

## **Universitäts- und Landesbibliothek Tirol**

### **Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik)**

**Haecker, Valentin**

**Jena, 1918**

19. Kapitel. Die Zeichnung der Vögel

Während bei den Zebras die Interferenz der verschiedenen Wachstumsordnungen z. T. wenigstens in eigentlichen Intermediärbildungen ihren Ausdruck findet, könnte man in anderen Fällen eher von einer Übereinanderlagerung verschiedener Zeichnungsformen sprechen. Außer den bereits erwähnten Zahnkarpfenbastarden (S. 169, Fig. 98) sind einige Antilopen, so der deutsch-ostafrikanische Buschbock (*Tragelaphus roualeyni* Gord. Cumm.)<sup>1)</sup> und die Zwergmoschustiere (*Hyaemoschus*, *Tragulus*)<sup>2)</sup>, als Beispiele anzuführen. Es kommt darin, wie ich glaube, die relative genetische Unabhängigkeit der den verschiedenen Zeichnungsmustern zugrunde liegenden Wachstumsordnungen zum Ausdruck.

Auch bei Vögeln kommen, wie früher (S. 166) gezeigt wurde, namentlich am Kopfe Reste der primären Zeichnungsformen, sowie die von ihnen abzuleitenden sekundären Elemente vor. Auch hier mögen die verschiedenen Abweichungen, z. B. diejenigen, welche der Zügel oder Augstreif bei naheverwandten Formen von der ursprünglichen Längsrichtung zeigt, auf die Interferenz mehrerer Hautwachstumsrichtungen zurückzuführen sein, so wenn der Zügel z. B. beim



Fig. 144. Europäischer Rennvogel  
(*Cursorius gallicus*).



Fig. 145. Halsband-Giarol  
(*Glareola pratincola*).

europäischen Rennvogel (*Cursorius gallicus*, Fig. 144) zu einem Nackenband auswächst, bei dem naheverwandten Halsband-Giarol (*Glareola pratincola*, Fig. 145) dagegen, ähnlich wie bei manchen anderen Vögeln, nach vorne umschwenkt und zu einem die Kehle umsäumenden Bande wird.

## 19. Kapitel.

### Die Zeichnung der Vögel.

Die Zeichnung der Vögel ist in einem wichtigen Punkte von derjenigen der Säuger verschieden. Während letztere darauf beruht, daß ganze Gruppen von Haaren sich durch kontrastierende Färbung

<sup>1)</sup> Vgl. L. HECK, Lebende Bilder (G. Richters, Erfurt), S. 61.

<sup>2)</sup> Vgl. MILNE-EDWARDS, Ann. sci. nat. (Zool.) 1864, T. 2, Pl. 3, Fig. 2 u. 3.

von benachbarten Bezirken abheben, ist die Zeichnung der Vögel in weitem Umfang durch die Zeichnung der Einzelfedern und das harmonische Zusammenwirken dieser Einzelzeichnungen bedingt.

So werden die Augenflecke des Pfau's je von einer Einzelfeder gebildet, während denjenigen des Jaguarfells ganze Haarbezirke entsprechen. Und während die Querstreifung der Zebras im wesentlichen darin besteht, daß streifenförmige dunkelhaarige Bezirke mit ebensolchen weißhaarigen abwechseln, kommt die regelmäßige Querbänderung einer Schneeeule dadurch zustande, daß jede einzelne Feder gebändert ist, wobei, namentlich in der Weichengegend und z. T. auch am Bauch, nicht bloß die aufeinanderfolgenden, dachziegelartig sich deckenden Federn jeweils ihre dunklen und ihre weißen Binden zur gegenseitigen Deckung bringen und so die Farbenwirkung verstärken, sondern auch die entsprechenden Bänder nebeneinanderliegender Federn direkt aneinanderstoßen.

