universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)

Haecker, Valentin

Jena, 1918

8. Kapitel. Die Farbenrassen der Vögel

urn:nbn:at:at-ubi:2-5670

8. Kapitel.

Die Farbenrassen der Vögel.

Man darf von vornherein erwarten, daß die entwicklungsgeschichtliche Analyse der Farben bei den Vögeln auf verwickeltere Verhältnisse stößt, als bei den Säugern, weil bei ersteren der Reichtum an Farben größer und, wie allgemein bekannt, auch die Ursachen der Färbung verschiedenartiger sind. Es ist daher kein Wunder, daß wir gerade hier noch in den allerersten Anfängen der Untersuchung stehen.

Man kann mit Bezug auf die Farbe zwei Hauptgruppen von Vögeln unterscheiden: die Braunvögel und die Buntvögel. Bei ersteren kommen ausschließlich oder doch überwiegend braune, schwarze, graue und weiße Farben vor, bei letzteren sind alle Arten von Spektralfarben, ferner Mischfarben verschiedener Art (purpurn, rosa, lila u. a.) und Schillerfarben weit verbreitet. Zu den Braunvögeln gehören im allgemeinen die niedriger stehenden Gruppen, vor allem die Mehrzahl der Seevögel, sowie die Tag- und Nachtraubvögel, zu den Buntvögeln die Hühner, Rakenvögel, Papageien und überhaupt die meisten Gruppen der Baumvögel.

Die in rassengeschichtlicher Hinsicht besonders genau bekannten Tauben stehen in der Mitte. Bei den tropischen Fruchttauben kommen sehr verschiedene Buntfarben, Karminrot, Orange, Grün, sowie Blau verschiedenen Ursprungs[1]) vor, während die einheimischen Formen und vor allem die Felsentaube und die von ihr abzuleitenden Haustaubenrassen im allgemeinen den Braunvögeln zuzuzählen sind.

Speziell bei den Rassen der Haustaube können bezüglich der Farbe sieben einfarbige oder wenigstens bis auf die Flügel- und Schwanzbinden ungezeichnete Hauptvarianten unterschieden werden. Die Grundfarben dieser Varianten sind: blau, silber, rot, gelb, schwarz, dunkelbraun (dun) und weiß[2]). Abgesehen von Weiß sind diese Farben, wie gleich hier vorausgeschickt werden soll, auf Grund des äußeren Ansehens, des mikroskopischen und chemischen Befundes und der Züchtungsergebnisse in Paaren zusammenzuordnen, derart, daß in jedem Paar das eine Glied die intensivere, das andere die weniger intensive, verdünntfarbige (dilute) Stufe derselben Farbe darstellt. In dieser Weise gehören blau und silbern, schwarz und dunkelbraun, rot und gelb zusammen.

Blau ist das als Grundfarbe der Felsentaube bekannte hellaschblau, tauben- oder mohnblau[3]) und steht bei den meisten blauen

---

[1]) Haecker, V., und Meyer, G., 1901.
[2]) Cole 1914.
[3]) Nach der Farbe des reifen Mohnsamens. Vgl. hierzu: Naumann, Bd. 6, S. 6.

Taubenrassen in Korrelation mit der Ausbildung zweier dunkler Flügel- und einer Schwanzbinde[1]). Bei der typischen C. livia Briss. ist der Bürzel weiß, bei der indischen C. intermedia Strickl. dunkelblau.

Silbern ist als der lichtere, dilute Zustand von Blau aufzufassen[2]).

Rot, genauer ein lebhaftes Braun oder Kastanienbraun, soll die eigentliche Grundfarbe der Tauben, wie wahrscheinlich auch der Hühner und der meisten Säuger darstellen[3]). Diese Ansicht geht offenbar von der aus den Kreuzungsergebnissen gewonnenen Vorstellung aus, daß Rot potentiell oder latent bei allen anderen Farbenvarianten der Tauben vorhanden ist. Indessen lassen sich aus dem später zu besprechenden chemischen Verhalten der roten Pigmente und aus der Art ihrer Verbreitung bei anderen Vogelgruppen keine weiteren Stützen für die Aufstellung dieser Rangordnung ableiten. Im übrigen kommt Rot bei den Tauben in mehresen Varianten vor, unter welchen ein purpur angehauchtes Weinrot (plum color der englischen Züchter) am bekanntesten ist.

Gelb, der dilute Zustand von Rot, variiert ebenfalls beträchtlich, doch ist es immer von Rot wohl zu unterscheiden.

Schwarz ist als ein gleichförmiges Mattschwarz bei vielen Taubenrassen verbreitet, indessen kommen auch mancherlei Abweichungen vor. So sind ein bläulicher Anflug an Bürzel und Schwanz und, namentlich bei jungen Vögeln, hellere Federsäume nicht selten.

Der dilute Zustand, dunkelbraun (dun), zeigt eine besonders große Variabilität.

Das Weiß der Tauben ist ein leuzistischer Zustand. Wenigstens besitzen weiße Tauben, z. B. weiße Barb- und Burzeltauben, in der Regel eine schwarze Iris- und Augengrundfarbe[4]), während schwarze Taubenrassen bei schwarzem Augengrund eine weiße (perlfarbige) oder eine orangefarbige Iris aufweisen. Dieser, auf den ersten Anblick vielleicht auffallende Gegensatz ist so zu erklären, daß bei weißen Tieren die vorderen Schichten des Irisstromas in Korrelation mit der Pigmentlosigkeit der Federn ebenfalls pigmentlos sind und daß daher die dunkle Pigmentierung der hinteren, blutgefäßführenden Schichten (der Uvea) zur Geltung kommt, während bei den schwarzen Rassen, wenigstens soweit sie orangeäugig sind, die vorderen Schichten von einem orangefarbigen, mit der schwarzen Federnfarbe korrelativ verbundenen Pigment erfüllt sind[5]).

