

- Beispielhafter Auszug aus der digitalisierten Fassung im Format PDF -

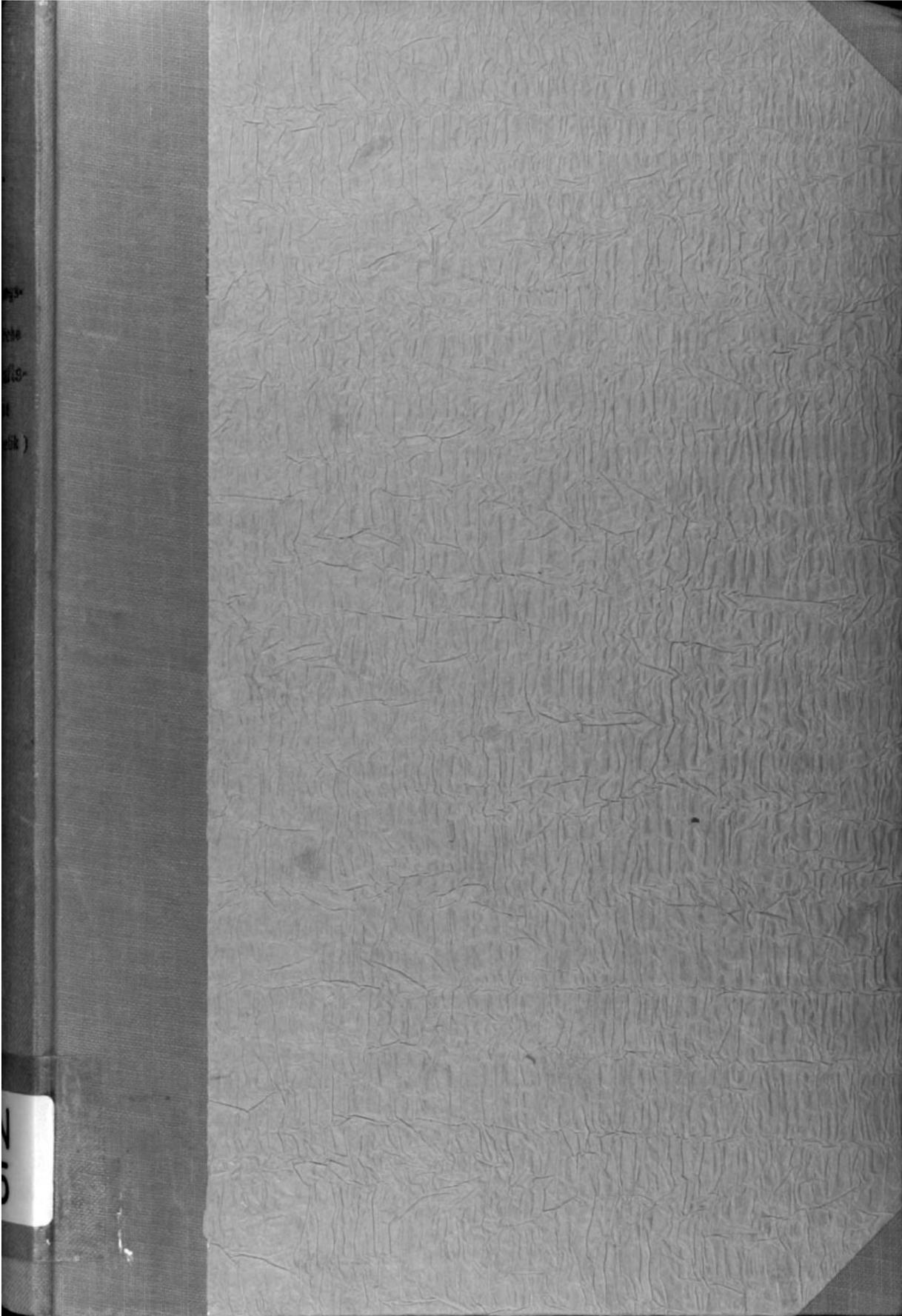
# Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse

