

Munich

# VERÖFFENTLICHUNGEN

der

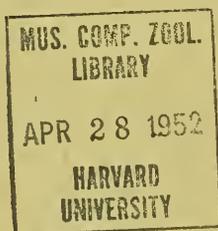
ch. ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG  
MÜNCHEN

Günther E. Freytag

## Über das Farbkleid der Salamandriden in seiner Abhängigkeit von äußeren und inneren Faktoren

Mit Aufzeichnungen aus dem Nachlaß Dr. Willy Wolterstorff's.

(Aus dem Museum für Kulturgeschichte in Magdeburg)



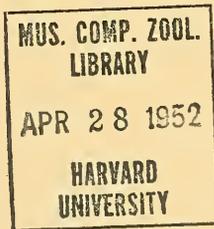


# Über das Farbkleid der Salamandriden in seiner Abhängigkeit von äußeren und inneren Faktoren

Von Günther E. Freytag.

Mit Aufzeichnungen aus dem Nachlaß Dr. Willy Wolterstorff's.

(Aus dem Museum für Kulturgeschichte in Magdeburg)



## Inhalt

	Seite
I. Widmung . . . . .	81
II. Fragestellung . . . . .	81
III. Die Modifizierbarkeit der Farbtracht . . . . .	82
1. Die Bedeutung verschiedenfarbiger Umgebung und biologisch wirksamer Strahlung . . . . .	82
2. Beziehungen zwischen physiologischem und morphologischem Farbwechsel . . . . .	86
3. Der Einfluß des Ernährungsstoffwechsels . . . . .	87
4. Abhängigkeit von Geschlechtszyklus und Lebensalter . . . . .	90
5. Die effektorische Funktion der Farbzellen . . . . .	94
IV. Die Erbllichkeit der Farbtracht . . . . .	98
1. Standortmerkmale und ihre Beziehungen zur Umwelt . . . . .	98
2. Die Erbllichkeit von Einzelmerkmalen . . . . .	103
3. Erbliche Übertragung eines Bauchzeichnungsmusters bei <i>Triturus cristatus</i> . . . . .	106
4. Erbliche Übertragung der Bauchzeichnung bei <i>Triturus helveticus</i> . . . . .	107
a) Zuchtprotokoll . . . . .	109
b) Erörterung . . . . .	110
5. Die Farbtracht von Artbastarden . . . . .	112
V. Das Farbkleid als entwicklungs-dynamische Ganzheit . . . . .	113
VI. Zusammenfassung . . . . .	118
VII. Schrifttum . . . . .	120

## I. Widmung.

Prof. Dr. Lorenz Müller und Dr. Willy Wolterstorff waren Jahrzehnte hindurch in inniger Freundschaft verbunden, die auf dem Boden gleicher Interessen erwuchs. Seine einzige Forschungsreise ins Ausland unternahm Wolterstorff in Gemeinschaft mit dem Freunde und verfaßte darüber ein mit Begeisterung geschriebenes Büchlein „Streifzüge durch Korsika“. Oft kehrt in den Arbeiten des Molchforschers Müller's Name wieder, sein Urteil über Eigenheiten des Farbkleides der von ihm mit Meisterhand für das leider nicht erschienene Wolterstorff'sche Hauptwerk der Urodelen der paläarktischen Region gemalten Molche wurde gern zitiert. Die freundschaftlichen Beziehungen zwischen beiden Forschern hatten bis zum Ableben des Älteren am 21. 1. 1943 Bestand. Gern folgt daher der Verfasser der Aufforderung, als Schüler und persönlicher Mitarbeiter Wolterstorff's Prof. Dr. Lorenz Müller ein Andenken an den Jugendfreund zu widmen. Die Auswahlmöglichkeit ist nach der praktisch vollständigen Vernichtung des wissenschaftlichen Nachlasses des Meisters der Salamanderkunde nicht groß. Die einstige Dr. Wolterstorff-Molchsammlung fiel im Salzschacht von Neustaßfurt und das Wolterstorff-Archiv im Ausweichlager Hundisburg nach Beendigung der Kriegshandlungen den Flammen zum Opfer (vgl. Brüning 1948). In der Zeit vor dem Ableben Wolterstorff's beschäftigten uns Planungen einer Auswertung der zahlreichen Kreuzungen zwischen Arten und Rassen der Salamandriden. Auch hier spielt wiederum das Farbkleid — neben anderen eidonomischen Merkmalen — eine entscheidende Rolle. Voraussetzung seiner eindeutigen Bewertung ist jedoch die Beachtung der Abhängigkeit der Farbtracht von äußeren und inneren Faktoren. Zusammen mit einigen — gewissermaßen zufällig — nicht vernichteten Aufzeichnungen aus dem Wolterstorff-Archiv sei diese Zusammenstellung in Erinnerung an längst vergangene Zeiten Herrn Prof. Dr. Lorenz Müller zugeeignet.

## II. Fragestellung.

Die Mitteilung Kammerer's, wonach der schwarze, gelb gezeichnete Feuersalamander auf gelbem Boden zunehmend gelber, auf schwarzem Boden zunehmend schwärzer wird, hat zu zahlreichen experimentellen Arbeiten angeregt. Sie alle stellen, soweit sie einwandfrei verwertbare Ergebnisse erbringen, die überaus leichte Beeinflussbarkeit larvaler Entwicklungsstadien von *S. salamandra* unter Beweis. Die durch verschiedenfarbige Umgebung erzielte Aufhellung oder Verdunklung erweist sich bekanntlich als rein sympathischer Farbwechsel, der mit der Umwandlung zum Landtier bereits weitgehend ausgeglichen wird. Auch die letzten Spuren dieser Einwirkung klingen schon nach ganz kurzer Zeit ab und machen den definitiven, erblich verankerten Eigenzeichen und Zeichnungsfeinheiten Platz. Die durch die Behandlung von Vollsalamandern (durch Beleuchtung von unten) erzielte Einflußnahme beschränkt sich auf eine Förderung bzw.

Hemmung der Pigmentierung im Rahmen der vorgezeichneten Erbveranlagung (Herbst und Ascher 1927). Damit erweisen sich nicht nur die Aussagen Kammerer's, soweit sie nachgeprüft wurden, als hinfällig, sondern auch alle hieran geknüpften Folgerungen.

Für die Unterscheidung von Rassen der Wassermolche spielt das Farbkleid mehrfach eine gleich wichtige Rolle wie für die Gruppe der Erdsalamander. Die *flavigastra*-Form des *Triturus cristatus*, ebenso die *wernerii*-Form oder die Subspecies *dobrogicus* des Kammolches oder die *immaculiventris*-Rasse des Feuerbauchmolches *Cynops pyrrhogaster* repräsentieren Färbungsphasen ihrer Stammformen, die *kammereri*-Form des *Triturus vulgaris* vielleicht nur eine durch getrübbtes Wasser hervorgerufene physiologische Farbkleidanpassung. In der Bergmolchgruppe ist der italienische *Triturus alpestris apuanus* von der Nominatrasse anatomisch nicht zu unterscheiden. Auch noch andere Formen der *vulgaris*-Gruppe werden durch Zeichnungsbesonderheiten charakterisiert. Für die Beurteilung der hier gegebenen Beziehungen so wie der zahlreichen von Wolterstorff und seinem Schüler- und Freundeskreis erzüchteten Bastarde (Lantz 1934) ist die Beantwortung der Frage nach den Faktoren von Bedeutung, die verändernd oder prägend auf Färbung und Zeichnung Einfluß nehmen, in welcher Weise diese ihre Wirkung entfalten und wie dabei physiologischer und morphologischer Farbwechsel zusammenhängen. Weiterhin ist die Erbllichkeit und der nichterbliche Charakter der Merkmale der Färbung und Zeichnung zu prüfen sowie die mit alledem zusammenhängende Frage, ob sich das Farbkleid der Tritonen ebenso verhält wie dasjenige der Feuersalamander. Nachdem für den Feuersalamander eine Vielzahl von Untersuchungen vorliegt, die übereinstimmende Ergebnisse zeitigten, soweit sie Beweiskraft besitzen, dürfen zur Erkenntnis der entsprechenden Farbkleidfaktoren der Wassermolche Experimente geringen Umfanges als ausreichend angesehen werden, falls sie zu gleichen Schlüssen führen.

### III. Die Modifizierbarkeit der Farbtracht.

Eine Erörterung der modifizierenden Einflüsse sei unserer Betrachtung vorangestellt. Die von diesen nicht beeinflussten Besonderheiten müssen dann als konstitutionell bedingte Merkmale um so leichter erkennbar werden.

#### 1. Die Bedeutung verschiedenfarbiger Umgebung und biologisch wirksamer Strahlung.

Zur Prüfung der Wirkung verschiedenfarbiger Umgebung auf die Farbtracht erweist sich der Kammolch als ein besonders günstiges Objekt. Die zarte Farbgebung des Teichmolches z. B. läßt als außerordentlich fein arbeitender Indikator der jeweiligen Stoffwechsellage die Möglichkeit offen, daß unbeabsichtigte Nebenwirkungen — wie Schwankungen der Tempera-

tur oder des Erregungszustandes — die angestrebten Effekte leichter überlagern, als dies bei dem Kammolch der Fall ist.

Zur Prüfung der Wirkung weißer Umgebung auf das Farbkleid stand im Jahre 1946 eine Nachzucht von *T. c. carnifex* zur Verfügung. Die Eltern — Herkunft Padule di Brossi bei Florenz — entstammen einem Import, den Wolterstorff am 12. 5. 1942 von Prof. M. Galgano erhielt. Geschwister dieser zunächst an P. Sänger abgegebenen und am 30. 11. 1944 von diesem an den Verfasser weitergeleiteten Tiere wurden bereits früher beschrieben und abgebildet (Wolterstorff und Freytag 1942, Abb. 3 und Abb. 4). Eine Wiedergabe des Versuchsprotokolls verbietet die Raumbeschränkung. Die Tiere werden in innen weiß emaillierten Fotoschalen bei niedrigem Wasserstand und ohne Bodengrund, nur mit einigen Elodea-Ranken gehalten und mit Daphnien, sobald Enchyträen genommen werden, ausschließlich mit diesen und Regenwurmstückchen gefüttert. Sie zeigen rosa durchscheinende milchkaffeeartige Färbung. Die nach der Verwandlung noch fleischfarbene Tönung — vor allem der mittleren Flanken und zum Teil auch der Kehle — weicht schnell zurück. Insgesamt ergibt sich die an sich erwartete Feststellung, daß das Farbkleid des *T. c. carnifex* mit dem Übergang vom Larvenstadium zu demjenigen des Vollmolches eine festere morphologische Struktur annimmt und sich nunmehr im Sinne der erblichen Veranlagung ohne Rücksicht auf die vorherrschende Farbe der Umgebung ausfärbt. Es zeigt damit ein den an *S. salamandra* erhobenen Befunden völlig entsprechendes Verhalten und macht die Prüfung weiterer Fälle mit dieser Methodik entbehrlich.

Über ähnliche physiologische Farbanpassungen bei *Pleurodeles waltl* hat Adensamer (1933) berichtet. Die zahlreichen Farbkleidverschiedenheiten, die in der älteren Literatur für Molchlarven der gleichen Art beschrieben worden sind, stellen ebenfalls nichts anderes dar als Anpassungen an die jeweiligen Standortbesonderheiten (vgl. z. B. Bedriaga 1895). Diese Eigenheiten wie Durchsichtigkeit und Tiefe des Wassers, Färbung des Untergrundes, Belichtung usw. wirken ähnlich wie die entsprechenden Bedingungen des Aquarienversuches und bringen vielfältige reversible Farbveränderungen hervor. Entsprechende Fälle gehören zu den alltäglichen Beobachtungen der Molchhaltung. Daß nach Fortfall der Versuchsbedingungen der durch diese herbeigeführte Effekt — an Larven — sich in einer dem Grade der bewirkten Anpassung entsprechenden Zeit zurückbildet und auch wieder erneut hervorgerufen werden kann, sei nur erwähnt.

Alle Untersuchungen dieser Art wurden letzten Endes durch Kammerer inspiriert. Ihre Ergebnisse sagen übereinstimmend nichts anderes aus, als daß bei Haltung von Salamandriden am Tageslicht in einer Umgebung, die sich durch das Überwiegen einer bestimmten Farbe auszeichnet, physiologische Anpassungen des Farbkleides an die Färbung des Wohnraumes herbeigeführt werden können. Diese hängen ab von der jeweiligen, sich im Laufe der Einzelentwicklung ändernden Struktur der Chromatophoren und

— hiermit korrespondierend — überhaupt der Haut, ferner von der Konstitution in ihrer Gesamtheit.

Den auffallendsten und daher am leichtesten zu beobachtenden Sprung in dieser Entwicklung bringt die Metamorphose. Die morphologische Struktur erhält während der Umwandlung der Larve zum Vollmolch einen fester gefügten Bau, die vorher weit verästelten Chromatophoren bilden sich zu kompakteren Zellen um (Berweger 1926) und gestatten nicht mehr die für die Larvenzeit charakteristischen und reichlichen Pigmentverschiebungen. Dauernde Beeinflussungen, die unter Beibehaltung der Versuchsbedingungen auch in höherem Alter oder nach Rückführung der Versuchstiere in „normale“ Verhältnisse beibehalten werden und feststellbar bleiben, haben sich bisher nirgends gezeigt. Es bleibt jedoch die Möglichkeit einer irreversiblen Veränderung an sich nicht ausgeschlossen, wenn der physiologische Gesamtzustand lebenslänglich geändert werden kann. Nach Noble (1931) ist wahrscheinlich, daß der Grad der Ausfärbung teilweise eine Funktion der aufgenommenen Lichtmenge ist. Der weitere Erkenntnisse anstrebende Nachweis solcher Modifikationen setzt aber zweifellos eine Verfeinerung der Versuchstechnik wie auch der Versuchskontrolle voraus. In diesem Zusammenhang sei an die Untersuchungen von Herbst und Ascher (1927) erinnert.

Eine interessante Schilderung verdanken wir Koppányi (1923). Unter zahlreichen normalen *T. a. alpestris* beobachtete er 2 — ein Männchen und ein Weibchen — auffallend helle, fast albinotische und nur pigmentierte Augen besitzende Tiere, die vorher normal gefärbt waren. Nach Umsetzung aus einem ziemlich dunkel stehenden Behälter, der der Sonne wenig Zutritt bot, in ein kleines, nahe dem Fenster stehendes Glasaquarium nahmen diese Tiere sehr schnell wieder normale Färbung an. Die Untersuchung der Wirkung erneuter Dunkelstellung wurde unterlassen. Die Darstellung scheint geeignet, für diese beiden Bergmolche die Annahme einer individuellen Überempfindlichkeit gegen Lichtwirkungen nahezulegen. Es gibt ja auch andere Beispiele dafür, daß Lichtwirkung Pigmentbildung fördert. So färbt sich der in Dunkelheit weißlich bleibende Grottenolm *Proteus anguineus*, dem Tageslicht ausgesetzt, dunkel. Offenbar gibt es außerdem in der physiologischen Farbfunktion der Urodelen einen Wechsel zwischen Tag und Nacht.

Hypophysenuntersuchungen führten nicht zu völlig einheitlichen Ergebnissen. Nach Veil (1939) und anderen nimmt der Gehalt des Hirnanhangs an Pigmenthormon im Dunkeln zu, bei Belichtung wieder ab. Koller und Rodewald (1933) kamen zu entgegengesetzten Befunden. Eine Erklärung der demnach vielleicht wechselnden photischen Effekte ist aber wohl darin zu erblicken, daß hier verschiedene Vorgänge ineinander greifen, die nicht allein von Lichtwirkungen abhängen. Aber auch der Schwierigkeit des Hormonnachweises ist zu gedenken.

Damit ist an sich schon angedeutet, daß die Farbtracht tief im Geschehen der Lebensvorgänge wurzelt. Die vielfältige Untersuchung ihrer

Reaktionen auf die Färbung der Umgebung ist eine zufällige und bedeutet keineswegs eine Sonderstellung der von hier ausgehenden Reize. Entsprechende Wirksamkeit besitzen alle übrigen Milieufaktoren, soweit sie auf den Stoffwechsel Einfluß nehmen können. Die Antworten auf Temperatur-, Licht- und Feuchtigkeitsschwankungen finden ihre einheitliche Erklärung in der Annahme einer Beeinflussung des Stoffwechsels; dabei ist die jeweilige, für den Ausfall der Reaktion durchaus nicht gleichgültige Stoffwechsellage besonders zu berücksichtigen.

Es ist daher keine von der vorigen grundsätzlich verschiedene Frage, ob nicht bestimmte Wellenlängen ihnen eigens zukommende Wirkungen auslösen. Nach Gefangenschaftsbeobachtungen macht sich der Ausfall kurzweiliger, biologisch wirksamer Strahlung in der Froschhaltung schädigend bemerkbar. Für Urodelen sind ähnliche Erfahrungen bisher nicht sicher bekannt. Während Wassermolche in unseren Zimmerbecken u. U. durch Generationen hindurch fortgezüchtet werden können, deuten andererseits gewisse Heilerfolge mit Vigantol auf vorhergehenden Vitamin-D-Mangel. Auch Eigenheiten der Verbreitung des Alpensalamanders *S. atra* lassen evtl. auf eine innigere Abhängigkeit von der Wirkung kurzweiliger Strahlung schließen. Zierfische können anscheinend auch ohne Zutritt kurzweiliger Strahlung gehalten werden (Arnold 1933). Es ist bemerkenswert, daß nach Untersuchungsergebnissen von Stilo (1935) Eier von *Bufo vulgaris* durch rotes Licht in ihrer Entwicklung gefördert, durch blaues dagegen gehemmt und die Tiere zum Absterben gebracht werden können. Pierantoni (1939) konnte ermitteln, daß künstliches Licht bei *Rana esculenta* im allgemeinen eine Entwicklungsbeschleunigung bewirkt, insbesondere der Bereich der indigo-violetten Strahlen, während blaue Strahlen gegensätzlich wirken und zu Entwicklungshemmungen führen.

Anuren und Urodelen leiten sich getrennt schon von den Fischen ab (v. Huene 1947). Wegen dieses weiten verwandschaftlichen Abstandes dürfen an Froschlurche erhobene Befunde nicht unesehen für Schwanzlurche verallgemeinert werden. Doch wirkt sich nach Untersuchungen von Doerbecker (1938) Ultraviolettbestrahlung sehr günstig aus auf Pigmentbildung, Blutgefäßneubildung und Durchblutung und scheint für die Regeneration von Gliedmaßen förderlich zu sein. Nach Angaben Knight's (1937) hat Tageslicht oder Dunkelheit keinen Einfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von *T. alpestris*-Keimen. Eigene Versuche zeigen für unter völligem Lichtabschluß gehaltene, bereits geschlüpfte *T. vulgaris*-Larven noch eine Entwicklungshemmung und kurzfristige Metamorphoseverzögerung. Die metamorphosierten Tiere gingen bald nach der Verwandlung ein. Dies Ergebnis ist aber vermutlich durch Versuchsfehler bedingt. Tobler (1947) hat nämlich bei seinen Untersuchungen über die Wirkung des totalen Lichtausfalles auf die Entwicklung von *T. alpestris* bei möglichster Ausschaltung der üblichen Versuchsfehler als einzigen, eindeutig vom Licht direkt abhängigen Unterschied zwischen Hell- und Dunkeltieren nur eine verschiedene Pigmentierung festgestellt, die auf einer unterschiedlichen

Verteilung der Melanophoren und auf einem verschiedenen Ausbildungsgrad der Melaninkörnchen beruht, während die übrigen Farbleidelemente unbeeinflusst bleiben. Die dunkel gehaltenen Tiere sind hell und zeigen einzeln stehende konzentrierte dunkle Flecke. Nach Überführung ans Licht dunkeln diese Molche nach und gleichen sich in der Färbung den Helltieren an, „so daß sich der verzeichnete Unterschied wenigstens zum Teil innerhalb der Grenzen des normalen Farbwechsels zu bewegen scheint“. Von Interesse wären Versuche, die sich über noch längere Zeiträume erstrecken, sie scheinen aber bisher nicht ausgeführt zu sein. Offenbar bestehen doch engere Wechselwirkungen zwischen Lichtgenuß und Individualzyklus. So stellen zum Beispiel *T. vulgaris*-Weibchen unter völligem Lichtabschluß die Eiablage ein. Dies hat auch Stieve (1921) beobachtet, der zudem noch festgestellt hat, daß zum regelmäßigen Ablauf der Brunft zeitweise Besonnung notwendig ist und dauernder Aufenthalt im Schatten gewisse Veränderungen im Körper setzt.