---

[1]) Genauer: bei der Felsentaube wird das erste Querband durch eine Binde über die Mitte der Flügeldeckfedern der letzten großen Reihe gebildet, das zweite durch die schwarzen Enden der Schwingen II. Ordnung und die dunklen Endhälften der Schwingen III. O., welch letztere aber noch helle Spitzen haben.

[2]) Bonhote und Smalley 1911, S. 603; Cole 1914, S. 320.

[3]) Cole 1914, S. 320.

[4]) Staples-Browne 1908, S. 71, 95.

[5]) Bond 1912.

Bemerkenswert ist, daß echter Albinismus mit roten Augen bei domestizierten Tauben nicht bekannt ist[1]).

Die weiße Rasse der Lachtaube (Streptopelia risoria L.) verhält sich bezüglich der Augenfarbe ähnlich wie die weißen Axolotl: Die Iris ist reich an Pigment, während Chorioidea und Pigmentepithel nur Spuren von solchem enthalten[2]).

Bei einem weiteren Hauptobjekt der experimentellen Rassenforschung, den Hühnern, kommen nicht die nämlichen Farbenmutanten wie bei den Tauben vor. Allerdings treten im Gefieder der wilden Hühnerarten nebeneinander Schwarz und Rot, letzteres in verschiedenen Abtönungen, auf, und diese Farben dürften wohl auch genetisch dem Schwarz und Rot der Tauben entsprechen. Aber nur von der ersteren Farbe kommen beim Huhn häufiger einfarbige Varietäten vor, während Rot sich selten auf das ganze Gefieder (rote Sussexs), öfters dagegen nur auf einzelne Teile (Hals, Schulter, Flügeldecken, Sattelbehang) erstreckt, hier allerdings mit großer Zähigkeit festgehalten wird oder rückschlagartig zum Vorschein kommt. Einfach braune Hühnerrassen, den braunen Taubenrassen entsprechend, sind nicht bekannt, auch vollkommen gelbe Hühner, d. h. solche ohne jede Mischung mit Schwarz und Weiß, sind sehr selten. Das Blau der Andalusier, welches eine innige Vermengung von Schwarz und Weiß darstellt und dem Blau der Tauben genetisch nicht vergleichbar ist, kommt nur im heterozygoten Zustand als Intermediärtypus vor. Weiße Hühner bekommen nicht selten, wenn sie viel der Sonne ausgesetzt sind, einen gelblichen Behang. Wirkliche Albinos sind sehr selten[3]).

Beim Kanarienvogel ist am bekanntesten die gelbe Varietät mit weißen Schwingen und Schwanz. Sie beruht, wie gleich hier erwähnt werden soll, auf Schizochroismus[4]), d. h. infolge einseitiger Ausbildung des gelben Lipochroms und Unterdrückung des schwarzbraunen Melanins kommt weder das Grün, welches auf einer kombinierten Wirkung des Lipochroms, der Blaustruktur und einer Unterlage aus melanotischem Pigment beruht, noch das Braun von Schwingen und Schwanz zur Ausbildung. Unter den übrigen Farbenvarianten ist besonders die zimmtfarbige von Interesse, da die Nestlinge dieser Rasse rote Augen besitzen, welche erst später schwarz werden.

Von vererbungsgeschichtlichen Ergebnissen sind folgende für die Eigenschaftsanalyse von Wichtigkeit. Bei den Rassen der

---

[1]) Cole, l. c., S. 330. Auch bei den einheimischen Wildtauben aus der Gattung Columba (Ringeltaube, Hohltaube) ist Albinismus bisher nicht oder sicher nur sehr selten beobachtet worden (vgl. Naumann, l. c.).

[2]) Strong 1912.

[3]) Vgl. zu diesen Angaben Pfennigstorff-Blancke, Unser Hausgeflügel. Berlin (Verl. f. Sport u. Naturliebhaberei).

[4]) V. Haecker, Jahresh. Ver. Naturk. Württ. 1908, S. 364.

Haustaube folgen die Farbenvarianten im allgemeinen den Mendelschen Regeln. Farbe dominiert dabei über Weiß[1]), Schwarz über die andern Farben, einschließlich Blau[2]). Jedoch kommen bei der Kreuzung von Schwarz und Rot in F_2 gewisse Unregelmäßigkeiten in den Zahlenverhältnissen vor, insbesondere wurde in einigen Fällen eine Überproduktion von roten Tieren beobachtet[3]).

Zur Erklärung der Kreuzungsergebnisse sind ein allen Rassen gemeinsamer Rotfaktor R, ein gegenüber R epistatischer Schwarzfaktor B, ein in den schwarzen und roten Vögeln wirksamer Intensitätsfaktor I und endlich ein Ausbreitungsfaktor S angenommen worden[4]). Letzterer soll bei schwarzen und braunen Vögeln die gleichmäßige Verteilung des schwarzen Pigments hervorrufen, während sein Fehlen die Zustände Blau und Silber bedingt. Auf den Faktor R soll er ohne Einfluß sein. Es ergeben sich also folgende Formeln:

schwarz — RR BB II SS, braun — RR BB ii SS,

rot — { RR bb II SS, / RR bb II ss, } gelb — { RR bb ii SS, / RR bb ii ss,

blau — RR BB II ss, silbern — RR BB ii ss.

