

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Haecker, Valentin

Jena, 1918

18. Kapitel. Anwendung der Hautwachstumshypothese auf besondere
Fälle

18. Kapitel.

Anwendung der Hautwachstumshypothese
auf besondere Fälle.

Die im 16. Kapitel aufgestellte Hypothese, daß die primitiven Zeichnungsformen der Wirbeltiere (Fleckung, Längsstreifung, Querstreifung) Begleiterscheinungen der in einer spezifischen, vielfach rhythmischen Folge verlaufenden Wachstumsvorgänge der Haut darstellen, war zunächst nur auf Grund einer vergleichenden Betrachtung der Hauptzeichnungsmuster gewonnen worden. Sie konnte sich auch darauf stützen, daß schon von einer Reihe von Forschern engere Beziehungen zwischen der Zeichnung und verschiedenen segmental oder sonstwie regelmäßig angeordneten Hautbildungen nachgewiesen worden sind und daß die Verteilung der letzteren ihrerseits zweifellos durch die besondere Art des Hautwachstums bedingt ist.

Im folgenden Kapitel konnte dann zunächst für eine Wirbeltiergattung der Grundplan nachgewiesen werden, nach welchem das Hautwachstum verläuft und zwar von demjenigen Embryonalstadium an, in welchem zum erstenmal eigentliche Wachstumsvorgänge Platz greifen (Stadium IX, S. 209), bis zu den Stadien des ausgeschlüpften Tieres, in welchen die endgültigen Formen im allgemeinen festgelegt sind. Ich habe versucht, die Untersuchung auf einige Haussäugetiere auszudehnen, doch gelang es mir bisher nicht, genügend junge Stadien in ausreichender Menge zu beschaffen.

Bei den Untersuchungen am Axolotl trat ein Verhältnis zutage, welches für unsere Hauptfrage nach den Zusammenhängen zwischen Hautwachstum und Zeichnung von besonderer Bedeutung ist, nämlich der rhythmische Charakter, welchen verschiedene Phasen der Hautbildung zeigen. Es kommt hier erstens in Betracht die reihenförmige Anordnung der pigmentierten Epidermiszellen, wie sie besonders in höheren Stadien in deutlicher Weise erkennbar ist (Fig. 137). Ein Rhythmus macht sich ferner in dem Auftreten gürtelförmiger Zonen größter Teilungsintensität geltend (Fig. 124), vor allem aber in der mehrfachen Wiederholung der längsgerichteten Leitlinien und in den aufeinanderfolgenden Teilungsprozessen der Leitlinienzellen, auf Grund deren die seitlichen Zellsprosse schubweise auswachsen. Ob innerhalb der einzelnen Zellreihen, die von den Leitlinien ausgehen, noch ein besonderer Teilungsrhythmus besteht, konnte ich bisher nicht mit Sicherheit entscheiden, ebenso war es mir noch nicht möglich, das bei der Bildung der Kiemen und anderer kegelförmiger Organanlagen stattfindende Scheitelwachstum in zellgeschichtlicher Hinsicht genauer zu analysieren, aber auch hier wird man im gleichen Sinne, wie bei den von den Leit-

linien ausgehenden Zellsprossen, von einem rhythmischen Wachstum sprechen dürfen.

Fast alle diese rhythmischen Erscheinungen stehen nun in deutlicher Beziehung zur Pigmentbildung oder zur Anordnung der korialen Pigmentzellen.

Die pigmentierten Epidermiszellen stellen bei Axolotl-Embryonen mittleren Alters die Stellen stärkster ektodermaler Pigmentbildung dar und bilden so ein, wenn auch nur mikroskopisch wahrnehmbares, geometrisches Zeichnungsmuster. Beim Axolotl ist diese Zeichnung nur eine vorübergehende Erscheinung, aber vielleicht ist es erlaubt, mit diesem Zeichnungsrudiment die regelmäßige Fleckung oder Schachbrettzeichnung anderer Wirbeltiere, insbesondere vieler Säuger (S. 181, Fig. 110), zu vergleichen und nach gemeinsamen entwicklungsgeschichtlichen Ursachen zu suchen.