Fügen wir noch hinzu, daß die Pigmente bekanntlich als Lichtfilter funktionieren und die durch sie aufgeschluckte Strahlungsenergie in eine andere Energieform übergeführt werden muß. Die erstmalig 1881 von Weber geäußerte Vermutung eines hierauf beruhenden Zusammenhanges der Pigmentierung mit dem Wärmehaushalt der wechselwarmen Tiere ist daher immer wieder erwogen bzw. durch Beobachtungen und Untersuchungen gestützt worden. Die mit Hilfe von Einwirkungen verschiedenartiger Strahlung erzielten Effekte deuten aber außerdem darauf hin, daß die Lichtwirkung keineswegs allein auf den Wärmehaushalt beschränkt bleiben muß; auch eine Reihe von Feststellungen, die Tobler für *T. alpestris* mitteilt, stützen diesen Gedanken.

## 2. Beziehungen zwischen physiologischem und morphologischem Farbwechsel.

Es läßt sich bereits makroskopisch — mit Lupenbetrachtung — der Nachweis führen, daß in weißer Umgebung außer der Chromatinballung auch eine Verminderung seiner Menge gegenüber der Kontrolle auftritt. Werte für eine derartige Verringerung der Chromatophorenzahl je Flächeneinheit, die durch histologische Prüfung ermittelt werden müßten, können hier nicht gegeben werden, da die Auszählung seinerzeit versäumt wurde. Einige Abbildungen und Zahlen hat zum Beispiel Tobler (1947) gebracht. Da anfangs in üblichen Aquarien gehaltene Larven (v. *T. cristatus*) später in einer weißen Schale gleiche Erscheinungen erkennen lassen, ist hier auf nachträgliche Degeneration der Farbträger zu schließen. Sie wird hervorgerufen durch über die Augen wirksam werdende Farblichtreize; aber auch durch direkte Hautreizung, wie schon Babak (1910) zeigte, werden — allerdings gegensätzliche — Reaktionen ausgelöst.

Es ist die Beobachtung wichtig, daß eine Vermehrung der Melanophoren in erster Linie dann stattzufinden scheint, wenn diese sich in expandiertem, zumindest nicht in stark kontrahiertem Zustand befinden. Auch

nach Implantation zusätzlicher Hypophysen tritt nicht nur eine zahlenmäßige Vermehrung der Melanophoren ein; ihr geht bekanntlich auch eine ebenfalls durch das Chromatophorenhormon des Hypophysenmittellappens bewirkte Expansion der Melaninzellen voraus. Im umgekehrten Falle, bei Aufhellung — von *T. cristatus*-Larven in weißer Umgebung — verringert sich nicht nur die Zahl der Melanophoren, sie büßen auch von ihrem Farbwert ein und vermindern ihre Größe. Es besteht demnach eine enge positive Korrelation zwischen Expansionszustand und Wachstum bzw. Vermehrung und damit dem Stoffwechsel der Pigmentzellen im allgemeinen.

Dies alles besagt nun aber auch, daß ganz offensichtlich physiologischer und morphologischer Farbwechsel eng zusammenhängen und demnach auch durch gleiche Faktoren beeinflusst werden können. Nachdem, wie von Buddenbrock (1939) berichtet, Vilter durch geeignete Transplantationsversuche beweisen konnte, daß die unterschiedliche Färbung der Rücken- und Bauchseite beim Axolotl nicht morphologisch bedingt, sondern physiologisch verursacht wird, steht auch die bereits für zahlreiche Fische untersuchte Steuerung des Farbwechsels durch Neurohormone fest. Dies gilt nach den vorstehenden Darlegungen für beide bei Urodelen nicht eindeutig zu trennende Arten: den morphologischen wie den physiologischen Farbwechsel.

Mit der Feststellung eines engen Zusammenhanges von Farbkleid und Gesamtstoffwechsel und der darin eingeschlossenen Möglichkeit der Farbkleidbeeinflussung auch von Stoffwechselfvorgängen her ist eine — an sich keineswegs neue — Feststellung getroffen, durch die es möglich erscheint, alle diejenigen Widersprüche zu lösen, welche sich aus Untersuchungen ergeben, die von an sich mehr oder weniger willkürlich gewählten Ausgangspunkten her erarbeitet wurden. Es ist damit eine Basis einheitlicher Betrachtungsmöglichkeit und Fragestellung gegeben. Doch muß auch betont werden, daß gerade die — wie sich zeigt, scheinbaren — Widersprüche zur nachhaltigen Förderung der Kenntnis der Farbkleidfaktoren bei Urodelen beigetragen haben.

### 3. Der Einfluß des Ernährungsstoffwechsels.

Wenn Noble zum Ausdruck bringt, daß das Farbkleid eine Funktion der Belichtung widerspiegeln kann, so läßt sich nunmehr ein Gleiches für die Ernährung ohne weiteres folgern. Kleinschmidt (1938) teilt mit, daß sich bei normalen und hypophysektomierten Axolotln Melanophoren in gleicher Dichte längs der kleinen Blutgefäße finden und diese gewissermaßen Leitbahnen für die Melanophoren darstellen. Einen Zusammenhang zwischen Pigmentbildung und Verlauf des Gefäßsystems hat schon Zenneck (1894) aufgezeigt. Da Entsprechendes auch für Säugetiere bekannt ist, liegt auch hier wiederum eine Gesetzmäßigkeit allgemeinerer Art zugrunde, die offensichtlich eine Abhängigkeit der Farbelemente von der Ernährungsbasis anzeigt.

Die bekannte Feststellung Werner's (1930), daß *T. c. carnifex* bei

ausschließlicher Fütterung mit Säugetierfleisch nach ein bis zwei Jahren Schwarzfärbung der Unterseite zeigt, wurde wiederholt zitiert. Die Erklärung dieser Erscheinung ist in der Annahme einer ernährungsphysiologisch bedingten Veränderung des Stoffwechsels zu suchen. Dies ergibt sich aus Fütterungsversuchen. Im Hinblick auf die Angaben Werner's sei auf Befunde von Kreff (1938) verwiesen. Kreff teilt mit, daß Larven von *T. vulgaris* bei Leberfütterung gegenüber den Kontrollen eine stärkere Pigmentierung, Kiemenbildung und Wachstum zeigen und schneller metamorphosieren. Bei mit Rindsmuskel gefütterten *T. vulgaris*-Larven stellen sich schon nach kurzer Versuchszeit Schädigungen ein, wobei Pigmentverlust zu den Frühsymptomen gehört. Dies zeigt, daß zunächst auch hier wieder an einer Art erhobene Befunde nicht verallgemeinert werden können. Zweitens ist es ausgeschlossen, daß die Schwarzfärbung des *T. cristatus*-Bauches eine spezifische Wirkung der Rindfleischfütterung darstellt; es handelt sich vielmehr um eine hier offenbar geförderte, aber für den Kammolch bekannte Bereitschaft, auf Gefangenhaltung mit zunehmender Schwärzung der Unterseite zu reagieren, die bei anderen Arten, zum Beispiel von Werner für *Pleurodeles waltl*, nicht beobachtet wird. Auch Mertens (1941) hat diesbezügliche Beobachtungen über Gefangenschaftswirkungen am Kammolch mitgeteilt und hervorgehoben, daß besonders bei *T. c. carnifex*-Weibchen mit steigendem Alter deutliche Melaninvermehrung auftritt. Ferner sind die Erfahrungen mit Teichmolchen, die mit roher Leber gefüttert wurden, bemerkenswert im Hinblick auf Naturfunde, bei denen ein kräftiger Wuchs einer stärkeren Pigmentierung entspricht (Freytag 1948).

Veränderungen der oben beschriebenen Art sind aus Versuchen bekannt geworden, die mit Tieren verschiedener Verwandtschaftskreise unternommen wurden.

Auch bei Reptilien kann die Schwärzung mit steigendem Alter zunehmen; für die Familie der Warane hat dies Mertens (1942) beschrieben. Es ist von ganz besonderem Interesse, daß Eisentraut (1949) auf Grund seiner Untersuchungen an den Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln zu der Annahme kommt, daß veränderte Ernährungsbedingungen eine maßgebliche Rolle bei der Entwicklung zum Eilandmelanismus spielen. Fast stets bewirkt einseitige Kost auch nur ihr zukommende Eigentümlichkeiten der Geschöpfe in mannigfacher Weise. Die Auflösung der Bauchfleckung bei *T. cristatus*-Larven nach Fütterung mit Fußmuskel von *Anodonta* (Herre 1932), Tornier's Versuch, albinotische Frösche durch knappe, melanistische durch reichliche Fütterung der Kaulquappen zu erzielen, oder die Farbkleidveränderungen beim Teichmolch zugleich mit dem Einbringen der Tiere aus dem Freiland in die den gesamten Stoffwechsel umstellenden Aquarienbedingungen, die Schwärzung bei in NaCl-Lösung lebenden Salamanderlarven (Pogonowska 1914) oder die von Ludwig (1932) berichteten Veränderungen, die an *Triturus*-Larven in verschiedenen salzhaltigen Medien beobachtet werden, sind nur verschiedene Beispiele für ein einheitliches Prinzip, das auch für die spezielle Molchforschung

wesentliche Bedeutung erlangt hat. Der chromatophorenausbreitenden Wirkung anderer Substanzen wie Adrenalin, Chinin, Curare usw. sei nur am Rande gedacht.

Die lichte Bauchfärbung der Tritonen erweist sich bekanntlich als recht variabel selbst innerhalb der Rassen, oft in fast gleicher Weise aber auch über die Artgrenzen hinaus. Sie ist im Vergleich zu der gesamten Variationsbreite bei den Tieren desselben Tümpels mit — wie an neuerem Material deutlich wird — gewissen Einschränkungen relativ einheitlich und wird, wie Wolterstorff (1924) durch seine eindrucksvollen Versuche beurkundete, in hohem Maße von der Art und Zusammensetzung der aufgenommenen Nahrung beeinflusst. Die Ausbildung apfelsinenfarbener und orangeroter Tinten auf der Unterseite, ebenso die intensivere Färbung der lichten Vertebrallinie, soweit sie als solche vorhanden ist, und der gelbbraunlichen dorsalen Farbkleidbezüge der Wassermolche werden durch Verabreichung einer Kost, die an Karotinoiden reichhaltig ist, nämlich Daphnien und Cyclops, ganz entscheidend gefördert. Es handelt sich um eine von dem eigentlichen Nährwert dieses an sich gehaltarmen Futters unabhängige Erscheinung (mit Daphnien allein können erwachsene Molche auf die Dauer nicht ausreichend ernährt werden!); die Annahme einer wesentlichen ernährungsphysiologischen Bedeutung des Lipochroms für Molche wird damit im verneinenden Sinne beantwortet.

Enchyträenfütterung bewirkt bekanntlich im extremen Maße das Gegenteil, also die Ausbildung sehr blasser Farben, während der durch ausschließliche Regenwurm fütterung bewirkte Effekt weniger deutlich als derjenige nach Ernährung mit Enchyträen erscheint. Ein Einfluß der Umgebung auf diese Farbkleideigenheiten der Tritonen existiert, wie bereits gezeigt wurde, in dieser Weise nicht. Die in Erörterung dieser Frage von Wolterstorff (1922) vorgetragene Färbungsabweichungen verschieden gehaltener Nachkommen werden, wie aus den ausführlichen Protokollen — auf Grund der späteren Versuche Wolterstorff's (1924) — abzulesen ist, durch die Ernährungsweise allein bestimmt.

Dem entspricht die bereits angedeutete Einheitlichkeit der Tiere des gleichen Biotops, die oft auch im wesentlichen ein gleiches Nahrungsangebot erhalten. Abweichungen werden durch physiologische Nahrungsbevorzugungen und Umstimmungen, wie sie die ernste, liebhabermäßig betriebene Vivarienkunde für Urodelen mehrfach nachgewiesen hat, und durch konstitutionelle Variabilität erklärbar. Molche gehören zwar während des Wasserlebens zu den Planktonfressern, verzehren aber niemals ausschließlich Daphnien, wie Magenuntersuchungen bestätigen. Als ausgesprochene Raubtiere sind die Urodelen keineswegs wählerisch und nehmen jede für sie erreichbare geeignete Beute an. Es erscheint daher zweifelhaft, ob die aus der Gefangenhaltung bekannten Nahrungsbevorzugungen in freier Wildbahn irgend eine Rolle spielen.

Die zuverlässigen Befunde aus dem Freiland stimmen offenbar mit der aus Aquarienversuchen gewonnenen Erfahrung überein; sie zeigen eine

mit dem Daphniengehalt der Gewässer korrespondierende Tönung der lichten Färbung auf. Der Einfluß der Ernährung mit Daphnien und Enchyträen steht fest, offen bleibt zunächst nur die Frage, ob solche Farbkleidbeeinflussungen nur während der larvalen und vielleicht juvenilen Periode möglich sind oder auch zu späterer Zeit manifest werden; denn dieser Einfluß war zunächst nur im Larvenzustande sicher nachweisbar. Der schlüssige Beweis für ernährungsphysiologische Wirkungen auch im postlarvalen Lebensabschnitt stand noch aus und wurde durch Versuche des Jahres 1946/47 an *T. v. vulgaris* und *T. h. helveticus* erbracht. Sie gestatten, die Vermutung Wolterstorff's (1924) voll zu unterstreichen, wonach die für die Larvenzeit ermittelten Ergebnisse auch für die späteren Entwicklungsstadien Gültigkeit haben; nur vollziehen sich diese Abwandlungen wegen des dann festeren Farbkleidgefüges langsamer und wohl auch weniger extrem und daher weniger prägnant, wenn die entsprechenden sie bewirkenden Bedingungen geschaffen werden. Wichtig ist, daß das Farbkleid in beiden Richtungen einflußbar ist und daß die Färbung ursprünglich mit Daphnien gefütterter Tiere allmählich geringer verblaßt, wenn sie als Alttiere ausschließlich mit Enchyträen ernährt werden.

Bei dem geschilderten Einfluß der Ernährung auf den Stoffwechsel handelt es sich bekanntermaßen um weitverbreitete Zusammenhänge. Für Fische sei zum Beispiel auf die Mitteilung von Mann (1935), für Säugetiere auf die Untersuchung von Schäfer (1935) verwiesen. Wolterstorff kommt das Verdienst zu, diese Beziehungen erstmalig für Urodelen experimentell dargestellt zu haben.

Über die Natur der nach alledem in ihrem Ablauf sichergestellten Prozesse sagen diese Daten nichts aus; hier werden nur physiologisch-chemische Arbeiten Fingerzeige vermitteln können. Für gewisse Entscheidungen taxonomischer Fragen ergibt sich jedoch auch schon so als unerläßlich die Notwendigkeit, die phänotypische Wirkung ernährungsphysiologischer Zusammenhänge im Auge zu behalten und danach die Bewertung von Farbkleidmerkmalen abzustimmen. Fügen wir hier noch hinzu, daß der bei den kleinen Wassermolchen häufige Goldanflug bzw. die Goldtüpfelung durch verschiedene Ernährung (mit Daphnien oder Enchyträen) wohl nicht beeinflußt wird.

#### 4. Abhängigkeit vom Geschlechtszyklus und Lebensalter.

Weitere Zusammenhänge zwischen Farbkleid und Stoffwechsel sind dort, wo geschlechtsgebundene Verschiedenheiten auftreten, aus diesen unmittelbar abzulesen. Bei experimenteller Geschlechtsumstimmung bildet auch das Farbkleid, das damit seinen bisexuellen Charakter kundtut, die Besonderheiten aus, die dem aufgezwungenen Geschlecht zukommen. Entsprechendes zeigt die Abhängigkeit des Farbkleides von der Brunft. Kennzeichnend bleibt stets, daß bei nahen Verwandten die Rassenmerkmale am deutlichsten am brünftigen Männchen ausgeprägt erscheinen, während sie

sich nach der Brunft mehr oder weniger weit zurückbilden und die Weibchen überhaupt stets größere Einheitlichkeit zeigen.

Eine größere Einheitlichkeit im Farbkleid des Weibchens gegenüber demjenigen des Männchens findet sich u. a. auch bei *T. cristatus*, wie schon Bedriaga (1897) vermerkt, aber auch bei anderen Tritonen. Es ist von besonderem Interesse, daß trotz der im männlichen Geschlecht deutlicheren Ausbildung rassencharakteristischer Merkmale der Gruppe der kleinen Wassermolche die Weibchen in nicht für Unterarten bezeichnenden und daher auch weniger auffälligen Eigenheiten stärker variieren und mehr Musterabgrenzungen gestatten als die Männchen. So kann Herre (1933) für Ober- und Unterseite des weiblichen *T. vulgaris* je sechs, für die Unterseite des Männchens nur drei Zeichnungsmuster beschreiben, während trotz der Vielheit der Erscheinungstypen die Aufstellung von Mustern der Oberseite ihm unberechtigt erscheint.

Bemerkenswert sind weiterhin Beobachtungen an Gefangenschaftstieren. Das Farbkleid, besonders der Männchen, zeigt Verschiedenheiten, die von der Art der Pflege abhängen. Werden die Tiere, wie es die Wolterstorff-Methode der Wassermolchhaltung anstrebt, dauernd im Aquarium gepflegt, so behält nicht nur die Haut eine der Wassertracht zukommende Struktur; man kann auch häufig die Feststellung machen, daß das Hochzeitskleid wesentlich länger, als der Norm entspricht, beibehalten wird. Vor allem aber erfährt das Prachtkleid keine so weitgehende Rückbildung, wie es bei der Landform zu geschehen pflegt. Dies trifft allerdings nur zu, wenn sich die Geschöpfe wirklich an das Wasserleben gewöhnt haben, also nicht lediglich einem Zwange folgend im Wasser bleiben und stets hinausstreben und die Nahrungsaufnahme einstellen. Solche Geschöpfe nehmen meist bald sehr unansehnliche Färbung an, falls sie außerdem noch kränkeln. Die einzelnen *Triturus*-Arten und auch verschiedene Rassen der gleichen Art verhalten sich oft unterschiedlich. Aber auch Geschwister aus dem gleichen Gelege stimmen oft in ihrer Neigung zum Wasseraufenthalt nicht überein. Bekanntlich zeigen kranke Tiere nicht selten abnorme Farbkleidveränderungen. Beim Feuersalamander (*Salamandra salamandra*) verblaßte in einem von Wolterstorff beobachteten Fall rötliche Färbung infolge Krankheit zu gelb. Herbst weiß ähnliches zu berichten. Einige Fälle von abnormen Farbkleidveränderungen bei Tritonen wurden bereits früher zusammengestellt (Freytag 1947). Herr Dr. H. Lang stiftete ein *T. cristatus*-Männchen, das er am 10. 2. 1949 ohne Fundortangabe aus Wien erhalten hatte (vermutlich Steyr?), dessen orangefarbener Bauch durch Krankheit gelb wurde; das Tier hatte sich bei Fütterung mit roten Mückenlarven etwas erholt, fraß beim Verfasser regelmäßig Leber und Regenwürmer, ist aber während eines Urlaubs im Juni 1951 gestorben. Zwei *Cynops pyrrhogaster*-Männchen zeigten im fast erwachsenen Zustand Aufhellungen der Oberseite, insbesondere des Kopfes; diese Tiere sind nach einiger Zeit eingegangen, so war wohl auch hier die Umfärbung ein Zeichen krankhafter Veränderungen. Eine bei Urodelen offenbar nicht allzu seltene

Krankheit bewirkt, daß die Haut stumpf und runzelig wird und sich dunkel färbt. Solche Tiere sind träge und gehen (wohl stets?) ein. Gegenwärtig liegt ein *Desmognathus fuscus fuscus* vor, der diese Erscheinung zeigt. Die jedes Glanzes entbehrende stumpfe Haut ist oberseits und unterseits einfarbig dunkelbraun. Auch an Kosswig's Beschreibung einer ungewöhnlichen Larve von *T. vittatus ophryticus* sei erinnert (Kosswig 1951). Ähnliche Anomalien treten wohl allenthalben auf. Eingehendere Untersuchungen liegen bisher für keinen dieser Fälle vor. Doch lassen sie sich, wie jeder Züchter bestätigen kann, beliebig vermehren. Dies alles sind weitere Beweise für die weitgehende Abwandlungsmöglichkeit des Farbkleides. Auch hier dürfte es sich lohnen, Versuche zur Feststellung der Grenzen dieser Veränderungsmöglichkeiten durchzuführen.