Nach übereinstimmenden Angaben mehrerer Forscher[5]) zeigen die diluten Farben braun, gelb und silbern beim Zusammentreffen mit den dominierenden, intensivfarbigen Varianten die Erscheinung der geschlechtlich begrenzten Vererbung. Diese äußert sich darin, daß bei der Paarung eines intensivfarbigen Männchens mit einem verdünntfarbigen Weibchen die F_1-Tiere sämtlich intensivfarbig sind. Bei der reziproken Paarung erscheinen in F_1 intensivfarbige Männchen und verdünntfarbige Weibchen.

Die Faktorenhypothese pflegt für solche Fälle die Erklärung zu geben, daß der Intensitätsfaktor I und der Weiblichkeitsfaktor F, der im weiblichen Geschlecht einmal vorhanden ist, im männlichen vollkommen fehlt, sich gegenseitig abstoßen und daher bei der Faktorenspaltung niemals in die nämliche Gamete gelangen.

Beispielsweise[6]) sind bei der Kreuzung eines schwarzen Männchens (BB II ff) mit einem gelben Weibchen (bb ii Ff) die F_1-Tiere schwarz. Bei der umgekehrten Kreuzung: gelbes Männchen (bb ii ff) $\times$ schwarzes Weibchen (BB Ii Ff)[7]) werden von ersterem lauter Gameten bif, von letzterem nur die Gameten BIf und BiF[8]) gebildet. Es ergeben sich die Zygoten: BbIiff = schwarze Männchen und BbiiFf = dunkelbraune Weibchen.

[1]) Staples-Browne 1912.
[2]) Staples-Browne, 1908, S. 68, 70; Doncaster 1912, S. 96.
[3]) Cole, 1914, S. 343.
[4]) Cole, 1914.
[5]) Cole 1912, Doncaster 1912.
[6]) Cole 1914, S. 324.
[7]) Die weiblichen Tiere sind, falls sie die intensive Färbung zeigen, auch bezüglich des Faktors I stets als heterozygot anzusehen. Denn der Faktor I kann ja nach dem Obigen nur in der Einzahl, nämlich mit der f-Gamete, in eine weibliche (Ff-) Zygote hereingelangen.
[8]) D. h. wenn angenommen wird, daß infolge der Repulsion zwischen I und F auch die Bildung der if-Gameten unterdrückt wird. Indessen stimmen in dieser Hinsicht die Meinungen nicht in allen Fällen überein. Auch die Grundvorstellungen der Deutung werden z. T. angefochten, vgl. Strong 1912, S. 309.

Die weiße Farbe zeigt bei einzelnen Rassen der Haustaube keine konstante Erblichkeit. Nach den Erfahrungen der Züchter ist es z. B. bei den weißen Tümmlern fast unmöglich, Tiere zu erhalten, welche stets vollkommen weiße Nachkommen ohne einzelne farbige (foul) Federn erzeugen[1]). Auch in weißen Stämmen der Pfauentaube treten gelegentlich Individuen mit einzelnen schwarzen Federn auf[2]). Es liegt daher die Auffassung nahe, daß bei den Tauben die weiße Farbe nur einen extremen Zustand der Scheckung darstellt und also dem Leuzismus der Säuger, bei welchem nur noch die Augen pigmentiert sind, entspricht.

Bei der Lachtaube (Streptopelia risoria) ist die weiße Farbe ein geschlechtlich begrenztes Merkmal[3]).

Bezüglich der Vererbung der Augenfarbe ist die Tatsache von Interesse, daß bei Paarung eines schwarzen, orangeäugigen mit einem rezessiv-weißen, schwarzäugigen Individuum Konstitutionserschütterungen in Form von Unregelmäßigkeiten nicht bloß der Federnfarbe (Blau-weiß-Scheckung), sondern auch der Augenfarbe zum Vorschein kommen[4]). Insbesondere kann Heterochromie, d. h. Verschiedenfarbigkeit der beiden Irides auftreten. Auch orangefarbige Augen mit schwarzen Flecken wurden beobachtet.

Bei den Hühnern hat sich das Blau der Andalusier als ein heterozygoter Zustand erwiesen, der bei der Kreuzung von Schwarz und geflecktem Weiß erzeugt wird[5]). Von Weiß kommt sowohl eine dominante als eine rezessive Form vor. So treten bei der Kreuzung weißer Livorneser (Leghorns) mit braunen Livornesern oder indischen Kämpfern weiße F_1-Tiere mit einigen braunen oder schwarzen Flecken und F_2-Tiere von großer Variabilität auf[6]), während sich das Weiß des Seidenhuhnes bei Kreuzung mit farbigen Rassen als rezessiv erweist. Bei Kreuzung von weißen Seidenhühnern mit gleichfalls rezessiven weißen Mischlingen von bestimmter Herkunft oder mit weißen Livornesern erfolgt in F_1 ein Rückschlag auf die Bankiva-Farbe, eine Erscheinung, die an die bekannten Verhältnisse bei spanischen Wicken und Levkojen erinnert[7]). Auch bei der Kreuzung von schwarzen und rotgelben (buff) Cochins kommt bei den F_1- und bei einem Teil der F_2-Bastarde die bei ersteren angedeutete Bankiva-Färbung stärker zum Vorschein[8]).

---

[1]) Cole 1914, S. 329.
[2]) Staples-Browne 1908, S. 71.
[3]) Strong 1912, S. 303.
[4]) Bond 1912, S. 115.
[5]) Vgl. Bateson, Mend. Princ., S. 51.
[6]) Bateson, Mend. Princ., S. 102, Über andere Versuche mit dominant-weißen Hühnern vgl. Davenport 1906 und 1909.
[7]) Bateson, Mend. Princ., S. 103, und Davenport 1909, S. 75.
[8]) Davenport 1909, S. 78.

