

Über die Haar-Grundfarben beim Jagdhund und ihre genetischen Beziehungen zum Nasen- und Irispigment.

Von **A. L. v. Steiger**, Frankfurt a. M.

Die vorliegende Mitteilung stellt einen Versuch dar, die bisher veröffentlichten Untersuchungsergebnisse zur Genetik der Pigmenteigenschaften bei Jagdhunden ohne Wildfarbe (Pointer, Spaniel, Setter, Teckel) unter Verwendung von fremden wie eigenen züchterischen Beobachtungen und von kritisch gesichteten Angaben aus dem kynologischen Schrifttum nach einheitlichen Gesichtspunkten zusammenzufassen.

Unter I. werden die genetischen Zusammenhänge zwischen den Haar-Grundfarben: schwarz, braun, orangegelb und rot, d. h. den Farben, die nach Abstraktion von etwa am Tier vorhandenen Zeichnungsmerkmalen (recessive *tan*-Zeichnung und Weißzeichnung¹, letztere oft verbunden mit dominanter Schimmelung oder Tüpfelung) als Grundlage der Färbung übrig bleiben, an Hand der von C. C. LITTLE (1914) unter Hinweis auf die Nagetiergenetik benutzten Allelomorphen *B*, *b* (*B* = Black pigment) und *E*, *e* (*E* = Extension of black pigment) behandelt werden, wie es auch N. A. ILJIN (1931) in seiner an dieser Stelle mitgeteilten Untersuchung über die Genetik des Dobermann-Pinschers getan hat. Und zwar soll dies zunächst ohne Rücksichtnahme auf die bei den drei nichtschwarzen Grundfarben außerordentlich reiche Farbtonskala und ohne Berücksichtigung der noch ganz ungeklärten genetischen Beziehungen zwischen Haar-Grundfarbe, Nasen- und Irispigmentierung (Augenfarbe) geschehen, auf die erst in einem zweiten Abschnitt näher eingegangen wird.

I. Die Genetik der wichtigsten bei Jagdhunden auftretenden Haar-Grundfarben: schwarz, braun, orangegelb und rot.

Der Züchter spricht von rotblütigen oder schwarzblütigen „Hunderassen“ oder Stämmen innerhalb einzelner Rassen, je nachdem ob Tiere mit roter Grundfarbe in ihnen vorkommen oder nicht. Von den doppelrecessiven, gelb über orangegelb bis „golden“ gefärbten *bbee*-Tieren, die gelegentlich von ihm auch als „rot“ bezeichnet werden (z. B. „Rotschimmel“ bei den

deutschen Cocker-Spaniels), sollen nachfolgend aber nur solche Tiere als von genotypisch echt roter Farbe unterschieden werden, die den Faktor *B* für schwarzes Haarpigment führen und als aufgehellte schwarze Hunde aufzufassen sind. Ihre Grundfarbe kann phänotypisch von dunkelmahagonirot zu orangegelb, ja gelegentlich bis zu gelb reichen.

Die großen Schwierigkeiten, die sich der Isolierung und züchterischen Stabilisierung rotblütiger Stämme, z. B. in den Anfängen der englischen Zucht roter Cocker-Spaniels zu Beginn des 20. Jahrhunderts, entgegenstellten, sind in kynologischen Kreisen allgemein bekannt¹. Sie lassen sich genetisch nur dann verstehen, wenn man voraussetzt, daß an dem Zustandekommen der echt roten Farbe eine Reihe von recessiven Modifikationsgenen beteiligt ist, die einzeln keinen sichtbaren Einfluß ausüben, aber gehäuft die sonst schwarze Grundfarbe bestimmter Genotypen zu Rot zu verdünnen vermögen.

Einer zunehmenden Häufung dieser an sich schwach wirksamen recessiven Intensitätsfaktoren, die nachfolgend mangels ausreichender Einsicht in die Verhältnisse durch die provisorischen Symbole (*m*) bis (((*m*))) angedeutet werden soll, entspricht eine gesteigerte Rotblütigkeit, die sich darin zu erkennen gibt, daß eine zunehmende Zahl von Genotypen des bifaktoriellen Grundschemas, die *B* und *e* zugleich enthalten, von der echt roten Grundfarbe erobert werden.

¹ Vgl. z. B. bei H. S. LLOYD: The popular Cocker-Spaniel, 3th Ed., London 1933, S. 92: „Seemingly red is the most difficult and elusive colouring to perpetuate. Frequently reds are produced from the mating of two self-coloured specimens, and will turn up occasionally though in small numbers, in the litters where both sire and dam were blacks. Since the first edition of this book (1924) was published, however, Reds have become much more easily produced, thanks in a great measure to imported American and Canadian blood, and to-day it is more the exception than the rule to produce from two red parents colours other than those of the parents“ und als Zitat nach R. DE C. PEELE: „The colour seems to crop up when least expected in a very mysterious way and to disappear again just as suddenly when you attempt to perpetuate it.“ Vgl. z. B. auch die Aufsätze von W. CALVERT und E. E. TODD in The Red and Golden Cocker-Spaniel Club, Commemorative Year Book 1928 bis 1934, die manche interessante Angabe enthalten.

¹ Einer dominanten Weißzeichnung begegnet man bei den hier behandelten Jagdhunderassen nur in einzelnen kurzhaarigen Dachshundstämmen, bei den sogenannten Tigerteckeln, die J. ANKER I. c. näher behandelt hat.

Tabelle 1. Die genetischen Beziehungen zwischen den Haar-Grundfarben bei Jagdhundrassen in ihrer Abhängigkeit vom Grade der Rotblütigkeit: (*m*) bis (((*m*))); (*M*) = Schwarzblütigkeit.

Blütigkeit	(<i>M</i>)	(<i>m</i>)	((<i>m</i>))	(((<i>m</i>)))	((((<i>m</i>))))
Englisch-Setters Deutsche Pointers Deutsche Jagdspaniels Springer-Spaniels	_____				
Amerik. Pointers	_____				
Rotblütige englische Cocker-Spaniels bis ca. 1920		_____	-----		
Rotblütige amerika- nische Cocker-Spa- niels Rotblütige englische Cocker-Spaniels seit ca. 1930			_____	-----	
Irish- } nur <i>B<i>B</i>e</i> - Setters } Tiere			_____	----- ?	
Langhaar-Teckel				_____	_____
Kurzhaar-Teckel				-----	_____
<i>bbee</i>	orangegelb	orangegelb	orangegelb (verwaschen)	orangegelb (verwaschen)	orangegelb (verwaschen)
<i>Bbee</i>	schwarz	rot	rot	rot	rot
<i>BBee</i>	schwarz	schwarz	rot	rot	rot
<i>BbEe</i>	schwarz	schwarz	schwarz	rot	rot
<i>BBEe</i>	schwarz	schwarz	schwarz	schwarz	rot
<i>bbEe</i>	braun	braun	braun (verwaschen)	fehlfarben	fehlfarben
<i>bbEE</i>	braun	braun	braun	braun	braun (meist verwaschen)
<i>BbEE</i>	schwarz	schwarz	schwarz	schwarz	schwarz (oft rotstichig)
<i>BbEE</i>	schwarz	schwarz	schwarz	schwarz	schwarz

