universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Haecker, Valentin

Jena, 1918

6. Kapitel. Allgemeines über Pigmentierung. Ferment-Chromogen-Hypothese

urn:nbn:at:at-ubi:2-5670

FRIEDENTHAL, H., Tierhaaratlas. Jena 1911. 4.
FURLOTTI, Sopra un caso di mancata formazione del pelo di una Talpa eur. Zool. Anz., 36, 1910.
HARMAN, N. B., Congenital Cataract. Treasury hum. inher. Part V (Eugenics Lab. Mem. XI). London 1910.
KIDD, W., The Significance of the Hair-Slope etc. Proc. Z. Soc. Lond. 1900.
—, Certain Habits of Animals traced in the arrangement of the Hair. Ebenda 1902, V. II.
KLATT, B., Zur Anatomie der Haubenhühner. Zool. Anz., 36, 1910.
—, Zur Frage der Hydrocephalie bei den Haubenhühnern. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1911.
LANKESTER, E. RAY, Parallele Hair fringes etc. of Giraffes. Proc. Zool. Soc. Lond., 1907, I.
PAGENSTECHER, H. E., Exp. Studien über die Entstehung von angeborenen Staren und Mißbildungen. Lpz. 1912.
RIDDLE, O., The cause of the production of „down" etc. Biol. Bull., V. 14, 1908.
—, The genesis of fault-bars etc., Ebenda.
STRONG, R. M., The development of color in the definitive feather. Contr. Zool. Lab. Harv. Coll., No. 135, 1902.
—, A case of abnormal plumage. Biol. Bull., V. 3, 1902.
WIEDERSHEIM, R., Der Bau der Menschen als Zeugnis seiner Vergangenheit. 2. Aufl. Frb. i. B. u. L. 1893.

---

6. Kapitel.

Allgemeines über Pigmentierung. Ferment-Chromogen-Hypothese.

Die Farbenunterschiede der Tiere und Pflanzen haben von jeher eines der wichtigsten Kapitel der Rassenlehre und Erblichkeitsforschung gebildet. Auch MENDEL hat bei seinen Erbsenversuchen neben anderen Merkmalen die Farbe der Kotyledonen, Samenschalen, Blumenblätter und unreifen Schoten behandelt und gleich nach der Wiederentdeckung der MENDELschen Regeln sind die Farbenvarianten der Nager der Hauptgegenstand der ersten zoologischen Untersuchungen gewesen.

Auch die rassenanalytische Untersuchung der Farben hat bereits energisch eingesetzt und man wird sagen können, daß bisher bei keinem andern Eigenschaftskomplex im gleichen Maße wie hier sämtliche Seiten des im ersten Kapitel umschriebenen Problems beachtet und gepflegt worden sind.

Alle pflanzlichen und ein großer Teil der tierischen Farben sind Pigmentfarben und auf den ersten Anblick scheint daher die Frage nach den Rassenunterschieden eine rein chemisch-physiologische zu sein. Der Rassenanalyse ist damit eine Reihe von eng zusammen-

hängenden Aufgaben gestellt. Erstens ist eine Analyse der natürlichen Pigmente zu versuchen und ein Überblick über die Bausteine, Agentien und Vorgänge, die bei ihrer Synthese im Organismus wirksam sind, zu gewinnen. Zweitens ist zu ermitteln, inwieweit den Farbenunterschieden der Rassen Verschiedenheiten in der chemischen Beschaffenheit oder in den Dichtigkeits- und Anordnungsverhältnissen der Pigmente zugrunde liegen, und ferner, welche Abänderungen in der Beschaffenheit der Bausteine und im Verlauf der Bildungsprozesse, also in den Zwischeneigenschaften und Zwischenprozessen, nachweisbar und inwieweit diese Abänderungen auf Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der lebenden Substanz selber zurückführbar sind. Endlich sind alle diese Verhältnisse zu den hypothetischen „Faktoren" der Experimentalforschung in Beziehung zu bringen und zu untersuchen, ob die Annahmen der Faktorenhypothese mit den Feststellungen und Anschauungen auf chemisch-physiologischem Gebiet im Einklang stehen.

