

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Haecker, Valentin

Jena, 1918

7. Kapitel. Die Farbenrassen der Axolotl und Säuger

- 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 größtenteils 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 Auschlüpfen der Larven in sehr konstanter Weise durch Färbung und Zeichnung¹⁾. Abgesehen von der stärkeren Pigmentierung der Kopf-

¹⁾ PERNITZSCH 1913.

oberseite, der Kiemen, des Rückenflossensaums und der Schwanzflosse sind die schwarzen Larven (Fig. 52) schon mit bloßem Auge an der „barschartigen“ Rumpfzeichnung zu erkennen: die schwarzen Pigmentzellen oder Melanophoren sind nämlich in mehreren (meistens vier) Querbändern angeordnet, während die dazwischen gelegenen Zonen infolge der überwiegenden Zahl der gelben Pigmentzellen oder Xanthophoren gelblich oder schmutziggelb erscheinen. Bei den „weißen“ Larven (Fig. 53) sind die dunklen Bänder auf 4—5 rundliche, z. T. aus Melanophoren, großenteils aber aus Xanthophoren

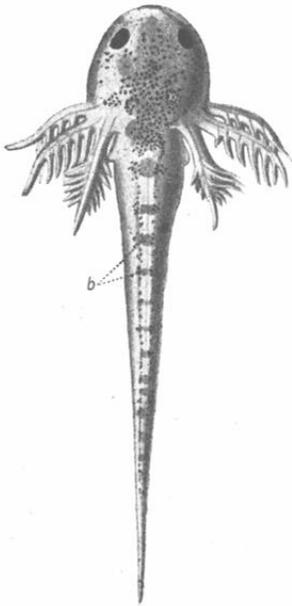


Fig. 52. „Schwarze“ oder „barschartige“ Axolotllarve.
Nach PERNITZSCH.

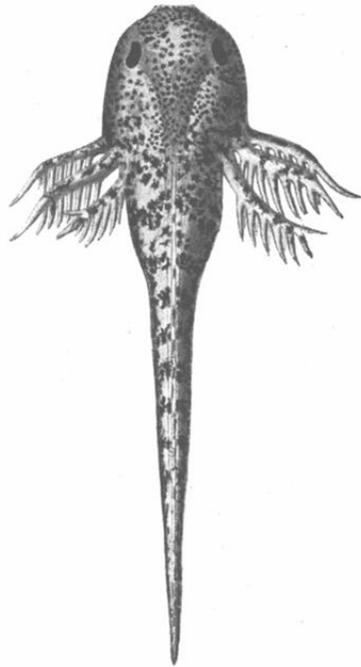


Fig. 53. „Weiße“ Axolotllarve.
Nach PERNITZSCH.

bestehende Flecke am Grunde des Rückenflossensaums reduziert, während am übrigen Rumpf wenige schwarze, aber niemals gelbe Pigmentzellen liegen.

Während sich bei der schwarzen Rasse weiterhin das dunkel marmorierte oder beinahe einfarbige Farbenkleid des Siredon-Zustandes entwickelt, verschwindet bei den weißen Larven im Laufe der Entwicklung die Zeichnung nahezu vollständig. Bei extremen Akromelanisten bleibt außer dem Irispigment nur eine leichte Bestäubung des Kopfes und der Kiemen, sowie eine schwarze Pigmentierung der

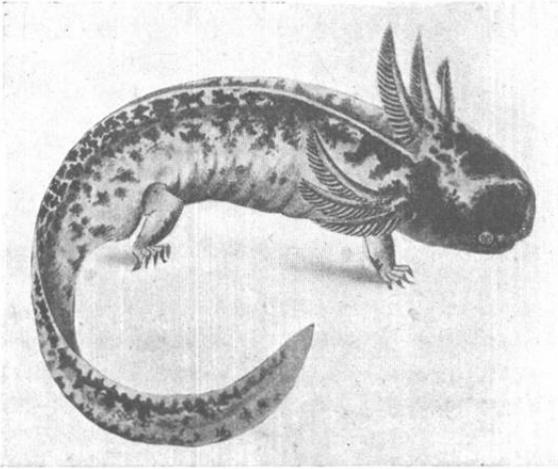


Fig. 54. Axolotl: Metameroidscheck.

Zehenspitzen, bei einzelnen Exemplaren überhaupt nur die letztere übrig.

Bei Kreuzung von schwarzen und weißen Tieren dominiert die schwarze Farbe vollständig und in F_2 finden sich vollkommen reine Zahlenverhältnisse. Bei Rückkreuzung heterozygoter schwarzer Tiere mit sehr hellen Akromelanisten treten „Metameroid-



Fig. 55. Axolotl: Diffusscheck.

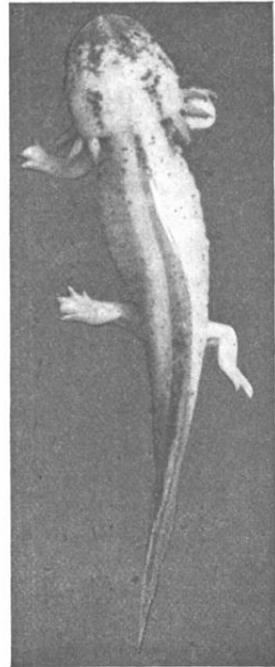


Fig. 56. Axolotl: Streifenscheck.