Nur bei Dunenjungens, besonders schön bei Tauchern, sind Zeichnungsmuster weiter verbreitet, die ihrer ganzen Natur nach der primären Längsstreifung der Reptilien und Säuger entsprechen. Reste davon haben sich vielfach auch bei erwachsenen Vögeln im Stirnseitenstreif, Zügel (Augenstreif) und Bartstreif erhalten, welche dann durch Längsreihen von kleinen, schmalen, gleichmäßig dunkel pigmentierten Federchen gebildet werden.

Die Zeichnungsmuster der Einzelfedern sind mindestens ebenso mannigfaltig wie die Typen der Allgemeinzeichnung der Reptilien und Säuger und wiederholt sind Versuche gemacht worden, durch Aufstellung von Reihen, welche das Verhalten benachbarter Federn und gleichzeitig den mutmaßlichen Gang der stammesgeschichtlichen Entwicklung zur Anschauung bringen sollen, eine bessere Übersicht zu gewinnen. Am bekanntesten sind die Darstellungen von DARWIN<sup>1)</sup> und von L. KERSCHNER, welche die Augenflecke des Pfauhahns aus einer einfachen Querbinden-Zeichnung abgeleitet haben. Ähnliches ist bei Drosseln<sup>2)</sup>, Raubvögeln<sup>3)</sup> und neuerdings auf breiterer Grundlage bei den hühnerartigen Vögeln unternommen worden<sup>4)</sup>.

Verhältnismäßig gut begründet ist die Vorstellung<sup>5)</sup>, daß die einfacheren Formen der Querbänderung einen ursprünglichen Typus darstellen, eine Anschauung, die sich vor allem darauf stützt, daß diese Zeichnung besonders bei jungen und weiblichen Vögeln, sowie in niedriger stehenden Gruppen, z. B. bei den Rallen, weitverbreitet ist. Dieser Umstand ist auch in eigenschaftsanalytischer Hinsicht

<sup>1)</sup> Descent of Man.

<sup>2)</sup> HAECKER 1887.

<sup>3)</sup> BONHOTE 1906.

<sup>4)</sup> KRUMEL 1916.

<sup>5)</sup> Vgl. WHITMAN, Bull. Wisc. Nat. Hist. Soc. 1907.

bemerkenswert, ebenso wie die Beobachtung, daß nicht selten auf einer und derselben oder auch auf benachbarten Federn Übergänge von den Querbänden zu längsgerichteten, parallel zum Rand oder zum Schaft verlaufenden Streifen gefunden werden (Fig. 146)<sup>1</sup>).

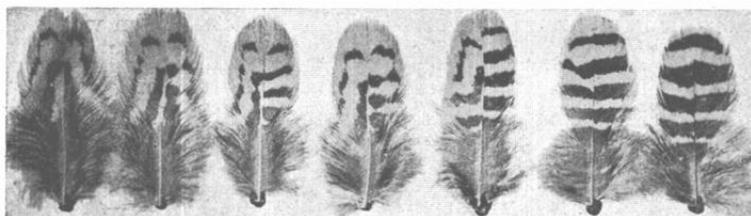


Fig. 146. Brust- und Seitenfedern eines Fasanbastards (*Chrysolophus obscurus* ♂ × *Chr. pictus* ♀) ♀. Nach KRUMMEL.

Was das erbliche Verhalten der Zeichnung bei den Vögeln anbelangt, so sei auf das Kap. 14 hingewiesen, wo die Streifung des Dunenkleides der Hühner, die Federzeichnung der Fasanenbastarde und die Sperberung der Hühner besprochen wurden.