Auf zoologischem Gebiete liegen, worauf im ganzen weniger geachtet worden ist, die Verhältnisse noch verwickelter, da hier zu den chemisch-physiologischen Aufgaben morphologisch-morphogenetische hinzutreten. Vor allem ist bei den Tieren die Pigmentbildung vielfach an besondere Zellen, die Pigmentzellen, gebunden und damit die Färbung zu einem großen Teil von der Entstehung, Teilungsenergie und Anordnung dieser Elemente abhängig; ferner beruhen, wie bereits angedeutet wurde, viele Farbenunterschiede nicht auf einer verschiedenen Farbe der Pigmentkörner, sondern auf ihren wechselnden Dichtigkeits- und Anordnungsverhältnissen, und endlich kommen, besonders bei Vögeln, neben den Pigmentfarben vielfach sogenannte physikalische oder Strukturfarben in Betracht, bei deren Entstehung die Pigmente gegenüber den morphologischen Verhältnissen eine weniger wichtige Rolle spielen.

Die Rassenanalyse hat natürlich nicht immer den Weg streng eingehalten, dessen hauptsächliche Etappen oben aufgezählt worden sind. Vielfach hat der Wunsch, die Ergebnisse auf dem Gebiet der Mendelforschung chemisch zu deuten, schon früh zu theoretischen Kombinationen geführt, welche nicht den Abschluß, sondern den Ausgangspunkt und Wegweiser für genauere chemische Untersuchungen gebildet haben, und insbesondere konnte die eigentlich am Anfang stehende Aufgabe, die Analyse der natürlichen Pigmente, erst neuerdings auf dem speziellen Gebiete der Blütenfarbstoffe ihrer Lösung erheblich näher geführt werden.

Alle bisherigen Versuche, die Farbenunterschiede der Tier- und Pflanzenrassen entwicklungsgeschichtlich zu analysieren, knüpfen an die Beobachtungen von Bertrand, Biedermann, Fürth und Schneider u. a. über die Wirkung oxydierender Fermente (Oxydasen) auf Tyrosin

und ähnliche Abbauprodukte der Eiweißkörper an. Ersterer[1]) hat bei verschiedenen Pflanzen (Dahlien, Runkelrüben, Hutpilzen), letztere[2]) haben im Darminhalt des Mehlwurms und in der Hämolymphe von Schmetterlingspuppen (Deilephila) eine „Tyrosinase“ nachgewiesen, welche Tyrosin in wässeriger Lösung in einen melaninartigen Körper umwandelt. Durch Wirkung auf ein in der Körperflüssigkeit der Insekten befindliches „Chromogen“ soll diese Tyrosinase die schon früher bekannt gewordene Schwärzung des Insektenblutes an der Luft, die Melanose, hervorrufen.

Gleich im Anfang der Mendelforschung hat Cuénot[3]) den Versuch gemacht, diese Befunde zu den Ergebnissen der Rassen- und Vererbungslehre in Beziehung zu bringen. Cuénot geht von der Frage aus, wie sich die Tatsache, daß bei albinotischen Nagern (Kaninchen, Mäusen, Ratten) die Aszendenz einen Einfluß auf die Farbe der Nachkommen habe und daß also Albinos verschiedenfarbige Junge erzeugen können, mit den herrschenden Vorstellungen über die Konstitution des Keimplasmas in Einklang bringen lasse? Nun ergibt die histologische Untersuchung, daß in den Haaren grauer Mäuse zwei Pigmente, ein schwärzlich-braunes und ein gelbes, bei schwarzen nur das schwärzlich-braune und bei gelben ausschließlich oder beinahe ausschließlich das gelbe vorkommen. Auf Grund der Untersuchungen von Biedermann, Fürth und Schneider u. a. könnte man sich vorstellen, daß diese beiden Arten von Melanin durch Wirkung eines oxydierenden Fermentes, vielleicht einer Tyrosinase, auf zwei verschiedene Chromogene, oder auch dadurch entstehen, daß zwei verschiedene Fermente, eines für das schwarze, das andere für das gelbe Pigment, auf ein- und dasselbe Chromogen einwirken. Nimmt man das letztere an und denkt man sich ferner, daß im Keimplasma der Mäuse die verschiedenen aufeinander wirkenden Substanzen durch besondere materielle Teilchen (die Weismannschen Determinanten) vertreten seien, so würden bei einer grauen Maus drei Determinanten, nämlich eine für das Chromogen, und zwei für die beiden Fermente, bei einer schwarzen und gelben Maus nur je eine Chromogen- und eine Fermentdeterminante vorhanden sein. Für die Albinos endlich wäre anzunehmen, daß in ihrem Keimplasma (genauer: in den Zygoten, aus denen sie sich entwickeln, bzw. in den Gameten, die zusammentreten) nur die Determinanten für die Fermente, nicht aber die für das Chromogen eingeschlossen seien. Kreuzt man also einen Albino mit grauer Aszendenz mit einer schwarzen Maus, so wird den beiden, in den Gameten des ersteren eingeschlossenen Fermenten durch die

