

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut
der Universität Zürich.

Untersuchungen über die Entwicklung und Entstehung von Gefiederaberrationen.

Ein Beitrag zur Phänogenetik von Federform- und
Federstellungsanomalien bei domestizierten Vogelrassen.

Von
ELISABETH GOESSLER (Kilchberg-Zch.).

(Als Manuskript eingegangen am 7. April 1938.)

Bekanntlich hat seinerzeit DARWIN (1876, 1878) der Untersuchung der Variabilitätserscheinungen bei domestizierten Tieren und Pflanzen eine grosse Bedeutung für die Erforschung der allgemeinen Bedingungen und Ursachen der Entstehung der Arten zugemessen. Besonders eingehend berücksichtigte er die erstaunlich grosse Mannigfaltigkeit der Rassenbildungen bei einzelnen domestizierten Vogelarten, vor allem bei der Haustaube. Einer gründlichen Analyse sind jedoch merkwürdigerweise die einzelnen aberranten Merkmale dieser Rassen noch nicht unterzogen worden, so dass auch in bezug auf die weitgehenden Folgerungen, welche DARWIN aus ihnen gezogen hatte, etwelche berechtigte Zweifel bestehen bleiben konnten. Die nachfolgenden Untersuchungen bezweckten deshalb an Hand einer genauen phänogenetischen Analyse einer bestimmten Gruppe aberranter Merkmale, nämlich der Federanomalien, bei einigen domestizierten Vogelformen nachzuweisen, inwieweit DARWIN wenigstens für diese Fälle zu seinen Schlussfolgerungen berechtigt war.

Es können als solche auffälligen Rassenmerkmale des Gefieders Abweichungen in der Struktur und in der Anordnung der Federn, sogenannte Form- und Stellungsanomalien, unterschieden werden. Für die Formanomalie untersuchte ich die sog. «Lockung» der einzelnen Federn an der Lockentaube und Lockengans, für die Stellungsanomalien die Gefiederscheitelung und Wirbelbildung in den Federfluren der Perückentaube, der Chinesischen Mövchentaube und des Holländer Kanarienvogels.

Federformanomalien.

Die als «Lockentaube» bezeichnete Haustaubenrasse zeigt eine charakteristische Federstrukturabänderung, die namentlich an den Schulter- und Flügeldeckfedern und an den Lauffedern deutlich sichtbar wird. Diese Lockenfeder läuft apikal in eine verlängerte Spitze aus, welche sich zu einer Locke aufrollt, die entweder einfach nach aufwärts und rückwärts gebogen ist oder aber auch korkzieherartig gedreht sein kann. Dabei legen sich die beiden Fahnenhälften mit ihren Ventralseiten aneinander. Bei den übrigen Federn (Schwung-, Schwanz- und Kopffedern z. B.) kommt die Lockung infolge der besonderen Gestaltung der Federn nicht so deutlich zum Ausdruck, doch macht sich auch hier, wie bei der typischen Lockenfeder, eine konstante, totale Verlängerung der Feder bemerkbar, was durch vergleichende Längenmessungen an Lockentauben- und Feldtaubenfedern festgestellt werden konnte. Die als «Lockung» bezeichnete Formabänderung der Federn kann also als generelles aberrantes Merkmal sämtlicher Federn dieser Taubenrasse angesehen werden. Im einzelnen zeigte es sich, dass die Drehungsrichtung der Lockung für ein und denselben Federfollikel nicht spezifisch ist, wie durch Rumpfversuche festgestellt wurde, und somit nicht durch die Lage des Follikels und seine Beziehungen zur Körpermedianen bedingt sein kann.

