

Zeichnung und Färbung bei Wölfen und den Kieler Pudel-Wolf-Bastarden¹

VON CHRISTINE SCHLEIFENBAUM

Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel

(Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE)

Eingang des Ms. 3. 5. 1975

Einleitung

Inzwischen ist verschiedentlich über die Kieler Kreuzungsexperimente zwischen Pudel ♂♂ unterschiedlicher Größenschläge und Wildcaniden ♀♀ berichtet worden (u. a. HERRE 1964, 1966, 1971a, b). Hier soll ausschließlich von den sogenannten „Puwos“ — Pudelwölfen —, dem Großpudel und dem Wolf, der Stammform aller Haushunde (HERRE und RÖHRS 1973), die Rede sein.

Ursprünglich war es nicht Ziel dieser Bastardierungsversuche, Fragen der Vererbung von Felleigenarten zu klären. Dies Vererbungsgeschehen schien weniger interessant. Für die Schwarzfärbung der für das Kreuzungsexperiment verwandten Pudel war monogener, dominanter Erbgang bekannt, ihr wurde die Wildfärbung des Wolfes als einheitlicher Komplex gegenübergestellt. Bei den Kieler Puwo-Bastarden standen Probleme der Vererbung von Organbesonderheiten im Vordergrund. Ausgangspunkt war die Klärung der Fragen nach Bedeutung von Erbgrundlage und Umwelteinflüssen auf das Gehirn (WEIDEMANN 1970) als dem auch Verhaltenseigenarten wesentlich steuernden Organ (HERRE und RÖHRS 1973). Alle bisherigen Untersuchungen an Körperteilen unserer Canidenbastarde, auch Schädelanalysen gehören inzwischen dazu (G. REMPE 1972), machen anschaulich, daß funktionell einheitlich erscheinende Gebilde bei ihrer Gestaltung von sehr vielen Erbgrundlagen gesteuert werden; sie haben eine polygene Verankerung, und die mitwirkenden Erbanlagen sind voneinander trennbar. Entsprechendes hat sich inzwischen für Färbung, Zeichnung und andere Felleigenarten ergeben. Damit lassen sich neue Gesichtspunkte zum Verständnis von Zeichnungsbesonderheiten verschiedener Hunderassen gewinnen, und die Bedeutung der Wildart als Grundlage von Erörterungen über Haustiere wird erneut unterstrichen (HERRE und RÖHRS 1973).

Inzwischen wurde im Kieler Institut ein recht umfangreiches Puwo-Material erzüchtet — ca. 40 Tiere 1. Generation und 100 Tiere 2. Generation. Nun bietet es sich an, auch Fragen der Vererbung von Färbung und Zeichnung nachzugehen.

Unsere Kieler Kreuzungen zwischen Wolf ♀ und Haushund ♂ sind bekanntlich nicht die ersten Bastardisierungen zwischen Wolf und Hund (BRAINARD 1942; GRAY 1954; ILJIN 1941; KOHTS 1948; NOACK 1887; RHEINSBERGER 1931 u. a.); sie haben aber den Vorzug, daß als Partner für den Wolf, dessen Erbgut wie bei allen Wildarten wohl überwiegend heterozygot ist, ein rassereiner Hund, der schwarze Großpudel, gewählt wurde. Anatomische Untersuchungen lehrten, daß sich der Pudel, abgesehen von Fellmerkmalen von anderen gleichgroßen Haushunden vergleichbarer Wuchsform, so auch vom Deutschen Schäferhund, der äußerlich einen wolfsähnlichen

¹ Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE gilt mein besonderer Dank für die vielfältige Förderung dieser Arbeit.

Eindruck macht, nicht unterscheidet. Vom Wolf weicht der Pudel, wie auch andere Haushundrassen, in vielen Organeigenarten ab, besonders aber in Fellcharakteristika. Während beim Wolf auch für Fellbesonderheiten, wie bei allen Wildarten, heterozygote und polygene Erbgrundlagen anzunehmen sind — die nicht unerhebliche Variabilität innerhalb freilebender Populationen weist darauf hin — dürften beim Pudel wenigstens für einige Fellmerkmale homozygote Zustände vorhanden sein. Für alle früheren Experimente wurden nicht rassereine Haushunde verwandt, was die ohnehin komplexen Erbgänge noch undurchsichtiger macht.

Den Beschreibungen und theoretischen Erörterungen unseres Kreuzungsexperimentes seien einige Erklärungen vorangestellt, welche die Fellfärbung und Zeichnung, die Fellzusammensetzung allgemein und die Fellstruktur betreffen.

1. Bei den Kieler Pudel-Wolf-Kreuzungen spielen folgende Fellfarben eine Rolle: Schwarz, „Wildfarben“ und Silbergrau.

Schwarz ist im Erbgut unseres Großpudelstammes nachweislich (s. u.) dominant und homozygot vorhanden. Damit können die übrigen rezessiven Fellfarben wie Braun, Weiß, Silbergrau und Apricot, welche von der FCI (Fédération Cynologique Internationale) im „Standard für Pudel“ zugelassen sind, im Erbgut unserer Pudel ausgeschlossen werden. Da Schwarz dominant ist, erscheint auch die 1. Puwo-Generation schwarz und ebenso ein Großteil der 2. Nachzuchtgeneration.

„Wildfarbigkeit“ in ihrer typischen Ausprägung besitzen unsere Wölfe. „Wildfarbenes“ Fell wird gebildet durch Haaranteile mit schwarzem Pigment (Eumelanin), wie es auch die Großpudel besitzen, und, dies ist sehr wichtig, gelbem Pigment (Phaeomelanin) sowie durch pigmentfreie weiße Anteile. Bei der Beschreibung und Deutung der Fellfarben der Individuen der 2. Puwo-Generation wird im Rahmen einer groben Faktorenanalyse etwa ein Viertel der Tiere als mehr oder weniger „wildfarbig“ im Gegensatz zu schwarzen und silbrig-grauen Tieren (s. u.) bezeichnet. Es werden aus Gründen der Überschaubarkeit in der Gruppe der „Wildfarbenen“ alle Individuen zusammengefaßt, die in irgendeiner Fellpartie neben schwarzem auch gelbes Pigment zeigen; dies kann auf gelbe Überaugenflecken, gelbe Ohrfärbung, einen gelben Halsfleck o. ä. beschränkt sein, d. h. es treten stark abgewandelt „wildfarbene“, fast schwarze Tiere auf. Dabei ist noch zu bemerken, daß im Laufe der Ontogenese vom neonaten zum adulten Tier mehrfach ein Wandel in Färbung und Zeichnung auftreten kann (s. u.). Diese Erscheinungen machen besonders deutlich, daß sich das Fell des Wolfes nicht einfach wie das des Pudel durch eine bestimmte Farbe charakterisieren läßt. Das Vorhandensein mehrerer Farben ergibt eine Zeichnung (s. u.), die beim Wolf als einheitlicher Komplex erscheint und damit dazu verleitet, das Wolfsfell als „wildfarben“ zu beschreiben. Das Auftreten einzelner „abgesprengter“ Färbungs- und Zeichnungselemente des Wolfes bei einigen Bastardtieren — es gibt daneben eine Reihe sehr wolfsähnlich gefärbter, hell-„wildfarbener“ Individuen — veranschaulicht, daß das typische Wolfsfell durch das Zusammenwirken sehr vieler Erbinheiten entsteht. Während die schwarze Farbe des Pudels monogenen Erbgang zeigt, wird die „Wildfarbe“ des Wolfes, die eigentlich eine Zeichnung ist, durch polygenen Erbgang bewirkt.

Silbrig-graue Individuen treten vereinzelt unter den Puwos der 2. Nachzucht-(N₂)-Generation auf. Ihre Färbung entsteht durch Aufhellungen des Einzelhaares und teilweise durch vermehrtes Auftreten weißer Stichelhaare. Das Erbgut dieser Tiere dürfte kaum dem der Silberpudel vergleichbar sein. Silbrig-graue N₂-Puwos werden als das Ergebnis von Neukombinationen von Genen aus dem Erbgut des Pudels und des Wolfes gedeutet (s. u.).

2. Zeichnung ist, wie bei der Fellfärbung angedeutet, ein wesentlicher Faktor, der bei der Beurteilung der Felle der Pudel-Wolf-Kreuzungen berücksichtigt werden muß. Zeichnung, vom Wolf herkommend, erweist sich als dominant gegenüber Fehlen

von Zeichnung, wie es für den Pudel typisch ist. Durch Schwarz relativ verdeckte Zeichnung besitzen alle N₁-Bastarde sowie die Mehrheit der dunklen N₂-Puwos. Die „wildfarbenen“ besitzen ohnehin Zeichnung.

3. Im allgemeinen ist das Canidenfell aus 6 Haartypen zusammengesetzt (BRUNSCH 1956): 1. Linearhaar = Leithaar, 2. Grannenhaar, 3. Wellgrannenhaar, 4. Grannenwellhaar, 5. grobes und 6. feines Wellhaar. Die Haartypen 1 bis 3 bilden das Deckhaar, 5 und 6 die Unterwolle, 4 stellt einen Übergang vom Deckhaar zur Unterwolle dar, wird beim Wolf allerdings noch zum Deckhaar gerechnet.

4. Für die Beschreibung der Fellstruktur werden folgende Begriffe verwandt (s. auch HALTENORTH 1958; SCHULTZ-ROTH 1972):

- a. Das Wolfsfell ist als stockhaarig zu kennzeichnen. Der Wolf besitzt glattes Deckhaar und dichte Unterwolle; er hat einen jährlichen Haarwechsel.
- b. Das Fell des Pudels läßt sich als wollhaarig charakterisieren, ihm fehlt nach BRUNSCH (1956) der Haartyp 1, das Linear- oder Leithaar, Deckhaar und Unterwolle lassen sich nicht mehr eindeutig trennen, die Haartypen haben sich angeglichen. Der Pudel besitzt anhaltendes Haarwachstum, damit keinen Haarwechsel.
- c. Die N₁-Puwo-Generation wird als strupphaarig beschrieben. Strupphaar ist wirtgerichtetes ± langes Stockhaar. Bei N₁-Puwos ist wiederum ein Haarwechsel zu beobachten.
- d. In der N₂-Generation treten Individuen mit den obengenannten drei Fellstrukturen auf. Stockhaar erscheint als Kurz-, Normal- (wie beim Wolf) und Lang-Stockhaar. Wollhaarige Individuen entsprechen nicht ganz den Pudeln. Die echte Pudellocke (s. u.) wird noch nicht wieder ausgebildet. Neben strupphaarigen Tieren können auch solche mit Rau- oder Wirrhaar (terrierähnlich) auftreten. Auch bei allen N₂-Puwos, selbst den pudelartigen, konnte ein Haarwechsel nachgewiesen werden.

