

mit langem Hals und hohen, in sehr lange Zehen auslaufenden Beinen, dabei verhältnismäßig kleinem Körper, etwas spitzigem Gänseschnabel und von weißer Farbe (welche Barlow deutlicher zur Anschauung gebracht hat als Collaert). Bei seiner Rückkehr nach Europa hat Leguat in Collaerts *Avis indica* seinen Géant wiedererkannt und den Collaertschen Stich daher für seine Reisebeschreibung verwertet.

In welche Verwandtschaftsgruppe *Leguatia* zu stellen sei, ist ein Problem, zu dem sich Schlegel (l. c.) und Oudemans (l. c.) mit gleicher Ausführlichkeit geäußert haben. Ich glaube Oudemans — auf dessen sorgfältige Monographie dieses Tieres nachdrücklich verwiesen sei — zustimmen zu müssen, wenn er die Rallidennatur des Vogels stark in Zweifel zieht; ob aber sein rechter Platz bei den Limicolen ist (wie Oudemans will), das zu entscheiden reichen die graphischen Ueberlieferungen allein wohl nicht aus. Vielleicht wird uns dereinst ein Knochenfund weiter bringen, wie solche ja auch erforderlich waren, um in der Dronte mit Gewißheit eine Taube erkennen zu können.

Dafs diese Zeilen durch Beigabe einer Tafel erläutert werden konnten, ist der Munifizienz Seiner Majestät des Königs Ferdinand zu danken. Durch wertvolle Hinweise auf die Literatur haben meine Arbeit wesentlich gefördert die Herren Dr. E. Hartert (Tring), Dr. E. Klein (Sophia) und Dr. A. C. Oudemans (Arnhem).

Erklärung der Tafel 6.

Leguatia gigantea Schlegel in Gesellschaft von Kormoranen und (im Hintergrund) eines Fischreiher; unter dem Himmel zwei Seeschwalben. — Etwas verkleinerte photographische Wiedergabe eines Stiches von Wenzel Hollar (Parthey No. 2136) in „*Diversae Avium Species*“ (1658), nach dem Exemplar des Kupferstichkabinettes zu Berlin.

Ueber die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern.

Von Dr. K. Görnitz.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle a. S.)¹⁾

Hierzu Tafel 7.

Einleitung.

Den ersten umfassenden Versuch, die Abänderungen, welche die einzelnen Vogelarten in den verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes erleiden, unter allgemeine Gesichtspunkte zu-

¹⁾ Gekürzte Wiedergabe einer im Jahre 1921 bei der Philosophischen Fakultät der Universität Halle eingereichten Dissertationschrift.

sammenzufassen und mit den klimatischen Verhältnissen in Verbindung zu bringen, unternahm C. L. Gloger in seinem Buche „Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas“ (Breslau 1833). Es liegt an der damals noch sehr unvollkommenen Kenntnis sowohl von der geographischen Rassebildung der Vögel als auch von der Natur der Federfarben, daß die Ausführungen Glogers, die zunächst unter seinen Zeitgenossen viel Anklang fanden, unsern heutigen Anforderungen nicht mehr genügen. Aber auch die späteren Autoren, die sich mit dem Problem befaßten, in erster Linie J. A. Allen (1, 2), behandelten bei ihrer Einteilung der Federfarben in der Hauptsache nur den Färbungseindruck, ohne die chemischen und morphologischen Grundlagen der Färbung zu studieren. Erst in neuester Zeit griff Haecker (9, 10) die Frage von der pigmentphysiologischen Seite an, und er vermutete, daß unter dem Einfluss des nordischen Klimas die gelben Lipochrome der Federn, Beine und Augen rascher zurückgebildet würden als die roten Lipochrome, echten Melanine und Melanoproteine. Durch den Faktor Trockenheit sollen die Melanine stärker beeinflusst werden als die Melanoproteine, während anderseits die Kälte die Melanoproteine früher zum Verschwinden bringt.

Von Interesse sind weiter die experimentellen Ergebnisse von Beebe (4), dem es gelang, bei Käfigvögeln (*Hylocichla mustelina* [Gm.], *Zonotrichia albicollis* [Gm.] und *Scardafella inca* [Less.]) durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit auf ca. 81% schon im Verlauf weniger Mauserperioden eine beträchtliche Steigerung der Pigmentierung zu erzielen, welche z. T. derjenigen natürlicher Rassen in feuchten Gebieten entsprach. Bisher sind jedoch m. W. in den Zoologischen Gärten derartige Umfärbungen an eingeführten Exemplaren fremder Rassen nicht wieder beobachtet worden. So weist Meinertzhagen¹⁾ darauf hin, daß Exemplare von *Galerida cristata nigricans*, *maculata* und *brachyura* im Zoologischen Garten von Gizeh, also im Wohngebiet von *G. c. maculata*, trotz mehrfacher Mauser ihren Färbungscharakter beibehielten. Jedenfalls ist mit Sicherheit anzunehmen, daß weitaus die meisten geographischen Rassen der Vögel nicht bloße Modifikationen sind, sondern daß ihre Merkmale ebenso wie diejenigen der Menschenrassen genotypisch bedingt sind; einen exakten Beweis kann aber hier nur von Fall zu Fall das Experiment liefern.

Wenn ich nun im folgenden die Frage untersuche, ob sich etwa Gesetzmäßigkeiten finden lassen zwischen bestimmten klimatischen Faktoren und der Bevorzugung oder Unterdrückung gewisser Federpigmente, so handelt es sich in der Hauptsache darum, zwei Gebiete mit einander in Beziehung zu setzen: einmal unsere Kenntnisse über die Grundlagen der Federfärbung und zweitens die Forschungsergebnisse über die geographische Variation der Vögel.

¹⁾ Ibis 1921, S. 642.

Die ersten exakten Untersuchungen über die Farben der Vogelfedern verdanken wir *Bogdanow* (5.). Er erkannte die physikalische Natur der blauen Farbe, und es gelang ihm, das Pigment schwarzer Federn (Zooxanthin) durch Laugen, das der intensiv gelben (Zooxanthin) und roten (Zoonerythrin) dagegen durch siedenden Alkohol und Aether zu extrahieren. Eine eingehende Bearbeitung erfuhren die Federpigmente 1882 durch *Krukenberg* (19, 20), der die narkotikalöslichen gelben und roten Pigmente der Gruppe der Lipochrome unterordnete und auf Grund ihres spektroskopischen Verhaltens klassifizierte, der ferner eine Anzahl seltenerer, auf einzelne Vogelgruppen beschränkter Federpigmente (Turacin, Turacoverdin, Zoorubin etc.) eingehend untersuchte. Die Untersuchungen von *Haecker* (8), *Haecker und Meyer* (11) und *Kniesche* (18) brachten weitere Klarheit über die Entstehung der blauen Federfarbe durch Wirkung eines trüben Mediums, das durch zahllose die Kästchenzellen der Rami durchsetzende Kanälchen hervorgerufen wird. Verhältnismäßig am wenigstens sind wir über die Natur der Federmelanine unterrichtet. Erst in neuerer Zeit fanden *Spöttel* (25) in den Federn von *Columba livia*, *Lloyd Jones* (14) außerdem in denen domestizierter Taubenrassen, und *Ladebeck* (21) in den Federn der Hühner Melaninkörner von verschiedenen Löslichkeitsgraden, ohne daß sich die Resultate dieser Autoren in allen Einzelheiten deckten.

Die systematische Erforschung der geographischen Variation — insbesondere derjenigen palaearktischen Vogelarten — hat in den letzten Jahrzehnten so bedeutende Fortschritte gemacht, daß wir jetzt über die geographischen Rassen der weitaus meisten palaearktischen Arten gut unterrichtet sind. In erster Linie wirkte die besonders von *Kleinschmidt* (neben *v. Tschusi* zu *Schmidhoffen*, *v. Erlanger*, *Hartert* u. a.) begründete und ausgebaute *Formenkreislehre* bahnbrechend für die Arbeiten auf ornithologisch-zoogeographischem Gebiete. Ich gebe hier die treffende Definition des Formenkreisbegriffes, die *v. Jordans* (15 S. 32—33) gibt:

„Solche 'Arten', die bei großer morphologischer Aehnlichkeit sich geographisch ausschließen, d. h. deren Verbreitungsgebiete aneinandergrenzen, sind als Formen (Subspezies) anzusehen, sie gehören demselben „Formenkreis“ an. Individuen, die auf demselben Gebiete leben, sind entweder identisch, d. h. sie bilden eine Form (nur dem Geschlechte, Alter, individueller Variation etc. nach verschieden), oder sie gehören verschiedenen Formenkreisen an. Die Formen eines Formenkreises sind unter einander näher verwandt als mit den Formen eines anderen; der Formenkreis bildet einen natürlichen Verwandtschaftsring, während die Formenkreise getrennt entstanden sein und sich parallel haben entwickeln können“.

Während also das Kriterium für die Zugehörigkeit eines Individuenkomplexes zu einer Spezies der Grad der Ähnlichkeit ist, ist für die Zugehörigkeit zu einem Formenkreis in erster Linie die geographische Verbreitung maßgebend. Uebergänge zwischen verschiedenen Formen eines Formenkreises sind häufig; Uebergänge zwischen zwei verschiedenen Formenkreisen sind bisher nicht gefunden.

Der Begriff des Formenkreises liegt auch der Bearbeitung zu Grunde, die in Harterts grundlegendem Werke „Die Vögel der palaearktischen Fauna“ die geographische Variation der palaearktischen Vögel erfahren hat.

Methode und Material.

Die angewandte Untersuchungsmethode ergibt sich von selbst: Die Färbungscharaktere eines Formenkreises sind auf die ihnen zu Grunde liegenden Pigmentarten zu prüfen, und es ist festzustellen, welche qualitativen und quantitativen Unterschiede in der Pigmentierung die Verschiedenheiten von Farbenrassen aus bestimmten, klimatologisch besonders charakterisierten Gebieten bedingen. Die so bei verschiedenen Formenkreisen erhaltenen Resultate sind mit einander in Beziehung zu setzen, und es ist zu prüfen, ob bestimmten klimatischen Typen bestimmte Pigmentierungstypen entsprechen.

Die Feststellung der Pigmentarten läßt sich in den meisten Fällen schon makroskopisch mit Sicherheit durchführen. Im Zweifelsfalle gibt die mikroskopische Untersuchung der Feder und Löslichkeitsuntersuchung ihrer Pigmente sichere Auskunft. Für die mikroskopische Untersuchung genügte es, wenn einzelne Rami der nötigenfalls vorher mit Aether gewaschenen Feder in Canadabalsam eingelegt wurden. Zur eingehenden mikroskopischen Untersuchung eignen sich natürlich nur melaninpigmentierte Federn, da nur dieses Pigment in Körnchenform auftritt, während die diffus verteilten Lipochrome auch bei stärkster Vergrößerung keine Einzelheiten erkennen lassen. Die Lösungsmethoden sollen im Hauptteil ausführlicher behandelt werden; da nämlich die Ergebnisse der von Spöttel bei Tauben und Ladebeck bei Hühnern angestellten Untersuchungen über die Löslichkeit der Federmelanine nicht in allen Punkten übereinstimmen, sah ich mich genötigt, selbst umfangreichere Löslichkeitsuntersuchungen auszuführen, um eine für alle Vogelgruppen gültige Einteilung der Melanine vornehmen zu können.

Da die Möglichkeit besteht, daß bei ausgesprochenen Zugvögeln auch das Klima der Winterherberge einen Einfluß auf die Gefiederfärbung ausüben kann, wurden zunächst nur Standvögel im weitesten Sinne des Wortes zur Untersuchung herangezogen, d. h. solche Arten, deren Ueberwinterungsgebiet keine dem

Winterklima des Brutgebietes gerade entgegengesetzten klimatischen Eigenschaften aufweist.

Material stand mir zur Verfügung aus der Sammlung des Zoologischen Instituts der Universität Halle, der Sammlung des Herrn Pastor Kleinschmidt, Dederstedt, den Lagerbeständen des Naturwissenschaftlichen Lehrmittelinstituts W. Schlüter, Halle, und aus meiner eigenen Sammlung.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Haecker meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und ihre weitere Förderung. Herrn Prof. Dr. Brüel und Herrn Privatdozent Dr. Alverdes schulde ich Dank für vielerlei Ratschläge und Weisungen bezüglich meiner Arbeit. Den Herren der Firma W. Schlüter, insbesondere Herrn Dr. Baath, danke ich für die Erlaubnis zur Durchsicht des Balmaterials der Firma und die Ueberlassung von Federn zur Pigmentuntersuchung. Schliesslich danke ich meinem hochverehrten Lehrer in der Ornithologie, Herrn Pastor Kleinschmidt, herzlichst für stete Hilfsbereitschaft, die Erlaubnis zur Benutzung seines reichen Sammlungsmaterials und die Ueberlassung wertvollen Untersuchungsmaterials, ohne welches mir die Fertigstellung der Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

I. Die Melanine.

a) Untersuchungen über die Löslichkeit.

Gortner (7) fand in schwarzer Schafwolle ein Melanin, das in verdünnter Natronlauge leicht löslich war, keine Aschenbestandteile und kein Eisen enthielt und das er Melanoprotein nannte. Dagegen konnte er feststellen, dass die Melanine schwarzer Kaninchenhaare und schwarzer Federn in 0,2% iger Natronlauge unlöslich blieben und dass sie 2—3% Aschenbestandteile, hauptsächlich Eisenoxyd, enthielten. Spöttel (25) stellte in den Federn von *Columba livia* zwei Reihen von Pigmentkörnern fest. Die der ersten Reihe zeigten kontinuierliche Uebergänge von Chromgelb, Chrysodinfarben, Rostbraun bis Dunkelrostbraun und gingen schon in 2% iger Kalilauge in Lösung; sie waren ferner löslich in kochender Schwefel- und Salpetersäure. Alle übrigen Körner, speziell die primulingelben, schmutzig-gelbbraunen, schokoladenfarbigen bis schwärzlichen Pigmente, wurden erst durch kochende Alkalilösung von 35% teilweise gelöst und erwiesen sich als unlöslich in kochender konzentrierter Schwefel- und Salpetersäure. Spöttel sprach die Vermutung aus, dass die Körner der ersten Reihe mit den Gortnerschen Melanoproteinen, die der zweiten Reihe mit den Gortnerschen echten Melaninen identisch seien. Haecker (9, Kapitel 8 u. 10) wandte dann den Ausdruck „Melanoproteine“ allgemein auf die braunen Feder-

melanine an und stützte sich dabei auf unveröffentlichte Untersuchungen von Paul, der beide Farbstofftypen bei zahlreichen Gruppen der Braunvögel (Pinguine, Taucher, Storchvögel, Tagraubvögel, Rallen u. a.) neben einander vorfand. Auch Ladebeck (21) fand bei den Melaninen der Hühnerrassen Unterschiede in der Alkalilöslichkeit, ohne aber eine so scharfe Trennung zweier Reihen durchführen zu können wie Spöttel. Die Gortnersche Scheidung in echte Melanine und Melanoproteine ist für die Pigmente der Hühnerrassen nicht möglich. Es ergab sich nur, daß die gelben, gelbroten und rotbraunen Pigmente in verdünnten Laugen von 2%iger und geringerer Konzentration leichter löslich sind als die braunen, dunkelbraunen und schwarzen. Insbesondere konnte Ladebeck feststellen, daß zur Lösung der braunen Pigmente schon ein ganz geringer Konzentrationsgrad der Laugen genügt: diese Melanine gingen schon bei 24stündiger Einwirkung von kalter, 0,2%iger Kalilauge in Lösung.

Bei der Ausdehnung der Löslichkeitsuntersuchungen auf die Melanine der verschiedensten Vogelgruppen benutzte ich zunächst die von Spöttel angewandten Konzentrationen der Alkalien: 2%ige und 35%ige Natronlauge. Dabei liefs sich feststellen, daß bei allen untersuchten Federn die Hauptmasse der Melanine aus tiefschwarzen und grauen Federstellen durch Aufkochen mit 2%iger Natronlauge nicht gelöst wurde. Doch gingen selbst bei tiefschwarzen Federn (z. B. *Rhamphastos discolorus*) stets geringe Mengen des Pigments in Lösung, sodafs die Flüssigkeit immer schwach bräunlich gefärbt wurde. Aber erst wenn schwarze Federn bis zum Zerfall mit 35%iger Natronlauge gekocht wurden, löste sich alles Pigment. Alle anderen Farbgruppen der Melanine (dunkelrotbraun, rostrot, rostgelb mit ihren verschiedenen Abstufungen) gingen schon durch kurzes Aufkochen der Feder mit 2%iger Natronlauge oder Uebergießen der Feder mit siedender 2%iger Natronlauge vollständig in Lösung. Fällt man die Pigmente wieder durch Neutralisieren mit Säure aus ihren Lösungen aus, so werden die ausgefallten Pigmente der schwarzen Federn wiederum nur von 35%iger kochender Natronlauge, die der braunen etc. schon von 2%iger Lösung völlig gelöst, ein Beweis dafür, daß die Keratinsubstanz für die Verschiedenheit der Löslichkeit nicht verantwortlich zu machen ist.

Danach könnte es scheinen, als ob man zwischen den Farbstoffen der schwarzen und silbergrauen Federn einerseits, als den echten Melaninen Gortners, und den übrigen Melaninpigmenten andererseits, als den Melanoproteinen Gortners einen scharfen Unterschied machen könnte. Nun zeigten aber schon bei Behandlung mit 2%iger Natronlauge die leichtlöslichen Pigmente untereinander eine verschiedene Löslichkeit, indem die Pigmente der lebhaft rotbraunen und rostroten Federn leichter in Lösung gingen, als die der gelbroten und lehmgelben. Dazu

kommt die oben erwähnte Tatsache, daß Spuren der schwarzen Melanine schon von 2% iger Natronlauge gelöst werden.¹⁾

Um diese Unterschiede in der Löslichkeit exakter feststellen zu können, stellte ich eine Anzahl einfarbiger Federn nach der Helligkeit der Farben geordnet zu folgender Reihe zusammen:

- I. tiefschwarz: *Pyrrhocorax graculus* ♂, Rücken.
- II. etwas matter schwarz: *Tadorna tadorna* ♂, Rücken.
- III. tief bräunlich schwarz: *Aquila clanga* ♀, Rücken.
- IV. lebhaft rotbraun: *Ardea purpurea*, Halsseiten.
- V. heller rostrot: *Philomachus pugnax* ♂, Brust.
- VI. gelblich rot: *Tadorna tadorna* ♂, Brust.

Unter dem Mikroskop zeigten die in den Federn enthaltenen Pigmentkörner folgende Form und Farbe:

- I. Stäbchenförmig schwarzbraun.
- II. wie I, nur in geringer Anzahl in den Radii.
- III. kurz stäbchenförmig graubraun.
- IV. rund, rotbraun.
- V. rund, rotgelb.
- VI. unregelmäßig rundlich, gelbbraunlich.

Durch Aufkochen mit 2% iger Natronlauge blieb bei I—III der weitaus größte Teil des Pigments ungelöst; die Flüssigkeit färbte sich schwach braun. Bei IV—VI ging sämtliches Pigment in Lösung.

Nun wurden andere Federn derselben Reihe in Reagenzgläsern mit je 10 ccm kalter 2% iger Natronlauge übergossen.

Die Flüssigkeit in Nr. IV ist bereits nach 15 Minuten deutlich braungelb; III ist ganz schwach getrübt.

Nach 24 Stunden ist die Flüssigkeit in I, II und VI unverändert, IV lebhaft gelbbraun, III leicht bräunlich, V ganz schwach gelblich.

Nach einmaligem kurzen Aufkochen sind die bisher ungefärbten Flüssigkeiten ganz schwach gelblich; bei den übrigen sind die Unterschiede in verstärktem Maße zutage getreten.

30 Stunden nach Ansetzen des Versuches ist I = II, V merklich dunkler als II, VI nur eine Spur heller als V.

Nach Zusatz von je 1 ccm 35% iger Natronlauge und Aufkochen ist II ungefähr wie vorher III, I eine Spur dunkler als II, IV kaum verändert, III eine Kleinigkeit dunkler als IV, V eine Spur heller als II, VI eine Spur heller als V.

