

daß in diesem Falle die Unverträglichkeit von *E. hirsutum*-Plasma und (*hirs* × *mont*)-Bastardkern für das Nichtgelingen der Kreuzung verantwortlich zu machen ist und nicht die Unverträglichkeit der beiden Kerne oder sonstige Kreuzungsschwierigkeiten. Bei anderen *E. montanum*-Rassen ergab die Kreuzung *hirs.* ♀ × *mont.* ♂ zwar viel schlechter aussehende Samen als die reziproke Kreuzung und die mit *Lhⁿ*, aber die Embryonen waren lebensfähig, wenn auch in einem anderen Falle in einem etwas geringeren Grade. Es ist möglich, daß ein derartiges Verhalten häufiger vorkommt und nur die wirkliche Ursache nicht erkennbar ist.

Ebenso kann das Plasma bei der Rückkreuzung eine wichtige Rolle spielen. Meine Versuche (MICHAELIS 1933) haben ergeben, daß der Kern von *E. luteum* im Plasma von *E. hirsutum* nicht lebensfähig ist, wohl aber der *E. hirsutum*-Kern im *E. luteum*-Plasma. Es gelang daher nicht, die Rückkreuzung (*hirs.* ♀ × *lut.* ♂) ♀ × *lut.* ♂ weiter als bis zur dritten Generation zu führen. Aus den Kreuzungen entstanden stets nicht lebensfähige Keimpflanzen. Die im Hinblick auf das Genom gleichwertige Kreuzung

(*lut.* ♀ × *hirs.* ♂) ♀ × *lut.* ♂ wird ohne weiteres gelingen. Umgekehrt ist es, wie die oben beschriebenen Versuche zeigen, durchaus nicht gleichgültig, ob bei der Rückkreuzung mit *E. hirsutum* vom (*lut.* ♀ × *hirs.* ♂)- oder vom (*hirs.* ♀ × *lut.* ♂)-Bastard ausgegangen wird.

Diese wenigen Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß trotz unseres geringen Wissens über die Plasmavererbung die Beachtung der mütterlichen Vererbung von Bedeutung werden kann.

Literatur.

MICHAELIS, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. Z. Abstammungslehre 56, 1 u. 353 (1933).

MICHAELIS, P.: Weitere Untersuchungen über das Problem der Plasmavererbung. Züchter 6, 303 (1934).

MICHAELIS, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. III. Zur Frage der Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle und ihre Bedeutung für die Plasmavererbung. Im Druck (1935).

SCHMIDT, M.: Die genetische Bedeutung des Plasmas bei Pflanzen, besonders bei reziprok verschiedenen Artbastarden. Züchter 4, 191 (1932).

Die genetischen Grundlagen der Farbenspielarten des Wellensittichs. Ein Beitrag zum Domestikationsproblem.

Von **H. Steiner**, Zürich.

Über die Art und Weise, wie unsere Haustiere entstanden sind, gehen noch heute die Ansichten der einzelnen Forscher weit auseinander. Namentlich unter den praktischen Tierzüchtern finden wir die, früher auch in wissenschaftlichen Kreisen fast allgemein verbreitete Ansicht, daß es besondere Domestikationsbedingungen sein müßten, durch deren direkte Einwirkung auf den in Gefangenschaft gehaltenen und gezüchteten Organismus die typischen Haustiermerkmale sich allmählich entwickelt hätten. Gewiß kann der Einfluß der besonderen Umweltbedingungen, unter welchen ein Tier zu leben gezwungen ist, auf seine körperliche Beschaffenheit nicht bestritten werden. Jedem Züchter sind, gerade unter den Verhältnissen der Gefangenschaft, die Veränderungen bekannt, welche die Beschränkung der Bewegungsmöglichkeit, verschiedene Temperatur- und Ernährungsverhältnisse usw. beim Tier hervorrufen. Die große und bis heute noch nicht gelöste Frage bleibt jedoch, ob diese sichtbarlich durch die Umwelt bewirkten Veränderungen auch wirklich

auf die Nachkommen sich übertragen, also erblich sind, so daß durch sie, infolge der Summation ihrer Eigentümlichkeiten in einer Reihe aufeinanderfolgender Generationen, die typischen Domestikationsmerkmale unserer Haustierassen sich ausprägten.