Beschreibungen

1. Pudel

Unser Großpudelstamm nahm seinen Ausgang von Tieren, deren Ahnen seit Jahrzehnten in den Zuchtbüchern des Deutschen Pudel-Klubs geführt werden. — Der erste Rüde, der für das Puwo-Experiment eingesetzt wurde, war Julius von Orplid DPZ Bd. 40, Nr. 55502. —

Typische Merkmale sind: Einheitlich tiefschwarze Färbung (dominant), jegliches Fehlen von Zeichnungselementen auch im Einzelhaar, darauf sei schon hier besonders hingewiesen. Beide Merkmale liegen in homozygotem Zustand vor, was auch durch langjährige Inzuchten über mehrere Generationen geprüft wurde. Der Pudel zeichnet sich im Vergleich zum Wolf durch einige besondere Haareigenarten aus (BRUNSCH 1956). Wie schon erwähnt, fehlen ihm die Leithaare. Er besitzt eine Wollhaarbildung, die der bei vielen Hausschafen gleicht, d. h. die Haartypen haben sich angeglichen und lassen sich nur noch durch unterschiedliche Dicke unterscheiden. Eine echte Grannigkeit, wie sie normalerweise für das Deckhaar kennzeichnend ist, liegt nicht mehr vor. Hinzu tritt Lockenbildung. In dieser ausgeprägten Form ist sie einmalig unter den Haushunden. Sie steht mit Störungen im Haarstrich in Zusammenhang (MIESSNER 1964). Das Haar des Pudels wächst lang ab. Der sonst übliche rhythmische Haarwechsel bleibt aus. Schließlich besitzt der Pudel langbehaarte Hängeohren, zwar kein Fellmerkmal aber für das äußere Erscheinungsbild von wesentlicher Bedeutung. Annähernd übereinstimmend mit dem Wolf ist die Körpergröße unserer Tiere, die über der jetzt für Zuchtbuchpudel zugelassenen liegt.

2. Wölfe

Die Wölfe unseres Kreuzungsexperimentes sind jugoslawischer Herkunft. Ihr Fell besitzt die ursprüngliche „Wildfarbe“, wie sie bei unserem europäischen Wolf anzutreffen ist. Ihre Färbung besteht im allgemeinen Eindruck aus einem Gemisch von schwarzen, rötlich-gelben und grauen Farbtönen, auch rein weiße Partien sind vorhanden. Es ist ein Pigmentierungsgefälle von dorsal dunkleren Tönungen nach ventral helleren festzustellen. Es gibt bei Wölfen gleicher Herkunft hellere und dunklere Individuen.

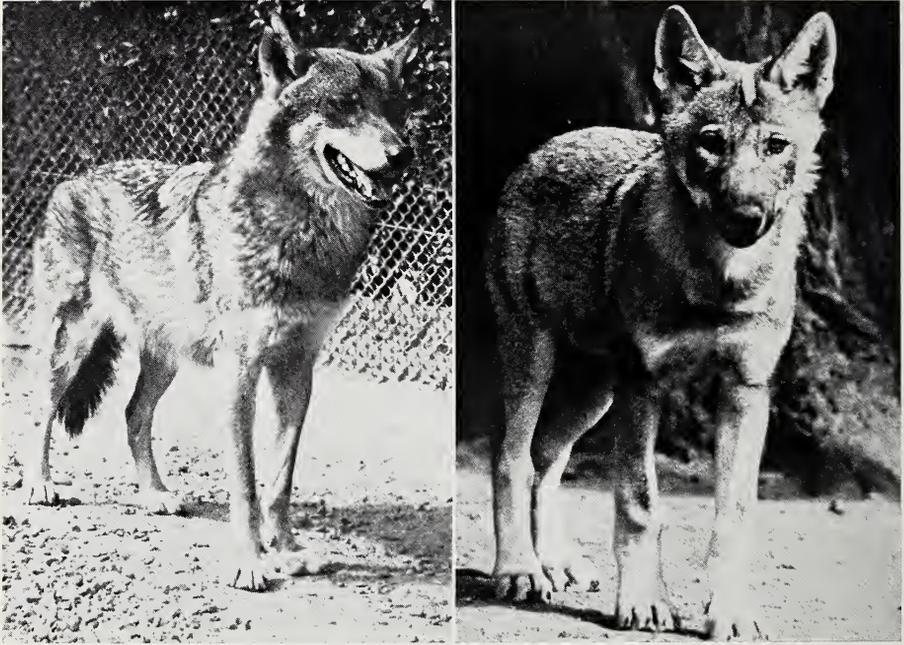


Abb. 1 (links). Jugoslawischer Wolf (adult). — Abb. 2 (rechts). Jugoslawischer Wolf (Jungtier)

Um das Fell des Wolfes genauer zu charakterisieren, muß neben der Färbung als eine davon „unabhängige“ Erscheinung die Zeichnung betrachtet werden (KOHTS 1947). Die Zeichnung wird durch unterschiedliche Färbung der Haare, verschiedene Haarlänge und Haartzusammensetzung bewirkt; bei der Färbung wechselt die Intensität der Pigmenteinlagerungen ebenso wie die Ausdehnung der farblichen Bereiche innerhalb des Haares. Diese Vielfalt erschwert die Klärung der Zusammenhänge, weist aber gleichzeitig auf die Beteiligung mehrerer Gene hin. Als Zeichnungselemente, die im Rahmen der individuellen Variabilität unterschiedlich deutlich ausgeprägt sind, fallen auf (Abb. 1): Ein heller Überaugenfleck, eine helle Wangenpartie, die fast weiße Umgebung der Schnauze, die relativ hellen Innenseiten der Ohren. Der Ohrücken dagegen und die Kopfpattie zwischen den Ohren bis hin zum Hinterkopf ist rotbraun gefärbt. Am Hals zeichnet sich jederseits eine helle Binde ab. Hinter der Schulter befindet sich im Fell eine Aufhellung, ein typischer Sattelfleck hebt sich ab. Die Rückenfärbung ist deutlich dunkler als die der Flanken, bzw. es hebt sich eine Rückenzeichnung gegenüber den Seitenpartien ab. Die Frontalansicht (Abb. 2) zeigt besondere Aufhellungen an der Kehle, am Hals, der Oberarmregion, die teilweise ineinanderfließen, sowie einen dunklen Streifen auf rötlich

braunem Grund an den Vorderextremitäten. Bei jugendlichen Individuen, manchmal auch nach dem Haarwechsel älterer Tiere, also wenn das Fell noch nicht endgültig ausgewachsen ist, erscheint die Zeichnung häufig besonders klar. Zunahmen in der Haarlänge und Verdichtungen in der Fellzusammensetzung lassen die Einzelemente der Zeichnung ineinander übergehen. Besonders in dunkel erscheinenden Körperregionen ist die Unterwolle oft anders, gelblich-beige, gefärbt. Aber das Deckhaar, welches die dunkle Zeichnung ausmacht, überdeckt mit seinen schwarzen Haaranteilen diese hellere Färbung weitgehend. Es ist anzunehmen, daß die Erbinheiten, welche Färbung und Zeichnung des Wolfsfelles bewirken, auf verschiedenen Chromosomen liegen, so daß Koppelung bei der Merkmalsgestaltung weitgehend ausgeschlossen werden kann. Dies wird schon bei der großen Variabilität innerhalb der Wölfe deutlich, wird sich aber besonders bei der Analyse der Phaenotypen der N₂-Generation der Pudelwölfe zeigen. Wie wichtig die Unterscheidung von Färbung und Zeichnung ist, wird bei der Betrachtung Nordamerikanischer Wölfe besonders anschaulich. Die Nordamerikanischen Wolfspopulationen zeigen viel häufiger Farbvarietäten als die Eurasiatischen, bei denen selten Schwärzlinge, Albinos oder gelbliche Individuen auftreten (HEPTNER und NAUMOV 1974). Es gibt schwarze und sehr helle, fast weiß wirkende Wölfe in Nordamerika. Aber eine Analyse lehrt, daß beide gewisse Zeichnungselemente besitzen, die denen der „wildfarbenen“ Wölfe entsprechen, zumindest eine Rückenzeichnung ist deutlich (Abb. 3). Auch bei schwarz wirkenden Puwos erhalten sich in der Rückenpartie am hartnäckigsten gewisse Zeichnungselemente.

Im Schrifttum wird immer wieder darauf hingewiesen, daß der Wolf schon in freier Wildbahn dazu neigt, Farbvarietäten auszubilden (POCOCK 1935; KOHTS 1948; JOLICOEUR 1959; YOUNG und GOLDMAN 1964; MECH 1967). Es kann als sicher gelten, daß es sich dabei um erblich gesteuerte Eigenarten handelt. Die Vielfalt der Phaenotypen des Wolfes weist auf hochpolygene Verhältnisse hin. Dies ist zum Verständnis der Farbvielfalt beim Haushund von Interesse. Durch Abgrenzung und Vermehrung kleiner Populationen der Wildart bei der Bildung des Haustieres (HERRE und RÖHRS 1973) können sich relativ früh in der Domestikation als Folge von Rekombinationen (SAVAGE 1971) Abweichungen von der „normalen“ Wildfarbe“ erblich fixieren, weil rezessive Faktoren erbrein werden, oder sich im Zusammenhang damit neue epistatische Wirkungen einstellen, die zu veränderten, in älterer Bezeichnungswiese „mutierten“ Phaenotypen führen, ohne daß aktuelle Mutationen im Erbgut auftraten. Solche Vorgänge bei der Verteilung von Farbgenen werden durch Wandlungen in Genen unterstützt, welche auf Haareigenarten wirken. Allgemein scheint in der Domestikation die Tendenz zu bestehen, die Komplexität im Erbgut der Wildform in verschiedenster Weise abzuwandeln und dabei zu vereinfachen. Monogene Erbgänge gewinnen an Bedeutung (KOSSWIG 1963).

Voraussetzung für jegliche Fellzeichnung ist das Vorhandensein verschiedener, wenigstens zweier Farben bzw. des Gegensatzes hell-dunkel in den Haaren der entsprechenden Körperregionen. Die Zeichnung innerhalb des Wolfsfelles geht auf Farbbesonderheiten in Einzelhaaren zurück. Die wenigsten Haare in den charakteristisch gezeichneten Zonen sind einfarbig, zumindest soweit es die Deckhaare betrifft, die vor allem den optischen Gesamteindruck des Felles ausmachen. Die Deckhaare zeigen eine typische Bänderung, d. h. in ihnen sind Farben in Ringen verschiedener Breite angeordnet. Diese Haare können einfach und auch mehrfach gebändert sein, sie können zwei- oder dreifarbig sein. Für die Zeichnung von Bedeutung ist vor allem die Zeichnung der Haarenden, d. h. gewöhnlich eine dunkle Haarspitze, der ein helles Band folgt. Wenn hier von Bänderung der Haare die Rede ist, so könnte versucht werden, diese Farbstoffverteilung dem Wirken von Allelen aus der Agouti-serie zuzuschreiben, wie sie für Rodentia und Lagomorpha beschrieben wird. Hier ist Vorsicht geboten, da eine Homologisierung von Farb- bzw. Zeichnungsgenen der

obengenannten Gruppen mit denen der Carnivora nach verschiedenen Befunden sehr fragwürdig erscheint (s. u.). Die Unterwolle besitzt im Gegensatz zum Deckhaar nur vereinzelt Zeichnungselemente in Form einer sehr kurzen schwarzen Spitze. Meist ist die Unterwolle relativ einheitlich gelb, hellbeige oder gar weißlich gefärbt.