Eine weitere Stütze erfährt diese Annahme der Farbkleidwandlungen durch geschlechts- und brunftgebundene Stoffwechselbesonderheiten durch jene allen Molchpflögern bekannte Erfahrung unterschiedlichen Nahrungsbedürfnisses während und nach der Fortpflanzungszeit. Es kommt nach der Brunft bei *T. vulgaris* und verwandten Formen zu einem recht starken Abbau des Melanins, so daß es berechtigt erscheint, in dieser Substanz einen Reservestoff des Körperhaushaltes zu erblicken (Herre 1933).

Dieser Schluß, der im Melaninbestand eine Stoffreserve sieht, kann durch beschreibende Untersuchung allein nicht erhärtet werden und macht entwicklungsphysiologische Studien notwendig. Interessanterweise bringen aber Beobachtungen an Tieren aus freier Wildbahn offenbar beachtenswerte Bestätigungen. Bei *T. vulgaris* kann die Zeichnung bis zu einem praktisch völligen Schwinden zurücktreten und die Kehle dann fleischfarben und nur wenig weißlich, der Bauch matt gelblich, die Oberseite mit Ausnahme reihenartig angeordneter feiner dunkler Punkte jederseits der Rückenmitte ohne dunkle Zeichnung sein. Die Farbtracht nähert sich somit weitgehend derjenigen des *T. helveticus* oder weicht von dieser gar nicht ab. Diese Eigenzeichen werden wohl nur selten in Populationen mit überdurchschnittlich kräftigen und großen Einzeltieren konstatiert. Bei Individuen, die sich durch allgemein kräftigen Wuchs auszeichnen, sind oft nicht nur die Hautsäume der Männchen bedeutender entwickelt, das Schwanzende fadenartig ausgezogen und die Zehen breiter gesäumt, auch das Farbkleid zeichnet sich durch deutliche Großfleckigkeit aus. Ebenso ist dasjenige der Weibchen durch Melaninreichtum charakterisiert. Solche Tiere liegen gegenwärtig aus der Umgebung von Berlin, coll. O. E. Streck, vor. Es handelt sich hier eindeutig um ein Luxurieren, wie es im männlichen Geschlecht wohl stets ausgeprägter in Erscheinung tritt als im weiblichen, im anderen Falle um ein Kümmern, über dessen — vielleicht erbliche — Bedingtheit zur Zeit nichts ausgesagt werden kann.

Farbkleidveränderungen, die aus dem gewohnten Rahmen herausfallen, werden häufig als Merkwürdigkeiten beschrieben. An und für sich sind diese Veränderungen jedoch nicht größer als die Wandlungen, die zum normalen Ablauf der Einzelentwicklung gehören. Unter den einhei-

mischen Molchen sind sie bei *T. vulgaris* sehr charakteristisch. Nur auf Grund der Erfahrung können die einzelnen Erscheinungsformen dem gleichen Wesen zugeordnet werden. Jugend- und Alterskleid noch unbekannter Arten werden vielfach zunächst als verschiedene Formen angesehen. Dies ist keine Eigenheit der Urodelen, sondern gilt auch für andere Gruppen (z. B. Schildkröten, vgl. Mertens 1943). Solche Wandlungen der Farbtracht stehen in — teilweise engen — Beziehungen zum Gesamtverlauf der Entwicklung. Man darf wohl daraus schließen, daß zum „normalen“ Lebensablauf ein bestimmtes, ebenfalls „normales“ Farbkleid unerlässlich ist, das nicht allein eine mit dem Lebensalter und dem Verhalten wechselnde Schutzfunktion ausübt und eine Rolle im Sexualzyklus spielt, sondern das auch den Bedürfnissen des Stoffwechsels angeglichen ist. Wenn auch im allgemeinen einem bestimmten Lebensabschnitt eine charakteristische Farb- und Zeichnungstracht zukommt, so sei doch auch daran erinnert, daß das Auftreten der endgültigen Molchzeichnung noch nicht besagt, daß sich das betreffende Geschöpf auch voll umwandeln wird, da die Einzelabläufe der Metamorphose sehr verschieden bedingt werden (s. S. 84).

Es wirken nicht nur pathologische Zustände auf das Farbkleid ein. Es bewirken auch umgekehrt erhebliche Ausfälle in seiner Konstitution Störungen im Lebensablauf der von ihnen betroffenen Geschöpfe, welche sich dann oft als hinfällig oder lebensschwach, zumindest jedenfalls nicht als biologisch vollwertig erweisen.

Gelbe, durch Störungen oder Ausfall der Melaninbildung gekennzeichnete Kammolche (Mertens 1934) stehen normalen Tieren in ihrer Leistungsfähigkeit nach. Albinotische Axolotl bleiben im Vergleich zu normalfarbigen Geschwistern im Wachstum zurück (Frömming 1929), und schon Haecker (1907) hebt nachdrücklich die stärkere Mortalität weißer Individuen hervor. Allerdings betrifft diese biologische Unterwertigkeit im wesentlichen die Jugendentwicklung. Zwar scheinen zuweilen weiße Alttiere anfälliger zu sein als normalfarbige Axolotl, doch weisen Aquarienneobachtungen eine Unterlegenheit erwachsener Axolotlweißlinge kaum eindeutig aus. Ein *T. boscai*-Weißling mit roten Augen wurde in Gefangenschaft nicht brünftig und ist nach etwas über einjähriger Pflege im Tradescantia-Glase, total abgemagert, eingegangen (Kat. Nr. Mus. Magd. 489 n. F.). Das Tier wurde bereits früher beschrieben (Freytag 1951). Das in der gleichen Mitteilung erwähnte *T. vulgaris*-Männchen mit partiellem Farbausfall war entschieden lebenskräftiger, befand sich seit 21. 4. 1948 in Gefangenschaft und war an sich gesund, wurde aber ebenfalls nicht voll brünftig; im Sommer 1951 ist es durch Unvorsichtigkeit entwichen. Nigrinotische Feuersalamander, die sich durch Fehlen oder Mangel des gelben Farbstoffes auszeichnen, neigen in einem der jeweiligen Farbgebung eigenen Grade zum Zwergwuchs (Freytag und Susebach 1948). Gewiß bringen genauere Feststellungen leicht weitere Beispiele ans Licht, die alle

wiederum letzten Endes auch für die individuelle und geographische Variabilität Bedeutung erlangen können.

Die bisherigen Erfahrungen scheinen zu dem Schluß zu führen, daß es für die einzelnen Farbelemente verschieden liegende und auch für die einzelnen Arten unterschiedliche obere und untere Grenzwerte gibt. Diese dürfen nicht überschritten werden, wenn physiologische Schädigungen schwerwiegender Art ausbleiben sollen. Die gleitende Veränderung dieser Grenzwerte findet ganz allgemein ihren eidonomischen Ausdruck in den Farbkleidwandlungen, die sich vom Zustand der Jugendform bis zu demjenigen der Altersform vollziehen. Auch hierin weichen verschiedene Formen von einander ab. Als Regel gilt zunehmende Melanisierung der Unterseite mit steigendem Alter. Der einer sich verstärkenden Verdunklung entgegenlaufende Vorgang der Aufhellung der Unterseite nach anfänglicher Schwärzung wird von Wolterstorff (1936) für *Cynops ensicauda* des Gerlach'schen Zuchtstammes nachgewiesen und bildet ein Unterscheidungsmerkmal dieser Art von den übrigen der Gattung. Frisch verwandelt und in den ersten Wochen nach der Metamorphose erscheint das Jungtier fast rein schwarz mit — je nach Futter — gelblicher bis orangerötlicher Bauchmittellinie und oberseits spärlichen grünlichen Tüpfelchen. Dann hellt aber auch die Oberseite durch Mehrung der lichten Farbelemente fortschreitend auf, wie wir es von *Cynops pyrrhogaster* her kennen und es sich auch bei *T. cristatus*, so bei einem gerade vorliegenden Stamm von Florenz, schön beobachten läßt. Gerade bei *T. c. carnifex* Männchen und der subsp. *karelini* werden die Farben zur Brunftzeit leuchtender und heller, um dann wieder nachzudunkeln. Doch wird auch bei der Nominatrasse wohl stets die Grundfarbe der Oberseite wieder dunkler, wodurch die dunklen bzw. schwarzen Flecke sich viel weniger deutlich abheben oder selbst verschwinden. Bei *C. ensicauda* ist auffallend, daß die glänzenden grünen Tüpfel der Landform in der Wassertracht wieder verblassen und im Alter wohl noch mehr zurückgehen. Dies rückt auch die Frage in den Vordergrund, ob Melanin neben seiner Aufgabe als Reservestoff, wie es für *T. vulgaris* angenommen wurde, nicht auch noch andere Aufgaben zu erfüllen hat oder aus sekundären Gründen als Indikator der Stoffwechsellage auftritt. Jedenfalls ist mit diesen Andeutungen einiger Beispiele, wie sie die gesamte Urodelenliteratur durchziehen, ein Fingerzeig für die komplexe Natur der Farbkleidbesonderheiten gegeben.

##### 5. Die effektorische Funktion der Farbzellen.

Die Chromatophoren bilden eine besondere Gruppe von Effektoren. Sie sind direkt oder indirekt durch physikalische und chemische Bedingungen reizbar. Einzelzellen oder von diesen abgetrennte Teile scheinen ebenso zu reagieren wie das intakte Tier, und unterstehen anscheinend im allgemeinen dem Einfluß des Nervensystems. Die Chromatophoren

sprechen daher auf Reizung der Perzeptionsorgane des Licht-, Temperatur-, Feuchtigkeits-Sinnes usw. an.

Den Nachweis eines innigeren Zusammenhanges der Chromatophoren des Axolotls mit dem Nervensystem verdanken wir Vilter; er konnte experimentell klarlegen, daß bei der Chromatophoren-Retraktion der Sympathicustonus wirksam ist, während — wie sich aus zahlreichen Arbeiten ergibt — das Chromatophorenhormon des Hypophysenmittellappens expandierend wirkt.

Damit sind auch Möglichkeiten aufgezeigt, die eine Erklärung des sicherlich den meisten Molchpflegern bekannten Leuchtenderwerdens der Farben des brünftigen *Triturus*-Männchens während des Liebesspieles bringen. Man gewinnt den Eindruck, daß dieses reversible Sich-Verstärken und Verblässen des Farbkleides in Übereinstimmung mit geschlechtlicher Erregung bei *T. vulgaris* besonders augenfällig zum Ausdruck kommt. Von *T. cristatus* und *T. alpestris* liegt z. Zt. leider kein geeignetes und ausreichendes Beobachtungsmaterial vor.

Nach Hobgen regulieren bei *Xenopus* zwei antagonistische Hypophysenhormone, eine B- und W-Substanz, den Ausbreitungszustand der Farbtträger, demnach liegen hier Zusammenhänge vor, wie sie vom gleichen Forscher auch für Fische aufgezeigt werden (Hobgen 1936); die aufhellende W-Substanz ist dem Vorderlappen, die expandierende B-Substanz dem neurointermediären Teile des Hirnanhanges zuzuschreiben. Untersuchungen von Healey (1940) stimmen mit diesen Befunden überein. Nach Exstirpation des Hypophysenvorderlappens scheint bei Elasmobranchiern die Reaktion auf weißen Untergrund auszufallen. Weitere Versuche mit *Rana* und *Bufo* bestätigen die bereits aus den vorhergehenden experimentellen Arbeiten abgeleitete Annahme, daß die schwarzen und weißen Untergrundreaktionen von der Reizung verschieden lokalisierter Lichtsinneszellen der Netzhaut abhängen. Als Bildungsstätte der für die Anpassung an schwarzen Untergrund notwendigen B-Substanz ist die Pars tuberalis des Hirnanhanges oder ein von ihr abhängiges Organ anzusehen (Hobgen und Slome 1936). Dieser ganzen Erscheinung darf daher wohl eine allgemeinere Bedeutung zugeschrieben werden. Für Urodelen ist der Nachweis ihrer Existenz wohl noch nicht versucht, doch stellte Meyer (1939) die Hypothese auf, daß sich Mittellappen und Vorderlappen in ihrer Wirkung antagonistisch beeinflussen.

In diesem Zusammenhang sei an interessante Versuche von Noble und Richards (1932) erinnert; sie stellen eindrucksvoll unter Beweis, daß die Rotfärbung adulter *Pseudotriton ruber ruber* bei Larven durch Zuführung von Hypophysenvorderlappenssubstanz hervorgerufen werden kann. Sie zeigen aber auch, daß zugleich mit einer metamorphosestimulierenden Tätigkeit dieses Teiles der Hypophyse, durch diesen Organkomplex die normale Umfärbung des larvalen Farbkleides zu demjenigen des Vollsalamanders veranlaßt zu werden scheint.

Da bekanntlich die Hypophyse, deren Vorderlappen besonders während der Metamorphose mit der Schilddrüse innig zusammenwirkt<sup>1)</sup>, weit weniger temperaturabhängig ist als die Thyreoidea, entspricht die Erfahrung der Erwartung, daß bei temperaturbedingter — partieller — Neotenie die Farbkleiddifferenzierung weitergeht, wie sich häufiger an *T. alpestris* zeigen läßt. Auch scheint nach Meyer (1939) die Größe der gesamten Hypophyse in gewissen Grenzen eine Funktion des Alters zu sein. Außerdem darf hervorgehoben werden, daß Größe, Ausbildung und Differenzierung des Hypophysenvorderlappens, wohl aber überhaupt der Hirnanhang, gesetzmäßige jahresperiodische Veränderungen zeigt. Mit diesen dürften die bereits beschriebenen cyclischen Wandlungen der Farbtracht in Korrelation stehen, aber auch mit den von Jores — für den Frosch — erwiesenen recht erheblichen jahreszeitlichen Schwankungen der Empfindlichkeit gegen das Chromatophorenhormon. Dabei fällt die höchste Empfindlichkeit in die Winterphase — Dezember bis Januar —. Zu dieser Jahreszeit zeichnen sich die Tiere übrigens oft durch besonders helle Färbung und Zurücktreten der Zeichnung aus, was auf einen sehr passiven Funktionszustand der Hypophyse schließen läßt.

Ferner sei daran erinnert, daß nicht nur bei temperaturabhängiger Verzögerung der Umwandlung, sondern auch bei anderen Formen der Neotenie sich das Farbkleid weiterentwickeln und sekundäre Geschlechtsmerkmale annehmen kann. Aus Beobachtungen an Wildtieren und experimentellen Befunden geht bekanntlich hervor, daß Metamorphoseverzögerung, Entwicklung der Keimzellen und Ausbildung der Brunftmerkmale von einander unabhängig sind. Dies haben Galgano und Lanza (1948) zum Anlaß genommen, eine interessante Hypothese über die Abhängigkeiten der Geschlechtsmerkmale von hormonalen Wirkungen zu entwerfen. Schon Klatt (1931) hat ja ausdrücklich hervorgehoben, daß das Auftreten der definitiven Molchzeichnung noch kein Zeichen dafür ist, daß das Tier voll metamorphosieren wird, und betont, daß die Einzelsysteme der Metamorphose kausal verschieden zu deuten sind. Dies geht auch aus den neueren Untersuchungen von Herre (1950) über Beziehungen zwischen Hypophyse und Schilddrüse bei Urodelenlarven hervor. Mit Erwähnung aller dieser Zusammenhänge betreten wir bereits eine Domäne physiologischer und — wegen der eigenen Bedeutung auch des molekularen Baues dieser Stoffe und ihrer physikalischen Eigenheiten — chemischer und biophysikalischer Forschung, die der hier besonders zu berücksichtigenden Arbeitsrichtung Wolterstorff's ferner liegt. Sie sei nur soweit in ihren wesentlichsten Zügen in Erinnerung gerufen, als es im Rahmen dieser summarischen Mitteilung wünschenswert erscheinen möchte. Es tun sich auch hier wiederum Beziehungen zum natürlichen Farbwechsel im Laufe der Einzelentwicklung, aber auch zu Variabilitätsphänomenen auf.

<sup>1)</sup> Die Beziehungen zwischen Hypophyse und Schilddrüse bei Urodelenlarven wurden neuerdings von Herre (1950) untersucht.

Von allen Farbstoffen sind die unter sich sehr ähnlichen Melanine wegen ihrer guten Faßbarkeit am besten untersucht. Ihre nahe Verwandtschaft zu einander macht ihre ziemlich einheitliche Reaktionsweise verständlich. Das Fehlen photodynamischer Wirkungen und fluoreszierender Eigenschaften ermöglicht die weite Verbreitung dieser Farbstoffe. Die Absorptionsfähigkeit ultravioletter Strahlung verleiht ihnen bei einem Zuviel an Strahlung Schutzstoffcharakter. Auf die besondere ökologische Bedeutung des Farbkleides sei wenigstens hingewiesen.

Oxydasen wandeln als melaninbildendes Ferment das aus Thyrosin vorgebildete Melanogen zum eigentlichen Melanin um. Die weiße und die schwarze Rasse des Axolotl unterscheiden sich demnach nur dadurch, daß die für die Bildung von Melanin in den Melanophoren notwendige Oxydase in der Haut der schwarzen Rasse sehr reichlich, in derjenigen der weißen aber nur in ganz geringem Maße vorhanden ist. Die Beziehungen dieser Farbstoffe zu Melanogen, ebenso wie Tryptophan und Adrenalin, aus welchen über 3,4-Dioxyphenylalanin Pigmente hervorgehen können, ist für die Wirkung gewisser Substanzen auf das Farbkleid von Bedeutung, so z. B. für den melanisierenden Einfluß des Vitamin C oder den Effekt des wie Ascorbinsäure ebenfalls stark reduzierenden Zystein. Wie erwähnt, ruft Adrenalin, aber auch Tyroxin, Melanophorenkontraktion hervor. Daß man zahlreichen unspezifischen Substanzen wohl in der Mehrzahl der Fälle keineswegs sichergestellte über die Hypophyse wirksame oder direkte Melanophorenbefähigung zugeschrieben hat, ist ebenso bekannt wie die im allgemeinen recht spezifische Reaktionsnorm der Pigmentzellen. Gerade dies ist von besonderer Wichtigkeit und tut dar, daß — zumindest — die Mehrzahl aller jener auf das Farbkleid modifizierend wirkenden Faktoren über das hormonale Gefüge zur Geltung kommen und somit einheitlicher Erklärung zugänglich sind. Vor allem wird aber damit auch die bereits geschilderte positive Beziehung zwischen Expansionszustand der Chromatophoren und Melaninvermehrung und gleichermaßen der Zusammenhang zwischen physiologischem und morphologischem Farbwechsel ins rechte Licht gerückt. Der Mechanismus der Wirksamkeit des Chromatophorenhormons, dessen chemische Konstitution noch unbekannt ist, ist dagegen noch kaum erforscht.