[1]) G. Bertrand, C. R. Ac. Sci., T. 122, 1896, S. 1215.

[2]) W. Biedermann, Pflügers Archiv, Bd. 72, 1898; O. von Fürth und H. Schneider Hofmeisters Beiträge z. chem. Phys., Bd. 1, 1901. Vgl. auch V. Ducchesci, Rendic. R. Acc. Lincei Roma 1910.

[3]) Cuénot 1903.

Gameten der schwarzen Maus das Chromogen zugefügt werden. Der Hybrid wird demnach ein graues Fell besitzen. Diese Ferment-Chromogen-Hypothese läßt nicht nur, wie CUÉNOT gezeigt hat, Voraussagen bezüglich der Kreuzungsergebnisse zu, sondern eröffnet auch die Möglichkeit, für die bisher als einfache Tatsache hingenommene Erscheinung der Dominanz (grau > schwarz > weiß) eine chemische, experimentell zu prüfende Erklärung zu finden.

Die Chromogen-Ferment-Hypothese auf zoologischem Gebiete. Verfolgen wir zunächst die Untersuchungen auf zoologischem Gebiete. Bekanntlich kommen bei den Tieren als Farbbildner der Hautdecke und ihrer Differenzierungen in erster Linie die schwarzen und braunen Melanine in Betracht. Wenn wir von den Isolierungsmethoden und von der Frage nach dem chemischen Verhalten dieser Körper absehen[1]), so erhebt sich vor allem die Frage, ob bei der Färbung der Haut der Tiere einerseits Fermente beteiligt sind, welche die Melaninbildung fördern, also in ähnlicher Weise wirken, wie die von BERTRAND, BIEDERMANN u. a. gefundenen Tyrosinasen, und zweitens, ob auch die von der Theorie geforderten „Chromogene" in der Haut nachweisbar sind.

Zuerst konnte bei verschiedenen Insekten gezeigt werden, daß bei der im Larven-, Puppen- oder Imagostadium vor sich gehenden Dunkelfärbung der Chitin-Cuticula eine Oxydase wirksam ist, die bei Anwesenheit von freiem Sauerstoff auf ein im Integument befindliches Chromogen wirkt und so die Pigmentierung hervorruft[2]). Auch in der Haut von Fröschen und Kröten konnten Oxydasen und zwar Tyrosinasen, welche Tyrosin in melaninartige Körper umwandeln, nachgewiesen werden[3]), und auch für das spezielle Objekt CUÉNOTS, die Mäuse, kann das Vorhandensein eines solchen Fermentes wahrscheinlich gemacht werden. Wenigstens konnte Miß DURHAM aus den Häuten von Meerschweinchenföten und neugeborenen Ratten und Kaninchen einen Preßsaft gewinnen, welcher bei Hinzufügen von festem Tyrosin, sowie von Eisenvitriol als Aktivator und Toluol als Antiseptikum die Abscheidung einer schwarzen Substanz zeigte und demnach auf die Anwesenheit eines wohl auch bei der physiologischen Pigmentbildung wirksamen Fermentes schließen ließ.

Was das bei der Melaninbildung beteiligte „Chromogen" anbelangt, so scheint in einigen Fällen Tyrosin in Betracht zu kommen; wenigstens wurde in den melanotischen Tumoren weißer Pferde neben Tyrosinase freies Tyrosin gefunden[4]), Vermutlich können aber auch

[1]) Vgl. GORTNER 1910.