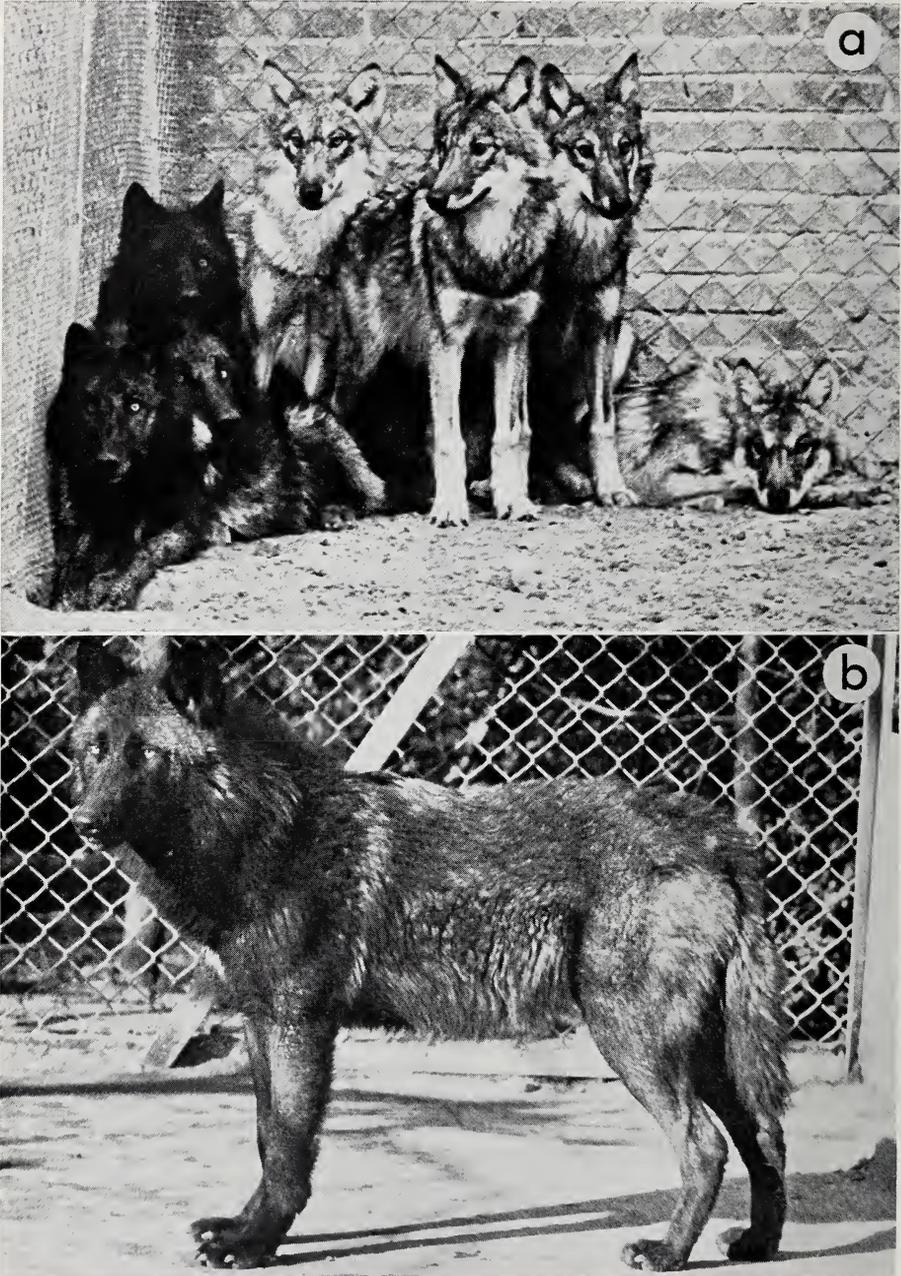


Abb. 3. a = Gruppe nordamerikanischer (links) und europäischer (rechts) Wölfe — b = nordamerikanischer Wolf

Für den Farbeindruck ist die Haarlänge und Fellzusammensetzung sowie die Farbverteilung im Haar von Bedeutung. Haarlängenmessungen an Wolfsfellen haben ergeben, daß entlang der Rückenmittellinie die längsten Haare anzutreffen sind, zu den Seiten hin werden die Haare kürzer. Ein Zentrum mit besonders langen Haaren liegt kurz vor dem Sattelfleck. Während die Haare beim Europäischen Wolf im vorderen Bereich 5–7 cm lang sind und im hinteren Bereich 4–6 cm, sind sie vor dem Sattelfleck 7–9 cm lang. Die Länge der dunklen Haarspitzen hingegen beträgt bis zur Rückenmitte durchschnittlich 1,5 cm, dann 1 cm, ist also vergleichsweise einheitlich. Die größere Haarlänge führt dazu, daß in einem umgrenzten Bezirk helle Haaranteile sichtbar werden, die den Sattelfleck bilden. Die Aufhellung am Hals und in der Schulterregion ist weniger auf unterschiedliche Haarlänge als vielmehr auf eine andere Fellzusammensetzung zurückzuführen. In der Schulterregion stellte BRUNSCH (1956) eine prozentuale Abnahme der Deckhaare zugunsten der Unterwolle fest. In der Halspartie hat sich die Länge der Unterwolle derjenigen der Deckhaare angeglichen. In beiden Fällen ist offenbar die Aufhellung auf ein „Durchscheinen“ der helleren, weitgehend einheitlich beigefarbenen Unterwolle zurückzuführen.

Die Untersuchungen von BRUNSCH (1956) ergaben, daß in der Rückenlinie Zentren besonderer Haarlänge mit Zentren besonderer Hautdicke korreliert sind. Das läßt den Schluß zu, daß hier besonders kräftige Arrektormuskeln vorhanden sind, die ein Aufstellen der Haare ermöglichen. Damit sei auf die Bedeutung vieler Zeichnungselemente des Wolfes als Ausdrucksstrukturen hingewiesen. SCHENKEL (1947, 1967) hat sich besonders ausführlich mit dieser Frage befaßt. Auch Verhaltensuntersuchungen von EISFELD (1966) und ZIMEN (1970) mit anderer Zielsetzung deuten darauf hin, daß sich der Wolf nicht nur olfaktorisch, wie überwiegend wohl angenommen wird, sondern auch bemerkenswert optisch orientiert. Ihm ist durch seine Fellzeichnung die Möglichkeit zu einem nuancierten Ausdrucksverhalten gegeben, wie es bei Haushunden nicht mehr zu beobachten ist. Dabei sei daran erinnert, daß im Hausstande die Sinnesorgane und die dazugehörigen Zentren im Gehirn starke Reduktionen erfahren. Besonders ist davon das optische System betroffen. Hunde haben anstatt des ausgeprägten optischen Ausdrucksverhaltens — einer Gebärdensprache (HERRE 1975) — differenzierte Bell-Laute entwickelt, mit denen sie sich vorrangig verständigen. Auch der Schakal verwendet seine „wildfarbene“ Fellzeichnung als Ausdrucksstruktur in ähnlicher Weise wie der Wolf (WANDREY 1974).



Abb. 4. Puwos 1. Nachzuchtgeneration

3. Puwos erster Nachzuchtgeneration

Die erste Puwogeneration (Abb. 4) ist im allgemeinen Habitus mehr wolfsähnlich und als Folge der Durchschlagskraft des schwarzen Pudelfarb-

gens relativ einheitlich gefärbt; schwarz dominiert. Das Fell ist außerdem langhaariger als beim Wildtier und strupphaarig. Ein einheitlicher Haarstrich wie beim Wolf ist nicht vorhanden. Die Tiere erinnern in ihrem Aussehen an die Haushundrasse Riesenschnauzer. Die Ohren sind im Vergleich zu denen des Wolfes etwas vergrößert, meist aufrecht stehend. Das Schwarz der N_1 -Puwos erweist sich als nicht so einheitlich wie beim Pudel, in der Rückenmittellinie sind viele anfänglich schwarz gefärbte Haare weißgrundig. Weiß ist ein zunächst verdecktes Zeichnungselement, später wird es deutlicher. Mit zunehmendem Alter zeigen sich solche Aufhellungen auch am Kopf und in der Rückenlinie besonders in der Gegend der Schulterzeichnung und des Sattelflecks; die weißen Anteile stoßen dann bis zur Felloberfläche durch. Die Färbung bzw. Zeichnung der Tiere wandelt sich also während der Ontogenese. Im Vergleich zum Wolf erlangen die gestaltenden Gene erst später eine Wirkung.

4. Puwos zweiter Nachzuchtgeneration

Die zweite Bastardgeneration zeigt Aufspaltungen, die zu einer sehr großen Variabilität der Erscheinungsformen führen, wobei wiederum auch ontogenetische Veränderungen, welche entwicklungsphysiologische Besonderheiten anzeigen, berücksichtigt werden müssen. Vier Gesichtspunkte, die das Aussehen der Puwos 2. Generation wesentlich beeinflussen, seien kurz angeführt: Habitus, Färbung, Zeichnung und Haar- bzw. Fellstruktur. 1. Nach dem Habitus lassen sich Tiere mit pudelartigem und solche mit wolfsartigem Körperbau unterscheiden. Zu den letzteren zählen auch solche Individuen, die ihrer Elterngeneration in Habitus und Farbe ähneln. 2. Nach der Färbung sind „wildfarbene“ und überwiegend schwarze Individuen zu trennen. Neu treten silbrig-graue Tiere auf. Zu den „Wildfarbenen“ werden, wie eingangs erwähnt, alle Tiere gerechnet, die neben schwarzen und weißen auch gelbe Fellpartien besitzen; d. h. auch Individuen mit einzelnen gelben Abzeichen auf sonst schwarzem Grund werden zu dieser Gruppe gezählt, da ihre Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten auf das Wirken von abgewandelten „Wildfarbigkeitsfaktoren“ zurückgeführt werden. Immer entstehen bei Einteilungsversuchen in der Gruppe der N_2 -Puwos Schwierigkeiten, Individuen durch die Färbung allein zu charakterisieren. Es muß das Phänomen der Zeichnung mit berücksichtigt werden. Andererseits werden Färbung und Zeichnung durch unterschiedliche Faktoren bewirkt, so daß diese Erscheinungen bei einer Faktorenanalyse gesondert zu betrachten sind. Unter den schwarzen Kreuzungstieren 2. Generation treten Individuen mit und ohne Zeichnungselemente auf. 3. Zeichnung zeigt sich am auffälligsten bei den „wildfarbenen“ Tieren, erweist sich aber bei fast allen schwarzen, ähnlich wie in der N_1 -Generation, durch Weißgrundigkeit als latent vorhanden. Nur einige silbriggraue und alle pudelartigen Individuen besitzen keinerlei Zeichnungselemente. 4. Schließlich gibt es kurz-, normal- und langstockhaarige Tiere, wollhaarige, ähnlich den Pudeln allerdings ohne echte Pudellocken, die auch einen deutlichen Fellwechsel durchmachen, und strupphaarige sowie rauh- bzw. wirrhaarige.