---

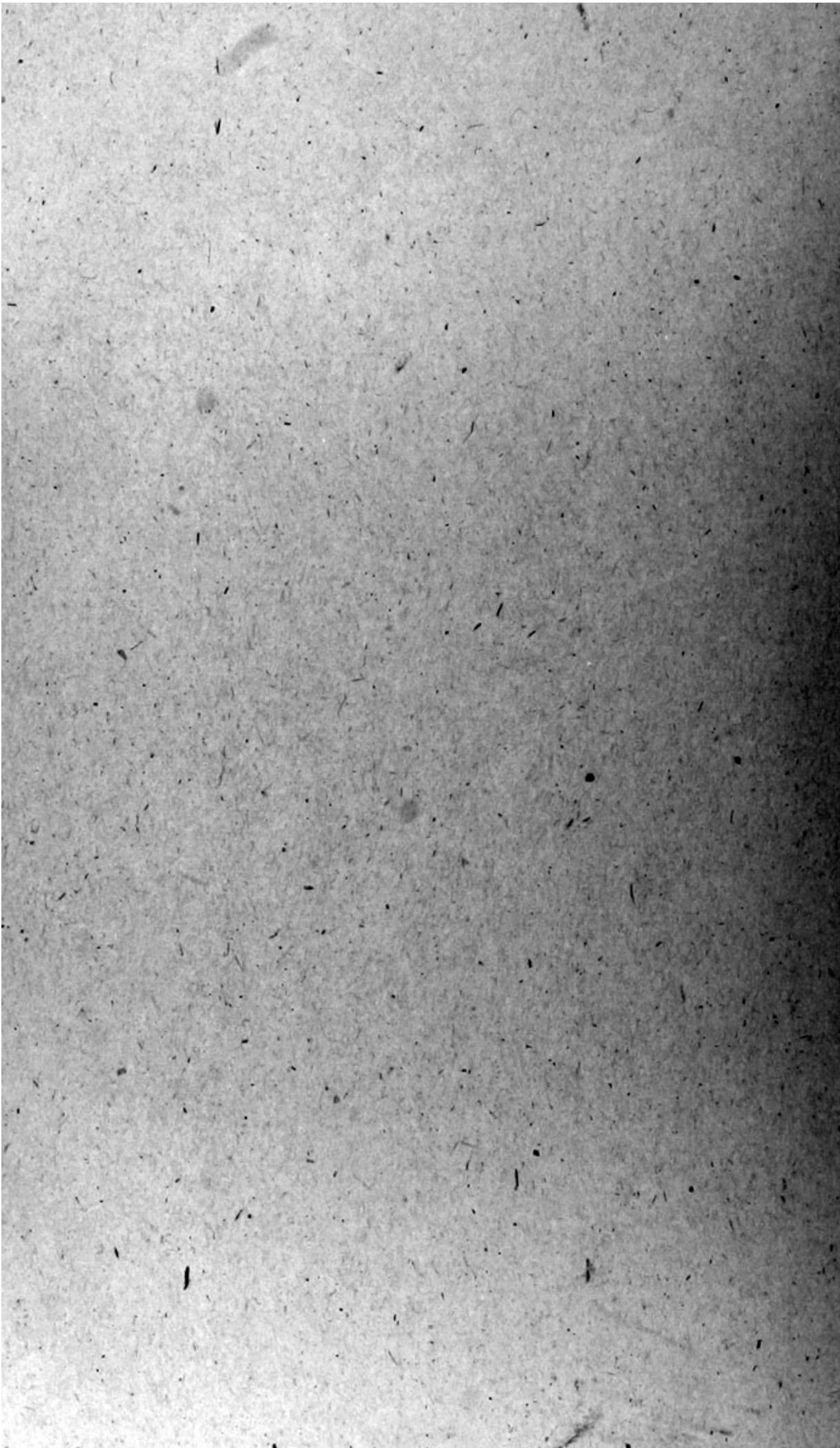
Valentin Haecker

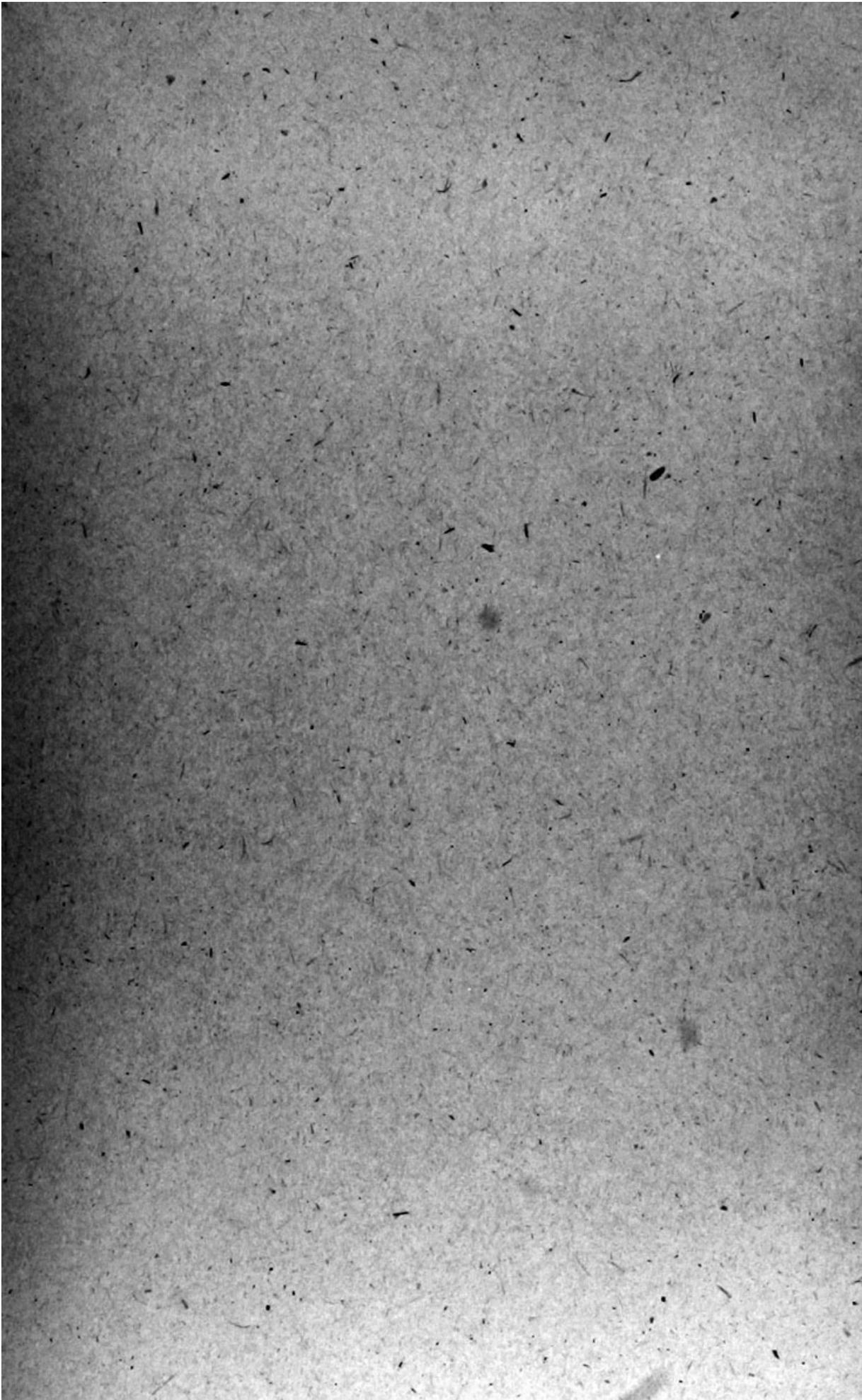
Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib ([www.BioLib.de](http://www.BioLib.de)).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.



GN35





Jan. 27



1929/136

# Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte,  
Vererbungs- und Rassenlehre

Von

## Valentin Haecker

Professor der Zoologie in Halle a. S.

Mit 181 Abbildungen im Text



Jena  
Verlag von Gustav Fischer  
1918

---

**Alle Rechte vorbehalten**

---

**Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt**

## Vorwort.

---

Solange eine Wissenschaft noch jung ist, genügen ihr die im eigenen Bereich gewonnenen Tatsachen zur vergleichenden Betrachtung und zur Begründung allgemeiner Sätze. Der weitere Ausbau führt aber jede Wissenschaft, namentlich jede naturwissenschaftliche Forschung, sehr bald zur Verbindung und zum Austausch mit Nachbargebieten. Methoden werden entliehen und Beobachtungen übernommen, die Gesichtspunkte und Fragestellungen verschieben und vermehren sich und die theoretischen Ableitungen können besser begründet, ihre Tragweite vergrößert werden. So kommt eine zwischenwissenschaftliche Synthese zustande, Naturphilosophie von der bodenwüchsigen, fruchtbaren Art, wie sie besonders WEISMANN in dem von GAUPP als „zweite Periode“ umgrenzten Zeitabschnitt von 1883 bis in die Mitte der neunziger Jahre verteidigt und zur Geltung gebracht hat.

Die Entwicklungsgeschichte und Vererbungslehre haben, jede für sich, diesen Weg genommen und die Fühlung mit anderen Einzelwissenschaften hergestellt. Erstere ist besonders durch die Einführung des physiologischen Experimentes und die Begründung der Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie, die letztere durch Verknüpfung mit der Keimzellenforschung, vor allem mit Befruchtungs- und Reifungslehre, erweitert und zu neuer Blüte gebracht worden.

Auch miteinander sind die zwei Wissenschaften schon seit längerer Zeit in Fühlung getreten. So sind als verbindende Brücken zwischen beiden Gebieten die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas und die Determinantenlehre entstanden, freilich ohne daß zunächst eine vollkommene Wechselseitigkeit hergestellt wurde, da die eigentliche Entwicklungsgeschichte den vermittelnden Theorien noch keine tatsächlichen Beobachtungen zur Verfügung stellen konnte. Der Kontinuitätsgedanke hat erst später durch den Nachweis einer sichtbaren Keimbahn bei *Ascaris* und *Cyclops* von entwicklungsgeschichtlicher Seite eine Stütze erhalten, während die Grundvorstellung der Determinantenlehre, die Annahme einer im Laufe der Ontogenie stattfindenden Zerlegung des Keimplasmas, bis heute rein hypothetisch geblieben ist.

Neuerdings sind beide Gebiete auch durch die zytologische Geschlechtsbestimmungslehre verbunden worden. Starke Anregungen gehen andauernd von dieser Verknüpfung aus, obwohl der ursprüngliche Grundgedanke, wonach das Geschlechtschromosom als solches die Ursache der Geschlechtsbestimmung darstellen oder beherbergen soll, bei einer immer größer werdenden Anzahl von Forschern auf Bedenken stößt.

