiner Beweise, daß es sich um spezifische Farbenwirkungen handelt, an der Ansicht festhalten sollten, die Zeichnungsunterschiede seien nur durch das verschiedene Reflektierungsvermögen der Böden, also durch Wirkungen verschiedener Lichtintensität hervorgerufen.

Es ergeben sich nach alledem, was hier über die Versuchsanordnung gesagt ist, folgende Zuchtkombinationen mit »fremdovorigen« Weibchen, — jede davon a) auf schwarzem, b) auf gelbem, c) auf neutralem Boden und neuerdings durchwegs in einer fürs Zustandekommen von Farbeninduktionen ungentügenden Lichtmenge; was ich, um die folgende Übersicht nicht zu sehr zu belasten, nicht mehr wiederholen werde:

I. ♀♀ der forma typica (also Naturrasse).

1. Mit Ovar der var. *taeniata* (Naturrasse):

- a) ♂ forma typica,
- b) ♂ var. *taeniata* (Naturrasse),
- c) ♂ doppelstreifig (Kunstrasse).

2. Ovar von doppelstreifigem ♀ (Kunstrasse):

- a) ♂ forma typica.
- b) ♂ var. *taeniata* (Naturrasse),
- c) ♂ doppelstreifig (Kunstrasse).

II. ♀ ♀ der var. *taeniata* (Naturrasse), mit Ovar von forma typica:

- a) ♂ forma typica,
- b) ♂ var. *taeniata* (Naturrasse),
- c) ♂ doppelstreifig (Kunstrasse).

III. ♀ ♀ doppelstreifig (= *taeniata*, aber Kunstrasse), Ovar von forma typica:

- a) ♂ forma typica,
- b) ♂ var. *taeniata* (Naturrasse),
- c) ♂ doppelstreifig (Kunstrasse).

Begreiflicherweise übersteigt es die Kräfte eines einzelnen Menschen, alle diese 12 oder, wenn wir noch die je dreierlei Böden in Betracht ziehen, gar 36 Kombinationen mit einer irgend größeren Menge von Versuchsexemplaren zu beschicken; denn man muß nur bedenken, daß die Sterblichkeit der operierten Weibchen keine geringe war und in den ersten Versuchszeiten 90% erreichte. Zwar setzte ich es durch, von sämtlichen Kombinationen wenigstens drei glücklich operierte Weibchen zu besitzen, aber mit größeren Zahlen arbeitete ich nur bei den interessantesten, d. h. für Nachweis einer somatischen Induktion ungünstigsten Kombinationen, sowie, als ein solcher Nachweis in bestimmten, sogleich zu erörternden Fällen trotzdem nicht abzuweisen war, bei denjenigen Kombinationen, die den Unterschied des Ergebnisses bei Zuziehung von Naturrasse und Kunstrasse herauszuarbeiten geeignet waren. Aus diesen beiden Gesichtspunkten ergeben sich als stark zu besetzende Kombinationen: I 1 b c, 2 b c; II a b; III b c. In diesen befinden sich gegenwärtig je 18—20 vollkommen ausgeheilte, fremdovarige Weibchen mit je 20 von der betreffenden Kombination erfordernden Männchen; in I 1 a, 2 a, III a je 3 Weibchen und, um die Aussicht auf Befruchtung zu erhöhen, eine relativ größere Zahl (je 9) von Männchen der erforderlichen Sorte; II a ist ausgestorben. — Eine weitere Vereinfachung der komplizierten und so vieles verschiedenartig behandeltes Material beanspruchenden Anordnung ergibt sich aber daraus, daß ich in Hinkunft das Halten auf differenten, farbwirksamen Böden gänzlich unterlasse, sondern die sämtlichen Transplantationsobjekte auf neutralem Boden in schwachem Licht führe. Ich kann nämlich das eine, allen Kombinationen gemeinsame Resultat hier gleich vorwegnehmen: die Boden- und Lichtbeschaffenheit nimmt nicht den geringsten wahrnehmbaren Einfluß auf die Beschaffenheit der aus transplantierten Ovarien hervorgegangenen

Jungen. Dieses Ergebnis stimmt vollkommen mit dem überein, das ich bereits für die Vererbung der Farbinduktionen gewonnen hatte, als es sich darum handelte, die Nachkommenschaft der künstlichen Farbtypen behufs einwandfreier Prüfung der Erbllichkeit einer neuerlichen direkten Induktion zu entziehen (vgl. besonders S. 36). Zum Überflusse aber ist ja der permanente Aufenthalt des Zuchtmaterials in gedämpftem Licht allein schon genügend, um alle etwa trotzdem noch georgewöhnten Neuinduktionen fernzuhalten.

Durchaus nicht sämtliche, oben als stärkstbevölkert aufgezählte Kombinationen haben aber bereits Resultate ergeben; wogegen anderseits auch unter den schwachbevölkerten Nachkommenschaft vorliegt. Es hängt dies mit den Zufälligkeiten zusammen, denen die Befruchtung bei operierten und deswegen oft nicht brünftig werdenden Tieren ausgesetzt ist; spielte das Weibchen dabei eine ganz passive Rolle, so müßten die Befruchtungen viel häufiger gewesen sein, denn die zugelassenen Männchen waren ja normale, nicht operierte Tiere, im Vollbesitz ihrer vitalen Kräfte, — aber auch dem Weibchen kommt während des Amplexus die aktive Aufgabe zu, den Spermatophor mit geöffneten Kloakenlippen aufzusaugen; tut es das nicht, so unterbleibt zwar nicht der Amplexus, den das vollbrünftige Männchen erzwingt, aber er bleibt unwirksam. So war meine Spekulation, durch eine Männchenüberzahl die Aussichten auf natürliche Befruchtung zu erhöhen, eigentlich eine verfehlte gewesen, soweit das Gelingen von den Weibchen abhing. Dazu kommt als weiteres Hindernis für zahlreichere erfolgreiche Begattungen, daß offenbar noch ein ziemlicher Prozentsatz zwar geheilter und selbst begattungswilliger Weibchen auszuschneiden ist, bei denen die Operation nur mit Bezug auf Lebenderhaltung des Tieres, nicht aber mit Bezug auf den Operationszweck, Lebenderhaltung des überpflanzten Eierstockes, gelungen ist; solche Weibchen empfangen zwar Spermatophoren, aber es sind keine befruchtungsfähigen Eier vorhanden. Sektionsbefunde ließen mich in der Tat auf derartige weibliche Exemplare stoßen, die in Wahrheit Kastraten geworden waren oder an Stelle des Ovariums nur noch ein tumorartiges, bindegewebiges Gebilde ohne Spur von Eiern besaßen. Dann konnte natürlich auch künstliche Sameninjektion, wie bei früherer Gelegenheit beschrieben (S. 35, 36), nichts helfen; ich hatte sie einigemal vorgenommen, ehe ich davon Kenntnis hatte, daß sie aus dem nachträglich durch Sektion erhobenen Grunde versagen mußte.

Aus dem eben Gesagten folgt nebenbei, daß die Kastration weib-

licher Tiere, sei sie nun prä- oder postpuberal vorgenommen, bei diesen keine wie immer gearteten, morphologischen oder funktionellen Ausfallerscheinungen nach sich zieht; nicht nur die Dimensionierung der Körperproportionen bleibt, wie vorhin S. 118 angegeben, sondern auch der Kopulations- und Rezeptionstrieb ist unverändert, sonst würde ja das kastrierte Weibchen nicht seine Kloake öffnen, um den Spermatophor in Empfang zu nehmen.

Die bis jetzt vorliegenden Fälle, wo aus transplantierten Ovarien Nachkommenschaft erzielt wurde, sind folgende:

1) Geflecktes Weibchen mit Ovar von in der Natur gefangenem, gestreiften Weibchen, befruchtet von in der Natur gefangenem, gestreiften Männchen (Kombination I 1 b): 37 Nachkommen, durchweg geschlossen gestreift; bei einem zweiten Wurf aus gleichem Spermavorrat 39 Nachkommen, ausnahmslos ebenso gestreift.

2) Gefleckte Weibchen mit Ovar von künstlich gezüchtetem, gestreiften Weibchen, befruchtet von künstlich gezüchtetem, gestreiften Männchen (Kombination I 2 c): 25 Nachkommen, durchweg gestreift, eins mit Unterbrechungen, die aber nichts zu bedeuten haben.

3) In der Natur gefangenes, gestreiftes Weibchen mit Eierstock von geflecktem Weibchen, befruchtet von geflecktem Männchen (Kombination II a): 26 Nachkommen, durchweg unregelmäßig gefleckt.

4) In der Natur gefangenes, gestreiftes Weibchen mit Eierstock eines gefleckten, befruchtet von aus der Natur stammendem, gestreiften Männchen (Kombination II b): 23 Nachkommen, durchweg unregelmäßig gefleckt; bei einem weiteren Wurf aus gleichem Spermavorrat 29 Nachkommen, ausnahmslos ebenso gefleckt.

Ein zweites Weibchen gleicher Kombination bringt 28 Nachkommen desselben Farbentypus zur Welt.

5) Künstlich gezüchtetes, gestreiftes Weibchen mit Eierstock eines gefleckten, befruchtet von geflecktem Männchen (Kombination III a — Taf. XV, Fig. 27): 25 Nachkommen, wovon 14 mit zwei in ihrer Symmetrie etwas gestörten Fleckenreihen, 11 ganz unregelmäßig gefleckt; bei späterem Wurf aus dem Spermavorrat derselben Begattung 31 Nachkommen, wovon 22 mit ziemlich regelmäßiger Fleckendoppelreihe, 9 unregelmäßig gefleckt.

Ein zweites Weibchen gleicher Kombination warf 31 Junge mit verschobenen Fleckenreihen (Taf. XV, Fig. 27), bei 8 davon kann kaum noch von Reihen gesprochen werden, sie sind daher am besten als »unregelmäßig gefleckt« zu bezeichnen; ein späterer Wurf aus gleichem

Samen liefert 32 Junge mit verschobenen, aber deutlichen Fleckenreihen.

6) Künstlich gezüchtetes, gestreiftes Weibchen mit Eierstock eines gefleckten, befruchtet mit in der Natur gefangenem, gestreiften Männchen (Kombination III b): zuerst 24 Nachkommen, wovon 19 mit geschlossenen, streng regelmäßigen Streifen, 5 regelmäßig fleckreihig; dann 28 Nachkommen, alle ausgesprochen gestreift, nur 7 davon mit geringfügigen Unterbrechungen in den Streifen.

Ein zweites Weibchen gleicher Kombination wirft 35 Junge mit unterbrochenen Streifen; ein drittes 33 Junge, 4 mit ununterbrochenen, 20 mit unterbrochenen Streifen, 9 mit regelmäßigen Fleckenreihen.

7) Künstlich gezüchtetes, gestreiftes Weibchen mit Eierstock eines gefleckten, befruchtet mit künstlich gezüchtetem, gestreiften Männchen (Kombination III c): erster Wurf 26 Nachkommen, zweiter Wurf 27, dritter Wurf 30 Nachkommen, alle mit vollkommen geschlossenen, streng regelmäßigen Streifen.

Zweites Weibchen: erster Wurf 17, zweiter 19 Nachkommen, alle gestreift; drittes Weibchen 28 gestreifte Nachkommen; viertes Weibchen im ersten Wurf 36, im zweiten Wurf 26 gestreifte Nachkommen. —

Die hier registrierte Zahl der Nachkommen beträgt durchschnittlich nur etwa 75% der Gesamtzahl geworfener Jungen, da ungefähr $\frac{1}{4}$ stets während der Larvenentwicklung zugrunde gehen. Überhaupt Nachkommen, und zwar durchweg Zahlen, die hoch genug sind, um Zufälligkeiten auszuschließen und die jeweils waltende Gesetzmäßigkeit erkennen zu lassen, haben somit geliefert die Kombinationen I 1 b, I 2 c, II a, b, III a, b, c. Sie lassen sich von dem Standpunkte aus, ob sie die Frage nach somatischer Induktion, nach Umstimmung des fremdrassigen, eingesetzten Eierstockes vom Soma her bejahend oder verneinend beantworten, in zwei Gruppen bringen:

Negativ lauten die Ergebnisse aus Kombination I 1 b, I 2 c, II a, b (oder, was dasselbe ist, die Fälle 1—4 unserer oben gegebenen Aufzählung); in all diesen Geburten ist die Nachkommenschaft so ausgefallen, als ob sie aus der Paarung des betreffenden Männchens mit dem Weibchen, von welchem die Eier ursprünglich herstammten, nicht mit jenem, welches sie nach der Transplantation zu tragen bekam, hervorgegangen wäre.

Positiv lauten die Ergebnisse aus Kombination III a, b, c (oder, was dasselbe ist, die Fälle 5—7 unserer obigen Detailaufzählung); in diesen Geburten kann die Nachkommenfarbe nirgendwoher so

ausgefallen sein, als durch einen Einfluß des abweichend gefärbten Körpers der Tragamme auf das ihr eingesetzte Keimplasma. 1911 hatte ich einzelnen, nunmehr vervollständigt wiederkehrenden Fällen der Kombinationen III a, b, c (5—7 der heutigen, 3—5 der damaligen Detailaufzählung, S. 14, 15 des Separatabdruckes) noch eine andere, freilich schon damals gezwungen lautende Deutung geben können, welche die Annahme somatischer Induktion einstweilen umging; eine Deutung, die das Ergebnis zum Teil bei Voraussetzung einer bestimmten Farbrassenzusammensetzung des Zuchtmaterials aus mendelistischen Spaltungserscheinungen, zum andern Teil durch Neuinduktion seitens der angewendeten Böden erklärt. Da sich aber letztere als unmöglich herausstellt und überdies durch die neue Versuchsanordnung (neutraler Boden, Dämmerlicht) ausgeschaltet erscheint, ferner die neu hinzugekommenen Würfe aus transplantierten Eiern sich einerseits genau in Richtung der damals publizierten bewegen, anderseits mit einem MENDELSchen Verhalten gar nicht mehr in Einklang bringen lassen, möge man auch noch so unwahrscheinliche Gametenzusammensetzungen berechnen, so bleibt eben tatsächlich nichts anderes übrig, als die Möglichkeit somatischer Beeinflussung des Keimplasmas und daher auch die Vererbung erworbener Eigenschaften im ursprünglichen Sinne (»Transmission-Konzeption« der modernen Genetiker zuzugeben.

Prüfen wir, was die Zuchtkombinationen, bei denen somatische Induktion zutage tritt, etwa Gemeinsames haben, so verfallen wir ohne weiteres darauf, daß es nur jene sind, wo die Tragamme ein Weibchen ist, dessen symmetrische Streifenzeichnung ein vererbtes Produkt der Haltung auf gelbem Boden, eine erst im Experiment angezüchtete Eigenschaft ist. Alle anderen Tragammen, deren Farbkleidmuster, möge es auch demjenigen dieses »Kunstproduktes« vollkommen gleichsehen, fertig aus der Natur übernommen ist, erwiesen sich für das Farbkleid der Jungen als unwirksam. Der aus den immer noch etwas spärlichen Fällen zu verallgemeinernde Satz würde also lauten: Somatische Induktion wird nur von einer neuen Eigenschaft ausgeübt. Auf die reizphysiologische und vererbungstheoretische Bedeutung dieses Satzes komme ich in Kapitel X »Theoretische Wertung« zurück. —

Vielleicht nämlich wird jetzt dem Leser manches aus den Zuchtergebnissen auch noch nicht genügend klar erscheinen: beispielsweise wie es kommt, daß in Fall 4, wo nach unserer Behauptung

keine somatische Induktion vorliegt, die Nachkommen gestreifter Tragamme mit »geflecktem« Ovar (man verzeihe mir diese abgekürzte Schreibweise) unregelmäßig gefleckt ausfallen, trotzdem sie von einem regelmäßig gestreiften Vater gezeugt wurden? Erst die nunmehr zu besprechenden, eine durchaus notwendige Ergänzung der Transplantationsversuche bildenden Kreuzungen können alles verständlich machen.

VI. Kreuzungsversuche.

(Taf. XV, Fig. 24—26, Taf. XVI.)

Besondere Sorgfalt verwandte ich darauf, die verschiedenen aus der Natur und im Experiment erhaltenen Rassen miteinander zu kreuzen: schon um ihrer selbst willen, noch mehr aber durch Aufklärung der bei den Eierstockstransplantationen erhaltenen Resultate versprochen diese Zuchten wichtig zu werden. So ist die richtige Wertung der GUTHRIESchen Hühnerzuchten mit verpflanzten Ovarien dadurch geradezu unmöglich geworden, daß er es unterlassen hatte, die zum Gonadenaustausch verwendeten Rassen miteinander zu kreuzen; denn daß DAVENPORT bei seiner Nachprüfung angestammtes Eierstocksgewebe regenerieren sah, ist natürlich kein Beweis dafür, daß dies in den Fällen von GUTHRIE ebenfalls geschehen sein müsse und seine Kücken nicht aus transplantiertem, sondern regeneriertem Eimaterial stammten. Ein einziger Kreuzungsversuch, und wir würden die ganze Sachlage mit einemmal viel klarer überblicken.

Was zunächst die Reinzuchten der zu den Transplantations- und Kreuzungsversuchen benutzten Rassen untereinander anbelangt — Reinzuchten, wie sie auch GUTHRIE, wenngleich in zu beschränkter Zahl, anstellte —, so kann ich aus einem Material von Jungtieren, das sich jetzt in der Tat schon auf viele Tausende beläuft, weil ja auch noch die Kontrollzuchten meiner Experimente über Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen dazuzählen, mit größter Sicherheit angeben, daß unter den Nachkommen der unregelmäßig gefleckten *forma typica* (Fundgegend: Wiener Wald) niemals gestreifte oder fleckreihige Exemplare auftreten, ebensowenig jemals unter den Nachkommen der regelmäßig gestreiften oder fleckreihigen *var. taeniata* (Fundort: Vorwohle in Braunschweig) jemals unsymmetrisch gefleckte Exemplare, die der *forma typica* gleichen. Es kommt vor, daß in einem von kontinuierlich gestreiften Eltern herstammenden Wurf einzelne Junge niemals dasselbe Stadium der Streifung (ohne

Bezeichnung des Einzel- pärchens	Rasse (Farbe)		Würfe je			
	des Vaters	der Mutter	Zahl	1. Wurf Farbe	Zahl	2. Wurf Farbe
A	} <i>typica</i>	<i>taeniata</i> (mit kontin. Str.)	21	<i>typica</i>	26	<i>typica</i>
B			18	<i>typica</i>	19	<i>typica</i>
C	} <i>taeniata</i> (kontin. Streif.)	<i>typica</i>	23	<i>typica</i>	24	<i>typica</i>
D			28	<i>typica</i>	28	<i>typica</i>
A ₁	} <i>typica</i>	doppelstreifige Kunstrasse (kontinuierlich)	20	} zweifach fleckreihig	22	} zweifach fleckreihig
B ₁			17		18	
C ₁	} doppelstreifige Kunstrasse (kontinuierlich)	<i>typica</i>	21	} zweifach fleckreihig	27	} zweifach fleckreihig
D ₁			19		24	
A ₂	} <i>typica</i>	mittelstreifige Kunstrasse (kontinuierlich)	25	} einfach fleckreihig	30	} einfach fleckreihig
B ₂			24		31	
C ₂	} mittelstreifige Kunstrasse (kontinuierlich)	<i>typica</i>	28	} einfach fleckreihig	32	} einfach fleckreihig
D ₂			22		27	
A ₃	} mittelstreifige Kunstrasse (Streifen stets	doppelstreifige Kunstrasse (kontinuierlich)	26	<i>typica</i>	30	<i>typica</i>
B ₃			19	<i>typica</i>	23	<i>typica</i>
C ₃	} doppelstreifige Kunstrasse	mittelstreifige Kunstrasse	30	<i>typica</i>	34	<i>typica</i>
D ₃			16	<i>typica</i>	25	<i>typica</i>
A ₄	} <i>taeniata</i> (Streifen immer	mittelstreifige Kunstrasse (kontinuierlich)	17	<i>typica</i>	20	<i>typica</i>
B ₄			27	<i>typica</i>	29	<i>typica</i>
C ₄	} mittelstreifige Kunstrasse	<i>taeniata</i>	26	<i>typica</i>	36	<i>typica</i>
D ₄			29	<i>typica</i>	—	—

¹⁾ Wir beobachten auch hier wieder, mit zwei Ausnahmefällen, daß nach jedem Wurf ansteigt oder mindestens gleichbleibt.

²⁾ Etwa 25%, die während der Larvenentwicklung eingehen, sind durch- hier sind nur die zur Konstatierung des Farbtypus verwendbaren, also minde-

eines Pärchens 3. Wurf		4. Wurf		Alle Nachkommen einer Kreuzungskombination	
Zahl	Farbe	Zahl	Farbe	Zahl	Farbe (Rasse)
30	typica	31 ¹⁾	typica	108 ²⁾	$\text{typica} \times \text{taeniata} = \text{typica}$ (dominant) [Taf. XVI links F_1]
22	typica	28	typica	87	
21	typica	35	typica	103	
31	typica	33	typica	120	
				418	
27	} zweifach	25	} zweifach	94	$\text{typica} \times \text{doppelstreifige Kunstrasse}$ $= \text{zweifach fleckreihig}$ (intermediär) [Taf. XVI rechts F_1 ; Taf. XV, Fig. 24, 25]
23	} fleckreihig	25	} fleckreihig	83	
28	} zweifach	33	} zweifach	109	
29	} fleckreihig	37	} fleckreihig	109	
				395	
35	} einfach	40	} einfach	130	$\text{typica} \times \text{mittelstreifige Kunstrasse} =$ $\text{einfach fleckreihig}$ (intermediär) [Taf. XV, Fig. 26]
38	} fleckreihig	38	} fleckreihig	131	
37	} einfach	42	} einfach	139	
31	} fleckreihig	—	} fleckreihig	80	
				480	
38	typica	—	—	94	$\text{doppel-} \times \text{mittelstreifige Kunstrasse}$ $= \text{typica}$ (»Atavismus«)
36	typica	37	typica	115	
—	—	—	—	64	
39	typica	—	—	80	
				353	
—	—	—	—	37	$\text{taeniata} \times \text{mittelstreifige Kunstrasse}$ $= \text{typica}$ (»Atavismus«)
—	—	—	—	56	
41	typica	—	—	103	
—	—	—	—	29	
				225	

der von HALBAN aufgestellten Regelmäßigkeit die Zahl der Nachkommen mit

schnittlich dazu zu addieren, um die Gesamtzahl der Nachkommen zu erhalten;
stets metamorphosierten Nachkommen berücksichtigt.

Unterbrechung der Streifen) erreichen, sondern zeitlebens darin etliche Lücken beibehalten, — über den Zeichnungsstil selbst aber, ob *typica* oder *taeniata*, kann nie der leiseste Zweifel bestehen. Diese Ergebnisse verstehen sich bei Anwendung neutraler, farbeninduktiv unwirksamer Böden; und ob die doppelstreifige Form aus der Natur oder dem Induktionsversuch stammt, ist hier gleichgültig: Gestreift und Gestreift gibt immer wieder Gestreift, auch wenn es eigentlich eine Kreuzung von Naturrasse und Kunstrasse war.

Man hätte damit früher wohl den Beweis für die »Reinheit« der Rassen für erbracht gehalten, und ich selbst züchtete so, weil ich ursprünglich dieser Meinung war. Wir wissen heute, daß die nötige Kenntnis von der genotypischen Zusammensetzung selbst eines in Reinzucht rein erscheinenden Ausgangsmateriales nur durch Anpaarung mit anderen Rassen, durch Bastardierungsanalyse zu gewinnen ist. Vorstehende Tabelle gibt eine Übersicht der *P*- und *F*₁-Generation. Man sieht, daß jede Kreuzungskombination mit je zwei (isolierten) Pärchen, beziehungsweise, da es gleichgültig ist, ob Vater oder Mutter diese oder jene Rasseneigenschaft tragen, eigentlich mit 4 Pärchen ausgeführt ist. Jedes Pärchen trägt als Orientierungszeichen einen großen lateinischen Buchstaben. Die Zahl der erhaltenen Nachkommen dürfte wohl allen berechtigten Ansprüchen genügen. Auch alle Kreuzungsversuche gingen, ebenso wie die Reinzuchten, auf farbenunwirksamen Substraten vonstatten; einzelne Proben übrigens, darauf abzielend, ob sich das Ergebnis z. B. auf gelber oder schwarzer Erde ändern würde, erbrachten neuerlich den Beweis für die Gleichgültigkeit des Untergrundes für das Zuchtergebnis, da die geschlechtsreifen Zuchttiere sich nicht mehr stark ändern, wenigstens nicht in so kurzer Zeit, und eine direkte Induktion auf das reifende und sich entwickelnde Keimplasma eben nicht stattfindet.

Es geht also aus dieser Tabelle zunächst nur hervor, daß die *forma typica* (unregelmäßige Fleckung) epistatisch oder dominant ist über die regelmäßige Streifung. Es besitzt jedoch dieses Merkmal, die Streifenzeichnung, die Eigenschaft der von GOLDSCHMIDT so genannten »relativen Potenz«, indem sie in andern Fällen der Fleckenzeichnung nicht vollkommen unterliegt: das Merkmalspaar erzeugt dann eine zwischenstehende Zeichnungsform, gewissermaßen Streifung und Fleckung kombiniert, indem die Flecken in zwei Reihen stehen. Es ist jedoch zu bemerken, was aus der Tabelle wegen Raummangel nicht hervorgeht, daß diese Doppelreihen meist nicht so streng symmetrisch verlaufen wie bei denjenigen fleckreihigen Tieren,

die noch rein in die var. *taeniata* entfallen, sondern mehr weniger verschoben sind. Immer aber bleibt ihre reihenweise Anordnung kenntlich. (Die genau symmetrisch fleckreihige Form der var. *taeniata* hat bisher in die Kreuzungsversuche, da sie zur Klärung der grundlegenden Beziehungen zwischen den Biotypen Verwirrung anrichten könnte, keine Aufnahme gefunden, sondern wo überhaupt symmetrisch gezeichnete Formen herangezogen wurden, geschah es mit geschlossen, ununterbrochen gestreiften). Man ersieht leicht, daß das vollkommene Zurücktreten der Streifung bei ihrer Kreuzung mit der Fleckung allemal dann statthat, wenn die zugezogene gestreifte Form der Naturrasse, var. *taeniata*, angehörte, wogegen bei Zuziehung der gestreiften Kunstrasse mittenstehende Formen herauskommen.