Die Tabelle 1, in der die wesentlichen Forschungsergebnisse von C. C. LITTLE (1914), W. M. BARROWS u. J. McI. PHILLIPS (1915), J. ANKER (1925) und A. L. v. STEIGER (1934) verwertet sind¹, ist so angeordnet, daß in ihr von links (Schwarzblütigkeit) nach rechts zu der Grad der Rotblütigkeit bei den angeführten, bis heute allein eingehender untersuchten Jagdhunderassen ohne Wildfarbe zunimmt. Die Einteilung der Tabelle ist insofern unbefriedigend, als sie bei erstem Zusehen den Eindruck erweckt, als handle es sich um streng unterschiedene Stufen von Rotblütigkeit, während in Wirklichkeit Übergänge vorhanden sind, wie auch keine starre Grenze zwischen Schwarz- und Rotblütigkeit bestehen kann, was sich aus der Natur der Verhältnisse von selbst ergibt. Denn mit dem Auftreten intermediärer Typen muß bei einer im Grad der Ausbildung von polymeren oder homomeren Modifikatoren mit-

bedingten Eigenschaft, wie sie die Rotblütigkeit nach obiger Auffassung darstellen soll, von vornherein gerechnet werden. Es kommen tatsächlich bei den verschiedenen Rassen nicht nur Welpen, sondern auch ausgewachsene Tiere vor, die offensichtlich an einer „Grenze“ zwischen je zwei dieser aus Gründen der Darstellung angenommenen Stufen zu stehen scheinen, was sich besonders deutlich bei langhaarigen roten Tieren durch „rußigen“ Anhauch oder schwarze „Wolkung“ des Haarkleides bemerkbar machen kann. Solche unreine Färbungen, die beide auf dem Auftreten von nicht ganz zu rot aufgehellten Haaren beruhen, bei denen somit mindestens die Spitzen noch schwarz sind, wurden in früheren Zeiten beim Irish-Setter oft beobachtet, und sie werden heute noch besonders häufig beim *BBEe*-Typus in der relativ jungen Zucht langhaariger roter Teckel angetroffen, die im großen und ganzen immer noch relativ etwas schwarzblütiger sind als das Gros der Kurzhaar-Teckel, da erstere wohl, wie es

¹ Siehe Literaturverzeichnis auf S. 271.

ANKER annimmt, erst in verhältnismäßig junger Zeit durch Einkreuzung von schwarzblütigen Cocker-Spaniels aus den roten Kurzhaarstämmen herausgezüchtet worden sind.

Es werden aber auch einzelne Tiere vorkommen müssen, die zwar von rotblütigen Eltern einer umschriebenen Stufe der Rotblütigkeit abstammen, aber trotzdem infolge zufälliger Häufungen von recessiven bzw. von immer noch gleichzeitig bei den Eltern vorhandenen dominanten Modifikatoren bedeutend rot- bzw. schwarzblütiger ausfielen als diese. Solche Hunde werden sich phänotypisch hinsichtlich der Haar-Grundfarbe so verhalten, als gehörten sie in eine der jeweils benachbarten Kolonnen der Tabelle 1. Sie sind verschiedenen Forschern bei der Auswertung ihrer Unterlagen (Zwingeraufzeichnungen, Zuchtbücher) wiederholt als Ausnahmen begegnet und bezüglich ihrer Abstammung meist angezweifelt worden, da sie sich nicht in das jeweils aufgestellte, streng bifaktorielle Vererbungsschema einordnen ließen. So waren z. B. BARROWS u. PHILLIPS bei der genetischen Analyse ihres Cocker-Spaniel-Materials aus amerikanischen, rotblütigen Stämmen bereit, das Auftreten eines einzelnen braunen bE -Welpen aus der Paarung Rot \times Rot auf einen unbemerkt gebliebenen Fehldeckakt zurückzuführen, weil ihr Schema keinen freien Platz für rote Tiere mit dem Gen E in der Erbformel aufwies (vgl. Tabelle 1 unter $((m))$). Verfasser hat sich jedoch aus englischen Spezialzuchten roter Cocker-Spaniels vergewissert, daß auch dort wiederholt aus der Paarung roter Tiere vereinzelte braune Welpen gefallen sind, was ohne weiteres daraus zu verstehen ist, daß in solchen Fällen wenigstens das eine rote Elterntier zu den gelegentlich schon vorkommenden Hunden gehörte, die bereits die $((m))$ -Stufe der Rotblütigkeit erreicht hatten, auf welcher dem Genotypus $BbEe$ phänotypisch nicht mehr, wie es BARROWS u. PHILLIPS für die praktische Gesamtheit ihrer Tiere mit Recht annahmen, die schwarze Grundfarbe entspricht, sondern bereits das Rot der betreffenden rechten Nachbarkolonne der Tabelle 1 unter $((m))$.

Während es sich bei dem roten Elterntier des eben gebrachten Beispiels um einen für den roten Cocker-Spaniel überdurchschnittlichen Grad von Rotblütigkeit handelte, sind bei den Kurzhaarteckeln immer wieder vereinzelte Fälle von unterdurchschnittlicher Rotblütigkeit, also relativer Schwarzblütigkeit, beobachtet worden. Die Kurzhaarteckel gehören zwar in ihrer ganz überwiegenden Mehrzahl zur $((m))$ -Stufe, so

daß bei ihnen die $BBEe$ -Tiere im allgemeinen rot sind. Gelegentlich finden sich aber noch schwarze $BBEe$ $((m))$ -Tiere, die bei Paarung unter sich rote BBe $((m))$ -Tiere oder sogar — infolge einer prinzipiell möglichen Zufallshäufung der recessiven Modifikatoren — auch wieder normale rote $BBEe$ $((m))$ -Teckel ergeben können. Schon ANKER, welcher im Anschluß an A. L. HAGEDOORN (1912) der Deutung seines Materials die Annahme eines dominanten Faktors für Rot zugrunde gelegt hatte, der epistatisch über Schwarz wirkend gedacht wurde, war solchen Fällen begegnet, und er war durch sie zur Diskussion eines zweiten „recessiven“ Rot beim Teckel geführt worden, worin ihm u. a. vor allem L. PLATE (1929) gefolgt ist, der eine kleine Liste von solchen eingetragenen roten, aber ausnahmsweise beiderseitig von schwarzen Elterntieren abstammenden Teckeln bringt, die sich noch bis in die Gegenwart hinein fortsetzen ließe. Die Tatsache, daß ANKER in formal einwandfreier Weise mit seinem dominanten Faktor für Rot die bei der überwiegenden Mehrzahl der Teckel vorliegenden Beziehungen zwischen Genotypus und Farbe deuten konnte, ist daraus zu verstehen, daß auf der höchsten Stufe der Rotblütigkeit der stark recessive Genkomplex: e $((m))$ epistatisch über die Komplexe für Schwarz (bzw. Braun): BBE , BB und BbE (bzw. bbE) wirkt und dadurch die Existenz eines einzelnen dominanten Gens für Rot vortäuscht.

Es dürfte sich in Anbetracht der herrschenden Wirrnis in den von den verschiedenen Autoren benutzten Faktorenbezeichnungen empfehlen, an dieser Stelle einen näheren Hinweis auf die Beziehungen einzuschalten, die zwischen den vom Verfasser im Anschluß an LITTLE gebrauchten Gensymbolen und den früher von ANKER und PLATE angewandten Bezeichnungen bestehen. Von letzteren Forschern wird an Stelle von $B = \text{Black}$ das Symbol A und an Stelle von e $((m))$ das Symbol $B = \text{Rot}$ gesetzt, das mit R von W. K. HIRSCHFELD (1933) der Bedeutung nach wohl übereinstimmt, da es sich auch bei den von ihm in dieser Zeitschrift behandelten Terrier-Rassen wie bei den Kurzhaarteckeln um Vertreter der höchsten unter den in der Tabelle 1 angeführten Stufen der Rotblütigkeit handeln dürfte. Den vier homozygoten Erbformeln für den $((m))$ -Grad der Rotblütigkeit (Kurzhaarteckel): $BBEe$ (Schwarz), BBe (Rot), $bbEe$ (Braun) und bbE (Orangegeb) entsprechen somit bei ANKER und PLATE in derselben Reihenfolge: $AAbb$, $AABB$, $aabb$ und $aaBB$. Der Auffassung von PLATE, daß die Faktorenbezeichnungen, die ANKER und er selbst anwenden, aus Prioritätsgründen den Vorzug vor den von LITTLE unter Hinweis auf die Nagetiergenetik eingeführten Gensymbolen verdienen, kann man sich, auch abgesehen von dem Gesagten, schon deshalb nicht ganz anschließen, weil bereits A. LANG (1910), der als erster Autor die Genetik der Haarfarben

beim Hund auf mendelistischer Grundlage experimentell behandelt hatte, den Buchstaben *B* in der deutschsprachigen, den Hund betreffenden Literatur als Symbol an einen Haarfaktor vergeben hatte, und zwar entspricht *b* von LANG dem Faktor für recessive Weißzeichnung *s* = piebald spotting (*S* = Self or solid coat colour¹) der amerikanischen Schule. Für die scheinbar „dominante“ rote Farbe beim Teckel hatte aber bereits H. L. IBSEN (1916) den als Beschränkungsfaktor für schwarzes Haar pigment aufgefaßten Faktor *R* eingeführt, der somit — rein vom Prioritätsstandpunkt aus beurteilt — zu Recht wieder bei HIRSCHFELD an Stelle des Symbols *B* (ANKER und PLATE) Verwendung fand.