schecken“ (Fig. 54) auf, welche eine kräftigere Pigmentierung am Kopfe und stärkere, je über 2—3 Segmente sich erstreckende Pigment-

anhäufungen an den Seiten des Kopfes aufweisen¹⁾. Die wahrscheinlichste Erklärung ist die, daß das heterozygot-schwarze Tier unrein spaltet, d. h. Gameten bildet, deren Anlage zum extremen Akromelanismus durch den Aufenthalt im Soma des schwarzen Tieres in höherem oder geringerem Maße beeinflusst worden ist²⁾. Bei Abkömmlingen von Metameroidschecken können durch künstliche Veränderung der Lebensbedingungen noch andere Färbungstypen hervorgerufen werden. E. KEITEL hat von einem reichlichen Laich, welcher von einem Metameroidscheck-♀ und einem heterozygot-schwarzen ♂ stammte, eine größere Portion bei hellem Tageslicht, eine andere in vollkommenem Dunkel aufgezogen. Die Lichttiere (Fig. 55) erhielten im Laufe von 2½ Monaten eine gleichmäßig grauschwarz bestäubte Oberseite, welche sie auch im erwachsenen Zustand beibehielten. Diese diffuse (dilute) Kopf- und Rückenfarbe wird gebildet durch zahlreiche isolierte, ziemlich gleichmäßig verteilte, stark kontrahierte Melanophoren, die bei Lupenbetrachtung als scharf begrenzte schwarze Pünktchen, Keile oder Strichelchen erscheinen³⁾. Die Dunkeltiere (Fig. 56) dagegen erhielten eine überaus charakteristische Kontrastzeichnung, die durch tiefschwarze, gegen die weiße Umgebung scharf abgehobene Streifen am Kopf, durch jederseits zwei Punkt-reihen am Rumpf und durch die sehr dunkle Farbe der Rückenflosse gebildet wird. Auch diese Zeichnung zeigt nach zweijährigem Aufenthalt in vollkommen dunklem Raume im wesentlichen noch die nämliche Beschaffenheit. Sie wird hervorgerufen durch wenige, stark expandierte Melanophoren, welche am Kopf und an den Rumpfsseiten fast vollkommen in der Umgebung der Hautsinnesorgane lokalisiert sind, so daß also die Streifen und Punkt-reihen dem Verlauf der Facialis- und Lateralisäste folgen. Doch zeigt die dunkle Färbung des Flossensaumes, daß zwischen der Verteilung der Nerven und dem Auftreten der Pigmentzellen kein einfacher und eindeutiger Zusammenhang besteht.

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

Die beiden von E. KEITEL aufgezogenen Modifikationen der metameroiden Scheckzeichnung — Diffusscheck und Streifen-

¹⁾ HAECKER 1908.

²⁾ HAECKER 1912, S. 41, und 1915, S. 277.

³⁾ Die Befunde bezüglich des Kontraktionszustandes der Melanophoren bei dauern-dem Aufenthalt in Licht und Dunkel entsprechen im allgemeinen denjenigen, welche LAURENS (J. exp. Z., V. 18, 1915) bei sehr jungen Larven von *Amblystoma punctatum* und *opacum* gemacht hat.

scheck — dürfen wohl mit den „diluten“ Farbenrassen anderer Tiere und mit der primären Längsstreifung vieler Wirbeltiere in Parallele gesetzt werden.

Hinsichtlich der entwicklungsgeschichtlichen Ursachen für die Unterschiede der beiden Grundrassen waren von vornherein vier Hauptmöglichkeiten denkbar. Die beiden Rassen können sich durch eine verschiedene Fähigkeit der Pigmentzellen zur Pigmentbildung, durch die Größe, durch die Reizbarkeit oder durch die Zahl der Pigmentzellen unterscheiden.

Die Untersuchungen von PERNITZSCH ergaben folgendes: Die Melanophoren und Xanthophoren weisen hinsichtlich des Pigmentgehaltes bei den dunklen und hellen Larven keinen in die Augen fallenden Unterschied auf, auch sind bei den hellen Larven nicht, wie man vielleicht denken könnte, die pigmentierten Zellen durch farblose ersetzt¹⁾. Demnach besteht hinsichtlich des Pigmentbildungsvermögens dieser Zellen mindestens keine erhebliche Verschiedenheit. Dagegen dürften die Pigmentzellen der dunklen Larven durchschnittlich größer sein, auch erscheinen sie nicht so häufig in kontrahiertem Zustand, wie bei den hellen Larven. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Rassen besteht aber darin, daß bei den dunklen Larven die Zahl der Pigmentzellen, besonders der Melanophoren, erheblich größer ist als bei den hellen. Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß sich die Pigmentzellen bei den Larven recht lebhaft mitotisch vermehren, ergibt sich aus der Gesamtheit der Beobachtungen, daß der partielle Albinismus der weißen Rasse im wesentlichen auf einer Verringerung der Wachstumsenergie und besonders auf einer Verlangsamung und schließlichen Sistierung der mitotischen Teilungsvorgänge der Pigmentzellen beruht. In der Regel, wenn auch nicht immer, geht diese Erscheinung Hand in Hand mit einer geringeren Wachstums- und Lebenskraft der hellen Larven, doch sind die weißen Tiere, wenn sie die kritische Periode überwunden haben, später ebenso dauerhaft, wie die dunklen.

Wie neuere Untersuchungen²⁾ gezeigt haben, sind die Ergebnisse von PERNITZSCH insofern zu ergänzen, als die verschiedene Zahl von Pigmentzellen bei der dunklen und weißen Rasse nicht bloß auf einer verschiedenen Teilungsenergie während der Larvenentwicklung, sondern auch darauf beruht, daß bei der ersteren schon im embryonalen Leben mehr Pigmentzellen vorhanden sind.

Allerdings ist über die Herkunft und erste Entstehung der großen

¹⁾ Die von anderer Seite gemachte Angabe, daß sich bei den Axolotl-Larven farblose Pigmentzellen finden, hat sich als irrtümlich erwiesen. Die an der Hand des konservierten Materials als farblos beschriebenen Zellen sind in Wirklichkeit Xanthophoren, deren gelbe Farbe im Präparat gelöst worden war.