Nun verstehen wir auch Fall 4 (Seite 122) der Transplantationsversuche: die Elementareigenschaft »Fleckung« des dem *taeniata*-Weibchen eingesetzten Ovariums dominiert vollständig über die aus der Natur mitgebrachte »Streifung« des damit gekreuzten *taeniata*-Männchens. In Fall 5 hätten, wenn einfache Kreuzung von Ei $\times$ Samen in unverändertem Genotypus vorläge, lauter forma typica herauskommen müssen; es kommen aber teilweise Intermediärformen heraus, fleckreihige Tiere mit gestörter Symmetrie der Reihen, als ob Kreuzung des typica-Männchens mit der »kunstgestreiften« Tragamme stattgefunden hätte. In Fall 6 hätten wir ebenfalls lauter forma typica (Heterozygoten aus typica $\times$ *taeniata*) erhalten müssen; es erstehen aber lauter Nachkommen, die der *taeniata* angehören. In Fall 7 endlich müßten ohne somatische Beeinflussung Intermediärformen aus Fleckung $\times$ Streifung auftreten; das tatsächliche Ergebnis weicht mit lauter reinstreifigen *taeniata*-Formen abermals in Anlehnung an das Farbkleid der Tragamme davon ab.

Damit wäre der Aufklärung der bisherigen Transplantationsergebnisse, soweit Kreuzungsversuche dazu beitragen können, eigentlich bereits Genüge getan; ich fügte mehrere Kreuzungen, in denen die »mittelstreifige Kunstrasse« als eines der Elterntiere funktioniert, hinzu, und zog, wie die nächstfolgende Tabelle überblicken läßt, die meisten, auf voriger Tabelle ausgewiesenen Kreuzungskombinationen bis zur Enkelgeneration, woraus sich wiederum manches über den Unterschied in der Vererbungsweise der gleichaussehenden Natur- und Kunstrasse sowie über die Beziehungen der Färbungs-Allelomorphe bei den Salamandern überhaupt entnehmen läßt.

Noch darauf bezüglich, was die vorige Tabelle an der *P*- und *F*₁-Generation zeigt, sei zunächst daran erinnert, daß die Kunstrasse

mit dem einen, längs der Rückenmitte verlaufenden Streifen dadurch entsteht, daß die Nachkommen von Tieren, die auf schwarzem Boden den größten Teil ihrer Zeichnung verloren hatten, auf gelbem Boden heranwachsen. Untereinander gepaart, ziehen auch diese Tiere rein, d. h. ergeben wieder durchweg mittelstreifige Nachkommen. In Kreuzung mit der unsymmetrisch gefleckten *forma typica* ist das Ergebnis analog, als ob man letztere mit der doppelstreifigen Kunstrasse vermischt hätte: d. h. die Zahl der Streifen (im gegenwärtigen Falle die Einzahl) bleibt erhalten, doch ist jeder Streifen in eine Reihe von Flecken aufgelöst; die Reihe ist etwas verschoben, die Symmetrie der Farbverteilung daher gestört. Von einfach fleckreihigen Tieren, welche direkt als weiter auf schwarzem Boden gehaltene Nachkommen ebenso »schwarz behandelte« Eltern auftreten, unterscheiden sich jene intermediären Kreuzungsprodukte durch bedeutendere Zahl und Größe der (außerdem minder streng median liegenden) Flecken, so daß die Tiere trotz annähernder Beschränkung der Zeichnung auf eine mittlere Dorsalzone nicht arm gezeichnet erscheinen müssen.

Recht unerwartet kam mir das Kreuzungsergebnis zwischen doppel- und einfachstreifiger Form: ob Natur- und Kunstrasse, spielt hier keine Rolle, immer entsprechen die Nachkommen dieser symmetrisch (nur in einem Elter mit Überwiegen und Flankenlokalisation des Gelb, im andern Elter des Schwarz) gezeichneten Pärchen vollkommen unsymmetrisch gefleckten *forma typica*. Offenbar haben wir hier einen jener Fälle vor uns, wo zwei verschiedenen Rassen, deren jeder andere Stoffe fehlen, um die Merkmale der Stammform entfalten zu können, in der Mischung infolge gegenseitiger Ergänzung der Erbsubstanzen wieder die volle Reaktion des Typus ergeben — also ein Phänomen, das insbesondere an Hühnern, Tauben, Enten von den heutigen Genetikern gut studiert ist und von DARWIN als Kreuzungsrückschlag bezeichnet wurde. Von besonderem Interesse ist es hier, daß Rassen oder Formen, bei denen solches möglich ist, auch durch künstliche Induktion gewonnen werden konnten.

Ich gebe nunmehr tabellarisch das Ergebnis der Inzucht der durch Kreuzung gewonnenen Kindergeneration; die kleinen Buchstaben a, b, c, a₁, b₁, c₁ usw. weisen darin die Beziehung mit den großen Buchstaben A, B, C usw. der vorigen Tabelle nach, d. h. sie lassen erkennen, von welchen Pärchen der P-Generation die jeweils zur Zucht benutzten F₁-Tiere abstammen (ausnahmslos stammen sie aus dem jeweiligen ersten Wurf, weil seit Beginn dieser

Bezeichnung des Einzel- pärchens	Farbe und Rassenmischung der Eltern	Würfe je eines Pärchens			Alle Nachkommen einer Kombination	Verhältnis der Summen, auf 1 bezogen
		1. Wurf	2. Wurf	3. Wurf		
a	F_1 — typica (Heterozygoten aus typ. $\times$ taen.)	15 typ.	16 typ.	22 typ.	53 typ.	3,12 : 1
b		17 typ.	18 typ.	27 typ.	62 typ.	2,82 : 1
c		17 typ.	19 typ.	— typ.	36 typ.	3,27 : 1
d		23 typ.	20 typ.	28 typ.	80 typ.	2,96 : 1
					231 typ.	3 : 1 (Taf. XVI, links F'_2)
a ₁	F_1 — zweifach fleckreihig (Hetero- zygoten aus typ. $\times$ doppelstreifige Kunstrasse)	18	20	—	38	zweifach fleck- reihig, Symme- trie von Wurf zu Wurf mehr gestört Große Variations- breite, aber keine Spaltung (Taf. XVI, rechts F'_2)
b ₁		16	21	27	64	
c ₁		17	19	25	61	
d ₁		19	24	28	71	
					234	
a ₂	F_1 — einfach fleckreihig (Hetero- zygoten aus typ. $\times$ mittelstreifige Kunstrasse)	21	25	29	75	einfach fleck- reihig, Symme- trie von Wurf zu Wurf pro- gressiv gestört Große Variations- breite, aber keine Spaltung
b ₂		18	24	34	76	
c ₂		17	24	30	71	
d ₂		25	30	30	85	
					307	

Versuche nicht Zeit genug verstrichen ist, spätere Nachkommen geschlechtsreif werden zu lassen; aber das ist für das Ergebnis ziemlich einerlei).

Die Formen »typica« und »taeniata« haben sich also auch in F_2 als echt MENDELSche Allelomorphe benommen: »Fleckung« als epistatische Erbinheit (Dominante), »Streifung« als hypostatische, als Rezessiv. Die Aufspaltung geschieht um so mehr im theoretisch zu erwartenden Zahlenverhältnis, je größere Mengen von F_2 -Nachkommen in Rechnung gezogen werden können, und erreicht endlich in der Gesamtsumme sogar genau das geforderte Verhältnis 3:1. — Von der fertig gegebenen Naturrasse »taeniata« unterscheidet sich jedoch abermals grundlegend in ihrem Erblichkeitsverhalten die erst im Experiment gewonnene gebänderte Rasse; scheinbar ist es die gleiche Kreuzung, dem äußeren Anblick nach sind *taeniata* und jene Rasse, die gleichsam erst vor unseren Augen aus der gewöhnlichen *typica* entstand, nicht zu unterscheiden: während aber erstere ein reines Rezessiv ist, als solches in F_1 verschwindet, in $\frac{1}{4}$ von F_2 abspaltet, wird letztere schon in F_1 nicht völlig unsichtbar, und in F_2 bleibt die Mischung aus den beiden bastardierten Rassen unentwirrt. Hält man dies mit dem Transplantationsergebnis zusammen, wo nur die neu entstandene Rasse zur Beeinflussung der Keime befähigt war, so kann man wohl von einer stärkeren vererbenden Potenz ihres neu erworbenen Merkmales sprechen.

Hiervon gut zu unterscheiden ist aber die Stärke der Fähigkeit, sich dauernd zu konservieren, ihre Erhaltungskraft; wir beobachten nämlich jetzt an der nicht gespaltenen F_2 -Generation folgendes Phänomen: Dasjenige Merkmal, welches die Neuerwerbung darstellte, die symmetrisch verbundene Anordnung der Zeichnungselemente, flaut langsam ab; schon in den ersten Würfen der daraufhin untersuchten Pärchen ist es etwas, zunächst kaum merklich, schwächer, als es in F_1 war, und mit den folgenden Würfen nimmt, ohne daß irgendwelche Kontrainduktion mitspielte, die Störung der koloristischen Bilateralsymmetrie ständig zu. Nach meinen analogen Erfahrungen über das erbliche Verhalten erzwungener Fortpflanzungsanpassungen kann ich voraussagen, daß vielleicht schon in späteren Würfen von F_3 , sicher in F_4 von einer bilateralen Anordnung der Zeichnung bei den Abkömmlingen der Bastarde keine Rede mehr sein werde, — sie kehren vollständig in die beiden gekreuzten Rassen gemeinsame Ausgangsform »typica« mit unregelmäßiger Fleckung zurück.

Demgegenüber bietet auch die Enkelgeneration der Kreuzung *typica* $\times$ Mittelstreifung nichts prinzipiell Neues mehr. Auch die Salamander mit dem dorsalen Medianstreifen sind erst im Experiment aus typisch gefleckten entstannden; auch sie ergaben in erster Mischlingsgeneration zwischenstehende Blendlinge, und auch diese liefern in zweiter Mischlingsgeneration keine Segregation der gemischten Rassen. Auch hier endlich scheint, wie die zunehmende Störung der Farbensymmetrie von einem Wurf zum nächsten andeutet, die aus dem Milieu erworbene neuartige Zeichnungsanordnung zugunsten der Wiederherstellung der ursprünglichen Zeichnungsordnung im Abnehmen und schließlichen Verschwinden begriffen zu sein.'

Diese Tatsachen werden im X. Kapitel noch näher theoretisch zu werten sein; ehe ich das Kapitel der Kreuzungsversuche beende, muß ich aber noch einiger nebenbei gewonnener Bastardierungsergebnisse gedenken, die zwar für den derzeitigen Stand meiner Transformationsexperimente wenig Wichtigkeit haben, aber an und für sich einiges Interesse beanspruchen, weil sie zur Analyse des komplizierten Rassengemisches beitragen, das wir in Gestalt unserer häufigsten *Salamandra maculosa*-Phänotypen vor uns haben. Ich gebe die betreffenden Resultate nur ganz kurz wieder, ohne Angabe der näheren zahlenmäßigen Details. Vielfach sind diese Details ohnehin, soweit es nur die Zahl erzielter Nachkommen anbelangt, in beiden vorigen Tabellen enthalten, weil sich die hier gekreuzten Pärchen selbstverständlich nicht bloß in bezug auf das eine Merkmalspaar, das dort ziffernmäßig ausgewiesen wurde, unterschieden, sondern noch durch andere, in den Tabellen nicht verfolgte Merkmalspaare.

So rührt die »große Variationsbreite«, die ich in die letzte Kolonne der vorigen Tabelle hineinschrieb, vor allem von der wechselnden Menge des gelben Pigmentes her: viel Gelb, wenig Gelb bilden auch solch ein MENDELSches Merkmalspaar, das sozusagen in sämtlichen Kreuzungen mehr oder minder scharf ausgesprochen mit unterläuft und typischer Spaltung nach intermediärer F_1 -Generation unterliegt. Reich gezeichnete mit arm gezeichneten Tieren ergeben also mäßig gezeichnete Kinder, letztere untereinander weitergezogen ergeben reich zu mäßig zu arm gezeichnete Enkel im Verhältnis von 1:2:1, soweit es sich bei der Unscharfheit dieses Allelomorphes feststellen läßt; aber ungefähr stimmt es immer. Daraus folgt von selbst, daß auch »Viel Schwarz«, »Wenig Schwarz« ein ebensolches, in F_1 intermediäres Allelomorph bilden, denn der

Verteilung und Aufspaltung des Gelb folgend, besitzt auch bei einer daraufhin beobachteten Kreuzung F_1 mäßig, F_2 viel, mäßig, wenig Schwarz im Verhältnis von 1:2:1. Die Heterozygoten mit mäßig Schwarz sind natürlich dieselben wie mit mäßig Gelb; die Homozygoten mit wenig Schwarz sind dieselben wie die mit viel Gelb, und umgekehrt. — Wir wissen, daß die var. *taeniata* der forma *typica* hypostatisch ist; aber *taeniata* und *typica* sind der Regel nach auch durch das jetzt besprochene Allelomorph unterschieden, daß erstere mehr Gelb besitzt. Dieses behält in der Kreuzung nicht seine sonstige Korrelation zur *taeniata*, sondern Zeichnungsstil und Zeichnungsmenge gehen bei der Segregation ihre eigenen Wege. Wir bekommen bei Kreuzung einer ausgesucht reichgelben *taeniata* mit einer ausgesucht armgelben *typica* eine unsymmetrisch gefleckte (*typica*), aber relativ (mäßig) reichgelbe Tochter- sowie eine Enkelgeneration, bei der je 2 Exemplare ebenfalls unsymmetrisch und mäßig reich gefleckt sind, 1 Exemplar, das wiederum unsymmetrisch, aber sehr reich gefleckt; endlich eines, das symmetrisch und dabei arm gezeichnet ist (unterbrochene, sehr dünne Streifen oder Reihen kleiner, spärlich stehender Flecken). Oder aber das symmetrisch gezeichnete besitzt zugleich sehr viel Gelb (ununterbrochene, breite Streifen) und dafür eines von den drei unsymmetrischen das wenigste Gelb; dies ist sogar die häufigere Zusammenstellung, wie denn auch in der Natur die vorwiegend schwarzen *taeniata* am seltensten sind.

Ein drittes, meist in denselben Kreuzungen mit enthaltenes Merkmalspaar wird von der verschiedenen Intensität der gelben Farbe abgegeben. Hier gilt als Gesetz, daß jede höhere Intensität über jede geringere dominiert und sich letzterer in F_2 typisch nach der alternativen Vererbung wie 3:1 aufspaltet. So ist Orangegelb dominant über Zitrongelb, Strohgelb über Schwefelgelb, dunkles Chromgelb über helles. Wie sich ausgesprochenes Rot verhält, das wenigstens in derjenigen Form, wie es bei v. SCHWEIZER-BARTHS »var. *coccinea*« auftritt, gleichsam als höchste Intensität des Gelb aufgefaßt werden darf, zu welchem das rötliche Orange- und Strohgelb bereits hinüberführt, vermag ich nicht zu sagen, da ich derartige Kreuzungen nicht ausführte; ebensowenig wie solche mit isolierten, purpur- oder weinroten Flecken, die neben den gelben auftreten und mit ihnen (vgl. Kap. III, S. 20) nichts zu tun haben. Derartige Kreuzungen sind aber gegenwärtig an unserer Anstalt von anderer Seite aufgestellt worden. — Kreuzen wir eine dunkelgelb gestreifte *taeniata* mit einer hellgelb gefleckten *typica*, oder auch eine

dunkelgelb gefleckte *typica* mit hellgelb gestreifter *taeniata*, so ist das Kreuzungsergebnis in beiden Fällen das gleiche und folgende: F_1 ist durchweg dunkelgelb unsymmetrisch gefleckt; F_2 besitzt je 9 ebensolche, 3 dunkelgelbe symmetrisch gestreifte, 3 hellgelbe unsymmetrisch gefleckte Exemplare, 1 Exemplar ist hellgelb und zugleich gestreift. Ist überdies das Merkmalspaar »Viel — wenig Zeichnung« in der Kreuzung enthalten, so spalten Zeichnungsstil und Zeichnungsintensität abermals wie 9:3:3:1, Zeichnungsmenge unabhängig davon wie 4:8:4.

VII. Auf der Suche nach einer physiologischen Erklärung des morphologischen Farbwechsels.

So oft ich einem Besucher unserer Anstalt meine Farbsalamanderversuche zeigte, lautete dessen gewöhnlichste Frage, wie denn eigentlich das Zustandekommen der Gelbzunahme auf gelbem, der Schwarzunahme auf schwarzem Boden zu erklären sei, — er verstehe es nicht. Eigentlich durch diese stereotype Frage bin ich, das muß ich zu meiner Schande bekennen, darauf gekommen, daß hier überhaupt etwas zu verstehen sei, zumal der Vorgang sich ja nahe genug an die bekannten Farbanpassungen der Grundfische und Crustaceen anzuschließen schien; bin ich dazu gekommen, nach einer anderen Erklärung zu suchen als derjenigen, mit der ich mich bisher begnügt hatte: nämlich daß es Bedingungen gäbe, die den gelben, andere, die den schwarzen Farbstoff in der Haut meines Versuchsobjektes vermehren; diese seien durch schwarzen Untergrund und Trockenheit, jene durch gelben Untergrund und Nässe jederzeit willkürlich erfüllbar.

Es wurde mir aber alsbald klar, daß wir mit diesem vorläufig nicht weiter »erklärbaren« Axiom nur die physikalischen Voraussetzungen beherrschen, unter denen die Phänomene am Tier ablaufen; wie sie aber in ihm ablaufen, die physiologischen Bedingungen und Prozesse, kennen wir damit noch nicht. Einige Aufklärung haben uns diesbezüglich ja bereits die Dunkel- und Blendungsversuche gebracht: sie zeigten, daß die reine Farbenwirkung, die sich in Flächenvergrößerung des einen Farbenbereiches äußert, durch Vermittlung des Auges und Zentralnervensystems vor sich geht; daß hingegen die Feuchtigkeitswirkung, die sich in Entstehung von Pigmentinseln inmitten des Bereiches der anderen Farbe äußert, durch die lokale Sensibilität der Haut zustande kommt. Für beiderlei Wir-

kungen aber ist realisierender Faktor das Licht; Farbe und Feuchtigkeit sind dann erst determinierende Faktoren.

Ich glaube nun aber, daß die folgenden Ausführungen, die auf mikroskopischen Beobachtungen und Deduktion beruhen, die Handhabe dafür bieten könnten, noch um einen Schritt weiter zu gelangen.

Bevor ich auf diese Beobachtungen zu sprechen komme, möchte ich zwei Erklärungsmöglichkeiten, auf die man verfallen könnte, von vornherein ausschließen. Ich habe wohl bemerkt, daß fast alle jene, die meine Versuche sahen oder bei Vorträgen davon hörten, und die am Eingange dieses Kapitels zitierte Frage nicht stellten, sondern ihr Erklärungsbedürfnis mit dem Gesehenen oder Gehörten befriedigt wähnten, die mit der Umgebungsfarbe korrespondierenden Farbverschiebungen als das Zustandekommen einer echten Farbanpassung, also einer Schutz- oder Deckfärbung, nur ohne Mitspielen der Zuchtwahl, betrachteten. Da die Selektion, wie gesagt, nicht dabei in Frage kommen kann, so war es das Nächstliegende, WIENERS Prinzip der Farbenphotographie heranzuziehen. Dies ist ja tatsächlich in GADOWS Diskussionsbemerkung zu meinem Grazer Vortrag geschehen, worin ich selbst vorsichtigerweise von WIENERS Prinzip nichts erwähnt hatte. Es ist durchaus möglich, daß es bei einem andern Teil meiner (in Graz 1910 vorgetragenen — Literaturverz. KAMMERER 1911/12) experimentellen Farbanpassungen etwas zu tun hat, wo eine wirkliche Übereinstimmung zwischen Tier- und Bodenfärbung zustande kommt, so bei *Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*, *Bombinator pachypus*; nur eben auf den Salamander ist es nicht anwendbar, denn erstens stimmt die Farbe der gelben Zeichnung beispielsweise durchaus nicht mit derjenigen der Lehmerde überein, macht auch in keiner Versuchsreihe (abgesehen vom Ausbleichen der Flecken auf weißem Boden) Anläufe dazu: man kann eben nur sagen, beides ist gelb. Zweitens müßte doch wohl, damit von Farbenphotographie gesprochen werden könnte, in einheitlich gelber Umgebung sich eine gelbliche Tönung der Gesamtkörperfläche, soweit sie belichtet ist, bemächtigen, was nicht der Fall, weil doch gewisse Reviere unverändert schwarz bleiben. (Inwiefern dadurch die Stellung der Salamanderfarbe als protektive Färbung erschüttert wird oder unangetastet bleibt, ist S. 168 kurz erörtert.)

Unmöglich ist es auch, daß die Tiere, wie ein hervorragender Pflanzenphysiologe nach Besichtigung meiner Versuche erwog, von der Farbe des Substrates etwas in sich aufgenommen haben, ihre

korrespondierenden Farbveränderungen also eine Vitalfärbung darstellen. Im II. Kapitel (»Technik«, S. 12) wurde angegeben, wie dieser Einwand ausgeschlossen wurde, soweit Einverleibung färbender Substanzen auf dem Verdauungswege in Frage kommt: durch exklusive Ernährung mit Mehlkäferlarven, die aus ihren Futternäpfen nicht heraus- und deshalb mit dem Substrat nicht in Berührung kommen können. Blicke also nur noch der osmotische Weg durch die Körperoberfläche. Aber die Farben vermehren sich ja auch in Milieus, die gar nicht schwarz und gelb sind, sondern etwa naß und trocken; ferner ist hier nochmals daran zu erinnern, daß Tierfarbe und Milieufarbe beim Salamander nicht übereinzustimmen brauchen, wie es bei Vitalfärbung wohl sein müßte. Gewiß kommt manche Farbenkopierung des Milieus durch das Tier auf solchem Wege zustande; 1908 habe ich zwei solche, von MEGUŠAR entdeckte Fälle mit Erlaubnis des Entdeckers vorläufig mitgeteilt, und erst kürzlich hat sie v. FEJÉRVÁRY um einen neuen vermehrt. Nur eben beim Salamander, in meinen Versuchen wenigstens, ist derlei ganz ausgeschlossen.

Im Anschlusse daran sei als Kuriosität noch erwähnt, daß ein Besucher mir angesichts der Papierversuche den Einwand machte, es könne die verschiedene chemische Wirkung dieser Papiere, nicht ihre Farbe, für die Farbveränderungen verantwortlich sein. Das heißt die Einwände aber doch wohl zu weit herholen, die Skepsis bis zur Sterilität treiben: auf gelbem Papier wird das Tier gelb, auf gelber Erde wird es gelb, — und es soll nicht die gelbe Farbe des Untergrundes mit der zunehmend gelben Farbe des Tieres etwas zu tun haben, sondern lieber in Lehmerde und Glanzpapier irgendein geheimnisvoller, beiden gemeinsamer Stoff stecken, der es bewirkt — ?! Ich sehe nicht ein, warum ich nicht solche Einwände, die mir bisher nur mündlich gemacht wurden, auch gleich vorbeugend hier widerlegen soll, da sie, wie man aus der Möglichkeit ihres Entstehens sieht, immerhin »Möglichkeiten« darstellen und sonst vielleicht früher oder später doch in der Literatur auftauchen würden. —

Nun aber zu dem Tatsächlichen. Längst ist bekannt und experimentell (wenngleich noch nicht widerspruchsflos) studiert, daß gewisse Fische, Cephalopoden, Crustaceen, ihre Färbung und Zeichnung je nach der Umgebung abzuändern vermögen, so zwar, daß sie letztere auf das täuschendste kopieren. Ebenso bekannt sind die physiologischen Ursachen dieses sympathischen Farbwechsels: im wesentlichen eine Kontraktion und Expansion der Chromatophoren, mit einem Worte Bewegungserscheinungen der gegebenen, in ihrer

Menge unverändert gebliebenen Pigmente. Aus der Natur dieses Farbwechsels als Bewegungsvorgang erklärt sich auch seine große Schnelligkeit: nicht Jahre, wie in meinen Salamanderversuchen, sondern nur Tage, Stunden oder Bruchteile von Stunden beansprucht er zu seiner vollkommenen Durchführung.

Wie schon durch die so sehr verschiedene Dauer angedeutet wird, ist der langsame Farbenwechsel, der an den Feuersalamandern zur Beobachtung gelangte, etwas ganz anderes: er beruht im wesentlichen auf Vermehrung und Verminderung bestimmter Pigmentarten, seine unmittelbare physiologische Ursache sind Zellteilungen, er ist daher kein Bewegungs-, sondern ein Wachstums-, bzw. zuweilen auch Involutionsprozeß. Wir dürfen diesen langsamen Farbwechsel als morphologischen jenem andern schnellen, dem physiologischen Farbwechsel gegenüberstellen.

Sicher als einer der ersten hat FISCHEL in seiner sehr bekannt gewordenen Kontroverse mit FLEMMING auf diesen bedeutsamen Unterschied aufmerksam gemacht; diese Kontroverse und ihre Lösung war es auch, die das merkwürdige Resultat zutage förderte, daß morphologischer und physiologischer Farbwechsel manchen äußeren Faktoren gegenüber gleichsam entgegengesetzte Wege einschlagen: Untersuchungsobjekt der Farbwechselversuche von FISCHEL und FLEMMING war die Larve des Feuersalamanders, und der aus den Resultaten hervorgehende Scheinwiderspruch bestand darin, daß der eine Forscher z. B. bei Wärme die Larven dunkler, der andere heller werden sah; analoges gilt für die Lichtintensität, gilt bei andern Objekten (Frösche) für die Feuchtigkeit. Die Aufklärung ergibt sich aus der Tatsache, daß derselbe Einfluß, der die Chromatophoren anreizt, sich zu kontrahieren, also das Tier heller werden zu lassen, bei längerer Einwirkung zu ihrer Vermehrung beiträgt, also schließlich zur Dunkelfärbung führt; und umgekehrt, daß ein Einfluß, der den Farbstoffträgern in den ausgedehnten Erschlaffungszustand überzugehen gestattet, wodurch das Tier dunkel erscheint, mit der Zeit ihre Resorption herbeiführt, also Hellfärbung des Tieres zum Endziel hat. Bei manchen Tieren sind beide Zustände der »Hellfärbung«, Kontraktions- und Resorptionszustand, ebenso morphologischer und physiologischer Zustand der »Dunkelfärbung«, nämlich Expansions- und Reproduktionszustand des Pigmentes, schon mit freiem Auge deutlich zu unterscheiden, weil sie das Tier nicht akkurat in derselben Farbe erscheinen lassen: z. B. kann der Kontraktionszustand eine gelbliche,

der Resorptionszustand eine bräunliche, der Expansions- eine schwarze, der Reproduktionszustand eine graublaue Gesamtfärbung bedingen u. dgl. Bei wieder andern Tieren aber ist die Unterscheidung nur auf mikroskopischem Wege möglich, und dazu gehört die Salamanderlarve. Ob eine solche Larve beispielsweise im grellen Licht kontrahierte Pigmentzellen besitzt oder in andauernder Finsternis zerstörte, ist ihr ohne weiteres nicht anzusehen.