Die meisten der oben angeführten Merkmale können unabhängig voneinander auftreten und sind daher wechselnd miteinander kombiniert. Allerdings sind Tiere mit eindeutig pudelartigem Habitus bislang immer schwarz oder grau, niemals „wildfarben“. Sie besitzen keine Zeichnungselemente und machen knapp ein Viertel der gesamten N_2 -Generation aus. Vereinzelt haben kurzstockhaarige und strupphaarige Individuen Hängeohren. Die Mehrzahl der Tiere besitzt Stehohren und einen mehr wolvartigen Körperbau.

Besonderes Augenmerk verdient die Zeichnung. Bei gut Dreivierteln der N_2 -Kreuzungstiere ist sie in irgendeiner Form vorhanden. Allerdings ist sie nur bei ca. einem Viertel aller N_2 -Puwos mit „Wildfarbigkeit“ in ihrer mehr oder weniger ur-

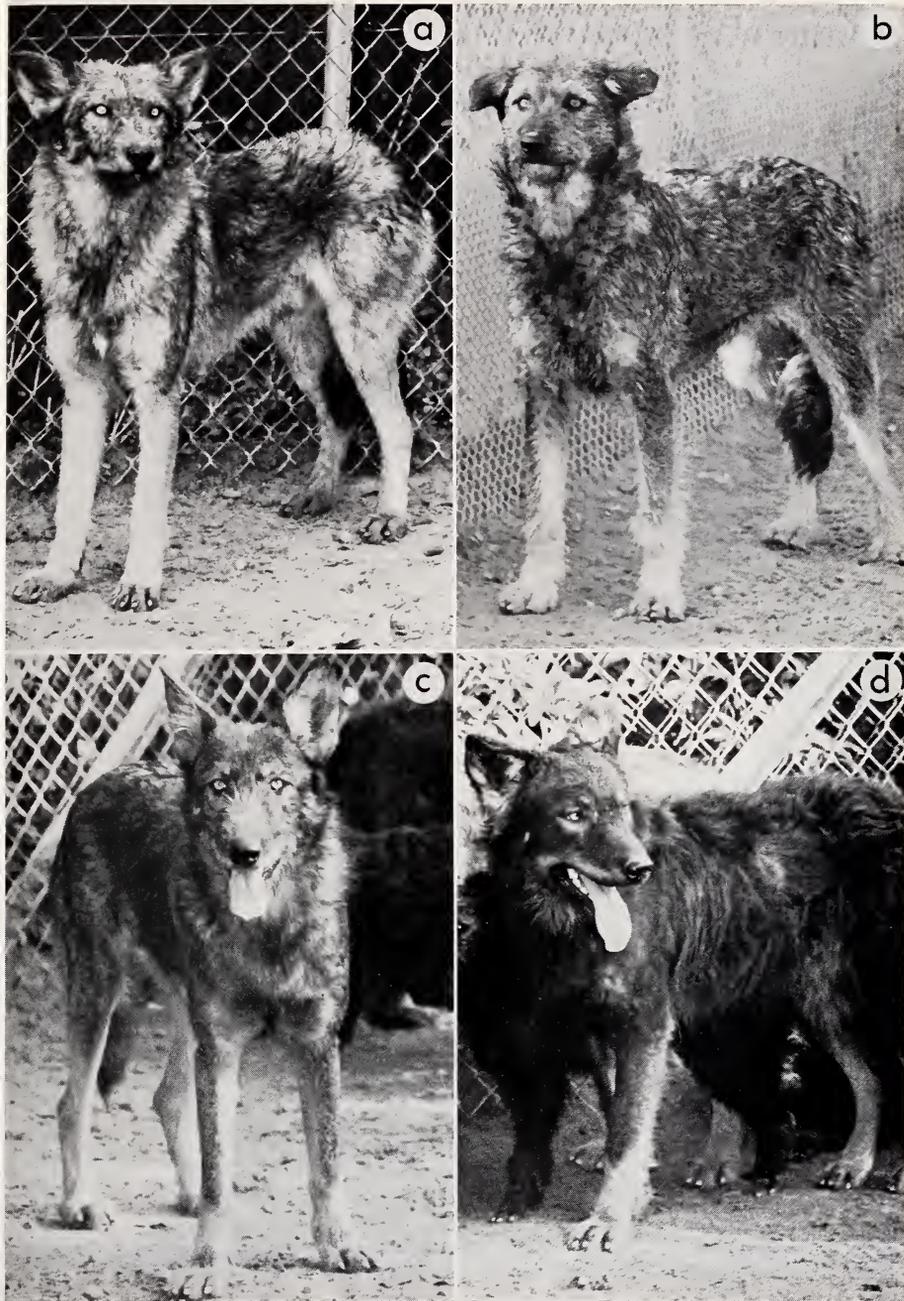


Abb. 5. „Wildfarbene“ Puwos 2. Nachzuchtgeneration — a—c = hell- bis dunkel-„wildfarbene“; d = black and tan farben



Abb. 6. Schwarze und silbrig-graue Pupos 2. Nachzuchtgeneration — a = pudelartig; b = \pm wolfsartig; c = ähnlich N₁-Tieren; d = silbrig-grau

sprünglichen oder abgewandelten Form verbunden; sonst ist sie mehr oder weniger latent in der Rückenlinie, ohne gelbe Bänderung des Haares, zu erkennen. Unter den „wildfarbenen“ Tieren läßt sich eine Farbreihe von „hell- bis dunkelwildfarbenen“ Individuen aufstellen. Je dunkler die Tiere werden, desto deutlicher treten einzelne Zeichnungselemente hervor. Zu den „dunkelwildfarbenen“ zählen auch die Tiere mit vereinzelt gelben Abzeichen auf sonst schwarz erscheinendem Grund. Hierbei wird deutlich, daß sich die Zeichnungselemente trennen lassen, d. h. sie können unabhängig voneinander auftreten. Hellere Bastarde besitzen häufig längere Haare, durch welche die Zeichnung verwaschener erscheint. Es hat sich also gezeigt, daß die für den Wolf beschriebenen Zeichnungselemente relativ vollständig oder auch einzeln in verschiedenen Kombinationen, besonders bei den „dunkelwildfarbenen“ Tieren, auftreten. Es können beispielsweise bei fast schwarz erscheinenden Individuen folgende Zeichnungskombinationen auftreten: Ein rötlich-gelber Ohrücken (die Innenseite des Ohres ist schwarz), ein kleiner gelber Wangenfleck und gelbe Zeichnungselemente an den Extremitäten; oder: rötlicher Ohrücken, gelbe Ohrinnenseite mit heller Ohrbasis, ein kleiner gelber Wangenfleck, eine schmale hellgelbe Schnauzenumrandung, die sich zur Kehle hin verbreitert, ein schmaler gelblicher Brustfleck, seitlich am Hals je ein deutlich abgesetzter gelber Streifen, ein schattenhaft angedeuteter Sattelfleck und gelbe Zeichnungselemente an den Extremitäten; schließlich noch ein Beispiel mit wenigen Zeichnungselementen: Gelbe Ohrücken (das Ohrinnere ist wiederum schwarz), eine schmale gelbe Augenumrandung, beiderseits leicht gelb aufgehellte Halsstreifen und gelb gezeichnete Extremitäten.

Ein Sonderfall unter den „dunkelwildfarbenen“ Tieren, auf den hin auch verschiedene Hunderassen speziell gezüchtet werden, stellt eine Zeichnung dar, welche in der Hundezucht als Black-and-tan-Zeichnung beschrieben wird. Sie ist charakterisiert durch schwarzen Fellgrund mit gelben Abzeichen über den Augen, an der Schnauze, den Wangen, der Brust, den Läufen und in der Analregion. Diese Zeichnung ist zum Beispiel typisch für Rottweiler, dunkle Schäferhunde, manche Dackel und den Dobermann. Ausgeprägte Black-and-tan-Zeichnung, auch Schwarzlohzeichnung genannt, tritt bei unseren Bastarden nur vereinzelt auf, bisher nicht bei kurzhaarigen Individuen. Im Unterschied zu entsprechenden von mir untersuchten Haushunden besitzen die Kreuzungstiere in der Rückenlinie weißgrundige schwarze Haare, was allerdings oberflächlich nicht sichtbar wird. Außerdem ist zu beobachten, daß in der Jugend typisch black-and-tan-gezeichnete Individuen im Adultzustand „wildfarben“ werden können.

Selbst bei rein schwarz erscheinenden Tieren lassen sich bisweilen typische Zeichnungsregionen in der Rückenlinie und beim Schulterkreuz schattenhaft ahnen. Zwei Gründe seien für diese Erscheinung angeführt: Besondere Haarstruktur und Länge der Deckhaare und veränderte Fellzusammensetzung, bei der die hellere, anthrazit- bis schmutzig beigefarbene Unterwolle durchscheint. In der Region des Sattelflecks können sogar schwarz-weiß gebänderte Haare eine Zeichnung verursachen. Eine bei den schwarzen Tieren relativ häufige Erscheinung ist ein kleiner weißer Brustfleck, welcher auch bei vielen schwarzen Hunderassen vorkommt. Einen kleinen Einblick in die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen der 2. Puwo-Generation sollen die Abbildungen 5 („wildfarbene“ Tiere) und 6 (schwarze und silbrig-graue Tiere) ermöglichen. Ferner sei auf die von HERRE (1964, 1966, 1971 b) veröffentlichten Bilder verwiesen.