Nach der oben niedergelegten Auffassung wirkt beim Entstehen der roten Grundfarbe immer mit der Faktor *B* für schwarzes Haar pigment, dessen volle Auswirkung jedoch durch die recessiven Genkomplexe beschränkt wird, sowie bei den höheren Graden der Rotblütigkeit auch noch der zweite Haarpigmentfaktor *E*, aber dieser nur in heterozygoter Form, da sein Allel *e* ja die Voraussetzung sine qua non für die rote Grundfarbe bildet. Die Frage nach der Dominanz oder Recessivität der roten bzw. schwarzen Grundfarbe, so wie sie bisher vor allem im Anschluß an H. L. IBSEN, ANKER und J. S. B. HALDANE gestellt wurde, erweist sich von dieser Basis aus beurteilt, als ein Scheinproblem, da immer recessive und dominante Faktoren zusammen an der Genese der roten Grundfarbe beteiligt sind, und daher je nach dem Genotypus der zur Zucht benutzten Elterntiere ein und dasselbe Schwarz oder Rot das eine Mal als „dominant“, das andere Mal als „recessiv“ in Erscheinung treten wird, wie aus den nachfolgenden — einfachsten — Beispielen für die (*m*)-Stufe hervorgeht:

Rot bzw. schwarz scheinbar dominant		Rot bzw. schwarz scheinbar rezessiv
a) rot	rot	schwarz
	$Bbee \times Bbee \rightarrow BBee$	
b) schwarz	schwarz	rot
	$BbEe \times \begin{cases} BBee \\ BBee \\ BbEe \end{cases} \rightarrow Bbee$	
c) braun	rot	schwarz
	$bbEE \times Bbee \rightarrow BbEe$	

Fast ein jeder Wurf aus der Frühzeit der englischen Rotzucht bei den Cocker-Spaniels, bevor es noch geglückt war, dieselbe auf der ((*m*))-Stufe zu stabilisieren², auf der erst die Reinzucht von roten *BBee*-Tieren möglich wird, ließe sich hier als Beispiel für einen der beiden Fälle unter a) oder b) anführen. Es soll aber

hier nur einem Falle zu b) und c) aus der europäischen Pointer-Zucht seiner Seltenheit wegen der Vorzug gegeben werden: Die genotypisch echtrote *Bbee*-Pointerhündin Blackfield Lass LOSH XXXIII 9666 von dunkelgelber Grundfarbe (schwarze Nase, dunkle Iris) fiel nach Eltern von schwarzer Grundfarbe, entsprechend Fall b). Nach dem braunen *bbEE*-Rüden Blackfield Boss LOF 21182 warf Lass nach freundlicher Angabe des Züchters, Herrn W. MARR, Berlin, mehrere Würfe, in denen immer „ungefähr die Hälfte der Welpen“ von schwarzer, die andere von brauner Grundfarbe war, entsprechend Fall c). Daß die Welpen beider Grundfarben tatsächlich in der Proportion 1:1 auftreten, folgt aus den dankenswerterweise von Herrn CH. HUGÉ, Brüssel, zur Verfügung gestellten genauen Zahlenangaben, wonach seine orange *Bbee*-Pointer-Hündin Flore L. O. F. 52035 in vier Würfen nach *bbEE*-Rüden von brauner Grundfarbe insgesamt 20 Welpen von schwarzer und 17 von brauner Grundfarbe geworfen hat, in guter Übereinstimmung mit der Erwartung von je 18,5 Welpen beider Grundfarben.

Es ist dem Verfasser kein Fall bekannt — auch bei LITTLE fehlt er —, wo zufälligerweise zwei Vertreter der in Zentraleuropa so seltenen und trotz ihrer nur dunkelgelben Grundfarbe als genotypisch echt rote Hunde anzusprechenden *Bbee*-Pointer miteinander gepaart worden wären. Vielleicht liegt dieser Fall bereits in der heutigen amerikanischen Pointerzucht oder in der dänischen Zucht der Hertha-Pointer verwirklicht vor, auf die T. MARCHLEWSKY hinweist, die aber dem Verfasser unbekannt sind. Eine solche Züchtung müßte laut Fall a) zu *BBee*-Pointers der (*m*)-Stufe, also zu Tieren von schwarzer Grundfarbe führen. Doch ist bei MARCHLEWSKY, dessen Arbeit von HIRSCHFELD, dem letzten Bearbeiter des Rot-Problems noch nicht berücksichtigt wurde, bereits eine Beobachtung mitgeteilt, die hierher gehören dürfte, trotz der sehr stark zu Gelb aufgehellten Grundfarbe der gemeinten genotypisch echt roten Tiere, für deren besonders auffällige Farbverdünnung wir erst am Ende des nachfolgenden zweiten Teils der vorliegenden Mitteilung eine wahrscheinliche Erklärung werden geben können. MARCHLEWSKY erwähnt, daß bei den Liptak-Schäferhunden der Tatra, die eine stark weißgezeichnete Jacke von gelber Grundfarbe besitzen, sich gelegentlich in den Würfen Welpen mit schwarzen Flecken, also Tiere von schwarzer Grundfarbe vorfinden. Nach Ansicht des Verfassers stellen die Liptak-Hunde, deren Trüffeln übrigens nach MARCHLEWSKY zwei unterschied-

¹ Dieses Element *S* ist nicht identisch mit *T* = Total (*t* = *tan*-Abzeichen) von IBSEN und ANKER.

² Siehe Fußnote S. 261.

lich schwarze Farbtöne zeigen können, eine Mischung von *bbee (m)*- und *Bbee (m)*-Tieren dar, wobei die letzteren — ähnlich wie es bei den amerikanischen orangegelb gefärbten Pointers der Fall ist — stark in der Minderzahl sind. Kommen nun einmal zufällig zwei dieser *Bbee (m)*-Tiere zusammen, so werden aus einer solchen Paarung auch schwarze *BBee (m)*-Welpen fallen müssen, wie es MARCHLEWSKY hervorgehoben hat, und zwar als Beispiel für das „recessive“ Schwarz des obigen Falles unter a), der — wie gesagt — jahrzehntelang bei den roten englischen (*m*)-Cocker-Spaniels der Anfangszeit die Regel darstellte¹.

Zur Abrundung der bisherigen Ausführungen seien noch Beobachtungen angeführt, die bei Paarungen von Hunden aus rotblütigen mit Tieren aus schwarzblütigen Stämmen gemacht wurden und die eindeutig zugunsten der Annahme von recessiven Modifikationsgenen sprechen. Kreuzt man rote Hunde mit braunen *bbEE*-Hunden von sattem, nicht recessiv verwaschenem Farbton aus *schwarzblütigen (M)*-Stämmen oder Rassen, so besitzen die F_1 -Nachkommen mit der Erbformel *BbEe* keine rote, sondern so gut wie immer schwarze Grundfarbe. Gelegentlich fallende F_1 -Welpen von meist verwaschener, brauner Grundfarbe weisen nur darauf hin, daß es sich bei dem jeweiligen roten Elterntier um keinen homozygoten *BB*-Hund, sondern um einen *Bb*-Hund gehandelt haben muß. Beobachtet oder in der kynologischen Presse beschrieben wurden folgende Rot \times Braun-Kreuzungen: Irish-Setter \times Pointer, Irish-Setter \times Deutsch-Langhaar, Irish-Setter \times Deutsch-Kurzhaar, Kurzhaarteckel \times (Schwarzblütiger) Cocker-Spaniel, Langhaarteckel \times (Schwarzblütiger) Cocker-Spaniel, Kurzhaarteckel \times Spitz, roter Cocker-Spaniel \times brauner Cocker-Spaniel aus schwarzblütigem Stamm. Nur die letzte unter den angeführten, seltenen Farbkreuzungen führt zu eintragungsberechtigten schwarzen Nachkommen, für die auch Beispiele im Zuchtbuch 1934 der deutsch-österreichisch-schweizerischen Spanielklubs unter den Eintragsnummern 526—530 C_2 figurieren.