Das ontogenetisch überraschend frühzeitige Auftreten des Pigmenthormons muß ebenso wie das damit verknüpfte frühe Erscheinen der von ihm beeinflussten Farbstoffe als Hinweis auf lebenswichtige Funktionen gedeutet werden. In diesem Sinne hat sich auch Kabelitz (1942) ausgesprochen. Dies ist auch der Unterwertigkeit solcher Geschöpfe abzulesen, die durch aberrante und somit pathologische Farbkleideigenschaften auf fallen.

#### IV. Die Erbllichkeit der Farbtracht.

Die im vorangehenden Teile dieser Mitteilung dargelegten Erfahrungen bezeugen, daß das Farbkleid der Salamandriden in hohem Maße durch verschiedenartigste Einwirkungen modifiziert werden kann und dabei stets als Ganzheit reagiert, aber auch als weitgehend im Erbgefüge verankert angesehen werden muß. Wo liegt nun die Grenze zwischen phänotypischer Modifizierbarkeit und genetischer Konstitution? Die Beibringung eindeutiger Belege durch Vererbungsversuche bleibt unerläßlich. Liegt es doch auf der Hand, daß eine beschreibende Untersuchung eidonomischer Merkmale nicht genügt, wenn die Frage nach ihrer Kausalität beantwortet werden soll, und Analogieschlüsse nur einen mehr oder weniger hypothetischen Charakter tragen.

##### 1. Standortmerkmale und ihre Beziehungen zur Umwelt.

Bekanntlich hat sich die Systematik mit gutem Erfolg der beschreibenden Methode bedient und auch von Urodelen durch Eigenzeichen der Färbung und Zeichnung faßbare Formen abgegrenzt; dabei wird die Erbllichkeit dieser Merkmale jedes Mal stillschweigend vorausgesetzt. Nachträgliche Prüfung im Aquarienversuch erbrachte dann auch — wenn wir die Arbeiten Wolterstorff's ins Auge fassen — die Bestätigung des vorausgenommenen taxonomischen Urteils.

Dies ist von allgemeinerem Interesse und lenkt die Aufmerksamkeit auf die Beobachtung von Besonderheiten, die standortgebunden wie individuell auftreten. Standortgebundene und individuelle Eigenheiten können im geschlossenen Verbreitungsgebiet vereinzelt oder gehäuft erscheinen und sich auf die gleichen Merkmale erstrecken. Oft handelt es sich um Einzelzüge, die in anderer Kombination für verschiedene Rassen charakteristisch sind. Alle Übergänge können verwirklicht sein von dem Zustand, daß eine Eigenschaft in einem bestimmten Fundgebiet als ausgesprochene Seltenheit vorkommt, bis zu dem Fall, daß diese Eigenschaft in einem anderen Fundgebiet zum beherrschenden Merkmal wird.

Die bereits früher mitgeteilten Beispiele sollen nachstehend ergänzt werden. Hier sei zunächst darauf hingewiesen, daß bei weitem nicht alle Abweichungen rassecharakterisierend werden. Doch scheinen nach unseren Erfahrungen an Salamandriden mutmaßlich auf Einzelgenen beruhende Merkmale bei ausreichender Kenntnis der Variabilität in Einzelindividuen oder als Standortkennzeichen wiedergefunden zu werden, jedoch nicht dann, wenn das gesamte rassebedingte erbschatzmäßige Milieu auf die Ausprägung dieser Merkmale von Einfluß ist.

Solche Einzelzüge treten aber durchaus nicht gleichmäßig im gesamten Verbreitungsgebiet auf; sie finden sich stellenweise gehäuft, an anderen Orten selten oder gar nicht. Reinig hat ausgesprochen, daß sich diese Eigenschaften vorwiegend in den durch hohe genetische Variabilität bemerkenswerten glazialen Refugien finden und in den postglazial wiederbesiedelten Territorien zahlenmäßig abnehmen, und zwar proportional der

Entfernung von dem Ausbreitungszentrum. Auch Rensch (1947, S. 9) erwähnt, daß ein Verlust von Genen eintreten kann, wenn über eine große Zahl von Generationen hinweg eine Arealausweitung in gleicher Richtung fortgesetzt wird, „weil die über die Arealgrenze hinausdrängenden Exemplare nur einen kleinen Teil der Gesamtpopulation ausmachen und insgesamt nicht den vollen Genschatz der Art besitzen“.

So bestehend diese Eliminationstheorie Reinig's zunächst auch erscheint, so zeigt sich bald, daß sie in ihrer Bedeutung leicht überschätzt werden kann; es fehlt nicht an Befunden, die zu ihr im Widerspruch stehen. Neuerdings hat Hellmich (1950) für die Gattung *Liolaemus* gezeigt, daß diese Theorie auf die Entstehung der *Liolaemus*-Rassen nicht angewendet werden kann. Dagegen läßt sich zugunsten der Auffassung Reinig's die Einheitlichkeit u. a. der europäischen Urodelen in den nördlichen Bezirken ihres Verbreitungsgebietes gegenüber der südlichen Formenfülle anführen. Betrachtet man aber die individuelle Variabilität an Hand eines umfangreicheren Fundgutes, dann tritt auch hier eine unverkennbare Mannigfaltigkeit hervor. Es erscheint daher wohl einer Nachprüfung wert, wie weit für die Erklärung der Rassengliederung in den südlicheren Gebieten Europas Genzentren eiszeitlicher Refugien an Anspruch zu nehmen sind. Das (noch geringe) Material der neuen Magdeburger Molchsammlung läßt sich kaum in das Schema der Eliminationstheorie einfügen. Die sich abwechselnden Merkmale betreffen bei Molchen im allgemeinen wenige Eigenheiten; dies bedingt die an sich geringe Breite der Abänderungsfähigkeit dieser Geschöpfe. Diese Merkmale können offenbar immer wieder neu entstehen und unabhängig von einander auftreten. Ihre Anhäufung hängt nicht oder kaum von der Entfernung des zugehörigen Ausbreitungszentrums, sondern von landschaftlicher Gliederung, klimatischen Bedingungen und anderen Standortbesonderheiten ab, trägt teilweise Zufallscharakter und mag zuweilen auch Selektionsvorteile bieten.

Urodelen scheinen für Untersuchungen, die sich auf diese Fragen erstrecken, besonders lohnende Objekte zu sein wegen der verhältnismäßig leichten Übersehbarkeit ihrer Eigenheiten. Nach den kriegsbedingten Verlusten zahlreicher größerer Museen ist die Aufsammlung neuen Materials eine vordringliche, besonders den wissenschaftlich interessierten Liebhaberkreisen ans Herz zu legende Aufgabe. Allein mit ihrer Hilfe wird es möglich sein, nach gewisser Zeit wieder einen Überblick über die heimische Lurchfauna zu gewinnen. Neuerdings weist gerade Mertens (1947 b) auf die großen Lücken hin, die im Sammlungsmaterial bestehen und vordringlich einer Auffüllung bedürfen. Einige Daten wurden bereits früher zusammengestellt und die damit in Beziehung stehenden Fragen nach Bildung von Standortformen und Lokalrassen und den Relationen von Standortform und Umwelt angeschnitten (Wolterstorff und Freytag, 1951). Die bisherigen Zugänge der neuen Molchsammlung in Magdeburg liefern wegen ihres geringen Umfanges noch keine wesentlichen Ergänzungen der früheren Angaben. Wegen der aussichtsreichen Möglichkeit, die hier an-

gedeuteten Probleme durch Standortbeobachtungen zu fördern, sei die Bitte, die Magdeburger Museen mit Urodelenmaterial aus allen Teilen der von diesen Geschöpfen besiedelten Gebiete zu bedenken, besonders unterstrichen.

Auf die bei näherem Studium überraschend große Variabilität des *T. cristatus* sei hier eigens hingewiesen. Sie hat wiederholt zur Abgliederung von Lokalrassen Anlaß gegeben. Die Zahl solcher Formen, die taxonomisch faßbar sind, wird jedoch im Vergleich zu der individuellen Mannigfaltigkeit sehr gering bleiben. Eine in diesem Zusammenhang besonders wichtige Untersuchung stammt aus der Feder Wolterstorff's (1923).

Die von F é j e r v á r y als *flavigastra*-Form benannten Kammolche aus dem Rhonetal unterhalb des Genfer Sees fallen zuweilen durch eine sepia-braune, schwarz gefleckte Oberseite und durch fleckenlosen Bauch sowie häufig auch durch die ungefleckte Pektoralgegend auf. Zwei Exemplare dieses Typs sind bei Wolterstorff und Freytag (1943) abgebildet. Fleckenlosigkeit des Bauches ist oft nur ein Merkmal der Jugendzeit, findet sich aber auch rassecharakterisierend bei der *rilaica*-Zwergform des *T. c. karelini* von Tscham-Kuria aus kühlen, nahrungsarmen Quelltümpeln des Rilai-Gebirges in 1300 m Seehöhe wieder und kommt hier offenbar auch Alttieren zu; doch sei bemerkt, daß die in Gefangenschaft kontrollierten Exemplare im geheizten Zimmer überwinterten, was zu physiologischen Unregelmäßigkeiten Anlaß zu geben pflegt. Und Buresch und Zonkow (1941) bilden in ihrer ausgezeichneten Untersuchung über die Schwanzlurche der Balkanhalbinsel kein brünftiges Männchen, sondern nur zwei, nach Ausweis der Kloake, juvenile Tiere ab. Ein aus Salzburgs nördlichen Vororten bzw. von dem 5 km nördlich von Salzburg gelegenen Bergheim stammendes, 108 mm großes juveniles Weibchen mit einer noch im Nacken erkennbaren lichten Vertebrallinie besitzt jederseits eine auf die unteren Flanken beschränkte zusammenhängende Reihe schwarzer Flecken und ventral nur jederseits einen Fleck hinter der Kehle und einen größeren runden Fleck in der Mitte zwischen den Vordergliedmaßen. Bei diesem Tiere ist die Kehle orangegetönt wie der Bauch und trägt eine geringe Zahl meist größerer, teils einzeln stehender Flecke. Dies entspricht den Merkmalen der *rilaica*-Form, der fleckenlose Bauch auch den für die *flavigastra*-Form vermerkten Verhältnissen. Drei weitere Tiere, 2 Männchen und ein Weibchen, gleicher Sendung<sup>1)</sup> weisen Bauchfleckung auf. Ähnliche Bauchzeichnung wie das halbwüchsige Salzburger Weibchen mit

<sup>1)</sup> Die vier vorliegenden Kammolche von Salzburg, 1947, die ich der Freundlichkeit Herrn Dr. H. Lan g's verdanke, zeigen vielleicht in der Anlage der — auch bei typischen Kammolchen vorkommenden — Vertebrallinie und laut brieflicher Mitteilung des Spenders in brunnphysiologischen Eigenheiten Anklänge an den Alpenkammolch, sind aber einwandfrei der Nominatrasse zuzurechnen, während sowohl bei Salzburg wie z. B. auch bei Linz a. D. nach Wolterstorff außer *T. c. cristatus* auch echte *T. c. carnifex* leben (Wolterstorff 1925, Scharlinski 1939). Leider sind die Fundortangaben zur Beurteilung der Grenzverhältnisse zu ungenau.

allerdings stärkerer Pektoralfleckung zeigen hierin nicht einheitliche Kammolche aus einem Teich unmittelbar am Bahndamm der Strecke Weida/Th.-Mehlteuer (Plauen i. V.) an der Haltestelle Schüptitz. Die vorliegenden Männchen sind stärker gefleckt als die Weibchen. Weiße Tüpfel sind in reichem Maße ausgeprägt. Jungtiere vom Cracauer Anger in Magdeburg sind bereits deutlich gefleckt nach dem Muster der Alttiere. Umfangreiches Sammlungsmaterial läßt erkennen, daß das Fehlen oder Zurücktreten der Bauchfleckung allenthalben vermutet werden kann, häufig allerdings nur bei juvenilen Exemplaren. Es ist naheliegend anzunehmen, daß nicht nur das Zeichnungsmuster, sondern auch der Zeitpunkt des Auftretens und die Geschwindigkeit der Ausbreitung der Ventralfleckung erblich variiert. Außerdem wirken Umwelteinflüsse mit. Das gegenteilige Merkmal, die Melaninvermehrung, zeigt diese Verhältnisse wohl eindrucksvoller. Auf Beobachtungen über zunehmende Schwärzung des *T. cristatus*-Bauches im Laufe mehrjähriger Gefangenhaltung wurde bereits auf S. 88 eingegangen. Bei *T. c. dobrogicus* aus dem Sumpfgelände von Sulina kommt eine dunkle Bauchfärbung durch Zusammenfließen der dunklen Flecke zustande. Schwarzbäuchige Kammolche kommen aber auch bei Berlin vor. Neunzig (1924) berichtet, daß sich unter seinen Kammolchfängen aus der Umgebung von Berlin mehrere Tiere befanden, die auf der Unterseite fast völlig schwarz gefärbt waren, und zwar hauptsächlich Weibchen. Die Zeichnung „variiert zwischen sehr wenig gefleckten und fast ganz schwarzen Individuen“. Neue Aufsammlungen, die Herr Streck liebenswürdigerweise für die Magdeburger Molchsammlung durchführte, bestätigen die älteren Erfahrungen. Gegenwärtig liegen 2 Weibchen mit fast schwarzem Bauch aus dem Tümpel am Waldrestaurant in Bernau bei Berlin vor (Kat. Nr. Mus. Mgd. 546 n. F.). Auch unterseits fast ungezeichnete Tiere hat Herr Streck gefangen.

Ein Hinweis für die Entstehung einer ungefleckten Ventralseite beim Kammolch ist offenbar in der nicht seltenen Neigung zu reihenartiger, oft zweireihiger Anordnung der Bauchflecken zu erblicken. Auf dem caudalen Bauchabschnitt treten diese beiden Längsreihen vielfach auseinander und lassen dadurch einen bis zur Kloake reichenden mittleren Längsstreifen ungefleckt. Treten diese beiden Fleckenreihen nun gänzlich auf die Bauchseiten bzw. die untere Flankenregion zurück, so kann der Bauch fleckenlos bleiben. Unbekannt ist vorläufig die genetische Bedingtheit dieser Verlagerung von Pigmentzentren, die vielleicht durch im gesamten Verbreitungsgebiet in wechselnder Konzentration vorhandene  $\pm$  rezessiv wirkende Veranlagungen beeinflusst sein mag. Sicher ist aber, daß diese Erklärung keineswegs für alle Fälle fehlender Bauchfleckung gültig ist und auch neben Fleckenreihen auf den Bauchseiten Mittelflecken nicht zu fehlen brauchen.

Die erwähnten Tiere von Schüptitz neigen zu lichter Färbung und sind meist bräunlich getönt und wohl niemals rein schwarz, zeigen also hinsichtlich Bauch- und Kehlzeichnung, aber auch bezüglich der Obersei-

tenfärbung Anklänge an die *flavigastra*-Form. Auch die Kehle ist stark gelblich durchsetzt und getönt. Die allgemein hellere Färbung der Kammolche von Gera kann nach brieflicher Mitteilung P. Sängers vom 10. 6. 47 vielleicht damit in Zusammenhang gebracht werden, daß hier alle Teiche seicht und verhältnismäßig warm sind. Eine sichere Entscheidung hierüber wird kaum zu erzielen sein, doch wäre eine Bestätigung der Annahme Sängers im Hinblick auf Feststellungen Herres (1936) von Interesse. Diese besagen, daß — wenigstens in großen Zügen — allgemein bei Salamandriden eine geographisch zum Ausdruck kommende Aufhellung des Farbkleides in Abhängigkeit von wärmerem Klima zutage tritt. Oberseits bräunlichen Anflug zeigten z. B. zwei im Sommer 1947 lebend gehaltene Jungtiere vom Cracauer Anger in Magdeburg. Entsprechende Tiere finden sich bei Berlin (Briefliche Mitteilung von Herrn O. E. Streck), und auch sonst variiert die Oberseitenfärbung des Kammolches wohl allenthalben zwischen dunklerer und lichter Tönung. Die häufig bräunliche Oberseite der Donaukammolche ist bekannt. Auch eine lichte Marmorierung der Kopfoberseite, die an *T. c. karelini* erinnert, kann wohl bei dieser Unterart beobachtet werden.

Die Unterarten des *T. cristatus* unterscheiden sich teilweise sehr deutlich nach Farbkleidbesonderheiten. Durch Weiterzucht im Aquarium ist die Erbllichkeit dieser Rasseigenschaften erwiesen worden. Erwiesen ist aber auch die erbliche Übertragung von Eigenschaften, die nur Familiencharakter tragen und nicht an bestimmte Unterarten gebunden sind. Nicht selten gleichen die Nachkommen den Eltern hinsichtlich markanter Einzelheiten der Zeichnung sehr weitgehend. Allerdings lassen sich gegenwärtig die modifizierenden Einflüsse kaum sicher beurteilen. Häufig pflegen die Einzelmerkmale nicht von Tümpel zu Tümpel, sondern mehr gebietsweise abzuändern. Es kehren auch gleiche Eigenschaften unter verschiedenen Milieubedingungen wieder, während sich andererseits die von den Wassermolchen besiedelten Biotope als recht einheitlich erweisen.

Die bisherigen Erfahrungen haben keinen wesentlichen Zusammenhang zwischen Standortform und Umwelt aufgezeigt, der die von Herre (1936) ermittelten Korrelationen zwischen Erscheinungsform und geographischem Vorkommen überschreitet, wenn man davon absieht, daß unter besonderen Verhältnissen die allen Geschöpfen eigene Fähigkeit des Kümerns, in anderen Fällen die des Luxurierens auftritt und für die Lebenserhaltung nützlich sein kann. Als Beispiele hierzu — wiederum aus der Kammolchgruppe — seien erwähnt die Zwerggrasse vom Rilai-Gebirge, ferner die wohl nicht mehr existierende *buresschi*-Riesenform aus dem Teich des Prinz-Boris-Gartens in Sofia, der seit 1934 Fischzuchtzwecken dient und daher keine Molche mehr enthält, oder die Riesenform der Nominatrasse, wie sie in der Dr. Wolterstorff-Sammlung aus der Gegend von Paris vorlag. Besonders kräftige Einzelexemplare werden in Gefangenschaft wie im Freiland mit wechselnder Häufigkeit angetroffen, wobei die Größenmerkmale oft nicht unmittelbar erblich bedingt sein dürf-

ten, sondern sekundär. So wirkt sich z. B. — diese Erfahrung macht jeder Pfleger — gelegentlich individuell besonders ausgeprägte Freßlust bzw. Gefräßigkeit auf das Wachstum und auch auf Körpergröße und Habitus aus.