[2]) Von DEWITZ (C. R. Soc. Biol., 54, 1902) für die Goldfliege (Lucilia caesar), von PHISALIX (Ebenda, 59, 1905) für die deutsche Schabe (Phyllodromia germanica), von GORTNER (J. Biol. Chem., V. 7, 1910) für den Mehlkäfer (Tenebrio molitor) nachgewiesen.

[3]) Von PHISALIX (C. R. Soc. Biol., 50, 1898) und GESSARD (Ebenda, 56, 1904).

[4]) GESSARD, C. R. Ac. Sci., 136, 1903, S. 1086.

verwandte aromatische Körper die Rolle des Chromogens spielen. Denn außer Tyrosin läßt sich eine ganze Reihe solcher Substanzen durch Einwirkung von Tyrosinase zu melaninartigen Verbindungen umwandeln, wobei die Farbe der Produkte mit fortschreitender Oxydation von helleren (gelblichen) zu dunkleren (rötlichen oder schwarzen) Tönen übergeht[1]).

So scheint also eine Hauptvoraussetzung für die Anwendbarkeit der Cuénotschen Hypothese gegeben zu sein, insofern es erwiesen sein dürfte, daß bei der Melaninbildung in der Haut und in den Hautgebilden der Wirbeltiere einerseits Fermente — nach der bisher üblichen Annahme Oxydasen —, andererseits Chromogene in Gestalt von Tyrosin und verwandten Körpern beteiligt sind. Vom chemischen Standpunkt aus würde demnach auch der speziellen, von Cuénot aufgestellten Alternative nichts im Wege stehen, wonach die verschiedenen, im Haarkleid der Mäuse nebeneinander auftretenden und nach den ersten Untersuchungen wohl unterscheidbaren Pigmentsorten (nach Cuénot ein schwarzes und ein gelbes, nach Miß Durham außerdem ein chokoladebraunes) entweder durch Wirkung eines und desselben Fermentes auf verschiedene Chromogene, oder durch Wirkung mehrerer verschiedener Fermente auf eine einzige Chromogen-Art zustande kommen.

Indessen steht dem Cuénotschen Erklärungsversuch eine Schwierigkeit im Wege. Cuénot ist von der Annahme ausgegangen, daß die im Haarkleid der Säuger nebeneinander vorkommenden schwarzen, rötlichbraunen und gelben Pigmente nicht bloß dem äußeren Ansehen, sondern auch der Entstehung nach scharf unterscheidbare Körper sind.

Nun ist aber schon bei den Mäusen die mikroskopische Unterscheidung der Pigmente sehr schwierig, so daß bald drei Pigmentsorten (ein schwarzes, ein chokoladefarbiges oder rotbraunes, ein gelbes), bald nur zwei angenommen werden[2]). Im letzteren Falle wird angegeben, daß das schwarze und braune Pigment nur verschiedene Abstufungen derselben Sorte sind. Auch beim Pferde werden bald drei (ein schwarzes, rotes und gelbes), bald nur zwei (ein dunkles und ein helleres) unterschieden[3]).

Bei Vögeln liegen, wie wir sehen werden, zwei in bezug auf die Löslichkeitsverhältnisse verschiedene Melanine vor, aber jedes derselben zeigt eine ganze Reihe von Farbenabstufungen, die alle ineinander übergehen[4]).

Und nicht bloß die mikroskopische Untersuchung läßt Übergänge verschiedener Art erkennen. Wie bereits angedeutet wurde,

[1]) Bertrand 1908.

[2]) Vgl. einerseits Miß Durham, Rep. Evol. Com., 4, 1908, andererseits Morgan, Ann. N.-Y. Ac. Sci., 21, 1911, und Plate 1910, S. 550.

[3]) Walther 1912; Wentworth 1914.

[4]) Spöttel 1914.

hat Bertrand gezeigt, daß bei Wirkung von Tyrosinase auf ein und dasselbe Chromogen, je nach dem Grade der Oxydation, verschiedene Farbenabstufungen, zunächst lichtere, später immer dunklere, hervorgebracht werden können, so bei Wirkung auf Tyrosin zuerst rot, dann schwarz, oder im Fall von Phenol: gelb, orange, rot, braun.