Die Aufhebung der verschiedenen recessiven Komplexe für Rotblütigkeit durch den dominanten *E (M)*-Komplex der braunen Partner aus schwarzblütigen Stämmen oder Rassen äußert sich also phänotypisch darin, daß die rote Grundfarbe verschwindet, und daß solche F_1 -Nachkommen roter Hunde, mit der Erbformel *BbEe*, die schwarze Grundfarbe einer relativ

schwarzblütigeren Stufe aufweisen. Verf. kennt nur einen einzigen sicheren Fall, bei dem aus der Kreuzung: Irish-Setter \times Deutsch-Langhaar neben den üblicherweise beobachteten schwarzen Welpen auch solche von roter Grundfarbe gefallen sind. Er sieht darin einen Hinweis, daß auch beim braunen Deutsch-Langhaar einzelne Stämme existieren, in denen recessive Modifikationsgene für Rotblütigkeit angereichert sind, womit die Tatsache übereinstimmt, daß gerade beim Deutsch-Langhaar Hunde von ähnlich verwaschener, brauner Farbe vorkommen, wie sie die bei der Zucht der roten Kurzhaarteckel gelegentlich fallenden braunen Tiere, vor allem im Alter, gern zeigen.

Besonderes Interesse verdient die in England wiederholt erfolgte Kreuzung zwischen echt rotem *BBee ((m))*-Cocker-Spaniel und ganz gefärbtem orangegelbem *bbee (M)*-Cocker-Spaniel aus schwarzblütigem Stamme, die zum Erstauen der Züchter zu einem Wurf von schwarzer Grundfarbe führte. Auch hier erfolgt ein Rückschlag, und zwar in das schwarzblütige Grundschema der Tabelle 1, in welchem bereits dem *Bbee (M)*-Typus die schwarze Grundfarbe zukommt.

Abschließend sei noch — mit allem Vorbehalt — eine weitere Mitteilung aus englischen Züchtereinkreisen erwähnt, die sich leider mangels Eintragung ganzer Würfe in das englische Zuchtbuch einer Kontrolle entzieht, die aber zutreffendfalls für die Annahme einer recht beträchtlichen Anzahl von Modifikationsgenen sprechen müßte, welche an dem Zustandekommen der roten Grundfarbe beim Hund beteiligt sind. Es soll vorgekommen sein, daß rote Cocker-Spaniels, die aus verschiedenen, aber je in sich bereits rein züchtenden *BBee*-Stämmen stammten, bei Paarung miteinander trotzdem zu ganz schwarzen Würfen geführt haben. Diese Angabe ließe sich, wenn man die Möglichkeit der Verwechslung eines orangegelben *bbee (M)*-Tieres aus schwarzblütigem Stamm mit einem roten *BBee*-Hund als unwahrscheinlich ausschließt, nur dahingehend deuten, daß es in den betreffenden beiden Stämmen nicht die gleichen recessiven Modifikatoren gewesen sind, welche den übereinstimmend roten Phänotypus bedingten, sondern, daß es sich jeweils bei den beiden Elterntieren um unterschiedliche Zufallshäufungen von verschiedenen Gliedern einer umfangreichen polymeren Reihe gehandelt haben muß, wie es ja auch hinsichtlich der gleichfalls polymer bedingten Körperhöhe durch Zufall einmal möglich ist, daß — selbst bei bester Aufzucht und fehlender Inzucht — ein ganzer Wurf kleiner Hunde

¹ Siehe Fußnote auf S. 261.
Der Züchter, 8. Jahrg.

von stärker recessiven, relativ großen Eltern abstammt. Hier wäre auch auf die von MARCHLEWSKY allerdings mit Vorbehalt erwähnte Tradition zu verweisen, der zufolge beim heute auf Mahagonirot durchgezüchteten Irish-Setter früher öfters einzelne ganz schwarze Tiere in den Würfen lagen, was nach dem eben Gesagten durchaus glaubhaft und verständlich erscheint, zumal auch beim praktisch reinzüchtenden roten *BBee* (*m*)-Cocker-Spaniel unserer Tage immer wieder Welpen von schwarzer Grundfarbe aufzutreten pflegen.

II. Über die genetischen Zusammenhänge zwischen den Haar-Grundfarben, Augen- und Nasen-Farben.

Schon die bisherigen Ausführungen mußten den Eindruck hinterlassen, daß die Haarfarbe des Hundes ein noch wenig geklärtes Gebiet genetischer Forschung darstellt. Dieser Eindruck verstärkt sich, wenn man den Blick auf die Beziehungen richtet, die zwischen Haar-Grundfarbe, Augen- und Nasenfarbe bestehen, welche letztere übrigens, wie schon BARROWS u. PHILLIPS feststellten, stets mit der Grundfarbe der Fußballen übereinstimmt, so daß die Ballenfarbe weiterhin keine Erwähnung mehr zu finden braucht.

Die nachfolgende Darstellung bezieht sich zunächst allein auf die Zusammenhänge, welche bei den in der Tabelle 1 aufgezählten schwarzblütigen Jagdhundrassen zur Beobachtung gelangen. Ihr Ausgangspunkt ist durch die Angaben von BARROWS u. PHILLIPS bestimmt, die die allgemeinen, den Züchtern schon bekannten empirischen Zusammenhänge zwischen den drei Gebieten der Pigmentierung für den Spaniel in zutreffender Weise zusammengefaßt haben. Übereinstimmend mit diesen Autoren kann festgestellt werden, daß Jagdhunde von schwarzer Haar-Grundfarbe zwar alle überhaupt vorkommenden Schattierungen der Irisfarbe¹ von ganz dunkelbraun („Schwarz“ der Züchter) über braun bis gelb („Geierauge“) aufweisen können, aber dabei stets eine schwarzpigmentierte Nase (Trüffel) haben. Tiere von brauner Haar-Grundfarbe zeigen dagegen immer eine relativ hell gefärbte Iris, deren Farbton zwischen (rötlich-)haselbraun und gelb schwanken kann, aber nie dunkler, sondern bestenfalls nur um eine geringfügige Nuance heller ist als das Braun des Haar-

kleides. Auch die Nase ist bei braunen Hunden immer aufgehellt; ihre Farbe kann alle Übergänge von braun bis zu (bräunlich-) fleischfarben erkennen lassen. Orangelgelbe *bbee*-Tiere jedoch können sowohl eine fast dunkelbraune, wie auch eine beträchtlich aufgehellte, dann meist extrem hellgelbe Irisfarbe besitzen, womit in derselben Reihenfolge jeweils eine tiefschwarze bis schwärzlichfleischfarbene oder eine gelbliche bis ganz fleischfarbene Nase verbunden ist. Diese Feststellung ist deshalb zu betonen, weil einige Autoren die zutreffende Beschreibung der Pigmentzusammenhänge durch BARROWS u. PHILLIPS übersehen zu haben scheinen, als sie annehmen, man dürfe von einer schwarzen Trüffel und von dunklen Augen mit Sicherheit auf die Anwesenheit des Faktors *B* in der Erbformel von orangegelben Hunden schließen, von einer aufgehellten Nase und Iris aber auf seine Abwesenheit, eine Ansicht, die zwar LITTLE in seiner grundlegenden Arbeit über den Pointer vertreten hatte, die aber keineswegs den Tatsachen entspricht. Vielmehr gibt es bei den Spaniels und Laufhunden orangegelb gefärbte *bbee*-Tiere, die rein züchten, mit braunen *bbEE*-Hunden gepaart keine schwarzen, sondern nur braune Nachkommen bringen und doch eine schwarze Trüffel in Verbindung mit sattbraunen Augen zeigen.