Zur Erklärung der Kreuzungsergebnisse sind nach Davenport folgende Faktoren anzunehmen: der allgemeine Farbfaktor C, der Bankiva-Faktor J (Jungle fowl), der supermelanische Schwarzfaktor N, der superxanthische Buff-Faktor X und der für das dominante Weiß verantwortliche Weißfaktor W. Bei einer Reihe von Kreuzungen erscheinen von diesen Annahmen aus die Zahlenverhältnisse in F_2 verständlich, was auf reine Spaltungen schließen läßt.

Bei Kanarienvögeln[1]) dominiert die durch das braune Melanin beeinflußte Grün- und Braunfärbung über die rein lipochromatischen Varianten Gelb und Zimmtfarbig. Bei den Augenfarben tritt geschlechtsbegrenzte Vererbung auf, die auf Repulsion der Faktoren für Schwarzäugigkeit und Weiblichkeit zurückgeführt wird.

Bei der Kreuzung des Kanarienvogels mit andern Finken (Gimpel, Distelfink u. a.) treten vielfach Intermediärfarben zwischen den verschiedenen Lipochromfarben auf.

Die Eigenschaftsanalyse hat auch bei den Vögeln mit dem mikroskopischen Bild des fertigen Zustandes zu beginnen. Dieses ist bei den Vögeln und speziell bei den Tauben, für welche bisher allein eingehendere rassenanalytische Versuche vorliegen, weniger einfach als bei den Säugern, weil beim Zustandekommen der Färbung neben den Pigmenten die Struktur eine wichtige Rolle spielt.

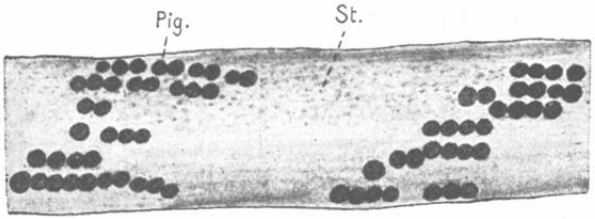


Fig. 64. Teil einer Bogenfaser einer blaugrauen Bauchfeder der Felsentaube. Nach Spöttel.

Die charakteristische Grundfarbe der Felsentaube, das Taubenblau, ist eine Mischfarbe, bei welcher ein „trübes Medium“ und besondere Anordnungsverhältnisse des melanotischen Pigmentes zusammenwirken. Unter einem trüben Medium versteht man eine Kombination zweier durchsichtiger, sich innig durchdringender und vermengender Substanzen mit verschiedenen Brechungsexponenten. Ein solches Gemenge hat die Eigenschaft, vorzugsweise blaue Strahlen zu reflektieren[2]). Bei den Tauben kommt das trübe Medium nicht, wie bei Vögeln mit reiner Blaufärbung, durch die besondere Struktur (Kästchen- oder Röhrchenstruktur) der äußeren Lage der Markzellen, besonders der Rami, zustande, sondern sie wird durch eine den Ramis und Radiis aufgelagerte Staub- oder Puder-

[1]) Noorduyn, Arch. Rass. Ges. Biol. 5, 1908; Davenport, Publ. Carn. Inst. Wash. 1908; Miß Durham, Rep. Ev. Comm. 4, 1908.

[2]) Vgl. Haecker u. Meyer 1901.

schicht gebildet, welche bei Abschluß der Federentwicklung aus den zerfallenden Innenschichten der Federscheide und den bei der Differenzierung der Federn überflüssig gewordenen Zylinder- und Intermediärzellen entsteht und infolge ihrer Zusammensetzung aus kleinsten Hornplättchen und Lufträumen die angegebenen optischen Eigenschaften aufweist[1]) (Fig. 64, St).

Das Pigment tritt in den blaugrauen Federn der Tauben, speziell in deren distalen Abschnitten, in Gestalt von großen, runden, reihenförmig angeordneten Melaninkörnern von schwarzer Farbe auf (Fig. 64, Pig.)[2]). Es findet sich sowohl im Schaft, wie auch in den Ramis und Radiis, und zwar in den Ramis vorzugsweise oder ausschließlich in der dorsalen Verdickung der Rinde, also gerade da, wo sich bei rein blauen Federn kein Pigment befindet, in den Radiis in dichter paketartiger Anordnung in der Mitte der einzelnen Radiuszellen[3]). Bei manchen blauen Federn, z. B. den unteren Brustfedern, finden sich verwickeltere Verhältnisse, insofern in den proximalen Federnabschnitten an Stelle der großen, runden, dunkelfarbigen Körner kleine körnchen- oder stäbchenartige Elemente von brauner oder schmutzigelber Farbe und größere (bis 3 oder 4 μ große) Körner von rotbrauner bis goldgelber Farbe auftreten[4]).

Die ungleichmäßige Verteilung der Pigmentkörner bewirkt, daß die von ihnen erzeugte dunkle Farbe und das von den pigmentfreien Stellen der Hornsubstanz reflektierte weiße Licht zu einer grauen Mischfarbe vereinigt wird, welche zusammen mit den von der Staubstruktur reflektierten blauen Strahlen, je nach der relativen Menge der einzelnen Beiträge, die verschiedenen Abstufungen: dunkelschieferfarben, hellschieferfarben (dunkelmohnblau), taubenblau (mohnblau, hellaschblau) liefert[5]).

Das bläuliche Grau der Tauben, das in ähnlichen Schattierungen auch bei den den Tauben näherstehenden Charadriiformes (Laro-Limicolae), bei Kranichen, Reihern u. a. vorkommt und wohl auch stets auf ähnlichen Ursachen beruht[6]), kommt also, alles in allem, durch die kombinierte Wirkung der Puderstruktur und der besonderen

---

[1]) Spöttel 1914.

[2]) Nach Spöttel haben die Körner in den distalen Federabschnitten meist einen Durchmesser von 1,2 μ, nach Lloyd-Jones sind sie 0,8—1 μ, zuweilen bis zu 2 μ groß.