In der Tat möchte ich glauben, daß beide Arten von Vorkommnissen mit einem zeitweise bestehenden polyzentrischen Wachstum der Wirbeltierhaut zusammenhängen, und zwar mit derjenigen speziellen Form dieses Wachstums, die ich als Schachbretttypus bezeichnet habe. Bei diesem geht das zweiseitige Hautwachstum von Wachstumfeldern aus, die in Längs- und Querreihen angeordnet sind und auf Grund einer Differenzierung je einen Wachstumskern mit intensiver Teilungsenergie im Zentrum und einen Wachstumsrand mit allmählich abnehmender Energie aufweisen. Im Einklang mit der allgemeinen Erfahrung, daß Stellen mit energischer Teilungs- und Differenzierungsenergie eine besonders starke Neigung zu Pigmentproduktion aufweisen, darf man in solchen Fällen den Wachstumskernen eine größere Potenz zur Pigmentbildung zuschreiben, als den Wachstumsrändern, woraus sich eine schachbrettartige Anordnung der Zeichnung ohne weiteres ergeben würde. Speziell beim Axolotl wäre anzunehmen, daß in einem bestimmten sehr frühen Entwicklungsstadium sämtliche Ektodermzellen oder wenigstens ein größerer Teil von ihnen den Ausgangspunkt für die Bildung je eines solchen Wachstumfeldes darstellen, und daß innerhalb dieser Wachstumfelder jeweils von einer Gruppe zentraler Zellen (dem Wachstumskerne) aus und zwar auf Grund fortgesetzter, in gewissem Sinne differentieller Teilungen die peripheren Elemente des Wachstumsrandes abgegliedert werden. Als der letzte Rest dieser Wachstumskerne würden die pigmentierten Epidermiszellen (Fig. 137) mit ihrer starken Neigung, die Reservestoffe in Pigment überzuführen, anzusehen sein, und durch ihre geometrische Anordnung kommt das erwähnte Zeichnungsrudiment zustande. In ähnlicher Weise könnte man sich die Entstehung der Fleckzeichnung der Säuger vorstellen.

Sobald einmal dieser Standpunkt eingenommen wird, kommt man beim Anblick der verschiedenen Typen der Fleckzeichnung der

Sänger von der Vorstellung nicht mehr los, daß ihre entwicklungs-geschichtliche Grundlage in polyzentrischen Wachstums- und Diffe-renzierungsvorgängen der Haut gelegen sein muß und daß andere Momente, wie der Einfluß der darunter gelegenen Gewebe und Or-gane, dabei nur eine untergeordnete Rolle spielen können.

Besonders deutlich tritt dies bei solchen Zeichnungsformen her-vor, bei welchen von Anpassungen im Sinne einer Schutz- oder Schmuckzeichnung noch nicht oder nur in zweiter Linie gesprochen werden kann, bei denen vielmehr der Eindruck, daß es sich gewisser-maßen um ungewollte Begleiterscheinungen anderer Verhältnisse han-delt, überwiegt, so z. B. bei der Tigerfleckung der Pferde (S. 156), bei der Jugendzeichnung des Löwen, bei dem einfachen Muster der gefleckten Hyäne u. a.

Daß in vielen Fällen statt dunkler Flecken auf hellem Grunde umgekehrt helle Flecken auf dunklem Grunde auftreten, fällt in das Gebiet der Allgemeinerscheinung, daß an manchen, auch sonst aus-gezeichneten Hautpunkten und -linien ein gewisser Antagonismus, ein Balancieren zwischen besonders starker Pigmentierung und vollkommenem Pigmentmangel besteht, ähnlich wie ja auch ein solcher in dem alternierenden Verhalten von Melanismus und Leu-zismus hervortritt (S. 154). Beispiele sind die Apfelung der Pferde (S. 156), die weiße Tüpfelung der Beutelmarder (*Dasyurus*) im Gegen-satz zur dunklen Fleckung der Tüpfelkuskus (*Phalanger*), die Zeich-nung der Hirschkälber u. a.

Daß auch bei diesen einfacheren Zeichnungsformen die einheit-lichen Flecken in eine wabenartig angeordnete Gruppe von kleinen Flecken aufgelöst sein können, wie dies bisweilen bei Pferden beob-achtet wird (S. 155), kann ohne Schwierigkeit darauf zurückgeführt werden, daß die als Wachstumskerne dienenden, von ihrer Umgebung im wesentlichen nur durch besonders rege und anhaltende Vermeh-rungstätigkeit unterschiedenen embryonalen Zellgruppen in ähnlicher Weise in Teilstücke aufgespalten werden können, wie wirkliche Or-gananlagen epidermaler Herkunft, so die Dunenkeime der Vögel und wahrscheinlich auch die Hautsinnesorgane der Amphibien.