Eine zwischenwissenschaftliche Synthese soll auch in diesem Buche für die beiden Gebiete unternommen werden. Die einzigen theoretischen Voraussetzungen, von denen sie ausgeht, sind die kaum zu bezweifelnde Annahme, daß den erblichen Außeneigenschaften eines Organismus irgendeine im Keim gelegene Ursache als „Anlage“ zugrunde liegt, und die Überzeugung, daß nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege das Verhältnis zwischen Außeneigenschaft und Anlage geklärt und auf diese Weise ein Ausweg aus den zahlreichen vererbungsgeschichtlichen Deutungsschwierigkeiten gewonnen werden kann.

Eine Reihe von Spezialarbeiten, die von diesen Gesichtspunkten aus von meinen Mitarbeitern und mir in Angriff genommen worden sind, haben bereits ihren Abschluß gefunden, andere sind im Sommer 1914 unterbrochen worden. In der gleichen Richtung wurden auch schon von anderen Forschern wichtige Untersuchungen ausgeführt und Ansätze zu solchen finden sich in größerer Anzahl in der Literatur zerstreut vor, so daß es diesem Versuche einer zusammenfassenden Darstellung bei nur wenigen vererbungsgeschichtlich interessanten Rassen- und Artmerkmalen an tatsächlichen Unterlagen gefehlt hat. Ganz von selber ergaben sich auch Berührungspunkte mit Fragen der systematischen Rassenlehre und verwandter Gebiete, und so wird auch der Züchter, der Konstitutionsforscher und der Ethnologe Brauchbares finden und an das Vorhandene anknüpfen können. Auch die Keime zu Folgerungen praktischer Art lassen sich schon jetzt da und dort deutlich erkennen.

So hoffe ich, daß dieser Versuch, wenn auch nicht schon heute und morgen, die Aufgabe erfüllen wird, neue Verbindungen herzustellen und freiwerdenden Kräften ein dankbares Ziel zu weisen.

Dem Verlage von Gustav Fischer, der mir unter schwierigsten Verhältnissen weitgehendes Entgegenkommen erwiesen hat, spreche ich meinen verbindlichsten Dank aus. Ebenso bin ich der Fürstl. priv. Hofbuchdruckerei, F. Mitzlaff, in Rudolstadt zu großem Danke verpflichtet.

Halle a. S., Frühjahr 1918.

V. Haecker.

## Inhalt.

	Seite
<b>1. Kapitel. Aufgaben der Eigenschafts- oder Rassenanalyse . . . . .</b>	<b>1</b>
Theoretische Schwierigkeiten der Mendelforschung (1). Die gegenwärtig noch bestehende Kluft zwischen ihren beiden Gegenständen, den sichtbaren Außeneigenschaften und den unsichtbaren Anlagen (3). Versuch, den Zusammenhang durch die entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse herzustellen. Methode und Aufgaben der Eigenschaftsanalyse (4). Beziehungen zur pathogenetischen und embryologischen Konstitutionsforschung (8).	
<b>2. Kapitel. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse der Einzelligen . . . . .</b>	<b>9</b>
Variationen und Anomalien des Radiolarienskelettes (10). Ontogenie der Rasseneigenschaften der Radiolarien (14). Ontogenie der Anomalien (17). Charakter der Elementarprozesse (19). Prophysiologische und Promorphologische Artplasmavariationen (20).	
<b>3. Kapitel. Größenunterschiede . . . . .</b>	<b>21</b>
Verschiedene Typen der Größenunterschiede (21). Erbliehkeitsverhältnisse (22). Entwicklungsgeschichtliche Ursachen der Größenunterschiede. Zellengröße und Zellenzahl (24). Verschiedene Chromosomenzahl (26). WINKLERS Ppropfbastarde (27). Menschlicher Zwerg- und Riesenwuchs (29). Ätiologie des menschlichen Riesenwuchses (36). Innere regulierende Entwicklungsfaktoren, polyglandulärer Apparat (37). Veränderungen der Variabilität im Laufe des Wachstums (38).	
<b>4. Kapitel. Asymmetrie . . . . .</b>	<b>39</b>
Asymmetrie der Schnecken (40). Ihre entwicklungsgeschichtliche Erklärung (CONKLIN) (41). Asymmetrien in der Architektur der Plasma-Moleküle (45). Asymmetrien bei Radiolarien (46). Asymmetrie der Plattfische (47). Heterochelie der dekapoden Krebse (48). Rechts- und Linkshändigkeit des Menschen (49). Andere Asymmetrien beim Menschen (51). Arterientheorie. Unsymmetrisches Wachstum des Wirbeltier-Embryos (A. v. BRANDT) (53). Asymmetrien bei Pflanzen (Sämlinge der Gerste, Fruchtstände des Mais) (55).	

	Seite
<b>5. Kapitel. Haare, Federn und ähnliche Ektodermbildungen</b> . . . . .	57
<p>Der Angorismus und seine entwicklungsgeschichtlichen Ursachen (57). Haarform (58). Die Karakullocke (60). Haarlosigkeit (61). Hypertrichosis. Anordnung der Haare (62). Beziehungen zur Zeichnung (63). Schatten- und Scheinzeichnung (65). Schwanzfedern des Tosa- oder Phönixhuhns (66). Fehlbildungen bei Federn (67). Ihre Entstehung nach RIDDLE (69). Spatel- und plättchenartige Endbildungen (71). Dunenfedern und Flaumteile der Konturfedern (72). Seiden- und Strupphuhn (73). Pterylose. Hauben des Oberkopfes (74). Kopfhernie (75). Besonderheiten einzelner Federn. Defekte der Augenlinse (77). Schichtstar (78). Polstar (79).</p>	
<b>6. Kapitel. Allgemeines über Pigmentierung. Ferment-Chromogen-Hypothese</b> . . . . .	80
<p>Pigmentfarben bei Pflanzen und Tieren (80). CUENOTS Ferment-Chromogen-Hypothese (82). Entstehung der Melanine (83). Schwierigkeiten für die CUENOTSsche Hypothese (84). Annahmen von RIDDLE (85). Dominantes Weiß (86). Melaninbildung nach MEIROWSKY (87).</p>	
<b>7. Kapitel. Die Farbenrassen der Axolotl und Säuger</b> . . . . .	88
<p>Rassenunterschiede beim Axolotl (88). Belichtungsversuche von KETTEL (91). Entwicklungsgeschichtliche Ursachen der Rassenunterschiede nach PERNITZSCH (92). Algenbesatz und Hornfarben. Pigmentierung bei Säugern (93). Farbe der Pigmentkörner (95). Dichtigkeit des Pigmentes, dilute Farben (96). Rote Farbe der Augen, Isabellen (97). Haarfarbe der Mäuse nach WERNIKE (98). Entstehung der Haarpigmentierung nach EHRMAN (Einwanderungshypothese) (100). Autochthone Entstehung des Haarpigmentes (103).</p>	
<b>8. Kapitel. Die Farbenrassen der Vögel</b> . . . . .	104
<p>Farbenrassen der Taube (104). Farbenrassen der Hühner, des Kanarienvogels (106). Farben-Vererbung (107). Entstehung des Taubenblaus nach SPÖTTEL (109). Entstehung der andern Farben (111). Unterschiede in der Löslichkeit. Pigmentbildung im Federkeim (STRONG) (112). Rassenunterschiede in der Pigmentbildung (LLOYD-JONES) (115). Augenfarbe der Tauben. Japanisches Seidenhuhn (KUKLENSKI) (116).</p>	
<b>9. Kapitel. Farbenrassen der Pflanzen</b> . . . . .	118
<p>Chlorophyll, Anthocyan und Anthoxanthine (118). Erbliehkeitsverhältnisse. Partielle Koppelung und Repulsion (BATESON und PUNNETT) (119). Die Ferment-Chromogen-Hypothese auf botanischem Gebiet. Hypothese von Miß WHELDALE (120). Ergebnisse von WILLSTÄTTER (121).</p>	

... und die nächsten 10 Seiten ...  
... and the next 10 pages ...

bei welcher, namentlich an den Weichen, die dunklen Farbenbänder nicht bloß der neben-, sondern auch der übereinanderliegenden Federn sich in der Lage sehr genau entsprechen und sich so in ihrer Wirkung verstärken.