Die Federn V und VI sind völlig entfärbt, IV fast vollständig; I—III enthalten noch reichlich ungelöstes Pigment.

¹⁾ Daß dies von Beimengen gelblicher oder rostroter Melanine herrühren könne, erscheint mir ausgeschlossen, da ich in schwarzen Federn mikroskopisch nur schwarze oder schwarzbranne Melanine feststellen konnte.

Vorstehender Versuch zeigt zunächst, daß die Löslichkeit nicht mit der Farbenabstufung parallel geht, sondern daß die dunkelsten und hellsten Farbstufen — schwarz und gelbrot — später in Lösung gehen als die dazwischenstehenden schwarzbraunen und rotbraunen Töne. Trotzdem besteht noch ein großer Unterschied in der Löslichkeit der Melanine zwischen den schwarzen Federn und der rotgelben Feder; denn bei Abbruch des Versuches war letztere völlig pigmentfrei, während erstere noch ungelöstes Pigment enthielten.

Ferner sehen wir, daß schwarze Melanine bei genügend langer Einwirkungsdauer auch schon durch schwach konzentrierte Laugen (0,2%) in geringem Maße gelöst werden können, d. h.: Die Löslichkeit dieser Pigmente ist außer von der Konzentration des Lösungsmittels auch abhängig von seiner Einwirkungsdauer.

Eine strenge Scheidung zwischen zwei scharf getrennten Gruppen, nämlich den Gortner'schen „echten Melaninen“ und den „Melanoproteinen“, erscheint mir nach diesem Versuch nicht durchführbar; sie wird vorgetäuscht durch die ausschließliche Anwendung ständig gleicher Lösungsmittel (2%iger und 35%iger Natronlauge), die allerdings für den praktischen Gebrauch, z. B. zur Trennung oder Erkennung von leicht- und schwerlöslichen Melaninen am vorteilhaftesten ist. Mit Sicherheit steht nur fest, daß die schwarzen Melanine in Laugen schwer, alle helleren leichter, am leichtesten löslich die lebhaft rotbraunen Melanine sind.

Dies Ergebnis steht völlig mit von Ladebeck bei Hühnern gefundenen Resultaten in Einklang. Es deckt sich auch im wesentlichen mit den Befunden Spöttels bei Tauben, der feststellte, daß die primulingelben und schmutziggelbbraunen Melaninkörner zwar schwerer löslich sind als die der Reihe chromgelb — dunkelrotbraun, aber bei Behandlung mit 35%iger Alkalienlösung vor den schokoladenfarbigen und schwarzen Körnern in Lösung gehen. Spöttel stellte daher die primulingelben und schmutziggelbbraunen Körner zu den Gortner'schen echten Melaninen. Neben der Löslichkeit in Alkalien und den morphologischen Befunden waren für Spöttel besonders die Löslichkeitsverhältnisse in Säuren maßgebend; denn er konnte feststellen, daß die Pigmente der Reihe chromgelb — dunkelrotbraun durch Kochen mit konzentrierter Schwefel- und Salpetersäure in Lösung gingen, während die Körner der Reihe primulingelb — schwarz seiner Meinung nach zwar von der Hornsubstanz befreit, aber nicht gelöst wurden. Die Form der Körner wurde jedoch durch die Behandlung mit Säuren mehr oder weniger verändert. Es ist nun aber Spöttel anscheinend entgangen, daß diese Formveränderungen sicherlich durch eine teilweise Lösung des Pigments zustande kommt. Ich machte Lösungsversuche mit Teilen von Armdeckfedern von *Columba livia*. An den Uebergangsstellen der grauen in die schwarzen Binden zeigen die Radii

eines Ramus folgende Pigmentierungsverhältnisse: In den proximalen Radien finden sich kleine längliche, schwärzliche Körnchen, diese gehen über in kleine runde, dunkelbraune und schwarzbraune; in den distalen Radien liegen schliesslich grofse runde, schmutzigbraungelbe Körner. Die Uebergänge sind kontinuierlich. Ein solcher Federteil wurde mit konz. Schwefelsäure kurz aufgekocht. Dabei zerfiel die Feder zu einer schwarzen Masse: die Körnchen wurden frei. Nun wurde mit Wasser verdünnt und abfiltriert. Das Filtrat zeigte eine gelbliche braune Färbung, ein Zeichen dafür, dafs ein Teil des Pigments in Lösung gegangen war. Bei einem zweiten Versuch wurde eine Anzahl Radii von derselben Gefiederstelle mit einer geringen Mengen von konz. Schwefelsäure übergossen und in einem Reagenzglas tüchtig gekocht. Schon nach wenigen Minuten hatten sich die Rami mit-samt den Pigmentkörnern völlig gelöst; die Flüssigkeit hatte eine klare bräunliche Färbung angenommen. Derselbe Versuch wurde mit dem gleichen Resultat an tiefschwarzen Federn von *Ithamphastos discolorus* vorgenommen. Demnach sind auch die dunklen Melanine in konzent. Schwefelsäure löslich. Dafs jedoch die helleren, insbesondere die rotbraunen leichter löslich sind, ist sehr deutlich. Werden rotbraune Federn (z. B. die Weichenfedern des männlichen Kleibers) mit kalter konzent. Schwefelsäure übergossen, so färbt sich die Säure sofort bräunlich. Aber die Unterschiede sind eben nicht so scharf, wie sie Spöttel angibt; nur das scheint festzustehen, dafs diejenigen Melanine, die in Alkalien schwer löslich sind, auch in Säuren schwer löslich sind und dafs die alkalileichtlöslichen auch in Säuren leicht löslich sind.

Der dritte Punkt, der Spöttel zur Aufstellung seiner beiden Reihen veranlafste, war der Umstand, dafs er bei Tauben kontinuierliche morphologische Uebergänge zwischen den Pigmentkörnern fand: einerseits von schwärzlich über dunkelbräunlich und bräunlich nach schmutzig gelblich, andererseits von dunkelrotbraun und rostbraun über chrysoidin zu goldgelb. Dagegen konnte Spöttel in den Taubenfedern keine Uebergänge von schwarz zu der leicht löslichen Reihe finden. Allmähliche Uebergänge von schwärzlich zu schmutziggelb, die also der schwerlöslichen Reihe Spöttels entsprechen würden, fand ich auch bei vielen anderen Arten; sie finden sich z. B. stets in den Rückenfedern solcher Arten, deren graubräunliche Rückenfarbe eine ausgesprochene Aehnlichkeit mit dem Wildgrau der Säugetiere aufweist (z. B. Sumpf- und Haubenmeisen). Die Spitze der Radii enthält hier stäbchenförmige, schwärzliche Pigmentkörner, die allmählich proximalwärts in längliche, schmutzigbraune bis zu unregelmäfsig rundlichen, schmutziggelblichen übergehen. Ja darüber hinaus finden sich (besonders häufig bei blassen Wüstenformen) rundliche Körnchen, die bei scharfer Einstellung nur noch eine ganz schwach gelbliche Pigmentierung zeigen, und diese gehen an der Basis der Radien in völlig farblose Körnchen über, welche sich von der

umgebenden Keratinmasse nur durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen abheben. Wenn ich solche Federn mit 2% iger siedender Natronlauge übergoss und bis zum Erkalten im Lösungsmittel liefs, wurden die schmutziggelben bis farblosen Pigmentkörner gelöst, während die distalwärts liegenden dunklen Körnchen ungelöst blieben.

Nun fand ich aber bei den Federn anderer Arten, wo an derselben Feder schwarze Stellen an rotbraune grenzen, kontinuierliche Uebergänge zwischen schwarzen und goldgelben Körnchen, die nach ihrem Löslichkeitsgrade der leichtlöslichen Reihe Spöttels angehören. So geht die kupferrote Grundfarbe der Brustfedern von *Phasianus colchicus* beim Uebergießen mit kalter Schwefelsäure sofort in Lösung, während das Pigment der breiten schwarzschillernden Säume unverändert bleibt. Unter dem Mikroskop zeigt sich, dafs die proximalen Radien runde, goldgelbe Körnchen enthalten. An den Uebergangsstellen zu dem schwarzen Saum werden die Körnchen dunkler bräunlich und zwar zuerst diejenigen der distalen Radiusteile. Die distalen Radien enthalten ausschliesslich stäbchenförmiges schwärzliches Pigment. Das rotbraune Pigment der Weichenfedern des männlichen Kleibers geht, wie erwähnt, ebenfalls schon in kalter Schwefelsäure leicht in Lösung. Die proximalen flaumartigen Teile derselben Federn enthalten schwarzes schwerlösliches Pigment. In den Radien der flaumartigen Rami liegen die Pigmentkörner (Abb. 1.) an erweiterten Stellen des Radius knötchenartig zusammengeballt, während die dazwischen liegenden nicht erweiterten Radiuspartien entweder ganz pigmentfrei sind oder nur geringe Mengen Pigment erhalten. Es läfst sich mit ziemlicher Sicherheit vermuten, dafs alle in einem dieser Knötchen liegenden Pigmentkörner das Produkt derselben Pigmentzelle sind. Da wo die schwarzgraue Farbe des proximalen Federteils in die rotbraune des distalen übergeht, finden sich in demselben Radius proximalwärts Knötchen, die nur stäbchenförmige schwärzliche Pigmentkörner enthalten und distalwärts solche, die nur runde goldgelbe enthalten. Dazwischen liegen aber Knötchen, die aus beiden Arten von Pigmentkörnern bestehen, wobei die stäbchenförmigen schwarzen nach der Basis, die runden goldgelben nach der Spitze des Radius hin liegen; beide Extreme gehen sowohl in der Form wie in der Farbe kontinuierlich in einander über. Je nach der Lage des betr. Knötchens überwiegen teils die dunklen, teils die hellen Körnchen. Durch vierstündige Einwirkung kalter konzentrierter Schwefelsäure wurden in Knötchen, die beide Pigmente nebeneinander enthielten, die hellen Phasen der Körnchen gelöst; nur schwärzliche und schwarzbraune blieben übrig. Selbst bei dem auferordentlich leichtlöslichen Pigment der rostroten Schmuckfedern von *Ardea purpurea* fand ich in den Basalradii kontinuierliche Uebergänge zwischen schwarzen und rotbraunen Körnchen.

Wenn also schwarze schwerlösliche Melanine kontinuierlich sowohl in gelbliche als auch in rötliche Phasen, die leichter löslich sind, übergehen können, so ist es nicht möglich, bei einer Klassifizierung dieser Pigmente die schwarzen Phasen von der rötlichen Reihe zu trennen und einseitig zu der gelben Reihe zu ziehen. Bei den Pigmenten von *Columba livia*, bei der Uebergänge von Schwarz zu den rötlichen Farbtönen nicht vorkommen, mag die Einteilung Spöttels gerechtfertigt erscheinen. Für die Melanine der Vögel im allgemeinen läßt sie sich nicht durchführen, es müßte denn sein, daß man eine große Anzahl untereinander verschiedener Reihen, die alle von schwarz ausgehen, unterscheiden wollte; denn schon die Reihen in den Rückenfedern „wildfarbener“ Arten und in den Brustfedern des Jagdfasans decken sich ihrer Färbung und anscheinend auch ihrer Löslichkeit nach mit keiner der Spöttelschen Reihen vollständig, sondern scheinen vielmehr eine Zwischenstellung einzunehmen, die ersteren mehr der schwerlöslichen, die letzteren der leichtlöslichen Spöttelschen Reihe nahekommend. Die goldgelben leichtlöslichen Pigmentkörner des Kleibers würden vielleicht den hellsten Phasen der leichtlöslichen Reihe Spöttels entsprechen.

Dagegen lassen sich die Befunde Ladebecks, daß bei Hühnern die gelben, gelbroten und rotbraunen Melanine in verdünnten Laugen von 2%iger und geringerer Konzentration leichter löslich sind als die braunen, dunkelbraunen, und schwarzen auf die Melanine der Vögel im allgemeinen ausdehnen. Es wäre hinzuzufügen, daß die rotbraunen Melanine am leichtesten löslich sind. Auch das Ergebnis Ladebecks, daß sich bei den Melaninen der Hühner eine strenge Scheidung in Gortner'sche echte Melanine und Melanoproteine nicht durchführen läßt, kann auf die Melanine aller Vögel verallgemeinert werden, da kontinuierliche Uebergänge in der Gestalt, Farbe und Löslichkeit der Pigmentkörner allenthalben nachgewiesen werden konnten.

Hierbei erhebt sich nun die Frage, ob sich überhaupt eine Gruppe der bisher in den Vogelfedern vorgefundenen Melanine mit den Gortnerschen Melanoproteinen identifizieren läßt. Als Typus dieses Pigments ist nach Gortners Untersuchung das Melanin schwarzer Schafwolle¹⁾ anzusehen, das in verdünnter Natronlauge leicht löslich ist, keine Asche und keine Eisenverbindungen enthält. Ich konnte Löslichkeitsversuche mit schwarzer Wolle von Karakul- und Merinoschafen anstellen, die Gortners Ergebnisse insofern bestätigten, als sich das Melanin der schwarzen Schafwolle als leichter löslich erwies als das schwarze Federn. Das Pigment löste sich ziemlich leicht beim Kochen in 2%iger Natronlauge, hinterließ aber einen Rückstand, der auch nach

¹⁾ Gortner gibt nicht an, welcher Schafrasse die von ihm untersuchte Wolle entnommen wurde.

wiederholtem, längeren Kochen nicht in Lösung ging. Beim Kochen in 0,2%iger Natronlauge lösten sich Spuren, die die Flüssigkeit gelbbraunlich färbten. Kalte konzentrierte Schwefelsäure färbte sich beim Uebergießen der Wolle sofort bräunlich.

Die Farbe der Wollhaare ist an der Spitze schwarz, proximalwärts wird sie schwarzbräunlich. Auf Querschnitten erkennt man unter dem Mikroskop kleine schwarzbraune, fast schwarze kreisrunde Körnchen, die teils einzeln, teils in unregelmäßigen Massen zusammenliegen. Längsschnitte zeigen, daß sowohl die einzelnen Körnchen, als auch die Anhäufungen Reihen bilden, die im allgemeinen parallel zu der Achse des Haares verlaufen. Die Farbe der Körnchen ist an der Spitze wie an der Basis der Wollhaare die gleiche; die bräunliche Farbe der Haarbasis erklärt sich dadurch, daß die Menge der Körnchen dort geringer ist als im distalen Abschnitt.

Schon die Farbe dieser Körnchen zeigt, daß das Melanoprotein der Schafwolle keiner Form der Melanine der Vogelfedern entspricht; denn alle bisher untersuchten schwarzbraunen Pigmentkörner der Federn erwiesen sich als schwerlöslich in den Lösungsmitteln der Melanine.

Bezüglich des Eisengehaltes der in den Hühnerfedern enthaltenen Melanine konnte Ladebeck noch kein abschließendes Urteil fällen. „Sicher ist, daß die schwarzen Pigmente eisenhaltig sind. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch die roten Pigmente wenigstens in geringem Maße Eisen enthalten.“

Die Untersuchungen rotbrauner Federn auf ihren Eisengehalt führte ich folgendermaßen aus: Zunächst wurden die Federn durch Kochen in dest. Wasser gereinigt. Dann wurden sie in 0,2%iger Natronlauge gekocht, bis das Pigment in Lösung ging. Aus der filtrierten Lösung wurde das Pigment durch Neutralisieren wieder gefällt, abfiltriert, ausgewaschen und schließlich verascht. Es ergab sich eine reichliche Menge grauschwarzer Aschenbestandteile. Die Asche gab mit angesäuerter Ferrocyankaliumlösung eine äußerst kräftige Eisenreaktion, die sicherlich nicht allein auf mitgelöste Hornbestandteile zurückgeführt werden kann.

Da nach Gortners Untersuchungen das Melanoprotein schwarzer Schafwolle kein Eisen enthalten soll, verbietet auch der Eisengehalt leichtlöslicher Federmelanine, diese mit dem Melanoprotein zu vereinigen.

In folgender Tabelle sollen nochmals die Eigenschaften der drei Melanine nach den bisherigen Untersuchungen zusammengestellt werden:

	Farbe	Löslichkeit	Asche	Eisen
Melanoprotein schwar- zer Schafwolle	schwarzbraun	leicht	0	0
Melanin schwarzer Federn	schwarz, schwarzbraun, dunkelbraun, rotbraun,	schwer	+	+
Uebrige Federmelanine	gelbrot, gelb etc.	leicht	+	+

Diese Zusammenstellung dürfte es deutlich machen, daß die Anwendung der Bezeichnung Melanoprotein auf keine der bisher bekannten Gruppen der Federmelanine zulässig ist.

Trotz der allmählichen Uebergänge, die wir zwischen der schwerlöslichen und leichtlöslichen Gruppe der Melanine finden können, zeigen aber in vielen Fällen beide Gruppen ein durchaus selbstständiges Verhalten: Manche Arten — ich erinnere nur an unsere einheimischen echten Raben — produzieren ausschließlich dunkle schwerlösliche Melanine. Dagegen scheinen Arten, bei denen sich normalerweise nur rötliche Melanine finden, im Naturzustande sehr selten vorzukommen. Mir ist bisher nur das Weibchen von *Paradisaea apoda* bekannt geworden, bei dem das ganze Gefieder rostbraun (ohne schwärzliche Gefiederbasis) ist. Als künstliche Züchtungsprodukte, die nur leichtlösliche Melanine im Gefieder führen, seien die rotbraunen und gelben Kulturrassen der Haus- taube genannt. Nach H a e c k e r (9) sind dagegen vollkommen gelbe Hühner, d. h. solche ohne jede Mischung mit Schwarz und Weiß, sehr selten. Bei einer großen Anzahl von Spezies sind die Weibchen und Jungvögel reicher an leichtlöslichen Melaninen als die Männchen, bei denen andererseits wieder die schwerlöslichen dunklen Melanine stärker ausgebildet sind und die leichtlöslichen Pigmente zuweilen ganz fehlen können (z. B. *Oenanthe oenanthe*, *Turdus merula* u. v. a.). Bei anderen Arten wieder (*Sitta eu-ropaea*, *Accipiter nisus*), erzeugt der männliche Organismus größere Mengen der leichtlöslichen Stufen als der weibliche. In sehr vielen Fällen kommen beide Melaninformen, die leichtlösliche als Grundfarbe, die schwerlösliche als Zeichnung getrennt nebeneinander vor. Auf die Tatsache, daß es auch zu einer schizochroistischen Trennung zwischen den beiden Phasen der Melanine kommen kann, wurde schon von Haecker (9 S. 125) hingewiesen. Ich fand solche „subalbida-Varianten“, wie sie Haecker von *Phasianus colchicus* erwähnt, auch bei *Emberiza calandra* und *Alauda arvensis* an Bälgen der hiesigen Instituts- sammlung.

Wegen dieses selbstständigen Verhaltens der beiden Melanin- phasen empfiehlt sich schon aus rein praktischen Gründen die Einführung besonderer feststehender Namen für jede der beiden Gruppen. Daher sollen die schwerlöslichen schwarzen, schwarzbraunen und dunkelbraunen Melanine

der Vogelfedern als Eumelanine, alle übrigen leichter löslichen helleren Melanine als Phaeomelanine¹⁾ bezeichnet werden. Es sei nochmals ausdrücklich darauf hingewiesen, daß sich eine scharfe Trennung zwischen beiden Gruppen nicht durchführen läßt. Eine weitere nomenklatorische Scheidung — etwa zwischen den rötlichen und gelblichen Phasen der Phaeomelanine — halte ich vorläufig nicht für empfehlenswert, solange uns keine anderen spezifischen Reaktionen als die unsicheren graduellen Lösungsunterschiede zur Verfügung stehen.

Allgemein läßt sich sagen, daß die Eumelanine nicht in Lösung gehen, wenn man die Feder mit siedender 2%iger Natronlauge übergießt und bis zum Erkalten im Lösungsmittel beläßt, während die Phaeomelanine bei derselben Behandlung gelöst werden. Diese Erkennungsreaktion wurde, wenn nicht ausdrücklich eine andere angegeben ist, bei den folgenden Untersuchungen stets angewandt.