Außer Kreuzungsversuchen sind bis jetzt nur wenige Ansätze gemacht worden, um auf experimentellem oder vergleichendem Wege die Ursachen der Federzeichnung zu ermitteln. Zu erwähnen sind vor allem die schon früher (S. 69) besprochenen Angaben von RIDDLE, welcher auf Grund von Fütterungsversuchen verschiedener Art das Auftreten der quer über die Federfahne verlaufenden „Fehlstreifen“ und ihre geringere Pigmentierung auf Unterernährung und, in Anlehnung an WHITMAN<sup>2</sup>), den Wechsel der dunkeln und hellen Querbänden auf rhythmische Blutdruckschwankungen zurückführt: die dunklen Bänder sollen unter den bei Tag und im ersten Drittel der Nacht bestehenden günstigen Bedingungen, die hellen in den späteren Nachtstunden bei herabgesetzter Ernährung entstehen. RIDDLE deutet selbst an, daß dieser Erklärungsversuch nur eine beschränkte Gültigkeit haben kann und daß insbesondere die breiten Querbänder bei gesperberten Hühnern und Tagraubvögeln anderer Art sein müssen und jeweils dem Wachstumszuwachs von 2, 3 oder mehr Tagen entsprechen dürften.

Auch die Übergänge, welche bei einzelnen Federn des schottischen Moorhuhns zwischen der dunklen, feinwelligen Winter- und der hellen, breitbänderigen Sommerzeichnung gefunden werden, sollen nach WILSON auf Änderungen des Gesamtstoffwechsels beruhen, die während des Federnwachstums plötzlich durch äußere Faktoren, wie

<sup>1</sup>) Außer mehrfachen Bildern bei KRUMMEL vgl. besonders WILSON, Taf. 90 (*Lagopus*).

<sup>2</sup>) l. c.

Temperatur- oder Futterwechsel, herbeigeführt werden. Versuche von KRUMMEL, bei jungen Goldfasanen durch Entzug des Sonnenlichtes oder durch Transplantation das Zeichnungsmuster zu beeinflussen, sind negativ ausgefallen.

Außer dem physiologischen Gesamtzustand müssen, wie schon die geschlechtsbegrenzte Vererbung bei Hühnern und die Erscheinung der Hahnen- und Erpelfedrigkeit zeigen, bestimmte Hormone einen Einfluß auf die Zeichnung haben. In beiden Fällen dürfte aber als Zwischenglied der Ursachenkette der die Zeichnung unmittelbar bestimmende Wachstumsrhythmus des epidermalen Federkeimes anzusehen sein.

Bezüglich dieses Rhythmus hat man von vornherein mit zwei Möglichkeiten zu rechnen:

Entweder liegen dem Zeichnungsmuster Wachstumsprozesse zugrunde, die erst während der Differenzierung der Rami und Radii wirksam sind, oder es kommt ein Wachstumsrhythmus in Betracht, welcher im zylindrischen Keim schon vor der ersten Differenzierung der Ramus- und Radiusanlagen sich geltend macht und Zonen mit intensiverem und solche mit weniger intensivem Farbstoffwechsel schafft.

Auf den ersten Anblick mag die erste Annahme als die näherliegende erscheinen, und manche Erscheinungen, so die ausgesprochen rhythmische Anordnung des Pigmentes in den Radiis

der Dunen und dunigen Federnteile mancher Wasservögel scheinen in der Tat dafür zu sprechen, daß die Pigmentierungsverhältnisse mit dem Eigenwachstum und der Eigendifferenzierung der betreffenden Federnteile im Zusammenhang stehen. Aber bei näherer Betrachtung steht dieser Annahme die Schwierigkeit im Wege, daß auch „bei den kompliziertesten Netz- und Bandmustern, z. B. an den Schwanzfedern vieler Fasanen, selbst die zarteren Teile des Maschenwerks oder Bindensystems vollkommen kontinuierlich über ganze Reihen