Kontrastwirkungen spielen natürlich auch bei der eigentlich bunten, auf dem Zusammenwirken von Melanin-, Lipochrom- und Strukturfarben beruhenden Schmuckzeichnung vieler Vögel eine wichtige Rolle. Daß auch diese Zeichnungsformen in ihren Anordnungsverhältnissen gewissen Regelmäßigkeiten unterworfen sind, habe ich vor längerer Zeit nachgewiesen<sup>1)</sup>. Insbesondere ließ sich zeigen, daß die „Schmuckfarben höherer Ordnung“, das Rot und Blau, gewisse „Prädilektionsstellen“ besitzen, zu welchen in erster Linie der Kopf mit seinen Federhollen und Hautanhängen, die Schwingen und Schwanzfedern, sowie der Unterrücken und Bürzel gehören.

Über die Erbliehkeitsverhältnisse der spezifischen Zeichnungsformen liegen infolge der beschränkten Fruchtbarkeit der tierischen Artbastarde nur wenige ausreichende Beobachtungen vor.

Was die primäre Zeichnung anbelangt, so ist beim Hühnchen<sup>2)</sup> der braungestreifte Zustand des Dunenkleides rezessiv gegenüber dem einfarbig schwärzlichbraunen und dominant über den blaßbraunen. Die Zahlenverhältnisse scheinen regelmäßig zu sein. Es kann übrigens bei derselben Rasse (bei den großen indischen Cornwallkämpfern) sowohl der gestreifte, wie der blasse Flaumtypus vorkommen, ohne daß sich eine Beziehung zwischen der Färbung des Flaums zu derjenigen des farbigen Gefieders nachweisen läßt.

Über die Vererbung der Frischlingsstreifung ist zu sagen, daß schon DARWIN<sup>3)</sup> auf das Wiederauftreten der Frischlingsstreifung bei verwilderten Schweinen aufmerksam gemacht hat und daß wiederholt auch Kreuzungsrückschläge dieser Art festgestellt wurden. So ergab sich im Halleschen Haustiergarten<sup>4)</sup> bei der Kreuzung eines Wildschweinebers mit einem weißen, schwarzköpfigen hannoverschen Landschwein eine F<sub>1</sub>-Generation von der Farbe der Kulturrasse, dagegen befanden sich in F<sub>2</sub> unter 6 Jungen zwei schwarze mit braunen Wildstreifen. Ferner waren bei der Kreuzung eines rein weißen deutschen Edelschweinebers mit einem rot und weißen bayerischen Landschwein die Jungen rein weiß, mit silberschimmernder Wildstreifung im Haarkleid, eine „Gespensterzeichnung“, wie sie in etwas anderer Weise GÖLDI<sup>5)</sup> bei neugeborenen Yorkshire- und Berkshire-Ferkeln beobachten konnte, solange das Tier noch naß vom Fruchtwasser ist.

<sup>1)</sup> V. HAECKER u. G. MEYER, Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 15, 1901, S. 290, 292.

<sup>2)</sup> Vgl. Rep. Evol. Comm. III, S. 21; IV, S. 33, sowie BATESON, Mend. Princ.

<sup>3)</sup> Var., I. Band, 3. Kap. u. a. a. O.

<sup>4)</sup> H. HENSELER, 23. Flugschrift d. deutsch. Ges. für Zücht., Berlin 1913, S. 44. Vgl. auch die Beobachtungen von Q. J. u. J. P. SIMPSON (vgl. LANG S. 880).

<sup>5)</sup> E. GÖLDI, IX. Congr. Intern. Zool. Monaco (1913). Rennes 1914.

Auch über die Erbllichkeit der Streifenzeichnung der Nager liegen Angaben vor. Es ist bekannt, daß auch mehrere Muriden eine sehr regelmäßige Längsstreifung aufweisen, so die gestreifte Zwergmaus vom Kap (*Mus pumilio* Sparrm.), die Berber- oder Streifenmaus (*M. [Arvicanthis] barbarus* L.), die Striemenmaus (*M. vittatus* Wagn.) u. a. Als ein teilweises Homologon oder Rest dieser Längsstreifung kann der dunkle Rückenstreif unserer Brandmaus (*M. agrarius* Pallas) angesehen werden. Es ist nun bemerkenswert, daß ein solcher Rückenstreif auch bei der Kreuzung von gelben mit schwarzen oder schokoladebraunen Hausmäusen zum Vorschein kommt<sup>1)</sup>.

Hier ist auch der gelbliche Zwischenstreif zu erwähnen, der sich bei zahlreichen Leporiden jederseits zwischen der Basis des Vorder- und Hinterbeins erstreckt und die dunklere Oberseite von der hellen Unterseite abtrennt. Besonders deutlich ist er bei den Black-and-tan-Kaninchen, wo er als lebhaft gelbes Band das Schwarz der Oberseite von dem Gelblichweiß der Unterseite scheidet. Auch bei einer weißbäuchigen Rasse der Hausmaus kommt ähnliches vor<sup>2)</sup>. Von vererbungsgeschichtlichem Interesse ist es nun, daß bei der Kreuzung von Black-and-tan- und Himalaya-Kaninchen der Zwischenstreif, was seine Breite und die Reinheit und Intensität der Gelbfärbung anbelangt, in  $F_1$  und  $F_2$  außerordentlich variabel ist, daß er aber niemals den Ausbildungsgrad der Stammrasse wiedererlangt. Es darf hier wohl eine dauernde konstitutionelle Erschütterung der Black-and-tan- und damit der alten Leporidenzeichnung durch die Wirkung der Kreuzung angenommen werden<sup>3)</sup>.

Etwas mehr vererbungsgeschichtliches Material liegt bezüglich der Zebrastrreifung der Equiden vor, die im ganzen zu den sekundären Zeichnungstypen zu rechnen ist. Auch hier hat DARWIN die ersten Grundlagen gegeben, indem er das Auftreten der Zebrastrreifung bei Pferden, Eseln, Maultieren und Zebroiden sei es als „analoge Abänderung“<sup>4)</sup>, sei es als einfachen oder Kreuzungsrückschlag beschrieb und auch den berühmten Lord MORTONSchen Telegoniefall näher behandelte<sup>5)</sup>. Besonders wichtige Ergebnisse hat sodann EWART bei seinen in Penycuik (Schottland) ausgeführten Kreuzungsversuchen erzielt<sup>6)</sup>.

<sup>1)</sup> Miß DURHAM, Journ. Genet., 1, 1911 (LANG, S. 568).

<sup>2)</sup> MORGAN, Ann. N.-Y. Acad. Sci., 21, 1911.

