

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Haecker, Valentin

Jena, 1918

21. Kapitel. Kämme, Hörner, Geweihe

- CASTLE, W. E., The origin of a polydactylous race of guinea pigs. Carn. Inst. Publ. 49, 1906.
- CRAMER, M., Beiträge zur Kenntnis der Polydaktylie und Syndaktylie. Nov. Acta Leop. Halle 93, 1910.
- DARESTE, C., Recherches sur la production artificielle des monstruosités. 2. Aufl. Paris 1891.
- DAVENPORT 1906 u. 1909 (S. 79).
- DRINKWATER, H., An account of a brachydactylous family. Proc. R. Soc. Edinburgh, 28, 1908.
- GATES, R. R., A litter of hybrid dogs. Sci., 29, 1909.
- HOCHENEGG, J., Lehrbuch der speziellen Chirurgie. 2. 2. B. u. W. 1909.
- KENNEL, J., Über die stummelschwänzige Hauskatze und ihre Nachkommenschaft. Zool. Jahrb. (Syst.), 15, 1901.
- LANG, A., Vererbungswissenschaftliche Miszellen. Zeitschr. Ind. Abst., 8, 1912.
- LEWIS, TH., and EMBLETON, D., Split-Hand and Split-Foot Deformities etc. Biometrika 6, 1908.
- LOISEL, G., Les chats anoures de l'île de Man. Bull. Mus. Hist. nat. Paris 1907.
- LIBON, C., Studien über Uropygie beim Haushuhn. In.-Diss. Bern 1910.
- RIEDER, H., Über gleichzeitiges Vorkommen von Brachydaktylie und Hyperphalangie. Dtsch. Arch. klin. Med., 66, 1899.
- SCHWALBE, E., Die Morphologie der Mißbildungen. 1. Teil. Jena 1906.
—, Ref.: Mißbildungen. Jahresberichte d. Anatomie (seit 1897).
- STAPLES-BROWNE, R., Note on Heredity in Pigeons. Proz. Zool. Soc. Lond. 1905, II. Treasury of Human Inheritance (Eugenics Laboratory Memoirs, part IV u. folg.). London 1909 ff.
- STIEVE, H., Über Hyperphalangie des Daumens. An. Anz., 48, 1916.

21. Kapitel.

Kämme, Hörner, Geweihe.

Mit den Extremitäten und dem Schwanze haben einige Bildungen des Kopfes die periphere Lagerung und den vorwiegend mesenchymatischen Charakter gemeinsam. Das der Vererbungsforschung geläufigste Beispiel sind die Kammformen des Haushuhns: der einfach gezackte Kamm z. B. der Italiener und Minorikas, der aus drei knoten tragenden Längsleisten bestehende Erbsenkamm der indischen Kämpfer und Brahmas, der Rosenkamm der Hamburger und Dorkings, welcher eine dreieckige, mit zahlreichen Papillen bestehende Platte darstellt, der V-förmige Kamm der Houdans und polnischen Hühner, der zuweilen auf ein paar kurze Hörner oder Papillen reduziert und stets mit der hohen Form der Nasenlöcher (s. u.) korrelativ verbunden ist¹⁾, und der Walnußkamm des malayischen Huhns, welcher einer halben Walnußschale mit gerunzelter Fläche ähnlich sieht²⁾. Die Kämme, die ungenauerweise als Fleischkämme bezeichnet werden, sind sehr blutreiche Integumentfalten und sind am nächsten verwandt den erektilen Stirnzapfen und Halskarunkeln des Truthahns, mit denen

¹⁾ DAVENPORT 1906, S. 17, 66.

²⁾ Näheres über letztere Kammform bei BATESON, Mend. Princ., und BATESON und PUNNETT 1905, S. 109. Abbildungen der verschiedenen Typen finden sich in sämtlichen Lehrbüchern der Vererbungslehre, sowie bei DARWIN, Var.

sie auch darin übereinstimmen, daß sie, im Gegensatz zu der Rose der Waldhühner, ihre rote Farbe nicht einem besonderen Farbstoff (Tetronerythrin), sondern dem oberflächlich gelegenen, durch die Epidermis schimmernden Gefäßnetz verdanken.

Bei monohybriden Kreuzungen¹⁾ ergeben die drei erstgenannten Kammformen ziemlich reine Zahlenverhältnisse. Erbsenkamm und Rosenkamm dominieren über den einfachen Kamm bei einigen Kreuzungen vollkommen, bei andern sehr unvollkommen. Dagegen bilden bei der Kreuzung Erbsenkamm \times Rosenkamm die Heterozygoten zum Teil den Walnußkamm aus.

Auch bei der Kreuzung einfacher Kamm \times V-Kamm tritt bei den Bastarden ein intermediärer Typus, der Y-Kamm oder Spaltkamm, auf. Sein dem einfachen Kamm entsprechendes unpaares Mittelstück ist außerordentlich variabel, so daß bei den Heterozygoten alle möglichen Übergänge zwischen dem einfachen Kamm ohne jede Spur von Seitenelementen und dem O-förmigen, aus zwei hohen, langen Seitenelementen bestehenden Becherkamm DARWINs auftreten.

Die Faktorenhypothese unterlegt den drei Ausgangsformen je eine Erbinheit²⁾. Der Faktor für den einfachen Kamm soll bei allen drei vorkommen, bei den Erbsen- und Rosenkammhühnern aber je durch einen epistatischen Faktor mehr oder weniger verdeckt sein. Um das Verhalten des V- und Y-Kammes zu erklären, nimmt DAVENPORT (1909) für das mittlere Element einen besonderen Faktor an, dessen Anwesenheit bewirkt, daß die allen Hühnern gemeinsamen Anlagen für die Lateralelemente unterdrückt werden. Demgemäß dominiert das mittlere Element über die seitlichen, jedoch vielfach sehr unvollkommen, so daß in F_2 bei den Heterozygoten alle Formen des Y-Typus auftreten können. Die Potenz des Faktors, d. h. der Grad der Dominanz, ist einigermaßen erblich. Gewisse Schwierigkeiten bestehen bezüglich der zu geringen Zahl von RR-Individuen mit vollkommen fehlendem mittlerem Element.