Fügen wir aber hinzu, daß dringende Hinweise vorliegen, wonach die Annahme, zwischen Milieu und Standortform bestehen keine innigeren Beziehungen als die skizzierten Bindungen, nur in manchen Fällen berechtigt ist, in anderen Fällen aber einen auf noch zu geringer Kenntnis der zugrunde liegenden Tatsachen beruhenden Trugschluß darstellt, der noch einer Revision bedarf. Aus *Drosophila*-Befunden ist bekannt, daß jede erbliche Änderung eine Änderung der Lebensseignung mit sich bringt, die sich unter verschiedenen Bedingungen auch verschieden auswirken kann. Für Urodelen wurden bereits Beispiele genannt, die zeigen, in welcher Weise anomale Farbkleidabweichungen den biologischen Wert der von ihnen betroffenen Geschöpfe zu beeinflussen vermögen. So können sich albinotische Molche in der Natur in offenen Gewässern nicht auf die Dauer halten. Auch die bei neotenischen Bergmolchen (*T. alpestris*) gelegentlich als Begleiterscheinung auftretende Weißfärbung wird kaum jemals Standortmerkmal werden können. Solche Geschöpfe sind so auffallend, daß sie leicht die Beute ihrer Feinde werden. Nur höhlenbewohnende Urodelen können sich Albinismus als Artmerkmal gewissermaßen „leisten“, wie der Grottenolm *Proteus anguineus* oder einige amerikanische Formen mit lokaler Verbreitung, die an ihren Fundplätzen in Höhlen oder diesen entsprechenden Gewässern keiner ernststen Bedrohung durch Feinde ausgesetzt sind.

Ferner ist zu bedenken, daß die Verbreitung und der Formenwandel der Urodelen nicht allein nach großklimatischen Gesichtspunkten zu bewerten ist. Hier sind auch die oft kaum erfaßbaren Nuancierungen mikroklimatischer Gegebenheiten in Rechnung zu setzen. Sie besitzen eine gerade im Hinblick auf die kleinen vitalitätsändernden Erbschritte leicht unterschätzte selektionierende Kraft. Vergessen wir aber nicht, auch des Zufallsfaktors zu gedenken, der ja besonders in kleineren Populationen entscheidend einzugreifen vermag.

Gleichzeitig sei hervorgehoben, daß keineswegs beabsichtigt ist, die Bedeutung solcher vielfach als Rassen in statu nascendi bezeichneten Standortformen zu überschätzen. Nur in den seltensten Fällen werden sich aus ihnen systematisch faßbare Einheiten herausdifferenzieren, während im allgemeinen diese in näherer Beziehung zu den biotischen und abiotischen Faktoren ihres Wohnraumes stehenden Ökotypen sich auch mit deren Wandlungen verändern, außerdem auch in Wechselbeziehung zu Nachbarpopulationen zu bleiben pflegen und daher zumeist auch unterschiedliche Grade der Durchmischung nachweisen lassen.

## 2. Die Erbllichkeit von Einzelmerkmalen.

Die urodelen Amphibien stellen verschiedene viel verwendete Laboratoriumstiere. Über ihre Genetik konnten bisher kaum sichere Ergebnisse

erarbeitet werden, weil diese Geschöpfe im Vergleich zu anderen Objekten züchterisch sehr unbequem sind. Sie zeichnen sich durch eine lange, bei genetischen Studien viel Zeit beanspruchende Einzelentwicklung aus. Vor allem sind Brunfteintritt und Fortpflanzungserfolg von vielen Zufälligkeiten abhängig und können keineswegs in auch nur annähernd so günstiger Weise wie bei zahlreichen Zierfischen und bei manchen Fröschen durch entsprechende Pflegebedingungen gesteuert werden. Nach alledem ist auch nicht zu erwarten, daß es eine genetisch genauer bekannte Zuchtrasse von Molchen gibt, selbst nicht einmal von dem schon zu einem klassischen Objekt der Institutsarbeit gewordenen „europäischen“ Axolotl.

Die Schwierigkeiten experimenteller Bearbeitung genetischer Probleme der Schwanzlurche stellen sich gerade einer Klärung verwandtschaftlicher und stammesgeschichtlicher Fragen hemmend entgegen, weisen aber den wenigen Daten, die sich zur Beurteilung von Vererbungserscheinungen beibringen lassen, eine erhöhte Bedeutung zu, auch wenn sie zunächst noch recht lückenhaft bleiben müssen. Es erscheint daher berechtigt, Erfahrungen zusammenzutragen, die den erblichen oder nichterblichen Charakter von Eigenschaften oder Merkmalskomplexen auch nur oberflächlich zu beleuchten vermögen.

Gerade das Farbkleid bietet für Beobachtungen des Vererbungsgeschehens günstige Möglichkeiten. Dennoch ist in dieser Hinsicht selbst vom Axolotl recht wenig bekannt. Die Vererbung des Albinismus wurde von Haecker (1907) geprüft und dem klassischen Mendelfall gehorchend befunden; dabei verhält sich der Weißlingscharakter gegenüber dem normalen Farbkleid — wie oft auch sonst im Tierreich — rezessiv. Den Nachweis dafür, daß der Kern und nicht das Plasma für die Ausfärbung verantwortlich ist, hat Baltzer (1941) geführt. Die Pigmentierung des Systems „schwarzes Plasma und weißer Kern“ bei merogonischen Axolotlbastarden der schwarzen und weißen Rasse wurde vom Kern bestimmt und entwickelte sich vorwiegend autonom, ohne vom Wirt beeinflusst zu werden. Bemerkenswert sind Untersuchungen von Shermetyeva (1939), welche den Nachweis erbringen, daß die Neigung des Auftretens von Pigmenttumoren beim Axolotl offenbar erblich ist. Eine allgemeinere Bedeutung kommt derartigen Gebilden kaum zu. Die ganze Erscheinung verdient jedoch im Hinblick auf von Breider (1938) mitgeteilte Befunde besondere Beachtung; sie bekräftigen den erblichen Charakter von Geschwulstbildungen bei Fischen und weisen somit darauf hin, daß in verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederkehrende Besonderheiten, die in einem Fall als im Erbschatz verankert erkannt werden, auch sonst erblich festgelegt sein können und daß diese Regel auch für Schwanzlurche gilt.

Auf Grund von Freilandbeobachtungen scheint die Annahme berechtigt, daß sich Albinismus bei Urodelen häufig rezessiv überträgt. Auch für gewisse neotenische Erscheinungen kann intermediärer und rezessiver, also dem Albinismus vielleicht ähnlicher Erbgang vermutet werden. Daß Neotenie und Albinismus bei *T. alpestris* häufiger gepaart beobachtet wird,

kann auf der Abhängigkeit des Weißlingscharakters und der Neotenie von der Hypophysenfunktion beruhen. Es sei aber auch nicht verschwiegen, daß Freilandbeobachtungen allein zu erheblichen Fehlschlüssen verleiten können, wie Petzsch (1940) am Beispiel des Hamstermelanismus dargetan hat.

Die Meinung Kammerer's, daß Fleckung und Längsbänderung beim Feuersalamander einfach mendelnde Merkmale sind, bedarf der experimentellen Bestätigung.

Jeder Pfleger kann sich leicht davon überzeugen, daß zuweilen die Zeichnung von Muttertier und Nachkommen weitgehend übereinstimmen können. Beispiele dafür sind auch aus der Literatur bekannt (vgl. Herbst). Die Nachkommen von Weibchen aus einem Gebiet, das von einer an sich einheitlichen Population bewohnt wird, sind einander oft verblüffend ähnlich. Dies bestätigen Jungsalamander von Weibchen aus dem Solling. Bei Durchsicht einer größeren Anzahl Feuersalamander aus Ilsenburg/Harz und von Stolberg war die Unterscheidung bestimmter Zeichnungsmuster bis zu einem gewissen Grade möglich. Die Nachkommen rötlich gezeichneter Tiere pflegen ihre Herkunft erkennen zu lassen. Die stärkste Variabilität zeigen Jungtiere; doch wandelt sich das Farbkleid nicht nur in der Zeit nach der Metamorphose, sondern auch in späteren Jahren. Dies zeigen auch die Salamander aus den Zuchten Susebach's mit einem schwarzen Ausgangsweibchen der *quadri-virgata*-Rasse. Es ist übrigens bemerkenswert, daß sich die Zeichnung auch bei diesen Tieren, soweit sie auftrat, als recht einheitlich erwies. In alledem treten Erbwirkungen zutage. Über die Erblichkeit der totalen Schwanzfärbung des Feuersalamanders wurde bereits berichtet (Freytag und Susebach 1942, 1948).

Fast unübersehbar mutet die Fülle der Zeichnungsmuster der Ober- und Unterseite der Tritonen an. Nur wenige Fälle wurden genauer analysiert, die sich durch ihre Zeichnungsfeinheiten im Rahmen dieser weitreichenden Variabilität gut charakterisieren ließen. Sie vermitteln den Hinweis, daß auch hier Erbfaktoren prägend eingreifen und der Veränderlichkeit Schranken auferlegen. Ohne solche Erbfaktoren wäre die Wiederkehr charakteristischer Fleckenreihen auf dem *T. h. helveticus*-Schwanz bei *T. vulgaris* oder das häufige Auftreten eines schwarzen Fleckes jederseits hinter der Kehlfalte bei *T. cristatus* schwer erklärbar. Übereinstimmungen im Farbkleid von *T. vulgaris* und *T. vittatus*, besonders in der Jugendform, lassen auf einen teilweise gemeinsamen Genbesitz schließen. Auch die Bindenzeichnung der unteren Flanken, durch die sich der Bandmolch auszeichnet, kann bei *T. vulgaris* auftreten. Ein Teichmolchweibchen, das dieses Merkmal sehr deutlich zeigt, wurde von Herrn Streck im Wiesentümpel in Schmetzdorf nördlich Berlin gefangen (Kat. Nr. Mus. Magdeburg 549 n.F.). Die Bergmolche vieler Fundorte besitzen eine gänzlich ungefleckte Kehle. An anderen Fundorten treten mit wechselnder Häufigkeit dunkle Flecke und weiße Tüpfel auf der Kehle auf. Ein solches Tier hat Wolterstorff (1941) abgebildet. Nachkommenschafts-

prüfung von *T. a. alpestris*-Weibchen mit gefleckter und ungefleckter Kehle bewies die Erbllichkeit dieses Merkmals. Die Augenflecken von *T. a. apuanus*, durch die sich der vor dem Kriege weit verbreitete Zuchtstamm Geyer-Wolterstorff-Zernecke auszeichnete, sind erblich und können in anderen Stämmen fehlen. Auch die von *T. a. alpestris* her bekannte Art der Kehlzeichnung mit eckigen Flecken tritt bei italienischen Bergmolchen auf (Abb. 1 und 2). Die Reihe ähnlicher Beispiele läßt sich beliebig erweitern.

Schon die Überprüfungen umfangreicherer Aufsammlungen aus dem Freiland stellt interessante Fingerzeige in Aussicht. Es sei lediglich auf die Bedeutung der Korrelationen in der Herpetologie für Studien über Genetik, über geographische und individuelle Variation und stammesgeschichtliche Fragen hingewiesen. Es ist das Verdienst Klauber's, sich für die Bearbeitung dieses Problems nachhaltig eingesetzt zu haben (Klauber 1945).

Hier sei noch vermerkt, daß bei unterseits ungefleckten *T. vulgaris* auch die Kehle ohne Zeichnung bleiben kann. Erinnert sei an die von Herre (1935) mitgeteilten Befunde an *T. marmoratus*-Larven, die zusätzlich mit Hypophysen versorgt wurden. Bei diesen Tieren wird im allgemeinen die Kehle tiefschwarz; der Bauch erhält mehr und mehr deutlich umgrenzte schwarze Flecke, die zwischen ihnen verbleibenden hellen Stellen neigen zu einer Verstärkung ihres gelblichen metallischen Schimmers und nehmen einen orangeroten Farbton an. Damit wird auch experimentell bestätigt, daß die Farbkleidvariabilität nicht allein von einem allgemein wirksamen innersekretorischen System bestimmt werden kann und Verteilungsfaktoren wirksam sind.

### 3. Erbliche Übertragung eines Bauchzeichnungsmusters bei *Triturus cristatus*.

Solche Erfahrungen fordern dazu auf, den Einzelsystemen der Zeichnung Beachtung zu schenken. Es wurde früher mitgeteilt, daß Kammolche von Florenz sich nach ihrer Bauchzeichnung in zwei Gruppen gliedern lassen, von denen die eine durch recht kleine, aber zahlreiche rundliche Flecke gekennzeichnet ist, während das zweite Zeichnungsmuster durch eine kleinere wechselnde Anzahl an Größe beträchtlicherer, z. T. zusammenfließender, in ein bis zwei Reihen angeordneter Flecke gebildet wird. Beide Zeichnungstypen erweisen sich als unabhängig von Geschlecht und Alter, zeigen aber auch keinen Zusammenhang mit Besonderheiten der Kehlzeichnung. Nach Art und Charakter ihres Auftretens liegt die Vermutung genetisch unterschiedlicher Verankerung dieser beiden Zeichnungsmuster nahe (Wolterstorff und Freytag 1943). Für das großfleckige Muster kann diese Vermutung jetzt als erwiesen gelten. Die Nachkommen eines großfleckigen Importpaares sind ebenfalls hierzu zu stellen und zeigen das Muster in sehr charakteristischer, der noch geringeren Größe der 1946 geborenen Jungmolche entsprechend verkleinerter Ausbildung; selbst

die Ähnlichkeit der Fleckenanordnung bei Eltern und Nachzucht fällt auf. Veränderungen des Zeichnungsmusters der Alttiere haben unter den — von den natürlichen sicherlich bedeutend abweichenden — Bedingungen der Gefangenhaltung nicht stattgefunden, während jetzt unter den gleichen einheitlichen Pflegebedingungen die elterlichen Merkmale in den Nachkommen wiederkehren <sup>1)</sup>.

Dieser Versuch bestätigt die erbliche Verankerung des beschriebenen Zeichnungsmerkmals. Die allgemeinere Bedeutung dieser Beobachtung ist darin zu erblicken, daß die für Molche ursprünglich theoretisch begründete Berechtigung erneut nachgewiesen wird, aus Serienuntersuchungen an Tieren aus dem Freiland Schlüsse auf deren erbliche Konstitution zu ziehen, wenn dabei die Modifizierbarkeit der untersuchten Eigenschaften in ausreichendem Maße abgewogen werden kann und Berücksichtigung findet.

#### 4. Erbliche Übertragung der Bauchzeichnung bei *Triturus helveticus*.

Mit dieser Beobachtung ist die Erbllichkeit dieses beschriebenen Zeichnungsmerkmals an sich belegt, während Einzelheiten des Erbganges noch nicht geklärt sind. Dagegen können einem zufällig nicht vernichteten Protokoll Wolterstorff's über die aus der Paarung eines *T. h. helveticus*-Männchens mit ungeflecktem Bauch mit einem durch Bauchfleckung bemerkenswerten Weibchen der gleichen Art erhaltene Nachzucht auch Hinweise auf ein Dominanz-Rezessiv-Verhältnis entnommen werden. Vater ist jenes 1913 von Wolterstorff auf Grund der detaillierten Angaben Schreitmüller's für einen Bastard zwischen *T. vulgaris* und *T. helveticus* gehaltene, später aber als reinrassiger Fadenmolch erkannte Männchen. Mutter ist ein Fadenmolch mit geflecktem Bauch und roter Vertebraillinie aus der Eifel, coll. „Naturfreunde“ 1912. Zur Ergänzung der früheren Publikation Wolterstorff's sei hier zunächst eine Beschreibung des Männchens nach dem Befund vom 11. 10. 1913 eingeschaltet:

Die Länge beträgt jetzt 64 mm, das Tier ist also gegenüber der zitierten Beschreibung gewachsen, und erweist sich als junges Männchen mit beginnenden Geschlechtsattributen. Der Kloakenwulst ist geschwollen und am Kloakenspalt schwärzlich. Die Seitenwülste sind angedeutet. Die Rückenleiste ist fein, aber deutlich, der Schwanzfaden des *T. helveticus*-Männchens als schwarze Spitze bereits abgehoben. Die Hautsäume sind im Begriff zu schwellen. Die Haut ist jetzt etwas rau und feinwarzig. Die Oberseite (nicht frisch gehäutet) erscheint düster bräunlich, mit matten dunklen Seitenbinden, die Flanken olivenfarben. Die rötliche Vertebraillinie ist bis auf eine Spur verschwunden, aber auf dem Schwanz noch etwas deutlicher abgehoben. Unterseits ist die Kehlfalte scharf ausgeprägt. Kehle und Seiten der Brust sind weißlich, erstere nicht mehr fleischfar-

<sup>1)</sup> Diese Zeilen wurden 1947 niedergeschrieben. Heute (September 1951) lebt noch ein Tier, es zeigt noch das gleiche Zeichnungsmuster.

ben, jedoch noch etwas durchscheinend, ungetüpfelt. Die Bauchseitenbänder sind blaß weißlich, ebenfalls ein wenig durchscheinend, mit Spur von Tüpfeln. Die Bauchmitte ist auch jetzt intensiv orangerot, fleckenlos. Der Schwanz zeigt oben eine Spur rötlicher Färbung, dann folgen dunkle Seitenbinden. Der mittlere Teil des Schwanzkörpers ist olivenbräunlich und fleckenlos. Am Unterrand des Schwanzes befindet sich eine Reihe kleiner Flecken. Hierüber ist die Anlage eines weißlichen Silberbandes bereits erkennbar. Die untere Schwanzkante ist orangerötlich. Die Zeichnung und Färbung des Schwanzes stimmt völlig mit *T. helveticus* überein, ebenso wie überhaupt der ganze Habitus, abgesehen von der (durch Daphnien-Nahrung! Fr.) orangeroten Bauchmitte. Auch die Kehle ist etwas abweichend, weil nicht fleischfarben, vermerkt Wolterstorff. — Am 1. 11. 1913 muß der Molch wieder ans Land gesetzt werden, weil er durchaus nicht schwimmen will, kommt aber am 23. 1. 1914 erneut in ganz flaches Wasser. Am 24. 1. ist er noch in Landtracht, aber der Schwanzfaden ist verlängert und ragt als schwärzlicher Stift 2 mm weit hervor. Die Länge des Tieres beträgt jetzt 68 mm, es ist also noch etwas gewachsen. Kloakenwulst und Seitenwülste sind deutlich abgehoben, der Rückenkamm ist als deutliche Leiste ausgebildet. Der Schwanzsaum ist auch heute noch niedrig, doch immerhin schon 6 mm hoch. Die Zehen sind noch nicht gesäumt, die Haut ist noch feinkörnig. Oberseits erweist sich jetzt die Färbung als etwas düster, fahl olivenfarben, die Flanken sind olivengrünlich, die Seitenbinden dunkel, sonst fast fleckenlos. Die Rückenleiste (Vertebralnie) ist jetzt matt orange bis licht bräunlich. Die Unterseite scheint noch unverändert. Der obere Schwanzsaum ist olivengrau und zeigt im übrigen unveränderte Zeichnung, doch ist die obere Binde des Schwanzkörpers jetzt deutlich grünlich irisierend. Sehr ähnlich *helveticus*! wird betonend hinzugefügt. — Am 12. 5. 1914 ist das Tier zu einem vollbrünftigen Männchen des Fadenmolches ausgebildet und einwandfrei nicht mehr als Bastard anzusprechen. Die Bauchseite ist jetzt normal orangegelb goldglänzend, die Kehle weißlich bis pigmentlos, typisch und ununterscheidbar von einem Exemplar der Gegend von Frankfurt a. M., welches Schreitmüller kürzlich sandte. Die rote Färbung war eben nur Merkmal der Jugendform. — Am 6. 5. 1916 wird dies Tier als tadelloses Männchen konserviert. Die Länge beträgt 70 mm, die Schwanzhöhe 11 mm. Der Schwanzfaden ist ganz scharf abgesetzt von dem wie abgeschnittenen, aber etwas unregelmäßig geränderten Schwanzende, ca 3,5 mm lang. Die Zehen sind nicht gelappt und zeigen nur eine Spur von Spannhäuten.

Diese Aufzeichnungen aus der Feder Wolterstorff's vermitteln gemeinsam mit den bereits früher (Wolterstorff 1913) bekanntgegebenen Daten ein eindrucksvolles Bild von den normalen Farbkleidwandlungen eines Fadenmolchmännchens im Laufe seiner Lebensgeschichte.