Noch näher als bei diesen primitiven Zeichnungsformen liegt der Gedanke an ein polyzentrisches Wachstum vielfach bei den-jenigen Mustern, die ich oben (S. 166) als sekundäre Typen be-zeichnet habe und die im allgemeinen als Anpassungszeichnungen zu betrachten sind. So scheinen mir z. B. die augenartigen Flecken des Jaguarfelles besonders deutlich auf eine von einzelnen Zentren aus wellenförmig fortschreitende Wachstums- und Differenzierungs-tätigkeit der Haut hinzuweisen.

Daß die metameroïden Querzonen stärkerer Teilungsintensität, wie sie bei schlüpfreifen Embryonen vorkommen (Fig. 124), mit den breiten Pigmentbanden der jungen Larven in Zusammenhang stehen, habe ich oben zu zeigen versucht, auch mögen ähnliche Verhältnisse für viele Fische mit breiten dunklen Querbinden (Perciden, Squamipennes, Scomberiden u. a.) gelten. Auch scheint es mir nahezuliegen, die metameroïde Scheckung der Säuger (Nager, Rinder u. a.) auf ähnliche Ursachen, wie die breitbindigen Muster der niederen Wirbeltiere zurückzuführen, dagegen muß dahingestellt bleiben, ob und inwieweit entwicklungsgeschichtliche Übereinstimmungen mit der schmalbänderigen Querstreifung, z. B. der Säuger, bestehen.

Die seitlichen Leitlinien und speziell die ihnen eingelagerten Sinnesorgane bilden, wie wir sahen, unter besonderen Verhältnissen den Sitz stärkerer Pigmentbildung beziehungsweise einen Hauptanziehungsherd für die korialen Pigmentzellen. Hierher gehört die Pigmentierung junger Seitenorgane und die primäre Längsstreifung am Kopf von „Streifenschecken“ (Fig. 56). Der nämliche Wachstumsrhythmus der Haut, auf Grund dessen beim Axolotl hintereinander die Mittellinie des Rückens und die Seitenlinien entstehen, mag auch noch bei Reptilien, Vögeln und Säugern, wenigstens andeutungsweise, fortbestehen und auch hier die eigentliche Wurzel der vielfach so zäh festgehaltenen primären Längsstreifung bilden. Die genetische Unabhängigkeit, welche allem nach die primäre Längsstreifung gegenüber dem breitbindigen Zeichnungsmuster besitzt, kommt besonders darin zum Ausdruck, daß bei Kreuzung von Zahnkarpfen (Cyrinodontiden) im F₁-Bastard beide Zeichnungsformen übereinander gelagert sein können (S. 169, Fig. 98).

Die Mittellinie des Rückens und des Bauches, von denen die erstere beim Axolotl in ihrem ganzen Verlauf, die letztere mindestens an der Unterseite des Kopfes (Fig. 133) und bei älteren Embryonen am Schwanz als Leitlinie für Zellsprossen dient, ist bei unserem Objekt im allgemeinen nicht durch besonders dunkle Pigmentierung ausgezeichnet. Doch zeigen ganz junge Larven auf der Oberseite des Kopfes regelmäßig eine dunkle Längslinie, auch besaß ich eine 3 cm lange Larve aus einer DR×RR-Zucht, bei welcher, abgesehen von einer leichten Bestäubung längs der Hauptseitenlinie, die Rücken- und Bauchflosse einen dunklen, unregelmäßig begrenzten



Fig. 138. Abnorm gefärbte Larve.

Saum aufwies (Fig. 138). Man wird an die Möglichkeit denken dürfen, daß, ähnlich wie die eben genannten Zeichnungsformen des Axolotls, auch der dunkle „Aalstrich“ mancher Säuger auf dem Vorhandensein einer medianen Hauptwachstumslinie oder Leitlinie beruht.

Die Beobachtungen über das Scheitelwachstum an jungen Kiemen, sowie am Vorderkopf des Axolotl-Embryos, werden vielleicht bei weiterer Untersuchung einige Anhaltspunkte für die Ätiologie des auch beim Axolotl verbreiteten Akromelanismus bilden. Es kann angenommen werden, daß die am Scheitel solcher Organanlagen gelegenen Zellgruppen, die Scheitelfelder, dieselbe Rolle als Pigmentierungszentren spielen, wie die Leitlinien und Wachstumskerne, und demnach auch eine ähnliche Labilität im Chemismus besitzen. Dann würde das bekannte antagonistische oder vikarierende Verhältnis zwischen extremer Pigmentierung und vollkommener Pigmentlosigkeit, speziell zwischen Akromelanismus und Akroleuzismus, eine erste Erklärung finden.