Wird bei diesem Beispiel die verschiedene Natur von morphologischem und physiologischem Farbwechsel ein und demselben Faktor gegenüber deutlich, so zeigt sich in folgendem Fall durch das Zusammentreffen verschiedener Faktoren, wie die beiden Prozesse getrennte, unabhängige Wege einschlagen. Hält man Kröten (am besten *Bufo vulgaris*) oder Frösche (am besten *Rana temporaria* = *fusca*) auf farbigen Böden, z. B. denselben, die wir zuerst beim Salamander anwendeten (gelbe Erde, schwarze Erde), so bewirkt der morphologische Farbwechsel eine analoge Umfärbung, die aber hier weit vollkommener ist und eine wirkliche Farbanpassung bedeutet, indem sie zu strenger Übereinstimmung zwischen Boden- und Tierfarbe gedeiht. Zur bloßen Vermehrung des einen, Verminderung des andern Farbstoffes, die beim Salamander lediglich zu einer Verschiebung im Flächenbesitze seiner beiden hauptsächlichsten Pigmentsorten führen, kommt nämlich hier ein weiteres Moment hinzu: die sympathische Umfärbung bestimmter, vorhandener, aber mit dem Milieu ursprünglich nicht gleich gefärbter Pigmente. Es ist möglich, daß hier das WIENERSCHE Prinzip der Farbenphotographie zu seinem Rechte kommt. Doch das nur nebenbei, — eine besondere Abhandlung muß über die Farbanpassungen der Froschlurche berichten: jetzt sollte nur betont werden, daß Haltung auf farbigen Böden bei diesen Tieren zu einer noch vollkommeneren Übereinstimmung des Kolorits führt wie beim Salamander. Und dennoch ist letztere nicht immer gleich gut zu sehen, kommt z. B. gelegentlich von Demonstrationen, Vorträgen gewöhnlich lange nicht so gut zur Geltung wie die geradezu schematisch deutliche Farbverschiebung des Salamanders. So ein Frosch, eine Kröte des hellen Bodens braucht nur eine Weile im Wasser gesessen zu haben, so erscheint das Tier trotz seines tatsächlich geringeren Pigmentvorrates und Reichthums an lichterem Pigmenten allenfalls pechschwarz infolge totaler Ausdehnung der vorhandenen dunklen Chromatophoren; oder hat man ein auf dunklem Boden sehr dunkel gewordenes Tier, dessen Haut von Melaninen strotzt, etwa zu einer öffentlichen De-

monstration mitgenommen und es erschien noch eine Stunde vorher in dem seinem Pigmentreichtum entsprechenden Färbungszustand, so kann es im entscheidenden Moment infolge weitgehender Zusammenziehung seiner Chromatophoren lichter erscheinen als das helle, hell gehaltene Tier. Die vorübergehende Aufhebung der Farbenwirkung des Substrates erfolgt wahrscheinlich in all diesen Fällen, wie im letzterwähnten durch Schrecken, durch die Beunruhigung beim Einsetzen in die Demonstrationsgläser und beim Herumzeigen, so auch in jenem ersten Falle nicht durch Feuchtigkeit, nicht durch einen gegeninduzierenden äußeren Faktor direkt, sondern durch innere Faktoren, psychische Zustände. Beim Chamäleon und Anolis wird der ganze Farbwechsel fast ausschließlich nur noch von Erregung, Wohlbefinden, Mißbehagen, Angst, Zorn usw. beherrscht und diktiert. —

All diese Tatsachen hatten mich veranlaßt, im morphologischen und physiologischen Farbwechsel zwei fundamental verschiedene Vorgänge zu sehen, die miteinander nicht das geringste zu tun haben, ihre eigenen und, wie zuvor am Exempel der Salamandervlarve erklärt wurde, oft sogar konträren Wege gehen. Die häufige Verwechslung, die man ihnen in der Literatur infolge allzu vorwiegender Berücksichtigung des äußeren Anscheines hat angedeihen lassen, bestimmten mich insbesondere, die Gegensätze bei jeder sich bietenden Gelegenheit (z. B. KAMMERER 1910c) aufs schärfste herauszuarbeiten. Auf der Suche nach einer inneren Erklärung der bei den Salamandern wahrgenommenen Farbverschiebungen will es nun aber nachgerade scheinen, als sei auch hier kein Dualismus des Wesens vorhanden, sondern als sei durch graduelle Übergänge verbunden, was in den Extremen nicht bloß quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden erscheint. Ein gemeinsames Moment ist schon darin gegeben, daß Umfärbungen, Farbwechsel im Farbstoff selber, sowohl beim morphologischen als auch beim physiologischen Farbwechsel (nur hier wiederum schneller und reversibler als dort) vorkommen. Wichtig für unsern Fall sind die folgenden Momente:

Ich sagte knapp vorher, daß der morphologische Farbwechsel von *Salamandra* sich besser demonstrieren lasse wie der analoge von *Rana* und *Bufo*, weil dort der ihn durchkreuzende physiologische Farbwechsel keine Störungen verursache. Manifestation und anscheinender Mangel von physiologischem Farbwechsel sind aber nun nicht etwa Unterschiede, die sich zugleich mit den beiden Amphibienordnungen decken, denen *Salamandra* einerseits, *Rana* und *Bufo*

anderseits angehören, — den Schwanz- und Froschlurchen; sondern auch unter den Caudaten sind die Bewegungsphänomene der Chromatophoren sehr verbreitet, in hohem Grade z. B. in nächster Verwandtschaft des Salamanders bei den Wassermolchen oder Tritonen (*Molge*). Ja auch der Feuersalamander selbst äußert als Larve einen lebhaften Wechsel von Kontraktion und Expansion seiner Farbstoffzellen, und nur beim metamorphosierten Tier scheint der darauf beruhende rasche Farbwechsel gänzlich zum Stillstande gekommen zu sein. Bei einigem Nachdenken blieb es nicht eben wahrscheinlich, daß dem Salamander diese Ausnahmestellung von Rechts wegen zukomme, wahrscheinlicher war es vielmehr, daß sein physiologischer Farbwechsel durch irgendwelches sekundäre, zufällige Moment gehemmt oder versteckt sein möge.

Ein solches Moment besteht in der Tat in Gestalt der außerordentlich dichten Lagerung der Pigmente, sowohl des gelben wie des schwarzen. Schon makroskopisch geht dies daraus hervor, daß die tiefe Sättigung des Schwarz wie des Gelb nur eine Folge jener Zusammendrängung sein kann, denn bei der älteren Larve sind beide Pigmentarten schon vorhanden, nur noch nicht so dicht, und infolgedessen bringen sie es auch noch nicht zu derjenigen Intensität, die wenig später das verwandelte Tier darbietet: dessen Schwarz ist dort braungrau, sein sattes Chromgelb ist ein blasses Weißlichgelb. (Ausdrücklich sei nochmals bemerkt, daß ich mir hier keine Verwechslung des definitiven gelben Pigmentes mit dem golden irisierenden Pigment der Larve zuschulden kommen lasse, welches letzteres bei der Metamorphose resorbiert wird und schon von LEYDIG als wesensverschieden erkannt wurde.) Die dichte Lagerung der Pigmente beim fertigen Salamander könnte nun aber in diesem hohen Grade verhindern, daß Bewegungen seitens der Chromatophoren überhaupt noch ausgeführt werden können; wenn sie aber ausgeführt werden, so würde man dies nicht zu bemerken imstande sein.

Es gibt nun wirklich drei Stadien, auf denen mikroskopisch (auf dem jüngsten sogar makroskopisch) ein Wechsel von Kontraktions- und Expansionszustand des schwarzen wie des gelben Pigments gesehen werden kann. Das erste dieser Stadien ist die ältere, höchstens noch 4—6 Wochen vor der Metamorphose stehende Larve, die ja, wie wir gehört haben, neben den später resorbierten Larvenpigmenten bereits kleinere Vorräte der imaginalpigmente ihr eigen nennt. Jeder, der in dieser Zeit die Farbentwicklung, sei es auch nur mit freiem Auge, aufmerksam verfolgt — um Irrtümer auszu-

schließen, muß das an isolierten Exemplaren geschehen —, wird schon davon überrascht worden sein, daß bereits deutlich angelegte gelbe Flecken wiederum verschwinden, ja nahezu verschwinden können, um allerdings etwa anderntags wieder in voller Schärfe sichtbar zu sein; dasselbe ereignet sich mit den wolkenähnlichen Anhäufungen des Melanins, nur ist es fürs unbewaffnete Auge bei den gelben Flecken weitaus auffälliger. Schon schwache Vergrößerung klärt dies Verschwinden und Wiederauftauchen dahin auf, daß ersteres nur dem Kontraktions-, letzteres dem Expansionszustand der Chromatophoren entsprach, in Wirklichkeit aber keine so rasche Veränderung des Pigmentbestandes vor sich gegangen war. Die Expansion der gelben Chromatophoren kann durch Unterschieben gelben Papiers, ihre Kontraktion durch schwarzes Papier unmittelbar hervorgerufen werden. — Das zweite Stadium, auf welchem die Bewegungen der Chromatophoren gesehen werden können, fällt eigentlich mit dem ersten zusammen oder genauer in seine unmittelbare Fortsetzung: es ist der eben in Umwandlung begriffene Salamander, der bereits seiner negativ gewordenen Hydrotaxis zu folgen beginnt, aber noch offene Kiemenspalten und seine Pigmente noch nicht in definitiver Menge und Dichte besitzt. Das dritte endlich ist ein herangewachsener Salamander, bei dem die Pigmente infolge Unterernährung, Krankheit oder partiellen Albinismus nicht lückenlos aneinander stoßen. Nach einigem Suchen findet man dann auch hier geeignete Stellen, zumal in den Achselhöhlen, Kniekehlen, Schenkelbeugen, auf Kehle und Vorderbrust, in den Rinnen, die an den Flanken die einzelnen Somiten abgrenzen, wo sich die Pigmentbewegungen besonders durch elektrische Reizung u. dgl. nachweisen lassen; und zwar ist es diesmal das Melanin, welches sich leichter dazu hergibt.

Den eben bezeichneten drei Stadien ist also die Bedingung gemeinsam, durch die sie sich zum Nachweis des stattfindenden physiologischen Farbwechsels eignen: die relativ geringe Dichte der Pigmentlagerung. Wenn die nun folgende Deduktion richtig ist, so ist nicht nur überhaupt der Salamander seiner Ausnahmestellung in bezug auf Nichtbesitz eines physiologischen Farbwechsels enthoben, sondern es muß außerdem noch angenommen werden, daß die ihn bedingenden Zellbewegungen durch die Zusammendrängung des Pigmentes nicht aufgehoben, sondern höchstens eingeschränkt und unserm Auge entzogen werden.

Ich sagte vorhin, daß bei älteren Larven ein zeitweises schein-

bares Verschwinden bereits angelegter Imaginalflecken zu beobachten sei. Dieses zeitweise und scheinbare, durch Chromatophorenkontraktion hervorgebrachte Verschwinden wird aber zum dauernden, wirklichen, durch Chromatophorenvolution verursachten Schwund, sobald jene Larven permanent auf einem farbigen Boden gehalten werden, der eine Gegeninduktion der betreffenden Chromatophorensorte bewirkt, — z. B. also für die Träger des gelben Pigmentes ein schwarzer Boden. Und umgekehrt kann das durch Chromatophorenexpansion hervorgebrachte, zunächst vorübergehende Wiederauftauchen andauern, d. h. fürderhin durch keinerlei Kontraktionszustand mehr unterbrochen, und weiterhin von mächtigem Anwachsen des Fleckes hinsichtlich Intensität und Flächenraum gefolgt werden, sobald jene selben Larven permanent auf einem farbigen Boden gehalten werden, der eine Pro-Induktion der betreffenden Chromatophorensorte bewirkt, — z. B. also für die Träger des gelben Pigmentes ein gelber Boden. Die bloße Expansion ist dann in Reproduktion, in Vermehrung übergegangen.

Betreffs der Art und Weise, wie Chromatophorenbewegung, wenn sie progressiv ist, in Reproduktion, wenn regressiv aber, in Involution überschlägt, habe ich mir folgende Vorstellung gebildet:

Verharret die Zelle in einem Zustande der Ausdehnung, so muß derjenige Verlust an Kohäsion, der ihren schließlichen Zerfall, ihre Teilung auslöst, notwendigerweise früher eintreten. Und sind die äußeren Bedingungen so beschaffen, daß sie den Expansionszustand in Permanenz halten, so werden sich jene Teilungen häufiger, an einer größeren Zahl von Pigmentzellen, vollziehen und an deren Teilprodukten immer wiederholen. So käme dann eine rege Vermehrung derjenigen Zellen zustande, die eine bestimmte, von den Bedingungen begünstigte Sorte Pigment enthalten.

Verharret die Zelle in einem Zustande der Zusammenziehung, so muß der zur Teilung führende Kohäsionsverlust später eintreten; solche Zellen werden sich seltener teilen, schwächer vermehren. Mittlerweile wird der Raum, den sie bei regerer Reproduktionstätigkeit beansprucht haben würden, von den andern, sich schnell fortpflanzenden Zellarten ausgefüllt; so wird zunächst in mittelbarer Weise verhindert, daß sie sich ausbreiten. Aber auch in unmittelbarer Weise werden sie eingeschränkt, weil ihr andauernder Kontraktionszustand den gegnerischen Zellen (und zwar nicht bloß den Trägern des anderen Pigmentes, sondern allen Raum- und Nah-

rungskonkurrenten im Kampf der Teilchen) die Verdrängung und Einschmelzung erleichtern muß. Sie werden leichter eingengt, die Bedingungen ihres Stoffwechsels werden immer ungünstiger, ihre Involution beginnt innerlich mit ungenügender Nutrition und Respiration, wird äußerlich durch Resorption der klein, schwach gewordenen Zellen seitens der unablässig vordringenden anderen vollendet.

Diese Erklärung paßt auf alle Fälle, wo physiologischer und morphologischer Farbwechsel gleiche Wege gehen, d. h. dem farbwechselnden Tier das gleiche Aussehen geben; hier kann überall der physiologische Farbwechsel in beschriebener Weise den gleichsinnig gerichteten morphologischen bedingen, von ihm abgelöst werden. Es ist auch teleologisch einleuchtend, wie der physiologische Farbwechsel ein Provisorium darstellt, das dem Tiere die zweckmäßige Deckfärbung, so gut es geht, mit den vorhandenen Mitteln verleiht, ehe diese den veränderten Anforderungen gemäß gerichtet und umgestaltet sind. Die gegebene Erklärung paßt somit in erster Linie auf alle Fälle protektiver Färbung, zu denen letzten Endes auch unser Salamanderfall gehört; denn wenn auch, wie hervorgehoben, das Gelb der Unterlage durchaus nicht in seiner Nuance zu dem Gelb des Tieres passen muß, um letzteres zur Vermehrung zu bringen, das gelb gewordene Tier sich also nicht im strengen Sinne der Definition einer »Schutzfärbung« erfreut, so lehrt doch die Erfahrung: selbst auf einem anders gelben Grunde ist ein gelberes Tier schwerer zu sehen als ein schwarzes; es besitzt keine Deckfärbung erster Güte, aber eine gewisse Deckung gewährt ihm seine Färbung doch. Da jedenfalls unser Salamanderfall zu den Fällen gleichsinniger Richtung von physiologischen und morphologischen Farbwechsel gehört, so ist sein Zustandekommen, falls obige Erklärung richtig ist, plausibel geworden.

Trotzdem möchte ich mit wenig Worten noch derjenigen, einen Gegensatz dazu darstellenden Fälle gedenken, wo physiologischer und morphologischer Farbwechsel entgegengesetzte Wege einschlagen, d. h. dem Tiere unter gleichen Bedingungen ein gegensätzliches Aussehen verleihen. Ich will diese Fälle, wie sie in diesem Kapitel bereits in Gestalt der bei Wärme oder grellem Licht in Kontraktion geratenden und dennoch mit der Zeit vermehrten Salamanderlarvenpigmente Erwähnung finden, deshalb berücksichtigen, weil sie meiner vorhin formulierten Erklärung des Zusammenhanges zwischen beiden Farbwechselarten Abbruch tun könnten. Es wäre nämlich auch folgende Vorstellung zulässig:

Verharrt die Zelle in einem Zustande der Ausdehnung, so exponiert sie etwaign, sie schädigenden Einflüssen, sei es auch nur der in Druck und Zug geäußerten Raum-, der in Stoffentziehung und Produktion von Endprodukten des Stoffwechsels sich äußernden Nahrungskonkurrenz von Nachbarzellen, bei gleichbleibender Masse eine größere Oberfläche, — ein Mißverhältnis, daß desto mehr empfunden werden wird, je häufiger der Expansionszustand, wie wir es gehört haben, notwendigerweise zu Zellteilungen und darum abermaliger Oberflächenvergrößerung geführt hat. Die durch Absterben der davon betroffenen Zellen entstehenden Lücken werden von der konkurrierenden, alternierend jeweils desto besser gedeihenden Zellsorte ausgefüllt. Das beschleunigte Teilungstempo bewirkt aber auch, daß die Teilungsprodukte immer kleiner und damit etwaiger Resorption *ceteris paribus* immer zugänglicher werden.

Verharrt die Zelle im Zustande der Zusammenziehung, so ist sie vor diesen teils mittelbar, teils unmittelbar durch Oberflächenvergrößerung und -Teilung herbeigeführten Schädigungen bewahrt und kann sich deshalb, wenn auch nicht rascher vermehren, so doch dafür länger erhalten, immer vorausgesetzt, daß die in der früheren Erklärung supponierten, von ihrer geringen Oberflächenentfaltung begünstigten feindlichen Elemente nicht in zu unaufhaltsamem Vordringen begriffen sind.

Die verbreitete Meinung, daß Kontraktion dem Aktivitäts-, Expansion dem Inaktivitätszustande des Chromatophors gleichzusetzen sei, habe ich absichtlich nicht mit argumentieren lassen, da das letztere vielleicht gar nicht immer zutrifft, sondern zuweilen auch zur Herbeiführung und Beibehaltung der Expansion eine Reizung notwendig zu sein scheint. Für morphologische Folgen des physiologischen Farbwechsels käme das funktionelle Moment, insofern es eine Stärkung und Vermehrung der beanspruchten, Schwächung und Verminderung der nicht beanspruchten Zellsorte mit sich führen muß, natürlich noch sehr in Betracht.

Ich bin der Ansicht, daß die beiden, scheinbar so gegensätzlich lautenden Erklärungen für die morphologischen Folgen von Expansion und Kontraktion keine wirklichen Widersprüche involvieren. Gewiß kann Expansion manchmal als Endziel ein Überwuchern der betreffenden Pigmentzellensorte; ein andermal ihre schließliche, allzu-rascher Vermehrung und allzulanger Inaktivität folgende Vernichtung herbeiführen. Ebenso gewiß kann Kontraktion bisweilen eine Verdrängung der betreffenden Chromatophorenart; ein andermal ihren schließ-

lichen, durch Annahme von Latenzzuständen bei unausgesetzter funktioneller Beanspruchung gewonnenen Sieg bedeuten. Entscheidend dafür dürfte einzig und allein der Faktor sein, der beides, hier die Kontraktion, dort die Expansion auslöst, namentlich die Intensität und Dauer, mit der er einwirkt. Gemeinsam ist beiden Zuständen, daß ihr Übermaß an Energie- und Zeitaufwand für die betroffene Zellart verderblich endigt, förderlich hingegen ein gewisses Maßhalten, auch wohl ein gewisser Faktorenwechsel, eine die Konsequenzen nach positiver und negativer Richtung immer wieder einigermaßen kompensierende Unterbrechung des einen, wie des anderen, im großen und ganzen vorwaltenden, nur nicht die ganze Zeit aufs äußerste getriebenen Zustandes.

Es gibt experimentelle Stützen dieser Ansicht. Einen Fall erwähnte ich zu anderem Zwecke in der ROUX-Festschrift (KAMMERER 1910 c): Eidechsen bis zu 37° melanotisch werdend, von da ab höher Pigmentvermehrung in Pigmentzerstörung umschlagend. Andere Fälle sind den Farbwechseluntersuchungen von MAYERHOFER, v. FRISCH, ŠEĆEROV (1909), MEGUŠAR u. a. zu entnehmen: finster gehaltene Fische, Krebse zuerst dunkel werdend, dann Pigmentverlust eintretend.

Andere Abhängigkeiten, ob Kontraktion bzw. Expansion der Chromatophoren in weiterer Folge zur Vermehrung oder Einschränkung des in ihnen enthaltenen Pigmentes führen, ergeben sich natürlich aus dem Einflusse des jeweiligen Auslösfaktors auf die benachbarten, anderes Pigment führenden Chromatophoren und sonstige konkurrierende Gewebelemente: ob der verantwortliche Faktor letztere gleichzeitig begünstigt oder hemmt oder sogar schädigt, und in welchem Ausmaße dies alles eintritt. Hier muß natürlich noch eingehendes experimentelles und mikroskopisches, zellphysiologisches Studium einsetzen. Ich bin überzeugt, daß man mit seiner Hilfe zu dem Ideal gelangen wird, das im vorhin benutzten Beispiele der künstlich melanotischen Eidechse fast schon erreicht ist: den kritischen Punkt der verschiedenen Energiearten, bis zu welchem sie auf verschiedene Organismen- und Gewebsarten förderlich, von welchem ab sie auf dieselben schädigend einwirken, in Zahlen auszudrücken; oder, wenn wir strenger in dem von uns behandelten Spezialproblem bleiben wollen: ziffernmäßige Gradskalen zu finden, nach denen bestimmbar ist, ob und wann der physiologische Farbwechsel in einem morphologischen Farbwechsel positiven oder negativen Sinnes (der Kontraktion, Expansion folgende Vermehrung, Zerstörung von Chromatophoren) seine Fortsetzung findet.

VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1a) Der fertig entwickelte Feuersalamander (*Salamandra maculosa* Laur.) besitzt vier Arten von Pigment: ein (satteres oder blässereres) Gelb, ein (ebenso abgestuftes) Rot, ein besonderes, nur in kleinsten Ansammlungen vorhandenes Weißlichgelb und ein Schwarz (Melanin). Nie fehlen in der Natur das Schwarz und das Gelb, ersteres meist als Grundfarbe, letzteres als Zeichnung entwickelt, die einander auszuschließen suchen, in Durchgangsstadien aber, die oft jahrelang andauern, sich auch mischen. Bei Übereinanderlagerung des Gelb und Schwarz entsteht eine grünliche, bei Nebeneinanderlagerung eine düstergelbe Mischfarbe; erstere bedeutet in der Regel ein Durchgangsstadium zu reinem Gelb, letztere zu reinem Schwarz.

1b) Auch die ältere Salamanderlarve besitzt bereits das schwarze und das gelbe Pigment, nur in minder dichter Lagerung, so daß sich ansehnliche Chromatophorenbewegungen beobachten lassen, die das fertig entwickelte Tier nur mehr bei partiellem Albinismus oder lokaler Pigmentzerstörung durch Hunger oder Krankheit zeigt. Die ersten Makeln des gelben Pigments legen sich auf Augenlidern, Ohrdrüsen und Extremitätenwurzeln an. Exponiert man die Tiere einem gelben Boden, so hat dies Ausdehnung ihrer gelben Chromatophoren und weiterhin deren Teilung (Vermehrung) zur Folge; exponiert man sie schwarzem Boden, so erfolgt Zusammenziehung der gelben Chromatophoren und weiter deren Involution. Setzt man die Larven einer gelben Unterlage aus, so kontrahieren sich die schwarzen Chromatophoren ebenfalls und werden später resorbiert; setzt man sie aber schwarzer Unterlage aus, so expandieren und vermehren sie sich.

2) Die im Freien vorkommenden Feuersalamander sind Phänotypen, die sich in bezug auf ihr Farbkleid aus wechselnder Kombination und Aufspaltung hauptsächlich folgender Elementareigenschaften konstituieren: gradweise Abstufungen in der Menge des Gelb (des Schwarz); gradweise Abstufungen in der Intensität (Farbensattheit) des Gelb; verschiedene Arten des Zeichnungsstiles (symmetrisch, unsymmetrisch; Fleckung, Streifung). Je zwei Abstufungen der Farbenmenge und -Sättigung, sowie Fleckung und Streifung bilden miteinander ein allelomorphes Merkmalspaar, wobei stets die niedrigere Stufe der höheren hypostatisch (»rezessiv«) ist; das Merkmalspaar »mehr — weniger Farbe« geht dabei nach der gemischten Vererbung mit intermediären, die übrige Allelomorphe nach der alternativen Vererbung mit »dominanten« Heterozygoten. Hiervon macht

nur »Fleckung — Streifung« noch dann eine Ausnahme, wenn »Streifung« in der unter 14 angegebenen Weise neu hergestellt (im Experiment erworben) war, in welchem Falle intermediäre (statt dominante) F_1 -Mischlinge (Exemplare mit reihenweise stehenden Flecken) entstehen, die aber in F_2 nicht spalten, sondern unter langsamer, von Wurf zu Wurf wie von Generation zu Generation verfolgbarer Abschwächung des erworbenen Merkmals »konstant« bleiben.

3a) Die gelben Zeichnungselemente des Feuersalamanders zeigen auf gelben Böden (deren Nuance nicht mit dem Gelb des Tieres übereinzustimmen braucht) ein durch Zellvermehrung bedingtes (also morphologisches) Wachstum, indem sie amöboide Fortsätze gegeneinander entsenden, welche verschmelzen. Größerer Fleck entsendet dabei in der Regel größeren, mächtigeren wie längeren Fortsatz. So wird der Flächenraum, den das gelbe Pigment auf der Haut eines Salamanders einnimmt, im Verlauf mehrerer Jahre sehr vergrößert. Am stärksten ist dies auf denjenigen Körperregionen der Fall, die am meisten dem Lichte exponiert sind, also vorzugsweise auf der Oberseite.

3b) Auf schwarzem Boden hingegen erfahren die gelben Zeichnungselemente in ihrer weiteren Ausbreitung eine Hemmung, wie ein mitten aus gelbem Bereiche entnommenes Hautstück ergibt, das bei seiner Regeneration zwar kein schwarzes, aber auch das gelbe Pigment nicht wieder in voller Dichte, und seine spärlichen Mengen nur sehr langsam zu bilden vermag.

4a) Die schwarze Grundfarbe des Feuersalamanders zeigt auf schwarzem Boden ein morphologisches Wachstum, welches die andersfarbigen Zeichnungselemente konzentrisch einengt und allmählich ganz verdrängt; zuerst werden die am meisten exponierten Ausgliederungen (Fortsätze, Lappen) der gelben Flecken aufgezehrt, so daß letztere bei ihrer Verkleinerung eine immer mehr der Kreisform angenäherte Gestalt, zuletzt Punktform annehmen, ehe sie verschwinden. Am stärksten ist auch diese Farbenwirkung auf der am meisten lichtexponierten Rückenseite.