[3]) Näheres bei Spöttel, S. 420, und bei Lloyd-Jones, S. 472.

[4]) Spöttel, S. 414, und Lloyd-Jones, S. 493, Postscript.

[5]) Diese von Spöttel aufgestellte Theorie kann durch eine Reihe von Versuchen gestützt werden (l. c., S. 396). Lloyd-Jones hat die Bedeutung der Puderschicht für die Farbenbildung nicht beachtet und konnte daher keine befriedigende Erklärung für das Zustandekommen des Taubenblau geben. Nur für die silberfarbigen Tauben erwähnt er, daß die Form der Pigmentkörner wegen der außerordentlichen Rauhigkeit der Oberfläche der Radii sehr schwer zu untersuchen sei.

[6]) Spöttel, S. 404.

qualitativen, quantitativen und Anordnungsverhältnisse des Melanins zustande.

Die dilute Form von Blau, die Silberfarbe, scheint im wesentlichen auf einer weniger dichten Anordnung und geringeren Größe der Pigmentkörner zu beruhen, während die Puderstruktur ungefähr die nämliche Ausbildung wie bei den blauen Federn besitzt.

Auch die Federn der schwarzen, dunkelbraunen, roten und gelben Taubenrassen besitzen die Puderstruktur, nur ist sie z. T. schwächer ausgebildet, z. T. wird ihre optische Wirkung durch die starke Anhäufung von Pigmentmassen verdeckt. Jedenfalls können diese Farben — mit Ausnahme gewisser besonderer Schattierungen, wie z. B. weinrot — als reine Pigmentfarben bezeichnet werden.

Was zunächst das mikroskopische Bild im fertigen Zustand anbelangt (Fig. 65)[1]), so finden sich bei roten Tauben durchweg sphärische Körner, welche im allgemeinen einen Durchmesser von 0,3 μ haben und sowohl im durchgehenden, wie auch im reflektierten Licht rot-braun erscheinen. Sie sind über alle Teile der Feder verbreitet, nur an der Grenze je zweier Radiuszellen liegen pigmentfreie Zonen, auch heben sich die verhornten Zellkerne als scharf umgrenzte, helle Flecke ab. Wie bei allen pigmentierten Taubenfedern sind die hakentragenden Radii (Hakenfasern) stärker pigmentiert als die hakenlosen (Bogenfasern)[2]).

Fig. 65. Hakenfaser einer roten Taube. Nach Lloyd-Jones.

Gelbe Tauben besitzen augenscheinlich das nämliche Pigment, jedoch tritt es nicht in Form scharf umrissener, kugliger Körnchen, sondern in unregelmäßigen, feinkörnigen Anhäufungen und im ganzen in geringeren Mengen auf. Die Haken sind immer pigmentfrei.

Bei schwarzen Tauben findet sich im Gegensatz zu den roten und gelben ein ausgesprochen schwarzes Pigment, welches bei einigen Individuen in Form gleichförmiger, sphärischer Körnchen von etwa 0,5 μ Durchmesser (Fig. 66a), bei andern in Gestalt dünner Stäbchen von 0,8—1,5 μ Länge (Fig. 66b), bei der Mehrzahl der schwarzen Vögel jedoch in beiden Formen auftritt. Irgendwelche Beziehungen dieser Unterschiede zu Alter, Geschlecht oder genotypischer Konsti-

a b

Fig. 66. Schwarzes Pigment einer schwarzen Taube. a Körnchenform. b Stäbchenform. Nach Lloyd-Jones.

[1]) Lloyd-Jones 1915, S. 460 ff.
[2]) Spöttel, S. 420; Lloyd-Jones, S. 460.

tution sind nicht nachweisbar. Von unmittelbar benachbarten Zellen kann die eine Stäbchen, die andere vorzugsweise Körnchen liefern.

Bei dunkelbraunen Tauben zeigt die Pigmentierung im wesentlichen nur quantitative Unterschiede. Die Zahl der stets körnchenförmigen Körner ist geringer und ihr Durchmesser beträgt weniger als 0,25 μ.

Im ganzen besteht die Wirkung des Intensitätsfaktors I bei allen drei Farbenpaaren in einer Vergrößerung der Pigmentkörner und in einer Vermehrung ihrer Zahl. Sowohl in der roten, als in der schwarzen Gruppe beträgt die Masse des durch NaOH ausziehbaren Pigmentes bei der I-Form etwa dreimal so viel als bei der i-Form.

Die beiden letztgenannten Gruppen unterscheiden sich aber auch durch die qualitative Beschaffenheit der Pigmente. Dasjenige der schwarzen und dunkelbraunen Federn löst sich sehr langsam in heißer NaOH, während sich der Farbstoff aus den roten und gelben Federn in wenigen Minuten ausziehen läßt[1]).

Einen ähnlichen Unterschied zeigen aber auch die beiden Reihen von Farbstoffen, welche, wie wir sahen, in den Brustfedern mancher Tauben vorkommen[2]). Die Pigmente der ersten Reihe, welche alle Farbenübergänge von schwarz über dunkelbraun zu schmutziggelb aufweisen, bleiben in alkalischen Lösungen von geringer Konzentration unverändert und werden auch von konzentrierten Säuren nicht angegriffen. Sie entsprechen offenbar den Pigmenten der schwarzen Federn und vielleicht auch den echten Melaninen Gortners[3]). Die Pigmente der zweiten Reihe, welche zwischen dunkelrotbraun und chromgelb schwanken, gehen schon bei Behandlung mit zweiprozentiger kochender KOH in Lösung über und erweisen sich auch bei Kochen in konzentrierter H_2SO_4 und HNO_3 als löslich. Sie dürften den Pigmenten der roten und gelben Taubenfedern und den Melanoproteïnen Gortners entsprechen[4]).