Auch für den lebenden Tierkörper liegen ähnliche Beobachtungen vor. Am bekanntesten ist die allmählige Ausfärbung des Integuments von frisch ausgeschlüpften Insekten, besonders Käfern. Auch künstlich können Überführungen der Farbtöne herbeigeführt werden. So entwickeln sich Froschlarven, wenn sie mit einem Minimum von Nahrung aufgezogen wurden, zu albinotischen Vollfröschen, mittelstark ernährte werden intensiv gelb und wandeln sich dann in rote Vollfrösche um, maximal ernährte werden melanotisch[1]). Bei Embryonen der Knoblauchskröte (Pelobates) bewirkt Glyzerinbehandlung einen Wechsel der Farbe von Schwarz zu Kastanienbraun und Zitronengelb[2]).

Alle diese Beobachtungen zeigen, daß die Cuénotsche Alternative — ein Ferment und mehrere Chromogene oder mehrere Fermente und ein Chromogen — nicht erschöpfend ist und daß mindestens noch eine dritte Möglichkeit besteht. Es wäre nach Riddle[3]) denkbar, daß in der Haut und in den Hautgebilden der Wirbeltiere nur ein Ferment und einerlei Chromogen in Frage kommt. In jedem Tier, welches Melanin bildet, steckt also der ganze Mechanismus, welcher zur Produktion der ganzen Farbenskala nötig ist; die Stufe aber, bis zu welcher der Farbenbildungsprozeß fortschreitet, würde u. a. abhängig sein von dem physiologischen Zustande des Individuums, von dem Sauerstoff-Vorrat oder der Nahrungszufuhr. Sie würde nach anderer, namentlich bei Botanikern[4]) üblicher Ausdrucksweise durch die „inneren Bedingungen“ bestimmt sein, die sich auf dem betreffenden Entwicklungsstadium unter dem Einfluß des normalerweise bestehenden Komplexes von Außenbedingungen eingestellt haben.

Die Erblichkeit bestimmter Farbenvarianten wäre dann nicht darauf zurückzuführen, daß etwa dem Keim vom Elternorganismus bestimmte Chromogene und spezifische Fermente bzw. ihre Determinanten mitgegeben werden, sondern, wie in Ergänzung der Riddleschen Hypothese hinzugefügt werden muß, darauf, daß die Ontogenese auf Grund einer vom Typus abweichenden Beschaffenheit der Keimsubstanzen und unter dem Einfluß der bestehenden Außenbedingungen zu besonderen inneren Bedingungen führt und daß demnach der Farbenbildungsprozeß auf einer bestimmten Stufe stehen bleibt.

---

[1]) Tornier 1907.
[2]) Tornier 1907 a.
[3]) Riddle 1909.
[4]) Klebs, Lakon u. a.

Abnorme Außenbedingungen führen abnorme innere Zustände herbei, und so kann natürlich innerhalb einer bestimmten Farbenrasse eine Farbe als künstliche Modifikation erzeugt werden, während dieselbe ein erblich konstantes Merkmal einer anderen Rasse darstellt. Denn ein und derselbe Organismus hat, wie RIDDLE bemerkt, alles in sich, was nötig ist, um den einer bestimmten Farbe entsprechenden Gleichgewichtszustand nach oben oder unten zu verschieben, d. h. er kennzeichnet sich auch in bezug auf die Färbung nach meiner Ausdrucksweise (Kap. 24) als pluripotent.

Ein besonderes Interesse gewährt noch die Frage nach der Natur des „dominanten Weiß". Während bekanntlich der echte Albinismus gegenüber der Pigmentierung durchweg rezessiv ist, verhalten sich leuzistische Säuger- und Vogelrassen mit weißem Haar- und Federkleid, aber mit pigmentierten Augen sehr verschieden. So dominiert die Schimmelfarbe (Leukotrichie) der Pferde vollständig über Pigmentierung, das nämliche gilt fast durchweg für die weiße Farbe der Schafe, dagegen ist beim Haushuhn das Weiß in einigen Fällen unvollständig dominant, in andern rezessiv.