Theoretische Erwägungen

Besonders deutlich bringt KOHTS (1947) die Vorstellung zum Ausdruck, daß die Farbvariabilität bei Wölfen auf Einkreuzungen von Haushunden zurückzuführen

sei. Angesichts der Tatsache, daß wohl alle Säugetierarten (auch solche, aus welchen keine Haustiere hervorgegangen sind) eine Variabilität in der Färbung aufweisen und inzwischen viele weitere erblich gesteuerte Unterschiede zwischen Wolf und Haushund bekannt geworden sind, erscheint diese Vorstellung sehr fragwürdig. Sie lenkt zudem von wichtigen Einsichten zum Verständnis der Haushunde ab. Seit langem wird eine endgültige Klärung der Vererbung der Farberscheinungen bei Caniden — im wesentlichen bei Haushunden — erstrebt. Dabei wird meist der Versuch unternommen, diese Erbgänge in ein bei Rodentia und Lagomorpha für die Wirkung von Fellfarbgenen erstelltes Schema einzuordnen. Der Erfolg ist gering geblieben. Zwar lassen sich bei oberflächlicher Betrachtung der Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten der Hunde ähnliche Merkmale ausfindig machen wie bei Mäusen oder Kaninchen. Aber über die Erbgänge dieser Merkmale ist wenig Genaues bekannt. Es sei hier daran erinnert, daß einundasselbe Individuum im Laufe seiner postnatalen Entwicklung zwei bis drei unterschiedliche Phaenotypen zeigen kann (z. B. schwarz — black-and-tan — „wildfarben“). Bei der Fülle der Faktoren, die offensichtlich bei der Farbvererbung eine Rolle spielen, erscheint es vorerst wenig angebracht, die Gültigkeit des Schemas für die Farbvererbung der Nagetiere auch für Caniden nachweisen zu wollen, zumal diese nicht — wie etwa Mäuse oder Kaninchen — in genügend großer Zahl ohne erheblichen Aufwand gezüchtet werden können. Selbst die Auswertung der Zuchtbücher rassereiner Haushunde führt nicht zu sicheren Ergebnissen. Solche Zuchtbücher werden nicht einheitlich geführt, und häufig bleiben genetisch interessante Tiere unerwähnt, weil sie Abweichungen von den Zuchtzielen der entsprechenden Rasse darstellen, was bei Züchtern unerwünscht ist. Unter anderen haben sich WRIGHT (1917, 1918), HALDANE (1927) und BURNS (1952) um eine Faktorenanalyse der Färbung bei Haushunden bemüht, ebenso LITTLE (1971).

SEARLE (1968) hat eine umfangreiche vergleichende Zusammenfassung der Farbvererbung vorgelegt und auch eine Homologisierung von Farbgenen bei verschiedenen Säugerordnungen versucht. Bei einer mehr oder weniger bedingungslosen Bereitschaft, ein Vererbungsschema, das für eine Säugergruppe herausgearbeitet werden konnte, auf eine systematisch fernstehende andere zu übertragen, werden schließlich auch die entsprechenden Gene homologisiert. Damit wird ein in der Morphologie wohlumschriebener Begriff oft mißbraucht. KOSSWIG² vertritt zu dieser Fragestellung im Laufe der Jahre sich verändernde Meinungen. Auch er war von den fraglos faszinierenden Parallelerscheinungen in der Farbvererbung beeindruckt und nimmt „homologe“ Hauptgene an (1961). Er legitimiert das, indem er sagt: „Homologe Organe (selbst bei gleicher Beschaffenheit) brauchen nicht auf gleichen Genen zu beruhen. Das, was wir homologe Gene nennen, braucht nicht in seinem Aufbau identisch zu sein, sondern lediglich von gleicher Wirkung auf unverändert weiterlaufende morphogenetische Prozesse.“ Es werden also im Grunde homodynamische Prozesse in den Mittelpunkt gestellt. Da — wie KOSSWIG (1963) besonders eindringlich gezeigt hat — auch mit Substitutionsgenen und Transfer der Genfunktionen gerechnet werden muß, können Bedenken gegen die Homologisierung der Farbgene erhoben werden. Daher sind die späteren Darlegungen von KOSSWIG (1969) zu bevorzugen, in denen er zu den Ausführungen von SEARLE (1968) feststellt: „Homologie ist primär ein in der Morphologie gebrauchter und dort wohldefinierter Begriff. Homologe Organe oder andere Strukturen brauchen keinesfalls von identischer Ausprägung zu sein. Das Verblüffende an den ‚homologen Genen‘ ist gerade ihre sich gleichende Manifestation bei nicht näher verwandten Arten.“ Speziell auf den

² Herrn Professor Dr. Drs. h. c. C. KOSSWIG danke ich für kritische Gespräche, die dieser Arbeit sehr förderlich waren.

Haushund bezogen deutet KOSWIG die Schwierigkeit der Homologisierbarkeit von Farbgenen in einem Beispiel an: „Problematisch wird die Situation beim Haushund, bei dem neben Umkehrungen in den Dominanzverhältnissen innerhalb einer Allelserie auch die Zuordnung des dominanten bzw. epistatischen Schwarz zur A- bzw. E-Serie offenbleiben muß. Wäre es nicht vorzuziehen, durch Eingeständnis unserer mangelhaften Kenntnisse weitere Forschung anzuregen als unklare Fälle in ein problematisch gewordenes Schema pressen zu wollen?“ Dies ist auch im Hinblick auf die mannigfaltigen Farbbesonderheiten der Pudel-Wolf-Bastarde zu fordern. Dies Material ließe sich nur in ein sehr unzureichend passendes Schema zwingen; wesentliche Besonderheiten, die bei einer unvoreingenommenen Beobachtung zu erkennen sind, würden dadurch beiseite geschoben. Ferner ist zu bedenken, daß der Erbgang der Färbungsbesonderheiten vorwiegend an Haustieren, besonders an kleinen Labortieren, untersucht wurde, ohne dabei die dazugehörenden Wildformen gebührend zu berücksichtigen. Dies führt leicht zu falschen Perspektiven in der Beurteilung von Kreuzungstieren zwischen Wild- und Hausform (s. u.).

Das Kieler Puwo-Material darf als einmalig bezeichnet werden. Es waren fast 20 Jahre notwendig, um es zu gewinnen. Es ist anzustreben, daß vom gleichen Elternpaar möglichst viel Nachzucht gewonnen wird, und zu bedenken, daß Wölfinnen nur einmal im Jahr werfen. Unsere Puwo-♀♀ zogen bisweilen zwar zwei Würfe pro Jahr auf, aber entweder war die Jungenzahl, die pro Wurf aufgezogen wurde, dann relativ gering (1–3), oder aber es entstanden später sehr viel größere Abstände zwischen den Würfen. So kann man im Prinzip sagen, daß von Wölfinnen und Puwo-♀♀ durchschnittlich pro Jahr 5–6 Jungtiere aufgezogen wurden.

Die 100 Tiere 2. Nachzuchtgeneration weisen eine solche Fülle von Farbbesonderheiten auf (ganz abgesehen von entwicklungsphysiologisch interessanten ontogenetischen Veränderungen), daß einzusehen ist, daß eine detaillierte Faktorenanalyse noch unmöglich ist. Dazu wäre ein noch erheblich größeres Zahlenmaterial notwendig und wünschenswert. Zu bedenken ist, daß schon bei einer Zweifaktorenanalyse im theoretischen Idealfall, der in der Praxis der Wolf/Hundezucht kaum realisiert werden kann, 16 Individuen nötig sind, um die Zahlenverhältnisse des 3. Mendelgesetzes von monogenen Neukombinationen der Gene zu erfüllen. Bei einer Fünffaktorenanalyse sind es bereits 1024 Individuen, bzw. 4⁵ Gametenkombinationen, das entspricht 243 Genotypen oder 32 Phaentypen. Dabei ist es nicht schwer, fünf Allelserien ausfindig zu machen, die bei der Entstehung von Färbung und Zeichnung mitwirken; sicher sind es eine Reihe mehr. Bereits KOSWIG (1963) hat die Meinung geäußert, daß monogen gesteuerte Merkmalsgestaltung ohnedies fast nur bei Haustieren vorkommen dürfte. Nur in seltenen Fällen können partikuläre Erbinheiten ein Merkmal allein steuern. Es sei an die schwarze Farbe der Pudel erinnert, die monogenen Erbgang zeigt.

Historisch gesehen war es bedeutsam, daß von Merkmalen aus auf Erbanlagen durch die Einführung von Symbolen geschlossen wurde. Inzwischen ist gesichert, daß Erbanlagen Wirkeinheiten sind, über deren Bau und Funktion einige Vorstellungen entwickelt werden konnten. Für das Verständnis von Erberscheinungen ist es heute notwendig, nicht nur aufgrund von Merkmalen Symbole von Erbanlagen zu ermitteln, sondern auch entwicklungsphysiologischen Gesichtspunkten Rechnung zu tragen, zumal das Schema „ein Gen — ein Merkmal“ inzwischen nur noch modellmäßige Bedeutung hat. Dies lehrt auch unser Material. „Viele Forscher übersahen, daß Erbinheiten partikulär sind, daß Merkmalsgestaltung aber ein ganzheitliches Geschehen ist“ (HERRE 1974). Ähnlich urteilen auch BRESCH und HAUSMANN (1970), wenn sie schreiben: „Die Bezeichnung eines bestimmten Allels als dominant ist in gewissem Maße willkürlich und von der Gründlichkeit der Merkmalsuntersuchung abhängig. Trotzdem ist es praktisch, mit diesem Begriff zu operieren, wobei man

sich klar darüber sein muß, daß ein Allelpaar dann als dominant/rezessiv bezeichnet wird, wenn auf den ersten Blick hin die Wirkung des einen Allels durch die des anderen überdeckt wird.“ Was hier für Dominanz eines Allels eines bestimmten Gens gesagt wird, dürfte entsprechend auch für Epistasie eines Gens über ein anderes gelten.

Unter den genannten Vorbehalten ergibt eine vorläufige sehr grobe Zweifaktorenanalyse für Färbung und Zeichnung bei unseren Pudelwölfen folgendes Bild: In der N₁-Generation scheinen auf den ersten Blick intermediäre Verhältnisse vorzuliegen; es treten Tiere mit recht einheitlichem Äußeren auf, vom Habitus her mehr wolfsähnlich, die schwarze Fellfarbe anscheinend vom Pudel ererbt; die Fell- bzw. Haarstruktur stellt eine deutliche Mischform dar. Doch es handelt sich kaum um einfache Allelenverhältnisse; richtiger ist es wohl, von einer „Art intermediärer Kooperation von Allelen verschiedener Gene“ (BRESCH und HAUSMANN 1970) zu sprechen. Im folgenden seien zwei auffällige Merkmale, Färbung und Zeichnung, herausgegriffen. Wie erwähnt besitzen die schwarzen Pudelwölfe erster Generation besonders in der Rückenregion weißgrundige Haare, d. h. ein Zeichnungselement. Es werden zwei Faktorenpaare angenommen, die in unserem Kreuzungsexperiment an der Fellfärbung und Zeichnung wesentlich beteiligt sind: 1. Ein Faktor für Schwarz, der dominant ist über „Wildfarbe“, 2. ein Zeichnungsfaktor, der dominant über das Fehlen von Zeichnung wirkt. Das Schwarz wirkt epistatisch, so daß dadurch das Vorhandensein von Zeichnung mehr oder weniger überdeckt wird. Dies läßt sich in einem Schema zusammenfassen:

ep. Schwarz > „Wildfarbe“

V Zeichnung > Fehlen von Zeichnung

Wegen der fraglichen Homologisierbarkeit und, da die beiden Faktorenpaare nicht einfache Merkmale, sondern Merkmalskomplexe darstellen, benenne ich sie nicht mit den allgemein gebräuchlichen Symbolen für Fellfarbgene, sondern schreibe im folgenden für:

Schwarz = S^{ep}, „Wildfarbe“ bzw. Vorhandensein von Pigment = S

Zeichnung = Z, Fehlen von Zeichnung = z.