## a) Zuchtprotokoll.

Dieses Männchen befruchtet 1914 ein Fadenmolch-Weibchen mit geflecktem Bauch. Die Eier werden am 17. 5. im Ausschlüpfen begriffen gefunden. Die sechs aufgezogenen Larven werden anfangs zu knapp gefüttert und verwandeln sich zu rasch in der Zeit vom 7.—15. 7. 1914. Die Tiere sind sämtlich klein geblieben, haben einen weißlichen Bauch und einen breiteren Kopf als *T. vulgaris*. — Nach Beschreibung vom 17. 8. 1914 weist das Exemplar Nr. 1 eine Länge von 30—31 mm auf, trägt dunkle Seitenbinden und zeigt eine bräunliche Rückenmitte mit Stich ins Orange. Die Vertebrallinie ist nur im Nacken deutlich orange. Die Flanken sind matt olivenbräunlich, die Unterseite weißlich-gelblich, die Bauchmitte schmal orangegelblich, mit einem einzigen Tüpfel von der Mutter her. Konserviert. Am 24. 9. 1914 wird von den übrigen Tieren des Glases eines vermißt; die drei verbliebenen sind noch klein, aber gut gediehen. Der Bauch ist bei allen Exemplaren blaß orangegelblich, nicht orangerot, weil sie als Larven nicht stark genug mit Daphnien gefüttert wurden, aber bei allen Tieren mit kleinen tiefschwarzen Flecken bzw. Tüpfeln gezeichnet! Ganz wie die Mutter zur Brunftzeit. Die Mutter hat auch jetzt nur eine matte, nicht mehr rote Vertebrallinie. Der Bauch ist orangegelblich, mit kleinen schwarzen Flecken gezeichnet, deren Zahl und Größe gegen früher (1913) scheinbar abgenommen hat. Die Unterseite ist jetzt vollkommen typisch *T. helveticus*, die Flecke auf dem Bauch sind bis auf einige winzige Tüpfel total geschwunden.

Beschreibung der Jungtiere vom gleichen Datum (24. 9. 1914): Exemplar Nr. 2 hat eine Länge von 38 mm. Die Oberseite ist lebhaft gelblich-bräunlich, die Vertebrallinie orangegelblich (nicht rot!) bis zur Schwanzspitze. Schwarze, etwas zackige Seitenbinden sind vorhanden, zwei mittlere dunkle Flecke zwischen den Augen dicht bei den Augenlidern. Die Bauchseiten sind weißlich und tragen je eine Tüpfelreihe. Die Bauchmitte ist schmal fahl orangegelblich, mit 2 kleinen Flecken an der Seite und 2 Tüpfeln auf dem Hinterleib. Die Bauchfleckung erscheint also auch hier nur angedeutet. (Am 23. 4. 1915 ist das Tier auf 44 mm herangewachsen, in seinem Erscheinungsbild unverändert und bleibt leben). — Exemplar Nr. 3 mit einer Länge von 35 mm hat einen unregelmäßig gefleckten Scheitel und eine schmale, matt gelbliche, kaum abgehobene Vertebrallinie. Die Bauchmitte weist 5 Flecke oder Tüpfel auf, die z. T. an den Seiten stehen. Sonst gleicht das Tier Exemplar Nr. 2 (Am 23. 4. 1914 beträgt die Länge 45 mm. In Sprit). — Exemplar Nr. 4 ist 36 mm lang. Es zeigt 2 Tüpfel neben den Augenlidern und ist sonst wie Exemplar Nr. 3. Die Tüpfel auf den Bauchseiten sind spärlich, dagegen auf der blaß orangegelblichen Bauchmitte ca 10 Tüpfel bzw. kleine Flecke. (Am 24. 4. 1915 nur auf 40 mm herangewachsen, oberseits schön olivenbraun. In Sprit).

Exemplare Nr. 5 bis 10 kommen am 15. 11. 1914 von Dähne zurück, 2 Tiere werden am 20. 11. krank bzw. tot gefunden. Sie waren zuvor gut gediehen.

Beschreibung vom 20. 11. 1914: Exemplar Nr. 5 ist frisch gestorben; es weist eine Länge von 41 mm auf. Die Haut ist zerfetzt durch eine Art von Molchpest. Die Oberseite ist gelblichbraun, mit dunklen, etwas zackigen Seitenbinden und orangegelblicher Vertebrallinie. Die Bauchseiten erweisen sich als weißlichgrau, die Bauchmitte als blaß orangerötlich, die ganze Unterseite als stark getüpfelt! Aber die Kehle ist pigmentlos, die Kehlfalte ausgesprochen. — Exemplar Nr. 6 ist noch lebend, krümmt sich. Der Hinterleib ist stark aufgedunsen, der Rücken mit großen weißlichen Hautwucherungen (Pusteln). Die Gesamtlänge beträgt 43 mm. Die Oberseite erscheint wie bei Exemplar Nr. 5. Die Bauchseiten sind gelblichweiß und getüpfelt, die Bauchmitte erweist sich als intensiv orangegelb, mit verstreuten tiefschwarzen Tüpfeln bzw. kleinen Flecken wie die Exemplare der eigenen Aufzucht, Kehle ebenso. In Spirit. — Exemplar Nr. 7: Bauch ungefleckt. Am 18. 12. 1914 weist Exemplar Nr. 7 eine Länge von 42 mm auf. Es hat einen aufgedunsenen Hinterleib. Die Oberseite ist gelblichbräunlich, mit matten dunklen Seitenbinden und matter orangefarbener Vertebrallinie. Das Scheiteldach zeigt drei kleine matte Flecke (Brillenzeichnung), die Rückenmitte einen dunklen Fleck (krankhaft!). Die Bauchseiten erscheinen weißlich, die orangegelbe Bauchmitte ist ausnahmsweise ungefleckt. In Spirit. — Exemplar Nr. 8 ist 43 mm lang, kränklich, krümmt sich etwas. Die Oberseite ist fahl gelblichgrünlich (krankhaft), trägt schwärzliche, bis zum Hinterkopf reichende Seitenbinden. Auf dem Scheiteldach sind einzelne Flecke vorhanden. Die Vertebrallinie ist in Strecken lebhaft, dann matt orange. Die Bauchseiten erscheinen unbestimmt weißlich-grau, mit vielen schwarzen Tüpfeln. Die Bauchmitte ist orangegelb, goldig, mit einzelnen schwarzen Tüpfeln an der Seite. In Spirit. — Am 25. 4. 1915 besitzt Exemplar Nr. 9 eine Länge von 46 mm. Nach Überführung ins Wasser am 31. 3. 1915 ist der Hinterleib aufgedunsen. Das Tier krümmt sich lebhaft. Die Oberseite ist gelblichbräunlich, mit dunklen Seitenbinden bis zum Hinterkopf und einzelnen Tüpfeln auf dem Scheiteldach. Vertebrallinie matt orange, Bauchseiten weißlich, kaum getüpfelt, die Bauchmitte ist orangegelb, goldig, und mit 7 schwarzen Tüpfeln an der Seite und auf dem Hinterleib.

Das am 4. 4. 1916 einzige noch lebende Exemplar Nr. 10 wurde früher leider nicht beschrieben. Am 4. 4. 1916 wird es tot im Glase gefunden, ist 75 mm lang, dick, mit oberem und unterem durchscheinenden grauen, früher orangegelblichen Saum. Rückenleiste und Färbung sonst wie im Leben, olivenbräunlich, jetzt nicht mehr genau anzugeben. Bauch blaß orangegelblich, matt aber deutlich gefleckt. 6 kleine Flecke sind vorhanden. In Spirit.

#### b) Erörterung.

Über den Werdegang von Zeichnungsmerkmalen des Fadenmolches scheint bisher in dieser Weise kaum gearbeitet worden zu sein. Das vorstehend mitgeteilte Zuchtprotokoll Wolterstorff's darf daher als vor-

erst einziges seiner Art gewertet werden und verdient schon aus diesem Grunde eine eingehendere Erörterung, wenn es sich auch als noch unvollständig erweist, so bald es darum geht, allein auf Grund der hier mitgeteilten Daten eine erschöpfende Auswertung der Befunde zu versuchen.

Die aus der Lebensgeschichte des Muttertieres wiedergegebenen Beobachtungen belegen für diesen Fall das Verschwinden einer im Prachtkleid vorhandenen und mit steigendem Alter zurückgehenden Bauchzeichnung, die als Fleckung charakterisiert wird. Dies ist kein allgemein verbreiteter Zug der keineswegs stets auftretenden *T. helveticus*-Bauchzeichnung; in anderen Fällen — und zwar in beiden Geschlechtern — kann sie erhalten bleiben. Belege hierzu befanden sich in der Dr. Wolterstorff-Molchsammlung. Für ein Männchen bringen Beobachtungen aus dem Jahre 1946 erneut den Beweis der Persistenz der Unterseitenfleckung: Ein am 16. 6. von Dr. H. Lang erhaltenes, bei Hirschhorn am Neckar gesammeltes Exemplar fiel durch sieben unregelmäßige, aus Tüpfeln zusammengeflossene schwarze Flecke auf dem gelben Bauch auf, die Brust, ebenso wie die fleischfarbene Kehle waren ungetüpfelt. Die Zeichnung wurde auch nach der Brunft beibehalten und bis zu dem durch Unachtsamkeit verursachten Tode des Männchens am 5. 3. 1947 ununterbrochen festgestellt. Ein auf dem Vorderleib hinter der Brust geflecktes *T. h. helveticus*-Weibchen aus dem Osterteich bei Gernrode/Harz, coll. Herbener 1947, behielt die Bauchfleckung ebenfalls ständig. Ein noch (Sept. 1951) lebend vorliegendes Weibchen, das 1948 im Hagenteich bei Gernrode gefangen wurde, hat etwa 6 verhältnismäßig große Flecke auf dem Bauch.

Diesen Angaben muß entnommen werden, daß die für *T. cristatus* anscheinend gesicherte Feststellung einer Zunahme der dunklen Elemente der Bauchzeichnung ohne späteres Vergehen auch für andere Arten wenigstens teilweise Gültigkeit hat. Doch treten auch Eigenschaften auf, die sich anders verhalten. Eine sichere Entscheidung zwischen verschiedenen Möglichkeiten können erst eingehende, den gesamten Ablauf der Einzelentwicklung auch der Nachkommen einbeziehende Untersuchungen herbeiführen. Ein Unterschied zum Kammolch ist u. a. darin gegeben, daß die Brustfleckung bei diesem weit konstanter ist als beim Fadenmolch, wo die Bauchfleckung häufiger ist als die Fleckung der Brust.

Bekanntlich traten auch in der Nachzucht der *veluchiensis*-Rasse des *T. alpestris* Bauchtüpfel nach der Verwandlung auf, die sich vor Erreichen der Geschlechtsreife wieder zurückbildeten (Wolterstorff 1936). Herre (1931) beobachtete nach Fütterung von *T. cristatus*-Larven mit Fußmuskel von *Anodonta* Auflösung der Flecke und allgemeine Schwärzung an diesen Exemplaren. Es läßt sich daher die Frage aufwerfen, ob nicht auch bei *T. a. veluchiensis* in der postlarvalen Periode der Nachzucht auftretende und wieder verschwindende Bauchzeichnung als Gefangenschaftswirkung zu deuten ist. Das Larvenkleid zeichnet sich bekanntlich durch besondere Labilität aus, es besitzt schon dadurch seine Eigenheiten. Es ist daher auch nicht statthaft, larvale und postlarvale Zeichnungsmerkmale

ohne weiteres gleichzusetzen. Außerdem besagt eine Notiz Wolterstorff's (1935), daß von zwei in Verwandlung begriffenen Exemplaren des griechischen Bergmolches von der Terra typica, die an Ort und Stelle konserviert wurden, das eine bereits einzelne freistehende Tüpfel an den Bauchseiten zeigt. Damit ist nun deutlich, daß die oben aufgeführte Bauchzeichnung bei *T. a. veluchiensis* nicht ein Ergebnis von Gefangenschaftswirkungen ist. Weitere Klärung bringen die Aufzeichnungen Wolterstorff's über die Nachzucht des unterseits gefleckten *T. h. helveticus*-Weibchens. Alle Tiere wurden unter einheitlichen Pflegebedingungen aufgezogen und gehalten. Unterschiede in der Ausprägung der Fleckung sind daher nur zum geringeren Teile auf wechselnde modifizierende Nebenwirkungen der Gefangenhaltung zurückzuführen und im Falle des fleckenlosen Exemplar Nr. 7 durch Erbfaktorensplaltung bedingt. Insgesamt ist dominantes Verhalten unverkennbar. Gefangenschaftsbeobachtungen an Teich- und Fadenmolch ist leicht abzulesen, daß das beschriebene Vergehen der mütterlichen Bauchzeichnung nach der Brunft mit der zu dieser Zeit häufig allgemeinen Melaninrückbildung ursächlich in Zusammenhang steht. Sie kann zu völligem Verschwinden der dunklen Zeichnung führen.

#### 5. Die Farbtracht von Artbastarden.

Diese Betrachtungen zeigen nun noch ein Weiteres: Daß nämlich bei der Bedeutung, die eidonomischen Merkmalen für die Beurteilung verwandtschaftlicher Fragen zukommt, die Untersuchung des Verhaltens der Farbtracht von Bastarden wichtig ist. Obwohl zwar Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten kaum wesentliche Beiträge zum Entwicklungsgeschehen an sich geliefert haben, sind doch gerade der Bastardforschung im Rahmen der Analyse des Evolutionsvorganges Aufgaben in zunehmendem Maße erwachsen. Eine in ihrer Vielheit noch gar nicht übersehbare Fülle von Entwicklungsprozessen verzahnen sich, die teils autonom nebeneinander, teils in Korrelationen mit anderen Elementen der Entwicklung ablaufen. Natürlicherweise führen sie zu einem uns gewohnten und daher als „normal“ bezeichneten Ergebnis, unter den Bedingungen des Experimentes aber werden sie zu einem abgeänderten Verlauf gezwungen und geben dadurch Aufschlüsse ihrer kausalen Bedingtheit.

Damit ist aber nun die Frage aufgeworfen nach dem Verhalten der einzelnen Zeichnungselemente in Kreuzungen verschiedener Arten und Kombinationen verschiedener Rassen der gleichen Art. Einen Beitrag hierzu liefert das in vielfacher Hinsicht bemerkenswerte 1915 von Wolterstorff erzielte Zuchtergebnis der Kreuzung eines *T. v. vulgaris*-Männchens von Magdeburg mit einem *T. h. helveticus*-Weibchen von Veslud b. Laon, über welches in anderem Zusammenhang ausführlicher berichtet wird (Wolterstorff und Freytag, 1951). Hier sei nur erwähnt, daß die relativ breitköpfigen, eine mittelschwache Kehlfalte aufweisenden Jungtiere sich durch breite, etwas zackige Seitenbinden auszeichnen und eine gelblichweiße ungetüpfelte Kehle besitzen. Während die normal in

beiden Arten vorkommenden Seitenbinden schon recht frühzeitig auftreten, stellt sich — wie auch in vielen anderen Fällen — die Tüpfel- und Fleckzeichnung auf der Unterseite erst mit zunehmendem Alter ein; sie findet sich dann aber auch in allen älter gewordenen Tieren dieser Zucht, wenn auch in wechselnder Stärke, so doch immer recht markant ausgeprägt. Zwar kommt die Tüpfel- und Fleckzeichnung in diesen Bastarden etwas zögernder zur Geltung als gewöhnlich in *T. v. vulgaris*-Reinzuchten, zeigt aber doch mit großer Deutlichkeit die Neigung zu regelmäßigem Auftreten sowohl auf der Kehle wie auch auf dem Bauch. Auch dies ist wiederum eine bemerkenswerte Eigenschaft der Bastarde. Da vielfache Beobachtungen zu dem — wie die ausgezeichneten Studien von Mertens zur Eidonomie und Taxonomie der Ringelnatter (1947) erneut an Beispielen belegen — übrigens auch für Reptilien anscheinend gültigen Schluß einer häufigen Eigengesetzlichkeit von Färbung und Zeichnung der Kehle und andererseits der übrigen Ventralseite berechtigen dürften, wird auch hierüber von unterschiedlich gezeichneten Tieren (selbst der gleichen Rasse) weiterer Aufschluß zu erwarten sein. Die von Lantz 1926 erzielten Bastarde zwischen *T. h. helveticus* und *T. v. meridionalis* stellen eine Ergänzung des Wolterstorff'schen Materials dar. Sie zeichnen sich durch eine ganz beträchtliche Variationsbreite aus, wie schon Lantz (1934) hervorgehoben hat. Auch bei diesen Tieren verhält sich die Fleckung der Unterseite vorwiegend dominant. Die Fleckung der Oberseite kann auftreten oder fehlen; Seitenbinden und Oberseitenfleckung schließen sich gegenseitig aus (Freytag 1950). Insgesamt ergeben sich bei Vergleich der Nachkommen aus Kreuzungen des Fadenmolches mit drei verschiedenen Teichmolchrassen eine Anzahl Ähnlichkeiten, die darauf hinweisen, daß die zugehörigen erblichen Anlagen gemeinsamer Besitz des ganzen Verwandtschaftskreises aus der Zeit vor der heutigen Aufgliederung sind. Die große Zahl von Bastarden zwischen *T. marmoratus* und verschiedenen Rassen des *T. cristatus*, die vorwiegend von Lantz gezüchtet und bearbeitet worden sind (Lantz 1934, 1939, 1947), bestätigen diese Feststellungen für die *T. cristatus*-*marmoratus*-Gruppe. Von wesentlicher Bedeutung ist die anscheinend häufige Erfahrung, daß sich bestimmte Merkmale in Rassen- und Artkreuzungen gleich verhalten. Vor allem trifft dies für solche Eigenschaften zu, die allgemein eine weite Verbreitung in der Familie der Salamandriden besitzen und oft auch dominant auftreten.

## V. Das Farbkleid als entwicklungs-dynamische Ganzheit.

Bei dem Versuche, Einblicke in die erblichen Grundlagen der Farbtracht zu gewinnen, werden im allgemeinen zunächst die Einzelelemente stark in den Vordergrund gerückt. Es wird daher zuweilen eine große Zahl von Einzelfaktoren postuliert. Die vorliegende Zusammenstellung weist jedoch in besonderem Maße auf die Notwendigkeit hin, auch Gesichtspunkte ganz anderer Art in solche Betrachtungen einzubeziehen und

mehr Mustertypen als Einzelzüge zum Gegenstand der Untersuchung zu nehmen.

Schon vor über 60 Jahren hat Allen (1888) zum Ausdruck gebracht, daß ein Zusammenhang zwischen Pigmentbildung und Ernährung der Haut besteht. Seither wurden in zunehmendem Umfange Erkenntnisse gewonnen, die die innigen Bindungen zwischen Farbkleid und Stoffwechsel beleuchten. Einblicke in die als Grundlage der Zeichnungsmuster bedeutsame Wachstumsordnung der Axolotl-Haut verdanken wir Haecker. Die Tatsache der weitgespannten Variabilität des Farbkleides in allen seinen Merkmalen verleiht der Vermutung Sicherheit, daß hier allgemeinere Gesetzmäßigkeiten und korrelative Wachstumsvorgänge zur Geltung kommen.