Nun war im weißen Pferdehaar und in weißer Wolle ein „weißes Melanin" gefunden worden[1]), und es wurde daher die Ansicht aufgestellt, daß dominantes Weiß durch ein weißes Melanin hervorgerufen werde, während rezessives Weiß durch vollständiges Fehlen von Pigment charakterisiert sei. Es lag ferner nahe, die Entstehung weißer Melanine auf das Vorhandensein einer „inhibierenden" Substanz zurückzuführen, und in der Tat konnte GORTNER[2]) zeigen, daß wenigstens in vitro einige aromatische Verbindungen, welche zwei Hydroxylgruppen in Meta-Stellung führen (Orcin, Resorcin, Phloroglucin), die Wirkung der Oxydase auf das Tyrosin verhindern. Doch haben die Versuche, Amphibienlarven durch Behandlung mit solchen Substanzen an der Pigmentierung zu hindern, noch nicht zu eindeutigen Ergebnissen geführt[3]), und die ganze Frage ist noch weit davon entfernt, spruchreif zu sein.

Eine letzte Aufgabe der Eigenschaftsanalyse wäre es, die Verschiedenheiten der Färbung auf morphologische oder chemische Ver-

---

[1]) SPIEGLER 1903, sowie in HOFMEISTERS Beitr., 10, 1907; vgl. auch RIDDLE 1909, S. 328, und SPILLMANN, Am. Nat., 44, 1910.

[2]) Vgl. GORTNER 1911.

[3]) Vgl. BANTA und GORTNER, Ohio Naturalist, V. 13, 1913. Durch Orcinol und Resorcinol kann bei Spelerpes-Larven allerdings die Pigmentbildung verzögert werden, aber diese Erscheinung ist mit einer Reihe von anderen Entwicklungshemmungen und sonstigen Defekten verbunden, so daß sie nicht notwendig als die unmittelbare chemische Wrikung der genannten Substanzen aufgefaßt werden muß. Phloroglucinol-Behandlung bewirkt sogar eine leichte Beschleunigung der Pigmentierung.

Eine entsprechende Behandlung von Axolotl-Larven führte zu negativen Ergebnissen, auch konnte bei diesem Objekte durch Tyrosinbehandlung nicht die von BANTA und GORTNER angegebene stärkere Pigmentierung hervorgerufen werden. (E. KEITEL, Zoolog. Institut Halle a. S.).

schiedenheiten der Keimsubstanzen zurückzuführen. Auf diesem Gebiet war bisher tatsächliches Material nicht beizubringen. Es lag u. a. nahe, zu prüfen, ob der Gegensatz zwischen der schwarzen und weißen Axolotlrasse etwa schon durch qualitative Verschiedenheiten in der primären Pigmentierung der ungefurchten Eier angedeutet ist, und, falls dies zutrifft, den Unterschieden im Chemismus des Eies, welche diese Verschiedenheiten bedingen, nachzugehen. Die Untersuchung hat aber bisher zu keinen positiven Ergebnissen geführt.

Was bis jetzt für die Eigenschaftsanalyse der Färbung gewonnen ist, beschränkt sich demnach auf die Vorstellung, daß beim Auftreten der Pigmentierung in der Haut und in den Hautgebilden sowohl bei Wirbellosen als bei Wirbeltieren einerseits Fermente, andererseits Tyrosin oder verwandte aromatische Körper beteiligt sein dürften. Schon die Art, wie die Fermente wirken, ist aber unsicher. Wie oben erwähnt, wird gewöhnlich an eine oxydierende Wirkung der Fermente gedacht. Nun brauchen aber nach allerneusten Untersuchungen[1]) die bei der Melaninbildung beteiligten Fermente nicht durchweg den Charakter von Oxydasen zu haben. Vielmehr scheint ihre Wirkung darin zu bestehen, daß sie die Hydrolysierung der genannten aromatischen Verbindungen unter Bildung von CO_2, NH_3 und Aldehyden herbeiführen. Erst aus den Aldehyden werden unter Oxydation Melanine und ähnliche Körper aufgebaut.

Gesichtspunkte anderer Art sind von dermatologisch-histologischer Seite in die Frage der Melaninbildung hereingetragen worden[2]). Nach Meirowsky und Dyson würde die Quelle der Hautpigmente in den Kernen der Epithelzellen liegen und zwar kommen nach Königstein, Dyson und Unna als Ausgangspunkt Lipochrome in Betracht, welche zunächst in Lipoidkörnchen und in einen, die Vorstufe des Melanins bildenden Eiweißkörper gespalten werden. Letzterer wird unter der Wirkung eines im Kern enthaltenen eisenhaltigen Aktivators und einer Tyrosinase in Melanin übergeführt.