4b) Auf gelbem Boden hingegen erfährt die schwarze Grundfarbe eine Hemmung, wie mitten aus schwarzem Bereiche entnommene Hautstücke beweisen, die bei ihrer Regeneration zwar kein gelbes, aber auch das schwarze Pigment nur überaus langsam und locker zu bilden vermögen. Und wie ferner Hungertiere zeigen, bei denen zwar beide Pigmente geschwächt werden, das schwarze aber noch lebens- und teilungsfähig bleibt, wenn das gelbe schon zerstört ist; die hierdurch entstandenen Lücken vermag das Melanin auf gelbem Boden nicht dicht auszufüllen.

5) Auf weißem Boden bleiben Grundfarbe und Zeichnung in Form und Flächenraum konstant, nur erfahren die Zeichnungselemente eine beträchtliche Ausbleichung des Gelb bis zu blassestem Gelblichweiß, infolge der durch die starke Reflexion summierten hohen Lichtintensität. Sämtliche andersfarbigen Böden (Rot, Grün, Blau, Violett) sind für das Farbkleid des Salamanders völlig neutral, ebenso Dunkelheit und geringe Mengen von Licht.

6) In nasser Umgebung entstehen inmitten des schwarzen Hautbereiches isolierte Anhäufungen gelben Pigmentes, die als blaß- oder grünlichgelbe Punkte und Tupfen auftreten, allenfalls noch die Form von Tropfen (mit einem Fortsatz) oder kleinen Hufeisen (mit zwei Fortsätzen) annehmen, dann aber ihr Wachstum einstellen, das jetzt nur durch gelb gefärbtes Substrat befördert werden könnte. Am stärksten ist die Reaktion auf denjenigen Hautregionen, die am meisten der Feuchtigkeit ausgesetzt sind, also vorzugsweise auf der Unterseite.

7) In trockener Umgebung entstehen inmitten gelben Hautbereiches isolierte Anhäufungen schwarzen Pigmentes, die als Verdüsterungen oder, wenn lokal besonders rege stattfindend, als schwarze Höfe in gelben Zeichnungsbestandteilen auftreten und bis zur völligen Verdrängung des betreffenden gelben Elementes vorschreiten können. Am stärksten ist diese Reaktion auf denjenigen Hautgegenden, die am ehesten austrocknen, also auf der Dorsalseite.

8) Es gibt in der Natur gewisse Erdsorten, welche die Farb- und Feuchtigkeitseffekte künstlicher Böden in sich vereinigen: so bewirkt gelbe Lehmerde Vergrößerung nebst Vermehrung, schwarze Gartenerde Verkleinerung und zugleich Verdüsterung der gelben Bestandteile des Farbmusters. Da andere als die auf den farbigen und verschieden-feuchten Böden des Experimentes isolierten Erscheinungen sich nicht zeigen, so ist anzunehmen, daß etwaige chemische, molare und selbst Temperaturunterschiede der beiden Erden keine Rolle spielen. Schlüsse von diesen und andern Bodenarten auf das Aussehen des Salamanders und anderer Tiere dürfen aber wegen Komplexheit und Wandlungsmöglichkeit der Faktoren niemals in freier Natur (siehe die Resultate der Freilandterrarien), sondern nur bei ihrer konstant und permanent gestalteten Anwendung in engerem Gewahrsam unternommen werden.

9a) Regenerationsprozesse in der Haut beschleunigen die farbverändernde Wirkung der äußeren Faktoren, gleichwie das Einsetzen der letzteren während der Ontogenese, in beiden Fällen also während der Neubildung des nötigen Farbmaterials. Gelbe Haut regeneriert gelb, schwarze schwarz, scheckige scheckig, auf neutralem

Boden unter Einhaltung der Grenzen, auf gelbem unter Vorschieben des gelben Bereiches in den schwarzen, auf schwarzem unter Vorrücken des schwarzen Bereiches in den gelben; auf feuchtem Boden regeneriert schwarze Haut gelb punktiert, auf trockenem gelbe schwarz punktiert.

9b) Nachkommenschaft von Tieren, die nach und nach ihre den Farbeninduktionen zugängliche Haut unter Farbveränderung größtenteils regeneriert haben, unterscheidet sich nicht von derjenigen solcher Eltern, welche die analogen Umfärbungen ohne Hautregeneration absolviert haben (siehe Punkte 13, 14 der Zusammenfassung). Wird ein Hautstück von Regeneration betroffen, das vorher einen (wie immer bedingten) Farbwechsel durchgemacht hatte, so stellt das Regenerat zunächst noch einmal den vor diesem Wechsel vorhandenen Farbzustand her, ehe es in den neuen übergeht; auf farbenwirksamen Böden wird, je nachdem ob sie das betreffende Pigment begünstigen oder unterdrücken, jenes regenerative Durchgangsstadium entweder abgekürzt oder es tritt in Permanenz.

10) Die unter 3 und 4 aufgezählten Farbenwirkungen bedürfen zu ihrer Durchführung der Vermittlung der Photorezeptoren und des Zentralnervensystems: denn sie fehlen bei Lichtabschluß und bei geblendeten Tieren auch im Licht; auf transplantierten Hautstücken kommen sie erst zum Vorschein, sobald diese mit der Stammhaut in reizleitende Verbindung traten.

11) Die unter 6 und 7 aufgeführten Feuchtigkeitswirkungen hingegen sind das Werk der autonomen Sensibilität der Haut: bei Lichtabschluß gehen sie zwar nur sehr schwach vor sich, denn sie bedürfen, in wenig geringerem Grade als die Farbenwirkungen, einer gewissen Lichtmenge als realisierenden Faktor; aber bei hell gehaltenen geblendeten Tieren geschehen sie ungeschwächt, auf transplantierten Hautstücken beginnen sie sofort nach deren Anheilung.

12) Sowohl die Farben- wie die Feuchtigkeitswirkungen und bereits erblich fixierte Farbenverschiebungen, mögen sie einer Zunahme oder Abnahme welcher Pigmentart immer zustreben, hängen in ihrer Geschwindigkeit von der Temperatur ab; Temperaturerhöhung bringt daher in sonst unwirksamem Milieu sowohl vorwiegend gelbe wie vorwiegend schwarze Salamander hervor, beschleunigt und befördert das Gelbwerden auf gelbem, das Schwärzerwerden auf schwarzem Boden.

13) Sowohl die Farben- wie die Feuchtigkeitswirkungen vererben sich auf die Nachkommen, indem sie bei solchen Nachkommen, die denselben Faktoren von neuem unterworfen werden, sogleich ver-

stärkt, bei jenen, die in unwirksamem oder entgegengesetzt wirksamem Milieu empfangen, geboren und aufgezogen werden, allmählich abgeschwächt wieder auftreten. Das individuelle Farbenerleben beginnt bereits bei der Larve; irgendwelche intra-ovariale oder intra-uterine Induktion konnte nie aufgefunden werden.

14) Hat die eine von beiden Pigmentarten bei den Eltern ganz besonders starke Ausbreitung erfahren (in einem Maße, wie es stets nur durch die Wirkungen farbigen Untergrundes, nicht durch die nasser und trockener Umgebung allein möglich ist), so erfolgt bei den Kindern eine sekundär bilateral-symmetrische Aufteilung der erworbenen und vererbten Farbstoffe: dabei erscheint, die Dorsalseite in Rechnung gezogen, stets die vorherrschende Farbe an den Flanken, die zurücktretende in der Rückenmediane zusammengedrängt. Betrachten wir wie üblich das Schwarz als Grundfarbe, das Gelb als Zeichnung (obwohl sich dies bei *forma typica* herrschende Verhältnis an den extremen Vertretern der Gelbkultur häufig umkehrt), so erzeugen also solche Eltern, die auf gelbem Boden vorwiegend gelb geworden waren, Nachkommen mit 2—4 (auf neuerdings gelbem Boden bald zu kontinuierlichen Binden verschmelzenden) Fleckenreihen längs der Flanken und Rückenseiten, — Rückenmitte vorläufig schwarz; jene Eltern aber, die auf schwarzem Boden vorwiegend schwarz geworden waren, Nachkommen mit einer einzigen (auf gelbem Boden später zum Streifen zusammenfließenden) Fleckenreihe längs der Rückenmitte, — Rückenseiten und Flanken schwarz.

15) Doppelt fleckreihige Exemplare, die auf schwarzem Boden Verkleinerung und Ausmerzung einzelner Flecken erfuhren, lassen die Reihen neuerdings zu Bändern verschmelzen, wenn sie rechtzeitig auf gelben Boden gebracht werden; geschieht diese Übertragung so spät, daß die Längsentfernung der Flecken in den Reihen für Verschmelzung zu weit geworden, so reicht hierzu oft noch die Querdistanz aus, und so entstehen bei günstiger Fleckenlagerung regelmäßig quergebänderte Salamander. Bei einer dafür weniger günstigen Lage kann gemischter Modus eintreten, — stellenweise Längs-, stellenweise Querverschmelzung, wobei manchmal ein und derselbe Fleck als Mittler zu seinem Längs- und Quernachbar dient und Entstehung rechtwinkliger, T- oder noch komplizierterer buchstabenförmiger Zeichnungen veranlaßt; oder, wenn die Flecken bereits so spärlich stehen, daß sowohl die Quer- wie die Längsdistanz keine geregelte Verbindung mehr gestattet, wachsen sie zu schrägen und krummen Schnörkeln und Schleifen aus. Die Entfernung, auf welche hin

chemotropische Anziehung zwischen zwei Flecken, so daß sie endlich verschmelzen, noch stattfindet, darf 10 mm nicht übersteigen.

16) Sowohl durch dies ziellose Auswachsen isoliert stehender Flecken, als auch durch Querbrückenbildung an kontinuierlich gestreiften Salamandern zwischen den beiden Rückenlinien oder zwischen Rücken- und Flankenbinde oder besonders zwischen beiden Flankenbinden ventralwärts, endlich auch durch massenhaftes Neuentstehen von Flecken, die sich vergrößern und mit den alten Zeichnungselementen unregelmäßig verschmelzen, kann die (primäre oder sekundäre) Symmetrie des Farbkleides bis zur Unkenntlichkeit gestört werden; sie erscheint aber, falls die Störung mit erheblicher Vermehrung des betreffenden Pigments verbunden war, in nächster Generation unter Einbeziehung der dazugekommenen Pigmentmengen wiederhergestellt. Es kann also ein mehrmaliger Wechsel von Symmetrie und Asymmetrie, Längsstreifung, Fleckung und Querstreifung oder umgekehrt statthaben.

17) Vertauscht man die Eierstücke verschiedener Farbvarietäten, so zeigt sich bei Rassen, die man fertig aus der Natur bezieht, keinerlei Beeinflussung des fremden Keimplasmas durch die Tragamme.

18) Gehört jedoch die Tragamme einer in der Experimentalzucht entstandenen Kunstrasse an, so wird das transplantierte Keimplasma im Sinne des Somas umgestimmt, einbezogen in den ein chemisch einheitliches, in all seinen Teilen reizleitend verbundenes Ganzes darstellenden Gesamtkörper. Daran ändert sich nichts, wenn die experimentell hervorgebrachte neue Rasseneigenschaft einer altbestandenen, in der Natur vorkommenden gleicht.

IX. Tatsächliche Bestätigungen, sowie literarische Kritik und Antikritik der Ergebnisse.

In der »Österreichischen Rundschau« (KAMMERER 1911b) schrieb ich: »Meine Beeinflussungen der Salamanderfarbe durch die Farbe der Umgebung sind, soweit sie die erste Generation betreffen (zu einem Mehr blieb den Nachuntersuchern noch keine Zeit), inzwischen bereits von zwei verschiedenen Seiten geprüft und bestätigt worden. Es ist dies ein günstigeres Ergebnis, als ich selbst es erwartete: denn noch halten wir im allgemeinen mit dem biologischen Experiment nicht so weit wie mit dem physikalischen und chemischen, daß wir es nämlich leicht beliebige Male und jedesmal genau mit gleichem Ausgang wiederholen könnten. Das Lebensgeschehen ist ja, wenn

auch vielleicht dem Wesen nach nicht verschieden von dem der unbelebten Natur, so doch dem Grade nach um vieles komplizierter und labiler: eine geringe, etwa unbemerkt bleibende Abweichung in den vom Experimentator gesetzten Bedingungen, beispielsweise eine scheinbar zu vernachlässigende Schwankung der Feuchtigkeit und Lichtintensität, — und schon schlägt der lebendige Stoff andere Wege seiner Entwicklung ein. Beim Farbkleid des Salamanders scheinen die Dinge glücklicherweise verhältnismäßig einfach zu liegen. Und beinahe das ganze Geheimnis, um die Versuche gelingen zu lassen, besteht darin, die Versuchstiere jahrelang gesund, fortpflanzungsfähig und fortpflanzungswillig zu erhalten. *Conditio sine qua non* ist also die Pflégetechnik: gerade sie aber wird von den Berufszoologen gern unterschätzt oder als Spielerei betrachtet. . . .

Die zwei Bestätigungen, welche damals vorlagen, stammen einerseits von WIEDEMANN und betreffen eine *Salamandra maculosa*, die auf nasser schwarzer Erde oberseits Fleckenverkleinerung und unterseits Neuentstehung zahlreicher kleiner Fleckchen zeigte, wie es in meinem Versuch E 3 (Kap. IV, S. 76) der Fall war; anderseits, wie bereits einige Male zitiert, von ŠEĆEROV (1912c), und betreffen Salamanderlarven, die während ihrer Entwicklung auf gelbem und schwarzem Untergrund (Papier unter Glas) gehalten worden waren und nach ihrer Metamorphose bereits die entsprechenden Farbunterschiede wahrnehmen ließen.

Seither — es ist noch kein Jahr darüber verflossen — sind drei weitere Bestätigungen zu meiner Kenntnis gelangt: die eine, gleichfalls schon erwähnt, besteht in Versuchen von v. FRISCH (noch unpubliziert), welche eine Ergänzung der vorigen bilden, indem sie nicht Larven, sondern jung verwandelte Volltiere als Induktionsmaterial benützen und sich nebst Haltung auf überglastem gelben und schwarzen Papier auch noch auf Blendung erstrecken.

Steht die Publikation dieser Versuchsreihen, die hier mit Erlaubnis des Autors nur knapp als Bestätigung der meinigen gekennzeichnet werden, erst bevor, so sind die beiden letzten, bis nun vorliegenden, bereits in der Literatur zu finden: einmal der Fall von GAISCH, welcher demjenigen von WIEDEMANN ähnelt, also in Schwarzfärbung auf schwarzem Boden besteht, sich aber hinwiederum dadurch von ihm unterscheidet, daß diesmal der Boden nicht aus Erde, sondern aus Torfmull bestand und weniger feucht war. Demgemäß wurde die in Fleckenverkleinerung bestehende Farbenwirkung auch nicht von der in Fleckenvermehrung bestehenden Nässe-, son-

dern von der in Fleckenverdüsterung bestehenden Trockenheitswirkung begleitet, wie es mein Versuch B 1, — erklärt durch E 2, 3 — (Kap. IV, S. 51 bzw. 72) fordert.

Drittens endlich der Fall von v. FEJÉRVÁRY, der das Auswachsen der schwarzen Flecken auf der orangefarbenen Unterseite eines *Triton cristatus* Laur. var. *flavigastra* v. Fej. bei Haltung auf schwarzer Erde meldet. Streng genommen ist dieser Fall nicht eine Bestätigung meiner Salamanderversuche, sondern natürlich meiner analogen Experimente mit dem Kammolch (*Triton cristatus*), die ich auf dem Grazer Zoologenkongreß 1910 (erschieden 1911/12) zum ersten Male mitgeteilt hatte; aber ich darf auch dieses Ergebnis hier anführen, weil es sich doch um die gleiche Gesetzmäßigkeit, um das gleiche und in gleichem Sinne gelöste Problem handelt.

Man wird mir entgegenhalten, daß es sich bei WIEDEMANN, GAISCH und v. FEJÉRVÁRY doch nur um einzelne Exemplare handle, an denen die beschriebenen Erscheinungen zufällig, ohne Absicht zu experimentieren, beobachtet wurden. Stünden nun all jene Fälle vereinzelt da, so könnte man bei dem Mangel an Kontrollhaltung auf nicht farbenwirksamem Boden in der Tat sagen, es seien in Gestalt der wahrgenommenen, durchweg sehr auffälligen Farbveränderungen nur die natürlichen Entwicklungstendenzen der betreffenden Exemplare befolgt worden; die nämlichen Veränderungen wären auf einem beliebigen andern Boden ebenfalls und ebenso abgelaufen. Dagegen spricht nun aber einerseits der bedeutende Umfang und das rasche Tempo der Farbveränderungen; ich hatte ja reichlich Gelegenheit, die natürliche Ontogenese der Urodelenfärbung zu verfolgen und weiß, daß die in der Rasse liegende Zunahme eines Farbstoffes, wenn sie überhaupt das Wachstum des Tieres begleitet, ohne Nachhilfe des Bodens äußerst gering und langsam ist. Dies gilt nun vollends von zunehmender Schwarzfärbung der *Salamandra maculosa*, deren häufigste Tendenz nach dem Gegenteil hinweist, indem ältere Tiere fast immer reicher gezeichnet sind als junge. Hält man die Resultate von WIEDEMANN, GAISCH und v. FEJÉRVÁRY anderseits noch mit meinen Zuchtergebnissen und Kontrollversuchen und mit denen von ŠEČEROV und v. FRISCH zusammen, so wird wohl niemand mehr daran zweifeln, daß hier wie dort genau die gleichen Prozesse zur Beobachtung gelangten.

Ähnliche Vorgänge, adaptive Farbveränderungen wie beim Salamander, sind bei andern Tieren bisher nur spärlich zur Feststellung gelangt, wenngleich dies natürlich nur vom experimentellen Wege

gilt: hier stehen meine Versuche an *Sal. maculosa* und *atra*, *Triton cristatus*, *Rana esculenta*, *temporaria* und *agilis*, *Bufo vulgaris* und *viridis*, *Bombinator pachypus* und *igneus*, *Lacerta oxycephala*, *muralis* und *serpa*, *Helix pomatia*, *Limax agrestis* und *cinereo-niger* (KAMMERER 1911/12) beinahe noch allein da; in der Natur aber ist das Phänomen überaus häufig, und die meisten, wenn nicht alle Fälle von schützender Ähnlichkeit der Farben sind wohl auf diese Weise direkt zustande gekommen. Ich möchte diesbezüglich selbst nicht eine Beobachtung von SCHWEINFURTH übergehen, auf die ich durch THILO aufmerksam wurde: »Die Hautfarbe der Bongo entspricht der roten Erde, auf welcher sie sich entwickelt, ihr Grundton ist ein erdiges Rotbraun; demgegenüber erscheinen die Dinka schwarz wie der Alluvialboden, welchen sie bewohnen. Dieser Gegensatz, welcher an das im Tierreiche so häufig beobachtete Maskierungsvermögen oder die schützende Ähnlichkeit DARWINS (Mimikry) erinnert, ist hier nur ein zufälliger, verdient aber, um das Gedächtnis des Lesers zu unterstützen, immerhin Erwähnung. Wer von Norden her dem Laufe der beiden Quellzuflüsse des Weißen Nils folgend in die heidnischen Negerländer vordringt und zunächst nur Schilluk, Nuër und Dinka kennen gelernt hat, wird, bei den Bongo angelangt, leicht wahrnehmen können, daß sich ihm mit diesem Volk eine neue Rassenreihe nach Süden zu eröffnet. Wie die Gewächse Kinder des Bodens, dem sie entsprossen, so erscheint hier auch der Mensch gleichsam als Ausdruck der durch das rote eisenhaltige Gestein geschaffenen Terrainverschiedenheit. Die Bewohner der schwarzerdigen Tiefebene, die im tiefsten Schwarz der Negerrasse erglänzenden Schilluk, Nuër und Dinka, stehen denen der roten Felserde gegenüber, welche letztere bei aller sprachlichen Verschiedenheit, trotz abweichender Lebensbedingungen und einer ausgeprägten Eigenart der sie unterscheidenden Sitten ungeachtet sich immerhin als ein zusammenhängendes Ganzes offenbaren.« SCHWEINFURTH ist hier offenbar sehr nahe daran gewesen, die einzig mögliche Deutung dieser menschlichen Deckfärbung auszusprechen, er schränkt sie nur durch das Wörtchen »gleichsam« ein (... gleichsam als Ausdruck der ... Terrainverschiedenheit«), und seine Ansicht, daß die hier vorliegende Farbübereinstimmung nur eine zufällige sei, wäre erstens niemals geäußert worden, wenn damals schon Tierversuche gleich denen am Salamander vorgelegen hätten, und bezogen sich wohl hauptsächlich nur darauf, daß keine Zuchtwahl vorliegen könne, die ja damals zur Erklärung der schützenden Ähnlichkeiten ausschließ-

lich zu Gebote stand. 25 Jahre später erkannte KLUNZINGER, obwohl noch immer keine (in der Literatur publizierten) Experimente vorlagen, aus Naturbeobachtungen bereits klar, daß der schwarze Boden an der Schwarzfärbung der Tiere wenigstens unterstützenden Anteil nimmt, und besonders gilt dies von melanistischen Grasfröschen (*Rana temporaria* L. = *fusca* Rös.), die er auf Moorboden fand. Es ist ja auch ganz richtig, daß außer der Farbe noch andere Faktoren gleichsinnig mitwirken können — in meinen Versuchen am Salamander war dies besonders seitens der Feuchtigkeit der Fall, bei den Negern dürfte ein Hitze- und Bestrahlungsmelanismus in Betracht kommen —, aber den entscheidenden Faktor dürfen wir bei nicht experimentell analysierten Naturfunden wohl überall in der Bodenfärbung erblicken, ebenso wie in den Farbwechselversuchen an Fischen, Cephalopoden und Crustaceen, die für sich allein eine ganze Literatur darstellen, aber es meist nur mit raschem physiologischem Farbwechsel ohne eigentliche Änderung des Pigmentbestandes zu tun haben. Doch mögen morphologische Farbwechselprozesse untergeordneterer Ausdehnung oft bereits darin unterlaufen und übersehen worden sein; MEGUŠAR hat ihnen Beachtung geschenkt und sie bei seinen Crustaceenversuchen auch wirklich aufgefunden.

Lauten sonach die Ergebnisse überall da, wo sie durch empirische Arbeit, durch Beobachtung oder Experiment, gewonnen wurden, gleich den meinigen, so ist in Werken zusammenfassenden und theoretischen Inhaltes ziemlich das Gegenteil der Fall. Und insbesondere bin ich, wie dies ja selbstverständlich ist, dem Widerspruche derjenigen Biologenschule begegnet, welche die Ursachen der organischen Variation lediglich in inneren Vorgängen, die Vererbung in Anlagenverschiebungen des Keimplasmas sucht.

Vor allem ist es jetzt das Werk von BAUR, das große Verbreitung und autoritative Beachtung erlangt hat. So finde ich in seiner Besprechung durch BENDL, daß meine Experimente von BAUR in neuer und sehr interessanter Auffassung gedeutet worden seien; in einem Vortrage beruft sich KOCH auf BAUR, wonach »die hohe theoretische Bedeutung, die diese (KAMMERERS) Versuche für die allgemeine Biologie als Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften zu haben schienen, neuerdings wieder fraglich geworden ist«. Es handle sich dabei »nur um Modifikationen analog denen, die man bei Pflanzen durch Änderung des Standortes erzielen kann«. Im Originale bei BAUR heißt es dann in bezug auf die in der hier vorliegenden Abhandlung vorkommenden Ergebnisse: »Man hat eben

besonders sehr häufig übersehen, daß die Modifizierung eine gewisse Zeit braucht, um völlig ausgebildet zu werden, und daß diese Zeit oft länger ist als die Dauer einer Generation. . . . Wenn dagegen KAMMERER seine Salamander durch Kultur auf gelbem Lehm Boden so modifizierte, daß sie eine mehr und mehr sich ausbreitende Gelbfärbung erhielten, so konnte er das Maximum der unter diesen Kulturbedingungen erreichbaren Modifikation nach Gelb nicht in einer Generation erzielen, sondern dazu scheinen mir — nach den von ihm veröffentlichten Versuchsergebnissen zu schließen — mindestens zwei, vielleicht drei Generationen nötig zu sein. Trotzdem ist aber eine derartige Umänderung der Farbe nur eine Modifikation in unserem Sinne. Vererbbares Merkmal der *Salamandra maculosa* ist nicht eine bestimmte Färbung und Zeichnung, sondern eine bestimmte — und zwar begrenzte! — Modifizierbarkeit der Färbung, und dafür, daß diese Modifizierbarkeit geändert worden sei, haben bisher die Versuche KAMMERERS keinen Anhaltspunkt gegeben« (S. 260).

Die Entgegnung auf diese neuartige »Auffassung«, die, wie eben so vieles an unserem in weitgehender Beziehung gelösten Problem, nur mehr »Auffassungssache« sein kann, aber, wie wir gesehen haben, bereits von einigen Autoren ohne weiteres als neue Möglichkeit oder Tatsächlichkeit akzeptiert worden ist, — die eben deshalb unumgänglich notwendige Entgegnung hat mir SEMON (1912) schon so weit abgenommen, daß ich am besten tue, seine Worte hierherzusetzen: »Bisher hat man unter ‚Modifikation‘ im engeren Sinne eine rein somatische Veränderung verstanden, die ohne eine gleichzeitige Veränderung der Keimzellen einhergeht, bei der eine Induktion der letzteren fehlt. Dieses (von BAUR selbst herrührende — Ref.) Hauptcharakteristikum der ‚Modifikation‘ im Gegensatz zu erblicher Variation läßt BAUR jetzt fallen, denn wie ist ohne eine Induktion der Keimzellen eine Akkumulation der Reizwirkung von Generation zu Generation denkbar? Welche Kriterien für Erblichkeit und Nichterblichkeit einer Veränderung bleiben uns dann noch? Und hat ferner nicht in den KAMMERERSchen Akkumulationsexperimenten eine ‚Änderung der Modifizierbarkeit‘ stattgefunden?« (S. 151, 152).

Daß diese letzte Frage zu bejahen sei, begründet SEMON nunmehr anschließend mit einer von mir an *Alytes* hervorgebrachten Veränderung, — ich will mich hier an die gegenwärtig vorgelegte Arbeit halten und zu bedenken geben, ob es denn keine Veränderung der Modifizierbarkeit bedeutet, wenn beispielsweise ein

Salamander, der von künstlich gelbgemachten Eltern stammt, nunmehr auch auf schwarzem Boden noch ein Anwachsen seiner gelben Zeichnung und erst spät ein sehr langsames Abnehmen derselben sehen läßt, während die normale Modifizierbarkeit (BAUR), die »Reaktionsnorm« (WOLTERECK) dahin weist, daß ein Salamander, auf schwarzem Boden gehalten, sogleich und relativ viel rascher an Zeichnung verliert, an schwarzer Grundfarbe gewinnt.