Durch die Tatsache, daß wir im mikroskopischen Bild kontinuierliche Uebergänge zwischen Eumelanin- und Phaeomelaninkörnern finden können, wird nun die Möglichkeit nahe gelegt, daß beide Gruppen auch chemisch nahe verwandt sind und die eine durch bestimmte einfache chemische Prozesse in die andere übergeführt werden kann.

Daß chemische Veränderungen selbständig an Melaninen vor sich gehen können, zeigt die bekannte Tatsache, daß Bälge, die lange in Sammlungen aufbewahrt werden, allmählich ausbleichen, besonders wenn sie lange dem Sonnenlicht ausgesetzt waren. So sind z. B. die Pigmente bei Bälgen der Brehmschen Sammlung vielfach derartig verändert, daß die betr. Stücke zum subtilen Vergleichen unbrauchbar geworden sind. Bemerkenswert ist, daß solche Bälge zuweilen eine schwach rötliche, „fuchsige“ Färbung annehmen. Ist nun mit dieser Farbenänderung des Melanins auch eine Aenderung in der Löslichkeit eingetreten?

Ich konnte Flügeldeckfedern eines der Sammlung Chr. L. Brehms entstammenden (also in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts gesammelten) Birkhahnbalges untersuchen, die infolge der langen Aufbewahrung einen dunkel-kaffeebraunen Farbton angenommen hatten. Wurden solche Federn mit siedender 2%iger Natronlauge übergossen, so färbte sich die Flüssigkeit bräunlich. Selbst beim Kochen mit 0,2%iger Natronlauge gingen Spuren des Pigments in Lösung. Die entsprechenden Federn des frischen Balges sind schwach glänzend schwarz; ihr Pigment löste sich weder beim Uebergießen mit siedender 2%iger, noch beim Kochen mit 0,2%iger Natronlauge.

Eine Ausbleichung durch das Licht erleiden ferner schon die Pigmente der Federn des lebenden Vogels im Laufe des

¹⁾ Nach einem mündlichen Vorschlag von Herrn Professor Haecker.

Jahres. Das abgetragene Kleid wird, besonders in heißen, trockenen Gegenden viel bleicher; die ursprünglich schwarzen Pigmente bekommen einen bräunlichen oder rötlichen Ton. Ich prüfte an Mauserbälgen von *Circus aeruginosus*, *Falco peregrinus* und *Falco islandus* frisch vermauserte und alte ausgebleichte Federn von demselben Exemplar und derselben Körperstelle auf die Löslichkeit ihrer Pigmente. In allen drei Fällen färbte sich beim Uebergießen mit 2%iger siedender Natronlauge die aus alten Federn erhaltene Lösung dunkler bräunlich als diejenige frischer Federn.

Offenbar ist es die bekannte Oxydationswirkung des Sonnenlichts, die sowohl an Museumsbälgen als auch an den Federn des lebenden Vogels mit der Zeit eine Änderung in der Farbe und Löslichkeit der Pigmentkörner hervorbringt. Es lag also nahe zu versuchen, ob sich künstlich die gleichen Reaktionen durch Anwendung von oxydierenden Substanzen an Vogelfedern erzielen ließen. Als Oxydationsmittel wurden freies Chlor und Wasserstoffsperoxyd angewandt.

Die Behandlung mit Chlor wurde in der Weise durchgeführt, daß die Feder frei in einem Glasgefäß aufgehängt wurde, in dem aus Chlorkalk und Salzsäure Chlor entwickelt wurde. Je nach der Dauer der Einwirkung wurden sowohl Eumelanine wie Phaeomelanine mehr oder weniger gebleicht. Die Eumelanine wurden zunächst dunkelbraun, später braungelb bis schmutziggelb. Wurde eine so gechlorte, ursprünglich schwarze Feder mit kochender 2%iger Natronlauge übergossen, so ging jetzt sofort alles Pigment in Lösung, während das schwarze Pigment einer gleichen nichtgechlorten Feder bei derselben Behandlung nicht die geringste Löslichkeit zeigte. Es genügte schon eine kurze, etwa viertelstündige Einwirkung von Chlor, um das schwerlösliche Pigment in leichtlösliches zu verwandeln. Auch wenn ich das Eumelanin schwarzer Federn durch Kochen mit 35%iger Natronlauge löste, dann durch Neutralisation wieder ausfällte und schließlich auf das abfiltrierte, gewaschene und getrocknete Pigment Chlor einwirken ließ, ging es durch Uebergießen mit siedender 2%iger Natronlauge leicht in Lösung.

Die Oxydation der Federpigmente durch Wasserstoffsperoxyd erfolgte naturgemäß langsamer als bei Einwirkung von Chlor. Wurden schwarze Federn von *Rhamphastos discolorus* und *Lyrurus tetrix*, die 24 Stunden lang in Wasserstoffsperoxyd gelegen und einen schwach bräunlichen Ton angenommen hatten, mit siedender 2%iger Natronlauge übergossen, so färbte sich die Flüssigkeit wieder bräunlich, während das Lösungsmittel beim Uebergießen der gleichen nicht mit Wasserstoffsperoxyd behandelten Federn ungefärbt blieb. Es sei hinzugefügt, daß ich mit reduzierenden Mitteln keinerlei Veränderungen der Melanine erzielen konnte.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die schwarzen, schwer löslichen Stufen der Melanine (Eumelanine) durch Oxy-

dation in bräunliche oder gelbliche leichter lösliche Verbindungen übergehen können. Ob diese Verbindungen mit den Phaeomelaninen, denen sie an Farbe und Löslichkeit gleichen, identisch sind, läßt sich hieraus noch nicht entnehmen. Eine endgültige Klärung dieser Frage dürfte wohl erst dann möglich sein, wenn es gelingt, sowohl Eumelanine wie Phaeomelanine quantitativ chemisch zu analysieren. Als Hauptschwierigkeit für diese Aufgabe galt bisher der Umstand, daß es schwer hält, die Melanine rein und ohne Beimengungen von Hornsubstanz zu erhalten. Doch dürfte diese Schwierigkeit nunmehr als beseitigt gelten. Die Eumelanine kann man, wie schon Spöttel feststellte, durch Kochen in konzentrierter Schwefelsäure, die zunächst die Hornsubstanz löst, isolieren. Andererseits lassen sich die Phaeomelanine — wenigstens ihre am leichtesten löslichen rostroten Phasen — durch Anwendung sehr schwacher Laugenkonzentration früher in Lösung bringen als die Federsubstanz.

Die Annahme, daß die gelben und roten Melanine Oxydationsprodukte der schwarzen sind, steht allerdings im Widerspruch zu den Befunden Bertrands¹⁾, dem es gelang, Tyrosin und verwandte aromatische Verbindungen durch Einwirkung von Tyrosinase in melaninartige Verbindungen überzuführen, wobei die Farbe der Produkte mit fortschreitender Oxydation von helleren (gelblichen) zu dunkleren (rötlichen oder schwarzen) Tönen überging. Bei den Melaninen der Vögel sprechen aber verschiedene Tatsachen dafür, daß, wenn überhaupt beide Pigmente genetisch aufeinander zurückführbar sind, die dunklen Eumelanine die primären, die helleren Phaeomelanine dagegen aus jenen entstandene sekundäre Produkte sind. Ich erinnere daran, daß es sehr viele Arten gibt, die ausschließlich Eumelanine bilden, außerordentlich wenige dagegen mit ausschließlicher Phaeomelaninbildung; viele Federn, die am Körper des Vogels rein gelblich oder rostrot erscheinen, enthalten an ihrer normalerweise von benachbarten Federn überdeckten flaumartigen Basis reichliche Menge von knötchenförmig angehäuften Eumelaninkörnern. Selbst die scheinbar widersprechende Tatsache, daß bei vielen Arten die Jugendkleider mehr Phaeomelanin enthalten als die Alterskleider, ließe sich mit Hilfe der Chromogen-Fermenthypothese befriedigend durch die Annahme erklären, daß bei gleichbleibender Oxydasemenge von jungen Vögeln weniger Chromogen gebildet wird, als von alten. Setzen wir nämlich den Fall: Eine bestimmte Menge Chromogen + eine bestimmte Menge Oxydase = Eumelanin, so würde eine geringere Menge Chromogen + die gleiche obige Menge Oxydase ein höher oxydiertes Produkt ergeben, also nach unserer Annahme ein Phaeomelanin.

¹⁾ Ann. Inst. Pasteur V. 22, 1908.

b) Einfluss klimatischer Faktoren auf die Melaninbildung.

1. Wirkung der Kälte.

Dafs bei den Vögeln, ebenso wie bei den Säugetieren, eine Tendenz zur Depigmentierung in kalten Gebieten vorliegt, bedarf kaum eines Beweises; ich erinnere nur an die weissen Winterkleider der Schneehühner, an die helle Gefiederfarbe der Schneeeule und nordischer Jagdfalken. Dagegen ist die Frage zu untersuchen: Sind an dieser Aufhellung beide Melaningruppen in gleicher Weise beteiligt, oder lassen sich gesetzmässige Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit von Eumelaninen und Phaeomelaninen gegen das Klima erkennen?

Beide Melaningruppen können nach folgenden drei Typen über das Gefieder des Vogels verteilt sein:

- I. Eumelanine und Phaeomelanine liegen getrennt in verschiedenen Gefiederpartien.
- II. Eumelanine und Phaeomelanine liegen in derselben Feder, aber meistens auf verschiedene Radien verteilt (Federn mit bräunlicher Grundfarbe und schwarzer Zeichnung).
- III. Eumelanine und Phaeomelanine liegen in demselben Radius (Wildfarbe).¹⁾

Beispiele:²⁾

I. Formenkreis *Sitta europaea* (einschliesslich der etwas abseitsstehenden Formen *castaneiventris*, *cinnamoventris* und *neglecta*); *Dryobates major*; *Dryobates minor*.

II. *Acanthis linaria*; *Certhia familiaris macrodactyla* und *familiaris*; *Bubo bubo bubo*, *norwegicus*, *ruthenus*, *sibiricus*; *Falco rusticolus cherrug*, *rusticolus*, *islandus*, *candicans*, *uralensis*.

III. *Tetrastes bonasia rupestris* und *bonasia*, *Parus cristatus mitratus* und *cristatus*; *Parus palustris communis*, *palustris*, *brevirostris*; *Parus atricapillus salicarius*, *borealis*, *kamtschatkensis*.

I. a) Formenkreis *Sitta europaea*: Die Eumelanine liegen im allgemeinen auf der Oberseite, die Phaeomelanine auf der Unterseite. Die Eumelanine zeigen die grösste Ausdehnung

¹⁾ Die Unterscheidung dieser 3 Färbungstypen erfolgt nur aus praktischen Gesichtspunkten. Die Trennung ist durchaus nicht scharf und entspricht nur dem oberflächlichen Eindruck; denn auch rein braun erscheinende Federn des ersten Typus haben an ihrer flaumartigen Basis Eumelanine, ebenso können sich in allen 3 Typen Radien finden, die beide Melaningruppen enthalten.

²⁾ Eine tabellarische Uebersicht über die einzelnen Formen, ihre Pigmentierung und geographische Verbreitung kann hier leider mit Rücksicht auf Raum- und Druckkostensparnis nicht gegeben werden. Ich verweise daher auf Harterts Färbungsdiagnose und Verbreitungangaben.

und Intensität im Himalaya (*cinnamoventris*), Birma (*neglecta*) und Vorderindien (*castaneoventris*); sie sind am meisten beschränkt in Kamtschatka und Sibirien. Doch sind die quantitativen Unterschiede in der Eumelaninpigmentierung gering im Vergleich zu denen der Phaeomelaninpigmentierung. Die *Phaeomelanine* sind ebenfalls im Himalaya und in Birma am stärksten ausgebildet; sie werden aber viel früher und weitgehender reduziert als die Eumelanine, indem sie schon in Skandinavien, Rußland, Sibirien und Kamtschatka von der Körperunterseite verschwinden und auf die Weichengegend und Unterschwanzdecken beschränkt bleiben.

Befund: Eumelanine und Phaeomelanine sind am stärksten ausgebildet in den wärmsten Gegenden des Verbreitungsgebietes. In kalten Gegenden werden zunächst die *Phaeomelanine*, erst in Gebieten größter Kälteextreme die Eumelanine vermindert.

b) Formenkreis *Dryobates major*: Die Eumelanine befinden sich im allgemeinen auf der Oberseite, die Phaeomelanine auf der Unterseite und Stirnregion.

Die *Eumelanine* sind am stärksten ausgebildet in Nordafrika, am schwächsten in Kamtschatka, dem östlichen Ostsibirien, Amur- und Ussuriland; doch ist die Abnahme von Süden nach Norden verhältnismäßig gering. Die *Phaeomelanine* sind am intensivsten im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes; in Skandinavien und Rußland sind sie schon ganz bedeutend vermindert und verschwinden oft ganz von der Unterseite. In den winterkalten Teilen Asiens sind die Phaeomelanine bis auf ein kleines Rückzugszentrum an der Stirn gänzlich geschwunden.

Befund: wie bei a.

c) Formenkreis *Dryobates minor*: Die Eumelanine finden sich im allgemeinen auf der Oberseite, die Phaeomelanine auf der Unterseite und an den Ohrdecken.

Eumelanine und Phaeomelanine sind bei den südlichsten Formen am stärksten ausgebildet. Die *Phaeomelanine* verschwinden schon in Skandinavien, Rußland, ferner in den kalten Distrikten Asiens (Sibirien, Ussurigebiet, Kamtschatka etc.); die Unterseite ist rein weiß, Phaeomelanine erhalten sich nur in Spuren auf den Ohrdecken. Die *Eumelanine* des Rückens dagegen werden erst in den kältesten Gegenden des Verbreitungsgebietes (Sibirien, Kamtschatka etc.) ausgiebiger vermindert.

Befund: wie bei a.

II. An den Arten, bei denen Eumelanine und Phaeomelanine als Zeichnung und Grundfarbe auf derselben Feder vereinigt sind, zeigt sich übereinstimmend die Abnahme der Pigmentierung im nördlichen Klima zunächst in einer Abnahme der Phaeomelanine: Die braunen Federsäume werden weiß. Es erfolgt also zunächst ein Schwinden der Grundfarbe, während die Zeichnung bestehen bleibt. Auch hier halten sich nach Depigmentierung der Haupt-

teile des Gefieders die Phaeomelanine an bestimmten Rückzugszentren (beim Jagdfalken der Nackenfleck). Erst nach dem Schwinden des überwiegend größten Teiles der Phaeomelanine tritt eine Abnahme der Eumelanine in den Gebieten größter Winterkälte ein (beim Jagdfalken in Grönland und Sibirien). Im Gegensatz zu den Phaeomelaninen äußert sich der Schwund der Eumelanine bei den Jagdfalken nicht in einer allmählichen Ablassung der Zeichnung von schwarz zu grau, sondern in einem plötzlichen Verschwinden ohne geographische hellere Uebergänge; ja die Reste der Zeichnung haben bei hellen Exemplaren von *Falco rusticolus candicans* zuweilen eine intensiver schwarze Färbung als bei den dunkelsten, quantitativ viel stärker pigmentierten Stücken von *Falco r. rusticolus*.¹⁾ Es kommt also zu einer bedeutenden Zeichnungseinschränkung, die am Kopf und an der Unterseite im allgemeinen am weitgehendsten ist. Dabei bleibt die Regelmäßigkeit des Zeichnungstyps der einzelnen Federn, soweit sie noch pigmentiert sind, stets erhalten (Längsfleckung, Querbänderung oder Vereinigung von beiden), ebenso die des Gesamtmusters der Gefiederzeichnung.

III. Auf die Art der Pigmentverteilung in den Radien „wildgrauer“ Federn wurde schon oben (S. 464) hingewiesen. Der Farbton solcher Federn ist bei Formen südlicher Gegenden bräunlich grau, bei ihren nördlichen Vertretern fast rein grau. Die mikroskopische Untersuchung gibt uns über die Ursache dieser Farbänderung Auskunft. Sie erfolgt nämlich dadurch, daß bei den graurückigen nördlichen Formen der Phaeomelaninkörner an der Basis der Radii und in den Rami mehr oder weniger schwinden. Bei *Parus cristatus cristatus* ist die Menge der Phaeomelaninkörner an der Basis der Radii geringer als an entsprechenden Stellen von *mitratus*. Bei *Parus palustris crassirostris* (vgl. Abb. IV.) sind die proximalen Radienteile meistens gänzlich pigmentlos, d. h. diese Radien enthalten überhaupt keine Phaeomelanine mehr; auch in den Rami ist die Menge der Phaeomelaninkörner ganz bedeutend reduziert. Irgend eine Abnahme der distalwärts in den Radii gelegenen Eumelaninmenge läßt sich aber bei all diesen Formen noch nicht feststellen. Eine Reduktion des Eumelanins erfolgt beim Formenkreis *Parus atricapillus* erst in Kamtschatka, wo die Rasse *kamtschatkensis* mit sehr helldräuer, fast weißer Rückenfärbung auftritt.

Die Melanine in den Federn von *Tetrastes bonasia sylvestris* scheinen bei makroskopischer Betrachtung in der Weise verteilt, daß die Phaeomelanine die Grundfarbe und die Eumelanine die Zeichnung abgeben. Die mikroskopische Untersuchung der

¹⁾ Dieser Antagonismus zwischen intensiver Pigmentierung und Pigmentlosigkeit bei demselben Individuum ist eine auch sonst wiederholt bemerkte Erscheinung; vgl. H a e c k e r (9) S. 152/153 und Zeitschr. f. indukt. Vererbungslehre Bd. 21, 3. S. 155—156.

braunen Federstellen von Federn der Oberseite (Abb. III a.) zeigt aber, daß auch in den distalen Abschnitten der Radii längliche Eumelaninkörner liegen, die proximalwärts allmählich in runde Phaeomelaninkörner übergehen. Letztere erfüllen fast ausschließlich die proximalen Radiuspartien und die Rami. Vergleichen wir mit diesem Bilde eine entsprechende Federstelle der nordischen Form *bonasia* (Abb. III b.), so zeigt sich zunächst, daß die Phaeomelaninkörner überhaupt fehlen. Die Eumelaninkörner dagegen haben nicht nur keine Abnahme erfahren, sondern in diesem Falle sogar zugenommen: sie erfüllen in diluter Verteilung den ganzen Radius. Nur die Rami sind bis auf vereinzelt wenig Eumelanin enthaltende Stellen pigmentfrei.

Ziehen wir das Resultat aus der vorhergehenden Zusammenstellung, so können wir feststellen, daß sowohl die Eumelanine als auch die Phaeomelanine der Vogelfedern in warmen Gebieten eine Vermehrung, unter dem Einfluß der Verhältnisse des Nordens dagegen eine Verminderung erfahren können. In der Empfindlichkeit gegen die klimatischen Einfüsse des Nordens zeigen aber beide Pigmente einen charakteristischen Unterschied: die Phaeomelanine fallen der Verminderung viel eher anheim, als die Eumelanine. Schon das Klima Skandinaviens und des europäischen Rußlands kann genügen, um den größten Teil der Phaeomelanine bestimmter Arten zum Schwinden zu bringen, während eine irgendwie bedeutende Verringerung der Eumelanine noch nicht wahrnehmbar ist.

Dies Ergebnis darf aber nicht dahin verallgemeinert werden, daß im Norden eine Bildung von Phaeomelaninen überhaupt nicht möglich ist, ebenso wie die Folgerung falsch wäre, daß etwa alle nordischen Arten schwach pigmentiert sein müßten. Gerade ausgesprochen arktische Arten können (z. B. *Plectrophenax nivalis*, *Calcarius lapponicus*, *Bombycilla garrulus*) noch reichlich Phaeomelanine erzeugen; es handelt sich dann aber nicht um schwächer pigmentierte nordische Vertreter dunkler südlicher Formen.

Andererseits werden auch bei den Arten, deren Phaeomelanine im Norden reduziert werden, an bestimmten, oft ursprünglich schon stark pigmentierten Gefiederstellen die Phaeomelanine hartnäckig erhalten, ohne daß auch nur eine erheblichere Aufhellung eintritt. Dieses Rückzugszentrum liegt bei *Sitta europaea* an den Weichen und Unterschwanzdecken, bei *Dryobates major* an der Stirn, bei *Dryobates minor* an den Kopfseiten, bei *Falco rusticolus* auf dem Hinterhaupt.