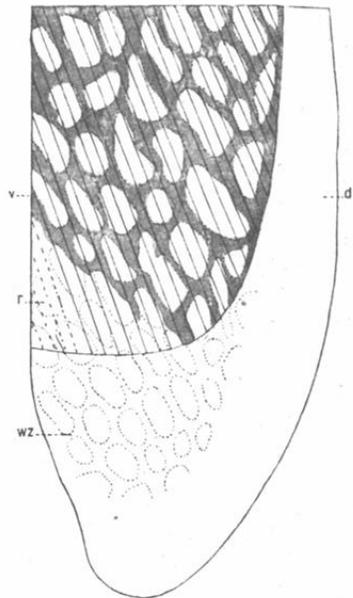


Fig. 147. Schematische Darstellung eines dorso-ventralen Längsschnittes durch einen Federkeim. Die Pulpa ist entfernt, die Ramusanlagen sind von innen sichtbar. *v* Ventral-, *d* Dorsal- oder Schaftseite, *r* jüngste Ramusanlagen. Frei nach einer Figur STRONGS; das eingetragene Zeichnungsmuster entspricht im ganzen dem der Steuerfedern des Goldfasans. Die Figur soll andeuten, daß das Muster schon in der noch nicht differenzierten Wachstumszone (*wz*) des Keims durch dessen Wachstumsrhythmus vorbereitet ist, aber erst während der Entwicklung der Rami (*r*) zur Ausführung kommt.

benachbarter Rami hinweglaufen (Fig. 147). Erinnert man sich dabei an die Beobachtung von DAVIES und STRONG, wonach die Rami zuerst mit ihren distalen Abschnitten (*r*) an der „Ventralseite“ (*v*) des zylindrischen Federkeims angelegt werden und erst allmählich mit der „dorsal“ gelegenen Anlage des Schaftes (*d*) und dadurch auch miteinander Zusammenhang gewinnen, so wird man ohne weiteres zu der Anschauung geführt, daß das über die fertige Feder als harmonisches System ausgebreitete Zeichnungsmuster schon vor der Differenzierung der einzelnen Federteile im Entwurf vorhanden sein muß. Ebenso wie beim Zebra die dem Zeichnungsmuster zugrunde liegenden teilungsrhythmischen Verhältnisse der Haut schon vor dem Auftreten der Haare und der Pigmentierung im wesentlichen festgelegt sein müssen, so spielt sich also auch beim Federkeim ein die Zeichnung bedingender Wachstumsrhythmus innerhalb der epithelialen Rinde ab, ehe die Herausbildung der Rami und Radii und das erste Auftreten des Zeichnungsmusters wahrzunehmen ist<sup>1)</sup>.

Ich bin also überzeugt, daß auch den komplizierten Band-, Netz- und Augenzeichnungen vieler Hühner, Drosseln u. a. ein Wachstumsrhythmus zugrunde liegt, welcher in der basalen Wachstumszone des zylindrischen Federkeims (Fig. 147, *wz*) schon vor der ersten Differenzierung der Ramus- und Radiusanlagen besteht, aber erst während oder nach der Zerlegung des Keims in seine einzelnen Teile (leistenförmige Ramusanlagen usw.) in der wechselnden Pigmentierung erkennbar wird.

Auch KRUMMEL<sup>2)</sup> ist, von ähnlichen Gesichtspunkten aus, zu der Anschauung gelangt, daß die Spaltung der Federnanlage in Rami und Radii erst zustande kommt, nachdem bereits das Bildungsgewebe der Federnfahne eine bestimmte Zeichnungsdifferenzierung angenommen hat.

Die oben aufgestellte Analogie zwischen der Zeichnung der einzelnen Vogelfeder und derjenigen eines ganzen Wirbeltierkörpers, beispielsweise eines Zebras, ist, wie sich schon bei einem äußerlichen Vergleich ergibt, eine sehr weitgehende: man kann nicht nur im allgemeinen die Haut eines Zebraembryos mit der epidermalen Rinde des Federkeimes und die abgezogene und ausgebreitete Haut des erwachsenen Tieres mit der nach Abstreifung der Federnscheide flächhaft entfalteten Feder in Parallele bringen, vielmehr finden fast sämtliche Einzelheiten im Farbenmuster der verschiedenen Zebraarten und -varietäten in den mannigfaltigen Zeichnungen einer Schneehuhn-, Fasan- oder Raubvogelfeder ein vollkommenes Gegenstück. So kann die Verbindung von Aalstrich und Querstreifung mit der

<sup>1)</sup> 1915, S. 272.