Der Zuchtbuchführer der Fachschaft Englische Vorstehhunde im R. D. H., Herr Notar B. MÜLLER, hatte auf Anfrage die Freundlichkeit, diese Feststellung auch für den Pointer aus seiner reichen Erfahrung zu bestätigen. Die überwiegende Mehrzahl der P-Cocker-Spaniels von orangegelber Haar-Grundfarbe, von denen 76 F_1 -Welpen von gleichfalls orangegelber Grundfarbe aus 15 Orange \times Orange-Paarungen in die zwanzig Jahressbände *G* bis *A*₂ des Spaniel-Zuchtbuches zur Eintragung gelangten, besaß sicherlich schwarze Trüffel und dunkle Augen, da kein ernsthafter Züchter (sondern höchstens einmal ein unorientierter Liebhaber) die beim Cocker-Spaniel verpönten, aufgehellten Tiere zur Weiterzucht verwendet oder gar miteinander paart¹. Bemerkenswert in diesem Zusammenhänge ist der Nachweis eines orangegelben Cocker-Spaniels mit dunklen Augen und schwarzer Trüffel, der beiderseitig von braunen Elterntieren mit relativ heller Iris und aufgehellter Nase, also sicherlich von Tieren ohne *B*, abstammt; es handelt sich um den orange Rüden

¹ Gemeint ist stets der Gesamteindruck, den das Auge bei guter Beleuchtung und kleiner Pupille auf den Beobachter macht; dabei kommt der Farbe der mittleren Iriszone eine besondere Bedeutung zu. Auf Feinheiten der Irispigmentierung hier einzugehen, erscheint dem Verfasser verfrüht.

¹ Siehe auch bei H. S. LLOYD l. c.: „Lemon roans were in considerable vogue for a while, but with this colouring there is always a tendency to flesh-coloured noses and light eyes.“

65 V.¹ Aus dieser Beobachtung folgt, daß beim Hunde ein für jeden auf dunkle Augen seiner Tiere bedachten Züchter besonders wichtiger Pigmentfaktor übersehen worden ist, von dem hier — bis auf weiteres heuristisch — angenommen werden soll, daß er im gleichen Chromosom lokalisiert ist wie *E*, da sonst, d. h. ohne Vorliegen einer Koppelung, seine bisherige Nichtbeachtung kaum zu erklären wäre:

Tabelle 2. Das trifaktorielle Vererbungsschema mit Koppelung für Haar-Grundfarbe, Augen- und Nasenfarbe in schwarzblütigen Jagdhundstämmen.

B = „Black“ pigment, schwarze Haar-Grundfarbe und Nase.

b = Nicht-Schwarz.

E_r = „Extension“ of black².

e_r = Restriction of black (Non-extension).

F = dunkles Auge und schwarze Nase.

f = „fahl“, helles Auge und aufgehellte Nase.

B oder *E_rF* bedingen schwarze Haar-Grundfarbe und Nase.

Wirksamkeit in bezug auf die Augenfarbe:

$$\widehat{E_r F} > F > E_r > B.$$

$$\widehat{E_r f} \text{ epist. } > \widehat{e_r F}$$

Erbstruktur	Haar-Grundfarbe
<i>b E_rF</i>	schwarz
<i>b E_rf</i>	braun
<i>b e_rF</i>	orange gelb
<i>b e_rf</i>	fahl orange gelb
Nasenfarbe	Augenfarbe
schwarz	sehr dunkel
aufgehellt	relativ hell
schwarz	dunkel
stark aufgehellt (fleischfarben)	sehr hell

(*bb e_rF e_rf* — Heterozygoten sind manchmal intermediär.)

Diese Übersicht läßt erkennen, daß ein trifaktorielles Schema mit Koppelung bereits ausreicht, um die wesentlichen Zusammenhänge zwischen den drei behandelten Gebieten der Pigmentierung genetisch zu erfassen. Zugleich aber drängt sich bei ihrer näheren Betrachtung die Frage auf, ob nicht mit gleichem Recht an Stelle der in Tabelle 2 figurierenden Reihe: *E_rF* — *E_rf* — *e_rF* — *e_rf* eine Serie multipler Allelomorphen: *E^D* — *E* — *eⁱ* — *e* (W. E. CASTLE) hätte gesetzt werden können, die be-

¹ Alle Eintragsnummern ohne nähere Angaben betreffen die schon oben erwähnten Spaniel-Zuchtbücher.

² Um der Reduktion in der Bedeutung des Faktors *E* des bifaktoriellen Schemas durch die Einführung des mit ihm gekoppelten Faktors *F* Rechnung zu tragen, wurde oben dem Symbol das Suffix *r* (= reduziert) angehängt, welches im Text die Unterscheidung von *E*, *E_r* und *E^D* ermöglicht.

kanntlich beim Kaninchen als mit Gewißheit nachgewiesen gilt (entsprechend bei H. NACHTSHEIM, der andere Symbole benutzt: *B_e* — *B* — *b_j* — *b*). Gegen eine solche, vom Verf. selbst eine Zeitlang erwogene Substitution — Monomerie und feste Koppelung ohne Austausch sind ja nicht zu unterscheiden — sprach aber von vornherein der Umstand, daß die Annahme eines dominant zur Wildform *E* mutierten Gens *E^D* beim Hunde aus denselben Gründen hätte befremdend wirken müssen, die schon NACHTSHEIM l. c. für das Kaninchen entwickelt hat. Entscheidend jedoch war das Auffinden zweier züchterisch zuverlässiger Fälle von ungewöhnlicher Farbvererbung beim Cocker-Spaniel, die sich am einfachsten auf der Basis eines Faktorenaustausches deuten lassen, wie ihn das trifaktorielle Schema in der obigen Fassung erwarten läßt, falls keine absolute Koppelung zwischen *E_r* und *F* besteht:

1. Beispiel für den Faktorenaustausch:

$$\widehat{E_r f e_r F} \rightarrow \widehat{E_r F e_r f} \quad P$$

Generation:	<i>P</i>	
Zuchtbuchnummer:	♀ 382 S	♂ 161 Y
Erbformel:	<i>bb e_r f e_r f</i>	× <i>bb E_r f e_r F</i>
Grundfarbe:	orange gelb	braun
Nase:	aufgehellt	aufgehellt
Iris:	hell	relativ hell
	<i>F₁</i>	
	4 <i>B₂</i> , 6—8 <i>B₂</i>	5 <i>B₂</i>
	→ <i>bb E_r f e_r f</i>	+ <i>bb E_r F e_r f</i>
	braun	schwarz
	aufgehellt	schwarz
	relativ hell	dunkel

2. Beispiel für den Faktorenaustausch:

$$\widehat{E_r F e_r f} \rightarrow \widehat{E_r f e_r F} \quad P$$

Generation:	<i>P</i>	
Zuchtbuchnummer:	♀ 275 P	♂ 154 M ¹
Erbformel:	<i>bb e_r F e_r f</i>	× <i>bb E_r F e_r F</i>
Grundfarbe:	orange gelb	schwarz
Nase:	schwarz	schwarz
Iris:	dunkel	dunkel
	<i>F₁</i>	
	(16 Welpen)	(13 Welpen)
	→ <i>bb E_r F e_r F</i>	+ <i>bb e_r F e_r F</i>
	od. <i>bb E_r F e_r f</i>	od. <i>bb e_r F e_r f</i>
	schwarz	orange gelb
	schwarz	schwarz
	dunkel	dunkel

Eine *F₁*-Hündin von schwarzer Grundfarbe wurde mit einem Rüden von orange gelber Grundfarbe rückgekreuzt:

¹ Bei Zuerteilung der bifaktoriellen Erbformel *BbEe* an den Rüden 154 M, wie es bei v. STEIGER l. c. geschehen ist, entspräche das vollständige Fehlen von *F₁*-Nachkommen mit brauner Grundfarbe bereits einer dreifachen mittleren Abweichung von der Erwartung.

Generation:	F_1	P
Zuchtbuchnummer:	♀ 72 T	♂ 336 V
Erbformel:	$bb\overline{E_r}F_e\overline{f}$	$\times bbe_r\overline{F_e}F$
Grundfarbe:	schwarz	orange-gelb
Nase:	schwarz	schwarz
Iris:	dunkel	dunkel
	F_2 (aus $F_1 \times P$)	
	96 Y	97—98 Y (♂ + ♀)
→	$bb\overline{e_r}F_e\overline{f}$	+ $bb\overline{E_r}F_e\overline{F}$
	orange-gelb	braun
	schwarz	aufgehellt
	dunkel	relativ hell

Es liegen noch andere Beobachtungen vor, die mit einiger Berechtigung als Beispiele für einen sicher nicht häufig eintretenden Faktorenaustausch hätten angeführt werden können, falls sie sich nicht einer weiteren Nachprüfung entzogen hätten. Auf ihre Wiedergabe an dieser Stelle sei daher, auch aus Platzrücksichten, mit einer einzigen Ausnahme verzichtet.