In ätiologischer Hinsicht ist über die einzelnen Kammformen nur wenig bekannt. Was den scheinbaren Gabelpunkt anbelangt, so treten nach DAVENPORT die zur Kammbildung führenden Integumentalfalten ungefähr am 10. Bebrütungstage auf und um die gleiche Zeit sind bei Bastarden auch schon die einzelnen Abstufungen des Y-Kammes zu unterscheiden. Bei Leghorn \times Indian Game-Bastarden sind etwa 7 Tage vor dem Ausschlüpfen, also am 14. oder 15. Bebrütungstage, die Unterschiede zwischen dem einfachen Kamm und den verschiedenen Typen des Erbsenkammes zu unterscheiden³⁾.

¹⁾ Vgl. BATESON und SAUNDERS 1902, sowie PEARL und SURFACE, Rep. Maine Agr. Exp. Station 1910.

²⁾ Vgl. hierzu PLATE 1913, S. 120, 401.

³⁾ BATESON und SAUNDERS 1902, S. 94.

Da nicht bloß die Zacken beim einfachen Kamm und die Tuberkeln beim Erbsenkamm eine typische Reihenstellung zeigen, sondern auch der Rosenkamm mitunter statt unregelmäßig angeordneter Papillen 3 oder 5 Längsrippen aufweist¹⁾, so gehören offenbar die Kammformen der Hühner zu der großen Gruppe längs- und parallelgerichteter Hautdifferenzierungen: es sind Hautfalten oder Hautwucherungen, die ihre besondere Anordnung der nämlichen primären, sehr früh fixierten Wachstumsordnung der Epidermis verdanken, welche der reihenförmigen Anordnung der Federn- und ersten Haarkeime und der primären Längsstreifung der Vögel und Säuger zugrunde liegt. Am reinsten ist diese Wachstumsordnung beim einfachen und Erbsenkamm erhalten, er kommt aber, wie wir sahen, auch beim Rosenkamm gelegentlich noch zum Durchbruch. Der V-Kamm stellt ein durch engere korrelative Beziehungen zu benachbarten Geweben, der Y- und Walnußkamm ein durch Kreuzung gestörtes Verhältnis dar.

Der scheinbare Gabelpunkt der Rassen, in welchem die Anordnungsverhältnisse in äußerlich sichtbarer Weise festgelegt werden, ist also wohl in sehr weit zurückliegenden Embryonalstadien zu suchen und die weitere Entwicklung und Differenzierung dieser frei über die Oberfläche hervorragenden, verhältnismäßig einfach gebauten Organe dürfte sich in verhältnismäßig autonomer, von den Nachbarorganen unabhängiger Weise vollziehen.

Wie erwähnt, ist mit der Kammform in einigen Fällen die Form der Nasenlöcher korrelativ verbunden. Während nämlich bei der Mehrzahl der Hühner die äußere Nasenöffnung durch eine von oben und von den Seiten her vorspringende verhornte Haut bis auf einen horizontalen Schlitz geschlossen ist (Fig. 161 b), ist bei den mit dem V-Kamm ausgestatteten Houdans und polnischen Hühnern diese äußere Membran sehr kurz (Fig. 161 a), weshalb das Nasenloch weit oder „hoch“ und die äußere Ethmoidalfalte (*äu. Ef.*) sichtbar ist²⁾. Doch ist die Höhe der Öffnung, wenigstens bei den Houdans, sehr variabel.

Auch bei Kreuzungen von „hoch“ und „niedrig“ tritt in F_1 und F_2 eine große Variabilität auf. Die Zahlenverhältnisse sind daher nicht sehr übersichtlich und DAVENPORT³⁾ sucht sie von der Annahme aus zu erklären, daß bei den weit offenen Formen ein besonderer

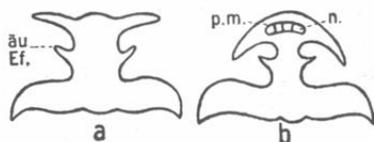


Fig. 161. Schnabeldurchschnitt, a vom polnischen, b vom Minorkahuhn. *äu. Ef.* äußere Ethmoidalfalte. *p. m.* Prämaxillare, *n.* Nasale. Nach DAVENPORT.

¹⁾ DAVENPORT 1906, S. 65.

²⁾ DAVENPORT 1906, S. 7.

³⁾ DAVENPORT 1909.

positiver Faktor die Entwicklung der Nasenfalte verhindert, daß aber infolge einer sehr schwankenden Potenz dieses Faktors die weite Öffnung nur bei einem Teil der Bastarde zum Vorschein kommt.

In eigenschaftsanalytischer Hinsicht liegen bisher nur wenig Anhaltspunkte vor. Nach KEIBELS Normentafeln sind bei 5 Tage alten Embryonen von rebhuhnfarbigen Italienern die Nasenlöcher offen, im Alter von $5\frac{1}{4}$ —10 Tagen werden sie dagegen als „epithelial verklebt“ bezeichnet. Der Zustand bei Houdans und polnischen Hühnern dürfte nun seine nächste Ursache darin haben, daß auf Grund einer Entwicklungshemmung diese Verklebung unterbleibt¹⁾. Jedoch ist auf keinen Fall anzunehmen, daß es sich bei der Bildung oder Nichtbildung der Nasenfalte um einen streng lokalen, autonomen Entwicklungsvorgang der Haut handelt. Vielmehr hängt offenbar, wie schon DARWIN²⁾ gezeigt hat, die hohe Öffnung damit zusammen, daß die oberen oder Prämaxillarfortsätze der gabeligen Nasenbeine

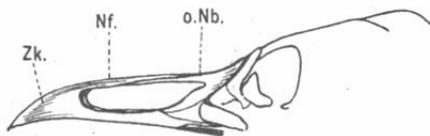


Fig. 162. Schädel des Trappen (*Otis tarda*).
Zk Zwischenkiefer. Nf/Nasenfortsatz des Zw.
o. Nb oberer Fortsatz des Nasenbeins.
Nach CLAUD.