Wenn die verschiedenen Folgerungen und Ausblicke, zu welchen diese Untersuchungen geführt haben, wirklich auf der richtigen Spur liegen sollten, so würde sich ergeben, daß die aufgezählten Zeichnungsmuster, deren weite Verbreitung oder Ubiquität innerhalb des Kreises der Wirbeltiere mehr und mehr erkannt wird, schon in sehr frühen Entwicklungsstadien durch besondere, mit der Furchung, Keimblätter- und Organbildung zusammenhängende Wachstumsverhältnisse festgelegt ist. Für die phänogenetische Untersuchung besteht also bei fortschreitenden morphogenetischen und chemisch-physiologischen Kenntnissen die Aussicht, daß auch auf dem Gebiet der Wirbeltierzeichnung der „Gabelpunkt“ zweier divergierender Arten oder Rassen sehr weit zurückverlegt werden kann, so wie dies schon bei einer Reihe von anderen Eigenschaften durchgeführt oder wenigstens angebahnt werden konnte.

Es läßt sich hier eine ganze Reihe von Fragen anschließen, deren Beantwortung erst bei genauerer Kenntnis der Hautwachstumsvorgänge einer größeren Anzahl von Säugern möglich sein wird, von denen aber doch die wichtigsten hier gestreift werden sollen.

So wird es z. B. möglich sein, die seit ELMER erörterte Frage nach dem phylogenetischen Alter der einzelnen Zeichnungsformen von neuen Gesichtspunkten aus zu behandeln. Indem wir nämlich versuchen, die Reihenfolge zu bestimmen, in welcher die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der einzelnen Zeichnungsmuster hinter-

einander in Erscheinung treten und wirksam werden, wird es möglich sein, eine erste Handhabe zu gewinnen, um unter vorsichtiger Anwendung des „biogenetischen Grundgesetzes“ den phylogenetischen Problemen näherzutreten.

Damit steht eine andere Frage im Zusammenhang.

Beim Axolotl macht sich die in den regelmäßigen Zellreihen zutage tretende Wachstumsordnung zuerst am Kopfe, dann in der Nähe der Mittellinie des Rückens und zuletzt an den Seiten des Rumpfes bemerklich. Sollte es sich nun herausstellen, daß auch bei den Säugern die eine reichliche Pigmentierung bedingenden Hautwachstumsvorgänge ungefähr in der nämlichen Reihenfolge auftreten, nämlich zuerst am Kopf, zuletzt an den Rumpfseiten, dann müßten sich umgekehrt blastogene Störungen im Wachstumsverlauf am häufigsten an den Rumpfseiten, am wenigsten oft am Kopf bemerklich machen. Es würden dann aber Variationsreihen von Zeichnungsabstufungen, wie sie z. B. CASTLE für seine Ratten aufgestellt hat (S. 133, Fig. 81), in ursächlicher Hinsicht unserem Verständnis nähergerückt werden können, als es durch die bisherigen Vererbungsversuche möglich war. Wir würden nämlich sagen dürfen, daß bei den gleichförmig pigmentierten Endgliedern der Reihe (Fig. 81, +4) die der Pigmentverteilung zugrundeliegenden Wachstumsprozesse der Haut bis zum Schluß der Entwicklung normal abgelaufen sind, daß ferner bei solchen Individuen, welche einen dunklen Kopf und eine breite Rückenbinde oder einen schmalen Aalstrich besitzen (+3 bis -1), an den Rumpfseiten geringere oder größere Wachstumsstörungen eingetreten sein müssen, und daß endlich bei den Schwarzköpfen (-2) die Störungen auch schon die Mittellinie des Rückens betroffen haben, während die frühesten, am Kopfe sich abspielenden Vorgänge noch in regelmäßiger Weise durchgeführt worden sind.