<sup>3)</sup> Im Hinblick auf die vielfachen örtlichen Beziehungen gewisser isolierter Zeichnungselemente zu besonderen Hautbildungen liegt der Gedanke nahe, auch den hellen Zwischenstreifen mit einer solchen in Homologie zu setzen. Da sich aber der Zwischenstreifen oberhalb der Milchzitzenreihe und beträchtlich unterhalb der vom Achsel- zum Hüftgelenk sich hinziehenden Linie befindet, längs deren bei anderen Nagern (Flughörnchen) sowie bei Fledermäusen die Flughaut inseriert ist, so kommen diese Bildungen nicht in Frage, ebensowenig die seitliche Hautfalte, die bei der Rhinozerosmaus die Beine locker von oben bedeckt (LANG, S. 571).

<sup>4)</sup> Vgl. Variieren, 5. Kap.

<sup>5)</sup> Entstehung der Arten, 11. Kap.

<sup>6)</sup> EWART, 1899 u. 1902 (LANG, S. 812).

Bei der Zebrastreifung sind die Erblchkeitsverhältnisse schon deshalb etwas weniger durchsichtig, weil innerhalb der einzelnen Arten und Unterarten eine sehr beträchtliche Variabilität besteht<sup>1)</sup>. Auch durch die Kreuzung von Zebras mit einfarbigen Pferden wird der Zeichnungstypus verändert: so konnte u. a. EWART zeigen, daß bei der Kreuzung eines Chapman-Zebras — einer zur burchelli-Gruppe gehörigen Unterart — mit einfarbigen Pferden  $F_1$ -Bastarde mit doppelter Streifenzahl erzeugt werden. Die Streifung erinnert bei diesen mehr an die des Somali- oder Kaiserzebras (*Equus grevyi*), das nach einer im übrigen bestrittenen<sup>2)</sup>

Auffassung die primitivsten Verhältnisse unter den Tigerpferden zeigen soll, die Querstreifung der Kruppe aber zeigt in einem Falle Anklänge an die Rost- (gridiron-) Zeichnung des Bergzebras (*E. zebra*). Die Kreuzung desselben Tieres mit einer Scheckstute ergab ebenfalls vollkommene Dominanz der Streifung, so daß also für die Equiden die Stufenfolge: Streifung > Scheckung > Einfarbigkeit zu gelten scheint. Daß bei Equiden Telegonie oder Keiminfection in dem Sinne vorkommt, daß bei derselben

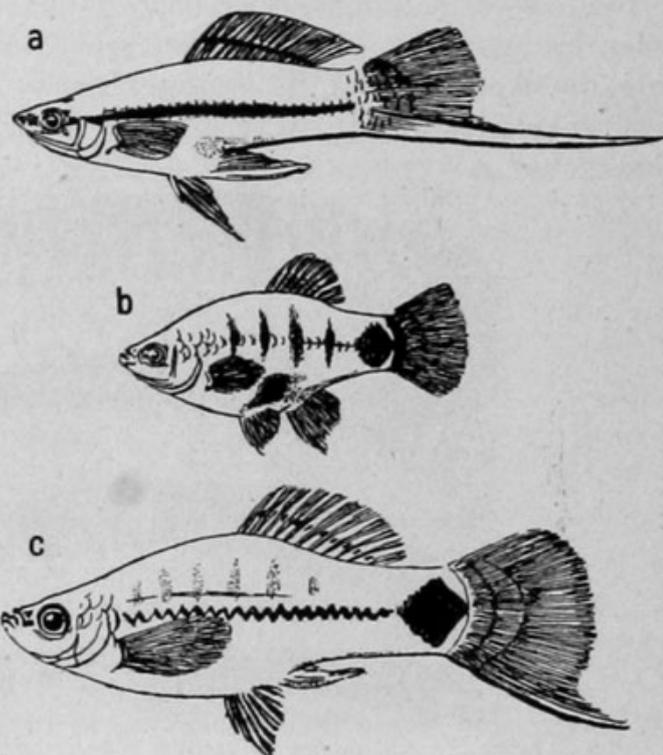


Fig. 98. Kreuzung von Zahnkarpfen. a *Xiphophorus strigatus* ♂. b *Platypoicilus maculatus* ♀. c  $F_1$  ♂. Nach W. GERSCHLER aus E. BAUR.

Stute die Nachkommen späterer Väter Charaktere eines früheren Vaters zeigen, hat EWART sowohl durch eine kritische Untersuchung des Lord MORTONSchen Falles, als auch durch eigene Versuche widerlegt<sup>3)</sup>.

Die gleichfalls sekundäre Zeichnung der Zahnkarpfen (*Cyprinodontiden*) ist in bezug auf die Erblchkeitsverhältnisse besonders genau bei den Kreuzungsprodukten von *Xiphophorus strigatus* und *Platypoicilus maculatus* untersucht worden<sup>4)</sup>. Die erstgenannte Art (Fig. 98, a) zeigt auf gelblichem Grunde jederseits eine rote Zickzacklinie, letztere (b) ist auf graubraunem Grunde dunkel quergebändert

<sup>1)</sup> Vgl. W. RIDGEWAY, Proc. Z. S. L. 1909.

<sup>2)</sup> Vgl. RIDGEWAY, l. c., S. 551.

<sup>3)</sup> EWART 1899 A (vgl. auch GOLDSCHMIDT, S. 472, und LANG, S. 818, 825, 828, 831).

<sup>4)</sup> GERSCHLER 1912.

und trägt an der Schwanzwurzel einen rundlichen Fleck und am Schwanz eine halbmondförmige Binde, zwei Abzeichen, die aber nicht bei allen Individuen vollständig sind.

Die  $F_1$ -Bastarde aus der Kreuzung *Platypoecilus* ♂ × *Xiphophorus* ♀ (c) sind uniform und zeigen die beiden Zeichnungen gewissermaßen übereinander gelagert. Die Rückkreuzung mit *Xiphophorus* ergibt eine unverkennbare Annäherung an diese Stammform, während die reinen  $F_2$ -Bastarde eine sehr große Variabilität in Färbung und Zeichnung aufweisen, wobei, wenigstens den Abbildungen GERSCHLERS zufolge, die typischen Zeichnungsformen der Stammarten in vielen Fällen ganz oder fast ganz zu verschwinden scheinen. Diese Beobachtungen, sowie die Angabe, daß die weniger genau bekannten Bastarde aus der reziproken Kreuzung nicht uniform sind, legen die Möglichkeit nahe,

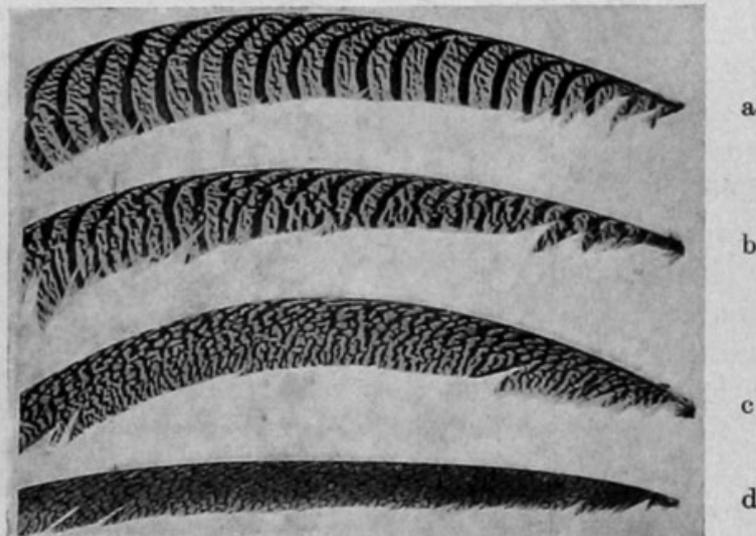


Fig. 99. Mittlere Schwanzfeder von Amherstfasan-♂ (a), Goldfasan-(pictus-)♀ (d), amh. ♂ × (amh. ♂ × pict. ♀) ♀ (c) und amh. ♂ × [amh. ♂ × (amh. ♂ × pict. ♀) ♀] ♀ (b).  
Nach GHIGI.

daß auch hier andere Dinge, als eine vom streng mendelistischen Standpunkt aus anzunehmende „sehr bunte Spaltung“ mit im Spiele sind<sup>1)</sup>.