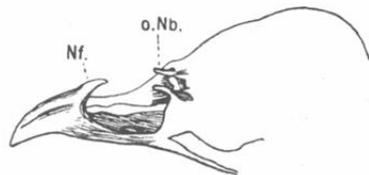


Fig. 163. Schädel eines weißbuschigen polnischen Huhns, etwas schräg von oben.
Nach DARWIN.

(*o. Nb*) und die Nasalfortsätze der Zwischenkiefer (*Nf*), welche bei normalen Hühnern und andern Vögeln (Fig. 162) die Nasenlöcher von oben und hinten, bzw. von vorne umfassen, nicht zu voller Ausbildung gelangen, und daß diese nur teilweise verknöcherten Skeletteile stark nach oben gekrümmt sind (Fig. 163)³⁾. Danach würde also die Entwicklungshemmung der Nasenfalte ihrerseits durch Entwicklungsstörungen eines ausgedehnteren Komplexes von Skeletteilen und anderen Mesenchymbildungen des Vorder- und Oberkopfes und durch deren noch weiter rückwärts gelegene Ursachen bedingt sein. Korrelative Beziehungen spielen auch insofern eine Rolle, als die hohe Form der Nasenlöcher vielfach mit einer quer über den Schnabelfirst laufenden Falte verbunden ist, welche offenbar auf der Aufkrümmung der vorderen Enden der Prämaxillarfortsätze der Nasenbeine beruht. Dagegen ist keine enge Korrelation zwischen den hohen Nasenöffnungen und der bei den nämlichen Hühnerrassen als Rassenmerkmal vorkommenden Kopfhernie nachzuweisen.

¹⁾ Dies scheint DAVENPORTS Ansicht zu sein (1909, S. 59).

²⁾ Var., 7. Kap.

³⁾ So nach DARWIN. Vgl. auch KLATT 1910, S. 283.

Von den Kopfanhängen der Säuger sind die Hörner der Wiederkäuer die rassengeschichtlich wichtigsten Bildungen und zwar ist die bekannteste, auch in bezug auf die Erbllichkeit am besten studierte Anomalie die Hornlosigkeit vieler Rinder- und Schafrassen.

Beim Rinde ist, wie aus Kreuzungen der Aberdeen-Angus-, Hereford- und anderer hornloser Rassen mit gehörnten Rindern hervorgeht, die Hornlosigkeit im ganzen dominant über den gehörnten Zustand¹⁾, doch haben die Heterozygoten häufig unvollkommen entwickelte oder ganz rudimentäre Hörner (scurs), ähnlich wie sie in den hornlosen Rassen selber vorkommen. Die Zahlenverhältnisse sind offenbar regelmäßig²⁾.

Beim Schafe scheint der gehörnte Zustand im männlichen Geschlecht dominant, im weiblichen rezessiv zu sein³⁾, nach anderer Auffassung liegt eine kompliziertere geschlechtsverbundene Vererbung vor⁴⁾.

In ätiologischer Hinsicht ist zunächst daran zu erinnern, daß die Hörner aus drei Hauptteilen bestehen, dem Stirnbeinzapfen (*f*),

einem zweiten sekundären Knochen, dem os cornu (*o*), und aus der epithelialen Hornscheide (*h*), und daß die Hornentwicklung, wegen der geringen Zahl der beteiligten Gewebe, wegen des Mangels einer Gliederung und wegen der freien Lage des Organs, als ein verhältnismäßig ein-

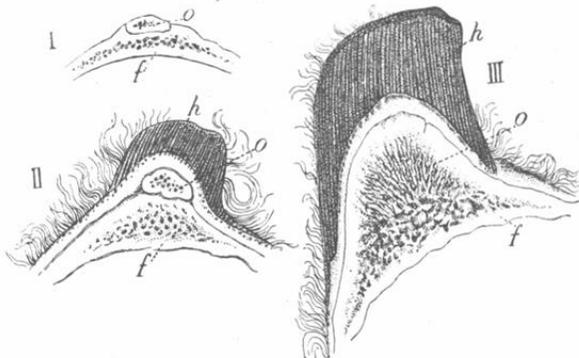


Fig. 164. Hornbildung beim Lamm. Nach WEBER. *o* os cornu. *f* Hornzapfen auf dem Frontale, der in III den Hornstiel bildet. *h* Anlage der Hornscheide.

facher und autonomer Vorgang betrachtet werden kann. Es ist ferner von Interesse, daß die Rückbildung der Hornscheide und des knöchernen Kernes nicht vollkommen gleichen Schritt zu halten braucht, daß vielmehr bei hornlosen Rinderrassen rudimentäre Zustände (scurs) vorkommen, sei es lose Hornscheiden ohne Knochenkern, sei es lose Massen aus hornigem Material, die in die Haut eingelagert und nicht selten vom

¹⁾ BATESON und SAUNDERS, Rep. Evol. Comm. I, 1902, S. 140, Anm.; W. J. SPILLMAN, Sci., 23, 1906; O. LLOYD-JONES u. J. M. EVVARD, Agr. Exp. Station Iowa State Coll. 1916.

²⁾ Vgl. LANG, S. 855 und 856 ob.

³⁾ Nach T. B. WOOD, J. Agric. Sci., I, 1905. Vgl. BATESON, Mend. Princ., und LANG, S. 866.

⁴⁾ Nach T. H. ARKELL und C. B. DAVENPORT, Sci., 35, 1912, und ARKELL, New Hampsh. Agr. Exp. St., 160, 1912. Vgl. CASTLE, Sci., 35, 1912, und LANG, S. 867. Inwieweit bei den Heterozygoten Variabilität besteht, habe ich aus den mir vorliegenden Referaten über die Arbeiten WOODS und ARKELLS nicht entnehmen können.