So konnte Krieg (1922) als ein wichtiges Resultat seiner Farbtrachtforschungen im wesentlichen an Einhufern hervorheben, daß die Zug- und Druckverhältnisse der Haut und zeitliche Verzahnungen verschiedener Entwicklungsvorgänge auf die Anordnung des Pigmentes unter gewissen Nebenumständen einen Einfluß ausüben, und versuchen, durch solche Annahmen auch die unterschiedliche Unterseitenzeichnung des brünftigen *T. vulgaris*-Männchens verständlich zu machen. Diese Grundregel hat der gleiche Forscher (gemeinsam mit Forster 1937) in neuerer Zeit auch auf die Erklärung der Rückenzeichnung der Froschlurche angewandt; er hat daher der Vermutung Ausdruck verliehen, daß die Gestaltung des Grundmusters durch einfache Beziehungen der Zeichnungsanlage zum Gesamtwachstum bedingt wird und die Mannigfaltigkeit der Zeichnungsmuster auf individuelle Verschiedenheiten der dynamischen Verhältnisse des Wachstums zurückgehen. Danach bestehen also bei den Anuren ganz andere Wachstumsverhältnisse als bei den Urodelen. Die Entstehung der Pigmentzellen aus der Neuralleiste (vergl. Harrison 1938) weist wohl auf eine Möglichkeit experimenteller Prüfung dieser Auffassung.

Somit stellt die Pigmentanordnung gewissermaßen das Abbild der dynamischen Zustände in der Haut während der für die Farbkleidprägung „kritischen“ Periode dar. Es kommen in den Zeichnungsmustern die erbliche Konstitution der durch sie angeregten und gelenkten Entwicklungsvorgänge und Wachstumskorrelationen zur phänotypischen Auswirkung, weniger spezifische Gene für Zeichnungseinzelheiten.

Die vorliegende Studie gestattet es, den Kreis der Farbkleidfaktoren noch weiter zu ziehen, als dies Krieg (1922) tun konnte, und für Urodelen nicht nur Wachstumsvorgängen, sondern Stoffwechselvorgängen ganz allgemeiner Art, normalen wie anomalen, eine entscheidende Bedeutung zuzuschreiben. Somit ist für das Verständnis der Farbkleidbildung eine Definition gefunden, die sich in ganz analoger Weise für das Neotenieproblem der Urodelen ergibt. Alle sicheren Ergebnisse bezeugen ganz eindeutig die mit Rücksicht auf die besondere Labilität der Amphibienorganisation bei Urodelen hervorragende Modifizierbarkeit der Farbtracht, die durch gewisse erbliche Strukturen in einem mit dem Lebensalter wechselnden Rahmen gehalten wird. Die große Einheitlichkeit der Molch-

larven — selbst verschiedener Arten — unter gleichen Außenbedingungen ist als deren weitgehende Angleichung an die Milieufaktoren anzusehen und kein Ausdruck einer konstitutionellen Einheitlichkeit. Sobald mit der Verwandlung der Larve zum Vollmolch die phänotypische Reaktivität durch eine festere morphologische und physiologische Situation Einschränkungen erfährt, treten markante, offensichtlich konstitutionell bedingte Abweichungen auch unter Geschwistern auf. Es bedarf nur einer geringen Verschiebung des endokrinen Gleichgewichtes, um Farbtrachtabweichungen manifest werden zu lassen. Häufig sind Zeichnungsbesonderheiten luxurierende Indikatoren der jeweiligen Stoffwechselbilanz. Im normalen Entwicklungsgeschehen unterliegen die Wandlungen der Farbtracht — besonders zur Zeit der Metamorphose und in Abhängigkeit von der brunnftperiodischen Rhythmik — ebenso bedeutendem wie schnell ablaufendem Wechsel; ein Unterschied gegenüber verschiedentlich beschriebenen anomalen, pathologisch anmutenden Veränderungen liegt nur in dem Ungewohnten ihrer Erscheinung und meist auch in dem Zeitpunkt ihres Eintritts. Sie fallen daher weit mehr in die Augen als normale Veränderungen. Jedoch gehören normales und aberrantes Farbkleid eng zusammen. Dies bekrundet neben vielem anderen z. B. eine Mitteilung von La frentz (1930): 2 partielle Albinos von *Rhyacosiredon altamirani* zeigten große, unregelmäßig begrenzte pigmentlose Hautstellen, die bei dem einen der Tiere etwa ein Viertel der Oberfläche ausmachten und nach der Verwandlung zurückgingen. Nach dem bisher Bekannten liegt in allen Fällen eine gleichartige Gesetzmäßigkeit zugrunde.

Ausgangspunkt für die Ausgestaltung von Zeichnungseinzelheiten scheinen von Pigmentzentren ausstrahlende Entwicklungsvorgänge zu sein, die sich in verschiedener Richtung beeinflussen lassen. Die eingangs erörterte Möglichkeit der Farbkleidbeeinflussung durch weiße Umgebung kann offenbar im Hinblick auf die innigen Bindungen zwischen morphologischem und physiologischem Farbwechsel für die Feststellung solcher Pigmentzentren von Wichtigkeit werden. Man darf nämlich aussprechen, daß dort das Pigment zu allerletzt zum Schwinden gebracht werden kann, wo es am engsten im Getriebe des Lebensablaufes verwurzelt ist. Es sind dies Bezirke, die offenbar mit jenen Gebieten verglichen werden dürfen, welche Henke (1933) bei gescheckten Wirbeltieren mit treffender Kürze als Rückzugsgebiete der Pigmentbildung bezeichnet hat. In ihnen treten auch ontogenetisch zuerst Pigmentbildungen in stärkerem Ausmaß auf, während andere nicht hierher zu rechnende Gebiete pigmentfrei oder nahezu unpigmentiert bleiben. Eine Beschreibung solcher Areale verschiedener Pigmentierung frischgeschlüpfter Axolotl ist in der Arbeit von Pernitsch (1913) enthalten.

Solche Zentren sind auch die Seitenbinden der Wassermolche. Hier kommt es nicht nur sehr regelmäßig zur Ausbildung einer verschiedenartigen Bindenzeichnung, sondern oft auch zur Anlage rassecharakteristischer Seitenwülste als Ausdruck eines besonders intensiven Stoffwechsels.

Es entspricht daher der Erwartung, daß in geeigneten Molchkreuzungen das Merkmal der Seitenbinden unter den Bastarden wiederkehrt.

Ein Anhaltspunkt für das Verständnis dominanten Verhaltens der Seitenbinden ist der Arbeit Meyer's (1939) zu entnehmen: Bei einem hypophysektomierten Weißling des *T. vulgaris*, bei dem noch ein geringer Mittellappenrest stehen geblieben war, stellte sich nach der Metamorphose eine schon bei der Umwandlung schwach angedeutete Molchzeichnung ein, die in zwei sehr hellgrauen schmalen Seitenbinden zum Ausdruck kommt, während der übrige Körper pigmentfrei blieb. Auch bei Schwärzlingen bildet sich, falls Zeichnungseinheiten auftreten, zuerst die typische Rückenstreifenzeichnung aus.

Daraus läßt sich folgern, daß in der Anlage der Seitenbinden — als zusammenhängende Binden oder als Fleckenreihen — physiologische Eigenheiten realisiert sind, die dieser Erscheinung den Stempel dominanten Erbganges verleihen, die nicht allein an „Farbgene“ gebunden sein können. Dagegen wurde für andere Zeichnungsmuster die Existenz einzelner Erbeinheiten bewiesen oder wahrscheinlich gemacht. Sie beeinflussen jedoch nicht Einzelmerkmale, sondern Merkmalskomplexe, welche als Farbkleidsysteme zu erfassen sind. Auf Rumpf und Schwanz der Salamandriden sind vorwiegend binden- und bandartige Farbtrachtsysteme ausgebildet, die in der Längsrichtung verlaufen und sich in rhythmischer Folge rings um den Körper wiederholen, während vorwiegend in der Kopfregion neben bindenartigen Systemen flächige Felder deutlicher hervortreten. Querbänderungen dominieren vor allem auf den Rückenkämmen brünftiger Männchen einiger *Triturus*-Arten, so bei *T. marmoratus* und *T. vittatus*.

Als drittem Zeichnungsprinzip begegnen wir Augenflecken und diesen eidonomisch verwandten Merkmalsbildungen. Sie besitzen gerade bei Amphibien eine beachtenswerte Verbreitung und geben mit den beiden vorgenannten Zeichnungsprinzipien gemeinsam oder von diesen unabhängig Anlaß zu Musterbildungen. Damit ist aber die Aufzählung der möglichen Zeichnungssysteme noch nicht erschöpft. Neben Längsbänderung können auch Querbinden auftreten, wie sie Pernitsch (1913) für *Siredon mexicanum* beschreibt, und sich beide Zeichnungstypen kombinieren. Die flächige Felderzeichnung vermag sehr unterschiedlich angelegt zu werden; gleiches gilt für Augenflecken.

Eine eidonomische Untersuchung der Farbtracht der Salamandriden soll einer späteren Gelegenheit vorbehalten bleiben. Hier sei nur angedeutet, daß bestimmte Zeichnungseigenheiten in Korrelation zu einander stehen, während solche Zusammenhänge für andere Zeichnungssysteme fast stets fehlen. Auch die Seitenbinden der Tritonen bilden kein einheitliches System. Im allgemeinen schließt sich zu beiden Seiten jeder dunklen Binde eine lichte Zone an. Durch Auflösung der Binden kann es zur Ausbildung augenfleckenartiger Zeichnungsbesonderheiten kommen; es kann aber auch die dunkle Pigmentierung völlig fehlen und nur die lichte Zone erkennbar sein; so bei einem aus dem Osterteich von

Gernrode/Harz, coll. R. Herberner 1947, vorliegenden Weibchen des Teichmolches. Dieses Tier zeigt auch unterseits keine Flecke und ist nur fein getüpfelt. Umgekehrt kann die lichte obere und untere Begrenzungszone der dunklen Binde gänzlich oder fast völlig ausfallen, wie bei einem *T. vulgaris*-Männchen der gleichen Kollektion.

Die Untersuchung der Eigengesetzlichkeit einzelner Zeichnungssysteme stellt noch eine eigene Aufgabe dar. Als ein Ergebnis dieser Betrachtung sei hier jedoch herausgestellt, daß die geschilderten modifizierend wirkenden Einflüsse nur quantitative Verschiebungen herbeiführen, ohne auch gleichzeitig qualitative Effekte hervorzurufen. Sie vermögen erbschätzmäßig angelegte Farbkleidsysteme zu verstärken oder abzuschwächen, aber nicht aus ihren erblich vorgezeichneten Beziehungen und Bindungen herauszulösen, also offenbar keine Umwandlung eines Farbkleidmusters in ein anderes nicht als konstitutionelle Möglichkeit vorgesehenes System herbeizuführen. Dies ist wohl eine allgemeiner gültige Regel. Dafür sprechen auch experimentelle Erfahrungen. Eine Bestätigung ergibt sich a. u. aus den Arbeiten von Herbst an *Salamandra*, und auch Hellmich (1950) hat bei experimentellen Untersuchungen an den Eidechsen der Gattung *Liolaemus* die Erfahrung gemacht, daß die Tönung der Grundfärbung verändert wird, aber „die Zeichnung in ihren Umrissen unverändert bleibt“. Dem zufolge wird es möglich sein, phänotypisch modifizierte und genotypische Anteile der Farbtracht gegen einander abzugrenzen.

Den sich mit Molchkreuzungen befassenden Publikationen Wolterstorff's ist eindeutig zu entnehmen, daß das Farbkleid trotz vielfältiger Labilität tief in morphologischen und physiologischen Sphären dieser Geschöpfe wurzelt und auf altem Erbgut fußt. Dies wird auch bekräftigt durch Fossilfunde aus dem Geiseltal, die für eocäne Wasserfrösche die gleiche Farbtracht mit den gleichen physiologischen Veränderungsmöglichkeiten dartun, wie sie Frösche der Gegenwart zeigen. Die Zeichnungsmuster sind in einem noch zu klärenden Umfang das Ergebnis von Wachstums- und Stoffwechselfvorgängen. Ihre Nuancierung hängt nicht von Einzelfaktoren ab, sondern ergibt sich als Resultierende eines Zusammenspiels ungezählter und in ihrer Wirkung zumeist unerkannter Faktoren. Sie beeinflussen in unterschiedlicher Weise — streuend in Raum und Zeit — die Geschöpfe. Die Entwicklungsdynamik des Farbkleides beansprucht daher besondere Beachtung und erfordert, die Erkenntnis entwicklungsphysiologisch bedingter Zeichnungsmuster zu fördern. Gerade deren Abgrenzung und analytische Untersuchung verheißen wesentliche Schlußfolgerungen, die unseren Einblick in das genetische Fundament der Färbung und Zeichnung vertiefen können und eine sichere Beurteilung mancher stammesgeschichtlichen und taxonomischen Frage in greifbarere Nähe rücken. Auch in den Zeichnungsmustern treten uns keine starren Elemente entgegen; vielfache Wandlungen greifen ineinander. Hier muß also eine dynamische Betrachtungsweise eingreifen, die die Veränderungen des Farbkleides zusammen mit dem Stoffwechselablauf in allen seinen Aus-

wirkungen zu erfassen sucht. Es ist unerläßlich, das Farbkleid als dynamische Ganzheit aufzufassen, wenn seine stammesgeschichtliche und biologische Bedeutung gewertet werden soll. Dann werden sich auch manche Widersprüche verschiedener Farbkleidtheorien auflösen. Es ist somit ersichtlich, daß die Betrachtung der Farbtracht als entwicklungs-dynamische Ganzheit keineswegs eine Problemlösung darstellt, sondern ganz im Gegenteil erst die Problemstellung bedeutet.

Färbung und Zeichnung sind keine Nebensächlichkeiten im Lebensbild der Tiere. Sie wurden phylogenetisch gebildet und nehmen eine durchaus wichtige Stellung in den gesamten Lebensfunktionen ein. Bei solcher Sachlage wurde das Farbkleid auch wiederholt zur Lösung stammesgeschichtlicher Fragen herangezogen. Daraus erhellt, daß sich auch aus Untersuchungen der Färbung und Zeichnung bemerkenswerte Erkenntnisse zur Förderung der Klärung von Grundproblemen der Biologie gewinnen lassen.

## VI. Zusammenfassung.

Zweck vorstehender Mitteilung ist zur sicheren Beurteilung von Naturfunden und Bastarden sowie Förderung einer einheitlichen Farbkleidtheorie zu untersuchen, ob sich das Farbkleid der Erdsalamander und der Wassermolche der Familie *Salamandridae* gegenüber modifizierenden Einflüssen gleichartig verhält und in welcher Weise morphologischer und physiologischer Farbwechsel in Beziehung stehen, ferner modifizierende und erbliche Wirkungen gegen einander abzugrenzen. Die wesentlichsten Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Es zeigt sich, daß die Farbtracht von *Salamandra* und *Triturus* in übereinstimmender Weise auf die Umgebungsfarbe anspricht. Die Eigenzeichen der jeweiligen Reaktion stehen in Abhängigkeit zum Individualzyklus.

2. Physiologische Wirkungen des Lichtes verschiedener Wellenlängen auf Urodelen sind, abgesehen von gewissen Effekten ultravioletter und noch kurzwelligerer Strahlen, bisher nicht erwiesen. Lichtempfindlich sind z. B. der — dem Tageslicht ausgesetzt — sich schwärzende Grottenolm und möglicherweise auch selten Einzelexemplare von *T. alpestris*.

3. Physiologischer und morphologischer Farbwechsel hängen eng zusammen und können durch die gleichen Faktoren beeinflußt werden; sie sind daher auch dem gleichen Erklärungsprinzip engster Abhängigkeit vom Gesamtstoffwechsel zugänglich.

4. Der von Wolterstorff entdeckte Zusammenhang zwischen Daphnien- bzw. Enchyträenernährung und Intensität der lichten Farbkleidelemente der Tritonen ist auch noch an Alttieren nachweisbar.

5. Im Laufe der Einzelentwicklung spielen sich bei gleichbleibender erblicher Veranlagung zahlreiche alters-, geschlechts- und brunftgebundene Farbkleidveränderungen in Harmonie mit der sich entsprechend wandelnden physiologischen Situation ab. Beträchtliche Ausfälle und Abweichun-

gen vom normalen Farbkleid wirken häufig, wenn keine Ausbalanzierung des physiologischen Gleichgewichtes erfolgt, letal oder subletal und bekrunden dadurch die enge Verknüpfung der Farbtracht mit der Vitalität ihrer Träger.

6. Trotz der Unsicherheit in der Beurteilung der modifizierenden Wirkung biotischer und abiotischer Milieufaktoren kann vielfach erblicher Charakter von Standorteigenheiten angenommen werden.

7. Die Urodelen sind für genetische Untersuchungen wegen ihrer züchterisch schwierigen Handhabung wenig geeignet. Es gibt von ihnen keine genetisch genauer bekannte Zuchtrasse. Jedoch vermag die Untersuchung umfangreicherer Kollektionen aus dem Freiland Hinweise auf erbliche Gegebenheiten zu vermitteln.

8. Der Nachweis erblicher Übertragung eines auf Grund von Ermittlungen an Naturfunden für genetisch verankert angesehenen Zeichnungsmusters belegt zugleich die Abhängigkeit der Zeichnung nicht allein von einem allgemeinen innersekretorischen System, sondern auch von Verteilungsfaktoren der Farbkleidelemente.

9. Ein zufällig nicht vernichtetes und hier wiedergegebenes, bisher nicht veröffentlichtes Protokoll Wolterstorff's aus dem praktisch in seiner Gesamtheit in Verlust geratenen Dr. Wolterstorff-Archiv über das Ergebnis einer Kreuzung zwischen einem *T. h. helveticus*-Männchen mit ungeflecktem Bauch und einem Weibchen der gleichen Art mit zur Brunftzeit vorhandener und später schwindender Bauchfleckung bezeugt die erbliche Übertragung dieses Zeichnungsmerkmals auf 9 von 10 untersuchten Jungtieren. Es zeigt damit ein vorwiegend dominantes Verhalten.

10. Auch in der Wolterstorff'schen, bisher einzigen auf natürlichem Wege erzeugten Kreuzung zwischen *T. v. vulgaris* und *T. h. helveticus* erscheint die Bauchfleckung — ebenso wie die Kehlzeichnung — dominant. Vor allem weit verbreitete Eigenschaften zeigen in Kreuzungen verschiedener Formen unterschiedlichen verwandtschaftlichen Abstandes übereinstimmendes Verhalten und somit Hinweise für gleiche erbliche Verankerung.

11. Der strukturelle Aufbau der Farbtracht läßt Einzelsysteme erkennen, die als von Wachstums- und Stoffwechselfvorgängen geprägte dynamische Muster aufzufassen sind. Insgesamt bilden sie eine tief im Lebensablauf wurzelnde, mit der stammesgeschichtlichen Entwicklung eng verknüpfte Ganzheit. Nach bisherigen Erfahrungen haben Zeichnungssysteme und kaum Einzelbesonderheiten eine feste genetische Verankerung. Modifizierende Einflüsse vermögen erbschatzmäßig angelegte Farbkleidsysteme quantitativ zu beeinflussen; es liegen aber keine Beweise dafür vor, daß solche Einflüsse Farbkleidsysteme in andere, die nicht als konstitutionelle Möglichkeit vorgesehen sind, umzuwandeln vermögen.

12. Zur Bewertung der stammesgeschichtlichen und biologischen Bedeutung des Farbkleides ist seine Auffassung als dynamische Ganzheit zweckmäßig; dadurch erscheint auch die Auflösung von Widersprüchen verschiedener Farbkleidtheorien möglich.