BAURS Erwartung, daß zur Erzielung der maximalen Modifikation auch zwei Generationen nicht genügen könnten, sondern daß hierzu vielleicht noch eine dritte (in meiner vorläufigen Mitteilung noch nicht vorgelegte) Generation erforderlich sein werde, hat sich vollauf erfüllt; bei fortdauernder Haltung auf gelbem Boden ist (S. 41) die Enkelgeneration noch viel gelber als die Tochtergeneration. Woher BAUR diesem von ihm selbst richtig vorausgesehenen Tatbestand gegenüber zur Behauptung kommt, daß die in Rede stehende Modifizierbarkeit bestimmt begrenzt sei, ist mir unverständlich. Ich habe dieser Frage, schon ohne BAURS Meinung zu kennen, bei den betreffenden Versuchen (S. 47, 58) besondere Aufmerksamkeit geschenkt, und zwar gefunden, daß die Reaktionen von einer gewissen, sehr vorgerückten Modifikationshöhe ab — wahrscheinlich aus grob mechanischen Gründen, wegen Unmöglichkeit, das andere Pigment zu verdrängen — langsamer ablaufen, daß aber kein Anhaltspunkt für eine wirkliche Grenze der Modifizierbarkeit vorliegt, denn das Tier kann total schwarz, wahrscheinlich mit Überwindung größerer Schwierigkeiten ebenso total gelb werden; bezüglich der Dorsalseite ist auch letzteres bereits erreicht. Die Grenze der Modifizierbarkeit ist also identisch mit den Grenzen der für das betreffende Merkmal verfügbaren Körperflächen; erst wenn die gesamte, pigmentführende Epidermis mit dem einen Farbstoff erfüllt ist, kann er selbstredend nicht mehr weiter um sich greifen. Soll aber eine Grenze der Modifizierbarkeit statuiert werden, um darzutun, daß Modifikationen nicht zur Artbildung führen können, und wird demgemäß gesagt, daß eine *Salamandra maculosa*, ganz gelb oder ganz schwarz geworden, doch immer nur eine *Salamandra maculosa* bleibt, also selbst mit faktisch unbegrenzter Modifizierbarkeit der Farbmerkmale kein Artenwandel eintrat, — so sei demgegenüber daran erinnert, daß ja selten bei Veränderung der Lebensbedingungen eine Eigenschaft allein modifiziert wird, sondern daß dies in der Regel mit mehreren Eigenschaften zugleich geschieht; oder daß der eine Außenfaktor dieses, der andere jenes Merkmal nach disparaten, ja diskrepanten Rich-

tungen hin modifiziert und dann aus dem betreffenden Organismus selbst unter Voraussetzung einer begrenzten Modifizierbarkeit sicherlich das macht, was jeder Forscher als eine »andere Spezies«, ja sogar als systematische Kategorie noch höheren Ranges bezeichnen muß (vgl. noch Kap. X, Schlußabsatz). BAUR hält es denn auch (S. 260 unten) selber für wahrscheinlich, daß Lokalrassen und einander sehr nahestehende Arten sich oft vorwiegend oder ausschließlich durch »Modifikationen« unterscheiden; er hält nur daran fest, daß Modifikationen niemals zur fortschreitenden Differenzierung und Ausbildung wirklich neuer Merkmale führen.

Abgesehen davon, daß man dann fragen muß, was denn unter einem wirklich neuen Merkmal überhaupt noch verstanden werden kann, dürfte die ganze Angelegenheit nach dieser Konzession auf einen reinen Wortstreit hinauslaufen: denn wenn Arten sich nur durch Modifikationen unterscheiden, und wenn Modifikationen sich durch zwei oder mehrere Generationen steigern, also durch die Keimbahn hindurchgehen, d. h. doch wohl, sich vererben können, so ist der Unterschied zwischen Modifikationen und Mutationen in eben dem Sinne, wie ich es in der Roux-Festschrift 1911 gefordert hatte, beseitigt und auch kein anderer als ein rein verbaler Gegensatz der Meinungen mehr vorhanden.

Damit man nun von einem wirklich neuen, wirklich hinzuerworbenen Merkmal reden kann, verlangt BAUR und verlangen alle modernen »Genetiker« offenbar, daß auch jede Disposition, jede Anlage dazu dem betreffenden Organismus vor Einsetzen des Induktionsexperimentes gefehlt haben müsse. Das ist aber ein unmögliches Verlangen, welches eben wieder aufs schlagendste zeigt, wie sehr die ganze Kontroverse zur bloßen Formalität geworden ist, verschuldet durch unexakte Problemstellung oder zumeist durch schwer auszurottbare Unzulänglichkeiten unserer Sprache, unseres Wortschatzes. Die Anlage, Neigung, Potenz, Fähigkeit oder wie immer man es nennen will, — mit einem Wort die Möglichkeit, eine Eigenschaft abzuändern und bis zur Unkenntlichkeit, bis zu völliger Neuheit weiter auszugestalten, muß allerdings gegeben sein; in dem Sinne muß auch das Protozoon bereits die »Anlage« enthalten, eine Chorda dorsalis zu entfalten, damit es schließlich zum Wirbeltier werde, — in dem Sinne ist auch das Rückgrat oder ein anderes Organisationsmerkmal der höchsten Vertebraten der Amöbe gegenüber kein »wirklich neues Merkmal«; aber wirklich neue Merkmale in einem anderen Sinne, im Sinne der Genetiker und Mendelianer, gibt es eben überhaupt nicht,

hat es nie gegeben und wird es nie geben. Die Forderung, der Experimentator müsse, um eine wirklich neue, echte »erworbene« Eigenschaft zu induzieren, erst Möglichkeiten schaffen, die in gar keiner, auch noch so latenter Weise dem betreffenden Protoplasma bereits gegeben sind, heißt nichts Geringeres, als er müsse Gott werden und eine neue Schöpfung vollbringen.

Daß ich mit dieser Darstellung nicht übertreibe, geht aus einem anderen Bedenken BAURS gegen meine Versuche hervor, die sich zwar nicht auf die Salamanderfärbung beziehen, sondern auf die Fortpflanzung der Geburtshelferkröte (*Alytes*): allein ich will in Anbetracht der Verwandtschaft der ganzen Frage dennoch ganz kurz darauf zu sprechen kommen, da ich sonst in absehbarer Zeit vielleicht nirgends dazu Gelegenheit finde und »Erwiderungen« ad hoc nicht gern schreibe. »Bewiesen«, sagt BAUR (S. 38) von meinen Experimenten, der Geburtshelferkröte die väterliche Brutpflege erblich abzugewöhnen, wobei die Eier spontan ins Wasser (statt auf dem Lande) abgelegt werden und die Larven auf dem Stadium mit äußeren (statt erst mit inneren) Kiemen ausschlüpfen, — »bewiesen ist aber auch hier eine Vererbung nicht, denn auch hier haben ja die Bedingungen, welche die Muttertiere modifiziert haben, auch noch auf die nächste Generation eingewirkt. Diese Tiere haben ja selbst noch unter ganz anderen Bedingungen ihre erste Entwicklung durchlaufen als normale Vergleichstiere, sie haben sich im Eistadium unter abnorm hohen Temperaturen befunden, sind als Larven mit äußeren Kiemen ins Wasser abgesetzt worden usw.«

Bei dieser Argumentation muß man zwischen dem rein äußerlichen und daher nebensächlichen Umstand unterscheiden, daß meine Versuchsmethodik von BAUR, der anscheinend nur ein Referat meiner Arbeit vor sich hatte, unrichtig wiedergegeben ist, denn ich hatte ja gerade besondere Sorgfalt darauf gelegt, in einer Serie von unbeachtet gebliebenen Kontrollversuchen schon das Eistadium, ja die Bildung und Reifung der Keimsubstanzen der verantwortlichen Temperaturerhöhung zu entziehen; und dem im Wesen der Sache selbst gelegenen Umstand, daß die Larven allerdings schon verfrüht ins Wasser gelangen, denn dieses vorzeitige Ausschlüpfen bildet ja eines der durch den Außenfaktor neu hervorgerufenen Merkmale! Es ist mithin die Forderung erhoben, man dürfe behufs Beweis der Vererbung erworbener Eigenschaften keine erworbene Eigenschaft hervorrufen, da die durch sie selbst, durch ihr bloßes Vorhandensein gesetzten Bedingungen eine Neuinduktion und daher individuelles,

nicht erblich übernommenes Erleben bedeuten! Das heißt aber das ganze Problem aus dem Bereiche der uns zugänglichen, forschungsmäßigen Behandlung herausrücken, in ähnlicher Weise, wie es mit demselben Problem auch durch die bekannten, überall anwendbaren Einwände WEISMANNs, es handle sich um Atavismus oder die Übertragung sei das Werk der jeder somatischen Zelle beigegebenen Reservedeterminanten, geschehen ist. Beispielsweise auf die Farbsalamander angewendet, müßte BAURS Einwand so lauten: das Tier besitzt eine größere Zahl gelber Flecken als das normale Vergleichstier; folglich lebt es unter veränderten (chemischen, morphogenen) Reizbedingungen, und wenn es nun noch mehr Gelb bekommt, so ist es ihnen und nicht der Vererbung zuzuschreiben.

Zum Überfluß erscheint der zuletzt besprochene Einwand BAURS, wie bereits SEMON ins Treffen geführt hat, für *Alytes* dadurch widerlegt, daß bloßes Übertragen der Eier ins Wasser, ohne daß die Eltern veränderte Brutpflegeinstinkte besaßen, trotz des zeitigeren Schlüpfens der Larven keinen erblichen Effekt hat; daß endlich umgekehrt Eier, die von Eltern mit veränderten Instinkten stammen, aber auf dem Lande gezeitigt werden, so daß also jetzt die Larven nicht vorzeitig ins Wasser gelangen, trotzdem die entsprechende Veränderung vererben, — lauter Kontrollversuche, die BAUR übersehen hat. Und bei Vererbung des Vollmolch- (statt Larven-) Gebärens von *Salamandra maculosa* gelang es mir, den Einwand, den ich längst voraussah, eigens und unmittelbar zu widerlegen, indem ich die Larven nachweislich vollmolchgebärender Weibchen auf dem Stadium, auf welchem sie sonst geboren werden sollten, herauschnitt und dennoch, ohne das eigene individuelle Erleben eines verspäteten Geborenwerdens, zu Vollmolchgebärern aufwachsen sah (noch nicht anderweitig publiziert, hier zur Ergänzung vorläufig mitgeteilt).

Die Einwände von CUÉNOT fallen größtenteils mit denen von BAUR zusammen; auch CUÉNOT klammert sich hauptsächlich daran, daß nirgends neue Eigenschaften hervorgerufen, sondern nur versteckte Anlagen (»oszillierende Mutationen«, was so ziemlich mit BAURS »Modifikabilität« jedes Merkmals, die allein vererbt werde, nicht das Merkmal als solches, übereinstimmt) geweckt werden. In demjenigen weitesten, vorhin bereits erörterten Sinne, in der allein diese »Anlagentheorie« gelten kann und die geradezu schon mit dem Kausalitätsprinzip gleichbedeutend ist, da sie nur behauptet, daß ohne Vorbedingung nichts entstehen kann, darf man sich ja nunmehr anschließen. Die von CUÉNOT bemängelte Dürftigkeit der Resultate

ist inzwischen überholt und hätte auch schon in seinem Buch (1911!) nicht mehr zur Geltung zu kommen brauchen, worin er aber nur meine erste, 1907 erschienene Arbeit über Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen berücksichtigt. Und wenn CUÉNOT diese schließlich darin mit den STANDFUSS- und FISCHERSchen in Parallele stellt, indem er sagt, daß keineswegs alle, sondern nur einzelne dem Experimentalfaktor unterworfenen Tiere die erwarteten Veränderungen aufweisen und vererben, so ist das sowohl für meine, wie für neue Versuche der beiden andern Autoren eben einfach unrichtig.

Ich habe mich nunmehr mit dem Einwand auseinanderzusetzen, daß ich keine »reinen Linien« im Sinne JOHANNSENS gezogen habe. Im Grunde genommen ist selbst dieser Einwand mit dem früheren identisch, da er mit der Eventualität rechnet, daß das, was am Induktionsmaterial als neu hervorgerufen erscheint, in Wirklichkeit nur hervorgerufen wird, aber als latente Rasseneigenschaft schon immer darin enthalten ist. Erst in einer diesbezüglich reinen Linie könne letzteres nicht mehr der Fall sein. Am schärfsten hat das v. HANSTEIN ausgesprochen: »Die Beobachtungen und Versuche des Verf. sind zweifellos interessant, insofern sie von neuem die Plastizität gewisser Eigenschaften der Organismen beleuchten. Für die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften sind sie jedoch nicht beweisend. Abgesehen davon, daß bei einem großen Teil der Versuche die veränderten Bedingungen auch auf die Keimzellen wirken, so daß nicht sichergestellt ist, ob es sich wirklich um somatogene Veränderungen handelt, kommt noch hinzu, daß Verf. nicht mit der erforderlichen Sorgfalt auf Züchtung ganz reinen Materials bedacht gewesen ist. Durch die Arbeiten JOHANNSENS auf botanischer, LANGS und WOLTERECKS auf zoologischer Seite ist die Bedeutung der reinen Linien neuerlich dargetan worden. Bei weiterer Fortsetzung seiner Züchtungsversuche wird Verf. diesem Umstande mehr als bisher Rechnung tragen und auch den Begriff der erworbenen Eigenschaften, wie er namentlich durch WEISMANNs kritische Arbeiten herausgearbeitet wurde, schärfer erfassen müssen. Erst dann wird sich beurteilen lassen, ob die an sich sehr interessanten Versuche auch nach dieser Richtung hin neue Gesichtspunkte erschließen«.

Ich befasse mich von diesen Einwänden hier nur mit dem, der die »reinen Linien« betrifft, während von den übrigen erst im nachfolgenden Kapitel die Rede sein soll. Daß die Arbeit mit reinen Linien oder Biotypen das Ideal wäre, gebe ich gern zu; daß aber dieses Ideal für die Arbeit mit unserm Objekt, dem Salamander,

eine Unmöglichkeit ist, habe ich S. 93 auseinandergesetzt, — hier erinnere ich nur nochmals an die lange Zeit (mindestens $3\frac{1}{2}$ Jahre), die bis zur Geschlechtsreife verstreicht und die uns der technischen Möglichkeit, Biotypen der Salamanderfarbe herauszukristallisieren, beraubt, da bei den komplizierten Phänotypen, die uns in der Natur diesbezüglich entgegentreten, zahlreichere Generationen hierzu erforderlich wären, als das menschliche Alter, solange es produktiv wissenschaftlich leistungsfähig ist, zu verfolgen erlaubt. Immerhin bildet die Bastardierungsanalyse, die sich im Kap. VI (und Punkt 2 der Zusammenfassung, S. 147) wiedergegeben findet, einen Anlauf dazu, der viele Bedenken bereits zerstreuen dürfte. Um der Forderung nach reinen Linien gerecht zu werden, muß ein anderes Objekt gesucht werden: ich glaube es in Gestalt der hermaphroditischen Ascidien gefunden zu haben, die sehr kurzlebig sind, d. h. rascher die Durchzüchtung mehrerer Generationen gestatten, außerdem mittels eines neuen Verfahrens die Selbstbefruchtung eines einzigen Individuums wie bei den Pflanzen gestatten. Derartige Versuche sind im Gange.

Es fragt sich aber, ob diejenige Fehlerquelle, die durch Züchtung reiner Linien vermieden werden soll, nicht auch in meinen bisherigen Versuchen schon vielfach auf anderem Wege umgangen ist. Ich glaube, daß dies in der Tat durch die Art geschah, wie ich meine Kontrollversuche handhabte, die aber von den Herren Referenten, auch von dem so exakt referierenden v. HANSTEIN, nicht genügend berücksichtigt wurden. Haben wir nämlich einen Faktor angewendet, der nur als Katalysator befreiend und beschleunigend auf die dem Tier innewohnenden Potenzen wirkt, sie aber nicht in spezifischer Weise verändert, so schließt der Versuch mit einem äußerst ungleichmäßigen Aussehen des Versuchsmateriales ab: es finden sich alle möglichen Extreme darin, z. B. extrem gelb und extrem schwarz gefärbte Salamander in ein und demselben Versuchsbehälter nebeneinander. Sehr schön wird dies durch meinen Temperaturversuch (Kap. IV, H; S. 94) illustriert, und möglicherweise liegt in den Versuchen von TOWER an *Leptinotarsa* etwas Ähnliches vor, wenn er ebenfalls bei Temperaturerhöhung nicht eine bestimmte, sondern mehrere Abänderungen, die auch sonst als »Mutationen« vorkommen, erhält, z. B. von *Leptinotarsa decemlineata* gleichzeitig die var. *pallida*, *albida* und *immaculothorax*, außerdem noch die typische *decemlineata*. Waren wir aber auf einen spezifischen Faktor verfallen, der die vorhandenen Anlagen über sich selbst hinaushebt, der sie verändert und

demgemäß in unserem Sinne (nicht in dem zu allgemeinen Sinne der Genetiker) Neues hinzufügt, so sieht das Ergebnis anders aus: es müssen dann bei richtiger, exakter Versuchsführung sämtliche gesunden Exemplare des Induktionsversuches im gleichen Sinne verändert, die des Kontrollversuches mit unveränderten, »normalen« Bedingungen sämtlich unverändert sein. Fügen wir jetzt noch den Katalysator, den Reaktionsbeschleuniger hinzu, so wird dieses gleichsinnige Resultat nicht wieder verwirrt, die Veränderung nicht wieder in verschiedene Richtungen auseinander getrieben, sondern die zufolge des spezifischen Faktors eingeschlagene Richtung bleibt erhalten, ja wird noch schneller verfolgt, denn sie ist jetzt die alleinige Potenz, die der Reaktionsbeschleunigung unterliegt; die anderen sind vom spezifischen Faktor gehemmt oder verdrängt. Füge ich dem spezifischen farbenwirksamen gelben Boden Temperaturerhöhung hinzu, so bekomme ich nicht mehr verschiedene Farbextreme der so gehaltenen Salamander, sondern nur noch und ganz besonders extrem gelb gefärbte (S. 94). Mithin bietet die Parallelheit, mit der die Veränderung eines Merkmals, in unserm Falle die Verschiebung der beiderlei Farbterritorien, den Versuchen und Gegenversuchen folgt, in dieser oder jener Richtung verläuft oder ausbleibt, immer aber in ein und derselben Versuchsreihe das gleiche Gepräge zeigt, ein ausreichendes Kriterium dafür, ob wir eine Rasse nur selegiert oder ob wir sie von außen her verändert haben, — und das sehr zahlreiche Material, welches jene Veränderungen gleichmäßig mitmacht, die vielen Zuchten und Kreuzungen helfen dazu, das Surrogat für reine Linien so zu verbessern, daß letztere bis auf weiteres entbehrlich erscheinen.

Während die bisher beantworteten Einwände meist darauf hinaus kamen, daß die Autoren der dem Induktionsversuch dienenden Ausgangsrasse ein Zuviel an Anlagen zumuten, gar zu viele Entfaltungsmöglichkeiten darin enthalten wissen wollen, hat der letzte Einwurf, mit dem ich mich in diesem Kapitel beschäftigen werde, die entgegengesetzte Tendenz: er glaubt an die absolute Konstanz der Rasse und hält es deshalb für kaum möglich, daß aus der unregelmäßig gefleckten *forma typica* die regelmäßig gestreifte *var. taeniata* werden könne. Es war E. G. BOULENGER, der die letztgenannte Varietät aufgestellt, er war es auch, der den zuletzt erwähnten Einwand ausgesprochen hat: und es fragt sich jetzt, ob die Rückkehr zum vor- und altlinnéschen Konstanzglauben — denn dahin führen die Bestrebungen des Neo-Mendelismus und der mit ihm ver-

wandten Zweige der »exakten« Erblchkeitslehre — bereits so weit gediehen ist, daß eine Form nur deshalb nicht in die andere übergehen kann, weil sie soeben (in einer gewiß nicht von allen Systematikern gebilligten Weise) neu benannt worden ist. E. G. BOULENGER, dem meine vorläufige Mitteilung (1910a) vorlag, kleidet sein Bedenken in folgende Worte, die ich in deutscher Übersetzung wiedergebe: »Angesichts der geographischen Verbreitung der typischen Form und der var. *taeniata* . . . sind KAMMERERS Resultate überraschend, denn seine Abbildungen zeigen, daß die Nachkommenschaft eines Weibchens der typischen Form, wahrscheinlich aus Österreich, zur var. *taeniata* gehörte. Berücksichtigt man die ungeheure Zahl von Exemplaren beider Formen, die er in seinem Terrarium (sic! —: ‚in his terrarium‘ — Ref.) gehalten hat, ist dann die Möglichkeit ausgeschlossen, daß eine Verwechslung stattgefunden habe? Oder kann nicht das Männchen zur letzteren Varietät gehört und seine Merkmale der Nachkommenschaft übermittelt haben? Ferner, was die Zeichnungsveränderungen ein und desselben Individuums im Verlaufe seines Wachstums anlangt, könnte sich nicht irgendein Irrtum der Identifizierung eingeschlichen haben? Nach dem Studium, dem ich die Verteilung der Zeichnungen unterworfen habe, kann ich mich kaum enthalten, einen Zweifel darüber zu äußern, ob das mittlere Exemplar der linken unteren Reihe in Fig. 1 das nämliche ist, wie sein Nachbar zur Rechten, denn man wird sehen, daß die zwei gelben Streifen oder Fleckenreihen beim jüngeren Stadium viel weiter voneinander entfernt sind als beim älteren, und dies ist eine Veränderung, von der man schwer begreifen kann, daß sie sich an ein und demselben Individuum vollzogen habe. In der Tat, handelte es sich nicht um Feststellung einer Autorität wie KAMMERER, dessen Experimente mit so viel Geschicklichkeit, Sorgfalt und Geduld geführt worden zu sein scheinen, so glaube ich, ich würde nicht gezögert haben, die beiden fraglichen Figuren als von zwei verschiedenen Exemplaren gewonnen zu bezeichnen.«

Um mit dem letzten zu beginnen, darf ich doch wohl voraussetzen, daß Herr E. G. BOULENGER selbst schon sehr zahlreiche, mindestens einige hundert *Salamandra maculosa taeniata* von der Metamorphose an großgezogen und hinsichtlich der Wandlungen ihrer Zeichnungsverteilung genau zeichnerisch verfolgt hat, um darüber zu urteilen, ob die Annäherung der beiden dorsalen Fleckenreihen in Richtung der Mediane wirklich eine so ungewöhnliche Erscheinung darstellt?! Denn diese Aufzucht ist selbstverständlich

das einzige Mittel dazu. In meinen Protokollen, die ja graphisch nach Art der die vorliegende Arbeit begleitenden Tafeln angelegt sind, findet sich nämlich jene Konvergenz und ebenso eine reziproke Divergenz mehrmals. Speziell die von E. G. BOULENGER inkriminierte Wachstumsserie ist auf Taf. IV hier ausführlicher, mit mehr Stadien, wiedergegeben, als es in der von ihm zitierten vorläufigen Mitteilung (1910a) der Fall war. Der Versicherung, daß mir so grobe Verwechslungen, wie sie mir Herr BOULENGER trotz seiner bedingten Ausdrucksweise ja schließlich doch zuschreibt, nicht passiert sein können, darf ich wohl als enthoben gelten; im übrigen verweise ich auf die im Kap. IV A, 2 (Protokollierung, S. 30) detaillierten Vorkehrungsmaßregeln, die der subjektiven Unterscheidungsnotwendigkeit des Beobachters nahezu, in manchen Fällen gar keinen Spielraum mehr lassen. Daß das Männchen der *taeniata* angehört habe, ist unmöglich, da ich solche Tiere selbstverständlich nicht mit den andern in Berührung kommen lasse und der Versuch lange vor Geschlechtsreife isoliert einsetzt; im übrigen ist ja Streifung rezessiv und würde in F_1 nicht zum Vorschein gekommen sein. Eher würde ich eine gewisse Ungeschicklichkeit, dadurch verursachte Ungenauigkeit — ich bin kein Zeichner — in der lokalen Eintragung der Zeichnungselemente zugeben, worauf ich mich selber schon oft ertappt habe; auch können Flecken und Fleckenreihen näher oder entfernter vom Rande stehend erscheinen, je nach dem Spannungszustand der Haut und je nachdem, ob das Tier sich beim Liegen mehr oder weniger abplattet. So kann, von der Flanke gesehen, manchmal noch ein großer Teil der Rückenzeichnung sichtbar bleiben, in andern Fällen nicht. Aber auch diese Eventualitäten treffen für den von BOULENGER beanstandeten Fall nicht zu, denn, wie gesagt, die Erscheinung kehrt einige Male wieder, ist gar nicht so selten, wie BOULENGER glaubt. Seine Vorstellung, daß ein Experimentator sein gesamtes Versuchs- und Zuchtmaterial in einem Terrarium beisammen halte, ist aber so naiv, daß ich in BOULENGERS Gebrauch des Singulars wohl richtiger einen Druckfehler oder einen Lapsus der Ausdrucksweise vermute.

X. Theoretische Wertung der Ergebnisse ¹⁾.

1. Variation.

Die Tatsachen zum Problem der Variation am Individuum selbst bedürfen kaum einer besonderen theoretischen Auslegung. Daß

¹⁾ Hierzu als unumgänglich notwendige Ergänzung das vorige Kapitel, das

individuelle Variation (»Modifikation«) unter dem Einflusse der physikalischen Umweltfaktoren möglich ist, wird von niemandem mehr geleugnet; auch daß die Plastizität des somatischen Plasma zuweilen eine außerordentlich hochgradige ist, wirkt heute nicht mehr überraschend. Ein Fall von solch großer Variabilität, die noch dazu die Eignung hat, sich völlig unter die Willkür des Experimentators zu beugen, liegt uns nun wieder in der Färbung und Zeichnung des Salamanders vor. Anschließend an das, was ich (S. 79) über die schier unbegrenzte Möglichkeit, jede beliebige Zeichnungsform planbewußt herzustellen, gesagt habe, darf ich es jetzt sogar unternehmen, in der Natur vorgefundene Färbungstypen zu deuten, bzw. einzelnen gefangenen Exemplaren aus der Hieroglyphenschrift ihrer Zeichnung das eigene Lebensschicksal und das ihrer unmittelbaren Vorfahren abzulesen.