Haar bedeckt sind¹⁾. Es zeigen sich hier also Ansätze zur Hornscheidenbildung, während die Entwicklung der ossa cornua ganz ausbleibt, was wohl so zu deuten ist, daß der oder die entwicklungshemmenden Faktoren die beiden normalerweise eng miteinander verbundenen Bildungsprozesse in ungleicher Weise beeinflussen²⁾.

Was nun die eigentlichen Ursachen der Hornlosigkeit anbelangt, so unterbleibt nach CASTLE bei frühzeitig kastrierten Merinoböcken die Hornbildung. Es läßt sich daraus entnehmen, daß bei normalerweise gehörnten Schafzucht die Hornbildung von der Beschaffenheit der Keimdrüsen abhängig ist, und ferner, daß die Hornlosigkeit, wenigstens im Fall der Kastration, auf dem Ausfall gewisser Hormone der männlichen Keimdrüsen beruht. Auch die ungleiche Beschaffenheit der Hörner bei männlichen und weiblichen Boviden weist auf ähnliche Zusammenhänge hin. Doch kann natürlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß die erbliche Hornlosigkeit bestimmter Rassen, ähnlich wie manche Defektbildungen der Extremitäten, in einer mehr unmittelbaren Weise auf Keimesabänderungen zurückzuführen ist. Hier können nur weitere Experimente entscheiden.

Die Vierhörigkeit bei Schafen ist nach den in Cold Spring Harbour ausgeführten Versuchen dominant über Zweihörigkeit³⁾, bei Ziegen scheint das gleiche zu gelten⁴⁾, doch zeigen die Zahlenverhältnisse in F₂ gewisse Unstimmigkeiten. Die Variabilität bei den Ziegenbastarden ist beträchtlich, auch sind Verwachsungen der mehrfachen Hornanlagen und weitere Spaltungen (5- und 6-Hörigkeit) beobachtet worden. Mit der Vielhörigkeit sind ferner Umbildungen des Schädels, z. B. eine Verbreiterung und Steilerstellung der Stirne, verbunden, auch Verschwächlichung der Knochen, Verkümmern der Muskeln, Verlust des Sauginstinktes und Verminderung des Milchertrags wurden beobachtet, Erscheinungen, die von MÜLLER, ebenso wie die Vielhörigkeit selbst, mit der Inzucht in Verbindung gebracht werden.

Während die Hornlosigkeit in die Gruppe der Defektbildungen gehört, ist die Vielhörigkeit den Doppel- und Mehrfachbildungen der Extremitäten in gewissem Sinne an die Seite zu stellen und hat speziell mit der Polydaktylie besonders die Variabilität der Bastarde gemein.

Von vererbungs- und eigenschaftsanalytischem Interesse sind auch die Rasseneigentümlichkeiten des Geweihs der Cerviden, der einzigen freilebenden Säuger, für welche infolge besonders günstiger

¹⁾ Die „scurs“ treten in reingezüchteten hornlosen Stämmen jüngeren Ursprungs häufiger auf, als in solchen, die schon längere Zeit fixiert sind (LLOYD-JONES und EVVARD).

²⁾ Gegenstücke bilden gewisse Formen des menschlichen Zwergwuchses, bei welchen die knorpelig vorgebildete Schädelbasis und die von ihr beherrschten Teile des Gesichtsschädels stärker im Wachstum zurückbleiben als die häutig präformierten Schädelknochen (S. 31), ferner die Syndaktylie (S. 237), die Skrotumbildung bei Kryptorchismus, und die faltige Haut bei Mikromelie.

³⁾ Vgl. LANG, S. 870.

⁴⁾ R. MÜLLER, Z. Ind. Abst., 7, 1912. Vgl. LANG, S. 873.

Umstände eine größere Anzahl von brauchbaren Tatsachen vererbungs-
geschichtlicher Natur vorliegt.

Die Vererbung gewisser, innerhalb der Grenzen des Normalen gelegener Geweihformen wird von den Jagdschriftstellern so sehr als eine allgemein bekannte, durch zahlreiche Tatsachen erwiesene Erscheinung angesehen, daß es z. B. A. RÖRIG in seiner ausführlichen Arbeit über abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen als überflüssig bezeichnet, dafür Beispiele anzuführen. Doch ist es gerade bei den Geweih-Varianten sehr schwierig, im einzelnen Fall festzustellen, ob nicht der nachweisbar sehr weitgehende Einfluß der Ernährungsverhältnisse bei dem lokalen Auftreten einer bestimmten Geweihform eine größere Rolle spielt, als die Vererbung. Immerhin liegen gut beglaubigte Fälle einer solchen vor. So kommen in den Karpathen neben einer Rasse von Standhirschen mit besonders starkem Geweih sogenannte polnische oder Wanderhirsche vor, die trotz übereinstimmender Äsung ein verkümmertes, perlenarmes Geweih aufweisen, welches bei der Kreuzung mit der stärkeren Rasse auch auf die Nachkommen übertragen wird¹⁾. In Rehrevieren, in welchen unschöne Geweihformen, z. B. engstehende Stangen, auftreten, kann man durch Abschub diese Varianten endgültig beseitigen, was nicht möglich wäre, wenn es sich nicht um einen erblichen Charakter, sondern um eine Modifikation handeln würde²⁾.

Zweifellos erblicher Natur sind vor allem einige ausgesprochene, außerhalb der normalen Variationsbreite gelegene Anomalien der Rehe, nämlich krüppelhafte „Knopfspieße“, Verschmelzung der Stangen über den Rosenstöcken, „Tulpengeweih“ und Geweih mit palmblattförmigen Stangen, Abknickung der einen Stange nach hinten und Doppelgehörn³⁾. In allen diesen Fällen kann man aus dem mehrfachen, aber lokal begrenzten Vorkommen der nämlichen Anomalie auf ihre Erblichkeit schließen. Dasselbe gilt für Varianten von Elchen und Edelhirschen, welche nur das Spießerstadium erreichen⁴⁾, sowie für die geweihlosen, unter der Bezeichnung Mönche oder Plattköpfe bekannten Hirsche, die z. T. zusammen mit einstängigen Individuen wiederholt längere Zeit hindurch in den nämlichen Forsten (Erbachsche Forsten, Göhrde, Letzlingen, Oberbayern) beobachtet worden sind und sich durch vollkommen normale Körperbeschaffenheit und Zeugungskraft auszeichnen⁵⁾.