Auf einem etwas anderen Gebiet liegt eine dritte Frage. Vielfach tritt uns bei primären und sekundären Zeichnungen eine weitgehende individuelle oder von Rasse zu Rasse, bzw. von Ort zu Ort schwankende Variabilität entgegen. Ein sehr schönes Beispiel bilden die Zeichnungsstufen der Wild- und Hauskatzen¹⁾. Bei der europäischen Wildkatze (*F. silvestris* Schreb., *catus*) und bei der Falbkatze (*F. ocreata* Gm., *maniculata*) zeigen die Rumpfseiten eine Anzahl schmaler, wellig verlaufender, verwaschener Querstreifen, die von einem unpaaren Rückenband ausgehen. Eine ganz ähnliche Zeichnung besitzt die als *F. torquata* Cuv. (*striped tabby*) bezeichnete, gewöhnliche Form der Hauskatze. Daneben kommt aber, und zwar niemals durch Übergänge verbunden, bei letzterer

¹⁾ Vgl. R. J. Pocock, On english domestic cats. Proc. Zool. Soc. Lond., 1907, S. 143.

eine zweite Zeichnungsform vor (Fig. 139), die an den Seiten eine spiralförmige, hufeisenförmige oder kreisförmige Figur und drei Rückenstreifen besitzt. Die Seitenzeichnung wird durch drei schräg-längsgerichtete Bänder, den unteren, mittleren und oberen Laterallstreif gebildet. Diese bei den englischen Züchtern als blotched tabby bekannte Form war sicher schon GESNER (1551) und JOHNSTON (1657) bekannt und hat wahrscheinlich auch der LINNÉschen Beschreibung der Katzenzeichnung zugrunde gelegen, weshalb Pocock sie mit dem LINNÉschen Namen *F. catus* bezeichnet. Übergänge zum andern Typus sind, wie gesagt, nicht bekannt und es kann sich also nur um einen Nachkommen einer ausgestorbenen pleistocänen Art oder aber um eine Mutation handeln. Auf jeden Fall liegen bei der Hauskatze zwei Formen vor, die einander sehr nahe verwandt sein müssen, die aber in einem ganz bestimmten äußeren Merkmal außerordentlich divergieren. Es wäre daher bei diesem Objekte die Feststellung der phänokritischen Phase der Entwicklung und des phänokritischen Vorgangs, sowie die Verfolgung der weiter zurückliegenden Ursachen von besonderem Interesse, da

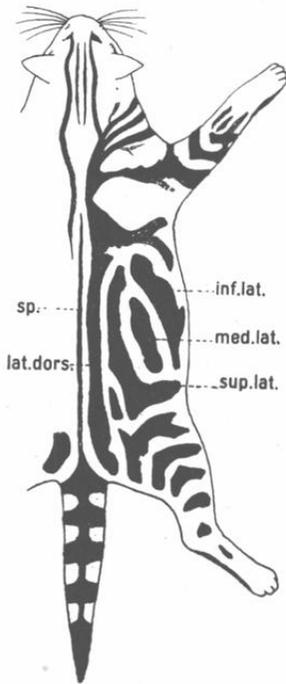


Fig. 139. Spiralförmige Zeichnung bei der Hauskatze. Charakteristisch: der Latero-Dorsalstreif, neben dem Spinalstreif, sowie das infero-, medio- und supero-laterale Band.
Nach Pocock.

hier, ähnlich wie bei den Transversionen der Radiolarien (S. 19), das wichtige Verhältnis zwischen der Divergenz der Außeneigenschaften und der Größe der Keimesabänderung in Frage steht.

Ähnliches gilt für die Arten und Unterarten der Tigerpferde, deren überaus wechselnde Zeichnungsabänderungen vor allem durch RIDGEWAY¹⁾ und POCOCK²⁾ bekannt geworden sind. Von besonderem Interesse ist die Zeichnung der Kruppe. Während beim GRÉVYschen

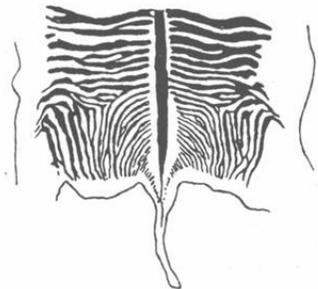


Fig. 140. GRÉVYsches Zebra.
Nach RIDGEWAY.

¹⁾ W. RIDGEWAY, Contrib. to the Study of the Equidae. Proc. Z. S. L. 1909.

²⁾ R. J. POCOCK, Ann. Mag. Nat. Hist. (7), 13, 1902; Proc. Z. S. L. 1909, S. 415.