²⁾ HAECKER 1916, S. 466.

korialen Pigmentzellen, der Melanophoren und Xanthophoren, auch beim Axolotl noch nichts Endgültiges bekannt, aber die Farbe der dunklen Rasse beruht nicht bloß auf diesen Corium-Elementen, sondern z. T. auch auf den kleinen, auch in der Form wesentlich abweichenden epidermalen Pigmentzellen. Nun läßt sich aber bei schlupfreifen Embryonen mit großer Wahrscheinlichkeit zeigen, daß diese Zellen bei der dunklen Rasse durch Umwandlung und Teilung der „pigmentierten Epidermiszellen“ oder „Dotterpigmentzellen“ (s. Kap. 17, Fig. 137, a) entstehen, welche ihrerseits als spätere Zustände der in der embryonalen Epidermis ziemlich gleichmäßig verteilten, als zurückgebliebene Haut-Keimzellen anzusehenden „Dotterzellen“ (Fig. 137, b) aufzufassen sind. Bei der hellen Rasse wandeln sich dagegen jene pigmentierten Epidermiszellen auf Grund verspäteter Teilungen in gewöhnliche, dotterlose und pigmentarme Epidermiszellen, und nicht in Pigmentzellen um. Es sind also bei der dunklen Rasse von Anfang an mehr Pigmentzellen als bei der hellen vorhanden.

Einen ganz anderen Charakter als die Zeichnung der Metameroid-, Diffus- und Streifenschecken zeigen die scharfumschriebenen schwarzen Flecken, die bei sehr alten (6—8jährigen) akromelanistischen Axolotln am Unterkieferrand, am Bauch und Kloakenwulst, ferner am Rand der Rückenflosse und an den Rumpfseiten auftreten. Speziell letztere Flecken können, namentlich am Rande, mit einem dichten Mantel von grünen Fadenalgen und Diatomeen besetzt sein und erweisen sich auf Schnittpräparaten als schwielen- oder schuppenartige Wucherungen des Stratum corneum, deren Farbe nicht auf der Anwesenheit von Pigmentzellen, sondern wahrscheinlich auf einer Durchtränkung des oberflächlichen Plattenepithels mit „Hornfarben“¹⁾ beruht.

An die Besprechung der Amphibien schließt sich am besten diejenige der Säuger an, denn auch hier sind bei der Färbung Pigmentzellen des Coriums mitbeteiligt und die in Gestalt von Haaren, Stacheln usw. auftretenden Hautbildungen zeigen infolge ihrer geringeren Differenzierung noch nicht so komplizierte Pigmentierungsverhältnisse wie die Federn der Vögel.

Bei den Säugern und bei den Menschen tritt bekanntlich die Hautfärbung in doppelter Form auf, teils als Corium-Pigmentierung, teils als Pigmentierung der Epidermis und des Haarkleides²⁾.

Die Coriumpigmentierung, welcher Pigmentzellen zugrunde liegen, ist bei manchen Formen, so bei den Primaten und beim Menschen sehr schwach ausgebildet. Eine Ausnahme machen bestimmte Körper-

¹⁾ Vergl. UNNA u. GOLODETZ, OPPENHEIMERS Hdb. d. Biochemie, Ergänzb., J. 1913, S. 354.

²⁾ Vgl. hierzu ADACHI 1903, SCHWALBE 1904, WEIDENREICH 1912. Bezüglich der Haustiere vgl. noch STOSS 1906.

stellen, so die Kreuzbeingegend des Kindes, welche namentlich bei den Kindern der gelben Rasse durch den sogenannten Mongolenfleck ausgezeichnet ist. Das Epidermispigment findet sich besonders in den basalen Schichten des Stratum Malpighii oder im Haarkleid, und zwar ist bei fehlenden Haaren, beispielsweise bei den Walen, die Epidermis besonders stark pigmentiert.

Einige Beobachtungen lassen eine ziemlich weitgehende Unabhängigkeit der Haar- und Epidermispigmentierung bezüglich ihrer Verteilung und Intensität erkennen. Bei dem gewöhnlichen Schimmel sind die Haare pigmentlos, während die Epidermis pigmentiert ist. Bei den Schabracken- und Tigerschekken decken sich die Grenzen der unpigmentierten Haarbezirke und die der unpigmentierten Epidermispforten nicht. Auch beim Menschen kann der bei vielen Rassen bestehende, scheinbar korrelative Zusammenhang zwischen dem Pigmentierungsgrad der Haut, der Haare und Augen gebrochen werden, wie die in manchen Gegenden namentlich bei Frauen häufige Kombination von schwarzer Haarfarbe mit blendend weißer Haut¹⁾ und ebenso die z. B. in Irland²⁾ verbreitete, aber auch in hiesiger Gegend (Halle a. S.) nicht allzuseltene Verbindung von sehr dunklem Haar und blauen Augen beweist.

Für die Rassen- und Vererbungslehre ist besonders die Farbe des Haarkleides von Bedeutung. Nur in einigen Fällen, z. B. beim Flotzmaul des Rindes, bildet die Farbe der Epidermis selber, von den Züchtern schlechtweg „Pigment“ genannt, ein wichtiges Rassenmerkmal.

Der Farbton des ganzen Haarkleides ist durch die Farbe der Einzelhaare bedingt und diese beruht ihrerseits auf der Farbe, auf der Menge bzw. Dichtigkeit und auf der besonderen Verteilungsart der Pigmentkörner. Alle diese Verhältnisse zeigen, was für die Ursachengeschichte von großer Wichtigkeit ist, ein hohes Maß von erblicher Konstanz und gegenseitiger erblicher Unabhängigkeit, und darauf beruht es, daß speziell die Farbenrassen der Nager in derselben Weise das Schulbeispiel für eine weit vorgetriebene Mendel-Analyse bilden, wie in der Botanik die Blütenfarben von Antirrhinum, Primula u. a. Auch hat gerade auf diesem Gebiet, wie wohl auf keinem andern, die Faktorenlehre ihren Wert als aufklärende und wegweisende Hypothese bewähren können.

So erklärt z. B. die Hypothese in einfachster Weise, daß sowohl bei der Kreuzung von schwarzen und hellbraunen³⁾, als bei derjenigen von braunen und blauen Mäusen die F₂-Generation in vollkommen übereinstimmender und sehr genauer Weise das Zahlenverhältnis schwarz : blau : braun : hellbraun = 9 : 3 : 3 : 1 liefert. Man hat nur anzunehmen, daß bei diesen vier Rassen der Faktor für Schwarz

¹⁾ Vgl. auch MARTIN, S. 411.

²⁾ C. J. BOND, J. Genet., 2, 1912.