Da eine derartige, bei einem einzelnen Individuum aufgetretene Mutation sich infolge der geringen Vermehrung der Cerviden nur langsam ausbreiten kann, selbst wenn sie einen dominierenden

¹⁾ A. RÖRIG 1901, S. 72.

²⁾ Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Kollegen G. RÖRIG.

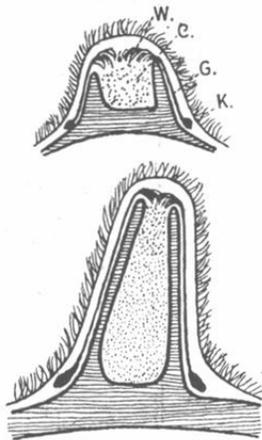
³⁾ Großenteils nach A. RÖRIG 1901, S. 133.

⁴⁾ A. RÖRIG, bzw. nach BURDACH.

⁵⁾ Nach A. RÖRIG 1899, S. 385; 1907, S. 9.

Charakter darstellt, so wird sie bei dem wachsamem Interesse, welches die Jäger solchen Kuriositäten zuwenden, in den meisten Fällen bald wieder verschwinden und die genauen Erblchkeitsverhältnisse würden daher nur unter sehr günstigen Verhältnissen von einem besonders dafür interessierten Forstpersonal festgestellt werden können.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht liegen bezüglich der Geweihbildung noch mancherlei Unsicherheiten vor. Als Tatsache darf bezeichnet werden¹⁾, daß bei der Geweihentwicklung das von andern Wiederkäuern her bekannte os cornu beteiligt ist, und zwar



nach RHUMBLER, in der Weise, daß dieser von der Cutis stammende Belegknochen von der in Form eines Zylindermantels emporwachsenden Frontalapophyse mehr und mehr umwachsen wird und so den spongiösen Innenteil des Geweihes bildet (Fig. 165). Dagegen ist noch immer nicht endgültig festgestellt, inwieweit die von früheren Forschern (LIEBERKÜHN, KÖLLIKER u. a.) beobachtete knorpelige Vorbildung des Geweihes für die verschiedenen Phasen der Geweihbildung und für alle Individuen Gültigkeit hat²⁾. Sicher dürfte sein, daß die das präosteale Bildungsgewebe umhüllende Periostschicht das beim Spitzenwachstum „führende“ Gewebe darstellt³⁾. Diese synzytiale Schicht ist von zahlreichen Blutgefäßen durchzogen, die am Wachstumsscheitel wirbelartig gruppiert sind (Fig. 165, W)⁴⁾, und ist sehr reich an Zellkernen, die in der Mehrzahl in der Richtung der Stangenachse längsgestreckt sind⁵⁾. Pigment findet sich am jungen Geweih nur am äußeren Ende, aber hier in solcher Menge, daß die Malpighische Schicht, die Haarkeime und die Talgdrüsenanlagen tiefschwarz sind⁶⁾.

Fig. 165. Schema des Geweihkolbenwachstums der Hirsche. C os cornu. W Blutgefäßwirbel am Wachstumsscheitel. G Rindengefäßschicht. K Kranzarterie. Nach RHUMBLER.

Neuerdings hat RHUMBLER versucht, einige spezielle Entwicklungsvorgänge und Formverhältnisse unserem kausalen Verständnis näher zu bringen, indem er auf den großen Reichtum der Periostschicht an Blutgefäßen und deren besondere Anordnung hinweist.

¹⁾ RHUMBLER 1913.

²⁾ LIEBERKÜHN selbst fand beim Erstlingsgehörn des Rehes in einem Fall knorpelige Vorbildung, in einem andern dagegen an den Spitzen der jungen Stangen keinen hyalinen Knorpel. Über die Literatur vgl. RÖRIG 1910.

³⁾ RHUMBLER 1911, S. 298.

⁴⁾ RHUMBLER 1913, S. 88.

⁵⁾ ROBIN u. HERRMANN, J. de l'an. et phys., 18, 1882.

⁶⁾ Ebenda.

Mit dem Blutreichtum des Periosts wird erklärt, daß die in der Nachbarschaft des Periosts gelegenen (im wesentlichen der Stirnbeinapophyse angehörenden) Außenschichten der Stangenkolben rascher wachsen, als die mit schwächeren Gefäßen ausgestatteten Innenschichten. Diese Dissonanz zwischen Rinden- und Innensubstanz wird nicht nur durch die kegelförmige Verjüngung der Sprossenspitzen, sondern auch durch die Sprossenbildung selbst und die damit verbundene Oberflächenvergrößerung immer wieder ausgeglichen. Die Verzweigung des Geweihes wäre also nach RHUMBLER als ein periodisch sich wiederholender Regulationsvorgang zu deuten und die Frage nach der Endenzahl erscheint in erster Linie als eine Frage nach dem auf die Geweihbildung verwendbaren Substanzquantum.

Was die spezielle Anordnung der Arterien der Periostschicht anbelangt, so wird die Unterfläche der Sprossen von eigenen Arterien versorgt, welche direkt von dem dicht unter der Rose gelegenen Kranzgefäß emporsteigen (Fig. 166, u. A.), die Unterfläche ist daher besser ernährt als die Oberseite, an welche schwächere, von den vorderen Stangenarterien rückläufig abgehende Gefäße (*r. A.*) herantreten. Die Unterfläche der Sprossen ist infolgedessen konvex, während die Oberfläche konkav ist. Aus ähnlichen Gründen ist die Hinterseite der Stange selbst besser ernährt als die Vorderfläche, da die Gefäße der letzteren durch Abgabe der erwähnten Sproßarterien geschwächt werden. So entstehen die zwischen je zwei Sprossen gelegenen „kompensatorischen Krümmungen“ der Stange¹).