Auf Grund der Ergebnisse einer mehr als dreißigjährigen exakten experimentellen Vererbungsforschung, welcher auch die wertvollen Erfahrungen der praktischen Tier- und Pflanzenzüchter zur Verfügung standen, unterscheiden wir heute ganz allgemein zwischen nichterblichen und erblichen Varietäten, zwischen sog. Modifikationen und sog. Mutationen. Offensichtlich gehören die ersten, an einem in Gefangenschaft gehaltenen Tiere zu beobachtenden Domestikationserscheinungen zu den Modifikationen. Somit stellt sich das Problem: Können die nicht erblichen Modifikationen zu erblichen Mutationen werden?

Es würde viel zu weit führen, wollten wir hier auf alle die zahlreichen Argumente, welche gerade in den letzten Jahren für oder wider eine

solche Möglichkeit ins Feld geführt worden sind, auch nur kurz näher eingehen. Es sei deshalb hier lediglich ganz summarisch betont, daß die Resultate der exakten experimentellen Vererbungsforschung bis heute noch in keinem einzigen Falle einwandfrei die Vererbung der im Laufe der individuellen Entwicklung erworbenen Eigenschaften und abweichenden neuen Merkmale ergeben haben. Es bleiben somit zur Deutung der wirklich zu beobachtenden erblichen Variabilität und damit der Entstehung und Entwicklung neuer Rassen und Arten nur die spontan und ganz zufällig auftretenden Mutationen. Zur Zeit steht deshalb im Vordergrund des Interesses der Genetiker die Frage, ob nicht wenigstens ein direkter Einfluß der Umweltbedingungen auf die Entstehung und die Eigenart dieser Mutationen festzustellen sei. Alles, was man jedoch bis heute in dieser Hinsicht hat nachweisen können, besteht darin, daß es wohl möglich ist, durch extreme Einwirkungen (Hitze, Kälte, Bestrahlungen, Chemikalien usw.) die Häufigkeitsrate des Auftretens von erblichen Varietäten zu erhöhen, daß es aber bis heute nicht gelingen wollte, einwandfrei die Eigenart und den Charakter dieser Mutationen zu beeinflussen. Damit müssen wir aber auch für die Entstehung unserer Haustierrassen zum Schlusse gelangen, daß sie ihren Ursprung dem zufälligen Auftreten von gelegentlichen erblichen Abweichungen, also Mutationen, zu verdanken haben, nicht aber den sog. spezifischen Domestikationsbedingungen. Bekannt ist, wie von jeher gerade solche Abweichungen, selbst Monstrositäten, unter den vom Menschen gepflegten und gezüchteten Tieren und Pflanzen seine Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Immer wieder wurde gerade mit ihnen eine bewußte Selektion getrieben, sobald die Abweichung irgendeinen Nutzen versprach, wobei aber am Anfang sicherlich jedesmal der Seltenheitswert des neuen Merkmals ausschlaggebend war. Dieser Werdegang unserer Haustierrassen läßt sich jedoch in den seltensten Fällen nachweisen. Es hat deshalb KLATT, in seinem bekannten Handbuch über die Entstehung der Haustiere, 1927, als das wichtigste Desiderat der Haustierforschung Domestikationsversuche mit Objekten, die noch nie domestiziert worden sind, bezeichnet, um die Entstehung der allerersten erblichen Haustiermerkmale feststellen zu können.

Ein solcher Domestikationsversuch allergrößten Ausmaßes hat sich nun aber, fast unbemerkt und unbeachtet von der wissenschaftlichen Forschung, innerhalb der letzten hundert Jahre mit einem vorher vollständig freilebenden

Tiere vollzogen, nämlich mit dem Wellensittich, *Melopsittacus undulatus* (SHAW), der heute endgültig in den Haustierbestand des Menschen übergetreten ist und eines der neuesten Beispiele der Domestikation eines Wildtieres darstellt. Was diesem Beispiele seine große Bedeutung verleiht, das ist der Umstand, daß es alle Phasen der Haustierwerdung des Wellensittichs, insbesondere die Entstehung seiner verschiedenen Rassen, einwandfrei überblicken und genau verfolgen läßt. Damit sind wir in der Tat instand gesetzt, im Sinne des KLATTschen Postulates einen Einblick in die Entstehungsweise der Haustierrassen überhaupt zu gewinnen.