Ich will dies bei einigen Exemplaren versuchen, die E. G. BOULENGER abbildet: Fig. 100*a* (unsymmetrisch großfleckig, zwei kleine Flecken an linker Flanke) hat offensichtlich in einem Milieu gelebt, welches der Fleckenvergrößerung sehr, der Fleckenvermehrung minder günstig war; vielleicht auf nicht sehr feuchter Lehmerde oder auf einem Boden, der mit viel gelbem Fallaub bedeckt war; 100*b* (fast schwarz, übriggebliebene, sehr kleine Flecken sind nicht reingelb) in einem Milieu, das sowohl Fleckenverkleinerung als auch Fleckenverdüsterung hervorbrachte, also wohl ein schwarzes Substrat darbot als auch relativ trocken war, und zwar anscheinend bereits durch mehrere Generationen. 101*a* (dünne gelbe Medianlinie, mehrfach Anzeichen neu entstandener Flecken in Tropfenform) hatte Eltern, die in ähnlichen Verhältnissen lebten wie 100*b*, ist aber selber in Bedingungen gekommen, die der Entwicklung des gelben Pigmentes etwas günstiger waren, wahrscheinlich einen mehr lehmgemischten und daher auch etwas feuchteren Boden enthielten; 101*b* (dorsale, ungefähr die Mediane einhaltende Reihe mäßig großer Flecken, ein Parotidenfleck fehlt) scheint ein Bastard zu sein, und zwar zwischen einem mäßig gefleckten, unsymmetrischen Exemplar und einem solchen, das mittelstreifig war, etwa wie 101*a*, daher auch das gleiche Vorleben hatte; 101*c* muß in einem ziemlich feuchten Milieu gelebt haben, denn es sind viele, aber nicht große, meist rundliche Flecken

ich nur wegen des sonst zu großen Umfanges vom jetzigen abtrennte, und worin ich mich hauptsächlich mit den ganz speziell gegen meine Untersuchung gerichteten Einwänden beschäftigte, während das X. Kapitel mehr die allgemeinen Einwände behandelt.

vorhanden (dies stimmt mit dem Fundort [Hütteldorf bei Wien], wo ich selbst wohne und wo die Feuchtigkeit bis hoch in die Häusermauern dringt, ausgezeichnet überein); 101*d* hat wohl auf Lehmerde gelebt, denn es haben offenbar Fleckenvergrößerungen und -Vermehrungen gleichzeitig stattgefunden, — da aber erstere in Form von Schnörkeln buchstabenähnliche Zeichnungen zustande kommen ließen, dürfte das Exemplar ursprünglich sehr wenige, wahrscheinlich median angeordnete Flecken besessen haben und somit von Eltern abstammen, die einen bedeutenden Verlust an gelber Zeichnung zu erleiden hatten; 101*e* hat wohl ebensolche Eltern, erfuhr aber selbst starke Vergrößerung und auch ziemlich rege Vermehrung der Flecken, die medianwärts beinahe zur Binde verschmolzen, — da trat auf dem im übrigen gelblichen Untergrund eine Dürreperiode ein, und es entstanden im gelben Bereiche Melanininseln (auch hier bereitet der Fundort [in Kleinasien] den Annahmen keine Schwierigkeit). Ich will die Deutungsversuche, welche ja selbstverständlich bloße Versuche sein müssen, jetzt nicht weiter fortsetzen; sie sollten mir nur dazu dienen, neuerlich zu illustrieren, daß wir all jene Zeichnungsformen unter Zuhilfenahme von 1—3 Generationen vollständig in unserer Gewalt haben.

Im übrigen wünsche ich als weiteren Beitrag zum Variationsproblem hier nochmals die auch im früheren Text schon hervorgehobenen Gründe herzusetzen, weshalb die von mir gesehenen Farbveränderungen des Salamanders, soweit sie keine Feuchtigkeits-, spezifische Farbenwirkungen sind und folglich, wenngleich keine eigentliche Farbenübereinstimmung, keine Schutzfärbung engeren Sinnes zustande kommt, trotzdem echte Anpassungen darstellen, nicht bloß Reaktionen auf verschiedene Grade der Lichtintensität. Jene Gründe bestehen hauptsächlich darin, daß die Tiere nur auf diejenigen Farben reagieren, die sie selbst besitzen, und daß sowohl zur Wirkung der gelben wie der schwarzen Farbe eine sehr hohe Lichtintensität gehört, da auch die Erscheinung des Schwärzerwerdens schon im Dämmerlicht und natürlich um so mehr in totaler Dunkelheit oder bei Blendung ausbleibt. Die Lichtintensität als solche äußert sich ganz anders, nämlich erstens, falls sie sehr groß ist, durch Ausbleichung der in Form, Größe und Zahl konstant bleibenden gelben Zeichnungselemente, zweitens als realisierender Faktor der beiden Determinationsfaktoren des Salamanderfarbwechsels: der Farbe und der Feuchtigkeit. Nebenbei bemerkt, bezeugt die vorliegende Untersuchung, welche große Bedeutung der von ROUX vor-

geschlagenen Unterscheidung der umbildenden Faktoren in realisierende und determinierende zukommt. Spezifische Farbenwirkungen, die mit den am Tier beobachteten eine gewisse Ähnlichkeit aufweisen, kennt man sogar von leblosen Stoffen: STOBBE hat solche von den als »Fulgide« bekannten organischen Mischungen gefunden, die in monochromatischem Licht einer gegebenen Intensität rascher dunkeln als in demselben Licht, verbunden mit andern Strahlen, z. B. in weißem Licht.

MEGUŠAR ist durch seine Versuche an *Gelasimus*, *Potamobius*, *Palaemonetes* und *Palaemon* zu dem Ergebnis geführt worden, daß die Übereinstimmung der Tierfarbe mit der Umgebungsfarbe hier nur eine zufällige und vorübergehende, rein nur durch Lichtquantität, nicht durch Farbenqualität, hervorgebracht sei. Dieser Befund kann natürlich die Tatsache nicht aus der Welt schaffen, daß sehr viele Tiere, namentlich auch Crustaceen mit Einschluß der von MEGUŠAR benützten Arten, bis ins feinste Detail und dauernd an ihre Umgebung angepaßt sind; dafür aber, für farbige Adaptation, sind natürlich Farbenwirkungen erforderlich, und gerade weil es sich in den Experimenten MEGUŠARS statt dessen vermutlich nur um unspezialisierte Lichtwirkungen handelte, sind die adaptierten Dauerzustände ausgeblieben. Daneben darf natürlich auch nicht wieder übersehen werden, daß wenigstens ein großer Teil der von MEGUŠAR beobachteten Erscheinungskomplexe auf physiologischem Farbwechsel, im Vergleich dazu nur wenige auf morphologischem, beruhen, der seiner ganzen Natur nach labiler und flüchtiger ist als der morphologische Farbenwechsel. Aus MEGUŠARS Ergebnissen zu verallgemeinern, daß die Crustaceen ihre sympathische Färbung dem aktiven Auffinden gleichgefärbter Umgebung danken, heißt, die räumlichen Verhältnisse der freien Natur in Rechnung gezogen, den Tieren eine Fähigkeit des Wanderns und Suchens zumuten, die sie in Wirklichkeit nicht besitzen, — auch abgesehen davon, daß die diesbezüglichen Versuche MEGUŠARS, wie er selbst sagt, zur Feststellung einer derartigen Tätigkeit ganz unzureichend erscheinen.

2. Vererbung.

Die Vererbung der Variation wird in unserm Falle, da es sich um »Vererbung einer erworbenen Eigenschaft« handelt, theoretisch am besten so besprochen, daß ich die Darstellung nach den verschiedenen, dagegen erhobenen Einwänden gliedere. In kurzer Fassung lassen sich die Einwände folgendermaßen charakterisieren:

1) Es handelt sich um keine »erworbene«, d. h. wirklich neue und somatogene Eigenschaft oder Erregungswirkung. — 2) Es handelt sich nicht um Vererbung, sondern nur um »Nachwirkung« oder Isolierung reiner Linien oder transgressive adäquate Modifikabilität eines Merkmals, regulierbare Ökologismen nach Art der amphibischen Pflanzen. — 3) Es handelt sich um Wirkung der Zuchtwahl. — 4) Es handelt sich um Atavismus. — 5) Die Vererbung findet durch direkte oder parallele Induktion des Keimplasmas statt, die vererbte Variation hat demzufolge mit der somatischen nichts zu tun, sondern entsteht sofort unabhängig von ihr als germinale, als Mutation.

Manche von diesen fünf Haupteinwänden fallen ja teilweise zusammen, aber jeder hat doch auch wieder etwas ihm Eigentümliches. So ist die Isolierung einer reinen Linie ebenfalls durch Zuchtwahl vermittelt, läßt aber eine gewisse untergeordnete, gleichsam ausschälende Wirkung des äußeren Faktors gelten und arbeitet nicht, wie der eigentliche Zuchtwahleinwand, mit einer durch Selektion bewirkten schöpferischen Steigerung der Eigenschaften. Auch der Atavismuseinwand ist heutzutage nahe verwandt damit, wo »Rückschlag«, »Atavismus« gleich »Anpassung«, »Vererbung« aufgehört hat, ein leeres Wort zu sein, sondern durch unsere Erkenntnis, daß er durch eindeutig bestimmtes Hinzufügen oder Fehlen jeweils verschiedener Entwicklungsfaktoren (-Substanzen, meinetwegen Determinanten, Gene) zustande kommt, Inhalt bzw. Auflösung gefunden hat; zum Unterschied von den beiden andern Selektionseinwänden drückt er nur aus, daß etwas in der genau gleichen, jetzt scheinbar neuen Form schon da war, während »reine Linien« und »Züchtungsallmacht« nur fordern, daß es überhaupt schon im Keimplasma vorhanden gewesen sei, ohne sich notwendigerweise bereits gerade so manifestiert zu haben. Während sich also manche der aufgezählten Einwände decken, lauten andere — im Sinne derer, die sie erhoben — widersprechend. So, wenn es das eine Mal von derselben erworbenen Eigenschaft heißt, sie sei nur eine Modifikation, das andere Mal, sie sei eine Mutation. Darin zeigt sich wieder die Hinfälligkeit des konstruierten Unterschiedes und die formal gewordene Natur der Streitfrage; denn wenn die Gegner sagen, sog. erworbene Eigenschaften sind nichts als Mutationen, so kann ich mich (siehe noch weiter unten S. 177) damit einverstanden erklären, wenn der Satz im Sinne der lichtvollen Darlegung R. GOLDSCHMIDTS auch in seiner Umkehrung gelten darf: Mutationen sind nichts anderes als erworbene Eigenschaften!

Den Zuchtwahleinwand engeren Sinnes schaltete ich schon durch meine Versuchsanordnung aus, da ja die beobachteten Variations- und Vererbungswirkungen auch bei strenger negativer Zuchtwahl vonstatten gehen, bei positiver Zuchtwahl nur um ungefähr eine Generation früher das gleiche Ausmaß erreichen. Die Ursache dieser geringen Fortschritte der Selektion, auch wo sie planbewußt angewendet wird, sahen wir in dem Langsamerwerden der dem unentbehrlichen Wirken des äußeren Faktors folgenden Reaktionen, je weiter sie schon gediehen sind, — was aber hinwiederum nicht mit wirklicher Begrenztheit der Modifikabilität gleichbedeutend ist.

Den Einwand, es handle sich um nichts Neues, sondern um Atavismus oder Latenz, habe ich im vorigen Kapitel (S. 159) mehr mit Hilfe des logischen Gegenbeweises bereits widerlegt, indem ich zeigte, wie die Gegner den Begriff des organisch Neuen so sehr einengen, daß in ihrem Sinne selbst die Organisationsmerkmale der Tierstämme noch nichts Neues, sondern durch Anlagen Gegebenes erscheinen, sofern nicht die ganze Phylogenie in Abrede gestellt wird. Jedenfalls wird das Problem dadurch außerhalb des Bereiches seiner Lösbarkeit gerückt; denn auf den Standpunkt, es handle sich um Isolierung reiner Linien oder Atavismus, kann man sich schließlich, wenn man will, immer berufen. Was speziell die reinen Linien anbelangt, so habe ich ebenfalls schon gezeigt, daß ihr Auftauchen durch bloße Ausschälung oder Auslösung mit Hilfe der von mir befolgten Versuchsanordnung (Kontrollversuche! gleichmäßiges und ungleichmäßiges Aussehen der Versuchspopulation beim Versuchsabschluß!) hätte gefunden werden müssen, — unter voller Anerkennung des Umstandes, daß es günstiger wäre, mit einem Objekt zu arbeiten, dessen Generationsfolgen, sexuelle und phänotypische Beschaffenheit von vornherein das Benützen einer reinen Linie gestatten. Aber würde man dann nicht sagen, diese reine Linie sei nur scheinbar eine solche, sei in Wahrheit ein Phänotypus, dessen Spaltung nur noch nicht gelungen sei, wie ja auch bei manchen chemischen »Elementen« erst spät ihre Zusammengesetztheit herauskam? Das muß ich vorerst der Zukunft überlassen.

Man wird sich im gegenwärtigen Falle, um die atavistische Natur wenigstens der von gelb gewordenen Tieren abstammenden gestreiften Salamander wahrscheinlich machen zu können, auf EIMERS Theorie berufen, wonach jede Zeichnung immer mit Längsstreifung beginnt, zur Fleckung vorschreitet, dann zur Querstreifung übergeht und mit Zeichnungsschwund endigt. Inwiefern diese Theorie allge-

mein gelten kann, soll weiter unten besprochen werden. Hier sei nur in engstem Bezug auf das Vererbungsproblem an den Gonadenaustausch und dessen Bastardierungsanalyse erinnert, die beide jetzt, nachdem (wenigstens für mich) jede Unklarheit oder Zufallsmöglichkeit geschwunden ist, direkt als je ein Kriterium dienen können, ob eine Eigenschaft alt oder neu ist. Ist sie alt und daher, sei es in manifester, sei es latenter Form, schon vorhanden gewesen, so bleibt das transplantierte Keimplasma unbeeinflusst und in Kreuzung mit einem Allelomorph spaltet sie nach den MENDELSchen Regeln, wie dies bei meiner Rückführung von *Alytes* zu den Brutpflegelosen Fortpflanzungsgewohnheiten der Vorfahren (KAMMERER 1911c) zutraf. Ist die Eigenschaft neu, so gehen morphogene Reize genügender Stärke von ihr aus, um das fremde Keimplasma entsprechend umzustimmen, und in Mischung mit der entsprechenden (allelomorphen) unveränderten Eigenschaft liefert sie intermediäre, nicht spaltende, allgemach in die Norm zurücksinkende Bastarde. Da letzteres bei der im Experiment aus Fleckung entstandenen Streifung im Gegensatz zu der in der Natur gefundenen zutrifft, so kann ich beurteilen, daß die Kunststreifung, trotzdem sie von der Naturstreifung nicht zu unterscheiden ist, eine neue und keine atavistische Eigenschaft darstellt. Wie es dann kommt, daß ein MENDELSches Rezessiv in einem Heterozygoten, dessen Soma das dominante Merkmal trägt, rein bleibt, erklärt sich eben daraus, daß sämtliche mendelnde Merkmale entweder alt oder (wie bei Brutpflege — Nicht-Brutpflege von *Alytes*) atavistisch sind. Auch für Albino-Keimplasma z. B., das in einem wildfarbigen Heterozygoten liegt, bedeutet »Wildfarbe« keine neue Eigenschaft, welche auf das Keimplasma ohne Pigmentierungspotenz einen morphogenen Reiz ausüben müßte, dergestalt, daß die daraus hervorgehenden rezessiven Enkel nun doch teilweise pigmentiert ausfallen; denn der Albino leitet sich ja überall aus dem wildfarbenen Tier ab. Ich nehme dabei natürlich an, daß alte Eigenschaften in der Regel gar keinen oder einen nicht hinlänglich starken morphogenen Reiz mehr bis zum Keimplasma entsenden, weil alle sauberen Gonadentransplantationen (CASTLE und PHILLIPS, MORGAN, HARMS, HEAPE) jede Beeinflussung der Nachkommenschaft durch die Tragamme vermissen lassen; SEMON (1912) geht nicht so weit und hält die Eventualität eines immer bestehenbleibenden, wenn auch schwachen morphogenen oder Positionsreizes aufrecht; das Reinbleiben des Rezessivs im heterozygoten Dominanten, welches übrigens in einer Anzahl von Fällen nicht recht stimmen will, erklärt

er dann so, daß die Einflüsse des dominantmerkmalligen Heterozygotensomas sich naturgemäß zu den gleichartigen Anlagen schlagen werden, also zu demjenigen Keimplasma, welches wiederum die dominante Eigenschaft, nicht zu jenem, welches die rezessive Eigenschaft entfalten wird.

Übrigens spielt der Atavismuseinwand, wie SEMON schon 1907 auseinandergesetzt hat, von dem Augenblick an keine Rolle mehr, wo nachgewiesen wird, daß das Keimplasma durch Leitungseinflüsse vom Soma her induzierbar ist. Diesen Nachweis führe ich, indem ich dabei gleichzeitig den Einwand der direkten und der Parallelinduktion widerlege. Man wird mir nicht nachsagen, daß ich, trotz meiner positiven Ergebnisse über »Vererbung erworbener Eigenschaften« (ich gebrauche den Terminus hier absichtlich noch einmal im unbestimmten Sinne), mit einem Vorurteil an die Frage, ob somatische oder Parallelinduktion, herangetreten bin. Höchstens könnte man von einem Vorurteil zugunsten der Parallelinduktion reden, deren mögliche Anwendung auf meine Fälle ich in all meinen bisherigen Arbeiten ausdrücklich offen gehalten habe. Ja ich ließ mich unter dem Einfluß der TOWERschen Darstellung verleiten, wenigstens für die Käfer und einige andere Beispiele, so PRZIBRAMS Hitzerratten (1910) und meine *Alytes*-Neotenie einen Vortrag für die Wiener Gesellschaft der Ärzte (KAMMERER 1910 b) mit folgenden Worten zu beschließen: »... welchen Weg die Einflüsse der äußeren Welt einschlagen, wenn sie erbliche Eigenschaften hervorrufen? Es ist der direkte, physikalische Weg zu den Keimstoffen, nicht der indirekte physiologische Weg von sonstigen körperlichen Veränderungen zu Keimesveränderungen!« Erst SEMONS Kritik (1910, 1912) der TOWERschen Auslegung mahnte mich wieder zur Vorsicht, und nun bin ich durch meine Gonadenverpflanzungen vom Vorkommen der somatischen Induktion, deshalb noch nicht vom Nievorkommen der direkten Induktion, überzeugt. Überzeugend wurde namentlich die Erklärung, welche der Ausfall meiner Gonadenverpflanzungen dafür liefert, weshalb die somatischen und die Erbeigenschaften in vielen Fällen, wie sie die Bastardierung und Transplantation aufzeigen, so unabhängig voneinander sein können, in bestimmten anderen Fällen nicht; diese Erklärung, das verschiedene Wirken von Natur- und Kunstrasse, von alter und neuer erblicher Eigenschaft, war überdies noch geeignet, die »unvorstellbare« somatische Induktion unserem Vorstellungskreis wenigstens etwas näher zu bringen. Dies scheint mir nämlich (in teilweiser Anlehnung an SEMON) durch meinen Vergleich, bzw. die

Homologisierung der Keiminduktion seitens des Soma mit anderen, geläufigen physiologischen Reizvorgängen geschehen zu sein; die neue Eigenschaft (auch wenn sie scheinbar einer alten gleich ist) übt auf ihre nähere und weitere Umgebung eine Reizwirkung aus, einfach weil sie neu, ihrem Träger gleichsam noch ungewohnt ist (vergleichbar etwa den Wirkungen, die auch von anorganischen Verbindungen nur in statu nascendi auf andere Stoffe ausgeübt werden). Mit der Zeit und Gewohnheit stumpft sich diese Reizwirkung ab, und wenn sie auch nie ganz aufhören dürfte, so wird sie dennoch zu schwach, um jetzt noch die zur Umstimmung des Keimplasmas erforderliche Fernwirkung auszuüben. Dann ist diese aber auch schon überflüssig geworden, um die betreffende Eigenschaft, von der sie ausging, in jeder Generation von neuem zu entfalten; denn dann ist die Eigenschaft längst in den genotypischen Besitz übergegangen, sie ist zur Zeit, als noch starke Reizwirkung und daher Erregungsleitung bestand, im Keimplasma impliziert und inseriert (Roux), d. h. an richtiger Stelle eingefügt worden, und bedarf fortan der zentripetalen Translation nicht mehr, während ihre zentrifugale Evolution (Neoevolution — Roux) aus dem Keimplasma ungestört weiterbesteht.

Gleichgültig, ob diese Erklärung angenommen wird oder nicht, könnte ich also auf Grund der Gonadentransplantation den Beweis für erbracht halten, daß im Falle der Vererbung erworbener Salamanderfärbung somatische Induktion im Spiele gewesen ist; ich muß aber doch noch gebührend hervorheben, daß dieser Beweis selbstverständlich auch nicht mehr durch Untersuchungen über »Die Umwelt des Keimplasmas« erschüttert werden kann, von denen im Rahmen eines größeren, durch PRZIBRAM (1912) inaugurierten Zyklus die eine, von ŠEČEROV (1912 a) gearbeitete, sich unmittelbar mit dem Lichtgenuß im Salamanderkörper beschäftigt. ŠEČEROV hat nachgewiesen, daß $\frac{1}{173}$ der äußeren Lichtmenge durch das Körperintegument bis zu den Keimdrüsen vordringt, woran die gelben Stellen einen 3- bis 4mal so großen Anteil haben wie die schwarzen. Nur soviel ist nachgewiesen und von ŠEČEROV behauptet, nicht mehr; doch war vorauszusehen, daß ein Teil der Literatur dies Ergebnis sofort in der Weise aufgreifen werde, als sei damit auch die Parallelinduktion der Keimdrüsen (nicht etwa bloß ihre Möglichkeit) bewiesen. So sagt ein (im übrigen vorzügliches) Referat von F. M. in der »Naturwissenschaftlichen Rundschau«: »Hierdurch wird für die von KAMMERER festgestellte Tatsache, daß die auf gelber Erde gelb gewordenen Sa-

lamander diese Eigenschaft auf die Nachkommen übertragen, die Annahme einer somatogenen Vererbung . . . überflüssig«. Demgegenüber hat SEMON 1912 (S. 118, 119) darauf hingewiesen, wie unwahrscheinlich es ist, daß eine Lichtmenge, die sehr bedeutend gewählt sein muß, damit sie (noch dazu unter der Voraussetzung, daß sie in einer bestimmten Farbe reflektiert wird) durch Vermittlung des ungeheuer spezialisierten und empfindlichen Auges als Photorezeptor die betreffenden Farbveränderungen in der Haut hervorbringt, in 173-facher Abschwächung die adäquaten Veränderungen auch im Keimplasma bei Abwesenheit des licht- und farbenempfindlichen Empfangsapparates hervorbringen könne. Nebenbei bemerkt liegen die Verhältnisse bei der Eidechse, deren Lichtgenuß die neueste Arbeit ŠEČEROVS (1912 b) gilt, für direkte Induktion der Keimzellen noch wesentlich ungünstiger, da hier in der wenig exponierten Bauchgegend $\frac{1}{4500}$, in der stärker exponierten Rückenzone aber nur $\frac{1}{202500}$ des auffallenden Lichtes durchdringt. Aber ich möchte darauf nicht einmal so viel Wert legen, da die Veränderung im Keimplasma nicht actu, sondern nur potentia angelegt zu werden braucht; sie wirklich strukturell durchzuführen, dazu gehört ja der spezialisierte Rezeptor und die große Lichtmenge; jedoch sie nur metastrukturell anzulegen, dazu genügt vielleicht die Totipotenz des Keimplasmas bei noch so geringen, wenn nur überhaupt vorhandenen Bruchteilen der äußeren Lichtintensität. Schwerer verträgt sich diese Annahme mit dem Nachweis, daß die Farbveränderungen spezifische Farbenwirkungen, nicht unspezifische Lichtwirkungen sind; gar nicht endlich verträgt sich, wie gesagt, die Annahme der notwendigen direkten Induktion mit dem Nachweis somatischer Induktion durch einwandfrei ausgetauschtes und den somatischen Eigenschaften entsprechend verändertes Keimplasma.

Es ist mir nur noch der Nachweis übrig geblieben, daß es sich nicht um transgressive adäquate Modifikabilität handelt und daß auch keine Verwechslung mit einfacher Nachwirkung vorliegt. Das Erstgenannte ist mir besonders von PLATE und LANG, von diesen beiden Autoren nur für die Fortpflanzungsanpassungen von *Salamandra maculosa* und *atra*, sowie von BAUR, von ihm auch für die Farbanpassungen und auf Grund seiner Definition der Vererbung (Vererbung sei nicht die Übertragung einer Eigenschaft, sondern der Art und Weise, zu reagieren) eingewendet worden. Mit BAUR habe ich mich (unter vollkommener Anerkennung seiner Vererbungsdefinition, soweit es die Reaktionsnorm betrifft) bereits im vorigen Kapitel (S. 156 ff.) aus-

einandergesetzt und betont, daß die von ihm geforderte Überschreitung der Reaktionsnorm oder bereits angeborenen Modifizierbarkeit sowohl in meinen *Alytes*- als auch in den *Salamandra*-Versuchen tatsächlich bereits vollzogen ist. Gegen PLATE, der ursprünglich mehr von einer Reaktivierung latenter Anlagen, also mehr im Sinne des Atavismus-Begriffes sprach, hatte ich bereits früher eingewendet, daß der Atavismus ja nicht in beiderlei Richtung liegen könne: wolle man ihn in retrogressiver Richtung zugeben, so könne er in progressiver nicht angenommen werden. Ich sehe jetzt, insbesondere durch die Darstellung von LANG, daß dieser mein Gegeneinwand gegenüber der wirklichen Auffassung jener »transgressiven Modifikabilität«, die ja in der Tat, wie bei den Sumpfpflanzen, nach beiderlei Richtung ausschlagen kann, nicht reicht. Nun sagt aber LANG mit Recht, daß es zwischen zwei Gliedern einer solchen Modifikationsreihe, selbst zwischen zwei extremen Gliedern, wie sie z. B. die Wasser- und die Landform des *Polygonum amphibium* oder des *Ranunculus fluitans* darstellt, keine Bastarde geben kann, denn genotypisch sind ja beide gleich beschaffen. Von meinen umgezüchteten Salamanderformen gibt es aber Bastarde, und zwar intermediäre Bastarde mit allen Merkmalen solcher. Diesem Kriterium gegenüber erübrigt es sich, auf die Konstanz des angeblich so leicht modifizierbaren Merkmales in neutralen, ja sogar eine Gegeninduktion darstellenden Medien, mit einem Wort nochmals auf die gänzlich veränderte Reaktionsweise des Organismus hinzuweisen, die ja bei solchen Ökologismen ohne genotypische Veränderung stets gleich labil bleiben mußte.

Um eine bloße Nachwirkung endlich von der Art, daß kräftigere, besser ernährte Individuen natürlich auch ebensolche Junge zeugen, was sich noch nicht als Vererbung qualifiziert, kann es sich nicht handeln, denn sie würde die spezifische Übertragungsweise, z. B. der Tüpfelung bei Feuchtigkeits-, der Verdüsterung bei Trockenheitswirkung u. a. nicht erklären. Nachwirkung kann doch wohl immer nur quantitativer Art sein und sich etwa in Größe, Gewicht, Widerstandsfähigkeit, Fettmenge und sonstigen ganz allgemeinen Eigenschaften eines Organismus äußern, nicht aber in so streng umschriebenen Qualitäten, wie sie der Zeichnungsstil des Salamanders darbietet. Es besteht also zwischen Nachwirkung und Vererbung der Unterschied, daß erstere ausschließlich quantitativer, letztere auch qualitativer Natur sein kann: überall wo Qualitäten übertragen werden, kann es sich nicht um Nachwirkung handeln; hingegen doch zuweilen um Vererbung, wo nur Quantitäten übertragen werden.