Die hier aufgestellte Regel läßt sich demnach folgendermaßen zusammenfassen:

Bei Stand- und Strichvögeln, die im Norden durch Ausfall von Melaninen heller werden, er-

leiden, wenn ihr Gefieder beide Melaninarten enthält, zunächst die Phaeomelanine eine Verringerung; erst in den Gebieten größter Kälteextreme nimmt auch die Menge des Eumelanins ab.

Derselbe Modus der Aufhellung, der uns bei arktischen Formen im Vergleich mit solchen der gemäßigten Zonen entgegentritt, findet sich auch bei Vergleich der Winterkleider mit den Sommerkleidern der Schneehühner. Die Federn des Sommerkleides enthalten Phaeomelanine und Eumelanine als Grundfarbe und Zeichnung. Im Winterkleid sind die Eumelanine sehr stark reduziert, sie bleiben noch in den Federn des Augestreifes und einigen Schwung- und Schwanzfedern erhalten; die Phaeomelanine dagegen sind gänzlich geschwunden. Das Winterkleid der Schneehühner verhält sich also zum Sommerkleid wie eine arktische Form zu einer mitteleuropäischen Form desselben Formenkreises. Auch das Gefieder der Schneeeule zeichnet sich durch völligen Mangel an Phaeomelaninen aus.

Nun zeigen die Eumelanine, was die Art und Weise ihrer Verminderung anbetrifft, noch einen ziemlich charakteristischen Unterschied gegenüber den Phaeomelaninen. Letztere werden von Süden nach Norden zu in ihrer ganzen Ausdehnung über das Gefieder hin — bis auf die auf kleine Gefiederpartien beschränkten Rückzugszentren — ganz allmählich verringert. Ich erinnere nur an die Uebergänge der bräunlichen Gefiederstellen zwischen den Formen *Dryobates arduennus* — *pinetorum* — *major* — *brevirostris*, zwischen *Dryobates bacmeisteri* — *hortorum* — *lesiacus* — *minor*, zwischen *Sitta hassica* — *caesia* — *reichnowi* — *homeyeri* — *sztolmani* — *europaea*. Die betr. Federpartien zeigen also von wärmeren nach kälteren Gebieten hin ein ganz allmähliches Ablassen der braunen Färbung bis zum reinen Weißen.

Die Reduktion der Eumelanine kann zuweilen in derselben Weise erfolgen. So unterscheidet sich der östliche *Lanius excubitor homeyeri* vom typischen *excubitor* u. a. durch helleres Grau des Rückens. Meist verhalten sich aber die Eumelanine anders. So ist bei *Sitta uralensis* der graue Farbton des Rückens noch derselbe wie bei den europäischen Formen, nur an Stirn und Flügeldecksäumen sind die Eumelanine ganz geschwunden. Bei den sibirischen Formen von *Dryobates minor* verlieren Teile des schwarzen Rückengefieders und andere schwarze Gefiederstellen ihr Pigment völlig, während die schwarze Farbe der meisten übrigen Federn keine Intensitätsschwächung aufzuweisen hat. Aehnlich verhalten sich die Formen *Dryobates major kamtschaticus* und *tscherskii*, bei denen die Eumelanine an den seitlichen Steuerfedern und den Armschwingen schwinden. Analog dem Verhalten der Phaeomelanine hätten wir dagegen eine allmähliche Auflichtung von Schwarz über Grau nach Weiß über den größten Teil des Gefieders hin zu erwarten. In Wirklichkeit

fehlen aber geographische Zwischenformen, die Uebergänge von der stark pigmentierten zur pigmentlosen Beschaffenheit der Eumelanin führenden Federn vermitteln.

Besonders auffallend sind diese Verhältnisse bei den Jagdfalken von Grönland, dem arktischen Amerika und Nordsibirien. Während die Mehrzahl der Individuen denen der südlicheren Formen (*obsoletus*, *islandus*, *rusticolus*) in der Färbung gleicht, treten daneben in geringer Zahl Stücke auf, bei denen die Eumelanine auf ein Minimum beschränkt sind¹⁾; auf die zuweilen besonders dunkel gefärbten Reste der Zeichnung und auf deren Regelmäßigkeit wurde bereits oben hingewiesen. Es fehlt also auch hier eine geographische Zwischenform. Die weissen Stücke treten in geringer Anzahl „mutationsartig“ auf. Dasselbe findet sich bei der ostsibirischen Form des Habichts, *Accipiter gentilis albidus*. Auch hier treten neben dunkleren, dem *Accipiter gentilis schvedowi* ähnlichen Stücken Exemplare mit stark reduzierter Schwarzzeichnung auf. Diese Formen zeichnen sich also durch eine bedeutend grössere individuelle Variationsamplitude vor ihren südlicheren Vertretern aus. Diese auffallend grosse Variationsweite zwischen einem stark mit Eumelanin pigmentierten und einem schwach pigmentierten Extrem findet sich nun auch bei einer Anzahl anderer Arten des Nordens, z. B. *Larus glaucus*, *Fulmarus glacialis*, *Stercorarius parasiticus* und *pomarinus*, *Anser caerulescens*, *Buteo lagopus*. Auch unsere einheimische Bussardform variiert bekanntlich zwischen einem schwach und einem stark pigmentierten Extrem, während ihre südlichen Vertreter (*Buteo buteo arrigonii* von Sardinien und Korsika, *B. b. insularum* von den Canaren) nach Hartert weniger variabel sein sollen.

Danach könnte man die Entstehung der schwach pigmentierten Polarformen vielleicht in der Weise erklären, dass infolge klimatischer Einwirkung — wofür ja das regelmässige Verhalten der Melanine spricht — zunächst mutativ unter der Anzahl der Individuen einer Form einzelne melaninarme Exemplare auftraten. Aus der Bastardierung dieser „*albidus*-Mutanten“ mit unverändert gebliebenen Individuen würde dann zunächst eine Form entstehen, die sich vor der Ursprungsform durch auffallend grosse Variationsweite nach dem hellen Extrem hin auszeichnete. Infolge weiterer Wirkung des Klimas und weiterer Bastardierung der Extreme könnte es dann im Laufe der Zeit zu einem Uebergewicht der weissen Individuen kommen, bis schliesslich eine in allen ihren Individuen schwach pigmentierte Polarform (vgl. Schneeeule) entstände.

¹⁾ Diese Weissfärbung ist keineswegs, wie vielfach angenommen wird, ausschliesslich ein Alterskennzeichen; denn schon die Jugendkleider variieren von einem hellen zu einem dunklen Extrem.

Diese weissen Extreme sind keineswegs partielle Albinos, da ihre Zeichnung stets regelmässig ist. Ein partieller Albino des Jagdfalken in der Kleinschmidtschen Sammlung ist an seiner unregelmässigen Zeichnung sofort als Albino kenntlich. Daher dürfte es sich empfehlen, zunächst die normale regelmässige Weifsscheckung nordischer Formen von dem pathologischen partiellen Albinismus scharf zu unterscheiden.

Eine beträchtliche Neigung zu partiellem Albinismus findet sich dagegen gewissermassen als geographischer Formcharakter bei zwei Formen des Nordens: *Corvus corax varius* von den Färöer ist in einer grossen Anzahl der Individuen partiell albinistisch, und im südlichen Norwegen tritt eine partiell albinistische Varietät des Birkhuhns¹⁾ sehr häufig auf.²⁾ Andererseits wurde bei südlichen Formen Neigung zur Bildung melanistischer Aberrationen beobachtet, so bei italienischen Wachteln (*Synoecus lodoisiae* Verr. und Des Murs) und bei Mönchgrasmücken von Madeira und den Kanaren (*Sylvia atricapilla heineken* [Jard.]). In dem feuchten Klima der Britischen Inseln, die sich bekanntlich durch das Ueberwiegen dunkler Formen auszeichnen, findet sich ferner regelmässig eine melanistische Aberration der Bekassine (*Scolopax sabini* Vigors).

Schon G l o g e r glaubte, dass der Albinismus bei Bewohnern kälterer Gebiete eine häufigere Erscheinung sei als bei Arten aus warmen Gegenden. Es lässt sich aber sehr schwer entscheiden, ob das wirklich zutrifft. Dass das Material unserer Museen reich an Albinos einheimischer Arten, dagegen arm an solchen tropischer Vögel ist, könnte sich daraus erklären, dass einheimliche Arten unter erhöhter menschlicher Kontrolle stehen als tropische. Aus den Arbeiten L e v e r k ü h n s (22), die wohl das umfangreichste Material über Farbenvarietäten bei Vögeln enthalten, entnehme ich folgendes, soweit sich aus den Beschreibungen Schlüsse ziehen lassen:

Von tropischen und subtropischen Arten erwähnt L e v e r k ü h n — von Käfigvögeln abgesehen — nur zwei Fälle von totalem Albinismus (*Neophron percnopterus* von Chartum und *Corvultur albicollis* vom Kap der Guten Hoffnung); dagegen lassen bei den aufgezählten mittel- und nordeuropäischen Arten die Beschreibungen von 88 Fällen (36 Species) auf totalen Albinismus schliessen. Betrachtet man aber als Albinismus im weitesten Sinne des Wortes jeden abnormen gänzlichen oder teilweisen

¹⁾ S c h a a n i n g, Stavanger Mus. Aarshefter 1920, IV. Refer. von E. Stresemann, Verh. Orn. Ges. i. B. 14, 1920, IV, S. 292.

²⁾ H a r t e r t hält auch die weissen Habichte von Kamtschatka für albinistische Stücke.

Ausfall der Melaninpigmentierung (Scheckung¹⁾, Isabellismus, Schizochroismus), so finden wir bei *Leverkühn* nicht weniger als 11 weitere tropische und subtropische Arten mit Melanindefekten. Wenn man ferner das verhältnismäßig häufige Auftreten von Albinismus bei Negern in Betracht zieht, so dürfte die Behauptung, daß albinotische Erscheinungen im Süden seltener als im Norden seien, vorläufig noch verfrüht sein.

Fragen wir nun nach den Ursachen, die ein Schwinden der Melanine im Norden bedingen könnten, so könnten als äußere Faktoren die Kälte und die borealen Beleuchtungsverhältnisse, insbesondere die Polarnacht, in Betracht kommen.

Was zunächst die Phaeomelanine anbelangt, so ist wohl bei ihrer Verminderung eine Wirkung der letzteren nicht in Betracht zu ziehen; denn es finden sich unter denselben Breitengraden, also auch unter denselben Beleuchtungsverhältnissen in Mitteleuropa Formen mit reichlicher Phaeomelaninbildung und in Ost-europa solche mit bedeutender Abschwächung der Phaeomelanine. Vergleichen wir Gebiete zwischen dem 50. und 55. Breitengrade in Mitteleuropa mit den entsprechenden des europäischen Rußlands, so dürfte dies deutlich werden:

Mitteldeutschland	Rußland 50—55°
Formen mit viel Phaeomelanin	Formen mit wenig Phaeomelanin
1. <i>Sitta caesia</i>	<i>S. europaea</i> südlich bis Gouv. Saratow.
2. <i>Dryobates pinetorum</i>	<i>Dr. major</i> südlich bis Samara, Orenburg, Uralsk, Charkow.
3. <i>Dryobates hortorum</i>	<i>Dr. minor</i> südl. bis mittl. Wolgagegend und Orenburg.
4. <i>Parus salicarius</i>	<i>P. borealis</i> } südlich bis zum Pripjet-Gebiet,
5. <i>Parus communis</i>	<i>P. palustris</i> } Galizien?

Offenbar können hier keine Unterschiede in den Lichtverhältnissen für das Schwinden der Phaeomelanine verantwortlich gemacht werden, sondern wir müssen dessen Ursachen in dem Unterschied zwischen dem gemäßigten, mehr ozeanischen Klima Mitteleuropas und dem kontinentalen des östlichen Europas suchen. Wenn man die Temperaturen dieser beiden Gebiete mit einander vergleicht, so findet man, daß ihre mittleren Jahrestemperaturen nicht wesentlich verschieden sind; die Sommer-

¹⁾ Haecker konnte festzustellen, daß von 136 süddeutschen Vogelarten (Brutvögeln und Wintergästen) bis jetzt bei 66 Arten (41%) Weisbuntheit festgestellt worden ist. (Jh. Ver. Vat. Naturk. Württbg. 1908 S. 364, zitiert nach 6 S. 158.)

temperaturen sind im russischen kontinentalen Klima sogar noch etwas höher als im mitteleuropäischen. Dagegen liegt der Hauptunterschied beider Klimate in den Wintertemperaturen, die in Mitteleuropa mäßig kalt, in Osteuropa dagegen extrem kalt sind. Oder anders ausgedrückt: Die Jahres- und Sommerisothermen beider Gebiete verlaufen im allgemeinen west-östlich (oder südwest-nordöstlich), während die Winterisothermen nord-südlich (oder nordwestlich-südöstlich) verlaufen.

Nun zeigen die Verbreitungsgrenzen zwischen den an Phaeomelanin reichen und den an Phaeomelanin armen Formen der in vorhergehender Uebersicht aufgeführten Formenkreise eine ganz auffällige Uebereinstimmung mit den Winterisothermen ihrer Grenzgebiete. Die phaeomelaninarmen Formen sind nämlich verbreitet in Skandinavien, den russischen Ostseeprovinzen, und sie gehen dann in Rußland auffallend weit nach Süden, während von dort nach Osten bis zur Ostküste Asiens die Südgrenze ihres Verbreitungsgebietes ziemlich parallel mit den Breitengraden läuft; d. h. die Grenzen verlaufen in Europa ungefähr von NW. nach SO., in Asien dagegen von Westen nach Osten, also ganz ähnlich wie die Isothermen der Wintermonate. Wie verblüffend diese Uebereinstimmung sein kann, zeigt die Betrachtung der Isothermenkarten in Bartholomews Physical Atlas. So bildet z. B. die Februarisotherme von 30° F. fast genau die Grenze zwischen den weißbäuchigen und gelbbäuchigen Kleiberformen. Nur beim Formenkreis *Dryobates major* reicht eine der hellbäuchigen Formen an einer Stelle weiter nach Süden als bei den Kleibern und Meisen, indem ihr Verbreitungsgebiet sich südlich bis nach Rumänien erstreckt (*Dr. major candidus* Stres.).

Diese Uebereinstimmung der Formengrenzen mit den Winterisothermen läßt uns denn auch die Ursache für das Schwinden der Phaeomelanine erkennen: Es können nur die Kälteextreme des kontinentalen und arktischen Winters in Betracht kommen. Damit erklärt sich auch die Hellfärbung einerseits der nördlichen, andererseits der östlichen Formen.

Da die Phaeomelanine durch Kälte zum Schwinden gebracht werden und ein Ausfall der Eumelanine erst viel weiter nördlich (resp. östlich) erfolgt als der der Phaeomelanine, so liegt die Annahme nahe, daß für die Rückbildung der Eumelanine die allerextremsten Kältegrade in Betracht kommen. In der Tat sind es die Gebiete der strengsten Winterkälte, in denen die Eumelanine in bedeutendem Grade schwinden: Grönland, das arktische Europa und Amerika, Sibirien, besonders Ostsibirien, und Kamtschatka.

Daß hier die Wirkung der Polarnacht nicht in Frage kommt, beweist das Vorkommen eumelaninärmer Formen in Ostsibirien und Kamtschatka zwischen dem 50. und 60. Breitengrad, sowie die Tendenz zur Hellfärbung bei Hochgebirgsarten der gemäßigten Zone (z. B. Schneehühner, Schneefink, Schneehase, Schneemaus).

Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß auch das geographische Verhalten der Schneehühner dafür spricht, daß ihre winterliche Weißfärbung eine Folge extremer Kältewirkung ist. Das schottische Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus scoticus*), ein Bewohner gemäßigter Gebiete (Schottland, Nord-England, südlich bis Wales, Irland, — im Hohen Venn eingebürgert), legt kein weißes Winterkleid an, eine Tatsache, die schon Gloger als Beweis für die klimatische Verursachung der Weißfärbung anführt. Das schottische Alpenschneehuhn (*Lagopus mutus cinereus* — Berghöhen Schottlands) zeigt nach Hartert im Winterkleid, welches bei der skandinavisch-russischen Form immer rein weiß wird, meist einige dunkle Flecke; „auf den kälteren ostschottischen Höhen soll es häufiger rein weiß werden, als im milderen Westen“. Es ist ferner darauf hinzuweisen, daß nach älteren Angaben die im Schwarzwald um 1750 eingebürgerten, aber Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts wieder ausgestorbenen Schneehühner sich im Winter fast garnicht verfärbt haben sollen. Diese Schneehühner hält Wurm (Neuer Neumann VI) für *Lagopus lagopus scoticus*, Hartert dagegen für *Lagopus mutus helveticus*.

b) Wirkung der Trockenheit.

Der Einfluß der Trockenheit auf die Federmelanine dürfte sich am besten zunächst an Vogelformen Westafrikas untersuchen lassen, da in diesem Gebiet feuchte und mittelfeuchte Küstengegenden in die extremen trockenen Saharagebiete übergehen. Zur Veranschaulichung der Feuchtigkeitsverhältnisse der betr. Gebiete mögen die folgenden Zahlen der relativen Feuchtigkeit nach Hann dienen. Werte für die Niederschlagsmengen kommen ja hier offenbar nicht in Betracht; denn wenn überhaupt verschiedene Färbungen durch verschiedene Feuchtigkeitsgrade hervorgerufen werden können, so kann nur die Luftfeuchtigkeit, deren Höhe mit der Niederschlagsmenge nicht immer in Parallele steht, auf den Organismus des Vogels einen Einfluß ausüben. Besonders die relative Feuchtigkeit aber ist es, die auf den Organismus wirkt und von ihm empfunden wird. Sie „bestimmt in erster Linie die Trockenheit eines Klimas. Die Schnelligkeit der Verdunstung und des Trocknens feuchter Körper, die Transpiration durch die Haut und damit unser Durstgefühl — alles dieses rührt von dem geringen Betrag der relativen Feuchtigkeit her“ (Trauert, 27, S. 86).

M a r o k k o.

	Winter	Frühling	Sommer	Herbst	Jahr
Mogador	79	78	83	82	81%
Casablanca	85	82	84	83	83
Marrakesch	Dez. u. Jan. 66, Juli u. Aug. 47.				

Algerien.

	Winter	Frühling	Sommer	Herbst	Jahr
Algier	64,3	64,8	63,9	67,3	65,5%
El Golea	56	36	25	39	39
Schimmendru	18° 57' N.: Mai—Juni 20.				

Tunesien.

	Winter	Frühling	Sommer	Herbst	Jahr
Tunis	71	63	50	60	61%
Metlaoui	61	46	39	52	50

Tripolis.

Tripolis 65 fast gleichmäÙig das ganze Jahr hindurch.

Bekanntlich zeichnen sich typische Wüstenvögel, z. B. die Gattungen *Alaemon* und *Ammomanes*, durch eine blasse, gelbliche oder rötliche Färbung aus, eine Erscheinung, die wir ja auch bei Wüsten bewohnenden Säugern finden. Es ist ferner bekannt, daß sich eine ganze Anzahl geographischer Formen, die die trockne Wüste bewohnen, von ihren Vertretern in Gegenden mit höherem Luftfeuchtigkeitsgehalt dadurch unterscheiden, daß sie diese typische Wüstenfärbung annehmen.

Beispiele: *Galerida cristata kleinschmidti, macrorhyncha, arenicola*; *Galerida theklae erlangeri, harterti, deichleri, carolinae*; *Chersophilus duponti duponti* und *margaritae*; *Eremophila alpestris flava, atlas, biloha*; *Bubo bubo bubo, ascalaphus, desertorum*; *Athene noctua noctua, glaux, saharae*.

Aus den Färbungsdiagnosen und der geographischen Verbreitung (vgl. Hartert, V. P. F.) obiger Beispiele ergibt sich folgendes: Die blassesten Formen finden sich in den Gebieten der sandigen und peträischen Sahara, dunklere Formen in den algerischen und tunesischen Küstengebieten, die dunkelsten in West- und Nord-Marokko; ferner finden sich in Europa ebenfalls mehr oder weniger dunkle Formen. Vergleichen wir hiermit die obigen Jahreswerte der relativen Feuchtigkeit (abgerundet), so ergibt sich:

Nord- u. West-Marokko	Nord-Algier u. Nord-Tunis	Süd-Algier u. Süd-Tunis
80—85%	60—65%	40%
dunkelste Formen.	blässere Formen.	blässeste Formen.