³⁾ Hellbraun = rehbraun, silberfarbig, silver fawn.

(M, Melanogen) und ein Dichtigkeitsfaktor (P, Pyknogen), sowie deren Negative (m, p) in verschiedener Weise kombiniert sind, dann ergeben sich für Schwarz, Blau, Braun und Hellbraun die Formeln MMPP, MMpp, mmPP und mppp, und das Zahlenverhältnis 9:3:3:1 ist in beiden Fällen als das Ergebnis einer dihybriden Kreuzung zu verstehen.

Nur in wenigen Fällen, namentlich, wenn die gelbe Rasse mit im Spiele war, ergaben sich Unregelmäßigkeiten und Deutungsschwierigkeiten¹⁾.

Auch bei Kaninchen und Meerschweinchen, sowie bei Pferden scheinen die Spaltungsvorgänge, soweit nur die Grundfarbe in Betracht kommt und von weißen Abzeichen und andern Zeichnungsformen abgesehen wird, im allgemeinen ziemlich regelmäßiger Art zu sein. Auch die in Frage kommenden Erbinheiten sind zum Teil die nämlichen, ein äußerlicher Unterschied besteht aber insofern, als bei diesen Säugern die Dominanzverhältnisse, oder, wie sich LANG ausgedrückt hat, die Hierarchie der Farben, teilweise andere sind als bei den Mäusen.

Über die Ursachen der Farbenunterschiede der Säuger ist, soweit sie auf Verschiedenheiten der Farbe der Pigmentkörner beruhen, nur wenig Sicheres bekannt.

Schon oben (S. 84) wurde erwähnt, daß die mikroskopische Untersuchung in bezug auf die Abgrenzbarkeit der einzelnen Farben auf große Unsicherheiten stößt, so daß noch nicht feststeht, ob drei (schwarz, chokoladefarben oder rotbraun und gelb) oder nur zwei Pigmente, ein dunkleres und ein helleres zu unterscheiden sind. Auch die chemisch-physikalische Analyse bietet hier zunächst noch wenig Anhaltspunkte für eine schärfere Unterscheidung. Miß DURHAM konnte zeigen, daß bei der Maus in einer Lösung von Pottasche die gelben Pigmentkörner sofort, die chokoladefarbenen langsamer und die schwarzen überhaupt nicht gelöst werden. Hier kommt also ein ähnlicher Gegensatz des gelben zu den anderen Pigmenten zum Vorschein, wie wir ihn bei den Vögeln kennen lernen werden, auch weist ja die den Züchtern bekannte Tatsache, daß gelbe Mäuse zu abnormer Fettentwicklung und damit zur Sterilität neigen, auf einen stärker abweichenden Chemismus der gelben Färbung hin.

Vielleicht werden einige Schwierigkeiten in der Unterscheidung dadurch einmal einen Ausgleich finden, daß sich bei den Säugern, ähnlich wie bei den Vögeln, zwei Reihen von Pigmenten unterscheiden lassen, deren jede aus einer Anzahl ineinander übergehender Farbenabstufungen besteht, wobei jedoch gewisse Abstufungen der einen Reihe mit solchen der andern sich dem äußeren Anschein nach decken können.

Daß in der Tat nicht alle bei Säugern vorkommenden dunklen

¹⁾ Vergl. LANG, S. 514, 533, 555, 567.

Pigmente miteinander übereinstimmen, geht aus einer Beobachtung von GORTNER hervor, wonach die Pigmente aus schwarzer Schafwolle in verdünnter Natronlauge leicht löslich sind und keine Aschenbestandteile enthalten, während das Pigment aus schwarzen Kaninchen, ebenso wie das aus schwarzen Federn, in 0,2% Natronlauge ganz unlöslich ist und 2—3% Asche, besonders Eisenoxyd, liefert. In den dunklen Haaren der Pferde kommen beide Sorten vor. GORTNER unterscheidet die erste Sorte als Melanoproteine von den eigentlichen Melaninen.

Neben den Rassen, welche ausschließlich durch die verschiedene Farbe der Pigmentkörner gekennzeichnet sind, kommen bei Nagern ganze Reihen von Varianten vor, welche von jenen Haupttrassen durch die geringere Menge oder Dichtigkeit des Pigmentes unterschieden sind. Man spricht in diesem Fall von verdünnten oder diluten Farben.

So ist bei der Maus Blau der verdünnte Zustand von Schwarz, Hellbraun (silberfarbig) derjenige von Braun. Auch wildgrau tritt in einer verdünnten Abart auf, die bei der Maus als silbergrau (silberbraun oder silber-aguti) bezeichnet wird, und ebenso kommen die verschiedenen rotäugigen Farbvarianten, von denen unten die Rede sein wird, jeweils in blässeren Abstufungen vor. Ähnliches gilt für die Kaninchen und Meerschweinchen, und wahrscheinlich gehört hierher auch eine Reihe von Farbvarianten beim Pferde. Bei der Kreuzung von verdünnten Rassen mit den Grundrassen oder bei ihrer Paarung untereinander ergeben sich speziell bei Mäusen im ganzen glatte Zahlenverhältnisse.

Der Ausdruck „verdünnt“ oder „dilute“ schließt bereits einen Teil der Erklärung für das Zustandekommen dieser Varianten in sich ein. Sie beruhen nämlich, wie wenigstens

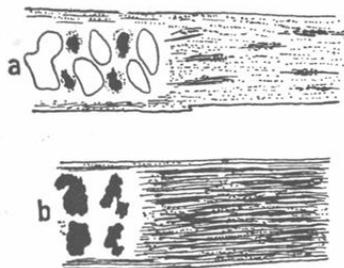


Fig. 57. Haar einer blauen (a) und einer schwarzen Maus (b).
Nach WERNIKE.

für einige Formen nachgewiesen werden kann, darauf, daß die Pigmentkörner in geringerer Menge und in weniger dichter Anordnung auftreten, als bei den Grundrassen. Die Figuren 57 a und b zeigen z. B. die Übergangszone zwischen der mark- und lufthaltigen Haarmitte und der marklosen Haarspitze bei einer blauen und einer schwarzen Maus nach der Darstellung von WERNIKE. Bei ersterer sind die dunklen Pigmentklumpen im Mark weniger groß, die Pigmentkörnchen der