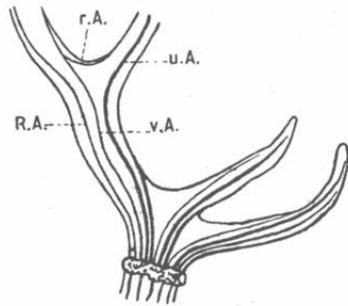


Fig. 166. Arterienverlauf am Hirschgeweih. *R. A.* Arterien der Geweiherrückseite. *v. A.* vord. Stangenart. *u. A.* Art. der konvexen Unterfläche der Sprossen. *r. A.* rückläuf. Art. der Sprossenbucht.
Schematisch nach RHUMBLER.

Für den in rassen- und vererbungsgeschichtlicher Hinsicht besonders wichtigen Vorgang der Geweihverzweigung selbst gibt RHUMBLER, wie wir sahen, keine wirklich kausale Erklärung. Es scheint ausgeschlossen zu sein, daß auch hier der Blutgefäßverteilung, etwa dem am Kolbenende befindlichen Blutgefäßwirbel, ein gestaltender Einfluß zuzuschreiben ist, vielmehr geht die Initiative zu der die Sproßbildung einleitenden dichotomischen Gabelung höchstwahrscheinlich von dem synzytialen Periostgewebe selber aus und man steht auch hier vor dem ungelösten Problem,

¹) Gegen die Annahme, daß in erster Linie stärkere Blutversorgung einer Stangenseite rascheres Wachstum und also Konvexität dieser Seite bedingt, hat TOLDT (1917, S. 250) an der Hand eines abnormen Geweihes Bedenken erhoben.

welche Ursachen ganz allgemein den Sprossungs- und Verzweigungsvorgängen zylindrischer Organe und Organismen zugrunde liegen¹⁾.

Die außerordentliche Ähnlichkeit, welche die Sprossung und Stockbildung der höheren Pflanzen, Korallen und Hydroidpolypen und die Geweihbildung der Cerviden, die synzytiale Sprossung der Siphoneen und mancher Foraminiferen²⁾ und die intrazelluläre Sprossung der häutigen Skelettanlagen der Radiolarien³⁾ miteinander aufweisen, speziell auch die Wiederkehr der dichotomischen, sympodialen und trichotomischen Verzweigungstypen und ihrer Übergänge bei fast allen genannten Formen, sowie die weitgehende Übereinstimmung der Anomalien — z. B. kommen bei den Radiarienstacheln ganz ähnlich, wie bei der Geweihbildung, Entwicklungsstockungen, Knickungen und Doppelbildungen, z. T. sicher als konstitutionelle Anomalien, vor —, alle diese Verhältnisse deuten mit Bestimmtheit darauf hin, daß die letzte Ursache in allen Fällen die nämliche und vermutlich in der Architektonik des Artplasma-Moleküls gelegen sein muß⁴⁾.

Viel weniger noch als über die Ursachen der normalen Entwicklungsvorgänge sind wir über die der erblichen Varianten des Cervidengeweihs unterrichtet. Doch lassen sich aus der Entstehungsgeschichte von nicht-erblichen Abänderungen einige Schlüsse ziehen. Nach übereinstimmenden Angaben bewirkt die Kastration bei Rehböcken, die sich noch im Bast befinden, die unmittelbare Überführung des Geweihs in ein Perückengeweih (Fig. 167), ist aber das Geweih zur Zeit der Kastration bereits gefegt, so wird es innerhalb kurzer Zeit abgeworfen und durch ein Perückengeweih ersetzt, welches zeitlebens bestehen bleibt⁵⁾. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Edelhirsch, nur daß statt des Perückengeweihs ein langes Stangengeweih entsteht, das niemals gefegt und abgeworfen wird⁶⁾. Die nordamerikanischen Hirsche scheinen sich wie die



Fig. 167. Perückengeweih eines kastrierten Rehbocks.
Nach TANDLER u. GROSS.

¹⁾ Von besonderem Interesse ist die proliferierende Sproßbildung bei Stangen, die durch Krankheit oder Verletzung geschädigt sind. Vgl. TOLDT 1917, S. 259, 264.

²⁾ Der Rhabdammininen Haliphysema und Dendrophys. Vgl. BRADY, *Challeng. Rep.* 9, Taf. 27 A; RHUMBLER, *Arch. Prot.* 3, 1904, S. 267.

³⁾ Tiefsee-Rad., S. 602, 626, 651. Vgl. *Allg. Vererb.*, 2. Aufl., S. 36, 56.

⁴⁾ Tiefsee-Rad., S. 653.

⁵⁾ RÖRIG 1899, 1907; TANDLER und GROSS, S. 38.

⁶⁾ TANDLER u. GROSS, S. 39.

Rehe zu verhalten¹⁾, während beim Renntier die Kastration keinen Einfluß auf die Geweihbildung und den Geweihwechsel hat²⁾. Bei der nordamerikanischen Gabelantilope wird das Gehörn nach der Kastration nicht mehr abgeworfen³⁾.

Der Satz von RÖRIG, daß totale Kastration bei sehr jugendlichen Cerviden die Wirkung hat, daß weder Stirnzapfen noch Geweihe gebildet werden, entbehrt, abgesehen von einer alten Angabe von GASKOIN (Proc. Zool. S. Lond. 1856, S. 156) der Unterlage. Auch stehen damit verschiedene Beobachtungen bei Reh- und Damhirschkalbchen im Widerspruch. Speziell der Damhirsch soll, wenn er gleich nach der Geburt kastriert wird, Spießergeweihe entwickeln (G. H. FOWLER, Proc. Zool. S. Lond. 1894).