Mit der Abnahme der relativen Feuchtigkeit erfolgt also eine allmähliche Abblässung der Färbung.

Eine Ausnahme scheint *Bubo ascalaphus* zu machen, der in Marokko nicht, wie man erwarten sollte, in einer dunkleren Form auftritt. Hartert erwähnt sein Vorkommen bei Mogador.

Auf welche Unterschiede in der Melaninpigmentierung lassen sich nun die Färbungsunterschiede zwischen Formen aus feuchten und trockenen Gebieten zurückführen?

Zunächst fällt es auf, daß die Formen feuchter Gebiete viel mehr schwarze Farben im Gefieder haben als die Formen trockener Gegenden, bei denen die schwarzen Farben reduziert und durch bräunliche ersetzt sind. Da wo schwarze und bräunliche Farben als Zeichnung und Grundfarbe in derselben Feder vorhanden sind, zeigt sich demnach eine Reduktion der Zeichnung und eine Ausdehnung der Grundfarbe. Außerdem unterscheiden sich aber die Trockenformen — wenigstens die extremsten — noch dadurch von den normalen, daß die braunen Federstellen merklich blasser sind. Dies Verblässen kann sogar soweit gehen, daß die äußersten Federsäume fast pigmentlos erscheinen. Kleinschmidt, der die Färbung nordwestafrikanischer Haubenlerchen in seiner Bearbeitung des von Flückiger gesammelten Materials eingehend bespricht, stellt diese Verhältnisse in folgender Uebersicht anschaulich dar¹⁾:

	Küstenzone:	zwischen Küste u. Wüste:	Wüste:
Federmitte:	schwarz	graubraun	rötlich
Federsaum:	graubraun	rötlich	weißlich.

Nach Kleinschmidt beruht nun bei den Haubenlerchen die überraschende Uebereinstimmung zwischen dem Gefiederton und der Erdfärbung

erstens auf Beschmutzung des Gefieders mit Staub,
zweitens auf Abstumpfung der Farben durch Sonnenbrand,
drittens auf schwacher Pigmentierung, infolge deren Färbungen auftreten, die sich auch bei dunklen Formen an schwach pigmentierten Körperstellen (z. B. an den äußeren Schwanzfedern) finden,

viertens darauf, daß das feuchte Klima zugleich im Küstengebiet dunklen Humusboden und dunkle Haubenlerchen hervorruft, das trockene Wüstenklima dagegen Sand und sandfarbene albino-ähnliche Lerchen zeitigt.

Wenn wir die ersten beiden Ursachen — Beschmutzung und Ausbleichung des Gefieders —, die ja sekundärer Natur sind, hier unberücksichtigt lassen, so ist es also nach Kleinschmidts Ansicht die durch trockenes Klima hervorgerufene schwächere Pigmentierung, welche die blasse Wüstenfärbung bewirkt.

Es soll nun im Folgenden versucht werden festzustellen, wie sich an Hand des mikroskopischen Bildes und der Lösungsmittel der Melanine die Unterschiede zwischen dunklen Feuchtigkeitsformen und blassen Trockenformen gestalten.

Ich gehe hier zunächst vom Formenkreis *Corvus corax* aus, dessen europäische Formen nur schwarze Pigmente, also Eumelanine, im Gefieder haben. Auch *Corvus corax tingitanus* Irby, der Marokko und Nord-Tunesien bewohnt, ist noch schwarz, von stark glänzendem Gefieder mit dunkler oder sehr dunkler Basis. Dagegen trägt die Form *ruficollis* aus den

¹⁾ Falco 1907 S. 18.

trockenen Gebieten der inneren Sahara die oben angeführten Charaktere der Wüstenformen. Sie ist gekennzeichnet durch einen schokoladenfarbenen Ton im Gefieder, der am Halse und im Nacken am stärksten ist. Nach Hartert ist diese bräunliche Färbung am frisch vermauserten Vogel nicht deutlich und auf sekundäre Ausbleichungen zurückzuführen. Dagegen konnte Geyr v. Schweppenburg¹⁾ feststellen, daß beim alten Vogel die Federn vom Kopf, Hals (bis ziemlich weit auf den Rücken) und Oberbrust schon im ganz frischen Zustand eine vom übrigen Gefieder sich deutlich abhebende bräunliche Färbung besitzen; denn bei einer Anzahl frischer alter Stücke, die er sammelte, sind Brust- und Bauchgefieder hell geschuppt, da jede Feder mit einem helleren bräunlich-grauen Rändchen versehen ist. Auch an 2 ägyptischen Stücken (*ruficollis*), welche Koenig 10 Jahre in Bonn in der Gefangenschaft hielt, erhielt sich dieser bräunliche Gefiederton, eine Tatsache, die übrigens im Gegensatz zu den Experimenten Beebes die vorläufige Persistenz des Formencharakters unter anderen klimatischen Bedingungen erweist.

Die Untersuchung einer bräunlich gesäumten Brustseitenfeder von *C. corax ruficollis* (Februar, Amgid. Coll. Kleinschm., Geyr v. Schweppenburg leg.) und der Vergleich mit einer entsprechenden schwarzen Feder eines russischen *C. corax corax* ergab folgendes:

Die Radii beider Federn enthalten stäbchenförmige schwarzbraune Melaninkörner, die in ihrer Löslichkeit keine Unterschiede zeigen; denn weder die von *corax* noch die von *ruficollis* gingen beim Uebergießen mit 2%iger siedender Natronlauge in Lösung. Wir haben es also bei beiden Formen mit Eumelaninen zu tun; ihr Färbungsunterschied beruht nicht auf qualitativer Verschiedenheit des Pigments. Dagegen ist die Menge des Pigments bei beiden Formen wesentlich verschieden. Schon die Radien der proximalen tiefschwarzen Federstellen enthalten bei *corax* mehr Eumelaninkörner als bei *ruficollis*, ganz auffallend aber ist der Unterschied zwischen dem mikroskopischen Bild der Radien aus dem bräunlichen Randsaum bei *ruficollis* und entsprechenden aus dem schwarzen von *corax*.

Bei *corax* liegen die Eumelaninkörner in dichten Massen bei einander, so daß man an den meisten Stellen die einzelnen Körnchen garnicht erkennen kann; *ruficollis* enthält viel weniger Eumelaninkörner, man kann die Körnchen einzeln im Radius liegen sehen (Abb. V.). Daraus geht also klar hervor, daß der Färbungsunterschied zwischen den normalen und Wüstenformen von *Corvus corax* auf quantitativen Verschiedenheiten der Eumelaninbildung beruht. Wenn man nun ferner berücksichtigt, daß das Gefieder von *ruficollis* kurzstrahlig, das

¹⁾ Journ. f. Orn. 1918 S. 145.

von *corax* dagegen langstrahlig ist, daß sich andererseits die Wüstenformen von dem ebenfalls kurzstrahligen marokkanischen *tingitanus* auch durch hellere Federbasis unterscheiden, so dürften doch die quantitativen Unterschiede in der Pigmentierung recht erheblich sein.

Gleichzeitig ergibt sich hieraus eine Bestätigung der Angabe Geyrs, wonach die Braunfärbung der Wüstenraben nicht sekundär durch Ausbleichen entsteht; denn durch Ausbleichung kann wohl die Farbe und Löslichkeit der Pigmentkörner verändert werden, nicht aber ihre Menge. Immerhin könnte sich aber bei schwach pigmentierten Federn eine Ausbleichung für das Auge leichter bemerkbar machen, als bei stark pigmentierten; denn auch die durch Ausbleichen brauner gewordenen Melaninkörner werden noch eine schwärzliche Farbe hervorrufen, wenn sie in dichten Massen beisammenliegen, ihre hellere Farbe wird umso vollkommener zur Geltung kommen, je diffuser sie verteilt liegen.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Corvus corax* finden sich beim Formenkreis *Parus atricapillus*, dessen das nordchinesische Trockengebiet bewohnenden Formen (*stötzneri* und *affinis*) von den übrigen Formen des Formenkreises durch graubräunliche anstatt schwarze Kopfplatte abweichen. Auch hier zeigt das mikroskopische Bild, daß es sich nur um quantitative Unterschiede in der Pigmentierung handelt: Bei den Formen mit schwarzer Kopfplatte sind Rami und Radii mit dichten Massen schwarzer Eumelaninkörper angefüllt. Bei *stötzneri* dagegen ist die Pigmentierung von Rami und Radii viel schwächer; besonders in den Rami ist jedes einzelne Korn sichtbar. In diesen Fällen entsteht also ein bräunlicher Gefiederton durch Verringerung der Anzahl der Eumelaninkörner.

Eine ähnliche Erscheinung läßt sich auch bei den nordafrikanischen Formen von *Lanius excubitor* feststellen, nur mit dem Unterschied, daß hier die Verringerung des Eumelanins keine bräunliche, sondern eine heller graue Färbung zustande bringt. Die nordwestafrikanische Küstenform (*L. excubitor algeriensis*) hat dunkelgraue Rückenfarbe, die Form *elegans*, die das saharische Trockengebiet südlich der Atlaskette bewohnt, ist heller grau. Die mikroskopische Untersuchung der Rückenfedern ergibt, daß sie durch Eumelanin gefärbt sind. Die Menge der Pigmentkörner aber ist bei *L. excubitor algeriensis* viel größer als bei *elegans*. Bei beiden Formen sind die Rami und proximalen Teile der Radii unpigmentiert, in den distalen Teilen der Radii liegen dichte Massen von Eumelaninkörnern. Der unpigmentierte proximale Teil der Radii nimmt nun bei *algeriensis* ungefähr $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{8}$ der ganzen Länge des Radius ein, während er bei *elegans* ungefähr die Hälfte bis $\frac{2}{8}$ umfaßt. (Außerdem ist bei *elegans* die schwarze Zeichnung der Flügel- und Schwanzfedern bedeutend reduziert.) Dieser Fall ist von besonderem Interesse; denn er

zeigt, daß der Einfluß der Trockenheit hier dieselbe Wirkung hervorruft wie auf schwarze Federn, nämlich eine Verminderung des Eumelanins; das Färbungsergebnis aber ist nicht dasselbe, da bei schwarzen Federn eine Bräunung eintritt, die vielleicht als Anpassungserscheinung an die Umgebung gedeutet werden könnte, während bei der hellgrauen Rückenfärbung von *L. excubitor elegans* von einer besseren Anpassung als bei den dunkler grauen Formen wohl kaum die Rede sein kann.

Vorstehend behandelte Arten enthalten nur Eumelanin in den betreffenden Gefiederstellen; der Einfluß der Trockenheit auf diese äußert sich also in einer Verringerung der Eumelanmenge.

Um nun auch die Wirkung des trockenen Klimas auf die Phaeomelanine kennen zu lernen, wurden Arten, die sowohl Eumelanin wie Phaeomelanin bilden, untersucht. Es handelt sich dabei um die auf S. 482 aufgeführten Formen, von deren Mehrzahl ich auch Federn auf das mikroskopische Bild und die Löslichkeit ihrer Pigmente untersuchen konnte. Es zeigte sich, daß die Verteilung und das gegenseitige Mengenverhältnis beider Melaninarten bei den Wüstenformen ganz verschieden ist von den Formen aus feuchten Gebieten. Im einzelnen ergaben sich folgende Verhältnisse, wenn entsprechende Rami und Radii mit einander verglichen wurden:

Galerida cristata

(Mitteleuropa).

Distale Radii: Ungefähr zur Hälfte schwarz, von dort an proximalwärts im Radius bräunliche, immer heller werdende Körner; ein kleiner Teil an der Basis pigmentfrei.

Mittlere Radii: Schwarze Körner nehmen distalwärts $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ des Radius ein, die Zone der gelbbraunlichen Körner ist weniger ausgedehnt, ebenso die pigmentfreie Basis.

Proximale Radii: Radii enthalten nur schwarzbraune, stäbchenförmige Körner.

G. arenicola

(Alger. Sahara).

Ungefähr die Hälfte des Radius mit schwach bräunlichen bis farblosen Körnern; die proximale Hälfte unpigmentiert.

Radii enthalten rostbraune, runde Pigmentkörner, die proximalwärts am hellsten, distalwärts am dunkelsten erscheinen.

Radii enthalten nur schwarzbraune, stäbchenförmige Körner, aber in geringerer Anzahl als bei *cristata*.

Ganz ähnlich verhalten sich die beiden Formen des ebenfalls zu den Alaudiden gehörigen *Chersophilus* zu einander, nur daß die (in der Färbung bereits der *Galerida macrorhyncha* entsprechende) Form *duponti* von Nord-Algerien und Nord-Tunesien mehr Phaeomelanine enthält als *Galerida cristata*. Die saharische Form *margaritae* zeigt gegenüber *duponti* eine viel bedeutendere Ausdehnung der Phaeomelanine an den proximalen

Teilen der Radien, die in den oberen und mittleren Radien zu einer Verdrängung des Eumelanins führen kann. Die Phaeomelanine sind bei *Ch. duponti* rotbraun, bei *margaritae* gelblich braun bis farblos. Die Phaeomelaninkörner sind bei *duponti* oft größer, es finden sich sogar verhältnismäßig sehr große rundlich schollenförmige Körner neben kleinen runden. Bei *margaritae* sind die Phaeomelaninkörner außerordentlich klein, sie liegen an der Grenze der Sichtbarkeit; die Schollen fehlen ganz.

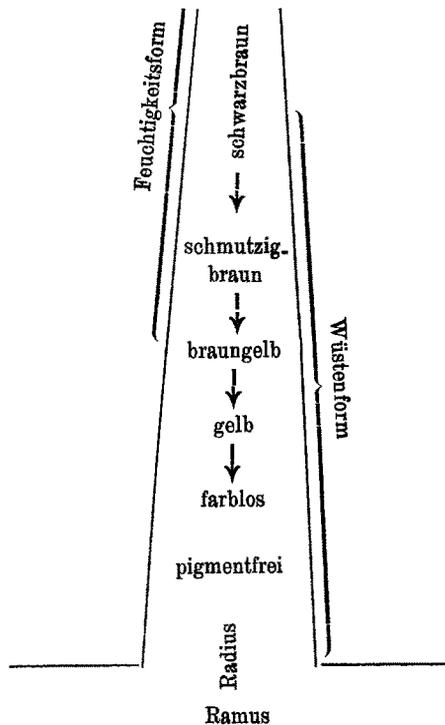
Bei *Athene n. noctua* enthalten die oberen Radien von der Spitze bis zur Basis nur stäbchenförmige Eumelaninkörner. Weiter nach der Basis des Ramus zu treten an den proximalen Stellen der Radien rundliche, braungelbliche Körnchen von Phaeomelanin auf. Doch sind diese Körnchen so dunkel, daß man sie auch als Uebergangsformen zwischen Eumelanin und Phaeomelanin ansehen könnte. Sie nehmen nur ungefähr den zehnten Teil der Radien ein. An der Basis der Radien finden sich oft in geringer Anzahl farblose Körner. Die Spitzen der Radii werden stets von Eumelaninkörnern eingenommen. Die knötchenförmigen Pigmentanhäufungen der proximalen Radii enthalten mit wenigen Ausnahmen Melaninkörner. Diejenigen Radien, die sich an der Bildung der weißen Federflecke beteiligen, sind natürlich pigmentfrei.

Bei *Athene n. saharae* dagegen enthalten sämtliche Radien — auch die distalen — in ihrem proximalen Teil eine große Menge runder Phaeomelaninkörner, die die Hälfte bis zu $\frac{2}{3}$ des Radius einnehmen. Der distale Rest wird von Eumelaninkörnern ausgefüllt, deren Menge also ganz bedeutend geringer ist als bei *A. n. noctua*. Die Farbe des Phaeomelanins ist bei *saharae* heller als bei *noctua*. An den proximalen Teilen der Radien finden sich sehr helle bis farblose Körner. Die knötchenförmigen Pigmentanhäufungen der proximalen Radii enthalten sämtlich Phaeomelaninkörner.

Von den mikroskopisch untersuchten Formen wurden ferner einzelne Rami mit siedender 2%iger Natronlauge übergossen und ca. 2 Stunden in der Lösung gelassen. Wie zu erwarten war, blieben die länglichen, schwarzbraunen Eumelaninkörner unverändert, während alle übrigen (rotbraune bis farblose Phaeomelaninkörner) in Lösung gingen. Da bei den Wüstenformen die Phaeomelanine überwiegen, wurden deren Federteile durch die Lauge viel mehr entpigmentiert als die der Vergleichsformen aus feuchteren Gebieten. So ließen sich schon mit bloßem Auge Unterschiede zwischen behandelten und unbehandelten Rami von *Galerida arenicola* feststellen (erstere erschienen bedeutend heller), während sich die Pigmentierungsunterschiede zwischen behandelten und unbehandelten Ramii von *G. cristata* nur mikroskopisch nachweisen ließen.

Wie wir sehen, ist der Unterschied zwischen Formen aus feuchten und trockenen Gebieten aller oben behandelten Arten

der gleiche: Die Eumelanine sind bei Trockenformen an Menge zurückgegangen, und auf ihre Kosten hat eine Vermehrung der Phaeomelanine stattgefunden, von denen wiederum die hellsten Phasen am meisten bevorzugt werden. Außerdem sind die Trockenformen schwächer pigmentiert: die distalen Radii können in extremen Fällen pigmentlos sein. Da wir kontinuierliche Uebergänge zwischen schwarzbraunen und farblosen Körnern finden, lassen sich nun die Pigmentierungsverhältnisse der Radien schematisch ungefähr folgendermassen darstellen:



Es zeigt sich also, daß bei den Wüstenformen eine Verschiebung der Radienzeichnung nach der helleren Seite der Farbstoffreihe zu stattfindet.

Diese qualitative Aenderung in der Pigmentierung, welche die Wüstenformen gegenüber solchen aus feuchten Gebieten aufweisen, erinnert sehr an die Veränderung, die ich durch Oxydation mit Chlor und Wasserstoffsperoxyd an Federmelaninen erzielen konnte, nämlich eine Umwandlung der schwarzen, schwer löslichen Eumelanine in braune und gelbliche leichter lösliche

Verbindungen und eine weitere Ausbleichung der Phaeomelanine. Sollten diese durch Oxydation der Eumelanine künstlich erhaltenen Verbindungen mit den Phaeomelaninen chemisch identisch sein, also die Phaeomelanine Oxydationsprodukte der Eumelanine darstellen, so ließe sich die blassere Wüstenfärbung vielleicht dadurch erklären, daß infolge der extremen Trockenheit eine Steigerung der Oxydationsprozesse im Organismus des Vogels zustande käme. Es ließe sich denken, daß die geringe relative Feuchtigkeit, die ja auf die Transpiration fördernd wirkt, auch die Oxydationsprozesse intensiver gestaltet,¹⁾ sodafs bei Bildung der Pigmente eine Bevorzugung der hochoxydierten Phaeomelanine stattfinden würde.

Es ist bemerkenswert, daß, wenn tatsächlich die Phaeomelanine Oxydationsprodukte der Eumelanine sind, die sekundäre Ausbleichung der fertigen Federpigmente durch die oxydierende Wirkung der Sonnenstrahlen nichts anderes wäre als eine Fortsetzung der primären, entwicklungsgeschichtlich verursachten Oxydationsprozesse.

Obiger Erklärungsversuch für die Entstehung fahlbräunlicher Färbungscharaktere bezieht sich zunächst nur auf die qualitativen Unterschiede der Melanine, also auf Gefiederstellen, bei denen sich beide Melanine dicht neben einander finden. Dagegen lassen sich die Veränderungen an Gefiederpartien, die nur Eumelanin enthalten, und denen offenbar die Fähigkeit, Phaeomelanin zu bilden, überhaupt fehlt, nicht auf diese Weise erklären. Wie wir gesehen haben, ist die hellere Färbung ursprünglich schwarzer oder grauer Körperstellen (*Corvus corax*, *Lanius excubitor*, *Parus atricapillus*) nicht auf qualitative, sondern auf quantitative Unterschiede zurückzuführen. Wir dürfen also annehmen, daß durch die Wirkung des trockenen Klimas auch die Menge des überhaupt gebildeten Pigments herabgesetzt wird. Zu dieser Annahme stimmen auch die obigen Befunde an Arten, die beide Melanine nebeneinander enthalten, und die in trockenen Gebieten Formen bilden, die nicht nur qualitativ verschieden, sondern auch schwächer pigmentiert sind. (S. 486/87.)