Bezüglich des bei den Vögeln vorkommenden dritten Zeichnungstypus, der auf der Zeichnung der Einzelfedern beruht, liegen besonders wichtige Ergebnisse bei Fasanen vor. Vielfach kommen bei den  $F_1$ -Bastarden ausgesprochen intermediäre Zeichnungsformen zum Vorschein<sup>2)</sup>, von besonderem Interesse ist aber der Nachweis von GHIGI, daß bei der Kreuzung des Amherst- und Goldfasans (*Chrysolophus amherstiae* ♂ × *pictus* ♀) die durch Rückkreuzung mit der ersteren

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu BAUR, S. 227.

<sup>2)</sup> CRONAU, GHIGI, POLL, THOMAS.

Art gewonnenen Bastarde sich mehr und mehr dem Typus des Amherstfasans nähern (Fig. 99). Beim Amherstfasan (a) ist die mittlere Steuerfeder des Männchens auf weißgrauem Grunde schwarz quergebändert, beim Goldfasan (d) weist sie auf hellrostbraunem Grunde eine feine netzartige Zeichnung auf. Beim männlichen  $F_1$ -Bastard erinnern die Verhältnisse an den Goldfasan (d), doch ist die Grundfarbe etwas heller und die Maschen des schwarzen Netzwerkes sind in der zum Schaft senkrechten Richtung weiter geworden. Ähnlich ist die Zeichnung beim abgeleiteten Bastard amh. ♂ × (amh. ♂ × pict. ♀) ♀ (Fig. 99 c), nur daß die Grundfarbe noch etwas mehr aufgehellt ist. Bei nochmaliger Rückkreuzung mit dem männlichen Amherstfasan (Fig. 99 b) wird der Untergrund weißlich und in dem jetzt grün schillernden Maschenwerk heben sich breitere quergegerichtete Bänder heraus, die, obwohl noch durchbrochen und unregelmäßig, bereits der

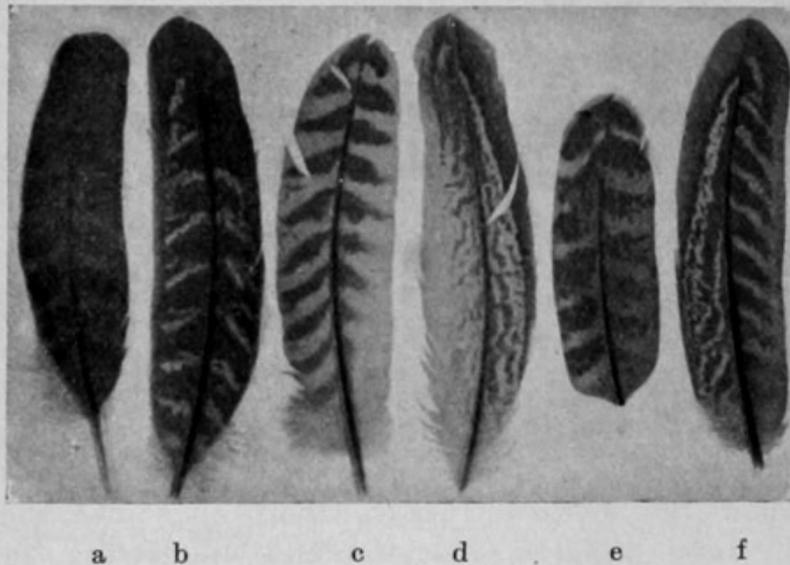


Fig. 100. Sekundarien (die 3. von der letzten Primarie an) von *Phasianus versicolor*-♀ (a), v.-♂ (b), *formosus*-♀ (c), f.-♂ (d),  $F_1$ -♀ (e),  $F_1$ -♂ (f). Nach THOMAS.

Amherstzeichnung (a) sehr ähnlich sind. Hier läßt sich also, ähnlich wie wir es nachher bei der Färbung der Unterseite sehen werden, eine zunehmende Annäherung an die Zeichnung der wiederholt benutzten Stammform nachweisen, ein Ergebnis, das von den einfacheren MENDELSCHEN Annahmen aus schwer gedeutet werden kann.

Ähnliche Verhältnisse ergaben sich bei einer Kreuzung von *Phasianus versicolor*-♂ mit *Ph. formosus*-♀. Hier zeigen die Sekundärschwinge der weiblichen  $F_1$ -Bastarde (Fig. 100 e), was den zerissenen Charakter der Binden anbelangt, eine Mittelstellung zwischen den Stammformen (a—c). Bei den Sekundarien der männlichen

<sup>1</sup>) THOMAS, Taf. 64, Fig. 1—6; 65, 1—4.

Bastarde (f) weist die eine Fahne ein ähnliches Bild auf, die andere zeigt die Längszeichnung des formosus-Hahnes (d). Bei Rückkreuzung der Bastard-♀ mit versicolor-♂ macht sich auch beim Männchen

(Fig. 101) die versicolor-Zeichnung stärker geltend. Auch in diesen Fällen dürfte es nicht ganz leicht sein, ohne die Annahme einer unreinen Spaltung auszukommen.



a b

Fig. 101. Sekundarien von abgeleiteten versicolor-formosus-Bastarden. a ♂, b ♀.  
Nach THOMAS.

Die Fasanenkreuzungen haben auch wertvolles Material in bezug auf die Erblichkeitsverhältnisse der Buntfärbung geliefert. So zeigten GHIGI Amherst-Goldfasanbastarde in der F<sub>1</sub>-Generation (Fig. 102, e) im ganzen noch die rote Farbe des Goldfasans (f), nur daß sich an den Seiten der Brust — etwa an der Stelle, wo beim Amherstfasan (a) die Grenze zwischen der grünen und weißen Partie liegt — ein dreieckiges gelbes Feld und an der Kehle und an den Halsseiten kleine grüne Flecke vorfinden. Bei dem ternären Bastard amherstiae ♂ × (amh. ♂ × pictus ♀) ♀ (Fig. 102, d) hat sich das Gelb in Form einer breiten Brustbinde ausgebreitet und am Halse sind die roten Federn noch mehr durch die grünen, schwarzgerandeten des Amherstfasans ver-

drängt worden. Bei weiterer Rückkreuzung mit dem Amherstfasan (c) ist das Gelb durch Weiß ersetzt, während die letzten roten Federn am Unterhalse verschwunden sind, und bei einer dritten Rückkreuzung (b) bleiben von der Farbe des Goldfasans höchstens unbedeutende rote Flecken an den Weichen übrig, während im übrigen das Zeichnungsmuster des Amherstfasans vorliegt. Bemerkt sei noch, daß bei der reziproken Kreuzung die Veränderungen der Färbung nicht die nämlichen sind, und ferner, daß nach GHIGI das vorübergehende Auftreten des Gelb als ein „primitiver“ Charakter zu betrachten ist, zumal er auch bei pseudoneotenischen Individuen, d. h. bei solchen, die bei noch unvollständiger Entwicklung des Farbenschmuckes fortpflanzungsfähig werden, zum Vorschein kommt.