Literatur zu Kapitel 6.

Abderhalden, E., Lehrb. d. physiol. Chemie. 3. Aufl. II. Teil. B. u. W. 1915.

Bertrand, G., Recherches sur la mélanogénesis: Action de la Tyrosinase sur la Tyrosine. Ann. Inst. Pasteur, V. 22, 1908.

Cuénot, L., L'Hérédité de la pigmentation chez les souris (2me Note). Arch. Zool. exp. et gén. (4), T. 1, 1903, Notes et Revue, p. XXXVII.

Durham, Florence M., On the Presence of Tyrosinase in the Skins of some Pigmented Vertebrates. Prelim. Note. Proc. R. Soc. Lond., V. 74, 1905. (Hier eine genaue Schilderung der Methoden.)

Fürth, O. von, Vergleichende Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

---

[1]) R. Chodat u. K. Schweizer, Biochem. Zeitschr. 57, 1914, S. 430; A. Bach, ebenda, 60, 1914, S. 221. Vgl. Abderhalden, S. 1116.

[2]) Vgl. besonders Unna u. Godoletz 1913, S. 347 ff.

GORTNER, R. A., Studies on Melanin. I. Methods of Isolation. J. Biol. Chem., 8, 1910.
—, III. The inhibitory action of certain phenolic substances upon tyrosinase. Ebenda, 10, 1911.
RIDDLE, O., Our knowledge of melanin colour formation and its bearing on the mendelian description of heredity. Biol. Bull., V. 16, 1909, S. 329f.
SPIEGLER, E., Über das Haarpigment. HOFMEISTERS Beiträge, Bd. 4, 1903.
PLATE, L., Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschr. f. R. HERTWIG, Bd. 2, Jena 1910.
SPÖTTEL, W., Über die Farben der Vogelfedern II. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 38, 1914.
UNNA, P. G., u. GOLODETZ, L., Biochemie der Haut. OPPENHEIMERS Hdb. d. Biochemie. Ergänzungsband. J. 1913.
WALTHER, A. R., Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. Hannover 1912.
WENTWORTH, E. N., Color inheritance in the Horse. Zeitschr. ind. Abst., Bd. 11, 1914.
TORNIER, G., Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen. Zool. Anz. Bd. 32, 1907.
—, Experimentelles über Erythrose usw. Sitz. Ber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1907 (1907a).

---

7. Kapitel.

Die Farbenrassen der Axolotl und Säuger.

Es wurde bereits erwähnt, daß, wenigstens auf zoologischem Gebiete, die Frage nach den Rassenunterschieden der Färbung keine rein chemisch-physiologische ist, sondern daß verschiedene morphologisch-morphogenetische Verhältnisse in Betracht kommen: vor allem die Spezialisierung von besonderen Pigmentzellen, die verschiedenen Dichtigkeits- und Anordnungsverhältnisse der Pigmentkörner innerhalb der einzelnen Zellen und das Vorkommen von Struktur- oder physikalischen Farben.

Verhältnismäßig einfach scheint die Frage nach den Rassenunterschieden bei den Amphibien zu liegen, weil, wenigstens in den früheren Larvenstadien, die Färbung großenteils durch die Pigmentzellen bewirkt wird, und weil die entwicklungsgeschichtlichen und histogenetischen Vorgänge nicht durch das Auftreten hochdifferenzierter Hautgebilde kompliziert werden.

Ein sehr günstiges Objekt ist der Axolotl (Amblystoma tigrinum), auf welchen, obwohl es sich nicht um den Gegensatz zweier „farbiger", sondern um den einer melanistischen und einer weißen (genauer: akromelanistischen) Rasse handelt, schon hier eingegangen werden soll. Die beiden Rassen unterscheiden sich schon beim Ausschlüpfen der Larven in sehr konstanter Weise durch Färbung und Zeichnung[1]). Abgesehen von der stärkeren Pigmentierung der Kopf-

[1]) PERNITZSCH 1913.