<sup>2)</sup> 1916, S. 72.

Federzeichnung junger Sperber (Fig. 148) und speziell das charakteristische Muster auf der Kruppe des Grévy- oder Somalizebras (S. 222, Fig. 140) mit abnormen Zeichnungen des schottischen Moorhuhns (Fig. 149) verglichen werden. Das Alternieren der beiderseitigen Quer-



Fig. 148. Federzeichnung junger Sperber.  
Nach BONHOTE.



Fig. 149. Abnorme Zeichnung des Moorhuhns.  
Nach WILSON.



Fig. 150. Flankenfeder des Moorhuhns.  
Nach WILSON.



Fig. 151. Vorderkopf einer Chapman-Zebrastute.

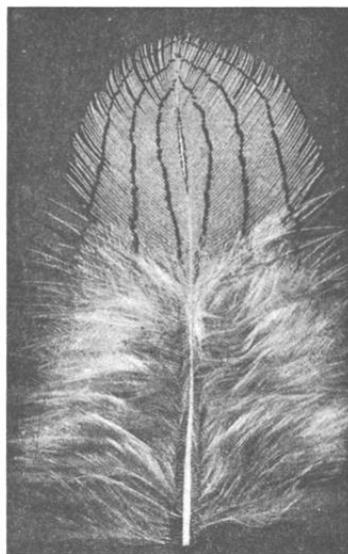


Fig. 152. Sattelfeder des Silberfasans. Nach KRUMMEL.

binden beim Grant-Zebra (S. 179, Fig. 108) kehrt bei asymmetrisch gebänderten Schwung- und Steuerfedern weiblicher Edelfasanen wieder, der Übergang der Querbinden aus der queren Richtung am Rumpfe in den geschwungenen Verlauf auf den Schenkeln findet bei manchen

Fasanenfedern (S. 226, Fig. 146 c) und bei den Flankenfedern des schottischen Moorhuhns (Fig. 150) Parallelen. Auch die Kopfzeichnung einzelner Individuen des Chapman-Zebras, bei welchen die Längslinien des Vorderkopfes nicht wie gewöhnlich (s. LANG, S. 220, Fig. 209) bis zur Schnauze parallel verlaufen, sondern vollkommen geschlossene Schleifen bilden (Fig. 151<sup>1)</sup>), besitzt ein Gegenstück in den zarten, den Schaft zweimal schneidenden Längslinien, wie sie auf den Sattelfedern des Silberfasans vorkommen (Fig. 152), und endlich können auch die rundlichen, reihenförmig angeordneten und in Längs- oder

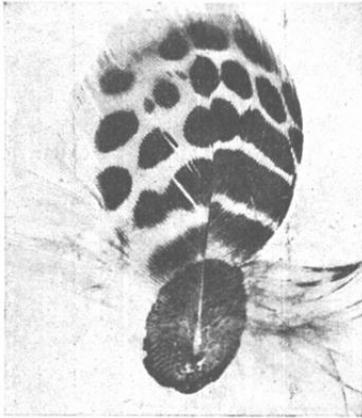


Fig. 153. Sattelfeder des Argusfasans.  
Nach KRUMMEL.

Querstreifen übergehenden Flecken auf der Kruppe mancher Zebras (S. 223, Fig. 142), sowie vieler Viverren und anderer Säuger den Sattelfedern des Argusfasans gegenübergestellt werden (Fig. 153).