Rinde und der Spitze weniger dicht als bei der schwarzen Rasse. Der blaue Schimmer ist auf die Lichtreflexion in den Lufträumen zurückzuführen. Ähnliches gilt für die andern diluten Rassen. Doch ist

der äußere Farbeindruck ihres Felles nicht immer, wie man erwarten sollte, heller als bei den entsprechenden dichtkörnigen Rassen, da z. B. bei der dilut-graugelben und bei der dilut-gelben Form der gleich zu besprechenden rotäugigen Rassengruppe im Fell eine größere Zahl gleichmäßig dunkler Haare eingestreut ist, als bei den entsprechenden dichtkörnigen Formen¹⁾. Eine Erklärung liegt für diese Zusammenhänge bisher nicht vor.

Bei den „blauen“ Meerschweinchen ist das Pigment auch im Mark gleichmäßig locker, also nicht in Klumpen angeordnet²⁾.

Neben den Grundrassen kommt bei den Mäusen eine weitere Reihe von Rassen vor, die von den ersteren durch die rote Farbe der Augen und daneben durch eine geringe Abschwächung der Haarfarbe unterschieden sind. So entspricht der homozygoten schwarzäugig-schwarzen eine rotäugige Rasse, die als lila, blaulila, blaß-lavendelfarbig, perl- oder silbergrau bezeichnet wird, der heterozygoten schwarzäugig-schwarzen Form eine rotäugig-schokoladelilafarbige, und der homozygoten schwarzäugig-schokoladefarbigen eine in der Farbe dem Milchkaffee oder Champagner ähnliche „Champagne“-Rasse. Auch den Rassen mit dilutem Pigment entsprechen z. T. rotäugige Formen, so z. B. der hellbraunen oder silberfarbigen eine silber-champagnefarbige rotäugige Rasse. Bei der Kreuzung dieser Rassen mit der schwarzäugigen ergeben sich Zahlenverhältnisse, die mit der Annahme gut übereinstimmen, daß den rotäugigen Rassen ein besonderer, die Schwarzäugigkeit sowie eine dunklere Pigmentierung des Haarkleides herbeiführender Faktor (Mo, Melanophthalmogen) fehlt. Nur bei der Kreuzung blau \times blaulila stellten sich weniger befriedigende Zahlenverhältnisse heraus³⁾.

Auch vom Meerschweinchen ist neben einer schwarzäugig-roten eine rotäugig-rote Rasse bekannt, die von ersterer auch durch die hellere Pigmentierung der Haut unterschieden ist. Die Kreuzungen geben auch hier Spaltungen und Zahlenverhältnisse, die von einfachen Annahmen aus verständlich gemacht werden können. Von der Wanderatte ist neuerdings ebenfalls eine rotäugig-agutifarbige Varietät (von den Züchtern fälschlich „fawn“ genannt) gefunden worden⁴⁾.

Den rotäugig-farbigen Nagerrassen entsprechen wohl die echten Isabellen, eine rotäugig-crémefarbige Pferderasse, die früher in Herrenhausen bei Hannover gezogen wurde und jetzt noch in Weimar und Petersburg gehalten werden soll⁵⁾.

¹⁾ WERNIKE, S. 91f.

²⁾ Nach Miß SOLLAS. Vgl. LANG, S. 690.

³⁾ Vgl. LANG, S. 533.

⁴⁾ CASTLE, Amer. Natur., 48, 1914.

⁵⁾ v. METZSCH-SCHILBACH, Velhagen u. Klasing Monatshefte, Mai 1911. Auch die crémefarbigen „hannoverschen“ Pferde, die in England bei besonderen Hoffeierlichkeiten benutzt werden, dürften Abkömmlinge der Herrenhäuser sein.

Auch bei der rotäugigen Rasse ist die Eigenschaftsanalyse noch nicht über die histologische Voruntersuchung hinausgelangt. Speziell für die Mäuse ist nachgewiesen worden, daß das Pigment bei den schwarzäugigen Rassen (Fig. 58 a) dunkler und reichlicher ist als bei den rotäugigen Rassen (Fig. 58 b), und daß die Pigmentkörnchen bei ersteren groß, regelmäßig, kugelig und scharf gesondert sind, während sie bei letzteren kleiner, unregelmäßiger geformt und weniger

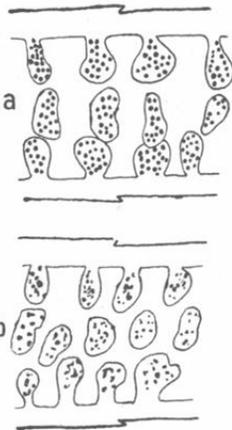


Fig. 58. Haar einer schwarzäugigen (a) und einer rotäugigen Maus (b).
Nach WERNIKE.

scharf konturiert sind und mehr das Aussehen von Krümeln haben. Auch hier ist über die eigentlichen Ursachen der Zusammenhänge nichts bekannt, vor allem nichts darüber, warum hier, ähnlich wie bei den schwarzäugig-leuzistischen Säugerrassen, die scheinbar feste Korrelation zwischen der Farbe der Augen und des Integuments gebrochen ist.

Auf eine Spur führt uns vielleicht die Tatsache, daß bei den Säugern das Retinapigment in wesentlich früheren Stadien als die Haaranlage zum Vorschein kommt. So tritt nach KEIBELS Normentafeln beim Kaninchenembryo das erste Retinapigment am 12. Tage auf, während erst am 15. die ektodermalen Keime und die Papillen der Schnauzenhaare zu unterscheiden sind. Beim Schweine werden diese Differenzierungen bei

10, bzw. 19,5 mm langen Embryonen gefunden, beim Reh sind die betreffenden Zahlen 9 und 17,8, beim Menschen 7 und 24—27 mm.