Dieser Unterschied — und damit gelange ich endlich von bloßer Bekämpfung der Einwände zur Besprechung der durch meine Arbeit erzielten Fortschritte — wurde auch bereits für die »erblichen Mutationen« und die »nicht erblichen Modifikationen« statuiert, aber von LANG (S. 20) ausdrücklich als unbestätigt zurückgewiesen. Im Sinne derjenigen Anschauung, wonach man unter Modifikation immer das versteht, was höchstens eine Nachwirkung, aber keine Vererbung entfalten kann, wäre der Unterschied freilich aufrecht zu erhalten; aber ich glaube eben gar nicht an den Dualismus der »Modifikationen« oder »Fluktuationen« einerseits, der »Mutationen« oder echt-erblichen »Variationen« anderseits. Mir sind diese beiden nichts anderes als Stadien ein und desselben Variationsgeschehens. Die Modifikation der Genetiker ist nichts anderes als eine unfertige Mutation, die Mutation der Theoretiker nichts anderes als eine besonders schnelle und intensive, innerhalb einer Ontogenese statt einer Phylogenese vollzogene Modifikation. Daß die mehr oder weniger sichtbare Diskontinuität, die Größe der Veränderung, nicht maßgebend ist, hat man heute schon erkannt: es gibt winzige Mutationen und sehr bedeutende, dennoch zuerst scheinbar unvererbte Modifikationen. SEMON (1912) hat jüngst auseinandergesetzt, daß eben in Wirklichkeit in beiden Fällen, wenigstens für unser Wahrnehmungsvermögen und unter Zugrundelegung eines Vergleiches zwischen dem Zustand vor und nach Veränderung, ein diskontinuierliches Geschehen vorliegt. Ich möchte im Gegenteil und trotzdem in vollem Einklang mit SEMON behaupten, daß in Wirklichkeit in beiden Fällen ein kontinuierliches Geschehen vorliegt, nur ist seine Geschwindigkeit sehr verschieden: in dem einen Falle vollzieht es sich schon im Lauf einer Keimesentwicklung; — dann erscheint es uns, selbst wenn nur ein kleiner Schritt geschah, als Mutation, vorausgesetzt, daß es erblich ist, was wohl meist der Fall, da so schneller Vollzug im allgemeinen mit großer Intensität der verantwortlichen Reizwirkung einhergehen muß und da diese Reizwirkung in den Fällen sofortiger voller Erbllichkeit von Mutationen unbekannter Herkunft eben unkontrollierbar in den Zuchten fortbestehen bleibt. Vollzieht sich hingegen das Veränderungsgeschehen erst im Laufe einer, obgleich zuweilen nur etliche Generationen betragenden Stammesentwicklung, so erscheint es uns, selbst wenn schließlich schon ein großer Schritt vorliegt, infolge seiner Steigerungsfähigkeit als Fluktuation. Man wird geneigt sein, das allgemache Anwachsen der Grundfarbe oder in anderer Serie der Zeichnung beim Salamander als Fluktuation aufzufassen und aus diesem Grunde ihren echt-erb-

lichen Charakter zu bekämpfen, wozu keinerlei Berechtigung vorliegt, wenn der Wesensunterschied zwischen Fluktuation und Sprungvariation auf einen Gradunterschied reduziert wird. Verschieden ist eben nur entweder der in der Entwicklungseinheit (Individuum, Generation) zurückgelegte Weg, falls die erzielten Veränderungen in zwei gegebenen Fällen, von denen der eine eine Fluktuation, der andere eine Mutation sein soll, ungleich stark sind; oder verschieden ist die Geschwindigkeit, mit welcher der in derselben Entwicklungseinheit zurückgelegte Weg durchmessen wurde, falls die Veränderungen bei Fluktuation und Mutation gleich stark sind.

Ein Fall der letztgenannten Art ist das beliebte Beispiel der *Primula sinensis*. Es gibt davon u. a. eine rot- und eine weißblühende Rasse, die rein weiterziehen, also ihre Blütenfarbe vererben. Bei 30—35 Grad wird aber auch die rotblühende weiß, und diese Weißfärbung wird nicht vererbt. Mutation und Modifikation sehen also hier genau gleich aus, sind aber scheinbar durch ihre Vererbungsfähigkeit unterschieden. Ich behaupte nun, das kann daher kommen, daß das Weißwerden durch Wärme, wie es sich vor unseren Augen vollzieht, nicht mit genügender Geschwindigkeit zur genotypischen Veränderung gedeiht. Vielleicht wäre dies dennoch möglich, wenn genügend viele Generationen oder selbst das eine, allenfalls vegetativ vermehrte Exemplar genügend lange Zeit hindurch der erhöhten Wärme, oder kürzere Zeit noch stärker erhöhter Wärme ausgesetzt bliebe. Schon jetzt zeigt sich ja, daß, wenn man ein im Warmhaus weiß gewordenes Exemplar in niedrigere Temperatur zurückbringt, wenigstens die nächsten Blüten trotzdem noch weiß und erst die späteren wieder rot sind. — Wie steht es dann aber mit der aus der rotblühenden Rasse spontan, auch bei niedriger Temperatur, hervorgehenden weißblütigen Form, die sogleich in vollem Umfang konstant ist? Nun, ich halte es für mehr als wahrscheinlich, daß hier, wie in so vielen, wenn nicht allen Fällen scheinbar spontaner, rein von innen heraus kommender Mutation ein anderer, unkontrollierter Faktor gewirkt hat, der zufällig den gleichen Effekt hervorgebracht hat wie dort die Temperatur. In der Roux-Festschrift habe ich ziemlich ausführlich dargelegt, wie nicht bloß entgegengesetzte Extreme desselben Faktors, sondern auch qualitativ verschiedene Faktoren, die also verschiedenen Energiegebieten angehören, dennoch an einem gegebenen Organismus die gleiche Veränderung erzeugen können. Und schon gar ein derartiges Merkmal, wie es sich in Weißheit (Farblosigkeit) eines Organismus oder Körperteils äußert, scheint meist lediglich von

der Intensität einwirkender Energie, gar nicht von ihrer Spezifität, abzuhängen, indem es für jede Energieart nach oben und unten zu einen Grad gibt, den der Farbstoff nicht mehr ertragen kann, sondern bei dem er darauf mit Zerstörtwerden reagiert.

Eine andere Schlußfolgerung, die ich außer dem Hinfälligwerden des Unterschiedes zwischen Fluktuation und Mutation speziell in bezug auf das Vererbungsproblem aus meinen Experimenten ziehen zu können glaube, ist die Notwendigkeit einer Unterscheidung von Intensitäts- und Dauerenergie der Vererbung. Es kann vorkommen, daß eine Veränderung sich bei den Nachkommen fast in vollem Umfange erhält, aber nur in einer oder wenigen Generationen, dann sehr rasch verschwindet; und umgekehrt kann eine Veränderung schon in der nächsten Generation sehr abgeschwächt wiederkehren, aber dann sehr lange, vielleicht durch viele Generationen erhalten bleiben. Wovon es abhängt, ob bei der Vererbung die Intensität oder die Dauer überwiegt, ist heute noch nicht bekannt; vielleicht davon, ob der die Veränderung bewirkende Faktor mehr intensiv oder mehr dauernd eingewirkt hat. Plausibler ist mir aber von vornherein, daß es nur von der Natur der Veränderung selbst, also in jedem einzelnen Falle von etwas anderem abhängt. Ein altes Rezessiv wird sehr dauerhaft vererbt, hat aber nicht die Potenz, sich einer Dominante gegenüber zur Geltung zu bringen; eine neue somatogene Eigenschaft hingegen vererbt sich sehr intensiv, aber bei baldigem Aufhören der Induktion nicht dauernd (vgl. S. 132).

3. Bilateralität.

Sowohl mit dem Variations- wie mit dem Vererbungsproblem aufs engste verknüpft ist in unserm Falle das Bilateralitätsproblem. PRZIBRAM hat die Tatsache, das erworbene asymmetrische Gelb in den Nachkommen symmetrisch aufgeteilt erscheint, zum Nachweise benutzt, »daß es getrennte Determinanten für die rechte und linke Körperseite nicht gibt, sondern die Bilateralität bloß auf einer Verteilung von Anlagen nach entgegengesetzten Richtungen in Abhängigkeit von ihren Lagebeziehungen zur dorsoventralen und anteroposterioren Achse beruht«. Dazu stimmt auch die (ebenfalls von PRZIBRAM 1911/12 angeführte) Erfahrung CURDY und CASTLES sowie anderer Forscher (z. B. neuestens LUTZ), »daß zur Asymmetrie neigende Flecken des Felles sich nicht in gleicher Weise bei den Nachkommen wiederholen und daher auch nicht eine Meerschweinchenrasse mit bestimmten Flecken fixiert werden konnte«. Die Unfixier-

barkeit bestimmter, unsymmetrisch gelegener Makeln auf Körperteile habe ich ja auch bei den Salamandern erfahren. Ich möchte aber diese Tatsachen meinerseits dazu benutzen, um einem Einwand von H. E. ZIEGLER vorzubeugen, den er gegen die FISCHERschen Experimente mit *Arctia caja* erhoben hat. ZIEGLER ließ sich die Original Exemplare der melanistisch veränderten Eltern- und der die vererbte Veränderung zeigenden Nachkommenexemplare senden und konstatierte bei genauem Abmalen, daß diese ihr Plus an schwärzlicher Pigmentierung zum Teil auf anderen Stellen der Hinterflügel tragen, wie jene. FISCHER selbst war dies natürlich nicht entgangen, und er sagt diesbezüglich, man käme »zu dem gewiß ungereimten Schlusse, daß eine Neubildung von den elterlichen Flügeln aus auf die Fortpflanzungszellen übertragen wurde, die auf den Flügeln der Eltern gar nicht vorhanden ist!« »Alle diese Einzelheiten«, ergänzt H. E. ZIEGLER, »beweisen, daß die Verdunkelung der Nachkommen nicht kurzweg als Folge der Verdunkelung der Eltern betrachtet werden darf«. Es wäre nun natürlich naheliegend, dieses Bedenken auch auf meine gestreiften, von gefleckten abstammenden Salamander anzuwenden, wo das Gelb ja ebenfalls zum großen Teil ganz andere Körperpartien und in ganz anderer Form bedeckt, als bei den Eltern. Wenn das nun keine Vererbung sein soll, so ist natürlich das Wiedererscheinen eines schwarzen Fleckes, der bei einer Meer-schweinchen- oder Foxterriermutter z. B. auf dem linken Hinterbacken gelegen war, über dem rechten Auge auch keine Vererbung, der Fleck des jungen darf nicht auf den des alten Meerschweinchens oder Hundes bezogen werden! Ich denke, daß die in Rede stehende Anschauung hiermit genügend ad absurdum geführt erscheint.

Das weitere, was noch zur Bilateralität gesagt werden kann, gehört bereits dem Deszendenzproblem an, da es an EIMERS Hypothese der orthogenetischen Zeichnungsentstehung rührt. Diese Hypothese besteht bekanntlich darin, daß jede Tierzeichnung zuerst als Längsstreifung erscheint; die Längsstreifen lösen sich in Flecken auf und haben dadurch später Gelegenheit, sich in Querstreifen zu vereinigen; geht jetzt die Entwicklung noch weiter, so endigt sie in völligem Zeichnungsschwund. EIMER konnte sich auf das Variieren der Mauereidechse (richtiger der jetzt fast allgemein als besondere Art anerkannten *Lacerta serpa* Raf.), auf die Zeichnungsveränderungen während des Wachstums von Schmetterlingsraupen, sowie auf die Tatsache stützen, daß viele Tiere im Jugendkleid längsgestreift oder in Längsreihen getüpfelt sind, welche Zeichnung bei

dem auf niedrigerer Stufe stehenbleibenden Weibchen öfters, von Spezies, denen man auch aus anderen Gründen eine relativ niedrige phyletische Stellung zuweisen kann, in beiden Geschlechtern beibehalten wird. Die beim Salamander experimentell erzielten Zeichnungsveränderungen sind nun nicht so beschaffen, daß sie sich mit der EIMERschen Hypothese ohne weiteres identifizieren lassen. Symmetrische Längsstreifung entsteht hier zunächst aus unsymmetrischer Fleckung; dann erst ist der Verlauf so, wie es EIMER annahm, nämlich unter bestimmten äußeren Bedingungen lösen sich die Längsstreifen in Fleckenreihen auf und je zwei einander gegenüberliegende Komponenten dieser Längsreihen können sich nunmehr der Quere nach verbinden. Dabei darf aber nicht übersehen werden, daß hierzu ein Faktorenwechsel nötig war: die Auflösung der Streifen in Flecken geschieht nur unter Bedingungen, die der Vermehrung des Pigments, aus dem sie bestehen, ungünstig, — ihre Wiedervereinigung hingegen nur unter Bedingungen, die ihr günstig sind. Bleibt dies jetzt weiterhin so, so wird zunächst kein Zeichnungsschwund, sondern Rückkehr zur unsymmetrischen Fleckung bewirkt, die allerdings viel reicher ist als ehemals und das Verhältnis zwischen Grundfarbe und Zeichnung umkehrt; jetzt ist es also eher die Grundfarbe, welche die Fleckung abgibt, und sie kann bei abermaligem Faktorenwechsel zur Streifung übergehen usw. Zweitens darf nicht übersehen werden, daß auch nach Auflösung der Längsstreifen in Fleckenreihen, falls diese Auflösung nicht gar zu weit gediehen war, zufolge eines eigentümlichen Chemotropismus des Pigmentes die Tendenz zum Längenwachstum fortbesteht, also die aufgelösten Längsbinden wiederherzustellen: solange nämlich die Entfernung zwischen zwei benachbarten Flecken in der Längsrichtung 10 mm nicht übersteigt, werden nur in dieser, der Längsrichtung, vom vorderen Fleck kaudal-, vom rückwärtigen kranialwärts die schließlich verschmelzenden Fortsätze gebildet, nicht medianwärts, selbst dann nicht, wenn die Querdistanz weniger beträgt als 10 mm. Endlich muß die Auflösung der Längsbinden, damit Querbinden entstehen, gar nicht vorausgehen, sondern es kann direkt von jenen aus Querbrückenbildung beginnen, die eine leiterartige Zeichnung zustandekommen läßt. Geht der Prozeß noch weiter, so kommt es allerdings zur Einfarbigkeit, aber nicht, wie EIMER es sich dachte, durch Zeichnungsschwund, sondern durch Verdrängung der Grundfarbe. Es liegt also zwar immerhin ein orthogenetisches Geschehen vor, indem dem Farbmuster nur wenige Richtungen zur Verfügung stehen, in denen es sich verschieben kann,

aber diese Richtungen wechseln je nach dem äußeren Faktor und können bei gleichbleibendem Faktor mehrfach miteinander alternieren, Symmetrie kann wieder gestört und neuerdings hergestellt werden.

4. Phylogenese.

Die übrigen, auf die Deszendenztheorie Bezug habenden Tatsachen möchte ich möglichst knapp und zurückhaltend behandeln. So drängte sich bei dem Temperaturversuch ein Prozeß direkter Bewirkung auf, der mindestens zwei stark divergierende Formen herstellt, ohne daß die angeblich wenigstens dazu unumgänglich nötige Zuchtwahl eingegriffen hat. Denn wenn schon die Zuchtwahl keine neuen Eigenschaften erzeugen und steigern kann, so isoliert sie doch das von anderen Faktoren gelieferte Eigenschaftsmaterial und modelliert die scharf umschriebenen Formen heraus. Wenn ich nun darauf hinweise, daß selbst diese Divergenz ohne Selektion zustande kommen kann, so möchte ich nicht dahin mißverstanden werden, als ob ich daraus auf allgemeines Unnötigsein der Selektion schlosse; vielmehr bin ich von ihrer großen Rolle als Eliminations- und Verbreitungsfaktor völlig durchdrungen. Doch aber kann ein nicht-spezifischer, ein bloß aktivierender Faktor, wie ihn Temperaturerhöhung in bezug auf das Farbkleid des Salamanders darstellt, die in jedem Individuum bzw. Gruppen von Individuen verschiedenen Entwicklungstendenzen derart zur Ausreifung bringen, daß jede Gruppe beschleunigt nur noch die ihr immanente Tendenz befolgt und zum Schlusse, ohne daß Zwischenglieder gestorben wären, mehrere extreme Formen (so im Wärmeversuch extrem schwarz und extrem gelb gefärbte Salamander) vertreten erscheinen.

Ich möchte mich endlich kurz mit der Frage beschäftigen, ob in Gestalt desjenigen Salamanderexemplares, das durch Zusammenwirken mehrerer Faktoren und Generationen vollständig schwarz geworden war (Kap. IV, Versuch B 5, S. 60), bereits ein Artenwandel vorliegt. Haben wir dieses Exemplar, dessen Eltern immerhin noch typische *Salamandra maculosa* waren, noch als *Salamandra maculosa* zu bezeichnen oder haben wir es in *Salamandra atra* übergeführt, deren Färbung und Fortpflanzung es erblich besitzt? Mit Sicherheit wage ich nur den zweiten Teil dieser Frage zu entscheiden: Wir haben es nicht in *Salamandra atra* verwandelt. Wichtige morphologische Unterschiede, wie die nicht völlig (erblich) überbrückte Größendifferenz, die Form der Gaumenzahnbogen usw. lassen es nicht zu, unsern pechschwarzen, vollmolchgebärenden Salamander

als Alpensalamander zu bezeichnen. Es ist ja wahr, daß es uns noch nicht geglückt ist, von zwei bekannten, nahe verwandten Spezies die eine ganz in die andere zu transmutieren, weil der Wandlungsprozeß eben in der Natur unter Mitwirkung vieler Faktoren vor sich gegangen ist, von denen wir immer nur einige kennen, aber wohl auch diese nicht in richtiger, d. h. zu erwähntem Endziel führender Dosierung anwenden lernen. Die experimentelle Wissenschaft, die darauf ausgeht, die Deszendenztheorie exakt zu beweisen, hat aber derartige Umwandlung einer bestimmten Art in eine andere, ebenfalls bereits existierende Art wohl nicht nötig: es genügt, wenn sie an Arten Veränderungen hervorbringt, die über das Wesen bloßer Spielarten, Aberrationen und Modifikationen hinausgehen; wenn sie sie also in eine andere Art verwandelt, aber in eine solche, die in der Natur gar nicht vorkommt. Dies, glaube ich, ist mir im Falle des ober- und unterseits sammetschwarzen, je zwei lungenatmende Vollsalamanderchen gebärenden, verzwerten, schmalköpfigen, auffällig schlankgestreckten »Feuer«-Salamanders tatsächlich gelungen. Zwar wird es ja, wenn sich das Bastardierungskriterium als undurchführbar erweist, immer mehr oder weniger Geschmacksache bleiben, ob man eine Form als Spezies gelten lassen will oder nicht; daß aber viele Systematiker die oberseits rein gelben, breatköpfigen Riesenexemplare der Enkelgeneration des Lehmerdeversuches, den total schwarzen Salamander des mit einer Fortpflanzungsveränderung kombinierten Gartenerdeversuches als verschiedene Spezies beschreiben würden — ebenso meinen schwarzen großäugigen *Proteus* als spezifisch verschieden von seiner unterirdischen pigmentlosen und kümmeräugigen Stammform —, falls sie nämlich diese Formen im Freien finden und nicht bloß in meinen Experimentalzuchten kennen würden: davon darf man wohl vollkommen überzeugt sein.

Anhang: Arbeitsprogramm.

Es ist meine Absicht, von nun an in meinen Abhandlungen ausdrücklich diejenigen, unmittelbar ableitbaren Punkte herauszuheben, in denen die jeweilige Arbeit ergänzungsbedürftig ist. Selbst dann will ich nicht davon abgehen, ein derartiges Programm für die sich zunächst anschließenden Fragen zu entwerfen, wenn ich mich an ihrer Weiterverfolgung selbst zu beteiligen gedenke; das trifft, wie bereits in der Einleitung (S. 8) gesagt, im gegenwärtigen Falle wahrscheinlich nicht oder nur in beschränktem Grade zu (Abwarten der Resultate

einiger noch im Gang befindlicher Versuchsreihen, besonders über Ovarientransplantation, wo trüchtige Weibchen vorhanden sind).

Es würde mich freuen, wenn erfahrene, geschulte Forscher davon Gebrauch machten; und wenn ferner andere Biologen mit Vorlegung eines Arbeitsprogramms im Anhang zu ihren Arbeiten meinem Beispiele folgen würden, da ich hoffe, daraus eine sehr nützliche Einrichtung werden zu sehen.

Die folgenden Punkte sind natürlich nur einige von vielen, bei denen weitere Arbeit einsetzen könnte. Es ist eine Auswahl derjenigen, die ich zunächst für am meisten wünschenswert halte:

1) Eingehendere Beschäftigung mit den beiden selteneren Pigmenten der *Salamandra maculosa*: dem roten und dem gelblich-weißen, das nur in kleinen Fleckchen auftritt (siehe Kap. III, S. 20): Verhalten dieser Pigmente auf verschiedenfarbigen, namentlich ihnen gleich- und komplementärfarbenen Böden, in Nässe und Trockenheit, Licht und Dunkelheit, Wärme und Kälte.

2) Das Verhalten der Tiere mit rotem und gelblich-weißem Pigment in Kreuzung mit solchen, die es nicht besitzen, und Ovarientausch beider. Einbeziehung der diesbezüglich experimentell veränderten Exemplare (Punkt 1) in diesen Bastardierungs- und Transplantationsversuchen.

3) Das Verhalten des roten und gelblich-weißen Pigments bei der Hautregeneration, mit und ohne künstliche Verschiebung des Pigmentbereiches.

4) Versuche, die Intensität sämtlicher heller Pigmente (Farbensattheit und verschiedene Nuancen des Gelb, Rot, Gelblichweiß) durch äußere Faktoren, ev. erblich, zu variieren.

5) Durchführung der Punkte 1—3 an partiellen Albinos und solchen Tieren, die auf experimentellem Wege (Hunger, vielleicht noch andere Mittel, siehe Punkt 9b) viel von ihrem Pigmentvorrat verloren haben.

6) Züchtung einer F_2 - ev. F_3 -Generation usw. in Versuchen, wo weitere Generationen noch besondere Aufschlüsse versprechen und zwar:

a) in der Kultur mit permanenter Fortwirkung schwarzen Untergrundes, d. i. der Tiere mit einer Reihe spärlicher kleiner Flecken längs der Wirbellinie (S. 53);

b) der in P auf schwarzem Grund lebenden, in F_1 auf gelben Grund versetzten Kultur, d. i. der Tiere mit medianer Rückenlängsbinde;

c) der im Freien gefangenen, stark gelben forma typica, deren Junge ebenfalls der forma typica angehören, also unsymmetrisch ge-

fleckt sind, und zwar gleich ihren Eltern sehr reichlich, aber noch nicht so sehr bald nach Metamorphose, sondern erst durch spontane (ohne Induktion vor sich gehende) Zunahme während der Ontogenese. F_2 wird in diesem Falle wohl ebenfalls reich, aber unsymmetrisch gefleckt sein.

7) Untersuchung der Vererbung von Weißfleckigkeit, die in sehr hoher Lichtintensität oder auf weißem Boden durch Verbleichung der gelben Flecken erworben wird.

8) Durchführung mehrerer Farb- und Feuchtigkeitsinduktionen mit Salamandern, deren Weibchen zuvor durch Entzug des Wasserbeckens zum Vollsalamander-Gebären gebracht worden waren (KAMMERER 1908). Da diesfalls die postembryonale Entwicklung in den mütterlichen Uterus verlegt wird, entfällt die sonst nicht mit absoluter Sicherheit auszuschließende Neu-Induktion oder Induktionshemmung (Aufhebung einer allenfalls schon stattgefundenen intrasomatischen Induktion) während der freilebenden, in vorliegender Arbeit auf neutralem Grund (Kies) verbrachten Larvenperiode. Die Kombination der Umfärbungsversuche mit Vollmolchgebären könnte von Nutzen sein:

a) im Feuchtigkeitsversuch (Kap. IV E); vgl. die Bemerkung S. 71;

b) in allen Induktions- und Zuchtversuchen, um ganz einwandfrei zu prüfen, ob es eine Rolle spielt, wenn die Tiere während der Bildung, Reifung, Befruchtung und Entwicklung ihrer Keimprodukte im Induktions- oder neutralen oder Gegeninduktionsmedium leben, ob also die Möglichkeit direkter oder Parallelinduktion besteht.

9) Wiederholung des Dunkel- und Blendungsversuches:

a) um die etwas zweifelhaft gebliebene Frage zu entscheiden, ob Dunkelheit die Feuchtreaktion (Neuaufreten von gelben Fleckchen) wirklich total verhindert oder nur in erheblichem Grade einschränkt;

b) um Grundfarbe und Zeichnung, deren Verteilung im Finsternen ja zunächst konstant bleibt, weiter bis zu ihrer vermutlich schließlich eintretenden Zerstörung zu beobachten (vgl. auch Punkt 5);

c) vielleicht doch auch in diesen Versuchsreihen Nachkommen zu erhalten.

10) Wiederholung der Wärmekultur unter Hinzufügung einer ausgesprochenen Kältekultur, und Aufzucht schon der Larven in beiden Temperaturextremen, deren Wirkungen auf das Farbkleid der Larven zwar durch FISCHER u. a. bekannt sind, nicht aber die Nachwirkungen auf das imaginale Farbkleid des frisch metamorphosierten Salamanders.

11) Beobachtung des kausalen Zusammenhanges zwischen physiologischem und morphologischem Farbwechsel, und zwar nicht nur bei der Salamanderlarve und in jenen Fällen, wo beide Arten des Farbwechsels sich in gleicher Richtung bewegen, wo jener von diesem gleichsinnig abgelöst wird; sondern auch bei anderen Formen und solchen Fällen, wo morphologischer und physiologischer Farbwechsel beim Einwirken desselben äußeren Faktors entgegengesetzte Wege gehen, ersterer etwa Verdunkelung, letzterer Aufhellung des betroffenen Tieres verursacht (vgl. Kap. VII).