Nachdem ich bisher fast ausschließlich Formen aus den heißen Trockengebieten der Sahara behandelt habe, will ich nun noch kurz auf die Färbungscharaktere von Formen aus den Trockengebieten Asiens eingehen. Beiden Gebieten sind gemeinsam der geringe Betrag der Luftfeuchtigkeit und die hohen Sommertemperaturen; sie unterscheiden sich in den Temperaturen des Winters, die in den trockenen Gebieten Zentralasiens im Gegensatz zu denen Afrikas teilweise extrem niedrig sind.

Daß auch viele Vogelformen dieser asiatischen Gebiete sich von ihren Vertretern in feuchten Gegenden durch eine typische,

¹⁾ Natürlich könnte es sich hier nur um eine tiefgehende Veränderung im Chemismus des ganzen Organismus handeln.

blasse Wüstenfärbung unterscheiden, ist genügend bekannt. Von der großen Anzahl dieser Formen seien nur folgende erwähnt: *Petronia petronia intermedia* Hart., *Passer montanus dilutus* Richm., *Emberisa calandra buturlini* Joh., *Ammomanes phoenicura sarudnyi* Hart., *Galerida cristata magna* Hume und *ivanowi* Loudon, *Eremophila alpestris przewalskii* (Bianchi), *albigula* (Bp.) und *teleschowi* (Przew.), *Troglodytes troglodytes pallidus* Hume, *Bubo bubo turcomanus* (Eversm.), *Athene noctua bactriana* Hutt.

Wie für die afrikanischen Wüstenformen, so ist auch für die asiatischen eine Reduktion der schwarzen Zeichnung und Ausbreitung der bräunlichen Grundfarbe, also eine Abnahme der Eumelanine und Vermehrung der Phaeomelanine charakteristisch. Es besteht aber, allgemein betrachtet, doch ein typischer Unterschied zwischen den Formen beider Trockengebiete: Der Farbton der Grundfarbe ist im allgemeinen bei den Asiaten mehr grau, bei den Afrikanern dagegen mehr fahl roströtlich. Die Unterschiede lassen sich in Worten vielleicht am besten dadurch ausdrücken, daß man den Farbton, zu dem die Grundfarbe zu neigen pflegt, bei den asiatischen Wüstenformen mit „licht“ oder „blafs“, bei den afrikanischen mit „fahl“ bezeichnet.

Die mikroskopische Untersuchung einzelner Rami von *Athene noctua bactriana* ergab folgendes: Die distalen Radii enthalten an der Spitze zu ca. zwei Dritteln ihrer Länge schwarzbraune Eumelanine, im basalen Drittel schmutzig braungelbe Phaeomelanine. Poximalwärts dehnt sich dann die basale Phaeomelaninzone weiter aus, erreicht aber nicht die Ausdehnung wie bei *Athene saharae*, auch erreichen die Phaeomelaninkörner bei *bactriana* nicht so helle, rein rötlichgelbe Extreme wie bei *saharae* (vgl. hierzu die Beschreibungen der Radien von *noctua* und *saharae* S. 487).

Es hat den Anschein, als ob der Umbildungsprozess der Eumelanine in Phaeomelanine bei saharischen Wüstenformen weiter fortgeschritten wäre als bei asiatischen. Dies würde sich auch mit der oben gegebenen Erklärung in Einklang bringen lassen, wonach bei erhöhter Transpiration eine Steigerung der Oxydationstätigkeit des Organismus und dadurch eine erheblichere Phaeomelaninbildung stattfinden könnte. Denn offenbar ist die Transpiration stärker in Gegenden mit ständig hohen Temperaturen als in Gegenden, die bei ebenfalls geringer Feuchtigkeit während eines Teils des Jahres extrem niedere Temperaturen haben. Zwar kommen auch in den heißen Saharagebieten niedere Nachttemperaturen vor; diese treten aber ebenfalls in den asiatischen Trockengebieten auf. Die mittleren Jahrestemperaturen beider Gegenden dagegen unterscheiden sich um mehr als 10°.

Wenn sich Formen extrem trockener Gebiete von ihren Vertretern in Gebieten mit höherer Feuchtigkeit durch eine Reduktion des Eumelanins auszeichnen, so dürfte es verständlich sein, wenn umgekehrt in Gebieten mit besonders hohem Feuchtigkeitsgehalt auch besonders stark mit Eumelanin pigmentierte Formen auftreten. Auf diese Weise dürfte die allen ornithologischen Systematikern sattsam bekannte Tatsache zu erklären sein, daß feuchte Gebiete (z. B. Himalaya, Ostindien, Japan, Großbritannien, Korsika und Sardinien¹⁾) sich durch einen auffallenden Reichtum an dunklen Formen auszeichnen. Sicherlich ist es aber nicht allein die hohe Luftfeuchtigkeit, sondern es sind auch bestimmte Temperaturfaktoren — hohe Temperaturen oder das Fehlen extremer Kältegrade —, die in den genannten Gegenden eine Vermehrung der Melanine begünstigen.

II. Die Lipochrome.

a) Bemerkungen über die Löslichkeit.

Im Gegensatz zu den Melaninen treten die Lipochrome — die Pigmente intensiv roter und gelber Federn — nicht in Gestalt von Körnchen, sondern in diffuser Form auf; die Keratinmasse der Feder wird von ihnen gewissermaßen imprägniert. Sie sind löslich in Alkohol, Aether, Chloroform und Schwefelkohlenstoff und färben sich mit conc. Schwefelsäure blau (Lipocyanreaktion).

Die Extraktion der Lipochrome gelang mir leicht durch die schon von Krukenberg (15, 16) angewandte Methode: Die Federn wurden zunächst bis zum Zerfall in Natronlauge gekocht, dann ausgewaschen und mit den Lösungsmitteln übergossen. Dabei gingen die Lipochrome schon im kalten Alkohol in Lösung. Das Pigment roter Federn (Zoonerythrin) ergab eine blafs weinrote, dasjenige gelber Federn (Zooxanthin) eine intensiv gelbe Lösung. Bemerkenswert ist, daß ich im Gegensatz zu Krukenberg stets klare Zooxanthinlösungen erhielt; d. h. der Farbstoff schwamm nicht, wie von Krukenberg bei *Euphonia nigrifrons* festgestellt, gleich einer Fettschicht auf dem Alkohol.

Es zeigte sich ferner, daß schon bei der Vorbehandlung der Federn mit siedender Natronlauge ein Teil des Pigments in der Lauge gelöst wurde, sodaß es möglich war, durch starkes Kochen von gelben Federn eine intensiv gelb gefärbte alkalische Zooxanthinlösung, durch Kochen roter Federn eine blafs rötliche alkalische Zoonerythrinlösung zu erzielen. Die Lipochrome der Federn sind also außer in den Narcotica auch in Alkalien löslich.

Der Grad der Alkalilöslichkeit kann aber selbst bei gleichgefärbten Lipochromen bei verschiedenen Spezies ein verschiedener

¹⁾ vgl. Kleinschmidt, Falco 1906 S. 71.

sein. So ging beim Kochen mit 2% iger Natronlauge das Zoonerythrin gelber Federn von *Ramphastos discolorus* schwerer in Lösung als das von *Icterus sp.*, d. h. es bedurfte längeren Kochens, um ersteres zu lösen. Das Zoonerythrin roter Federn von *Ramphastos discolorus* ist in 2% iger Natronlauge unlöslich, dagegen in 35% iger Natronlauge leicht löslich, während das von *Plegadis ruber* in 2% iger Natronlauge löslich ist. Es wäre möglich, daß diese Löslichkeitsunterschiede auf verschiedene Widerstandsfähigkeit der Hornsubstanz zurückzuführen sind; aber andererseits stimmt die verschiedene Löslichkeit gleichgefärbter Lipochrome in gewisser Hinsicht mit den Befunden K r u k e n b e r g s überein, daß gleichgefärbte Lipochrome verschiedene Absorptionsspektren aufweisen können (K r u k e n b e r g s Zoofulvin, Picofulvin, Psittacofulvin etc.). Ich halte es daher für ratsam, nicht von Zoonerythrin und Zoonerythrin schlechthin zu sprechen, sondern von einer Gruppe der Zoonerythrine und Zoonerythrine.

b) Verhalten gegen klimatische Einflüsse.

1. Beständigkeit der Lipochrome gegen Kälteextreme.

Während wir bei der Untersuchung über das Verhalten der Melanine gegenüber klimatischen Einflüssen von den bekannten Tatsachen ausgehen konnten, daß die Vögel im Norden eine Tendenz zur Hellfärbung, in Wüstengebieten dagegen zum Ablassen zeigen, und die Untersuchung sich hauptsächlich darauf erstreckte, festzustellen, wie diese Veränderungen im einzelnen zustande kommen, ist es bei den Lipochromen nicht so leicht, auch nur annähernd von vornherein anzugeben, wie sie sich gegenüber klimatischen Einwirkungen verhalten. Der einzige, der m. W. die Frage angeschnitten hat, ist Haecker (9, S. 131):

„Manche Reihen, wie z. B. die nordwestafrikanische Ultramarinmeise (*Parus ultramarinus*), die europäische Blaumeise (*P. coeruleus*) und die nordosteuropäische Lasurmeise (*P. cyanus*), scheinen ferner darauf hinzuweisen, daß die gelben Lipochrome durch das nordische Klima noch rascher als die echten Melanine und die Melanoproteide zurückgebildet werden. Andererseits deutet manches darauf hin, daß das charakteristische Karminrot nordischer Finken (*Loxia*, *Pinicola*, *Carpodacus*, *Acanthis*) mindestens ebenso standhaft ist, wie die Melaninfarben. Ein schönes Beispiel bildet die sibirische Form des Birkenzeisigs (*Acanthis linaria*) mit braunen Schaftflecken und blaßrosafarbigem Brustfleck auf beinahe weißer Grundlage.“

Nun kann man aber nicht *Parus ultramarinus*, *coeruleus* und *cyanus*, was die Gelbfärbung betrifft, in eine Reihe stellen; denn die Farbenabstufung entspricht nicht der geographischen Verbreitung: bei *P. ultramarinus* ist die Gelbfärbung sehr matt, bei *coeruleus* intensiv, und *cyanus* besitzt keine gelben Farben.

Außerdem dürfen die Gruppen der Blau- und Lasurmeisen nur mit äußerster Vorsicht mit einander verglichen werden; denn wenn man sie auch noch zu demselben Formenkreis rechnen kann (was Hartert nicht tut), so sind sie doch morphologisch und biologisch recht verschieden, sie gehen auch nicht kontinuierlich in einander über, scheinen vielmehr teilweise neben einander vorzukommen und sich zu verbastardieren. Diese großen Unterschiede zwischen beiden Gruppen dürften sicherlich auf Einflüsse zurückzuführen sein, die wir heute nicht mehr mit Sicherheit übersehen können. Dasselbe gilt auch von *Emberiza citrinella* und *leucocephalus*, von denen die erstere gelbe Farben im Gefieder hat, die letztere nicht.

Es soll nun zunächst untersucht werden, wie weit nach Norden überhaupt Formen mit Lipochromen vorkommen, und ob sich hierbei schon ein verschiedenes Verhalten der Zoonerithine gegenüber den Zoonerythrin feststellen läßt.

Für den höchsten Norden kommen nur Singvögel als lipochromführende Arten in Betracht, da Raubvögel und Wasservögel keine gelben und roten Lipochrome im Gefieder haben¹⁾ und die Spechte nicht über die Baumgrenze hinaus nördlich gehen.

Auf Spitzbergen finden sich noch keine sicheren Brutvögel mit Lipochromen. Der einzige dort brütende Singvogel ist *Plectrophenax nivalis*; regelmäßiges Brüten von Leinzeisigen ist nicht erwiesen. Auf der Samojeden-Halbinsel brüten nach B. Shitkow²⁾ 8 Singvogelarten, davon 3 mit Lipochromen: *Acanthis linaria* mit Zoonerythrin, *Eremophila alpestris* und *Motacilla citreola* mit Zoonerithin. Letztere Art ist als ausgesprochener Zugvogel auszuschalten. *Acanthis linaria* und *Eremophila alpestris* sind ferner die einzigen auf Grönland brütenden Arten mit Lipochromen im Gefieder. *Bombycilla garrulus*, eine ausgesprochen arktische Spezies, deren Brutgebiet in Europa südlich etwa bis zum 65. Breitengrade reicht, besitzt sowohl Zoonerithin wie Zoonerythrin. Es ist bemerkenswert, daß eine südlichere Form des Seidenschwanzes (*Bombycilla garrulus japonica*), die das Ussurigebiet bewohnt, reicher an Zoonerythrin ist; sie unterscheidet sich nach Hartert von *garrulus* hauptsächlich durch die geranium-rote statt gelbe Schwanzspitze, blutrot verwaschene Unterschwanzdecken, blutroten Querstreifen am Oberflügel, mattgelbe Mitte des Unterkörpers. Hier erfährt also, entgegen Haekers Annahme, im höchsten Norden das Zoonerythrin eine stärkere Rückbildung als das Zoonerithin.

Es kommen demnach Arten mit roten und gelben Lipochromen erheblich weit nordwärts vor. Das Vorkommen einer

¹⁾ Dagegen in der Wachshaut und der Hornbedeckung des Schnabels und der Füße das leicht lösliche, lichtempfindliche Coriosulfurin!

²⁾ zit. nach Grote.

verhältnismäßig großen Anzahl rot pigmentierter Arten (*Loxia*, *Pinicola*, *Carpodacus*) im Norden findet meiner Ansicht nach seine Erklärung darin, daß gerade die als Körnerfresser für den Aufenthalt im Norden besonders prädestinierten Fringilliden von vorn herein viele Arten mit Zoonerythrin aufweisen.

Um eine genauere Vorstellung über die Einwirkungsmöglichkeit bestimmter klimatischer Faktoren auf die Lipochrome zu bekommen, ist es wiederum notwendig, innerhalb der verschiedenen Formenkreise die einzelnen Formen auf die Intensität ihrer Lipochrome zu prüfen.

2. Allgemeines Verhalten der Zoonanthine.

Beispiele: *Picus viridis innominatus*; Formenkreis *Picus canus*; *Chloris chloris aurantiiventris*; *Petronia petronia barbara*; *Emberiza citrinella erythrogegens*; Formenkreis *Eremophila alpestris*; Formenkreis *Parus maior*; Formenkreis *Parus coeruleus* und *canus*; *Parus ater ledouci*; *Regulus regulus tristis*.

Nur bei wenigen Formen läßt sich in kalten Gebieten ein Ausfall (in folgender Zusammenstellung mit * bezeichnet) oder eine Verminderung der Zoonanthine feststellen:

- | | |
|--|--|
| *) <i>Parus cyanus cyanus</i> | } gegenüber <i>flavirostris</i> und <i>beresovskii</i> . |
| *) " " <i>tianschanicus</i> | |
| <i>Emberiza citrinella erythrogegens</i> | gegenüber <i>citrinella</i> und <i>sylvestris</i> . |
| <i>Eremophila alpestris alpestris</i> | } gegenüber südlicheren nord-amerikanischen Formen. |
| " " <i>hoyti</i> | |
| *) " " <i>arctica</i> | |
| <i>Picus canus yessoensis</i> | gegenüber <i>canus</i> und den chinesischen Formen. |

Etwas häufiger läßt sich eine Zunahme in der Intensität der Gelbfärbung bei den südlichsten Formen zoonanthinführender Formenkreise feststellen. In folgenden Fällen sind die Formen warmer Gebiete intensiver gefärbt als die gemäßigter Gebiete: *Parus major excelsus* gegenüber allen übrigen Formen.

" " *commixtus* gegenüber *minor*.
Chloris chloris aurantiiventris gegenüber *chloris*.
 Formen des südlichen Nordamerikas } gegenüber den nördlicheren
 von *Eremophila alpestris*¹⁾ } Formen.
 Südostasiatische Formen von *Picus canus* gegenüber den übrigen.
 (*Parus ater ledouci*²⁾ gegenüber den übrigen.)

¹⁾ z. B. *oaxacae* Nelson Süd Mexiko.

²⁾ Ob die Gelbfärbung bei *Parus ater ledouci* auf klimatische Einwirkung zurückführbar ist, erscheint mir nicht sicher; es könnte sich auch, da auch die Jugendkleider der übrigen *ater*-Formen Zoonanthin enthalten, um eine primitive Form handeln.

In einigen Fällen aber finden wir in denselben warmen Gebieten die entgegengesetzte Erscheinung, nämlich ein Abblassen der Zooxanthine, so in Nordwest-Afrika den blafsgelben *Parus ultramarinus* und in Korsika die blafsgelben *Parus major corsus* und *Parus coeruleus ogliastrae*.

Formen, die im Gegensatz zu ihren Vertretern in feuchten Gebieten überhaupt nicht (mit * bezeichnet) oder schwächer mit Zooxanthin pigmentiert sind, finden sich in folgenden Trockengebieten:

Sahara: *Petronia petronia barbara*.

*) *Eremophila alpestris bilopha*.

Persien und Palaestina:

Parus major blanfordi.

Parus coeruleus persicus.

Eremophila alpestris bicornis.

Innerasiatische Trockengebiete:

*) *Parus major bokhariensis*.

*) „ „ *caschmirensis*.

„ „ *intermedius*.

Regulus regulus tristris.

Picus viridis innominatus.

*) *Eremophila alpestris brandti*.

*) „ „ *montana*.

*) „ „ *diluta*.

*) „ „ *przewalskii*.

*) „ „ *teleschowi*.¹⁾

Danach scheint die Trockenheit besonders hemmend auf die Zooxanthinbildung zu wirken und zwar auf jeden Fall stärker als Kälte; denn bei den paläarktischen Formen von *Eremophila alpestris* enthalten gerade die hochnordischen Formen Zooxanthin, während es den südlichen Wüstenformen fehlt.

3. Allgemeines Verhalten der Zoonerythrine.

Unter allen Federpigmenten scheinen die Zoonerythrine am wenigsten zur geographischen Variation zu neigen, und die betreffenden Unterschiede der Formen sind meistens sehr schwach. Das erschwert aber die Untersuchung ganz bedeutend; denn die Intensität der Rotfärbung wechselt auch nach dem Alter des Individuums, insofern alte Vögel im allgemeinen intensiver rot

¹⁾ Allerdings bewohnen die lipochromlosen Formen *longirostris* und *khamensis* anscheinend auch feuchte Gebiete; das ließe sich vielleicht dadurch erklären, daß diese Formen erst spät aus der Wüste ins Gebirge eingewandert sind oder in der Wüste überhaupt die Fähigkeit, Lipochrome zu bilden, verloren haben.

gefärbt sind als junge, und nach der Jahreszeit, insofern das Rot bei manchen Arten im frisch vermauserten Kleid am blasesten ist, mit zunehmender Abnutzung des Gefieders aber intensiver wird.

Schließlich läßt auch die Beschreibung der Färbung nicht immer einen Schluß auf die Menge des in der Feder enthaltenen Pigments zu; denn ein helles, durch geringere Pigmentmenge verursachtes Rot kann u. U. „lebhafter“ erscheinen als ein dunkles, tiefes, durch stärkere Pigmentierung hervorgerufenes. Die Formen der Kreuzschnäbel wurden im Folgenden nicht berücksichtigt, da ihr Pigment kein intensiv rotes, sondern mehr oder weniger rotgelbes ist, das eine besondere Pigmentart (vielleicht eine Uebergangsform zwischen Zoonerythrin und Zooxanthin?) oder eine Mischung zwischen Zoonerythrin und Zooxanthin darstellen könnte.