Die erwähnte Verlängerung macht sich auch an den Lockenfederrami und -radii bemerkbar, und selbst die einzelnen Häkchen werden von ihr betroffen. Ausserdem sind die Abgangswinkel der Rami, welche diese spitzwärts mit dem Schaft einschliessen, bei der Lockenfeder spitzer als bei der normalen Feldtaubenfeder. Die gleiche Beobachtung machten auch LANDAUER und DUNN (1930) bei der «Lockenfeder» des Strupphuhnes. Eine weitere Eigentümlichkeit der Lockentaubenfeder ist das Auftreten einfach und sogar doppelt gegabelter Rami. Die Abänderungen betref-

fen aber nicht nur die Rami der Lockenfeder, sondern auch ihr Schaft ist anders gestaltet. Durch genaue Messungen wurde festgestellt, dass der Schaft der Lockentaubenfeder wesentlich dünner ist als der normale. An Totalpräparaten von Schaftstücken in Canadabalsam ist sichtbar, dass der Lockenfederschaft gegenüber dem normalen Federschaft strukturell verändert ist und zwar dadurch, dass seine Markhöhle viel stärker verhornt erscheint. Die Markhöhle ist normalerweise ein zusammenhängendes Band oder ein Schlauch luftgefüllter Zellen, das den Konturen des Schaftes ziemlich regelmässig folgt. Bei der Lockenfeder nun ist die Markhöhle im Spitzenteil von verhornten Inseln durchsetzt oder ganz und gar in einzelne Teile zerrissen, je näher der Spitze um so stärker, so dass die verhornten Teile den unverhornten Markteil quantitativ bedeutend überragen. Ausserdem sind die übrigbleibenden Markzellen ganz unregelmässig angeordnet, was auf mikroskopischen Querschnittpräparaten deutlich zu sehen ist. Auf diesen Präparaten ist auch zu sehen, dass die Form, der Umriss des Lockenfederschaftquerschnittes, von der normalen stark abweicht. Der Querschnitt des Lockenfederschaftes ist absolut kleiner und schmaler, wobei der Breitendurchmesser besonders im dorsalen Schaftteil relativ zum Höhendurchmesser viel stärker abgenommen hat, so dass es den Eindruck erweckt, als sei der Schaft an dieser Stelle gleichsam eingeschrumpft. Alle diese Befunde deuten auf eine stärkere Verhornung bei der Bildung der Lockenfedern hin. Auf diese ungleichmässige und ungleichseitige, im dorsalen Schaftteil besonders starke Verhornung lässt sich die Lockung der Lockentaubenfeder zurückführen. Da der Grad der Verhornung individuellen Schwankungen unterworfen ist, treten verschiedenartig und verschieden stark gekrümmte Federn auf.

Federn von F_1 -Tieren aus der Kreuzung Lockentaube und Feldtaube stehen in den oben erwähnten Eigenschaften intermediär zwischen Locken- und normalen Federn.

Eine weitere Folge der stärkeren Keratinisierung dürfte auch die Zusammenballung des Pigmentes in der Lockenfeder sein, welche auf den schon erwähnten Querschnittpräparaten gut zu sehen ist. Diese Zusammenballung des Pigmentes bewirkt, dass stark und sozusagen unpigmentierte Stellen hart aneinanderstossen, während sie in der normalen Feder allmählich ineinander übergehen.

Wenn wir dem Gange einer phänogenetischen Analyse entsprechend die Entstehung dieser aberranten Federstruktur ent-

wicklungsgeschichtlich schrittweise während der Ontogenese nach rückwärts verfolgen, dann lässt sich als erstes feststellen, dass die Lockenblutkiele wieder länger als die normalen sind und dazu noch etwas dünner. An Querschnitten wurde gefunden, dass die Federscheide und die Federbildungsschicht der Lockenblutkiele tatsächlich relativ dünner ist, was auf ein beschleunigtes Wachstum hinzuweisen scheint. Aus Rupfversuchen ging wirklich hervor, dass die übermässige Länge der Lockenfeder entweder durch beschleunigtes, intensiveres oder durch zeitlich verlängertes Wachstum zustande kommt.