Auch hier stößt die rein mendelistische Deutung zunächst auf große Schwierigkeiten, wenn man auch vielleicht den Versuch machen könnte, mit Hilfe von besonderen Faktoren für Melanin- und Gelbfärbung, für Blaustruktur und Bordierung — d. h. der vier Faktoren, welche mindestens für die grünen, schwarzgesäumten amherstiae-

Federn angenommen werden müßten —, ferner eines Faktors für Rot und mehrerer, z. T. polymerer oder stufenweise gradierter Ausbreitungsfaktoren zum Ziele zu kommen.

Aber gerade bei der Vielheit der anzunehmenden Faktoren wäre die von Generation zu Generation stetig fortschreitende und in allen Teilen gleichmäßige Zunahme des amherstiae- und der ebenso gleichmäßige Dominanzverlust des pictus-Charakters sehr schwer zu verstehen, denn bei den verschiedenen, aufeinanderfolgenden Spaltungsvorgängen müßten doch gelegentlich Kombinationen auftreten, durch welche der geradlinige Verlauf des Umwandlungsprozesses in irgendeiner Weise gestört wird. Ich möchte daher auch hier die Annahme für die nächstliegende halten, daß gegenseitige konstitutionelle Erschütterungen und unreine Spaltungen mit im Spiele sind, ebenso wie meine Kaninchenkreuzungen zu dem Ergebnis geführt haben, daß die lebhaftere Lohfarbe der Black-and-tan-Rasse und die bei dieser normalerweise auftretende generelle Leporidenzeichnung durch die Verbindung mit den Himalayas eine dauernde Erschütterung erfährt.

Die Hauptschwierigkeit für die Bewertung der Ergebnisse aller Artkreuzungen liegt natürlich darin, daß keine sehr großen Individuenzahlen vorliegen, und es besteht zunächst wenig Aussicht, daß dieser Mangel im allgemeinen beseitigt werden kann. In einer Reihe von Fällen wird man aber, wie ich glaube, auf dem Wege der entwicklungsgeschichtlichen Analyse in die Möglichkeit versetzt werden, die größere oder geringere

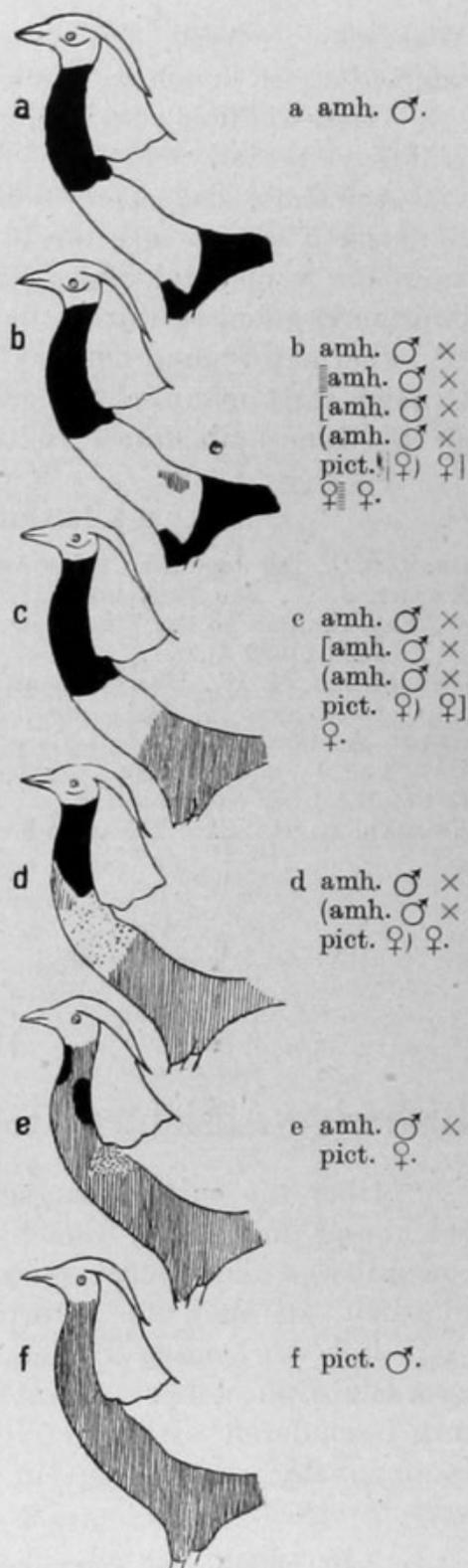


Fig. 102. Kreuzung von Ph. amherstiae × pictus. Nach der Beschreibung von GHIGI skizziert. Die grünen, schwarz geränderten Federn sind schwarz, die gelben punktiert, die roten senkrecht schraffiert wiedergegeben.

Wahrscheinlichkeit der einen oder der andern Erklärung besser beurteilen zu können.

Was endlich die Erblchkeitsverhältnisse der Sperberung der Hühner, speziell der Plymouth Rocks, anbelangt, so sei hier nur so viel erwähnt, daß nach den Versuchen von SPILLMAN, PEARL und SURFACE u. a. eine geschlechtlich begrenzte Vererbung vorliegt. Man kann die voneinander abweichenden, bei reziproken Kreuzungen erlangten Ergebnisse durch die Annahme verständlich machen, daß der „Sperberfaktor“ und der Faktor F, welcher die Ausbildung weiblicher Organe statt männlicher bedingt, sich gegenseitig abstoßen, so daß sie nie innerhalb derselben Gamete zusammentreten<sup>1)</sup>.

#### Literatur zu Kapitel 14.

- CRONAU, C., Der Jagdfasan, seine Anverwandten und Kreuzungen. Berlin (Parey) 1902.  
EWART, J. C., The Pencyuk Experiments. London (A. u. C. Black) 1899.  
—, Exp. Contrib. to the Theory of Heredity. A. Telegony. Proc. R. Soc. Lond. 65, 1899 (1899 A).  
GERSCHLER, M. W., Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Z. Ind. Abst., 12, 1914.  
GHIGI, A., Contrib. alla biologia etc. dei Phasianidae. Archivio Zool., 1, 1903.  
HAECKER, V., u. KUTTNER, O., Über Kaninchenkreuzungen II. Z. Ind. Abst. 14, 1915.  
POLL, H., Über Vogelmischlinge. Ber. V. Intern. Orn. Kongr. B. 1910.  
THOMAS, R. H., Exp. Pheasant-breeding. Proc. Z. S. L., 2, 1912.

### 15. Kapitel.

## Bisherige Ansichten über die Ursachen der Zeichnung.

Über die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der Wirbeltierzeichnung sind schon verschiedene Ansichten ausgesprochen worden, sowohl was die weißen Abzeichen und andere Formen der Weißbuntheit, als auch die natürlichen Zeichnungsformen anbelangt.

Bei den engen Beziehungen, in welchen die Pigmentbildung zum Blute zu stehen scheint<sup>2)</sup>, lag es vor allem nahe, die Zeichnung mit besonderen örtlichen Verhältnissen der Hauternährung in Zusammenhang zu bringen, ein Gedanke, welcher schon H. ALLEN (1888) vorschwebte.

<sup>1)</sup> SPILLMAN, Am. Naturalist, 42, 1909; PEARL und SURFACE, Arch. Entw. Mech., 30, 1910; Sci., 32, 1911. Vgl. auch Allg. Ver., S. 281; PLATE, S. 253 ff.; GOLDSCHMIDT, S. 288.