Alle diese übereinstimmenden Anordnungsverhältnisse werden aber verständlich, wenn man den Federkeim in bezug auf das Wachstum der Epidermis für eine Art Miniaturbild des Gesamtkörpers ansieht, d. h. für beide zylindrische oder länglich-ellipsoidische Gebilde einen im wesentlichen übereinstimmenden Wachstumsrhythmus voraussetzt. In ähnlichem Sinne hat auch KRUMMEL die Feder ein Scheinindividuum genannt, dessen Zeichnung von denselben z. T. ideellen „Achsen“ und „Polen“ (Rücken- und Bauchlinie, Seitenlinie, Vorder- und Hinterpol, sekundäre Querachsen) beherrscht wird, wie der Gesamtkörper.

Freilich darf der Wachstumsrhythmus des Federkeims nicht als vollständig autonom betrachtet werden. Zunächst deuten nämlich verschiedene Vorkommnisse an, daß der Wachstumsrhythmus der Feder durch den Wachstumsrhythmus der Haut bedingt ist. So hat KRUMMEL darauf aufmerksam gemacht, daß bei manchen Hühnervögeln die auf der Grenze von Rücken- und Bauchseite gelegenen Federn z. T. die Zeichnung der Rückenfedern, z. T. die der Bauchfedern aufweisen, je nach der zufälligen Lage der Papille. So können beim gestreiften Fasanhuhn, *Gennaëus lineatus*, infolge schräger Lage der Papille, die obere Fahne und ein Teil der unteren die zarten Zickzacklinien der Rückenfedern, der Rest der unteren Fahne die gleich-

<sup>1)</sup> So bei einer Stute des Zoologischen Gartens in Halle, dagegen nicht bei zwei Hengsten.

mäßig schwarze Farbe der Bauchfedern zeigen (Fig. 154, Mitte) oder es können noch kompliziertere Muster entstehen. Es kommen so Kombinationen zustande, die ich mit den bekannten pflanzlichen „Sektorialchimären“ WINKLERS und BAURS<sup>1)</sup> vergleichen möchte und welche wohl kaum anders zu verstehen sind, als daß die einen Zellen der Papille von der Rückenhaut, die andern von der Bauchhaut einen bestimmten Wachstums- und Pigmentierungsimpuls übernehmen, der irgendwie mit dem verschiedenen Wachstumsrhythmus der betreffenden Hautpartien selbst zusammenhängen dürfte.

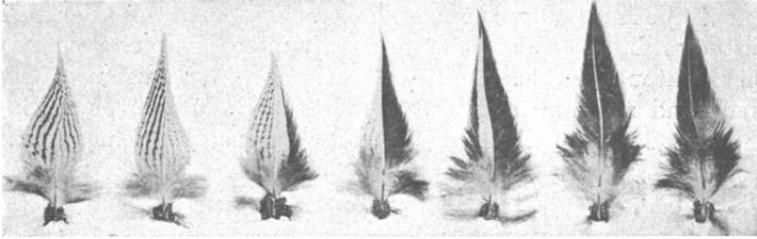


Fig. 154. Federn des Fasanhuhns von der Rücken-Bauch-Grenze. Nach KRUMMEL.

Auch die besondere, von W. MARSHALL<sup>2)</sup> hervorgehobene Übereinstimmung, welche die Zeichnung<sup>3)</sup> der Schwung- und Steuerfedern vieler Vögel aufweist, ist hier zu erwähnen. Die genetische Grundlage dieser Übereinstimmung hat schon MARSHALL darin gesehen, daß die Extremitäten der Wirbeltiere als abgegliederte Teile einer seitlichen Hautfalte anzusehen sind und daß sich diese Hautfalte bei einer Reihe von Reptilien und Säugern (Ptychozoon, Galeopithecus u. a.) auch auf den Schwanz erstreckt. Der im Zeichnungsmuster zum Ausdruck kommende gleichartige Wachstumsrhythmus der Schwung- und Steuerfedern könnte also mit einer „uralten“ Übereinstimmung zusammenhängen, welche die Wachstumsvorgänge der Epidermis an den beiden Stellen zeigen.