Für die Wölfin wäre SSZZ anzunehmen, für den Pudel S^{ep}S^{ep}zz.

Die N₁-Generation hätte dann die Formel S^{ep}SZz. Die N₂-Generation würde sich wie folgt aufspalten:

	S ^{ep} Z	S ^{ep} z	SZ	Sz
S ^{ep} Z	S ^{ep} S ^{ep} ZZ	S ^{ep} S ^{ep} Zz	S ^{ep} S ZZ	S ^{ep} S Zz
S ^{ep} z	S ^{ep} S ^{ep} Zz	S ^{ep} S ^{ep} zz	S ^{ep} S Zz	S ^{ep} S zz
SZ	S ^{ep} S ZZ	S ^{ep} S Zz	S S ZZ	S S Zz
Sz	S ^{ep} S Zz	S ^{ep} S zz	S S Zz	S S zz

Es ergibt sich ein Verhältnis von 9 schwarzen Tieren mit mehr oder weniger verdeckter Zeichnung, 3 schwarzen Tieren ohne Zeichnung, 3 „wildfarbenen“ und einem „SSzz-Tier“, dessen Phaenotyp einer Interpretation bedarf.

Werden die tatsächlich vorhandenen Spaltzahlen unserer 100 N₂-Tiere betrachtet, so finden sich: 58 schwarze Individuen mit Zeichnung, 15 schwarze ohne Zeichnung, 19 „wildfarbene“ und 8 graue. Bei 112 Tieren wäre zu erwarten gewesen: 63 : 21 : 21 : 7. Immerhin ist es denkbar, daß die grauen Kreuzungstiere auf diese

neue Genkombination „Wildfarbe ohne Zeichnung“ zurückzuführen sind. Es ist selbstverständlich, daß dies eine grobe Vereinfachung darstellt. Außer acht gelassen sind Allele, Modifikatorgene und vieles andere. Es sei noch einmal ausdrücklich darauf verwiesen, daß bei der Beschreibung der N_2 -Puwos zwar des öfteren von pudelartigen und wolfsartigen Tieren die Rede war. Es trat aber nicht ein echter „Pudel“ und schon gar nicht ein echter „Wolf“ auf; was darauf hinweist, daß die Erbgänge bei diesen Kreuzungen sehr komplex und von vielen Faktoren abhängig sind.

Zwar ist das Operieren mit Zahlen und das Feststellen von Gesetzmäßigkeiten bestechend. Man sollte aber darüber die Frage nach der Entstehung gewisser Phaenome, nach funktionellen Zusammenhängen zwischen Auslöser und Merkmal nicht außer acht lassen. Mit Recht erinnert HERRE (1974) an die offenbar vielfach in Vergessenheit geratene Forderung HAECKERS (1918) nach einer Phaenogenetik, einer entwicklungsphysiologischen Eigenschaftsanalyse im Sinne von KÜHN (1965), die sich mit dem Wirken von Erbanlagen befaßt. Es zeigt sich dabei, daß das Zustandekommen von morphologischen Strukturen im allgemeinen durch das Zusammenwirken vieler Gene bedingt ist, deren Mischungsverhältnis sich verschieben kann, so daß neue Rekombinationen zustande kommen. Dabei werden auch neue mutationsbedingte Merkmale — Mutate im Sinne von HEILBRONN und KOSSWIG (1961) — bewirkt und aktuelle Mutationen vorgetäuscht, obgleich die mutative Wandlung eines einzelnen Gens lange zurückliegen kann, ohne sich auf die Merkmalsgestaltung ausgewirkt zu haben, solange sie heterozygot war. Viele Gene können die Partner wechseln, sie haben nicht nur einen Partner, sondern ganze Allelenserien. Durch Rekombinationsvorgänge erlangen solche rezessiven Allele eines Locus merkmalsgestaltende Kraft (SAVAGE 1971). Dazu ist Epistasie unter verschiedenen Genen verschiedener Chromosomen zu berücksichtigen.

Unter Vorbehalt sei eine Reihe von Faktoren, die an dem Zustandekommen von Färbung und Zeichnung bei Wölfen beteiligt sein können, kurz besprochen. Dabei muß vorerst offenbleiben, ob diese Faktoren jeweils einem einzelnen Gen oder einem Genkomplex gleichzusetzen sind. Meist wird wohl das Letztere der Fall sein, zumindest solange es sich um Merkmale bei Wildtieren handelt. Daher sei wiederum auf die Verwendung der üblichen Symbole für Farbgene verzichtet und einer einfachen Beschreibung der Vorzug gegeben.

1. Zunächst ist ein Faktor anzunehmen, der überhaupt Pigmentierung zuläßt. Andernfalls hätten wir es mit einem Albino zu tun.
2. Ferner ist ein Faktor vorzusetzen, der die Bildung dunklen + gelben oder als Alternative nur dunklen Melanins ermöglicht.
3. Ein weiterer Faktor wirkt auf die vorgenannten und verursacht rhythmische Bänderung der Haare, d. h. Zeichnung. Wir können ihn als Wildfarbigkeitsfaktor bezeichnen.
4. Schließlich ist noch ein Faktor anzunehmen, der Pigmentverdünnung hervorruft. Er dürfte modifizierend bei den grauen Tieren mitwirken.

Im Falle 3 und 4 ist mit Sicherheit anzunehmen, daß hier jeweils mehrere Gene im Spiel sind, man bedenke nur die große Variabilität der auftretenden Zeichnungselemente.

Neben den Faktoren, die sich in irgendeiner Weise auf die Pigmentierung auswirken, muß auch eine Reihe von Genen angenommen werden, welche die Haarstruktur und vor allem die Fellzusammensetzung beeinflussen. Denn auch diese Komponenten sind für die Zeichnungselemente im Gesamtfell von Bedeutung. Es muß das Verhältnis von Deckhaar zu Unterwolle genetisch gesteuert werden, ebenso das Längen- und Dickenwachstum der Haare.

Eine besondere Problematik entsteht durch die Lockenbildung der Pudel. Sie ist bei Haushunden in dieser Form einmalig, wird aber für fast alle domestizierten

Säugetiere beschrieben. Besonders ausführlich bearbeitet wurde die Lockenbildung des Karakuschafes, das wohl die ausgeprägtesten Locken überhaupt besitzt (HERRE und LANGLET 1936; HERRE und RABES 1937; HORNITSCHKEK 1938; MERGLER 1941 u. a.). Speziell mit der Lockenbildung beim Pudel befaßt sich MIESSNER (1964). Sie konnte zeigen, daß sich bei der Lockenbildung nicht nur das Einzelhaar ändert, sondern daß zudem die Haaranordnung, die Follikelform und Ausrichtung sowie stellenweise auch die Haut wesentliche Umwandlungen zeigt. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Lockenbildung polygen gesteuert wird. So ist es auch verständlich, daß in unserer zweiten Puwo-Generation nicht ein Tier mit echter Lockenbildung auftrat. Bemerkenswerterweise zeigen sogar Rückkreuzungstiere zwischen einem Pudelweibchen und einem N₁-Rüden keine eindeutige Lockenbildung, nur stärker gewelltes Haar als die N₂-Individuen.

Die Wirkweise von Allelen verschiedener Farbgenloci der Maus haben BILLINGHAM und SILVERS (1960) und SILVERS (1958a u. b, 1961) mit Hilfe von Hauttransplantationen untersucht. Wenn auch, wie erwähnt, nicht von homologen Genen ausgegangen werden sollte, so erlauben diese Experimente Analogieschlüsse bei der Betrachtung entsprechender Gene, die Färbung, Zeichnung, Farbintensität und dergleichen bewirken. Die Autoren kommen u. a. zu folgenden Ergebnissen: Gene des B-Locus bewirken innerhalb der Melanozyten die Bildung schwarzen oder braunen Pigmentes. Wie die Gene des A-Locus beeinflussen sie die Polymerisation des Melanins. Die Gene des A-Locus verursachen Agoutibänderung und sind vergleichbar unserem „Wildfarbigkeitsfaktor“. Sie wirken primär auf den Haarfollikel, dieser wiederum veranlaßt die Melanozyten, Eu- oder Phaeomelanin zu bilden bzw. bei der Agoutizeichnung nacheinander aber in derselben Melanozyte beide Pigmenttypen. Auch die Lage des Follikels spielt eine Rolle. In der Rückenregion werden gebänderte Haare, nach ventral zu gelbe oder helle Haare gebildet.

Die folgenden Allele am C- und D-Locus sind Verdünnungsfaktoren, die sich nur in homozygotem Zustand auswirken, da sie rezessiv sind. Das Gen C wirkt ebenfalls innerhalb der Melanozyten, indem es die Enzymsynthese kontrolliert, die wiederum für die endgültige Bildung der Pigmentgranula von Bedeutung ist. Der Verdünnungsfaktor d beeinflusst die Gestalt der Melanozyte, indem er schon auf den Melanoblasten wirkt, der sehr weich strukturiert ist und daher weniger und kleinere Dendriten in das umliegende Gewebe entsenden kann, was sich bei der Pigmentbildung bemerkbar macht.

Bei schwarzen Wölfen und einigen unserer N₂-Tiere tritt bisweilen ein mehr oder weniger großer weißer Fleck an der Brust auf. Für die Erklärung seiner Entstehung erscheinen mir Untersuchungen aus der DANNEEL-Schule (WENDT-WAGNER 1961; DANNEEL und SCHUMANN 1961, 1963) an der Haubenratte und der Bleßmaus von Interesse. Sie konnten nachweisen, daß die weiße Scheckung durch eine genetisch bedingte Verzögerung der Melanoblastenwanderung zustande kommt. Die Melanoblasten sind bekanntlich Abkömmlinge der Neuralleiste (HÖRSTADIUS 1950; STARCK 1952, 1964) und müssen von dort an ihren definitiven Wirkungsort wandern. Bei Verzögerung erreichen sie ihn erst, wenn sich dort die Haut so weit differenziert hat, daß sie für sie unpassierbar geworden ist. Diese Stellen bleiben weiß. Es sind dort auch im Unterschied zu Albinohaaren keinerlei Melanozyten nachweisbar.

Alle genannten Untersuchungen über die Wirkweise von Erbanlagen können natürlich nur Detailfragen klären. Damit ist aber über die regionale Musterbildung noch nichts gesagt. Hier können Überlegungen, wie sie bereits HAECKER (1918) zum Ausdruck brachte, vielleicht weiterhelfen. Als Beispiel sei seine „Hautwachstumshypothese“ angeführt: Nach ihr erfolgt ein zeitweiliges polyzentrisches Wachstum der Haut. Jedes der Zentren besitzt einen Wachstumskern und einen Wachstumsrand. Im Kern mit der intensiveren Teilungsenergie liegt jeweils die stärkere Pigment-

produktion, d. h. dort sammeln sich mehr Melanoblasten, die sich zu Melanozyten entwickeln. So entstehen Flecken und Streifen beispielsweise. Dunkle Rückenzeichnung wie etwa den Aalstrich führt HAECKER auf eine mediane Hauptwachstumslinie zurück. Es wäre allerdings auch denkbar, daß die Entfernung von der Neuralleiste zur Rückenmittellinie für die Melanoblasten am geringsten ist und sie daher dort bevorzugt anzutreffen sind.