Wenn man nun annimmt, daß die Bildung von Pigment in jugendlichen Gewebszellen nicht bloß von den in ihnen selbst bereitliegenden Stoffen, sondern auch von dem physiologischen Zustand des ganzen Organismus, von dem gesamten Komplex der „inneren Bedingungen“ abhängt, so wäre es denkbar, daß bei den rotäugigen Rassen die allgemeinen Bedingungen für die Pigmentbildung zur Zeit der ersten Differenzierungen der Retinaelemente fehlen und später während der Haarbildung in ausreichender Weise vorhanden sind, und daß das Umgekehrte bei den leuzistischen Rassen der Fall ist. Der gesamte Organismus würde also einen ähnlichen Wechsel des Pigmentbildungsvermögens aufweisen können, wie wir ihn, in mehr regelmäßig-periodischer Weise, beim Einzelhaar und bei der Einzelfeder wiederfinden werden.

Einen extremen Fall, speziell der verdünnt-rotäugigen Rassen, bilden die echten Albinos. Sie werden in einem späteren Kapitel behandelt werden.

Außer durch Farbe und Menge des Pigmentes können die Farbenrassen der Säuger auch dadurch unterschieden sein, daß die

einzelnen Pigmentsorten bald in einer mehr gleichmäßigen Mischung im ganzen Haar verteilt, bald voneinander getrennt und in regelmäßigen, verschiedenfarbigen Zonen oder Gürteln angeordnet sind. Auf letztere Weise kommen die manigfaltigen Abstufungen von Graugelb, Graubraun, Rötlichgrau zustande, die als Wildgrau, Wildfarbe, Agutifarbe für die wildlebenden Vorfahren verschiedener Haustiere charakteristisch sind und allgemein als Anpassungsfarben gedeutet werden. Die Art der Ringelung ist eine spezifische: bei der Hausmaus befindet sich dicht unter der Spitze eine gelbe Binde; beim wilden Kaninchen ist die Spitze und Basis der Haare schwarz, die Mitte gelb; beim wildgrauen Meerschweinchen sind die Haare, ähnlich wie bei der verwandten Gattung Aguti (*Dasyprocta*), mit abwechselnd roten und schwarzen Binden versehen. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei wilden Caniden, beim Wildschwein u. a.

An das Wildgrau schließen sich mehrere Farbenvarianten an, bei welchen die für Wildgrau charakteristische Pigmentverteilung in den Einzelhaaren noch angedeutet sein kann, obwohl eine oder zwei der im Wildgrau verbundenen Pigmentsorten fehlen. So ist z. B. bei den zimmtgrauen (cinnamon agouti) Mäusen kein schwarzes und nur wenig braunes Pigment vorhanden. Die gelben Kaninchen PUNNETTS¹⁾, sind eine Abart der wildgrauen, bei welcher am größten Teile des Körpers das schwarze und braune Pigment unterdrückt ist.

Die wildgraue Farbe, deren charakteristische Pigmentierung allgemein auf einen besonderen Faktor (Aguti-, Grau-, Sprenkelungsfaktor, My²⁾) bei LANG zurückgeführt wird, sowie die ihr nahestehenden Varianten verhalten sich bei Nagern gegenüber anderen Farben als dominierende, mendelnde Merkmale. Im ganzen treten bei Kreuzungen sehr regelmäßige Spaltungen und Zahlenverhältnisse auf, doch kommen auch Abweichungen vor. So fallen bei der Paarung zimmtgrauer Mäuse (d. h. wildgrauer Formen ohne schwarzes Pigment), gelegentlich schokoladefarbige Individuen heraus, während nur graue auftreten sollten, und ebenso ergaben sich bei den Kaninchenkreuzungen von HURST und PUNNETT einige Deutungsschwierigkeiten.

Als erste Unterlage für eine genaue rassenanalytische Untersuchung liegen histologische Angaben über die Pigmentverteilung im Mäusehaar vor. In der wildfarbigen Stammform der Hausmaus zeigen die Wollhaare und ein Teil der Grannenhaare von der Basis bis zur

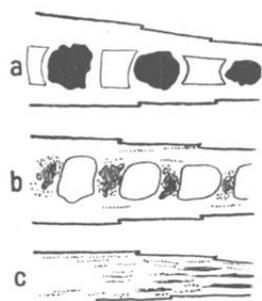


Fig. 59. Haar einer wildgrauen Maus. a Basis, b Mitte, c Spitze. Nach WERNIKE.

¹⁾ Journ. Gen., V. 2, 1912.
²⁾ Myochrogen von *μῦς*, Maus.

Haarmitte dichte Anhäufungen eines dunklen Pigmentes (Fig. 59a), während von der Mitte an (Fig. 59b) ein gelbbrauner Farbstoff sowohl im Mark als in der Rinde auftritt. Derselbe Farbstoff ist auch in der marklosen Haarspitze enthalten (Fig. 59c). Zwischen den mit der gelblichen Endbinde versehenen Haaren finden sich gleichmäßig dunkel gefärbte Grannenhaare. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei allen anderen Rassen, bei denen eine zonenweise Verteilung des dunklen und hellen Pigments vorkommt und welche im Hinblick auf die Bastardierungsergebnisse als partielle, mit dem Agutifaktor (My oder A) ausgestattete Mutationen der wildgrauen Stammform anzusehen sind.

Der Entstehung der für das Wildgrau charakteristischen Ringelung müssen, wie von vornherein gesagt werden kann, periodisch geartete Prozesse zugrunde liegen, durch welche die aufeinanderfolgenden Gürtel in quantitativ und qualitativ verschiedener Weise mit Pigment ausgestattet werden. Es erhebt sich also die Frage, woher überhaupt das Pigment der Epidermis und der Epidermisbildungen der Säuger, einschließlich der Haare, stammt. In dieser Hinsicht bestehen trotz zahlreicher Untersuchungen immer noch Unsicherheiten. Während viele Forscher angenommen haben, daß pigmentführende oder pigmentbildende Bindegewebszellen aus dem Corium in die Epidermis und in die Haaranlagen einwandern und das Pigment auf deren Zellen übertragen (Einwanderungs- oder Einschleppungstheorie), treten andere für einen autochthonen (autogenen) Ursprung des Epidermis- und Haarpigments ein¹⁾. Im letzteren Falle wurde auch auf die Möglichkeit hingewiesen, daß nur bestimmte Zellen der Epidermis, so in der menschlichen Haut vielleicht die sog. LANGERHANSschen Zellen, als Melanoblasten oder pigmentfreie Pigmentzellen für die Pigmentbildung präformiert sind²⁾. Solche Zellen würden im gewissen Sinne den pigmentierten Epidermiszellen des Axolotls, den Vorläufern der Epidermis-Pigmentzellen, entsprechen.