An den Neoptilen von Lockentaubennestjungen tritt eine schwache Vermehrung der Strahlen, die ausserdem noch gegabelt sein können, auf, als Ausdruck dieser verstärkten Wachstumstendenz. Auf den allerersten Entwicklungsstufen, den eben sichtbar werdenden embryonalen Federpapillen der Lockenfeder, wurde gefunden, dass auch diese schon von allem Anfang an schmaler und länger sind als die normalen. Ihre Epidermis weist ein stärkeres Teilungsvermögen auf, kenntlich an der vermehrten Mehrschichtigkeit der Zellagen. Somit zeichnet sich schon die embryonale Lockenfederanlage durch eine stärkere Wachstumsintensität aus.

Die morphologische Analyse der Form und Entwicklung der Lockentaubenfeder weist somit als abweichende Erscheinung gegenüber der normalen Taubenfeder zunächst ein stärkeres und beschleunigtes Wachstum nach; ausserdem tritt auf späteren Entwicklungsstufen noch eine stärkere Verhornung hinzu.

Aus den experimentellen Kreuzungsversuchen, welche innerhalb der phänogenetischen Analyse die Anzahl der selbständigen und an der Ausbildung des aberranten Merkmals beteiligten Erbfaktoren festzustellen versuchten, ging hervor, dass die Lockung durch mindestens zwei Faktoren bedingt sein muss, indem in F_2 ganz verschieden stark gelockte Tiere auftraten. Das gleiche bewiesen auch die in den Kreuzungen erhaltenen Verhältniszahlen. Auch WEXELSEN war durch seine Untersuchungen zu dem Schluss gekommen, dass die Lockung der Lockentaubenfeder durch zwei Faktoren bedingt sein müsse.

Es stimmen also die Ergebnisse der morphologischen und genetischen Analyse darin miteinander überein, dass die Lockung der Taubenfeder durch das Zusammenwirken von mindestens zwei einander entsprechenden Faktoren zustandekommt.

Die sog. *Lockengans*, eine in den untern Donauländern lebende Varietät unserer gewöhnlichen Hausgans, weist typische, sehr lange und spiralig gedrehte Lockenfedern in der Schulter- und Oberarmflur, in der Rückenflur zwischen den Flügeln und im Seitenast der Unterflur auf. «Mitunter lässt sich auch eine Kräuselung von Oberkopf und Oberhalsfedern beobachten» (DUERIGEN, 1906, 414). Die Rücken- und Schwanzdeckfedern sind auch verlängert gegenüber den entsprechenden normalen Gansfedern und ihre Fahnenränder zeigen eine deutliche Wellung; aber spiralig gedreht, wie die typischen Lockenfedern, sind diese Federn nicht. Auch die übrigen Konturfedern scheinen über das normale Mass hinaus verlängert zu sein. Somit ist die Lockung der Lockengans auch wieder ein generelles, allerdings in den einzelnen Körperregionen verschieden stark ausgeprägtes Merkmal wie bei der Lockentaube.

Die typische Lockenfeder der Gans ist jedoch ausser durch ihre bedeutende Verlängerung und spiralige Drehung noch dadurch gekennzeichnet, dass der Schaft der Länge nach zerschlissen ist. Ferner sind ihre gewellten Fahnenränder bis weit gegen die Spitze hin mit einem durchwegs ungefähr gleich breit bleibenden Dunensaum eingefasst. Die «Lockung» erstreckt sich auf die ganze Feder und wird auch bei der Lockengans durch eine Anomalie des Schaftes hervorgerufen, die allerdings von jener der Lockentaube total verschieden ist. Der Schaft ist im mittleren und basalen Federteil kein einheitlicher stützender Strang mehr, sondern unterhalb der eigentlichen Federspitze, die strukturell noch normal zu sein pflegt, wird er glashell und markhöhlenleer, verbreitert sich und löst sich schliesslich in selbständige einzelne oder zu Büscheln vereinigte Rami auf, die sich von den Schaftwänden loslösen und ihrerseits manchmal eine magere mediale Fahne bilden können. Dadurch verliert die Fahne oder besser die beiden Fahnenhälften, welche nur noch durch die Spule zusammengehalten werden, ihren Halt und die beiden Hälften drehen sich spiralig auf. Diese Schaftabnormität kann ganz verschiedenartig auftreten, so dass keine Lockenfeder einer andern gleicht. Die Schaftabänderung der Lockengans scheint aber ebenfalls auf einer anormalen Verhornung zu beruhen, die ausserdem wieder, wie bei der Lockentaube, mit einer veränderten Wachstumsintensität korreliert sein dürfte, welche namentlich für die Ausbildung der verlängerten Dunensäume verantwortlich zu machen ist.