Für das weibliche Geschlecht kann als erwiesen gelten, daß nicht bloß alterssterile Weibchen Geweihe aufsetzen, sondern daß gelegentlich auch tragende oder säugende Rehgaisen mit Gehörnen gefunden wurden⁴⁾. Andererseits steht nach den Versuchen von TANDLER und GROSS fest, daß Kastration bei Rehgaisen und Hirschkühen keine Geweihbildung hervorruft und daß bei der Rennkuh Kastration keinen Einfluß auf den regelmäßigen Geweihwechsel hat.

Zweifellos besteht also im allgemeinen eine Abhängigkeit der Geweihbildung von den Geschlechtsdrüsen und zwar würde nach TANDLER und GROSS der regelmäßige Ablauf der Geweihbildung an die innersekretorische Tätigkeit der Zwischenzellen oder interstitiellen Zellen des Hodens gebunden sein, so wie dies offenbar für die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere anderer männlicher Säuger gilt⁵⁾. Entscheidend für diese Auffassung ist die Beobachtung, daß bei Rehböcken, bei welchen während oder nach vollendeter Geweihbildung durch Röntgenbestrahlung der Geschlechtsdrüsen die Keimzellen, nicht aber die Zwischenzellen geschädigt wurden, die Geweihbildung und der weitere Geweihwechsel keine Störung erfuhr.

Es ist nun allerdings kaum anzunehmen, daß die Hormone der Zwischenzellen als eigentlich formgestaltende Faktoren das spezifische Gepräge bestimmen, welches das Geweih eines männlichen Cerviden gegenüber dem Gattungstypus erhält, vielmehr bin ich in Anlehnung an TANDLER und GROSS der Ansicht, daß die Hormone, infolge einer sekundären Bindung der Geweihbildung an ihre Wirksamkeit, den Charakter von auslösenden Faktoren bekommen haben und das ursprünglich beiden Geschlechtern zukommende Systemmerkmal zu einem unter normalen Umständen beim Weibchen nicht manifest werdenden Geschlechtsmerkmal umwandeln. Speziell beim Weibchen scheinen die

¹⁾ Nach HOLDICH und CATON (zitiert bei TANDLER u. GROSS).

²⁾ TANDLER u. GROSS, S. 36.

³⁾ Nach POCOCK (zitiert bei TANDLER u. GROSS).

⁴⁾ RÖRIG 1907, S. 15 ff.

⁵⁾ P. BOUIN und P. ANCEL, Arch. Zool. exp. gén. (4), 3, 1905 u. a. a. O.; STEINACH, Centralbl. Phys., 24, 1910.

von den interstitiellen Zellen des Ovariums gebildeten Hormone bei normaler Wirksamkeit die Ausbildung des Gattungstypus zu verhindern.

Allem Anschein nach ist die Bindung der Geweihbildung an die Wirksamkeit der Keimdrüsen in den einzelnen Cervidengruppen und -gattungen eine verschieden feste, wie denn z. B. in der Gruppe der telemetakarpalen Cerviden nicht bloß regelmäßige Geweihbildung in beiden Geschlechtern (Renntiere), sondern auch ein besonders häufiges anomales Auftreten des Geweihs beim Weibchen (Reh, Elch, Cariacus) beobachtet wird¹⁾.

Wie man also wohl annehmen darf, kontrolliert die innersekretorische Tätigkeit der Keimdrüsen die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere, und es liegt nahe, sowohl bei männlichen als bei weiblichen Cerviden nicht bloß die individuell erworbenen, sondern auch die erblichen Anomalien des Geweihs als epigenetische Wirkungen einer Störung des interstitiellen Apparates anzusehen. Doch kann bei einigen von ihnen, so bei der erblichen Geweihlosigkeit, die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen werden, daß sie in mehr direkter Weise auf Keimesvariationen zurückzuführen sind.

Von den Geweihanomalien verdienen noch zwei eine besondere Erwähnung. Somatogene „Doppelbildungen“ entstehen nicht bloß in der Weise, daß das alte Geweih infolge irgendwelcher Schädigungen (Verletzungen der vorderen Extremitäten, Vergiftung der Nährpflanzen durch Hüttenrauch) verspätet abgeworfen wird und daher neben dem neuen fortbesteht, sondern auch durch mechanische Spaltung der Stirnzapfen während der Neubildung²⁾. Die erblichen Doppelbildungen dagegen sind wohl direkt auf Keimesanomalien zurückzuführen und mit der Vielhörigkeit und Polydaktylie zu vergleichen.

Spiralig gewundene Stangen (Korkziehergeweihe) können ebenfalls im individuellen Leben entstehen und werden auf Verletzungen der Stirnzapfen, auf solche der Hinterextremitäten oder auf Stoffwechselstörungen bei Lungenseuche (Strongylosis) zurückgeführt³⁾. Da aber in Revieren, in welchen geweihlose und einstängige Individuen öfters vorkommen, gelegentlich auch solche mit spiraligen Geweihen auftreten, so darf wohl auch an die Möglichkeit gedacht werden, daß eine gemeinschaftliche Keimesvariation allen diesen Anomalien zugrunde liegt, und daß nicht bloß durch mechanische Ursachen⁴⁾, sondern auch auf keimplasmatischer Grundlage die normalerweise beim Geweih bestehende Tendenz zur Torsion in exzessiver Weise verstärkt werden kann, ähnlich wie dies bei

¹⁾ A. RÖRIG 1907, S. 18.

²⁾ A. RÖRIG 1907, S. 62, 113.

³⁾ A. RÖRIG 1907, S. 77, 95, 128.

⁴⁾ A. RÖRIG 1907, S. 95.

anderen tierischen und pflanzlichen Organen (z. B. Baumstämmen) vorkommen kann.