Es handelt sich nun weiter um die Frage, in welchem Stadium der Entwicklungsgeschichte sich diese mikroskopischen und chemischen Unterschiede erstmals bemerkbar machen.

Was zunächst die Entwicklung der Federfarbe überhaupt anbelangt, so werden, wie besonders Strong[5]) speziell bei der Seeschwalbe (Sterna hirundo) gezeigt hat, die Rami und Radii durch große Pigmentzellen mit Pigment versorgt. Diese entstehen kurz

[1]) Lloyd-Jones 1915, S. 479.
[2]) Spöttel, S. 414.
[3]) Gortner 1912.
[4]) Nach unveröffentlichten Untersuchungen von Paul (Zool. Inst. Halle) treten diese beiden Typen von Farbstoffen in zahlreichen Gruppen der Braunvögel nebeneinander auf, so bei den Pinguinen (das gelbe Pigment von Aptenodytes Forsteri und Endyptes chrysocome gehört dem zweiten Typus an), Tauchern, Storchvögeln, Tagraubvögeln, Rallen u. a.
[5]) Strong 1902.

vor dem ersten Auftreten der bekannten wulstförmigen Anlagen der Rami durch Umbildung einzelner Intermediärzellen (Fig. 67—69), sind also epithelialen Ursprungs.

Fig. 67 u. 68. Umbildung von Intermediärzellen zu Pigmentzellen bei der Seeschwalbe. Nach STRONG.

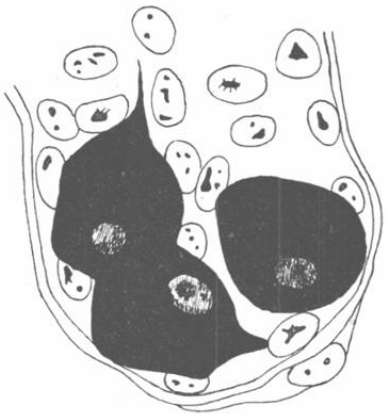
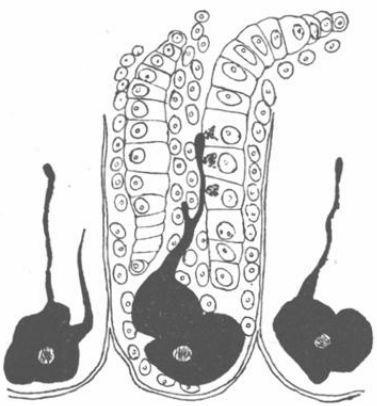


Fig. 69. Drei Pigmentzellen innerhalb einer leistenförmigen Ramus-Anlage. Nach STRONG.

Nach Ausbildung der Wülste (Fig. 70, 71) strecken die Pigmentzellen starke Fortsätze in radiärer Richtung vor und treten durch kleine Verästelungen dieser Fortsätze mit den (im Querschnittsbild



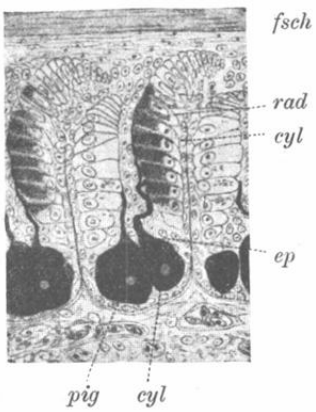


Fig. 70 u. 71. Abgabe von Pigmentkörnchen an die Radius-Anlagen. *fsch* Federscheide. *rad* Radius-Reihe im Querschnitt. *cyl* Zylinderzellen. *pig* Pigmentzellen. *ep* unverbrauchte Epithelzellen. Nach STRONG.

durch je eine Zelle vertretenen) Anlagen der Radii in Verbindung, in deren Zellen die Pigmentkörnchen übergehen. Zuerst werden die der Pulpa näherligenden Radiuszellen, später die peripheren mit

Pigment versehen. Die später an der Dorsalseite des Ramus verlaufende Leiste aus Rindensubstanz (Fig. 72, *dl*) wird durch die proximalen Teile der Pigmentzellenfortsätze versorgt, während die infolge der Ausbildung der Marksubstanz (*m*) von den Pigmentfortsätzen abgetrennten Körper der Pigmentzellen (Fig. 72, *pig*) in die Gegend der späteren Ventralleiste des Ramus und z. T. auch außerhalb der Ramusanlagen zu liegen kommen.

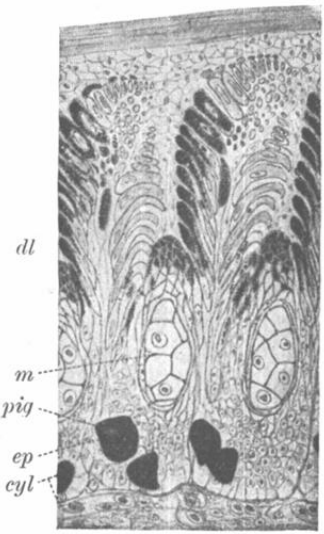


Fig. 72. Ramus- und Radius-Anlagen fast vollendet. *dl* dorsale Leiste des Ramus. *m* Mark. *pig* Reste der Pigmentzellenkörper. Sonst wie in Fig. 71. Nach STRONG.