Beim Formenkreis *Dryobates major* lassen sich wegen seiner weiten Verbreitung die Unterschiede in der Intensität der Rotfärbung besonders gut feststellen. Das hellste Rot besitzen nach persönlicher Mitteilung von Herrn Pastor Kleinschmidt die sibirischen Stücke (*brevirostris*) (daher Hartert's Bezeichnung „besonders lebhaft“). Nach Süden zu nimmt das Rot mit steigender Wärme zu und erreicht seine größte Intensität und Extensität in Nordafrika, wo es sich sogar über die Kropfgegend ausbreitet, und auf den Canaren. Allerdings soll sich die neuerdings beschriebene italienische Form (*italiae* Stres.) durch durchschnittlich blasseres Rot der Unterseite von den mittel- und nordeuropäischen Formen unterscheiden.

Auch beim Formenkreis *Dryobates medius* läßt sich eine Zunahme der Rotfärbung in warmen Gebieten (östliches Mittelmeergebiet, Kaukasus) feststellen.

Das durchschnittlich hellere Rot des englischen Stieglitzes ist ohne Parallele bei anderen englischen Formen.¹⁾ Im übrigen ist eine Variabilität des Rot (und des Gelb) bei diesem Formenkreis nicht nachweisbar.²⁾

Bei *Acanthis cannabina* findet sich eine Veränderung des Rot — nämlich Abschwächung — nur im westasiatischen Trockengebiet. Herr Dr. Baath, dem große Serien aus Turkestan (*merzbacheri* Schalov) durch die Hände gingen, bestätigte mir die auffallend blasse rote Brustfärbung dieser Vögel.

Ebenfalls in diesen Trockengebieten wird das Rot von *Acanthis flavirostris* blasser.

¹⁾ Die Form *Loxia curvirostra anglica*, der Hartert ein matteres Rot zuschreibt, zieht er selbst (13, S. XX) wieder ein.

²⁾ Ueber diese und die folgende Art vgl. auch v. Jordans 15, S. 76 u. 78.

Das Rot der Leinzeisige nimmt vom Alpengebiet bis Lapp-land und Finnland nicht an Intensität ab. Erst an der Nordspitze Skandinaviens und in den kältesten Teilen von Nordrussland, Sibirien und Nordamerika wird es blasser; die am schwächsten rot pigmentierte Form (*hornemanni*) wohnt in Grönland, das allerdings auch noch von einer etwas intensiver pigmentierten Form (*rostratus*) bewohnt wird.

Kalte (Sibirien) und trockene (Turkestan) Gegenden sind es ferner, in denen die blasseste Form des Meisengimpels (*Uragus sibiricus*) wohnt.

Die Variation der Rotfärbung von *Pyrrhula pyrrhula* einzig und allein auf klimatische Einflüsse zurückführen zu wollen, erscheint mir zu gewagt; denn bei keinem anderen Formenkreis finden wir in bestimmten Gebieten einen völligen Ausfall der Zoonerythrinpigmentierung. Die beiden Defektformen bewohnen außerdem gerade entgegengesetzte Gebiete des Formenkreisareals: nördliches Centralasien (*cassini*) und Azoren (*murina*, nur mit Spuren von Rot). Ich möchte beide Formen als altertümliche Reliktenformen auffassen, deren Verbreitung eine Parellele findet in der des Formenkreises *Cyanopica cyanus* (Ostasien und Spanien). Die Formen *griseiventris* und *kurilensis* dürften zufolge ihrer starken individuellen Variation als Mischformen zwischen *cassini* und *kamtschatica* (oder *pyrrhula*) aufzufassen sein.

Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß klimatische Wirkungen die Ursache für die Bewahrung des primitiven Charakters bei der Form *cassini* waren; bei *murina* dürfte eine Ursache in der insulären Abgeschlossenheit des Wohngebietes zu suchen sein. Die Angaben Harteerts über Unterschiede in der Rotfärbung zwischen den Formen *pyrrhula* und *europaea* sind nach Stresemann (26) nicht stichhaltig. An dem Material der Kleinschmidtschen Sammlung läßt sich jedoch ebenfalls ein ganz minimaler Unterschied feststellen, indem *europaea* zu etwas intensiver roten Extremen zu neigen scheint als *pyrrhula*. So bietet uns gerade der intensiv rot gefärbte Gimpel wenig sichere Handhaben zur Beurteilung etwaiger klimatischer Einflüsse auf die Zoonerythrinbildung.

Bei *Carpodacus erythrinus* ist die die kältesten Gebiete bewohnende Form am blassesten rot gefärbt.

Dasselbe gilt von *Pinicola enucleator*. Aehnlich verhalten sich auch die amerikanischen Rassen dieses Formenkreises (nach Ridgway): *canadensis* und *alascensis*, die nördlichsten Formen, sind ziemlich hell rot. Bei *montana* (Felsengebirge) ist das Rot dunkler und mehr karminrot. Eine schwächer pigmentierte Form scheint wieder hauptsächlich Trockengebiete zu bewohnen (*californica*, Californien und Sierra Nevada — rote Farbe weniger gleichmäßig und weniger ausgedehnt).

Von Interesse sind ferner noch die ausschließlichen wüstenbewohnenden Gattungen *Erythrospiza*, *Rhodopechys*

und *Rhodospiza*, die sämtlich eine sehr blafsrote Färbung haben.

Die Zoonerythrine zeigen demnach eine sehr hohe Konstanz gegen alle klimatischen Einflüsse. In den Gebieten der größten Kälteextreme, in denen auch die Eumelanine angegriffen werden, erfahren vielfach auch die Zoonerythrine eine Abnahme. Eine Verminderung der Zoonerythrine läfst sich ferner in extrem trockenen Gebieten erkennen. In ausgesprochen warmen Gebieten zeigen die Zoonerythrine bei vielen — durchaus nicht bei allen — Arten eine Tendenz zur Zunahme.

III. Allgemeine Folgerungen. — Verhalten der Zugvögel.

Fassen wir die Ergebnisse der vorhergehenden Untersuchungen noch einmal kurz zusammen, so läfst sich sagen, dafs die einzelnen Pigmentarten der Vogelfedern unter bestimmten klimatischen Bedingungen im allgemeinen ganz bestimmte Veränderungen erleiden. Und zwar liefs sich nachweisen:

1. Die Melanine erfahren durch erhöhte Temperatur eine Vermehrung, durch niedere Temperatur eine Verminderung, bei welcher letzterer zunächst die Phaeomelanine, bei erheblich höheren Kälteextremen dagegen erst die Eumelanine eine Einschränkung erleiden. Durch Trockenheit erfolgt eine Verminderung der Eumelaninbildung, dagegen eine Steigerung der Phaeomelaninbildung.
2. Die Zooxanthine zeigen eine schwache Neigung zur Vermehrung durch warmes Klima und zur Verminderung durch extreme Kältegrade, dagegen eine ausgesprochene Tendenz zur Verminderung durch trockenes Klima.
3. Den Zoonerythrinen ist eine hohe Konstanz gegenüber allen klimatischen Einflüssen eigen; im übrigen läfst sich bei ihnen dasselbe Verhalten wie bei den Zooxanthinen erkennen.

Jede einzelne Pigmentgruppe zeigt also ein typisches Reaktionsbild auf bestimmte klimatische Einwirkungen; daraus geht hervor, dafs klimatische Einflüsse die Ursache für qualitative und quantitative Aenderungen in der Pigmentierung sein können. Da nun die Rassencharaktere geographischer Farbrassen auf diesen Pigmentierungsverschiedenheiten beruhen, so erscheint der Schluss berechtigt, dafs die Mehrzahl der geographischen Farbrassen der Vögel nicht das Produkt von Selektionswirkungen ist, sondern idiokinetisch durch Einwirkung klimatischer Faktoren entstanden ist. Zwar sehen wir — auch bei Standvögeln — nicht bei allen

Arten gleiche Färbungsreaktionen auf gleiche klimatische Verhältnisse. Hierauf läßt sich aber entgegen, daß eine Art nicht unbedingt auf äußere Verhältnisse genau in der gleichen Weise und besonders mit der gleichen Schnelligkeit erblich reagieren muß, wie eine andere, selbst wenn sich eine Einheitlichkeit in den Hauptzügen der Reaktionsweise feststellen läßt. Es ist vielmehr anzunehmen, daß idioplasmatische Verschiedenheit bis zu einem gewissen Grade auch idiokinetische Verschiedenheit bedingen wird.

Es wäre ferner einseitig übertrieben, wenn man, wie es Gloger tat, die ganze Rassenbildung ausschließlich durch die Wirkung des gegenwärtig herrschenden Klimas zu erklären suchte. Offenbar können auch palaeoklimatische Wirkungen oder spätere Wanderungen einer unter bestimmten klimatischen Einwirkungen entstandenen Form die Verhältnisse außerordentlich komplizieren. So müssen wir sicherlich bei vielen Arten mit einem durch die Eiszeiten und Zwischeneiszeiten bedingten mehrmaligen Zurückweichen und Vordringen seit der Tertiärzeit rechnen. Hierfür ein Beispiel: In West- und Südeuropa brüten Schwanzmeisenformen mit schwarzen Augestreifen. Diese Formen werden von Ostdeutschland an durch die weißköpfige, also eumelaninärmere Form *Aegithalus caudatus caudatus* vertreten, deren Verbreitungsgebiet sich östlich bis nach Sibirien erstreckt. Wie wir gesehen haben, erfolgt aber das Schwinden des Eumelans in der Regel erst in Gebieten, die bedeutend größere Kälteextreme aufzuweisen haben als Ostdeutschland. Demnach läge der Schluß nahe, daß die weißköpfige Form in den östlichen kältesten Gegenden ihres jetzigen Verbreitungsgebietes entstanden ist und sich erst später nach Westen zu ausgebreitet hat. Diese Ansicht wird aber bekanntlich auf Grund anderer Erwägungen bereits von Stresemann (26) vertreten, der annimmt, daß die helle östliche Form mit dem Schwinden der Eiszeitgletscher immer weiter nach Westen vorgerückt ist, bis sie schließlich in Mitteleuropa mit den eumelaninreichen westlichen Formen zusammentraf. Ähnlich dürften die Verhältnisse auch bei den Raben- und Nebelkrähen liegen.

Nur mit äußerster Vorsicht dürfen meiner Ansicht nach aus dem Färbungscharakter bestimmter Vogelformen einer Gegend Schlüsse gezogen werden, wie lange die betreffenden Arten schon in diesem Gebiete heimisch sind. Wenn wir z. B. feststellen, daß die mitteldeutschen Formen *Parus communis*, *salicarius* und *mitratus* schon in Schweden durch die oberseits helleren Formen *palustris*, *borealis* und *cristatus* vertreten werden, während die nahe verwandten *Parus ater*, *major* und *coeruleus*, ferner *Regulus regulus*, die doch ebenfalls Stand- und Strichvögel sind, in Schweden sich nicht von den deutschen Formen in der Färbung unterscheiden lassen, so wäre es falsch, aus dieser Tatsache etwa folgern zu wollen, daß letztere Arten später als die erstgenannten

eingewandert seien, daß ihnen also nicht die nötige Zeit zur Umfärbung zur Verfügung gestanden habe. Die Ursache für das verschiedene Verhalten dürfte vielmehr lediglich darin zu suchen sein, daß letztgenannte Arten nur eine Art von Melanin, nämlich das gegenüber Kälteeinflüssen widerstandsfähige Eumelanin, in ihren Rückenfedern bilden, während die erstgenannten Arten außer Eumelanin auch Phaeomelanin, dessen Bildung durch Kälteeinflüsse leicht beeinträchtigt wird, im Rückengefieder haben. Ebenfalls durch das alleinige Vorkommen von Eumelanin in den Rückenfedern dürfte es sich erklären lassen, daß z. B. die Formenkreise *Pyrrhula pyrrhula* und *Lanius excubitor* nur eine geringe Tendenz zur Auflichtung nach Norden oder Osten zu zeigen.

Irgend welche völlig einwandfreie Anhaltspunkte, die es ermöglichen könnten, die Länge der Zeit zu bestimmen, welche eine Art im Naturzustande zur Bildung einer klimatischen Farberasse braucht, sind mir nicht bekannt geworden. Jedenfalls dürfte dieser Zeitraum je nach der beeinflussten Vogelart sehr verschieden lang sein.

Wenn ich bisher versucht habe, für die Entstehung geographischer Farbenvarietäten nur die Wirkung äußerer Verhältnisse, nicht aber Selektionswirkungen heranzuziehen, so erscheint es zunächst kaum möglich, die Entstehung von Färbungen, die mit denen der Umgebung in auffallender Übereinstimmung stehen, ohne Mitwirkung von Selektion zu erklären; ich meine die sympathischen Polar- und Wüstenfärbungen, die vielfach als Musterbeispiele für die Selektionstheorie gelten. Denn wenn man auch das Problem der Entstehung bestimmter Färbungscharaktere ausschließlich auf direkte Bewirkung klimatischer Faktoren zurückführen könnte, so stößt man doch zunächst scheinbar auf Schwierigkeiten, wenn man versucht, das Problem der Übereinstimmung der Gefiederfarben mit den Farben der Umgebung allein durch Wirkung äußerer Faktoren zu erklären.

Es liegt ja nahe, zur Erklärung dieser scheinbaren Anpassungserscheinung Selektionswirkungen heranzuziehen; bei näherer Betrachtung und Prüfung der einzelnen Fälle stößt man aber auf Tatsachen, die schwere Bedenken gegen die Anwendungsmöglichkeit der Selektionstheorie aufkommen lassen. Eine Erklärung für die Entstehung der sympathischen Polar- und Wüstenfärbung infolge von Selektionswirkung würde besagen, daß Individuen mit kleinen Färbungsänderungen — die vielleicht durch klimatische Wirkung hervorgerufen sein können — wenn diese für die Anpassung des betreffenden Individuums von Nutzen sind, im Kampf ums Dasein die Oberhand gewinnen, bis endlich eine sympathisch gefärbte Art entstanden ist.

Zweifel an dem Selektionswert kleiner Organisationsvorteile sind schon so oft geäußert worden, daß es sich erübrigen würde, hier darauf einzugehen, wenn es nicht von Interesse wäre, diese

Frage nochmals an der Hand einiger konkreter Beispiele, die sich unter den nordischen Vogelrassen finden, zu prüfen.

Die sibirische Kleiberform, *Sitta europaea uralensis*, unterscheidet sich von *europaea* durch schmale weisse Säume an den Oberflügeldecken und weislich gefärbten vorderen Stirnrand; *Sitta europaea arctica* von Werjojansk hat ausserdem eine reduzierte Schwanzzeichnung. Der grosse Buntspecht von Kamtschatka, *Dryobates major kamtschaticus*, zeichnet sich ausser durch rein weisse Färbung der Unterseite und Ohrdecken, die wir auch bei nicht arktischen Formen finden, durch reduzierte Fleckung der seitlichen Steuerfedern und ausgedehntere weisse Quersflecken an den Schwingen aus. Dafs solche feinen Färbungsunterschiede irgendwie dazu beitragen könnten, das Individuum in weisser Umgebung weniger auffällig erscheinen zu lassen, dafs ihnen also ein Selektionswert zukomme, halte ich für undenkbar. Eher wäre es möglich, dafs dem sibirischen *Dryobates minor kamtschathensis* seine ausgedehnte weisse Rückenfärbung in weisser Umgebung einen erhöhten Schutz gewährte, als den oberseits dunkleren Formen aus wärmeren Gebieten. Nun ist aber eine weisse Rückenfarbe auch für nordische Spechte keine Schutzfarbe, sondern eher das Gegenteil; denn Spechte leben nicht im Schnee, sondern klettern hauptsächlich an dunklen Baumstämmen.

Bei den nordischen Jagdfalken sind, wie erwähnt, die polarweissen Stücke verhältnismässig seltene Variationsextreme der Rasse *Falco rusticolus candicans*. Folgende Angaben über die Häufigkeit der Färbungsphasen entnehme ich Kleinschmidts Jagdfalkenmonographie (17):

„Die Häufigkeit der einzelnen Phasen setzt ein Sammler des bekannten Naturalienhändlers Schlüter in Halle, in einer auf meinen Wunsch von Holstenborg in Westgrönland aus gegebenen Auskunft schätzungsweise unter Vorbehalt des Irrtums (da er nie die Farbe notiert habe) in folgender Weise an:

„die hübschen weissen bei weitem die seltensten (ungefähr 5%); die ganz dunklen häufiger (ungefähr 30%); die Mittelfärbungen am häufigsten (ungefähr 60%).“

Von 104 von diesem Sammler erlegten Stücken waren 5—6 sehr hübsch weiss (junge Vögel), 30 dunkel (fast einfarbig) und die übrigen weder weiss noch dunkel, also in der Mitte stehend. Der Sammler bemerkt, dafs er jedoch die dunklen Falken oft nicht geschossen habe, weil er sie früher für junge Vögel hielt.“

Hier wären also alle Voraussetzungen für das Einsetzen einer Selektion gegeben: Einzelne wenige sympathische Variationsextreme neben einer überwiegenden Anzahl von auffällig gefärbten Individuen. Aber zugegeben, die Farbanpassung erleichtere dem Falken in einzelnen Fällen den Fang seiner Beute, so wäre es dennoch völlig undenkbar, dafs die dunklen Jagdfalken unter den Mengen von Schneehühnern und den Scharen der die nordischen Küsten bevölkernden Wasservögel nicht ge-

nügend Nahrung finden könnten, um mit Leichtigkeit ihr Leben und das ihrer Brut zu fristen.

Auch die Färbung des Schneeammers wird oft als ein Musterbeispiel schützender Polarfärbung angeführt. Das ist aber eine durchaus irrige Auffassung. Im frisch vermauserten Kleid ist das alte Männchen über und über braungelblich überlaufen, nur ein großer Flügelspiegel und ein Teil der Unterseite sind weiß. Die verhältnismäßig geringen Mengen Phaeomelanin, die der Vogel bildet, sind also auf die äußersten Federränder konzentriert. In diesem Kleide, dessen Färbung man eher eine Wüsten- als eine Polarfärbung nennen könnte, lebt der Vogel in weißer Schneelandschaft in seinen Ueberwinterungsgebieten (bes. Sibirien, Rußland, Skandinavien, Nordamerika). Das bekannte weißschwarze Polarkleid, das aus dem vorigen mechanisch durch Abnutzung der braunen Säume entsteht, trägt der Vogel aber im Sommer, wenn sich in seinem Brutgebiete die Tundra mit Grün überzieht. Das Polarkleid des Schneeammers ist also kein Schutzkleid, sondern ein recht auffälliges Hochzeitskleid. Ich halte es aber nicht für angängig, die weiße Färbung der Polartiere einerseits als Schutzfärbung, die durch natürliche Zuchtwahl entstanden ist, andererseits aber als auffälliges, durch geschlechtliche Zuchtwahl hervorgerufenen Art- und Geschlechtsmerkmal erklären zu wollen.

Aehnliche Einwände wie gegen eine Entstehung der Polarfärbungen durch Selektionswirkung lassen sich auch gegen die Erklärungen der Wüstenfärbungen als durch Selektion entstandene Anpassung an die Farbe des Wüstensandes erheben.

Wenn oben bei der Untersuchung des Einflusses der Trockenheit auf die Federmelanine nur Formen aus den Wüstengebieten Afrikas und Asiens herangezogen wurden, so mußte das geschehen, weil sich für diese Untersuchungen Formen aus extrem trockenen Gebieten am besten eignen. Aber schon wenn wir Formen aus nicht wüstenartigen Gebieten mit geringerer relativer Feuchtigkeit als derjenigen Mitteleuropas mit mitteleuropäischen Formen vergleichen, so finden wir bei ersteren häufig Charaktere, die den Wüstenformen in erhöhtem Maße zukommen.

So ist z. B. die relative Feuchtigkeit für Athen 63%; für Wien 76%. Dementsprechend ist der griechische Steinkauz (*Athene noctua indigena*) fahler und bräunlicher gefärbt, das Gefieder des griechischen Grauammers (*Emberiza calandra graeca*) und das der griechischen Haubenlerche (*Galerida cristata meridionalis*) enthält mehr rostrote Töne als die entsprechenden mitteleuropäischen Formen. Ähnliche Beispiele ließen sich aus anderen trocknen Mittelmeergebieten anführen. So sehen wir also auch in einem trockenen Gebiete, in dem aber von Anpassung an den Wüstensand kaum die Rede sein kann, Formen mit Andeutungen von Wüstencharakteren, nämlich Bevorzugung der Phaeomelanine zu Ungunsten der Eumelanine.