XI. Literaturverzeichnis.

- BAUR, ERWIN, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, bes. S. 37 und 260. Berlin, Gebr. Borntraeger. 1911.
- BEDRIAGA, JACQUES DE, Die Lurchfauna Europas. II. Urodela. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. p. 187—760. 1897.
- BENDL, W. E., Neuere Erscheinungen aus dem Gebiete der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Blätter f. Aqu.- u. Terr.-Kunde. Bd. 22. S. 747—748, 765—766. 1911.
- BOULENGER, E. G., A Contribution to the Study of the Variations of the Spotted Salamander (*Salamandra maculosa*). Proc. Zool. Soc. London. p. 323—347. pl. XV. 4 figg. 1911.
- CASTLE, W. E., and J. C. PHILLIPS, On germinal transplantation in Vertebrates. Carnegie Inst. Publ. No. 144. p. 1—26. Washington. 1911.
- CUÉNOT, L., La genèse des espèces animales, bes. p. 181, 182. Paris, F. Alcan. 1911.
- DARWIN, CHARLES, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Aus dem Englischen übers. von J. V. CARUS. Bd. 2. 3. Aufl. S. 8 ff. Stuttgart, Schweizerbart. 1878.
- DAVENPORT, C. B., The Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. of Morph. Vol. 22. No. 1. p. 111—122. 1911.
- DÜRIGEN, BR., Deutschlands Amphibien und Reptilien, bes. S. 577 ff. Magdeburg, Creutzsche Verlagshandlung. 1897.
- EIMER, G. H. THEOD., Über die Zeichnung der Vögel und Säugetiere. Vortrag. Württembergische naturwiss. Jahreshefte. 1883.
- FAHR, A., Krankheitserscheinungen bei gezüchteten Feuersalamandern (*Salamandra maculosa* Laur.). Blätter f. Aqu.- u. Terr.-Kunde. Bd. 21. S. 564—565. 1 Fig. 1910.
- FÉJERVÁRY, G. J. DE, Sur deux cas intéressants d'adaptation produits par le terrain sur la couleur des animaux. Bull. Soc. Vaudoise des Sc. nat. T. 48. p. 381—391. pl. III. 1912.
- FISCHEL, ALFRED, Über Beeinflussung der Pigmentierung durch Wärme und Licht. Sitzber. Deutsch. naturw.-med. Verein für Böhmen »Lotos«. Nr. 8. 1896.
- FISCHER, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomologie. Bd. 6. S. 365, 377. 1901.

- FLEMMING, W., Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf die Färbung der Salamanderlarve. Arch. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 48. S. 369—374, 690—692. 1897.
- F. M., Referat über: Die Umwelt des Keimplasmas. Naturwiss. Rundschau. Bd. 27. Nr. 22. S. 276—277. 1912.
- FRISCH, KARL v., Über farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 32. 2. Hft. S. 171—230. 1912.
- GADOW, H., Diskussionsbemerkung zum Vortrag KAMMERER 1911/12. Verhandl. VIII. Internat. Zoologenkongreß Graz. 15.—20. August 1910. S. 271. 1912.
- GAISCH, ALOIS, Ein weiterer Beitrag zur künstlichen Schwarzfärbung des gefleckten Salamanders (*Salamandra maculosa* Laur.). Verhandl. Zool.-bot. Gesellsch. Wien. Bd. 62. S. 54—57. 1912.
- GOLDSCHMIDT, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig, W. Engelmann. 1911.
- Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 7. Hft. 1. S. 1—62. 1912.
- GUTHRIE, C. C., Further results of transplantation of ovaries in chickens. Journ. Exp. Zool. Vol. 5. p. 563—576. 1908.
- HALBAN, JOSEF, Größenzunahme der Eier und Neugeborenen mit der Alterszunahme der Mutter. Verh. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 81. Vers. Salzburg 1909. 2. Teil. 1. Hälfte. S. 172, 173. 1910.
- HANSTEIN, R. v., Experimente über Erblichkeit von Abänderungen. Naturwiss. Rundschau. Bd. 26. Nr. 1. S. 6—8. Nr. 2. S. 20—21. 1911.
- HARMS, W., Ovarialtransplantation auf fremde Spezies bei Tritonen. Zool. Anz. Bd. 37. Nr. 12/13. S. 225—237. 1911.
- Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. 1. Mitteil.: Versuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34. 1. Heft. S. 90—131. 1912. [Vgl. auch die vorläuf. Mitteil. in Zool. Anz. Bd. 37. Nr. 6/7. 1910.]
- HEAPE, W., Further note on the transplantation and growth of the Mammalian Ova within an Uterine Foster Mother. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 67. S. 178. 1898.
- JOHANNSEN, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena, G. Fischer. 1903.
- KAMMERER, P., Der Feuersalamander und sein Kleid. Natur und Haus. Bd. 9. S. 255. 1901.
- Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* u. *maculosa*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 17. S. 165—264. Taf. XIII. 1904.
- Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 1. u. 2. Mitteil. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 25. Heft 1/2. S. 7—51. 1908.
- Experimentell erzielte Übereinstimmungen zwischen Bodenfarbe und Tier. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 58. S. (126)—(130). 1908. Nachdruck mit 2 Fig. in *Lacerta*, Zeitschr. f. Terrarienkunde, Beilage zur Wochenschr. f. Aqu.- u. Terr.-Kde. Bd. 6. Nr. 6. S. 21, 22. 1909 (zitiert als 1908/09).
- Vererbung künstlicher Farbenveränderungen. Umschau. Bd. 13. Nr. 50. S. 1025—1028. 4 Fig. 1909.
- Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen. Natur. Heft 6. S. 94—97. 4 Fig. 1910 a.
- Experimentelle Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Vortrag in der k. k. Gesellsch. d. Ärzte, Wien. Neue Freie Presse, Fachblatt Natur- u. Völkerkunde. Do. 20. und Do. 27. Jan. 1910 b.

- KAMMERER, PAUL, Die Wirkung äußerer Lebensbedingungen auf die organische Variation im Lichte der exp. Morphologie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30 (ROUX-Festschr.). S. 379—408. 1910 c.
- Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen bei Amphibien. Verhandl. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 81. Vers. Salzburg 1909. Bd. 2. Heft 1. S. 173—176. 1910 d.
- Neuere eigene Zucht- und Transplantationsversuche über Vererbung somatogener Eigenschaften. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. Nr. 10. S. 435, 436. 1910; ähnlich (ausführlicher) Verh. Zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 41. S. (134)—(139). 1911 (zitiert als 1910/11).
- Zuchtversuche zur Abstammungslehre. 32 Figg., S. 93—131 aus: Die Abstammungslehre, zwölf gemeinverständliche Vorträge von ABEL, BRAUER, DACQUÉ, DOFLEIN, GIESENHAGEN, GOLDSCHMIDT, HERTWIG, KAMMERER, KLAATSCH, MAAS, SEMON. Jena, G. Fischer. 1911; ähnlich, doch weniger illustriert auch in: Himmel und Erde. Bd. 23. Nr. 9. S. 385—395, Nr. 10. S. 443—457; Monatshefte für den naturwiss. Unterr. Bd. 4. Nr. 2. S. 438—450, Nr. 3. S. 499—510; und Vorträge des Vereins zur Verbreit. naturw. Kenntnisse Wien. Bd. 51. Heft 11, sämtlich 1911 a.
- Meine Versuche über Abstammungslehre. Österr. Rundschau. Bd. 29. Heft 5. S. 399—404. 1911 b.
- MENDELSche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verh. Naturforsch. Verein Brünn. Bd. 49. 1911 c.
- Das Terrarium und Insektarium. Leipzig, Theod. Thomas. 1912.
- Direkt induzierte Farbanpassungen und deren Vererbung. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 4. S. 279—288. Taf. III—V. 1911. Verhandl. d. VIII. Internat. Zoologenkongr. zu Graz 1910. S. 263—271. 1912 (zitiert als 1911/12).
- KLUNZINGER, C. B., Über Melanismus bei Tieren im allgemeinen und bei unsern einheimischen insbesondere. Jahresh. Ver. vaterl. Naturkd. Württemberg. S. 267—297. 1903.
- Über einige eigentümlich gefärbte und gezeichnete, besonders melanische Grasfrösche. Bericht der Senckenbergischen Naturf. Ges. Frankfurt a. M. S. 105—118. 1906.
- Über neue Funde von schwarzen Grasfröschen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 230—234. 1908.
- KOCH, M., Über unsern Feuersalamander und den Alpensalamander. Vortrag im Verein »Triton«-Berlin, Sitzung v. 12. Januar 1912. Wochenschr. f. Aqu.- u. Terr.-Kde. Bd. 9. Nr. 8. S. 112; Blätt. f. Aqu.- u. Terr.-Kde. Bd. 23. Nr. 8. S. 126. 1912.
- KREFFT, P., Das Terrarium. Berlin, Fritz Pfennigstorff; Reptilien- und Amphibienpflege. Leipzig, Quelle & Mayer.
- LANG, ARNOLD, Über Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. S. 17—84. 1909.
- LEYDIG, F. v., Über die Molche (Salamandrina) der württembergischen Fauna. Mit 3 Taf. Berlin, Nicolaische Verlagshandl. S. 98. 1868.
- LUTZ, F. E., Experiments with *Drosophila ampelophila* concerning evolution. Carnegie Inst. Publ. No. 143. Washington 1911.
- MACCURDY, H., and W. E. CASTLE, Selection and Cross-breeding in Relation to the Inheritance of Coat-pigments and Coat-patterns in Rats and Guinea-pigs. Papers of the Station for Exp. Evolution. No. 8. Washington 1907.

- MAYERHOFER, FRANZ, Farbwechselversuche am Hechte (*Esox lucius* L.). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 28. Heft 4. S. 546—560. 1909.
- MEGUŠAR, FRANZ, Experimente über den Farbwechsel der Crustaceen. (I. Gelasimus. II. Potamobius. III. Palaemonetes. IV. Palaemon.) Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. Heft 3/4. S. 462—665. 1912.
- MORGAN, T. H., Cross- and Self-Fertilization in *Ciona intestinalis*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30 (Festband f. Roux). 2. Teil. S. 206—235. 1910.
- PLATE, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl. Leipzig 1908. (Auch Referat über KAMMERER, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassung. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. Bd. 5. Heft 1. S. 119, 120. 1908.)
- POCHE, FRANZ, Über die Synonymie und die richtigen Namen mehrerer europäischer Amphibien. Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 61. S. 399—407. 1911.
- PRZIBRAM, HANS, Die Biologische Versuchsanstalt in Wien. Zeitschr. f. biol. Techn. u. Meth. Bd. 1. Heft 3—5. Zimmerterrarium S. 249 ff., Fig. 3; Freilandterrarium S. 251 ff., Fig. 18 auf Taf. VI. 1908/9.
- Übertragungen erworbener Eigenschaften bei Säugetieren: Versuche an Hitzerratten. Verh. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 81. Versamml. zu Salzburg 1909. 2. Teil. 1. Hälfte. S. 179—180. 1910.
- Asymmetrie-Versuche als Schlüssel zum Bilateralitätsproblem. Verhandl. VIII. Internat. Zool.-Kongreß Graz 1910. S. 271—278. Jena 1912. (Englisch in Journ. Exp. Zool. Vol. 10. No. 3. p. 255—260. 1911.) (Zitiert als 1911/12.)
- Die Umwelt des Keimplasmas. I. Das Arbeitsprogramm. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. Heft 3/4. S. 666—681. 1912.
- ROPE, G. T., Habits and Development of the young of the Spotted Salamander (*Salamandra maculosa*). Zoologist. (4.) Vol. 11. p. 16—20. 1907.
- ROUX, WILHELM, Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Verhandl. Naturforsch. Vereins in Brünn. Bd. 49. S. 271—323. 1911.
- SCHNEE, P., Der Feuersalamander und sein Kleid. Natur u. Haus. Bd. 8. S. 245—250. 1900.
- v. SCHREIBERS, Journ. f. Chemie u. Physik. Bd. 22. S. 226. (Auszüge aus den Verh. math.-phys. Klasse d. Kgl. Akad. München.) 1818. (Zitiert nach SCHWEIGGER, Naturgesch. d. skeletlosen, ungeglied. Tiere. S. 286. 1820.)
- SCHWEINFURTH, GEORG, Im Herzen von Afrika. S. 97. Leipzig, Brockhaus. 1878.
- SCHWEIZERBARTH, E. M. v., Eine rote Farbenvarietät von *Salamandra maculosa* Laur. Bericht der Senckenbergischen Naturforsch. Ges. Frankfurt a. M. S. 119—121. Fig. 3 der Taf. IV. 1906a.
- Demonstration verschiedener seltener Färbungsvarianten des Feuersalamanders. Verh. d. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 78. Vers. Stuttgart. 2. Teil. 1. Hälfte. S. 304. 1906b.
- Der rotfleckige Feuersalamander (*Salamandra maculosa* Laur., var. *coccinea*). Blätter f. Aqu.- u. Terr.-Kde. Bd. 20. S. 382—385. Mit Farbtafel. 1909.
- ŠEČEROV, SLAVKO, Farbenwechselversuche an der Bartgrundel (*Nemachilus barbatula* L.). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 28. Heft 4. S. 629—660. 1909.
- Die Umwelt des Keimplasmas. II. Der Lichtgenuß im *Salamandra*-Körper. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. Heft 3/4. S. 689—702. 4 Fig. u. Taf. XXIX, XXX. 1912a.

- ŠEĆEROV, SLAVKO, Die Umwelt des Keimplasmas. IV. Der Lichtgenuß im Lacerta-Körper. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34. Heft 4. S. 742—748. 1912b.
- Über das Farbkleid von Feuersalamandern, deren Larven auf gelbem oder schwarzem Untergrunde gezogen waren. Verhandl. d. serb. Akad. d. Wiss. 1912c. (In serbischer Sprache, auch der Titel.)
- SEMON, RICHARD, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ein Beitrag zur Kritik der Keimplasmatheorie. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. Bd. 4. S. 1—46. 1907.
- Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschritte d. naturwiss. Forschung. Bd. 2. S. 1—82. 1910.
- Das Problem der Vererbung »erworbener Eigenschaften«. Leipzig, W. Engelmann. 1912.
- STANDFUSS, M., Die Resultate dreißigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. (Vortrag.) Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges. Luzern, H. Keller. 1906.
- STOBBE, H., Phototropie-Erscheinungen bei Fulgiden und andern Stoffen. LIEBIGS Annalen d. Chemiew. Bd. 359. S. 1—48. 1908.
- THILO, OTTO, Bemerkungen zu KAMMERERS Abhandlung: Vererbung künstlicher Farbenveränderungen (Umschau 1909. Nr. 50). Umschau. Bd. 14. Nr. 5. S. 99—100. 29. I. 1910.
- TORNIER, GUSTAV, Experimentelles über Erythrose und Albinismus der Kriechtierhaut. Sitzber. d. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin. Nr. 4. S. 81—89. 1907.
- TOWER, W. L., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution. Publ. No. 48. Washington 1906.
- UHLENHUTH, EDUARD, Die Transplantation des Amphibienauges. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. Heft 3/4. S. 723—747. 1912.
- VAART, H. VAN DER, Jets over de Voortplanting van den Landsalamander in Gevangenschap. De Levende Natur. Deel 11. Bl. 120. 1906.
- WEISMANN, AUGUST, Die Selektionstheorie. Eine Untersuchung. Jena, G. Fischer. 1909.
- WIEDEMANN, MAX, Über Färbungsveränderungen bei Salamandra maculosa Laur. unter dem Einfluß dunkler Bodenfarbe und Feuchtigkeit. Zool. Anzeiger. Bd. 37. Nr. 8. S. 179—180. 1911.
- WIENER, O., Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. Ann. Phys. Chem. S. 225—281. 1895.
- WOLTERECK, R., Beitrag zur Analyse der »Vererbung erworbener Eigenschaften«: Transmutation und Präinduktion bei Daphnia. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. S. 142—172. 1911.
- WUNDERER, HANS, Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (Salamandra atra Laur.). Zoolog. Jahrb., Abt. Syst. Bd. 28. S. 23—80. 1909.
- ZIEGLER, H. E., Die Streitfrage der Vererbungslehre (Lamarckismus oder Weismannismus). Naturwiss. Wochenschr. Bd. 25. (N. F. Bd. 9.) Nr. 13. S. 193—202. 1910.

XII. Erklärung der Abbildungen.

Tafel II—XIII.

Tafel II—XIII stellen je ein und dasselbe Exemplar von *Salamandra maculosa* dar, und zwar in verschiedenen Altersstadien, zugleich verschiedenen Entwicklungsstadien der Färbung und Zeichnung. Jede Tafel enthält 9 solcher Wachstumsgrößen diagrammatisch vorgezeichnet, deren kleinste mit dem frisch verwandelten Tier beginnt. Demgemäß sind die Horizontalreihen überall übereinstimmend mit 1—9 bezeichnet; die Vertikalreihen mit *a—c*, wovon *a* die Ober-, *b* die Unter-, *c* die rechte Körperseite wiedergibt. Beispielsweise ist also *6b* die Bauchseite, *6c* die rechte Flanke von *6a*. So läßt sich am besten die Zusammengehörigkeit der untereinander stehenden Figuren erkennen, da des Raumes wegen die zu 5, 7 und 9 gehörigen Ventral- und Lateralansichten fortgelassen werden mußten; dementsprechend werden in der *b*- und *c*-Reihe, statt sie ebenfalls gleichlaufend zu numerieren, die Zahlen 5 und 7 übersprungen, 9 am Ende weggelassen. Die über der *a*-Reihe gedruckten Zeitdaten geben den Tag der Kontrolle und Einzeichnung an, sie beziehen sich daher ebenso auf die korrespondierenden Figuren der tieferen Reihen. Diagramme der Wachstumsgrößen, von denen keine Beobachtung vorliegt, wurden der Gleichförmigkeit halber mitreproduziert und leer gelassen, so auf Taf. II und VII die ersten zwei, auf Taf. XII die ersten drei, auf Taf. VIII und IX die letzten drei Größen, auf Taf. VI die ganzen Ventral- und Lateralseiten, deren Eintragung nicht von Wichtigkeit war, da der betreffende charakteristische Zeichnungstypus nur auf der Oberseite zur Ausbildung gelangt. Weitere allgemeine Angaben über das Zustandekommen der Tafeln, die eigentlich das Versuchsjournal der Induktionsversuche bilden, siehe im Text S. 31. Kleine perspektivische Unrichtigkeiten in Wiedergabe der nämlichen, auf mehr als einer Körperseite sichtbaren Flecken (besonders häufig ist ja ein und derselbe Fleck auf Oberseite und Flanke zugleich sichtbar), sowie die Schwierigkeit, in vervielfältigte, starre, stets gleiche Diagramme Zeichnungselemente räumlich korrekt einzutragen, die auf lebenden, individuell gestaltlich verschiedenen Salamandern beobachtet wurden, mögen dem Zeichner zugute gehalten werden: das auf jeder Tafel zum Ausdruck gebrachte Prinzip der Zeichnungsveränderung kann natürlich durch solche minimale, unvermeidlich gewesene Ungenauigkeiten nicht verwischt werden.

In den nun folgenden Einzelerklärungen sind die Tiere mit den römischen Zahlen der Tafeln, auf denen sie abgebildet sind, bezeichnet. Nachkomme des Tieres II bedeutet also: des auf Tafel II abgebildeten Exemplares.

Taf. II. ♀ (forma typica) der *P*-Generation auf gelber Erde: Fleckenvergrößerung und Fleckenvermehrung.

Taf. III. ♀ *F*₁-Nachkomme des Tieres II, auf gelber Erde weitergezogen: symmetrische Aufteilung der Zeichnung, so daß »var. *taeniata*« daraus wird.

Taf. IV. ♀ *F*₁-Nachkomme des Tieres II, auf schwarze Erde übertragen: ebenfalls symmetrische Aufteilung der Zeichnung, die aber durch Fleckenverkleinerung und -Verdüsterung zunehmend schwindet.

Taf. V. ♂ *F*₁-Nachkomme des Tieres II, bis einschl. Stadium 4 auf schwarzer, von da ab (Pfeil!) wieder auf gelber Erde gezogen: Querbindenbildung.

Taf. VI. ♀ *F*₁-Nachkomme des Tieres II, bis einschl. Stadium 3 auf schwarzer Erde, von da ab (Pfeil!) auf gelbem Papier gezogen: Schnürkelbildung.

Taf. VII. ♀ (forma typica) der *P*-Generation auf schwarzer Erde: Fleckenverkleinerung und Fleckenverdüsterung.

Taf. VIII. ♂ *F*₁-Nachkomme des Tieres VII, auf schwarzer Erde weitergezogen: symmetrische Aufteilung der Farben, so daß die Zeichnung in die Rückenmediane kommt.

Taf. IX. ♂ *F*₁-Nachkomme des Tieres VII, auf gelbe Erde übertragen: mediane Fleckenreihe verschmilzt zur Longitudinalbinde.

Taf. X. ♂ (forma typica) der *P*-Generation auf gelbem Papier: Fleckenvergrößerung ohne Fleckenvermehrung.

Taf. XI. ♂ (forma typica) der *P*-Generation auf schwarzem Papier: Fleckenverkleinerung ohne Fleckenverdüsterung.

Taf. XII. ♂ (forma typica) der *P*-Generation auf nassem Boden: Fleckenvermehrung ohne wesentliche Fleckenvergrößerung.

Taf. XIII. ♀ (forma typica) der *P*-Generation auf trockenem Boden: Fleckenverdüsterung ohne wesentliche Fleckenverkleinerung.

Tafel XIV und XV umfassen in natürlicher Größe aufgenommene, kolorierte Photographien (nur Fig. 5, 23 und 27 sind farbige Zeichnungen, Fig. 5a und 23a etwas vergrößert) charakteristischer Anfangs- und Endstadien, dazu bestimmt, die Tafeln II—XIII dokumentarisch zu ergänzen.

Tafel XIV.

Fig. 1—4. *Salamandra maculosa* var. *taeniata* Blgr., aus der Natur bezogene *P*-Generation, Fig. 1 Anfangs-, Fig. 2 drei Jahre dem Versuch unterworfenen Endstadium auf gelber Erde (Verbreiterung, Längs- und stellenweise Quervereinigung der Streifen), Fig. 3 Anfangs-, Fig. 4 drei Jahre dem Versuch unterworfenen Endstadium auf schwarzer Erde (Verschmälerung und Zerfall der Streifen).

Fig. 5. Übergangsstadium der Querbindenbildung auf gelber Erde nach vorausgegangenem Schütterwerden der Longitudinalreihen auf schwarzer Erde (*F*₂ von *P* auf gelber Erde).

Fig. 6. Vollendete Querbindenbildung, nach Vorbehandlung wie Fig. 5.

Fig. 7. Bildung kleiner Schnörkel auf gelb-schwarz gemischter Erde, nach Schütterwerden der Längsreihen auf schwarzer Erde (*F*₂ von *P* auf gelber Erde).

Fig. 8. Bildung großer Schnörkel auf gelber Erde, nach Vorbehandlung wie Fig. 5—7, aber allzu groß gewordenen Längs- und Querdistanzen zwischen den Flecken behufs symmetrischer Longitudinal- oder Transversalverschmelzung.

Fig. 9. Bildung einer Rückenmedianlinie bei *F*₁ auf gelber Erde (von *P* auf schwarzer Erde).

Fig. 10 Anfangs-, Fig. 11 Endstadium der vierjährigen Haltung auf gelbem Papier (Fig. 11 ist eine Schwester des auf Taf. X dargestellten Tieres; man beachte die hochgradige Familienähnlichkeit!): Fleckenvergrößerung.

Fig. 12 Anfangs-, Fig. 14 Endstadium der etwa vierjährigen Haltung auf schwarzem Papier: Fleckenverkleinerung.

Fig. 13. Nachkomme aus einer Normal-(Neutral-) Kultur gleich nach Verwandlung.

Fig. 15. Nachkomme aus der Kultur auf schwarzem Papier. Die wenigen Flecken in der Rückenmediane, aber nicht verdüstert.

Kammeyer.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütte, Leipzig.

Kasseler.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jüsten, Leipzig.

Kunstst.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

H. F. Jüsto, Leipzig

Karmov.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütke, Leipzig.

Kammerer.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jüde, Leipzig.

Kammerer.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütte, Leipzig.

15.K.08

15.X.08

23.K.08

13.X.07

9.K.07

16.X.06

12.V.06

10.X.05

3.V.05

H. F. Jütte, Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Kammerer.

Phot. u. Zeichn. J. H. Kline
23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 587, 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 601, 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609, 610, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622, 623, 624, 625, 626, 627, 628, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 635, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 642, 643, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653, 654, 655, 656, 657, 658, 659, 660, 661, 662, 663, 664, 665, 666, 667, 668, 669, 670, 671, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 690, 691, 692, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 733, 734, 735, 736, 737, 738, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 797, 798, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 839, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 847, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 870, 871, 872, 873, 874, 875, 876, 877, 878, 879, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 890, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 919, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 926, 927, 928, 929, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 969, 970, 971, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 978, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 987, 988, 989, 990, 991, 992, 993, 994, 995, 996, 997, 998, 999, 1000.

H. F. Jüttel, Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

H. F. Jütte, Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Kammerer.

Tafel XV.

- Fig. 16 Anfangs-, Fig. 17 Endstadium der (etwa vierjährigen) Nässekultur mit Neuentstehung von Flecken (Schwester des auf Taf. XII dargestellten Tieres, — man beachte die Ähnlichkeit in Zeichnungsform und -Verteilung! Entspricht dort ungefähr dem Stadium 7).
- Fig. 18. Neutral gehaltener Nachkomme des ♀ in Fig. 17, 1½ Jahre nach Metamorphose.
- Fig. 19 Anfangs-, Fig. 21 Endstadium der (etwa vierjährigen) Trockenkultur mit Melaninentstehung in den gelben Flecken.
- Fig. 20. Nachkomme aus einer Normalkultur.
- Fig. 22 (Photographie), Fig. 23 (Zeichnung). Nachkommen aus der Trockenkultur wie Fig. 21. Bei Fig. 23a der im Rückenzentrum gelegene, kreuz und quer melanindurchfressene Fleckenkomplex schwach vergrößert.
- Fig. 24, 25. F_1 -Bastarde von doppelstreifiger Kunstrasse (♂♀) $\times$ unregelmäßig gefleckter forma typica (♀♂).
- Fig. 26. F_1 -Bastard von einfach- (mittel-) streifiger Kunstrasse (♀) $\times$ forma typica (♂).
- Fig. 27. Nachkomme von ♂ forma typica $\times$ ♀ gestreifte Kunstrasse mit Ovar forma typica.

Tafel XVI.

Linke Tafelhälfte: Schema einer Kreuzung von forma typica ♂ $\times$ var. *taeniata* (in der Natur gefangen) ♀, unter Zugrundelegung der wirklichen Elterntiere (P) und beliebiger Exemplare der Kinder- (F_1 -) und Enkel- (F_2 -) Generation: Alternative MENDEL-Vererbung mit vollständiger Epistase (Dominanz) der typica-Fleckung, Abspaltung der hypostatischen (rezessiven) *taeniata*-Streifung bei $\frac{1}{4}$ von F_2 .

Rechte Tafelhälfte: Analoges Schema einer Kreuzung von forma typica ♂ $\times$ kunstgestreiftes ♀: intermediäre Vererbung, aber in F_2 keine Aufspaltung, sondern Konstanz der Zwischenform.