Die Geschichte der Einbürgerung und Domestikation des Wellensittichs ist kurz folgende (1): Die erste lebende Einfuhr des erst um die Jahrhundertwende des 18. und 19. Jahrhunderts bekannt gewordenen, kleinen australischen Sittichs erfolgte im Jahre 1840 durch den bekannten englischen Ornithologen JOHN GOULD. Von 1850 an beginnt seine immer in größerer Anzahl erfolgende Einfuhr aus Australien, die z. B. im Jahre 1879 in einer einzigen Sendung die gewaltige Zahl von gegen 80000 Paaren betrug. Infolge des 1894 durch die australische Regierung erlassenen Ausfuhrverbotes für einheimische Tiere wurde dieser Massenimport auf einen Schlag gestoppt, wodurch jedoch die weitere Verbreitung des Wellensittichs unter den Vogelpflegern und -züchtern nicht wesentlich unterbunden wurde. Denn inzwischen war der zierliche und lebenswürdige Sittich bereits zum wirklichen Haustiere geworden, das alljährlich zu vielen Tausenden bei Privaten und in sog. Wellensittichzüchtereien (namentlich in Belgien und Südfrankreich) gezüchtet und in den Handel gebracht wurde. Die ersten Zuchtberichte liegen schon aus den Jahren 1854 aus Frankreich und 1859 aus Deutschland vor. Seitdem ist der Wellensittich überall mit beispiellosem Erfolg in der Gefangenschaft gezüchtet worden. Schon in den sechziger Jahren wurde er als vollständig domestiziertes Tier bezeichnet. Diese Bereitschaft, in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu schreiten, ist wohl die Grundbedingung seiner raschen Haustierwerdung gewesen.

Die ersten typischen Domestikationsmerkmale, welche auch beim Wellensittich vorerst in der Form der so häufigen Farbenspielarten aufgetreten sind, werden erstmals aus den siebziger Jahren gemeldet. Damals traten (1872 in Belgien, seit 1875 mehrmals in Deutschland) in gewöhnlichen Zuchten wildfarbener, grüner Wellen-

sittiche, spontan und unabhängig voneinander, vereinzelt einfarbig gelbe Exemplare auf, also in der Form typischer Mutationen, welche auf einen Schlag das neue Merkmal aufweisen. Diese gelben Vögel stimmten jedoch in ihrem Aussehen nicht vollständig miteinander überein; deutlich lassen sich mindestens vier verschiedene Farbschläge unterscheiden, und zwar 1. ein rein gelber Typus, ohne die geringste Spur einer Wellenzeichnung und mit roten Augen; also ein typischer Albino; alle Vögel dieser Varietät sind stets weiblichen Geschlechtes gewesen; 2. ein hochgelber Typus mit blasser Wellenzeichnung und schwarzen Augen; 3. ein blaßgelber Typus, ebenfalls mit blasser Wellenzeichnung und schwarzen Augen, außerdem aber mit deutlich grüner Tönung der gelben Körperpartien; und endlich 4. ein ausgesprochen grünelber Typus mit fahlgrauer Wellenzeichnung und schwarzen Augen. 1878 erscheint, wiederum in Belgien und ebenfalls als plötzliche Mutation unter gewöhnlich grünen Vögeln, eine prachtvolle, rein blau gefärbte Varietät, die leider damals in den nächsten Jahren wieder spurlos verschwand. Sie taucht aber 1910, diesmal in Nordfrankreich (Le Mans), offenbar durch einen identischen Mutationsvorgang wiederum auf, wobei es diesmal gelingt, sie weiter zu züchten. Sie hat sich seitdem als konstante und viel bewunderte Farbrasse über die ganze Welt verbreitet. Seit 1917/21 sind ferner eine ganze Anzahl neuer Farbenspielarten aufgetreten, von welchen die sog. Olivfarbenen (1919 in einer der großen Wellensittichzüchtereien von Toulouse, Südfrankreich), die Isabellen (1933 in England, 1934 in Australien), die Falben (1929 in der Schweiz, 1933 in Deutschland) und die echten Albinos (1931 in Deutschland, 1933 in England) wiederum als echte Mutationen meist nur in einem einzigen Exemplar in Erscheinung traten, während die sog. Weißen, Kobalt- und Mauvefarbenen, wie auch die sog. Graulügel-Varietäten ihre Entstehung lediglich der Kreuzung zwischen den schon vorhandenen gelben, blauen und olivfarbenen Ausgangsmutationen verdanken. Sie stellen also lediglich neue Kombinationsvarietäten dar. Alles in allem sind innerhalb der letzten 50 Jahre im ganzen 7—8 echte Farbmutationen beim Wellensittich aufgetreten. Die Zahl der äußerlich verschiedenen Varietäten, welche aus der Kreuzung derselben untereinander unter der Voraussetzung völliger Dominanz ihrer Merkmale herausgezüchtet werden kann, beträgt somit 512, was einen ungefähren Begriff davon geben dürfte, welche ungeheuer große Möglichkeiten der Farbrassenbildung

heute schon in unserem Wellensittichbestand enthalten sind.