In der Vergangenheit ist zu wiederholten Malen eine Einkreuzung von Pointer-Blut in die alten deutschen Stämme der Kurzhaar-Vorstehende von brauner Grundfarbe erfolgt. Dabei könnte auch der Genkomplex e_rF Eingang gefunden haben, so daß die Vermutung nicht von der Hand zu weisen ist, daß beim heute wieder rein gezüchteten Deutsch-Kurzhaar noch vereinzelte $bbE_r\overline{f}$ e_rF -Heterozygoten vorkommen werden, bei denen gelegentlich ein Faktorenaustausch, wie oben unter 1. angegeben, erfolgen könnte. Da eventuell auftretende Welpen von schwarzer Grundfarbe nicht eintragungsberechtigt wären, dürfte von dem Zuchtbuch natürlich keine Auskunft darüber erwartet werden, ob tatsächlich von Zeit zu Zeit bei dem heute im größten Ausmaße verbreiteten Deutsch-Kurzhaar solche schwarzen Hunde gefallen sind oder nicht. Von Züchtern war gleichfalls im allgemeinen keine Aufklärung zu erhoffen, da sie durch die öffentliche Bekanntgabe von derartigen „unmöglichen“ Zwingerprodukten mit schwarzer Grundfarbe Gefahr laufen müßten, ihre Zucht als nicht rasserein zu kompromittieren. Diese Überlegungen führten zu einer direkten Anfrage an den Schriftführer der Fachschaft Deutsch-Kurzhaar im R. D. H., den bekannten Jagdkynologen, Herrn v. DÖHN, der ohne Reserve und vor allen Dingen kritisch auf sie einging, wofür ihm auch an dieser Stelle verbindlichst gedankt sei. Auszugsweise sei nachfolgend der wesentliche Inhalt der erhaltenen Auskunft wiedergegeben:

„Was ich darüber sagen kann, ist folgendes: Am 5. Dezember 1921 ließ ich meine braune Kurzhaar-Hündin Werra-Schellenturm 151 W von dem gleichfalls braunen Kurzhaar-Rüden Vero-Schellenturm 1693 U belegen. Damals herrschte

Hundesperre, also wurde die Hündin niemals von der Leine gelassen. Fünf Tage nach dem Belegen brachte ich sie allerdings zu einem Bauern auf meiner Jagd, wo sie im geschlossenen Gehöft gehalten wurde. Die Hündin warf am 4. Februar 1922 vier braune Rüden und einen Schwarzsimmel, der sich zu einem typisch aussehenden Deutsch-Kurzhaar entwickelte, leider aber später einging. Das Belegen geschah ziemlich spät, am 13. Tag nach dem ersten Färben. Ich weiß nicht, ob sechs Tage später ein zweiter Deckakt erfolgen konnte, und ob ein Welpe aus diesem verspäteten Deckakt mit den übrigen zugleich gewölft worden wäre? Die sehr zuverlässigen Leute, welche meine Hunde damals aufzogen, versicherten, daß eine versehentliche Superfötation vollkommen ausgeschlossen sei.

Auffallenderweise schrieb mir etwa ein Jahr später ein Kurzhaarzüchter, daß er aus einer Schellenturm-Hündin nach Vero-Schellenturm — beinahe die gleiche Blutverbindung wie die von meiner Paarung — ebenfalls einen Wurf mit einem Schwarzsimmel gehabt hat. Damals wurden mir noch ein paar Fälle berichtet — ich habe leider den Briefwechsel nicht zur Hand.“

Die Tatsache, daß der als anerkannter Richter der Rasse besonders kompetente Gewährsmann den ersten der in Frage stehenden Welpen von schwarzer Grundfarbe als typisch bewertet, sowie die Feststellung, daß der Schwarzsimmelwelpen am normalen Wurftermin lebensfähig zur Welt kam und zudem die beim Deutsch-Kurzhaar weitverbreitete, *recessive* Weißzeichnung (verbunden mit der dominanten Schimmelung) aufwies, ließen sich im Verein mit den sonstigen positiven Punkten des Zitats gegen die vielleicht allzu vorsichtige Annahme einer Superfötation anführen. Der Fall schien im hier behandelten Zusammenhang jedenfalls einer Erwähnung wert, zumal er eine Vorstellung von den Schwierigkeiten vermittelt, die einer wissenschaftlichen Verwertung von Züchtergebnissen aus der kynologischen Praxis in der Regel im Wege stehen und die bei den beiden oben gebrachten, als zuverlässig bezeichneten Beispielen nur dank einer Verknüpfung besonders günstiger züchterischer Umstände fortfielen.

Außer durch züchterisch einwandfreie, auch zahlenmäßig stichhaltige Beispiele für einen erfolgten Faktorenaustausch müßte sich das trifaktorielle Schema durch den Nachweis z. B. eines viel zur Zucht herangezogenen $BbE_rFE_r\overline{f}$ -Rüden von schwarzer Grundfarbe noch weiter erhärten lassen, da nach ihm aus braunen $bbE_r\overline{f}E_r\overline{f}$ -Hündinnen schwarze und braune Welpen im Verhältnis 3 : 1 fallen müßten, wogegen das bifaktorielle Schema nur $BbEE$ - oder $BbEe$ -Heterozygoten kennt, die beide entsprechend zur Proportion 1 : 1 führen. Ein in diesem Sinne beim Cocker-Spaniel unternommener Versuch scheiterte indessen an dem Mangel einer

ausreichend zahlreichen Nachkommenschaft bei lebenden Rüden, die als Vertreter des obigen Typus überhaupt in Betracht kamen, und — als ältere Zuchtbücher herangezogen wurden — an der praktischen Unmöglichkeit, sich über die Zahl der jeweils aus den betreffenden Würfen entfernten oder aus sonstigen Gründen nicht zur Eintragung gelangten Welpen nachträglich volle Gewißheit zu verschaffen. Möglicherweise handelt es sich aber bei der schwarzen Pointerhündin Ida II L. O. F. 48927 um ein solches $BbE_rF E_r f$ -Tier, da Ida laut freundlicher Mitteilung des schon genannten belgischen Kynologen, Herrn CH. HUGÉ, nach einem $bbE_r f E_r f$ -Rüden von brauner Grundfarbe (Ch. Sanior Boston) in zwei Würfen auf je 8 Welpen von schwarzer, nur einen von brauner Grundfarbe geworfen hat (erw. 13,5:4,5, gef. 16:2).

In rotblütigen Stämmen sind die genetischen Verhältnisse noch zu ungeklärt, als daß bei ihnen die Frage des Faktorenaustausches mit einiger Aussicht auf Erfolg angeschnitten werden könnte. Vielmehr scheint die für die schwarzblütigen Stämme erfolgte Einführung des trifaktoriellen Schemas mit seinen 30 Genotypen (Tabelle 2) an Stelle des bifaktoriellen mit nur 9 Typen, welche in der Tabelle 1 allein Berücksichtigung fanden, die gesamte im ersten Teil gegebene Darstellung der genetischen Beziehungen zwischen den Grundfarben zu erschüttern. Die Voraussetzungen, unter denen die Angaben der Tabelle 1 aber trotzdem erhalten bleiben, werden nachfolgend zur Erörterung gelangen, und zwar unter Beibehaltung der trifaktoriellen Betrachtungsweise, an der als berechtigt festgehalten werden soll.