Nach EHRMANN, einem Anhänger der Einwanderungstheorie, würde die Entstehung der Haarfärbung und speziell der Ringelung

¹⁾ Was die Wirbeltiere überhaupt anbelangt, so wurde die erste Ansicht hauptsächlich von KÖLLIKER (1860, Protopterus; 1887, Hirschgeweih), KERBERT (1877, Natternembryonen), G. RIEHL (1884, menschliches Haar), AEBY (1885, verschiedene Wirbeltiere), F. RÖMER (1887, Stachelanlagen von Echidna) und besonders von EHRMANN (1896, Amphibienhaut, Haare), die zweite von RETTERER (1887, Pferdeembryonen), JARISCH (1891, Froschlarven; 1892, Konjunktiva des Ochsen, Haare), POST (1893, Säugetierhaut und -haare), SCHWALBE (1893, winterweiße Tiere), RABL (1894, Hühnchenembryo), MEIROWSKY (1908, belichtete menschliche Haut), WEIDENREICH (1912, Salamandra) vertreten. Eine vermittelnde Stellung nahmen CASPARI (1891), ROSENSTED (1897), z. T. auch RABL (1896) ein, indem sie die Möglichkeit beider Entstehungsweisen offen ließen. Zur Literatur vgl. W. KRAUSE, wo aber die wichtige Arbeit EHRMANNs fehlt, sowie MEIROWSKY 1908. Über die Untersuchungen an Vogelfedern vgl. nächstes Kapitel.

²⁾ MÜRKELE, Arch. mikr. An., 11, 1875; MEIROWSKY, S. 60.

in folgender Weise zu erklären sein. In der Kopfhaut von menschlichen Embryonen sieht man zur Zeit, wenn das untere Ende des Haarkeims die Coriumpapille zu umschließen beginnt, an der Grenzfläche zwischen beiden Geweben eine Anzahl „primärer Pigmentzellen“ oder „Melanoblasten“ (Fig. 60). Diese zunächst nur diffus gefärbten Zellen, die beim Menschen vermutlich aus der Papille stammen, wachsen in die darüber befindliche Matrix des Haarkeims

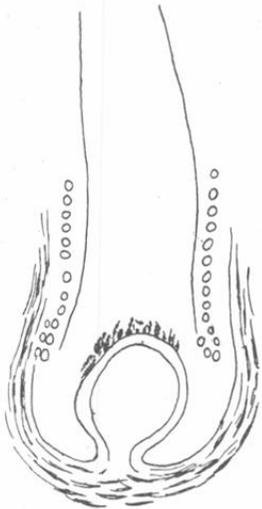


Fig. 60. Embryonaler Haarkeim des Menschen. Schematisch. Nach EHRMANN.

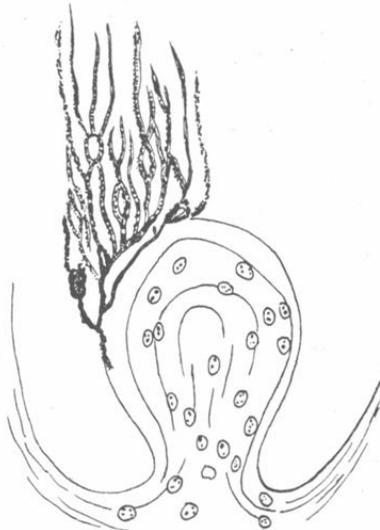


Fig. 61. Matrix und Papille eines embryonalen menschlichen Haarkeims. Die Pigmentzellen sind nur einseitig gezeichnet. Nach EHRMANN.

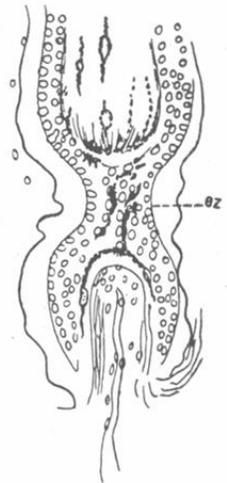


Fig. 62. Haarwurzel eines Mannes. Ablösung des alten Haares. Zwischen diesem und der Haarpapille der die Matrix des neuen haares einschließende Epithelzapfen (ez). Die Glashaut gequollen. Nach EHRMANN.

ein und scheiden nun in ihrem Zelleib körniges Pigment ab. Mittelst langer verzweigter Fortsätze geben sie dieses Pigment an die Matrixzellen, speziell der Haarrinde, ab (Fig. 61).

Beim Haarwechsel des Menschen bildet sich das alte Haar, das sich bis dahin im Stadium des Papillenhaars befand, unter Verhornung seines unteren Endes zum unten abgeschlossenen Kolbenhaar um, während sich eine zapfenartige Masse von unverhornt bleibenden Matrixzellen zwischen seine Basis und die Haarpapille einschleibt. Dieser Epithelzapfen (Fig. 62ez) bildet die Anlage des neuen Haares. Von den Melanoblasten, welche zwischen den Matrixzellen des alten

Haares gelegen hatten, geraten einige zwischen die Zellen des verhornenden Haarkolbens, andere in den Epithelzapfen hinein. Die letzteren beteiligen sich an der Pigmentierung des neuen Haares. Außerdem gelangt aber ein neuer Schub von Melanoblasten aus der Haarpapille in die in der Achse des Epithelzapfens gelegene Matrix des neuen Haares herein, so daß dieses aus zwei Quellen seinen Pigmentvorrat bezieht.