Unsere Darstellung über Zeichnung und Färbung bei Wölfen und Puwos soll und kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben. Es konnte lediglich ein Eindruck von der Komplexität der Phaenomene vermittelt werden, ferner sollten Denkmöglichkeiten über ihre Entstehung vorgestellt werden.

Ein grundsätzlicher Sachverhalt, der sich aus unserem Kreuzungsexperiment ergibt, sei abschließend noch angeführt. ILJIN (1941) kam bei seinen Versuchen zu dem Schluß, alle bunten Zeichnungselemente von Wolf/Haushundbastarden stammten aus dem Erbgut des verwendeten Mischlinghundes. Auch heute gibt es merkwürdigerweise noch vielfach die Ansicht, daß bei Wolf-Hunde-Kreuzungen die Zeichnungselemente vom Hund ererbt würden. Daß der Wolf selbst eine sehr ausgeprägte Zeichnung besitzt, scheint bisherigen Betrachtern noch nicht aufgefallen zu sein. Vor dem genetischen Hintergrund des in unserem Falle trotz dominanten Erbganges reinerbig schwarzen Pudels (belegt durch die Zuchtbücher, ferner durch eine langjährige Zucht einer Inzuchtlinie über mehrere Generationen) ohne jegliche Zeichnung erweist sich aber deutlich die Herkunft der bunten Elemente aus dem Erbgut des Wolfes. Geht man zudem davon aus, daß der Wolf Ahnherr aller Haushunde ist, erstaunt es um so mehr, daß er in Fragen der Farbvererbung gleichsam ignoriert wird. Dabei sollte viel eher umgekehrt für das Verständnis vieler Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten irgendwelcher Hunderassen von der ursprünglichen „Wildfarbe“ des Wolfes ausgegangen werden, wie dies in vorbildlicher Weise RÄBER (1971) in seinem Buch „Die Schweizer Hunderassen“ getan hat. Freilich gibt es inzwischen Rassen (z. B. Dalmatiner), die domestikationsbedingt derart abgewandelte Zeichnung oder Scheckung besitzen, daß es schwierig wird, hier noch einen Zusammenhang zur Wolfsfärbung zu sehen. Hier dürfte es sich um neue Mutationen handeln.

Noch eine andere Einsicht läßt sich aus den Puwo-Kreuzungen gewinnen. Die typische Wolfsfärbung und Zeichnung, wie sie allgemein bekannt ist, entsteht durch das wohlkoordinierte Zusammenspiel sehr vieler Gene. „Man könnte die Frage aufwerfen, ob der ‚normale‘ Charakter der sogenannten Wildform nicht überhaupt das Ergebnis des Zusammenspiels letztlich aller Gene des betreffenden Genotyps ist und die von uns studierten Allele nicht nur Fehler in der genetischen Information darstellen, die zur Blockierung eines morphogenetischen Systems jeweils an einem bestimmten Punkt der Reaktionskette führen. Der Nachweis der Beteiligung zumeist sehr vieler Gene am Aufbau der Merkmale der Wildform würde zu dieser Vorstellung passen (KOSWIG 1960). Der Pudel hingegen ist, zumindest was seine schwarze Farbe betrifft, ein Beispiel dafür, daß im Zuge der Domestikation monogene Erbgänge auftreten (KOSWIG 1963). Dies legt den Gedanken nahe, daß im Hausstand anstelle des komplexen Erbgutes der Wildform eine gewisse Vereinfachung bei einzelnen Merkmalen tritt. Die Mannigfaltigkeit der Puwos der 2. Nachzuchtgeneration, bei denen demnach Komplexität und Einfachheit des Erbgutes in unterschiedlichsten Mischungen aufeinanderstoßen, lehrt, daß sich etwa in der „Alleinherrschaft“ des epistatischen Schwarz des Pudels manche „abgesprengten“ Erbinheiten partikulär durchsetzen können, die Zeichnungselemente im Gesicht, der Halsregion, des Sattelflecks, der Extremitäten u. a. beispielsweise bewirken. Das heißt, fast alle Zeichnungselemente des Wolfes können einzeln oder in beliebiger Zusammenstellung mosaikartig vererbt werden.“

Zusammenfassung

Zeichnung und Färbung bei Großpudeln, Wölfen und Kreuzungstieren zwischen Pudel und Wolf in 1. und 2. Nachzuchtgeneration werden beschrieben. Im Erbgut des Pudels fehlen Faktoren, die Zeichnungselemente hervorrufen.

Aus den Untersuchungen an Fellen besonders der 2. Puwo-Generation wird folgendes deutlich:

1. Färbung, Zeichnung und andere Fellbesonderheiten sind vorwiegend polygen bedingt und können mosaikartig vererbt werden. Dies macht eine detaillierte quantitative Faktorenanalyse nahezu unmöglich.
2. Es erweist sich als sinnvoll, sich stärker mit Sachverhalten zu befassen, welche von dem Wirken von Erbanlagen zeugen.
3. Durch die Verwendung des einfarbig tiefschwarzen Pudels für dieses Kreuzungsexperiment läßt sich die Herkunft der bunten Zeichnungselemente aus dem Erbgut des Wolfes eindeutig nachweisen. Es erscheint damit auch sinnvoll, Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten bestimmter Hunderassen von der ursprünglichen Wildfarbe des Wolfes herzuleiten, der ja Ausgangsform sämtlicher Haushunde ist.

Summary

Fur marks and coat colour in wolves and in the poodle-wolf-bastards raised in Kiel

Fur marks and coat colour of poodles, wolves and cross-breedings of these two animals in 1. and 2. generation are described. The poodles' hereditary factors lack genes creating the different fur marks which can be seen e. g. in wolves.

From investigations on the coats of especially the 2. Puwo-(poodle-wolf)bastard-generation the following is evident:

1. The fur marks, coat colour, and other specialities of the fur mostly depend on polygeny and can be inherited mosaic like. This leads to the impossibility of a more detailed quantitative gene factor analysis.
2. It turns out to be significant to deal more intensively with the facts which show the effect of the genes.
3. By using the monochrome deep-black poodle for this cross-breeding experiment, it can be proved clearly that the coloured fur marks come from the hereditary factors of the wolf. Therefore it also seems significant to derive the specialities of fur marks and coat coloration in some dogs races from the original wild colour of the wolf, which is, as we know, the ancestor of all dogs races.

Literatur

- BEER, G. DE (1958): Embryos and Ancestors. Oxford University Press.
- BILLINGHAM, R. E.; SILVERS, W. K. (1960): The melanocytes of mammals. *Quart. Rev. Biol.* **35**, 1—40.
- BLAKESLEE, L. H.; HUDSON, R. S.; HUNT, H. R. (1943): Curly coat of horses. *J. Hered.* **34**, 115—118.
- BRAINARD, M. M. (1942): Wolf-Collie hybrids. *Field* **180**, 77.
- BRESCH, C.; HAUSMANN, R. (1970): *Klassische und molekulare Genetik*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- BRUNSCH, A. (1956): Vergleichende Untersuchungen am Haarkleid von Wildcaniden und Haushunden. *Z. Tierzüchtg. u. Züchtgsbiol.* **67**, 205—240.
- BURNS, M. (1952): *The Genetics of the Dog*. Slough Bucks: Commonwealth Agricultural Bureaux Farnham Royal.
- CASTLE, W. E. (1940): *Mammalian Genetics*. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press.
- (1942): Dog crosses and human crosses. *J. Hered.* **33**, 249—252.
- CLEFFMANN, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Ein Beitrag zur Wirkweise des Agoutifaktors. *Z. indukt. Abstamm.- und Vererb.-lehre* **85**, 137—162.
- COMBEN, N. (1951): Growth of the hair of the dog. *The British veterinary J.* **107**, 231—235.
- DANNEEL, R. (1949): Haarmuster und Fellzeichnung des Wildkaninchens. *Zool. Anz.* **13**, 36—41.
- (1968): Die Entstehung der Farbmuster bei Säugetieren. *Natw. Rundschau* **21**, 420—424.
- DANNEEL, R.; SCHUMANN, H. (1961): Über die Entstehung und Vererbung der Blässe bei Mäusen. *Z. Vererb.* **92**, 69—73.
- (1963): Die Entstehung des Farbmusters beim Lakenfelder Huhn. *Roux' Archiv Entw. Mech.* **154**, 405—416.