Schon der Umstand, daß bbE_rF -Hunde eine schwarze Haar-Grundfarbe besitzen, wofür der in dem Beispiel 1 für Faktorenaustausch figurierende Rüde 5 B_2 als beweisend betrachtet wird — wogegen $bbE_r f$ -Tiere eine zu braun aufgehellte Grundfarbe zeigen —, enthält einen Hinweis darauf, daß der Erbstruktur E_rF für Pigmentreichtum eine stärkere Penetranz zukommen muß, als $E_r f$ (bzw. das Element E des bifaktoriellen Schema) sie besitzt, zumal wenn man berücksichtigt, daß der obige E_rF -Rüde ohne B mit „schwarzen“ Augen und schwarzer Nase begabt ist. Die Erbstruktur E_rF stellt nach Ansicht des Verf. einen Komplex dar, der auch den Faktor B , welcher bisher als *das* Grundelement für schwarzes Pigment aufgefaßt wurde — obwohl bekannt war, daß B an sich keine dunkle Iris-Pigmentierung zu bewirken imstande ist —, an phänotypischer Auswirkung übertrifft. Außerdem liegen Beobachtungen vor, die erst

an anderer Stelle im Zusammenhang mit Fragen der Wildfarbigkeit mitgeteilt werden sollen, aus denen hervorgehen dürfte, daß der Struktur E_rF eine starke epistatische Potenz zukommt. Im Verein legt beides die Schlußfolgerung nahe, daß E_rF sich auch den recessiven Genkomplexen $e_r(m)$ bis $e_r(((m)))$ gegenüber durchsetzen wird, wie es bei der Struktur BBE bis zu der vorletzten $((m))$ -Stufe der Rotblütigkeit auch schon der Fall ist (siehe Tabelle 1). Wenn also E_rF -Tiere phänotypisch nie zu roter Grundfarbe aufgehellt sein sollten, sondern tatsächlich immer, d. h. auch auf der $((((m))))$ -Stufe schwarze Grundfarbe besitzen, so bedeutet das, daß sie in auf rote Grundfarbe durchgezüchteten Rassen und Stämmen überhaupt nicht vorkommen werden.

Durch das absolute Ausscheiden der Genotypen mit E_rF für die genetische Behandlung rotblütiger Stämme erfährt die Zahl der dann noch zu berücksichtigenden Genotypen des trifaktoriellen Schemas mit Koppelung bereits eine Reduktion von ursprünglich 30 auf 18 Typen, von denen sich 15 Typen u. a. dadurch voneinander unterscheiden, daß $e_r f$ ein- oder zweimal an Stelle von $e_r F$ steht. Während aber $e_r F$ -Tiere von echt roter Grundfarbe trotz der recessiven Aufhellungsfaktoren immer noch durch F eine als dunkel anzusprechende Nase und auch bei stark rotblütigen Rassen noch recht dunkle Augen besitzen, sind rote $Be_r f e_r f$ -Tiere ungefähr von der dritten Stufe der Rotblütigkeit ab nicht nur wie immer in der Irisfarbe, sondern nach jeder Hinsicht aufgehellt. Der Teckelzüchter kennt solche $BBe_r f e_r f$ - oder $Bbe_r f e_r f$ -Tiere, über die der Zuchtbuchführer der Fachschaft Dachshunde im R. D. H., Herr Dr. jur. E. ASSMANN, auf eine Zuschrift des Verf. hin dankenswerterweise zu berichten wußte:

„Im übrigen ist es so, daß bei roten Hunden rote Nasen und Nägel zwar zulässig, aber nicht erwünscht sind. Ferner, daß derartige Hunde von einem wirklichen Züchter überhaupt nicht auf Ausstellungen gebracht werden und lediglich in Händen von Laien sind, somit zur Zucht nicht gebraucht werden. Denn mit roten Nasen und Nägeln gehen als korrespondierende Eigenschaften helle Augen und Verblassung des Haarkleides Hand in Hand, wie wir speziell bei einzelnen roten Langhaar-Stämmen haben feststellen können. Nach alledem wird es kaum möglich sein, einen Rüden festzustellen, der Ihren Wünschen entspricht.“

Diese aufgehellten $Be_r f$ -Hunde unterscheiden sich in der Haarfarbe nicht wesentlich von $be_r F$ -Teckeln, doch besitzen letztere, wie gesagt, durch F dunkle, wenn auch nicht immer rein-schwarze Nasen und sattbraune Augen. Nur ein

einziges Mal glaubt Verf. einem $be_r f$ -Kurzhaar-teckel auf einem Hundemarkt begegnet zu sein, ohne daß es möglich war, vom Händler näheres über die Abstammung zu erfahren. Das fraglos hochrecessive Tier besaß ein verwaschen gelbes, fast cremefarbiges Fell, ganz fleischfarbene Nase und hellgelbe „Geieraugen“. Da rote $Be_r fe_r f$ -Hunde auch bei anderen roten Rassen, sofern sie überhaupt bei geringerer Rotblütigkeit noch mit dunkler Nase (durch B) auftreten, schon ihrer stets hellen Augen wegen nur ausnahmsweise ausgestellt oder gar zur Zucht benutzt werden und $e_r Fe_r f$ -Heterozygoten sich bei Anwesenheit von B für das Auge auch in stark rotblütigen Stämmen gar nicht oder kaum von den $e_r F$ -Homozygoten unterscheiden, verschwinden für eine phänotypische Betrachtung von den oben noch verbliebenen 18 Typen weitere 9 Typen, so daß die in der kynologischen Praxis — z. B. auf Ausstellungen oder beim Besuch angesehener Zwinger — anzutreffenden echt roten Hunde nur noch den endgültig verbleibenden 9 Typen ohne $e_r f$ anzugehören scheinen. Es handelt sich bei den letzteren um die in der Tabelle 1 angeführten Strukturen des bifaktoriellen Schemas, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß das Symbol E der Tabelle 1 gleichzusetzen ist mit dem Genkomplex $E_r f$ der Tabelle 2 und das Symbol e mit $e_r F$.

Zur Ergänzung des bisher Gesagten ist jetzt noch ein vierter, wahrscheinlich unabhängig von den drei schon behandelten Pigmentfaktoren B , E_r und F mendelnder Erbfaktor einzuführen, dessen Erwähnung bisher absichtlich unterblieb, um die Darstellung der an sich schon komplizierten Verhältnisse nicht noch unnötig zu erschweren. Die reiche Farbtonskala bei allen braunen und orangegelben Grundfarben weist jeweils zwei Zentren auf, um die sich erst die feineren Nuancen gruppieren. Man unterscheidet z. B. bei den Cocker-Spaniels, worauf schon BARROWS u. PHILLIPS hingewiesen haben, bei grober Einteilung dunkelbraune und hellbraune, orangegelbe und noch fahlere Tiere, entsprechend beim Deutsch-Kurzhaar dunkelbraune und sogenannte zimtfarbene Hunde, deren Grundfarbe mit dem Hellbraun der Spaniels praktisch übereinstimmt. Auch bei den $bbe_r fe_r f$ -Clumber-Spaniels mit fleischfarbener Nase und gelben Augen begegnet man fahlorangegelben und noch helleren gelben Tieren, welche wie gesagt auch beim Cocker gelegentlich vorkommen. Während aber beim letzteren die satte Orangefarbe die Norm darstellt, sind bei den Clumber-Spaniels heute die aufgehellten gelben Tiere, die auch hinsichtlich der Nuance

rein züchten, zahlenmäßig stark bevorzugt. Überall verhalten sich die heller gefärbten Hunde recessiv zu den dunkler gefärbten, worüber sich die Züchter von jeher im klaren waren. Das in Frage stehende bekannte, aber noch unbenannte recessive Gen für Haarpigmentverdünnung sei hier mit $z =$ „zimtfarben“ bezeichnet. Dieser Aufhellungsfaktor, der auch die Iris zu beeinflussen scheint, ist sicher nicht, wie schon S. WRIGHT (1918) betonte, mit dem Faktor $d =$ dilute (C. C. LITTLE u. E. E. JONES) in Verbindung zu bringen, welcher bei den behandelten Jagdhunderassen auf dem europäischen Kontinent überhaupt nicht vorkommt. Dagegen findet sich bei BARROWS u. PHILLIPS die eindeutige Angabe, daß in einem amerikanischen Stamm rotblütiger, self-coloured Cocker-Spaniels dd -Hunde aufgetreten sind, deren schwarze Grundfarbe, wie bei den dd -Mäusen und Kaninchen zu Blau aufgehellt war. Bei dem von diesen Autoren abgebildeten ganz weißen Cocker-Spaniel, also einem Tier von weißer Grundfarbe, das in dem erwähnten rotblütigen, das Gen d führenden und ganz gefärbten Stamm gefallen war, dürfte es sich übrigens nach Ansicht des Verf. um einen $be_r Fdz(m)$ -Hund gehandelt haben. Schon die zwar nicht am lebenden Tier, aber, wie von beiden Autoren hervorgehoben wird, auf der Photographie erkennbaren Pigmentspuren des Haarkleides lassen auf die Anwesenheit eines der dominanten Pigmentfaktoren in seiner Erbformel schließen; die schwarze Nase und die wohl nicht mehr ganz dunklen¹ Augen aber, die das Tier besessen haben soll, weisen direkt auf das Vorhandensein von F hin, so daß die oben angegebene Erbformel berechtigt erscheint. Die normalen gelben Clumber-Spaniels mit ihren gelben Augen und fleischfarbenen Nasen sind als $be_r f Dz(M)$ -Tiere anzusprechen.