Im Anschluß hieran seien noch die Untersuchungen von NEWMAN und PATTERSON über die Variabilität der Hautpanzerplatten des Neunbinden-Gürteltiers (*Tatusia novem-cincta* L.) besprochen, weil es sich auch hier um die entwicklungsgeschichtliche Frage allgemeiner Art handelt, inwieweit die Außeneigenschaften durch die Befruchtung festgelegt sind und inwieweit epigenetisch wirksame Außenfaktoren bei ihrer Ausprägung beteiligt sein können. Bei den Gürteltieren stammen bekanntlich sämtliche — bei der genannten Art in der Regel vier — Individuen eines Wurfes von demselben befruchteten Ei ab (Polyembryonie) und so ist es zu erklären, daß sie nicht bloß, ebenso wie eineiige Zwillinge und Doppelbildungen¹⁾ einerlei Geschlechts sind, sondern auch untereinander eine größere Ähnlichkeit, z. B. in bezug auf die Zahl der Platten, zeigen, als die Embryonen aus verschiedenen Sätzen²⁾. Auch atypische Verhältnisse, z. B. Doppelschilder und teilweise gespaltene Gürtel, kehren in sehr genauer Weise bei den Jungen eines und desselben Wurfes wieder. So fand sich z. B. bei drei Embryonen eines Satzes nahezu an der gleichen Stelle ein Doppelschild. Auch weitgehende Übereinstimmungen mit der Mutter wurden vielfach beobachtet.

Bemerkenswert ist ferner, daß je zwei Individuen eines Wurfes, die aus einer der beiden primären Knospen der Embryonalanlage hervorgehen und auch in bezug auf die plazentare Anheftung näher zusammenhängen, eine größere Ähnlichkeit untereinander als mit den Individuen des andern Paares zeigen.

Im ganzen ergibt sich jedenfalls eine sehr genaue germinale Festlegung der Strukturverhältnisse des Hautpanzers. Die trotzdem vorhandenen Verschiedenheiten, welche die Individuen eines Wurfes zeigen, werden von NEWMAN nicht, wie die innerhalb eines Quartettes auftretenden Größen- und Gewichtsunterschiede, auf epigenetische Faktoren, speziell auf die Ernährung, sondern auf den Einfluß der unbekanntem Väter, bzw. auf eine mosaikartige Wirkung der mütterlichen und väterlichen Vererbungstendenzen, zurückgeführt. Die größere Ähnlichkeit, welche zwischen den Individuen je eines Paares besteht, soll darauf beruhen, daß die beiden primären Knospen oder vielleicht schon die beiden ersten Blastomeren bei der Verteilung des embryonalen Materials ungleich ausgestattet werden.

¹⁾ Über das Maß der Ähnlichkeit eineiiger Zwillinge und Doppelbildungen vgl. besonders HÜBNER, S. 99 ff. u. 154 ff. sowie NEWMAN 1913.

²⁾ So zeigt der Korrelationskoeffizient, welcher das Maß für die Ähnlichkeit der vier Embryonen eines Wurfes in bezug auf die Plattenzahl der gegürtelten Körperregion angibt, den außerordentlich hohen Betrag von 0.9294 ± 0.0057 bei männlichen und von 0.9129 ± 0.0059 bei weiblichen Würfen.

Literatur zu Kapitel 21.

- BATESON, W., und PUNNETT, C., Exp. Studies in the Phys. of Heredity. Poultry. Rep. II. to the Evol.-Comm. London 1905.
- , und SAUNDERS, E. R., Rep. to the Evol. Committee of the R. Soc. I. 1902. DAVENPORT 1906 und 1909 (S. 79).
- HÜBNER, H., Die Doppelbildungen des Menschen und der Tiere. Erg. allg. Path., 15, II (1911). Wiesb. 1912.
- NEWMAN, H. H., The Modes of Inheritance of Aggregates of meristic Variates in Armadillo. J. Exp. Zool., 15, 1913.
- , and PATTERSON, J. Th., The limits of Hereditary Control in Armadillo Quadruplets. J. Morph., 22, 1911.
- RHUMBLER, L., Über die Abhängigkeit des Geweihwachstums usw. vom Verlauf der Blutgefäße im Kolbengeweih. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1911.
- , Fehlt den Cerviden das os cornu? Zool. Anz., 42, 1913.
- , Der Arterienverlauf der Zehnerkolbenstange usw. Z. wiss. Zool., 115, 1916.
- RÖRIG, A., Welche Bezieh. best. zw. den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung. Arch. Entw.-Mech., 8, 1899.
- , Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. II. Die Geweihentwicklung in histol. u. histogenet. Hinsicht. Ebenda, 10, 1900.
- , —, III. Abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen. Ebenda, 11, 1901.
- , Gestaltende Korrelationen usw. Ebenda, 24, 1907.
- TANDLER u. GROSS, Die biolog. Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. B. 1913.
- TOLDT, K. jun., Geweihstudien usw. Zool. Jb. (allg. Z.), 36, 1917.

22. Kapitel.

Schädelform und Gesichtstypus.

Zu den in rassengeschichtlicher Hinsicht am meisten untersuchten Körperteilen gehört schließlich der Schädel der Haussäuger und des Menschen. Den zahlreichen vergleichend-morphologischen Arbeiten, die großenteils von phylogenetischen Gesichtspunkten aus in Angriff genommen worden sind, stehen aber nur wenige entwicklungsgeschichtlich-eigenschaftsanalytische Untersuchungen gegenüber, und auch diese sind bis jetzt, infolge der Verschlungenheit der ontogenetischen Einzelprozesse und korrelativen Beziehungen, kaum über das Stadium der tastenden Versuche und Anregungen hinausgekommen.

Bezüglich eines wichtigen Punktes besteht allerdings eine gewisse Übereinstimmung, nämlich darüber, daß der Hirn- und der Gesichtsschädel in variations- und entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht eine ziemlich weitgehende Unabhängigkeit aufweisen. Dieses den Haustierforschern geläufige Verhältnis wird auch von den Anthropologen anerkannt und kommt namentlich in der Tatsache zum Ausdruck, daß beim Menschen die Langköpfe nicht immer mit Langgesichtern, die Kurzköpfe mit Kurzgesichtern kombiniert sind, daß