Somit lässt sich feststellen, dass beide Arten von Lockenfedern, sowohl diejenige der Lockentaube, wie auch die der Lockengans, auf ähnliche Weise zustande kommen; beide sind auf abgeänderte Wachstums- und Verhornungsvorgänge zurückzuführen, welche sich bei der Lockentaubenfeder hauptsächlich in der Spitze bemerkbar machen, bei der Lockengansfeder dagegen mehr im hinter der Spitze gelegenen Federteil. Es scheint, dass es sich bei der Bildung der Lockentaubenfeder entweder um eine zu früh einsetzende Verhornung handelt, so dass die Federbildungszellen in einem noch nicht ganz ausdifferenzierten Zustande bereits verhornen, oder aber, dass die Wachstumsintensität des Federfollikels derart gesteigert ist, dass die Zellen dadurch zu früh in die zeitlich normal einsetzende Verhornungsphase gelangen, was natürlich auch wieder ihre Verhornung in einem unfertigen Zustande bedingen muss. In beiden Fällen bewirkt die anormale Verhornung namentlich im Schafte Spannungen, welche die Lockung der Feder hervorrufen.

Bei der Lockengans muss angenommen werden, dass die anormalen Entwicklungszustände erst hinter der Spitze wirksam werden. Durch die veränderten Wachstums- und Verhornungsverhältnisse wird die Differenzierung der Federbildungszellen in diesem Falle derart beeinflusst, dass nur Fahnen- und Dunenstruktur gebildet wird, die Schaftstruktur jedoch wenigstens grösstenteils ausfällt.

Federstellungsanomalien.

Wie schon eingangs erwähnt, wurden für die Federstellungsanomalien die Perückentaube, die Chinesische Mävchentaube und der Holländer Kanarienvogel untersucht.

Das charakteristische Merkmal der Perückentaube ist die «Perücke», eine den Kopf umgebende Halskrause von aufrechtstehenden Federn. Die für die Chinesische Mävchentaube typische Gefiederaberration ist die Brustkrause, bestehend aus dem «Kissen» und dem «Kragen», deren Federn invertiert stehen, d. h. craniad gerichtet sind. Ausserdem besitzt diese kleine zierliche Taubenrasse noch je ein Büschel luftig abstehender Federn, den «Stoss», in der Unterflur innerhalb der Ansatzstelle des Beines. Der Holländische Kanarienvogel besitzt zunächst eine gescheitelte Rückenflur, sodass die Federn derselben

seitwärts lose über die Flügel fallen, und dann noch eine Scheitelung innerhalb der beiden Aeste der Unterflur, deren Federn so stehen, dass sich die Spitzen der Federn, die der medianen Flurenhälfte angehören, über der Carina des Brustbeins krausenförmig berühren, während die Federn der seitlichen Unterflurenhälften sich entgegengesetzt nach aussen über den unteren Flügelrand legen.