Sehr frühzeitig, seit 1870, also kurz nach den ersten Massenimporten aus Australien, traten auch Degenerationsmerkmale auf, speziell die sog. Gefiederkrankheit, welche durch eine mangelhafte Ausbildung der Schwungfedern, Entpigmentierung der schwarzen Federfahnen und eine fortwährende Mauser charakterisiert ist. Neuerdings sind auch Alterationen in der Körpergröße, Schnabelmißbildungen usw. als erbliche Varianten bekannt geworden.

Wenn wir nun die Entstehung dieser Abänderungen der normalen Färbung, welche als Rassenmerkmale die beginnende Domestikation des Wellensittichs kennzeichnen, näher ins Auge fassen, so können wir bei allen feststellen, daß sie von einem spontan aufgetretenen, abgeänderten Individuum innerhalb einer gewöhnlichen Population ihren Ausgangspunkt genommen haben. Was ferner die besonderen Merkmale dieser Abänderungen anbetrifft, kann darüber hinaus die bedeutsame Feststellung gemacht werden, daß alle bisher beim Wellensittich im Zustande beginnender Domestikation aufgetretenen Farbvarietäten *auch in der freien Natur unter den wilden Vögeln* der eigenen oder verwandter Arten ein nicht gerade seltenes Vorkommnis bilden. So sind z. B. sowohl rein gelbe, als auch rein blaue, vereinzelt Individuen von sehr vielen Papageiarten aus freier Wildbahn bekannt geworden, die offenbar identische Mutationen zu den erstmals aufgetretenen gelben und blauen Wellensittichen darstellen. Die olivfarbene und gelbe Mutation ist vom Wellensittich selbst ebenfalls aus der Freiheit nachgewiesen. Die Isabell-, Falb- und Albino-Mutationen sind endlich bei den meisten Vogelarten im Freien relativ recht häufig anzutreffen. Es läßt sich somit feststellen, daß tatsächlich alle im Laufe der Domestikation beim Wellensittich aufgetretenen Farbenspielarten auch im Freien unter den Wildvögeln als relativ häufige Mutationen nachgewiesen werden können. Diese Feststellung gilt übrigens auch für andere Tiere, so hat S. V. H. JONES, 1923, bereits festgestellt, daß auch bei den Säugetieren die im Freien relativ häufig auftretenden Farbabweichungen vollständig mit den Farbrassen der verschiedenen Haustiere übereinstimmen; und der bekannte Genetiker BATESON kam schon 1894 auf Grund seiner Variationsstudien zum Schluß, daß die Variabilität bei den domestizierten Tieren nicht erheblich größer ist, als jene, welche bei den wilden Formen beobachtet werden kann. Aus alledem müssen wir zur Folgerung gelangen,

daß spezifische Domestikationswirkungen auf das Erbgut einer Art sich ebensowenig nachweisen lassen, wie eine direkte Beeinflussung desselben beim wilden Tiere durch die besonderen Bedingungen seiner Umwelt. Die Eigenart der Mutationen scheint überhaupt von allen Außenfaktoren unabhängig zu sein. Damit erfüllen sie aber alle Bedingungen, welche von DARWIN in seiner bekannten Selektionstheorie an die erblichen Varietäten gestellt wurden, so daß jene Theorie als Erklärungsprinzip der Evolution der Pflanzen und Tiere heute fester begründet erscheint denn je.

Das erbliche Verhalten der Farbenspielarten des Wellensittichs, an deren Aufklärung, neben zahlreichen Züchtern in Deutschland, England, Frankreich, Österreich und der Schweiz, namentlich auch Dr. DUNCKER in Bremen, der bekannte Forscher auf dem Gebiete der Genetik der Kanarienvögel, einen hervorragenden Anteil nahm, ist kurz folgendes¹:

Sowohl die gelbe als auch die blaue Mutation zeigt gegenüber der grünen Stammform einen einfachen rezessiven Erbgang. Der gelbe Vogel entstand aus dem grünen durch Mutation eines *Regulationsfaktors* Rn der normalen Melaninverteilung in der Feder, durch welche Mutation dieser Faktor in einen neuen Zustand Rp überging und durch dessen Einwirkung nur noch sehr wenig schwarzes Pigment in den Federzellen selbst gebildet wird. Die blaue Spielart verdankt ihre Entstehung dem vollständigen Ausfall des gelben *Lipochromfaktors* L , infolgedessen kein gelbes Pigment sich mehr bilden kann. Die weiße Varietät ist, wie schon erwähnt, ein Kreuzungsnovum, das als homozygoter, doppelrezessiver Phänotypus ($RpRp ll$) aus der Kreuzung Gelb ($RpRp LL$) \times Blau ($RnRn ll$) in der F_1 -Generation zu erwarten war. Die olivfarbenen Varietäten weisen einen intermediären Vererbungsgang auf, bedingt durch einen *Strukturfaktor* S , welcher die sog. Blaustruktur der Federzellen in eine indifferente Weißstruktur verändert. Die Heterozygoten der Oliv-Reihe (Ss) sind deshalb anders gefärbt, als die Homozygoten (SS); erstere erscheinen dunkelgrün, letztere rein oliv. Bei der Kreuzung der Oliv-Vögel mit den gelben, blauen oder weißen Spielarten treten wiederum neue Kombinationsvarietäten auf,

¹ Zur Erleichterung des Verständnisses der nachfolgenden Ausführungen verweise ich speziell auf die am Schlusse angeführte Tabelle der bis heute nachgewiesenen Erbfaktoren des Wellensittichs hin.

von welchen z. B. in der Blaureihe die sogen. Kobalt-Vögel die Heterozygoten ($RnRn ll Ss$), die Grau- oder Mauve-Vögel die Homozygoten ($RnRn ll SS$) darstellen. Der Strukturfaktor S ist mit dem Lipochromfaktor L gekoppelt und zeigt in etwa 8% der Fälle einen Faktorenaustausch (crossing-over). Die sog. Graufügel-Varietät wurde erstmals von mir anfangs 1928 aus der sog. Maigrün- oder Jade-Varietät durch Kreuzung mit blauen und weißen Vögeln erzüchtet. Die maigrüne Spielart entspricht dem oben bereits erwähnten Typus 4 der gelben Farbenspielarten und ist bedingt durch eine nochmalige Mutation Rg des gleichen Faktors Rn , aus welchem auch der gewöhnlich gelbe Typus 3, d. h. Rp , entstand. Rg bewirkt eine schwächere Melaninbildung in der Feder als Rn , aber eine stärkere als Rp . Es bilden also die drei Farbrassen: Wildvogel—Graufügel—Gelb eine sog. multiple Allelomorphenreihe ein und desselben Faktors miteinander. Eine weitere Allelomorphenreihe ist gegeben durch die Varietäten: Wildvogel—Isabell—Albino. Bei dieser mutierte der sog. *Oxydationsfermentfaktor* O der normalen Pigmentbildungsreaktion „Ferment-Chromogen“ des Melanins in die Allele $On—Oi—o$. Kennzeichnend für die Isabellen und echten Albinos ist, daß sie eine geschlechtsgebundene Vererbung aufweisen, wie eine solche von anderen Vögeln, z. B. den Isabell- oder Cinnamon-Kanarienvögeln, schon seit langem bekannt ist. Der Faktor O muß also im Geschlechtschromosom X gelegen sein. Was endlich die erst ganz neulich von mir analysierten Falben¹ anbetrifft, so sind sie sehr wahrscheinlich aus einer Mutation des *Chromogenfaktors* C der Pigmentbildungsreaktion „Ferment-Chromogen“ des Melanins entstanden. Das normale Cm des Melanins scheint hier in einen Zustand Cf übergegangen zu sein, infolgedessen statt des schwarzen Melanins nur eine braune Stufe desselben gebildet wird. In der Tat wird diese Annahme z. B. durch die Kreuzung Albino ($CmCm oo$) \times Falb ($CfCf oo$) bestätigt, die lauter uniform grün gefärbte F_1 -Nachkommen ($CmCf oo$) ergeben hat.

(Fortsetzung folgt.)

¹ Diese neueste Farbenspielart des Wellensittichs sieht äußerlich fast genau gleich aus wie die Isabellen; da sie aber sowohl morphologisch als auch genetisch von diesen verschieden ist, wurde die Bezeichnung „Falben“ von mir in Vorschlag gebracht, um sie von den Isabellen zu unterscheiden.