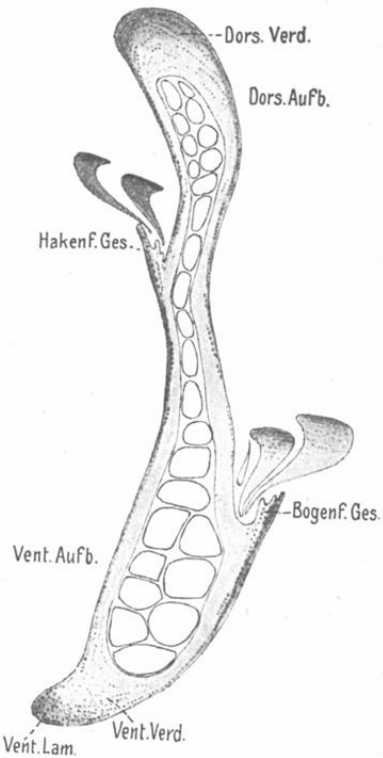


Fig. 73. Ramus einer Schwungfeder der Felsentaube. *Dors.* u. *Vent. Verd.* dorsale und ventrale Verdickung; *Vent. Lam.* ventrale Lamelle; *Dors.* u. *Vent. Aufb.* dorsale und ventrale Aufbauchung; *Ges.* Gesimse. Nach SPÖTTEL.

So ist es zu erklären, daß z. B. bei der Schwungfeder der Felsentaube (Fig. 73), abgesehen von den die Radii tragenden Gesimsen (Ges.), vor allem die dorsalen und ventralen Leisten der Rami pigmentiert sind.

Die Intensität der Färbung hängt nicht bloß von der Zahl der Pigmentzellen ab, sondern auch davon, ob sie ihr gesamtes Pigment an die Radii und die Leisten der Rami abgeben. Zuweilen, z. B. bei der dunkelbraunen Taubenfeder, ist dies tatsächlich der Fall, in andern Fällen aber können die Körper der Pigmentzellen als mehr oder weniger deutlich konturierte Pigmentballen im Schafte erhalten bleiben. So sieht man u. a. an der Basis der Dunenfeder der Waldschnepfe (S. 72, Fig. 48, P) noch deutlich die

Pigmentzellen liegen, welche offenbar bei der Pigmentversorgung der Rami beteiligt waren.

Alles in allem würden also nach den Angaben von Strong, im Einklang mit älteren Beobachtungen von Post und Rabl, die Pigmentzellen der Vogelfeder ausschließlich dem epidermalen Teil des Federkeims entstammen. Ein Teil der Epithelzellen des Federkeims besitzt also in gleichem Maße, wie die ebenfalls ektodermalen Pigmentepithelzellen des Auges, die Fähigkeit zur Pigment- und Pseudopodienbildung, auch würden nach Lloyd-Jones nicht bloß die zu typischen Pigmentzellen spezialisierten Elemente, sondern auch andere Intermediärzellen mehr oder weniger stark an der Abscheidung des inter- und intrazellulären Pigmentes beteiligt sein[1]).

Was die einzelnen Farbenvarianten anbelangt[2]), so machen sich bei den roten Tauben die ersten Anzeichen einer Pigmentbildung in den Intermediärzellen und in den Zellen der inneren Federscheide bereits einige Zeit vor dem Auftreten der leistenförmigen Anlagen der Rami bemerkbar, und zwar tritt die Pigmentierung zunächst ziemlich gleichmäßig innerhalb dieser Federteile auf, indem in und zwischen den Zellen kleinste Körnerhäufchen abgelagert werden. Erst nach Beginn der Leistenbildung differenzieren sich einzelne Intermediärzellen zu Pigmentzellen mit stark gewundenen Pseudopodien, aber auch jetzt ist die Pigmentbildung offenbar nicht an diese gebunden, vielmehr sind auch weiterhin nichtspezialisierte Intermediärzellen daran beteiligt. Ja, es können eigentliche Pigmentzellen überhaupt vollkommen fehlen.

In den Anlagen der gelben Federn verläuft die Pigmentbildung im ganzen ebenso, nur daß keine isolierten Körnchen, sondern unregelmäßige Massen entstehen, und daß ein besonders großer Teil des Pigmentes durch nichtdifferenzierte Intermediärzellen erzeugt wird. Auch bei schwarzen und dunkelbraunen Tauben liegen ähnliche Verhältnisse vor wie bei roten, jedoch zeigen die Fortsätze der Pigmentzellen einen gestreckteren Verlauf.

Bei blauen und silberfarbigen Tauben soll die von Pigmentzellen unabhängige „freie“ Pigmentbildung in geringerem Umfang als bei schwarzen und roten Federn stattfinden. Die Fortsätze der Pigmentzellen haben einen geraden und regelmäßigen Verlauf und lassen, anscheinend unter dem Einfluß einer besonderen, den Pigmenttransport kontrollierenden Kraft, die Pigmentkörnchen nur von der inneren (später: dorsalen) Seite und nicht, wie bei andern Federn, von allen Seiten her in die Radiuszellen eintreten. Ein be-

[1]) Ähnliche Verhältnisse liegen, was die Übergänge zwischen eigentlichen Pigmentzellen und pigmentierten Epithelzellen anbelangt, augenscheinlich bei den Pigmentflecken mancher Polychätenlarven (Spio u. a.) vor. Vgl. Haecker, Z. w. Z., 62, 1896.

[2]) Lloyd-Jones 1915.

sonderer Verdichtungsprozeß führt dann die zentrale Anhäufung des Pigmentes innerhalb der Radiuszellen herbei.

In dieser Darstellung sind die ersten Anhaltspunkte für die entwicklungsgeschichtfiche Differentialanalyse der Federfarben gegeben, doch sind die Ergebnisse für ein wirkliches kausales Verständnis der Rassenunterschiede noch keineswegs ausreichend, und insbesondere hat das rein strukturelle Element, das bei den blauen Federn eine so wichtige Rolle spielt, keine genügende Beachtung gefunden. Vielmehr ist hier noch zu untersuchen, auf welchen histogenetischen Verschiedenheiten das stärkere oder schwächere Hervortreten der Puderstruktur beruht, in welchem Entwicklungsstadium diese Verschiedenheiten erstmals zutage treten und inwieweit etwa zwischen der Entstehung der Strukturverschiedenheiten und der verschiedenen Entwicklung der Pigmentierung ein direkter Kausalzusammenhang besteht.