- DARWIN, CH. (1868): Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. London.
- DUNN, L. C. (1937): Caracul, a dominant mutation. *J. Hered.* **28**, 334.
- EISFELD, D. (1966): Verhaltensbeobachtungen an einigen Wildcaniden. *Z. wiss. Zool.* **174**, 227—289.
- ENGLERT, H. K. (1938): Über die Vererbung der Haarfarben beim Hund. *Z. Hundeforsch.* **9**, 1—38.
- FIENNES, R.; FIENNES, A. (1968): *The Natural History of the Dog*. London: Weidenfeld and Nicolson.
- FITZPATRICK, T. B.; BRUNET, B.; KUKITA, A. (1958): The nature of hair pigment. In: *The Biology of Hair Growth* (ed. W. MONTAGNA and R. A. ELLIS) 255—303, New York: Acad. Press Inc.
- GAIR, R. (1928): Die Wuchsformen des Haarkleides bei Haustieren nach Untersuchungen beim Hunde. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.* **11**, 57—88.
- GRAY, A. P. (1954): *Mammalian Hybrids*. Farnham Royal: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- HALDANE, J. B. S. (1927): The comparative genetics of colour in rodents and carnivora. *Biol. Rev. and Biol. Proc. Cambridge Phil. Soc.* **2**, 199—212.
- HALTENORTH, TH. (1958): *Rasshunde — Wildhunde*. Heidelberg: Winter.
- HEILBRONN, A.; KOSSWIG, C. (1961): *Principia genetica*. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- HEPTNER, V. G.; NAUMOV, N. P. (1974): *Die Säugetiere der Sowjetunion*. Jena: VEB G. Fischer.
- HERRE, W. (1964): Demonstration im Tiergarten des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel, insbesondere von Wildcaniden und Canidenkreuzungen (Schakal/Coyoten F₁ und F₂-Bastarde sowie Pudel/Wolf-Kreuzungen). *Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Kiel 1964*, 623—635.
- (1966): Das Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität und die ihm angeschlossene staatliche Vogelschutzwarte Schleswig-Holstein. *Christiana Albertina* **2**, 63—74.
- (1968): Zum phylogenetischen Pluripotenzbegriff. In G. KURTH: *Evolution und Homination*. II. Aufl., 43—57. Stuttgart: G. Fischer.
- (1971a): Über Schakale, Pudel und Puschas. *Die Kleintierpraxis* **16**. Jg., 150—156.
- (1971b): Puwos und Puschas — interessante Kieler Pudelkreuzungen mit Wildhunden. In SCHNEIDER-LEYER: *Pudel*. 32—37. Stuttgart: Eugen Ulmer.
- (1971c): Des Pudels Haut und Haar. In SCHNEIDER-LEYER: *Pudel*. 46—52. Stuttgart: Eugen Ulmer.
- (1974a): Das Experiment Domestikation. *Biologie unserer Zeit* **4**, 72—79.
- (1974b): Gedanken über die Beziehungen zwischen Morphologie, Genetik und Evolution. *Zool. Jb. Anat.* **92**, 197—219.
- (1975): Tier-„Sprache“ und Domestikation. *Acta Teilhardiana* (im Druck).
- HERRE, W.; LANGLET, J. (1936): Untersuchungen über Haut-, Haar- und Lockenbildung des Karakulschafes. (Eine vorläufige Mitteilung.) *Z. f. Züchtung* **35**, 401—412.
- HERRE, W.; RABES, I. (1937): Studien an der Haut des Karakulschafes. *Z. f. mikrosk. anat. Forschung* **42**, 525—554.
- HERRE, W.; WIGGER, H. (1939): Die Lockenbildung der Säugetiere. *Kühn-Archiv* **52**, 233—254.
- HERRE, W.; RÖHRS, M. (1973): *Haustiere zoologisch gesehen*. Stuttgart: G. Fischer.
- HILDEBRAND, M. (1952): The integument in canidae. *J. Mammal.* **33**, 419—428.
- HÖRSTADIUS, S. (1950): *The Neural Crest*. Oxford Univers. Press.
- ILJIN, N. A. (1941): Wolf-dog genetics. *J. Genet.* **42**, 359—414.
- JOLICOER, P. (1959): Multivariate geographical variation in the wolf, *Canis lupus*. *Evolution* **13**, 283—299.
- KALISS, N. (1942): The inheritance of „white-belly“ in the house mouse. *J. Hered.* **33**, 21—23.
- KOECKE, H. U. (1960): Untersuchungen über die regionalen Potenzen der Neuralleiste zur Bildung von Melanoblasten bei der Hausente (*Anas dom.*). *Roux' Arch. Entwicklungsmechanik* **151**, 612—659.
- KOHTS, A. E. (1948): A variation of colour in the common wolf and its hybrids with domestic dog. *Proc. Zool. Soc. London* **177**, 784—790.
- KOSSWIG, C. (1959): Genetische Analyse stammesgeschichtlicher Einheiten. *Zool. Anz.* **23**, Suppl. Bd., 1—30.
- (1961): Über sogenannte homologe Gene. *Zool. Anz.* **166**, 333—356.
- (1963): Evolutionsphänomene bei Knochenfischen genetisch betrachtet. *Veröff. d. Inst. f. Meeresforsch. in Bremerhaven*, 178—196.
- (1965): Genetische Grundlagen des Polymorphismus. *Zool. Anz.* **175**, 21—50.

- (1969): Kritische Buchbesprechung von A. G. SEARLE: Comparative genetics of coat color in mammals. London 1968. Z. zool. Syst. Evolut.forsch. 7, 153—156.
- KÜHN, A. (1965): Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- LITTLE, C. C. (1958): Coat-color inheritance in rodents and carnivores. Q. Rev. Biol. 33, 103—137.
- (1971): The Inheritance of Coat Color in Dogs. Ithaca: Camslok.
- LUBNOW, E. (1961): Die Beziehungen zwischen den schwarzen, braunen und gelben Haarfarbstoffen (Melaninen) bei den Säugetieren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken.
- (1963): Die Haarfarben der Säugetiere. II. Untersuchungen über die schwarzen und gelben Melanine. Biol. Zbl. 82, 465—476.
- LUBNOW, E.; KRAMER, L. (1960): Die Haarfarben der Säugetiere I. Spektralanalytische Untersuchungen an Haut-, Haar- und Federmelaninen. (Lit.-Übersicht.) Forsch.-Berichte des Landes Nordrhein-Westfalen 919.
- MECH, L. D. (1967): The Wolf. New York.
- MERGLER, H. (1941): Untersuchungen über die Musterbildung im Vlies von Karakulschafen. Kühn-Archiv 57, 1—55.
- MIESSNER, K. (1964): Ist die Lockenentwicklung der Pudelhunde eine Pluripotenzerscheinung? Zool. Anz. 172, 448—477.
- NEUMANN, P. (1937): Haarpigmentuntersuchungen an verschiedenen Farbrassen des Kaninchens. Biol. Zbl. 57, 522—550.
- NOACK, T. (1887): Wolfbastarde. Zool. Gart. Frankf. 28, 106—111.
- POCOCK, R. I. (1907): On the black and tan pattern in the dog. Ann. Mag. nat. Hist. (7th Ser.) 19, 192—194.
- (1935): The races of *canis lupus*. Proceedings Zool. Soc. London 3, 647—686.
- PULLIAINEN, E. (1965): Studies on the wolf in Finland. Diss. Helsinki.
- RÄBER, H. (1971): Die Schweizer Hunderassen. Rüslikon-Zürich, Stuttgart, Wien: Albert Müller.
- RAWLES, M. (1953): Origin of the mammalian pigment cell and its role in the pigmentation of hair. In Pigment cell growth (Ed. M. GORDON). 1—13. New York: Acad. Press.
- RHEINBERGER (1931): Bastarde von Hund und Wolf in freier Natur. Z. Säugetierkunde 5, 367—369.
- SCOTT, J. P.; FULLER, J. L. (1965): Genetics and the social Behaviour of the Dog. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- (1968): Evolution and domestication of dog. Evolutionary Biology 2, 234—275.
- SEARLE, A. G. (1968): Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals. London: A Logos Press Book.
- SILVERS, W. K. (1958): An experimental approach to action of genes at the agouti locus in the mouse. II. Transplants of newborn aa ventral skin to a'a, A^{wa} and aa hosts. J. exp. Zool. 137, 181—187.
- (1958): An experimental approach to the action of genes at the agouti locus in the mouse. III. Transplants of newborn A^w-, A- and a^t-skin to A^v, A^w, A and aa hosts. J. exp. Zool. 137, 189—196.
- (1961): Genes and the pigment cells of mammals. Science 134, 368—373.
- SCHENKEL, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. Behaviour 1, 81—129.
- (1967): Submission: Its features and function in the wolf and dog. Am. Zoologist 7, 319—329.
- SCHULTZ-ROTH, U. (1972): Ullstein Hundebuch. Berlin, Frankfurt/M., Wien: Ullstein.
- STARCK, D. (1952): Wie entstehen Färbung und Farbmuster bei Wirbeltieren? (Farbstoffe und Farbzellen); Die Umschau 8 u. 10.
- (1964): Herkunft und Entwicklung der Pigmentzellen. In Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten. 1, II, 139—175. Berlin. Göttingen, Heidelberg, New York: Springer.
- WANDREY, R. (1974): Beitrag zum Sozialverhalten von Goldschakalen (*Canis aureus* L.) in Gefangenschaft. Diss. Kiel.
- WENDT-WAGNER, G. (1961): Untersuchungen über die Ausbreitung der Melanoblasten bei einfarbig schwarzen Ratten und bei Haubenratten. Z. Vererbgl. 92, 63—68.
- WHITNEY, L. F. (1928): The Basis of Breeding. New Haven, Conn.: Fowler.
- (1949): How to breed Dogs. New York: Orange Judd Publishing Company Inc.
- WHITNEY, D. D. (1951): Color and its inheritance in miniature gray poodles. Popular Dogs Magazine.
- WINGE, Ö. (1946): On the bicolor gene in dog. C. R. Lab. Carlsberg, Ser. physiol. 24, 125—132.
- WORTMANN, W. (1971): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Coyoten, Wölfen und Hunden. Zool. Anz. 186, 435—464.

- WRIGHT, S. (1917): Color inheritance in mammals. *J. Hered.* 8, 224—235.
— (1918): Color inheritance in mammals. IX. The dog. *J. Hered.* 9, 87—90.
YOUNG, ST. P.; GOLDMAN, E. A. (1964): *The Wolves of North America: I. Their history, life habits, economic status and control. II. Classification of wolves.* Inc. New York: Dover Publications.
ZIMEN, E. (1971): Vergleichende Verhaltensstudien an Wölfen und Pudeln. *Ethol. Studien.* München: Piper.
ZOLLITSCH, H. (1969): Metrische Untersuchungen an Schädeln adulter Wildwölfe und Goldschakale. *Zool. Anz.* 182, 153—182.

Anschrift der Verfasserin: Dr. CHRISTINE SCHLEIFENBAUM, Institut für Haustierrkunde, Neue Universität, D-23 Kiel, Olshausenstraße 40—60

Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Vormagenschleimhaut von Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*)

Von R. R. HOFMANN¹, G. GEIGER¹ und R. KÖNIG¹

Aus dem Fachbereich Veterinärmedizin (Vergleichende Anatomie der Haus- und Wildtiere) und dem Fachbereich Psychologie (Methodenlehre und Datenverarbeitung) der Justus-Liebig-Universität Gießen

Eingang des Ms. 15. 5. 1975

1. Einleitung

Unter den Wildwiederkäuern Mitteleuropas kommt dem Reh- und Rotwild nach der Häufigkeit ihres zahlenmäßigen und örtlichen Vorkommens und nach ihrer ökologischen wie wirtschaftlichen Bedeutung die führende Stellung zu. Es wurde an anderer Stelle (HOFMANN und GEIGER 1974) bei der Besprechung der Topographie der Verdauungsorgane des Rehes bereits darauf hingewiesen, daß im Gegensatz zu den zahlreichen Veröffentlichungen auf dem Gebiet der Physiologie, Biochemie und Ernährungsphysiologie der europäischen Wildwiederkäuer detaillierte anatomische Beschreibungen des Verdauungstraktes bisher für keine dieser Arten vorliegen. Während Untersuchungen zur Topographie und funktionellen Anatomie des gesamten Rotwild-Verdauungstraktes sowie Einzeluntersuchungen am Kopfdarm, am Mittel- und Enddarm des Rehwildes in Vorbereitung sind, sollen die vorliegenden Untersuchungen ein Beitrag zu den bisher sehr lückenhaften Kenntnissen über die Struktur und die funktionelle Anpassung der Vormagenschleimhaut dieser beiden Wildarten sein.

¹ Mitglieder des Arbeitskreises für Wildbiologie und Jagdwissenschaft an der JLU Gießen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Schleifenbaum Christine

Artikel/Article: [Zeichnung und Färbung bei Wölfen und den Kieler Pudel-Wolf-Bastarden 147-167](#)