Etwas anders verläuft die Pigmentzellen-Versorgung der neuen Haare bei der Maus, bei welcher sich im Corium ein gleichmäßiges Chromatophorennetz, und zwar in der Höhe der unter den Coriumpapillen gelegenen, horizontalen (subpapillären) Gefäßschicht befindet. Während nämlich das alte Haar aus dem Stadium des Papillenhaars (Fig. 63a) in das des Kolbenhaars (Fig. 63b) übergeht, steigt es mehr und

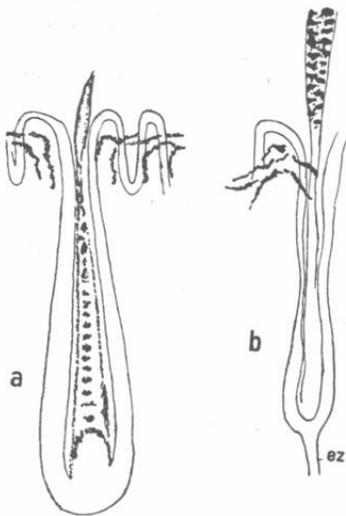


Fig. 63. Haarbildung bei der Maus. a Papillenhaarstadium. b das alte Haar im Kolbenhaarstadium. ez Epithelzapfen. Nach EHRMANN.

mehr nach oben, so daß auch der oben erwähnte Epithelzapfen (Fig. 36 b, ez) nach aufwärts rückt und damit in den Bereich des Chromatophorennetzes des Coriums gelangt. Nunmehr dringen Chromatophoren zwischen Epithelzapfen und Papillenrest (vgl. Fig. 62) ein und werden, während die junge Haaranlage (Epithelzapfen + Papille) aufs neue in die Tiefe rückt, mitgenommen, um dann von der Matrix des neuen Haares aus letzteres mit Pigment zu versorgen.

Alles in allem geht also nach EHRMANN die Versorgung sowohl des embryonalen Haarkeims, als auch der jungen Haare beim Haarwechsel durch Pigmentzellen vor sich, welche aus der Papille oder aus anderen Teilen des Coriums zu bestimmten Zeiten in die Matrix der Haaranlagen einwandern.

Bei Albinos der Maus und des Igels sind in der Cutis keine Melanoblasten vorhanden und damit fehlt auch die Quelle des Haarpigments. Bei den Stacheln des normalen Igels entsteht die auf die dunkle Stachelspitze folgende pigmentlose Zone in der Weise, daß die zuerst aus der Papille in die Matrix eingewanderten Melanoblasten im Verlauf des Stachelwachstums ihren Pigmentvorrat erschöpfen, die nächstfolgende dunkle Zone dagegen verdankt ihr Pigment einem neuen Schub von Melanoblasten, die bis dahin in der Papille zurückgeblieben waren und nun nachträglich in den Stachelkeim einwandern.

In ähnlicher Weise hätte man sich von der Einwanderungshypothese aus bei den Haaren der wildgrauen Tiere zu denken, daß die Pigmentzellen in einem bestimmten Turnus einwandern und daß der Wechsel zwischen pigmentierten und pigmentlosen Haarzonen auf einer wiederholten Einwanderung und einer allmählichen Erschöpfung der einzelnen Melanoblasten-Staffeln beruht.

Nimmt man dagegen, wie es mir richtiger zu sein scheint, an, daß das Haarpigment autochthon ist und daß speziell die am Grunde des Haarkeims befindlichen verästelten Melanoblasten (Fig. 60, 61) epidermalen Ursprungs sind, so wäre statt einer etappenweisen Einwanderung eine in wiederholte, in bestimmten Rhythmus vor sich gehende Differenzierung von Epithelzellen in Pigmentzellen anzunehmen. Die Verhältnisse beim geringelten Haar würden dann ähnlich liegen, wie bei der gebänderten Vogelfeder, und die ätiologischen Momente, die bei letzterer zur Erklärung der Zeichnung herangezogen werden, vor allem der tägliche Rhythmus im Gesamtstoffwechsel, müßten auch im Fall der Haarpigmentierung einer näheren Prüfung unterzogen werden.

Literatur zu Kapitel 7.

- ADACHI, B., Hautpigment beim Menschen und den Affen. Zeitschr. Morph. u. Anthr., Bd. 1, 1903.
- DURHAM, Miß, A preliminary account of the inheritance of coat-colour in mice. Rep. Evol. Comm., IV, 1908.
- GORTNER, R. A., On two different types of melanin. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 9, 1912.
- HAECKER, V., Über Axolotlkreuzungen. II. Mitt. Verh. D. Zool. Ges. 1908.
- , Untersuchungen über Elementareigenschaften I. Zeitschr. Ind. Abst., 8, 1912.
- , Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse. Ebenda, 14, 1915.
- , Zur Eigenschaftsanalyse der Wirbeltierzeichnung. Biol. Zentrbl., 36, 1916.
- EHRMANN, S., Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen usw. Bibl. Medica. Abt. D II. Heft 6. Cassel 1896.
- KRAUSE, W., Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane. In: O. HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre, 2 Bd., 1. Teil, Jena 1906.
- MEIROWSKY, E., Ü. d. Urspr. des melanot. Pigments der Haut und des Auges. L. 1908.
- PERNITZSCH, R., Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl I. Arch. mikr. An., 82, Abt. I, 1913.
- SOLLAS, Miß I. B. J., Inheritance of Colour etc. in Guinea-pigs. Rep. Evol. Comm., 5, London 1909.
- SCHWALBE, G., Die Hautfarbe des Menschen. Mitt. Anthr. Ges. Wien, Bd. 34, 1904.
- WEIDENREICH, F., Die Lokalisation des Pigmentes und ihre Bedeutung in Ontogenie und Phylogenie der Wirbeltiere. Zeitschr. Morph. u. Anthr., Sonderheft 2, 1912.
- STOSS, A., Art.: Die äußere Bedeckung, in ELLENBERGER, Hdb. d. vergl. mikr. An. d. Haustiere. B. 1906.
- WERNIKE, F., Die Pigmentierung der Farbenrassen von *Mus musculus* usw. Arch. Entw. Mech., 42, 1916.