<sup>2)</sup> Direkte Beziehungen sind allerdings wahrscheinlich nur für das Hämosiderin, das bei Blutungen und Blutstauungen direkt aus den roten Blutkörperchen hervorgeht, nicht aber für das Melanin anzunehmen (UNNA und GOLODETZ [s. oben S. 88], S. 353). Ob die häufig beobachtete Anlagerung der Pigmentzellen an Kapillaren mit der Pigmentbildung direkt zusammenhängt, ist unsicher.

Im Zusammenhang damit hat derselbe Forscher auf einen weiteren, für die entwicklungsgeschichtliche Zeichnungsanalyse wichtigen Punkt hingewiesen, nämlich auf das gleichzeitige oder vikarierende Vorkommen von lokalisierten Färbungen einerseits und besonderen Haut- und Haargebilden normaler und pathologischer Art andererseits. So finden sich häufig Farbenflecke an den sog. Konvergenzpunkten, d. h. solchen Hautpunkten, welchen die umgebenden Haare ihre Spitze

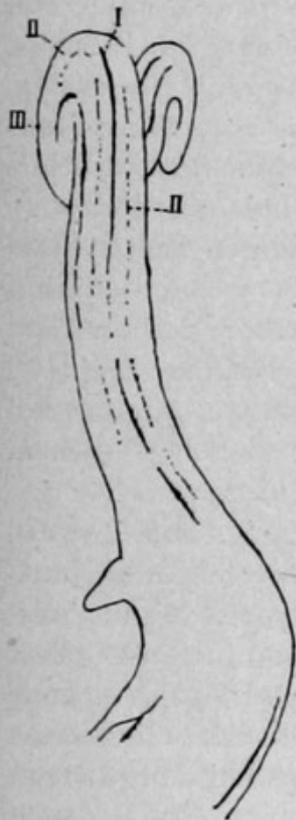


Fig. 103. Ringelnatterembryo: Dorsalansicht des Schwanzes.  
Nach ZENNECK.

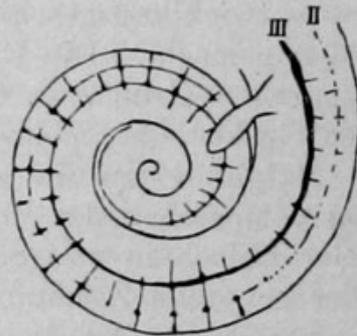


Fig. 104. Ringelnatterembryo: Seitenansicht des Schwanzes. Die Hautvenen II und III sind die Vorläufer der oberen und mittleren Fleckenreihe.  
Nach ZENNECK.

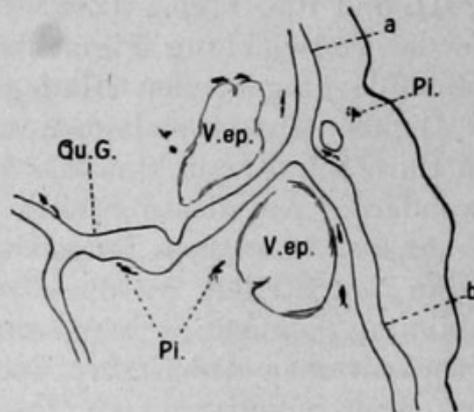


Fig. 105. Querschnitt durch die Linie III. Obliteration der Vena epigastrica *V. ep.*; das Quergefäß *Qu. G.* mündet jetzt direkt in die Hautvenen *a* und *b*. *Pi.* pigmentführende Bindegewebszellen im Umkreis der Quergefäße, der *V. epig.* und z. T. auch in der Cutis. Nach ZENNECK.

zukehren, z. B. bei sonst weißen Hunden am Obelion, dem Kreuzungspunkt der Pfeilnaht des Schädels mit der Verbindungslinie der beiden foramina parietalia. Ferner können einerseits Pigmentflecke oder Pigmentdefekte, andererseits auffällige Haarbildungen an peripher gelegenen Körperpunkten, besonders Ohr- und Schwanzspitze, sowie in der Sakralgegend, gewissermaßen in gegenseitiger Stellvertretung vorkommen, Beziehungen, die später besonders durch HAACKE, WEIDENREICH und TOLDT verfolgt worden sind.

Endlich deutete ALLEN auch Zusammenhänge zwischen der Pigmentverteilung und der Anordnung bestimmter Nerven an. So soll der Längsstreif an den Rumpfseiten des Backenhörnchens (*Tamias striatus*) mit der Endverästelung der Interkostalnerven in Verbindung stehen, während die hellen Flecke im Jugendkleid des virginischen Hirsches diejenigen Stellen angeben, an welchen die Hautnerven die Faszie durchbohren.

Den ersten Versuch, für ein bestimmtes Zeichnungsmuster eine eingehendere entwicklungsgeschichtliche Erklärung zu geben, hat ZENNECK (1894) gemacht. Die Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) besitzt auf blaugrauem Grunde in der Regel jederseits drei Reihen von schwärzlichen Flecken, welche aus dichteren Anhäufungen von Pigment im Stratum Malpighii und in der oberen Coriumschicht bestehen. Diese Reihen entsprechen den oberen, mittleren und unteren Seitenbändern vieler Eidechsen und Schlangen und können demnach als primitive oder generelle Zeichnungselemente betrachtet werden.

Gewissermaßen als ihre Vorläufer treten bei jungen Embryonen längsgerichtete Hautgefäße auf, die durch Quergefäße verbunden sind (Fig. 103, 104). Namentlich an Stelle der späteren „mittleren Seitenreihe“ ist ein starkes Gefäß, RATHKES Vena epigastrica, vorhanden (Fig. 103 und 104, III, und 105, *V. ep.*). ZENNECK versuchte nun zu zeigen, daß im Laufe der Entwicklung Pigmentzellen aus dem tiefer gelegenen, die Leibeshöhle umgebenden Bindegewebe längs anderer, radiär gerichteter Gefäße (Interkostalvenen und -Arterien, Fig. 105, *Qu. G.*) nach den Durchschnittpunkten der längs- und quergelegten Hautgefäße wandern. An diesen Stellen tritt auch das erste Epidermispigment auf, sei es, daß es längs der Blutbahnen dahintransportiert oder daß an den Stellen, wo diese zusammenfließen, die autochthone Pigmentbildung begünstigt wird. Jedenfalls entsprechen die ersten Pigmentfleckenreihen der Embryonen, die Vorläufer der endgültigen Zeichnung, jenen Schnittpunkten. Daß an den betreffenden Stellen auch späterhin Pigment in größerer Menge als in der übrigen Haut auftritt, soll seinen Grund in dem zeitlichen Vorsprung haben, die jene gegenüber andern Hautstellen besitzen, eine Erklärung, die aber angesichts der Tatsache, daß diese embryonalen Gefäße früh oblitrieren, nicht als ausreichend erscheint.

Während also hier die Anordnung des embryonalen Gefäßsystems herangezogen wird, hält VAN RYNBERK die Verteilungsverhältnisse der peripheren Nerven und daneben gewisse Zustände des Zentralnervensystems für die Ursache sowohl der Färbungsanomalien, als der spezifischen Zeichnungsmuster, und zwar ist der Hauptgedanke der, daß an Stellen reicher Nervenversorgung im allgemeinen auch eine kräftige Durchblutung und demnach eine reichlichere Pigmentbildung zustande kommt. Vor allem wird durch die Innervierung