Die von MARCHLEWSKY als dunkelnasig beschrieben und oben erwähnten Liptak-Hunde von gelber Grundfarbe lassen sich ebenso zwanglos als $Bbe_r FDz$ -Tiere der (m) -Stufe von Rotblütigkeit in den Rahmen der hier vertretenen genetischen Vorstellungen einordnen.

Das Gen Z scheint gewissermaßen ein Bindeglied darzustellen zwischen den starken Pig-

¹ Je heller das Haarkleid gefärbt ist, desto dunkler erscheinen die Augen. Bei weißen Hunden z. B. wirken schon hellbraune Augen wie braune bei dunkler gefärbten Tieren. Entsprechendes gilt für die anderen aufgehellten Grundfarben oder für am Kopf stark weißgezeichnete Tiere. Verfasser beabsichtigt, seinen künftigen Beobachtungen eine Augenfarbtafel zugrunde zu legen, was leider bisher von allen Autoren versäumt worden ist.

mentfaktoren *F*, *B*, *D*, *E*, und der Reihe der schwachen Intensitätsfaktoren, deren recessive Allelen wir oben bei gehäuftem Auftreten für die Erscheinung der Rotblütigkeit verantwortlich gemacht haben.

Literatur.

- CASTLE, W. E., et al.: Inheritance in rabbits. Publ. Carnegie Inst. of Washington No. 114, 70 S. (1909).
- LANG, A.: Über alternative Vererbung bei Hunden. Z. Abstammungslehre 3, 1—33 (1910).
- LITTLE, C. C.: Coat color in Pointer dogs. J. Hered. 5, 244—248 (1912).
- HAGEDOORN, A. L.: On tricolor coat in dogs and guinea pigs. Amer. Nat. 46, 682—683 (1912).
- BARROWS, W. M., u. J. McI. PHILLIPS: Color in Cocker Spaniels. J. Hered. 6, 387—397 (1915).
- IBSEN, H. L.: Tricolor inheritance. II. The Bas-set hound. Genetics 1, 367—376 (1916).
- WRIGHT, S.: Color inheritance in mammals. IX. The dog. J. Hered. 9, 87—90 (1918).
- LITTLE, C. C., u. E. E. JONES: The inheritance of coat color in Great Danes. J. Hered. 10, 309—320 (1919).

ANKER, J.: Die Vererbung der Haarfarbe beim Dachshunde. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab, Biol. Medd. 4, 6, 1—72 (1925).

CASTLE, W. E.: Heredity in rabbits and guinea-pigs. Bibliographia Genetica 1, 419—461 (1925).

HALDANE, J. S. B.: Comparative genetics of colour in rodents and carnivora. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 2, 199—212 (1927).

PLATE, L.: Über Nackthunde und Kreuzungen von Ceylon-Nackthund und Dackel. Jena. Z. Naturwiss. 64, 228—282 (1929).

MARCHLEWSKY, T.: Genetic studies on the domestic Dog. Bull. internat. Acad. Cracovie (Krakau) B (2) 1930, 117—145.

ILJIN, N. A.: Über die Vererbung der Färbung beim Dobermann-Pinscher. Züchter 3, 370—376 (1931).

HIRSCHFELD, W. K.: Haarfarbenvererbung bei hochbeinigen Terriern. Züchter 5, 141—144 (1933).

NACHTSHEIM, H.: Die Entstehung der Kaninchenrassen im Lichte ihrer Genetik. Z. Tierzücht. u. Z.-Biol. 14, 53—109 (1934).

A. L. v. STEIGER: Über die Vererbung der Haarfarbe beim Jagdspaniel. Der Jagdspaniel, 12, 82—88 (1934).

REFERATE.

Allgemeines, Genetik, Cytologie, Physiologie.

Vererbung in der Praxis. Organ van de Nederland. Genet. Vereenig. Nr 1 (1936).

Als Organ der Niederländischen Genetischen Vereinigung soll zunächst etwa alle 2 Monate, später nach Möglichkeit monatlich, diese neue Zeitschrift erscheinen, der C. Broekema ein Geleitwort mitgibt. Wie schon der Titel der Zeitschrift andeutet, soll sie nicht der Veröffentlichung wissenschaftlicher Spezialarbeiten dienen, vielmehr möglichst kurze, allgemeinverständliche Aufsätze und Mitteilungen bringen, die geeignet sind, den Tier- und Pflanzenzüchtern und allen denen, die auf dem Gebiet der angewandten Vererbungswissenschaft arbeiten, Anregungen zu geben und den Zusammenhang zwischen den verschiedenen Teilgebieten aufrecht zu erhalten. Das 1. Heft enthält u. a. einen Aufsatz über Gebrauchswertuntersuchungen an Hühnern bei Berücksichtigung von Nährstoffverbrauch und den ersten Teil eines Aufsatzes von R. BOUTFLOUR über rationale Ziele der Rindviehzucht.

Krumbholz (Müncheberg).

The genetic nature of de Vries's mutations in *Oenothera Lamarckiana*. (Die genetische Natur der de Vriesschen Mutanten bei *Oenothera Lamarckiana*.) Von St. EMERSON. (Wm. G. Kerckhoff Laborat. of the Biol. Sciences, California Inst. of Technol., Pasadena.) Amer. Naturalist 69, 545 (1935).

Die heute in wissenschaftlicher Gemeinschaftsarbeit von zahlreichen Forschern der ganzen Welt vertretene und weiterentwickelte Mutationstheorie ist von DE VRIES ursprünglich unter wesentlichem

Einfluß von Beobachtungen begründet worden, die er an einigen, in seinen Kulturen aufgetretenen aberranten Typen von *Oenothera Lamarckiana* gemacht hat. Es ist ein eigenartiges Geschick, daß alle diese „Mutationen“, deren Natur als Genänderungen von Anfang an zweifelnder Kritik ausgesetzt war, es sich gefallen lassen mußten, späterhin als durch wesentlich andere Vorgänge entstanden erkannt zu werden, während die Mutationstheorie sich befestigte und auch bei *Oenothera* eine Anzahl echter Faktormutanten aufgefunden wurden (rubricalyx, vetaurea, supplena u. a. m.). Von den alten de VRIESSchen Formen ist nur *brevistylis* eine solche, aber gerade sie ist nicht in den Kulturen unter seinen Augen entstanden, sondern spontan aufgefunden worden. In der Arbeit wird die moderne Erklärung der verschiedenen DE VRIESSchen „Mutanten“, die in den besonderen cytogenetischen Verhältnissen der Gattung *Oenothera* (reziproke Translokationen, Ringbildung, Komplexheterozygotie) wurzelt, dargestellt. Unter ihnen gehen zwei, nanelle und rubrinervis, in verschiedener Weise auf durch crossing-over bedingte Neugruppierung bestimmter Teile der beiden *Lamarckiana*-Komplexe gaudens und velans zurück. Die anderen weisen einen veränderten Chromosomenbestand auf und sind entweder Trisome ($2n+1$) oder polyploid, wie *gigas* ($4n$) und die spätere *semigigas* ($3n$). Die trisomischen „Mutanten“ *de VRIES* *albida*, *oblonga*, *lata* und *scintillans* bildeten nur den Anfang einer umfangreichen Gruppe solcher Formen, da die genannten besonderen Erblichkeitsverhältnisse von *Oenothera* eine bedeutend größere Zahl verschiedener Trisome möglich machen, als bei cytogenetisch normalen Arten.

v. Berg (Müncheberg).