Die so ganz verschiedenartig und an verschiedenen Stellen auftretenden Federstellungsanomalien dieser drei Hausvogelrassen lassen sich alle auf Wirbel- und Scheitelbildungen in den Federfluren zurückführen, die, wie aus der näheren Untersuchung ihrer morphologischen Besonderheiten hervorging, durch eine gestörte Wachstumskorrelation zwischen der Haut als Trägerin der Federfluren und ihrer Unterlage (Skelett- und Muskelsystem) sich erklären lassen. Es konnte bei allen drei Rassen eine Veränderung der Längen- oder Breitenentwicklung verschiedener Skeletteile unter den betreffenden gestörten Gefiederregionen nachgewiesen werden. Bei der Perückentaube und dem Holländer Kanarienvogel macht sich speziell eine Verlängerung der Halswirbelsäule geltend, bei der Perückentaube ausserdem noch eine Verlängerung der Coracoidea, eine Verengerung des Furcula-Öffnungswinkels und eine Anschwellung des Musculus complexus, der an den Occipitalia ansetzt. Beim Holländer Kanarienvogel ist noch die Crista Sterni höher als normal. Im Gegensatz dazu weist die Chinesische Mövchentaube eine Verkürzung der Coracoidea und eine Erweiterung des Furcula-Öffnungswinkels auf, was eine Verbreiterung dieser Region bewirkt; dazu kommt noch eine Verbreiterung des Sternum und Sacrum. Diese Skelettabweichungen und die mit ihnen korrelierten Muskelmassenveränderungen lassen sich ausserordentlich gut in Übereinstimmung bringen mit den darüber liegenden Wirbel- und Scheitelbildungen in den Federfluren, so dass sich die oben schon angedeutete Beziehung zwischen ihnen von selbst ergibt. In der Tat treten sie embryonal schon recht frühzeitig auf, so dass die Einwirkungsmöglichkeit auf den Hautüberzug gegeben ist. Möglicherweise wird das Hautsystem aber nicht direkt von dem veränderten Wachstumsimpuls der Unterlage berührt, sondern es entstehen aus der Diskrepanz lediglich Spannungen und Dehnungen in der Haut, welche die Wirbel- und Scheitelbildungen bedingen. Dafür sprechen speziell die Befunde am Holländer Kanarienvogel-Embryo, wo gespannte Hautzüge beobachtet werden konnten.

Betreffen, was sich allgemein feststellen lässt, die Skelettveränderungen mehr die dorsale Körperseite, dann befinden sich die Federstellungsaberrationen auch dort; wirken sie sich dagegen mehr auf die Brustregion aus, liegen die Wirbel- und Scheitelbildungen auch in den betreffenden darüberliegenden Pterylen.

An den Federn selbst der untersuchten Rassen konnte ebenfalls eine Veränderung festgestellt werden. Bei der Perückentaube und beim Holländer Kanarienvogel sind alle Konturfedern verlängert, beim Chinesischen Mövchen verkürzt; es handelt sich hier offenbar wieder, wie bei der Lockentaube, um generelle Rassenmerkmale, die, da sie bald Verlängerungen, bald Verkürzungen betreffen, unabhängig von den erwähnten Wirbel- und Scheitelbildungen auftreten, wenn sie auch in den gestörten Zonen besonders stark zum Ausdruck kommen.

Die Erbanalyse dieser drei Rassen hat gezeigt, dass die Federstellungsaberrationen durch mindestens zwei Erbfaktoren, bei der Perückentaube ziemlich sicher durch drei Erbfaktoren, bedingt sind, wovon letzteres auch durch andere Autoren, z. B. CHRISTIE und WRIEDT (1927) schon bestätigt worden ist.