Zu dieser Beeinflussung des Wachstumsrhythmus des Federkeimes durch denjenigen der Epidermis können noch die vorhin erwähnten, epigenetisch wirksamen Faktoren, also Ernährungszustand, Alter, Geschlecht, bei Vögeln mit doppelter Mauser (z. B. beim Moorhuhn) auch eine innere Periodizität des Stoffwechsels hinzukommen, so daß, alles in allem, die Zeichnung der Federn als eine komplexverursachte Eigenschaft erscheint.

<sup>1)</sup> Vgl. BAUR, Vererbungsl., 2. Aufl., S. 180.

<sup>2)</sup> Der Bau der Vögel. Lpz. 1895, S. 237.

<sup>3)</sup> Auch die Formgestaltung ist bei beiden Federarten zuweilen die nämliche. So können die an Siegellacktropfen erinnernden Endplättchen an den Armschwingen des Seidenschwanzes (*Ampelis garrulus*) bei sehr alten Männchen auch an den Steuerfedern auftreten.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß auch die an ganz bestimmten Körperstellen auftretenden besonderen Federnformen (Schmuckfedern), z. B. die verlängerten mittleren Steuerfedern mancher Paradiesvögel, Kolibris, Fliegenschnäpper, die stark verlängerten oder fahnenförmig ausgebildeten neunten Handschwingen einiger Nachtschwalben (*Cosmetornis*, *Macrodipteryx*) u. a., heute wohl kaum mehr durch die Annahme erklärt werden können, daß im Sinne der Präformationslehre WEISMANN'S im Keim besondere Determinanten für einzelne Federn eingeschlossen sind. Vielmehr dürften sie, ebenso wie der früher (S. 77) erwähnte aquinkubitale Zustand vieler Vögel, vorzugsweise epigenetisch dadurch zustande kommen, daß zwei oder mehrere Wachstumsordnungen der Haut an bestimmten Körperstellen — einzelnen Punkten der Rückenmitte, des Armes — zusammenstoßen und interferierend zusammenwirken, wie dies z. B. für die oben (S. 231) erwähnten „Sektorialchimären“ des Fasanhuhns anzunehmen ist.

#### Literatur zu Kapitel 19.

- BONHOTE, J. L., On the Evol. of Pattern in Feathers. Proc. Z. S. L. 1906, 2.  
 GHIGI, A., Contrib. alla biol. etc. dei Phasianidae. Archivio Zool., 1, 1903.  
 HAECKER, V., Untersuchungen über die Zeichnung der Vogelfedern. Zool. Jahrb. (An.), 3, 1887.  
 KERSCHNER, L., Zur Zeichnung der Vogelfedern. Zeitschr. w. Zool., 44, 1886.  
 KRUMMEL, J. H., Onderzoekingen van veeren bij hoenderachtige vogels. Bijdr. tot de dierk., 20, Amsterd. 1916.  
 RIDDLE, O., The genesis of fault-bars etc. Biol. Bull., 14, 1908.  
 THOMAS, ROSE H., Exp. Pheasant-breeding. Proc. Z. S. L., 1912, 2.  
 WILSON, E. A., The Changes of Plumage in the Red Grouse etc. P. Z. S. L., 1910, 2.

## 20. Kapitel.

### Anomalien der Extremitäten und des Schwanzes.

Träger der Färbung und Zeichnung sind die Epidermis und Kutis und die unter Beteiligung beider Gewebe, besonders der Epidermis, entstehenden Hautgebilde. Es sollen nunmehr eine Anzahl von Merkmalen besprochen werden, die sich ebenfalls auf peripher gelagerte Körperteile beziehen, die jedoch in stärkerem Maße, als Haut, Haar- und Federkleid, durch die Entwicklung, das Zusammenwirken und die Abänderungen mesenchymatischer Gewebe beeinflußt werden. An erster Stelle seien einige Anomalien der Extremitäten genannt.

Die Polydaktylie oder Hyperdaktylie ist bei verschiedenen Hühnerrassen, namentlich bei den Dorkings, Houdans und Seiden-