Ansätze einer entwicklungsgeschichtlichen Rassenanalyse liegen auch bezüglich der Augenfarbe der Tauben vor. So fand Strong[1]), daß die Pigmentepithelzellen der weißen Lachtaube im Gegensatz zu denen der farbigen Rasse auf einem pseudopodienlosen Entwicklungsstadium stehen bleiben und sehr an frühe Entwicklungsphasen der Pigmentzellen der Federkeime erinnern. Der fleckigen Beschaffenheit, welche, wie erwähnt, die Iris gewisser Taubenmischlinge aufweist, liegen vermutlich kolobomartige Anomalien bzw. eine unvollständige Ausbreitung der Mutterzellen des orangefarbigen Irispigmentes zugrunde[2]).

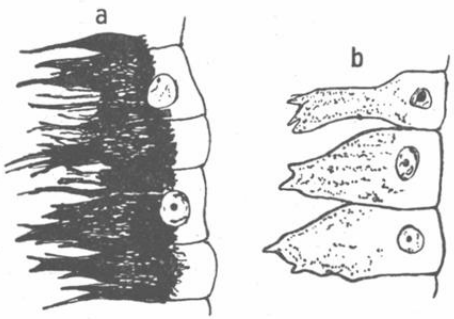


Fig. 74. Pigmentepithelzellen der isabellgelben (a) und weißen Lachtaube (b). Nach Strong.

Die Federfarben der Hühner sind entwicklungsgeschichtlich noch nicht näher untersucht worden, dagegen liegen genauere Angaben über die japanischen Seidenhühner[3]) vor, bei welchen das Federkleid pigmentlos ist, während nicht bloß im Corium, sondern auch in zahlreichen anderen inneren Organen eine intensiv melanotische Färbung besteht. Speziell im Corium sind große Mengen von Pigmentzellen vorhanden, die mit Vorliebe den vielfach in zwei Lagen orientierten Blutgefäßen angelagert sind. Auch die Federwurzeln

[1]) Strong 1912, S. 297.
[2]) Bond 1912, S. 115.
[3]) Kuklenski 1915.

sind mit einer dichten Hülle von Pigmentzellen umgeben und ebenso kommen solche in den Federpapillen vor, wo sie auch nach Ausbildung der Federn und nach Degeneration der Papille noch wahrnehmbar sind. Sehr reichliche Anhäufungen von Pigmentzellen finden sich ferner in den Gehirn- und Rückenmarkshäuten, in der Chorioidea und Nasenschleimhaut, im Knochenmark des Schädels älterer Embryonen und junger Tiere, in den Wandungen der Luftsäcke und ihrer in die Knochen eindringenden Fortsetzungen, im Periost, in der Umgebung der Leibeshöhle, besonders des Perikards, längs der Gefäße, in der Albuginea des Hodens u. a. a. O.

Bei ihrem ersten Auftreten im Embryo gleichen die Pigmentzellen nach Gestalt und Größe den Bindegewebszellen, und man könnte sich also die Vorstellung bilden, daß hier eine bei den meisten Vögeln latent bleibende Potenz bestimmter Bindegewebszellen zur Pigmentbildung manifest wird. Da auf dem Gebiet der melanotischen Pigmentbildung häufig ein Extrem in das andere überschlägt, so wäre es verständlich, daß diese virtuellen Pigmentzellen, wenn sie überhaupt zur Entfaltung kommen, sich in exzessiver Weise vermehren (luxurieren) und infolgedessen der Epidermis einen Teil der für die Pigmentbildung nötigen Substanzen entziehen.

Literatur zu Kapitel 8.

Bond, C. J., On heterochromia iridis in man and animals etc. Journ. Gen., V. 2, 1912.

Bonhote, J. L. L., and Smalley, F. W., On colour and colour-pattern inheritance in pigeons. Proc. Zool. Soc. Lond., 1911.

Cole, L. J., A case of sex-linked inheritance in the pigeons. Sci., 36, 1912.

—, Studies on inheritance in pigeons I. Agric. Exp. Stat. Rhode Isl. State Coll., 158, 1914.

Doncaster, L., Notes on inheritance of colour . . . in Pigeons. J. Gen., 2, 1912.

Gortner, R. A., On two different types of melanin. Proc. Soc. Exp. Biol., 9, 1912.

Haecker, V., und Meyer, G., Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zool. Jahrb. (Syst.), 15, 1901.

Kuklenski, J., Über das Vorkommen und die Verteilung des Pigmentes in den Organen und Geweben bei japan. Seidenhühnern. Arch. mikr. An., 87. Bd., 1915.

Lloyd-Jones, O., Studies on inheritance in pigeons. II. A microscopical and chemical study of the feather pigments. J. Exp. Zool., V. 18, 1915.

Spöttel, W., Über die Farben der Vogelfedern II. Die Färbung der Columba livia usw. Zool. Jahrb. (An.), Bd. 38, 1914.

Staples-Browne, R., On the inheritance of colour in domestic pigeons, with special reference in reversion. Proc. Zool. Soc. Lond., 1908.

— — , Second report on the inherit. of colour in pigeons etc. J. Gen., 2, 1912.

Strong, R. M., The Development of Color in the definitive Feather. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Cambr., V. 40, 1902.

—, Results of hybridizing ring-doves, including sex-linked inheritance. Biol. Bull., 23, 1912.