Die Ausbildung beider untersuchten Gefiederabänderungen, sowohl der Federform- als auch der Federstellungsaberrationen, wird also durch mindestens zwei, wenn nicht noch durch mehr Erbfaktoren bedingt, was insofern mit den morphologischen Ergebnissen gut übereinstimmt, als auch durch diese die Wirksamkeit mehrerer Bildungsfaktoren nahegelegt wurde. Vielleicht fällt die morphogenetische Wirkung der beiden Erbfaktoren, welche die «Lockung» bedingen, mit den beiden entwicklungsphysiologischen Faktoren, welche nachgewiesen werden konnten, nämlich mit der intensiveren Wachstumstendenz der Federbildungszellen und der stärkeren Verhornung zusammen. Gleichermassen muss für die «Scheitelbildung» die Wirksamkeit mehrerer, von den verschiedenen Erbfaktoren gesteuerten Bildungsfaktoren verantwortlich gemacht werden, welche das veränderte Wachstum von Skelett- und Muskelgewebe und die gestörten Beziehungen zwischen der Haut und ihrer Unterlage auslösen.

Wichtig ist endlich die Feststellung, dass solche Federform- und Federstellungsaberrationen, wie wir sie hier bei domestizierten Vogelrassen näher analysiert haben, sich auch bei Wildvögeln sehr häufig verbreitet vorfinden. (Vergl. GOESSLER, 1937.) Auch bei ihnen ist ersichtlich, dass die Formaberrationen wieder auf intensiveres Wachstum und veränderte Verhornungstendenz der einzel-

nen Federfollikel zurückgeführt werden können; bei den Stellungsaberrationen sind es ebenfalls durch veränderte Dimensionen umgestaltete Körperregionen (z. B. Schädel, Schnabel etc.), welche in den mit ihnen verbundenen oder angrenzenden Federfluren Wirbel- und Scheitelbildungen hervorrufen.

Die hier durchgeführte phänogenetische Analyse einiger Federform- und Federstellungsanomalien als Rassenmerkmale von domestizierten Vogelarten hat somit wirklich zu Befunden geführt, die sich mit jenen aus der Beobachtung der Merkmale wildlebender Vogelarten decken. Da eine solche Analyse bei Hausvogelarten viel eingehender und genauer durchgeführt werden kann, geht aus vorliegenden Untersuchungen deutlich hervor, welche grosse Bedeutung im Sinne DARWIN'S dem Studium der Rassenmerkmale der domestizierten Tiere für das Verständnis der Entstehung der Artmerkmale bei wildlebenden Tieren zukommt¹⁾.

Diese Arbeit ist eine Zusammenfassung meiner Dissertation, welche ich unter Leitung von Herrn Priv.-Doz. Dr. HANS STEINER durchgeführt habe; dieselbe erschien ausführlich im Archiv der Julius Klaus-Stiftung f. Vererbungsf., Sozialanthrop. u. Rassenhyg. 1938, Bd. 13. Für alle Anregungen und Ratschläge danke ich Herrn Dr. STEINER nochmals herzlich.

Zitierte Literatur.

- 1927 CHRISTIE, W. u. WRIEDT, CH.: Charaktere bei der Pertückettaube, dem Kalottentümmler und dem Brünner Kröpfer. Zeitschr. f. induct. Abst.- u. Vererbgs.-Lehre. XLV.
- 1876 DARWIN, CH.: Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Gesammelte Werke, II. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. Stuttgart.
- 1878 — Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Ibid. III. u. IV.
- 1906 DUERIGEN, B.: Geflügelzucht. 2. Aufl. Berlin.
- 1937 GOESSLER, E.: Wirbelbildungen in den Federfluren der Vögel. Revue Suisse Zool. XLIV.
- 1930 LANDAUER, W. u. DUNN, L. C.: The "frizzle" character of fowls. Journ. Heredity. XXI.
- 1936 WEXELSEN, H.: The frillback pigeon. Journ. Heredity XXVII.

¹⁾ Nach Abschluss vorliegender Untersuchung erschien eine Arbeit von J. W. HARMS: Untersuchungen über Haustaubenrassen, Jenaische Zeitschr. Naturw. LXXII, 1938, auf die hier noch aufmerksam gemacht sei, da sie sich z. T. mit den gleichen Problemen einer genaueren genetischen Analyse der Haustaubenrassen beschäftigt.