## VII. Schrifttum.

- Adensamer, W.: Bemerkungen zur Pflege und Zucht von *Pleurodeles waltli*, sowie Erfahrungen in Tier- und Pflanzenpflege in Zwergbecken. — Bl. Aquar. Terrarkd. **44**, 17, S. 286—296, 1933.
- Allen, H.: The distribution of the colour marks of the mammalia. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1888.
- Arnold, P.: Können wir die natürliche Belichtung unserer Süßwasseraquarien durch künstliche ersetzen? — Wschr. Aquar. Terrarkd. **30**, 14, S. 216—218, 1933.
- Babák, E.: Zur chromatischen Hautfunktion der Amphibien. Ein Beitrag zur allgemeinen Physiologie der Nerventätigkeit. — Arch. ges. Physiol. **131**, S. 87—118, 1910.
- Baltzer, F.: Über die Entwicklung merogonisch-haploider Bastarde zwischen der schwarzen und weißen Axolotlrasse. — Verh. schweiz. naturf. Ges. 121. J. Vers. Basel, S. 169—171, 1941.
- Bedriaga, J. v.: Mitteilungen über die Larven der Molche. 13. *Molge aspera* Dugès. — Zool. Anz. **18**, S. 153, 1895.
- Bedriaga, J. v.: Die Lurchfauna Europas. II. Urodela, Schwanzlurche. Moskau 1897.
- Berweger, L.: Über die Entwicklung der pigmentführenden Zellen in der Haut von *Salamandra*. — Z. mikr. anat. Forsch. **7**, 2/3, S. 231—291, 1926.
- Breider, H.: Die genetischen, histologischen und zytologischen Grundlagen der Geschwulstbildung nach Kreuzung der verschiedenen Rassen und Arten lebendgebärender Zahnkarpfen. — Z. Zellforsch. **28**, S. 784—828, 1938.
- Brüning, H.: Das Schicksal des Museums für Naturkunde und Vorgeschichte und seiner Sammlungen. — Abh. Ber. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **8**, 1, S. 11—14, 1948.
- Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. II. Aufl., **2**, Berlin, 1939.
- Buresch, Jw. u. Zonkov, J.: Untersuchungen über die Verbreitung der Reptilien und Amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. III. Teil. Schwanzlurche (Amphibia, Caudata). — Mitt. kgl. naturw. Inst. Sofia, Bulgarien, **14**, S. 171—237, 1941.
- Doerbecker, H. J.: Regeneration von Extremitäten bei Tritonen nach Zusatz bestimmter Chemikalien und Ultraviolettbestrahlung. — Med. Diss. Rostock, 1938.
- Eisentraut, M.: Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, **26**, S. 1—228, 1949.
- Freytag, G. E.: Bemerkungen über abnorme Farbkleidveränderungen bei Tritonen. — Mitt. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **1**, S. 13—19, 1947.
- Freytag, G. E.: Die Neotenie der Urodelen. — Mitt. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **1**, S. 5—11, 1947.
- Freytag, G. E.: Einiges über Zusammenhänge zwischen Lebensweise und Variabilität bei Wassermolchen (*Triturus*). — Mitt. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **1**, 2, S. 81 bis 94, 1948.
- Freytag, G. E.: Über F<sub>1</sub>-Bastarde zwischen Fadenmolch (*Triturus helveticus helveticus*) und Teichmolch (*Triturus vulgaris*), insbesondere über Lantz' Bastarde mit *T. v. meridionalis*. — Abh. Ber. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **8**, 2, S. 93—102, 1950.
- Freytag, G. E.: Über den kleinen westeuropäischen Wassermolch *Triturus boscai* von Oropesa (Toledo) in Spanien, nebst Bemerkungen über einige Farbkleidanomalien. — Mitt. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **3**, 1, 1951.
- Freytag, G. E. u. Susebach, E.: Beitrag zur Kenntnis des Farbkleides des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra* L.). — Zool. Anz. **138**, 5/6, S. 127—138, 1942.
- Freytag, G. E. u. Susebach, E.: Zweiter Beitrag zur Kenntnis des Farbkleides des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra*). — Die Weiterzucht nigrintotischer Feuersalamander. — Mitt. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **1**, 2, S. 95—120, 1948.
- Frömming, E.: Ein Beitrag zur Entwicklung des Axolotls. — Bl. Aquar. Terrarkd. **40**, 4, S. 64—65, 1929.

- Galgano, M. u. Lanza, B.: Il probabile determinismo di caratteri specifici e sub-specifici in Tritoni metamorphosati e neotenici. — *Mon. zool. Ital. Suppl.* **57**, 1948.
- Haecker, V.: Über Axolotlkreuzungen. — *Zool. Anz.* **31**, 4, S. 99—102, 1907.
- Haecker, V.: Die Wachstumsordnung der Axolotl-Haut als Grundlage der Zeichnungsmuster. — *Mitt. naturf. Ges. Halle*, **4**, 1916.
- Harrison, R. G.: Die Neuralleiste. — *Verh. anat. Ges. 25. Vers. Königsberg i. Pr.* 1937, S. 4—30, 1938.
- Healey, E. G.: Über den Farbwechsel der Elritze (*Phoxinus laevis*). — *Z. vergl. Physiol.* **27**, 5, S. 545—586, 1940.
- Hellmich, W.: Die Eidechsen der Ausbeute Schröder (Gattung *Liolaemus*, Iguan.). — *Veröff. zool. Staatssamml. München* **1**, S. 129—194, 1950.
- Henke, K.: Zur Morphologie und Entwicklungsphysiologie der Tierzeichnungen. — *Naturwissenschaften*, **21**, Nr. 35, 36, 37, 38, 1933.
- Herbst, C. u. Ascher, F.: Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere. III. Der Einfluß der Beleuchtung von unten auf das Farbkleid des Feuersalamanders. IV. Kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Mac Bridge „Influence of the colour of the background on the colour of the skin of *Salamandra maculosa*.“ — *Arch. Entw. mech.* **112**, S. 1—60, 1927.
- Herre, W.: Vergleichende Untersuchungen an den Unterarten des *Triturus cristatus*. — *Z. Anat.* **99**, 1932 a.
- Herre, W.: Die Schädel der Unterarten des *Triturus alpestris* Laur. — *Zool. Anz.* **97**, 7/8, S. 211—225, 1932 b.
- Herre, W.: Hypophysenimplantationen an Marmormolchlarven. — *Verh. Dtsch. zool. Ges.*, S. 65—75, 1935.
- Herre, W.: Über Rasse und Artbildung, Studien an Salamandriden. — *Abh. Ber. Mus. Naturkd. Vorgesch. Magdeburg*, **6**, S. 193—219, 1936.
- Herre, W.: Über Beziehungen zwischen Hypophyse und Schilddrüse bei Urodelenlarven. — *Verh. Dtsch. Zool. Marburg*, S. 312—320, 1950.
- Hogben, L.: The pigmentary effector system. 7. The chromatic function in Elasmobranch fishes. — *Proc. Roy. Soc. London, (B)* **120**, S. 142—158, 1936.
- Hogben, L. u. Stome, D.: The pigmentary effector system. 8. The dual receptive mechanism of the Amphibian background response. — *Dto.* S. 158—173, 1936.
- Huene, Fr. v.: Die Stämme der Tetrapoden. — *Biol. Zentralbl.* **65**, 7/12, 1946.
- Kabelitz, G.: Das Chromatophorenhormon der Hypophyse. — *Nova Acta Leopoldina NF.* **11**, 87, S. 1—73, 1942.
- Kammerer, P.: Allgemeine Biologie. — 2. Aufl., Stuttgart und Berlin, 1920. — S. 273.
- Kammerer, P.: Vererbung erzwungener Farbveränderungen. 4. Mitt.: Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. — *Arch. Entw. mech.* **36**, 1913.
- Klatt, B.: Hypophysenexstirpationen und -implantationen an Tritonlarven. — *Arch. Entw. mech.* **123**, 3/4, S. 474—491, 1931.
- Klauber, L. M.: Herpetological correlations. 1. Correlations in homogenous populations. — *Bull. zool. Soc. San Diego*, **21**, S. 1—101, 1945.
- Kleinschmidt, A.: Das Verhalten der Melanophoren bei hypophysektomierten Urodelen. — *Verh. anat. Ges. 45. Vers. Königsberg i. Pr.* 1937, S. 262—266, 1938.
- Knight, F. C. E.: Die Entwicklung von *Triton alpestris* bei verschiedenen Temperaturen, mit Normentafel. — *Arch. Entw. mech.* **137**, 4, S. 461—473, 1937.
- Koller, G. u. Rodewald, W.: Über den Einfluß des Lichts auf die Hypophysentätigkeit des Frosches. — *Pflügers Arch.* **232**, S. 637—642, 1933.
- Koppányi, Th.: Zur Frage des Farbwechsels des Bergmolches (*Triton alpestris* Laur.). — *Bl. Aquar. Terrark.* **34**, 2, S. 40—41, 1923.
- Kosswig, C.: Herpetologisches aus der Türkei. — *Mitt. Naturk. Vorgesch. Magdeburg*, **3**, 3, 1951.

- Kreff, G.: Fütterungsversuche an Tritonen. V. (Zur Frage der Vitamine). — Arch. Entw. mech. **137**, 4, S. 566—590, 1938.
- Krieg, H.: Die Prinzipien der Streifenzeichnung bei den Säugetieren, abgeleitet aus Untersuchungen an Einhufern. — Vortr. Aufs. Ent. mech. H. 30, S. 1—101, 1922.
- Krieg, H. u. Forster, H.: Grundregeln der Rückenzeichnung bei den Anuren. — Zool. Anz. **119**, 11/12, S. 288—293, 1937.
- Lafrentz, K.: Untersuchungen über die Lebensgeschichte mexikanischer *Ambystoma*-Arten. — Abh. Ber. Mus. Natur. Heimat. Magdeburg 4, 2, S. 91—127, 1930.
- Lantz, L. A.: Molchbastarde. — Bl. Aquar. Terrark. **45**, 2, S. 23—42, 1934.
- Lantz, L. A.: Über die Bastardierung von Kammolch und Marmorolch. — Abh. Ber. Mus. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **7**, 1, S. 31—57, 1939.
- Lantz, L. A.: Hybrids between *Triturus cristatus* Laur. and *Triturus marmoratus* Latr. — Proc. Zool. Soc. **117**, I, S. 247—258, 1947.
- Ludwig, W.: Der Einfluß salzhaltiger Medien auf die Dauer der larvalen Periode bei *Triton vulgaris*. — Zool. Anz. **99**, S. 109—112, 1932.
- Mann, H.: Der Einfluß der Ernährung auf die Färbung der Fische. — S. B. Ges. naturf. Fr. Berlin (1935) Nr. 8—10, S. 347—356, 1936.
- Mertens, R.: Ein gelber Kammolch, *Triturus cristatus danubialis* (Wolterstorff). — Bl. Aquar. Terrark. **45**, 11, S. 202—203, 1934.
- Mertens, R.: Ist „*Molge macrosoma* Boulenger“ eine gute Species? — Zool. Anz. **136**, 7/8, S. 128—131, 1941.
- Mertens, R.: Die Familie der Warane (Varanidae). — Abh. senckenberg. naturf. Ges. **462**, **465**, **466**, 1942.
- Mertens, R.: Über die Umwandlung der Antillen-Schildkröte *Pseudemys palustris* in *Pseudemys rugosa*. — Senckenbergiana, **26**, 4, S. 313—319, 1943.
- Mertens, R.: Studien zur Eidonomie und Taxonomie der Ringelnatter (*Natrix natrix*). Abh. senckenb. naturf. Ges. **476**, S. 1—38, 1947 a.
- Mertens, R.: Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes. — Senckenberg-Buch **16**, 144 S., 32 Taf., Frankfurt a. M. 1947 b.
- Meyer, A.: Histologische Untersuchungen an normalen und operativ veränderten *Triton vulgaris*-Hypophysen. — Arch. Entw. mech. **139**, 2, S. 309—362, 1939.
- Noble, G. K.: The biology of the Amphibia. — New York und London 1931.
- Noble, G. K. u. Richards, L. B.: Effect of Anterior Pituitary upon production of red pigment in the salamander *Pseudotriton ruber ruber* (Sonnivi). — Proc. Soc. exp. Biol. Med. **30**, S. 9—10, 1932.
- Neunzig, R.: Färbungsabänderungen bei *Triton cristatus cristatus* Laur. — Zool. palaeart. **1**, 4, S. 197—199, 1924.
- Pernitsch, F.: Zur Analyse der Rassenmerkmale des Axototl. I. Die Pigmentierung junger Larven. — Arch. mikr. Anat. I. Abt. vergl. exp. Hist. Entw. gesch. **81**, 2, S. 148—205, 1913.
- Petzsch, H.: Vererbungsuntersuchungen an Farbspielen des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). — Z. Tierzücht. **48**, 1, S. 67—83, 1940.
- Pierantoni, U.: Influenza delle luci visibili di bassa intensità sullo sviluppo di *Rana esculenta*. — Arch. Zool. **27**, S. 321—334, 1939.
- Pogonowska, J.: Über den Einfluß chemischer Faktoren auf die Farbenveränderung des Feuersalamanders. 1. Mitt.: Einfluß von Kochsalzlösung. — Arch. Entw. mech. **39**, S. 352—361, 1914.
- Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. — Encke-Verlag Stuttgart, 1947.
- Schäfer, W.: Untersuchungen über das stickstofffreie Pigment in der Haut des Sennentaler Rindes und seine Beziehungen zum Hautstoffwechsel im allgemeinen. — 27 S., 1935, Diss. Bern.
- Scharlinski, H.: Nachtrag zum Katalog der Dr. Wolterstorff-Sammlung im Museum für Naturkunde und Vorgeschichte zu Magdeburg. — Abh. Ber. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **7**, 1, S. 31—57, 1939.

- Sherémetyeva, E.: An investigation of spontaneous tumors in Axolotls (*Siredon pisciformis*). A pigmentary Tumor. — Res. Ontogen. An. Ukraine Nr. 12 (1938), S. 31—37, 1939. — Russ., engl. Zus.
- Schreitmüller W.: Über eine gelungene Kreuzung zwischen *Triton vulgaris* L. ♂ und *Triton palmatus* Schneid. ♀ (auf natürlichem Wege erzeugt). — Bl. Aquar. Terrarkd. **24**, S. 387—388, 1913.
- Stieve, H.: Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. — Arch. Entw. mech. **49**, 1/2, S. 179—267, 1921.
- Stilo, A.: Sulè effetto delle luci colorate sullo sviluppo delle uova di *Bufo vulgaris*. — Atti R. Acc. Pelor **37**, S. 449—455, 1935.
- Tobler, A.: Der Einfluß des Lichtausfalles auf den Ablauf der Metamorphose und auf die Gonadenentwicklung von *Triton alpestris*. — Rev. Suisse Zool. **54**, 21, S. 401 bis 457, 1947.
- Tornier, G.: Nachweis über die Entstehung von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen. — Zool. Anz. **32**, 1907.
- Veil, C.: Sur le mécanisme de la délatation des cellules pigmentaires comme suite lointaine à l'injection d'adrenalin chez le poisson. — C. r. Biol. Paris, **131**, S. 280—283, 1933.
- Werner, Fr.: Die Wirkung ausschließlicher Fütterung mit Säugetierfleisch auf Molche. — Bl. Aquar. Terrarkd. **41**, 2, S. 30, 1930.
- Wolterstorff, W.: Der Einfluß der Umgebung auf die Färbung der Tritonen. — Bl. Aquar. Terrarkd. **33**, 7, S. 99—101, 1922.
- Wolterstorff, W.: Übersicht der Unterarten und Formen des *Triton cristatus* Laur. — Bl. Aquar. Terrarkd. **34**, 5, S. 120—126, 1923.
- Wolterstorff, W.: Der Einfluß der Ernährung auf die Färbung der Tritonen. — Bl. Aquar. Terrarkd. **35**, 3, S. 66—70, 1924.
- Wolterstorff, W.: Katalog der Amphibien-Sammlung im Museum für Natur- und Heimatkunde zu Magdeburg. — Abh. Ber. Mus. Naturk. Magdeburg, **4**, 2, S. 232—310, 1925.
- Wolterstorff, W.: Eine neue Unterart des Bergmolches *Triturus alpestris graeca*, aus Griechenland. — Bl. Aquar. Terrarkd. **46**, 4, S. 127—129, 1935. — (Bezeichnung als subsp. *graeca* ist irrig und in Bl. **46**, 7, S. 164, 1935 richtig gestellt).
- Wolterstorff, W.: Weiteres von *Triturus alpestris veluchiensis*. — Bl. Aquar. Terrark. **47**, 8, S. 182—184, 1936.
- Wolterstorff, W.: Worin unterscheidet sich *Triturus alpestris apuanus* von Genua u. a. von *Triturus alpestris alpestris*? — Wschr. Aquar. Terrark. **38**, 39/40, S. 390, 1941.
- Wolterstorff, W. u. Freytag, G. E.: Farbkleiduntersuchungen am Kammolch (*Triturus cristatus* Laur.). — Zool. Anz. **141**, 5/6, S. 97—115, 1943.
- Wolterstorff, W. u. Freytag, G. E.: Eine Studie über das Verwandtschaftsverhältnis von Teichmolch (*Triturus vulgaris*) und Fadenmolch (*Triturus helveticus*). — Abh. Bes. Naturk. Vorgesch. Magdeburg, **8**, 4, 1951.
- Zenneck, J.: Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen beim Ringelnatterembryo. — Z. wiss. Zool. **58**, 1894.

### Erklärung zu Tafel 3

- Abb. 1 *Triturus alpestris alpestris*, mit stark gefleckter Kehle, coll. G. E. Freytag, Stolberg/Harz, Kat. Nr. Mus. Magdeburg 322 n. F., Aufnahme H. Vohleitner 24. 10. 1949. Männchen 5. 7. 1949, konserv. als Beleg, Weibchen 9. 7. 1949, Teich des Handwerkerheimes, gef. 23. 7. 1949, Männchen auf dem Fahrweg am Teich gefunden.
- Abb. 2 *Triturus alpestris apuanus*, Zuchtstamm E. Zerneck e, aus dem Ei gezogen von K. Lorenz, Fütterung mit entwässertem Salzhering, Beleg zu Bl. 1935, Kehle gefleckt, Weibchen geb. 26. 4. 34, Länge ca. 106 mm, Männchen geb. 16. 5. 34, Länge ca. 86 mm. Aufnahme Vohleitner 2. 6. 48, ca. 0,85 nat. Größe Kat. Nr. 80 n. F.

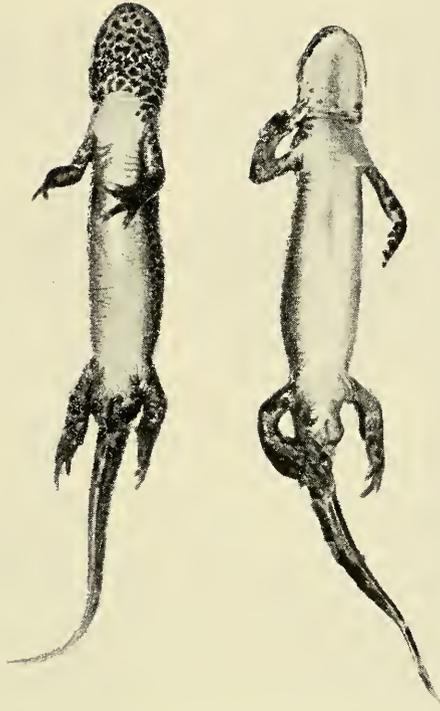


Abb. 1

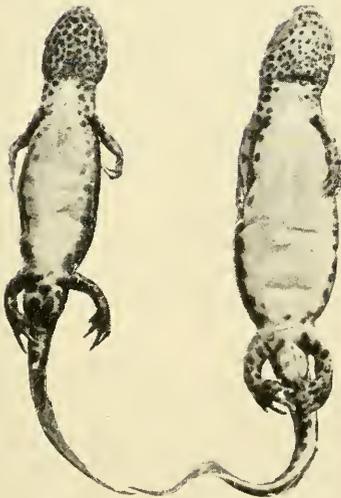


Abb. 2

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [002](#)

Autor(en)/Author(s): Freytag Günther E.

Artikel/Article: [Über das Farbkleid der Salamandriden in seiner Abhängigkeit von äußeren und inneren Faktoren. 79-123](#)