Zebra (Fig. 140) auch in dieser Gegend zahlreiche Querstreifen unter annähernd rechtem Winkel von der Rückenmitte abgehen, tritt uns bei den Zeichnungsvarianten der burchelli-Gruppe, so besonders bei dem ostafrikanischen GRANTSchen und beim CHAPMAN-Zebra von Transvaal, in schönster Weise eine Konkurrenz dieser Zeichnung mit derjenigen der Hinterbacken entgegen. Dabei können bald Interferenzbildungen zustande kommen, die an die Quer- oder „Rost“-Zeichnung auf der Kruppe des Bergzebras (*E. zebra*) erinnern (Fig. 141), bald kommt die Konkurrenz in einem wellen- oder zickzackförmigen Verlauf, sei es der Querstreifen der Kruppe¹⁾, sei es der Querbinden der Oberschenkel²⁾ zum Vorschein, bald (Fig. 142) treten Fleckenreihen auf, ähnlich wie bei der Jugendzeichnung der EWARTSchen Zebroide³⁾. Bemerkenswert ist auch die scheinbar selbständige Variabilität, welche ein drittes — zum Längsstreifensystem



Fig. 141.



Fig. 142.



Fig. 143.

Fig. 141—143. Zeichnungsvarianten des GRANTSchen Zebras.
Nach RIDGEWAY.

gehöriges — Zeichnungselement, die Rückenlinie hinsichtlich ihrer Breite zeigt (Fig. 142, 143).

Die Ursache der zuerst genannten Zwischenformen kann, wie ich glaube, nur darin liegen, daß bald die mit der Längsstreckung des Rumpfes verbundene, bald die das Wachstum der Oberschenkel begleitende Hautausbreitung stärker rhythmisch betont ist und daß sich demnach auch die ihnen entsprechenden Pigmentierungsordnungen und Zeichnungsformen in verschiedenem Grade gegenüber anderen Zeichnungselementen durchsetzen.

¹⁾ Vgl. den EWARTSchen Zebrulen Romulus (LANG, S. 822, Fig. 213).

²⁾ POCOCK 1909.

³⁾ Vgl. LANG, S. 821.

Während bei den Zebras die Interferenz der verschiedenen Wachstumsordnungen z. T. wenigstens in eigentlichen Intermediärbildungen ihren Ausdruck findet, könnte man in anderen Fällen eher von einer Übereinanderlagerung verschiedener Zeichnungsformen sprechen. Außer den bereits erwähnten Zahnkarpfenbastarden (S. 169, Fig. 98) sind einige Antilopen, so der deutsch-ostafrikanische Buschbock (*Tragelaphus roualeyni* Gord. Cumm.)¹⁾ und die Zwergmoschustiere (*Hyaemoschus*, *Tragulus*)²⁾, als Beispiele anzuführen. Es kommt darin, wie ich glaube, die relative genetische Unabhängigkeit der den verschiedenen Zeichnungsmustern zugrunde liegenden Wachstumsordnungen zum Ausdruck.

Auch bei Vögeln kommen, wie früher (S. 166) gezeigt wurde, namentlich am Kopfe Reste der primären Zeichnungsformen, sowie die von ihnen abzuleitenden sekundären Elemente vor. Auch hier mögen die verschiedenen Abweichungen, z. B. diejenigen, welche der Zügel oder Augstreif bei naheverwandten Formen von der ursprünglichen Längsrichtung zeigt, auf die Interferenz mehrerer Hautwachstumsrichtungen zurückzuführen sein, so wenn der Zügel z. B. beim



Fig. 144. Europäischer Rennvogel
(*Cursorius gallicus*).



Fig. 145. Halsband-Giarol
(*Glareola pratincola*).

europäischen Rennvogel (*Cursorius gallicus*, Fig. 144) zu einem Nackenband auswächst, bei dem naheverwandten Halsband-Giarol (*Glareola pratincola*, Fig. 145) dagegen, ähnlich wie bei manchen anderen Vögeln, nach vorne umschwenkt und zu einem die Kehle umsäumenden Bande wird.

19. Kapitel.

Die Zeichnung der Vögel.

Die Zeichnung der Vögel ist in einem wichtigen Punkte von derjenigen der Säuger verschieden. Während letztere darauf beruht, daß ganze Gruppen von Haaren sich durch kontrastierende Färbung

¹⁾ Vgl. L. HECK, Lebende Bilder (G. Richters, Erfurt), S. 61.

²⁾ Vgl. MILNE-EDWARDS, Ann. sci. nat. (Zool.) 1864, T. 2, Pl. 3, Fig. 2 u. 3.