Es gibt ferner in extrem trockenen Gebieten auch Formen, die sich von ihren geographischen Vertretern in anderen Klimaten durch typische sandfarbene Wüstenfärbung unterscheiden, ohne daß sie mit dem Sandboden in nähere Berührung kommen. Ich denke an die Formen *Parus atricapillus affinis*, *stoetzneri*, *songarus* und *Parus palustris hellmayri* aus den Trockengebieten Turkestans und Nordchinas. Die Rückenfärbung der letzteren bezeichnet Hartert geradezu als bräunlich sandfarben. Durch mikroskopische Untersuchung einer Rückenfeder von *Parus atricapillus affinis* konnte ich genau die gleiche Färbungsgrundlage wie bei den Wüstenformen der Haubenlerche und der übrigen oben besprochenen Arten nachweisen, nämlich eine Ausbreitung der basalen Phaeomelaninzone der Radien auf Kosten der distalen Eumelaninzone. Diese Meisen halten sich natürlich gewöhnlich nicht auf dem Wüstenboden, sondern auf Bäumen und im Gebüsch auf.

Wenn nun alle die hier angeführten Einwände eine Zurückführung der sympathischen Färbungen auf alleinige Wirkung der Selektion sehr bedenklich erscheinen lassen, so können wir ihre Entstehungsursache wiederum nur in der direkten Bewirkung der klimatischen Verhältnisse suchen; wir hätten also auch in den Färbungscharakteren der Polar- und Wüstenvögel nur eine — vielleicht verhältnismäßig nebensächliche — Wirkung der physiologisch-chemischen Einstellung des Organismus auf das Klima seines Wohngebietes zu sehen. Wie läßt sich aber nun das Problem der Uebereinstimmung mancher Bewohner der Polar- und Wüstengebiete mit dem Farbton ihrer Umgebung erklären?

Ich glaube, daß hierfür eine Erweiterung der von Kleinschmidt für die Anpassung der Haubenlerchen vertretenen Auffassung (siehe S. 483) eine durchaus befriedigende Erklärung gibt. Wir können ungefähr folgende Ueberlegung anstellen: Die Kälte veranlaßt in dem Gefieder der Vögel ein Schwinden der Melanine, umso stärker, je intensiver die Kälte. Unpigmentierte Federn aber erscheinen weiß. Wiederrum bewirkt aber auch die Kälte, daß die Niederschläge in Form von Schnee zur Erde gelangen und die weiße Schneedecke einen großen Teil des Jahres hindurch den Boden bedeckt. So können in kalten Gebieten, da wo der Boden eine Schneedecke trägt, weiße Individuen auf weißem Untergrund vorkommen, nicht infolge von Selektionswirkung, sondern weil eben sowohl der Schnee als auch die pigmentlose Feder weiß erscheinen und beide durch die gleiche Ursache, die Kälte, hervorgerufen werden. Da wo sich trotz der Kälte noch Waldwuchs halten kann, finden wir auch waldbewohnende polarweiße Arten. Auf den weißrückigen sibirischen Kleinspecht wurde schon hingewiesen; die Schneeeule und der weiße sibirische Habicht leben nicht nur in der Tundra, sondern auch in den nordischen Wäldern.

Trockenes Klima bewirkt anderseits in der Feder einen Ersatz (wahrscheinlich oxydative Umwandlung) der schwarzen Eumelanine durch braungelbe Phaeomelanine. Die Trockenheit ist es aber gleichzeitig, die den dunklen Humusboden in gelben Sandboden verwandelt. Je geringer die Luftfeuchtigkeit, umso geringer einerseits beim Boden der Humusgehalt, umso fahler seine Farbe, umso ausgedehnter anderseits beim Vogel die basale Phaeomelaninzone der Federradien. Demnach können auf den Sandböden von Wüstengebieten blaßgefärbte Formen vorkommen; ähnliche Färbungscharaktere können sich aber auch bei nicht bodenbewohnenden Formen trockener Gebiete finden. Andeutungen solcher Färbungen können sich ferner z. B. in den trockensten, aber nicht extrem trockensten — nicht wüstenartigen — Mittelmeergebieten finden.

So fasse ich denn die Färbung des Bodens nicht als Ursache für die „sympathischen“ Polar- und Wüstenfärbungen auf, sondern halte Gefiederfärbung und Untergrunds-färbung für gemeinsame Produkte derselben klimatischen Faktoren.¹⁾

Auch die sympathischen Wüsten- und Polarfärbungen mancher Säugetiere könnten auf die gleiche Weise ihre Erklärung finden. Eine Stütze der von mir entwickelten Ansicht würde es dabei sein, wenn die schwarzen und gelben Melanine der betreffenden Säugetierhaare ähnliche Löslichkeitsverhältnisse zu einander zeigten wie Eumelanine und Phaeomelanine.

Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß nebenher auch der Selektion eine gewisse Bedeutung für die Erhaltung vorteilhafter Färbungscharaktere zukommen kann; es soll nicht bestritten werden, daß unauffällig gefärbte Individuen der Verfolgung ihrer Feinde leichter entgehen können als auffällig gefärbte, und es ist anzunehmen, daß jeder Vogel sich in gewohnter, mit dem Farbton seines Gefieders übereinstimmender Umgebung am wohlsten fühlt. Ebenso sind möglicherweise Selektionswirkungen zum Teil für die hohe Beständigkeit der

¹⁾ Man kann sogar die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß die Ähnlichkeit in der Färbung auf einer Ähnlichkeit der sie bewirkenden physikalischen und chemischen Grundlagen beruhen könnte. Der Schnee ist an sich farblos, seine weiße Farbe wird durch Lufteinlagerung bewirkt; anderseits wird die weiße Federfarbe durch Durchdringung der an sich farblosen Hornsubstanz mit Luft hervorgerufen. Der Wüstensand verdankt seine gelbliche oder rötliche Färbung Eisenoxydverbindungen; sollte nicht vielleicht auch die letzte Ursache für die Färbung der Melanine auf den in ihnen enthaltenen Eisenverbindungen beruhen?

Man beachte die Farbenparallele: Fe O — schwarz — Eumelanin.

Fe₂ O₃ — rotbraun — Phaeomelanin.

Zoonerythrine unter allen klimatischen Verhältnissen verantwortlich zu machen. Denn dieses Pigment hat mehr als alle übrigen den Charakter einer Prachtfärbung und tritt in vielen Fällen als sekundärer Geschlechtscharakter nur beim Männchen auf, bei dem es im allgemeinen in der Jugend am schwächsten, im Alter am intensivsten ausgebildet ist. Nun liefse sich denken, dafs in Fällen, bei denen klimatische Wirkungen die Zoonerythrinbildung unterdrücken, die geschlechtliche Zuchtwahl in Tätigkeit tritt, durch welche Männchen mit reduzierter Rotfärbung zufolge des unscheinbaren oder jugendlichen Eindrucks ihres Federkleides von der Fortpflanzung ausgeschlossen würden. Auch bei den im Nestkleid auf dem Scheitel stärker rot pigmentierten Spechten könnte das zutreffen; denn es handelt sich ja hier nicht um das Nestkleid, sondern um verschiedenes Alter fortpflanzungsfähiger Individuen. So wäre es möglich, dafs die Selektion nicht zur Veränderung, sondern gerade zur Erhaltung des Bestehenden beitrüge, indem sie eine kompensierende Wirkung gegenüber klimatischen Einflüssen ausüben könnte.

Offenbar bestehen zwei Erklärungsmöglichkeiten für die Entstehung von erblichen Farbänderungen durch Einwirkung der klimatischen Verhältnisse. In jedem Falle mufs das Keimplasma durch die äufseren Faktoren eine Veränderung erfahren. Diese kann entweder nur in einer bestimmten sensiblen Periode der Keimzellen bewirkt werden; dann würde nur das Klima einer bestimmten Zeit im Jahre für die Rassenbildung verantwortlich zu machen sein. Oder man könnte zweitens annehmen, dafs das Keimplasma jederzeit einer Veränderung fähig sei. Der letztere Fall würde insbesondere dann vorliegen, wenn der Organismus als Ganzes, sowohl Soma- wie Keimzellen, sich in seiner chemischen Reaktionsfähigkeit in ganz bestimmter Weise auf die klimatischen Verhältnisse einstellt. In diesem Falle müfsten sich Zugvögel anders verhalten als Stand- und Strichvögel. Denn es sind z. B. Zugvögel gemäfsigter und kalter Gebiete den niederen Wintertemperaturen dieser Gegenden nicht ausgesetzt; sie überwintern vielmehr z. T. in tropischen Landstrichen mit erheblich höheren Wintertemperaturen als die Sommertemperaturen ihrer Brutgebiete. Aber auch innerhalb desselben Formenkreises würden sich durch Einwirkung klimatischer Faktoren zwischen den Individuenmengen verschiedener Wohngebiete bei Zugvögeln andere graduelle Verschiedenheiten geltend machen als bei Standvögeln. Nehmen wir an, die Verbreitung zweier Formenkreise reiche von Nordrußland bis Nordafrika; der eine sei Standvogel, der andere Zugvogel. Dann würden auf die Bewohner gleicher Brutgebiete ungefähr folgende Temperaturfaktoren einwirken:

<p>a. beim Standvogel:</p> <p>Nordrufsland:</p> <p> Kühle Sommer</p> <p> Sehr kalte Winter</p> <p>Mitteleuropa:</p> <p> Warme Sommer</p> <p> Kalte Winter</p> <p>Nordafrika:</p> <p> Heiße Sommer</p> <p> Warme Winter</p>	<p>b. beim Zugvogel:</p> <p>Nordrufsland:</p> <p> Kühle Sommer</p> <p> Heiße Winter (d. trop. Afrikas).</p> <p>Mitteleuropa:</p> <p> Warme Sommer</p> <p> Heiße Winter.</p> <p>Nordafrika:</p> <p> Heiße Sommer ¹⁾.</p> <p> Heiße Winter ¹⁾.</p>
--	--

Hieraus ergibt sich sofort, daß bei Standvögeln die Temperaturunterschiede zwischen den drei aufgeführten Wohngebieten bedeutend erheblicher sind als bei Zugvögeln; bei letzteren wirkt die stets gleiche Temperatur des Ueberwinterungsgebietes stets in gleicher Weise kompensierend. Dasselbe gilt natürlich auch, wenn auch nicht immer in gleich deutlicher Weise zutage tretend, für andere klimatische Faktoren. Wenn aber innerhalb des Verbreitungsgebietes eines Formenkreises große klimatische Unterschiede zweier Wohngebiete starke Färbungsunterschiede bedingen, dann müßten Standvögel (resp. Strichvögel) mehr und deutlicher ausgeprägte geographische Formen bilden als ausgesprochene Zugvögel. Das ist nun in der Tat der Fall und eine allen ornithologischen Systematikern bekannte Erscheinung, die sich nicht etwa dadurch erklärt, daß die geographische Variation der Standvögel eine eingehendere Bearbeitung gefunden hat, als die der Zugvögel. Um dies annähernd zahlenmäßig zum Ausdruck bringen zu können, stellte ich die deutschen Singvögel nach ihren Ankunftsdaten geordnet, zusammen und stellte fest, wieviel geographische Formen Hartert²⁾ von jedem Formenkreis auführt. Dabei fand ich folgende Durchschnittszahlen:

Auf jeden Stand- und Strichvogel kommen durchschnittlich	9,6	Formen,
auf jeden im März ankommenden Zugvogel . . .	6,1	- ,
- - - April - - -	3,1	- ,
- - - Mai - - -	2,0	- ,

Es zeigt sich also, daß Standvögel am meisten variieren, Zugvögel dagegen in viel geringerem Maße und zwar umso weniger, je später sie im Brutgebiet ankommen. Da Zugvögel umso früher den Herbstzug antreten, je später sie im Brutgebiet eintreffen, so kann man auch sagen: Eine Art neigt im allgemeinen

¹⁾ Bekanntlich überwintert ein Teil der nordafrikanischen Brutvögel südlich der Sahara, z. B. *Lanius senator*, *Caprimulgus europaeus meridionalis* u. a.

²⁾ Vögel d. Pal. Fauna I, S. XIII—XLIX inkl. Anmerkungen.

umso weniger zur Bildung geographischer Formen, je kürzer sie im Brutgebiet verweilt, d. h. je ausgesprochener ihre Zugvogelnatur ist.

Doch gibt es auch Ausnahmen: So führt Hartert von *Motacilla flava*, einem ausgesprochenen Zugvogel (Zug: April, Oktober), 15 Formen auf.

Als typisches Beispiel für das Gelten der Regel führe ich die heimischen *Lanius*-Arten an:

Strichvogel	Anzahl der von Hartert aufgeführten Formen	Zugvögel	Zugmonate
<i>L. excubitor</i>	15		
	3	<i>L. collurio</i>	IV, V. VIII, IX.
	3	<i>L. senator</i>	IV, V. VIII, IX.
	1	<i>L. minor</i>	V. VIII.

Diese Erscheinung läßt sich wohl am einfachsten durch die Annahme erklären, daß nicht nur das Klima des Brutgebietes, sondern auch das des Ueberwinterungsgebietes einer Einwirkung auf das Keimplasma fähig ist und daß letzteres Klima eine kompensierende Wirkung gegenüber den Verhältnissen des Brutgebietes ausüben kann. Nebenher mag auch eine stärkere Durchmischung der Individuen auf dem Zuge und die Besiedlung neuer Brutgebiete durch Jungvögel mit zur Verhinderung der Rassenbildung beitragen; aber dadurch allein findet die Tatsache noch keine Erklärung, daß im allgemeinen die Anzahl der Formen umso geringer ist, je später der Ankunftsstermin der Art liegt.

Gehen wir noch einen Schritt weiter, so können wir sogar die Möglichkeit ins Auge fassen, daß die Färbungscharaktere nördlicher Formen bei ausgesprochensten Zugvögeln, die den größten Teil des Jahres in ihrer tropischen Winterherberge verbringen, überwiegend durch die klimatischen Verhältnisse jener tropischen Gegenden bedingt sein können. Diese Vermutung spricht schon Gloger (3 S. 48) aus; und sie scheint sich tatsächlich durch einige Tatsachen stützen zu lassen. Während sich grönländische Stand- und Strichvögel (Jagdfalke, Leinzeisige) von ihren südlicheren Vertretern durch schwächere Pigmentierung, insbesondere den Ausfall der Phaeomelanine unterscheiden, ist der grönländische Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe leucorhoa*) stärker pigmentiert als die europäischen Formen *oenanthe* und *grisea*, von denen er sich besonders durch die lebhaft rostgelb gefärbte Unterseite — also reichlichere Phaeomelaninbildung — des Männchens unterscheidet. Nun zieht *leucorhoa* viel später als *oenanthe* und *grisea*. So erfolgt nach Kleinschmidt¹⁾ die Ankunft der englischen Brutvögel schon Ende Februar und Anfang März, während die Zugzeit von *leucorhoa* noch bis spät in den Mai dauert und Anfangs dieses Monats oder Ende April kulminiert. Es wäre denkbar, daß die stärkere Pigmentierung

¹⁾ Berajah, *Saxicola Borealis* S. 12—13.

mit Phaeomelanin, die die grönländische Form vor der europäischen auszeichnet, ihre Erklärung in dem kürzeren Aufenthalt jener im Brutgebiet und längerem Verweilen in der Winterherberge (Senegambien!) findet. Doch ist zu bemerken, daß auch die Steinschmätzer Nordosteuropas und Nordsibiriens, die in der Färbung nicht von der typischen Form unterscheidbar sind, außerordentlich späte Ankunftsdaten aufweisen.

Es sei ferner auf die Verschiedenheit in der Färbung zwischen dem grönländischen Jagdfalken (*Falco rusticolus candicans*) und dem grönländischen Wanderfalken (*Falco peregrinus anatum*) hingewiesen. *Falco r. candicans* ist Standvogel mit oft heller, in seinen Extremen fast rein weißer „Polarfärbung“; *Falco p. anatum* ist Zugvogel und dunkel gefärbt, sogar stärker pigmentiert als nord- und mitteleuropäische Wanderfalken. Dagegen sind die kleinen, dunklen nordafrikanischen Rassen beider Formenkreise (*Falco peregrinus pelegrioides* und *Falco rusticolus erlangeri*), die also hier beide das ganze Jahr hindurch ähnlichen klimatischen Einflüssen ausgesetzt sind, einander in der Färbung zum Verwechseln ähnlich.

Auch die lebhaft gelb gefärbten sibirischen Ammern *Emberiza aureola* und *elegans* sowie die noch im hohen Norden brütende *Motacilla citreola* sind ausgesprochene Zugvögel.

Während wir sahen, daß Stand- und Strichvögel in dem winterkalten Ostsibirien vielfach helle Formen bilden, bei denen in erster Linie die Phaeomelanine schwinden, fällt bei einer Reihe von Zugvögeln derselben Gebiete im Gegensatz zu ihren westlichen Vertretern eine verstärkte rostrote Pigmentierung auf, d. h. gerade eine Bevorzugung der Phaeomelanine, ähnlich wie wir sie bei Wüstenvögeln kennen gelernt haben. Solche rostroten Formen finden sich aber nicht nur in Sibirien, sondern sie sind überhaupt für Ostasien charakteristisch. Kleinschmidt war der erste, der auf diese Erscheinung hinwies.¹⁾ Er führt tabellarisch folgende ostasiatische Formen auf, die gegenüber ihren europäischen Vertretern eine verstärkte rostrote Pigmentierung aufweisen: *Erithacus akahige*, *Monticola gularis*, *Monticola solitarius*, *Turdus naumanni*, *Turdus hortulorum*, *Turdus auritus*, *Turdus ruficollis*, *Tringa minuta ruficollis*, *Emberiza leucocephala*; ich füge noch hinzu: *Emberiza cioides castaneiceps* und *Alauda arvensis pekinensis*. Kleinschmidt sucht diese Verschiedenheit zwischen östlichen und westlichen Formen durch verschiedene Zugrichtung und Ausbreitungswege zu erklären. Auf rezente klimatische Ursachen dürfte sich dieses „ostasiatische Rostrot“ jedenfalls nicht zurückführen lassen; denn die von den genannten Formen bewohnten Gebiete (Sibirien und Ostasien!) sind klimatologisch nicht einheitlich. Auch die klimatischen Verhältnisse der Ueberwinterungsgebiete sind verschieden. So

¹⁾ Falco 1905 S. 79—81.

überwintert *Emberiza leucocephala* in Nordchina, der Mongolei und Turkestan, also in trockenen Gebieten; *Turdus hortulorum* und *Monticola solitarius* überwintern in dem feuchten Südchina. Außerdem sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß auch bei einem Standvogel, nämlich *Garrulus glandarius brandtii* (Sibirien, Mandschurei, Korea, nördlichstes China, Jesso) dieses typische Rostrot auftritt. Die meisten der aufgeführten Formen sind ferner von ihren westlichen Vertretern so stark verschieden, daß sie von manchen Autoren als besondere Species angesehen werden. Alles das läßt auf ein sehr hohes Alter dieser Formen schließen, sodafs wir über die Ursachen ihrer Färbung nichts Sicheres aussagen können; die starke Ausbildung der Phaeomelanine deutet allerdings darauf hin, daß sie ihre Entstehung einem trockenen Klima verdanken.

Wichtigste Resultate.

1. Die schwarzen und schwarzbraunen Melanine (Eumelanine) der Vogelfedern sind in den Lösungsmitteln der Melanine schwerer löslich als die rötlichen und gelblichen (Phaeomelanine); am leichtesten löslich sind die rötlichen Phaeomelanine. Sowohl rötliche wie gelbliche Phaeomelanine können kontinuierlich in Eumelanine übergehen; eine scharfe Grenze zwischen Eumelaninen und Phaeomelaninen läßt sich daher nicht ziehen.
2. Den Gortnerschen Melanoproteinen entspricht kein bisher bekanntes Melanin der Vogelfedern.
3. Durch Oxydation lassen sich die Eumelanine in hellere (schmutzig bräunliche bis gelbliche), leichter lösliche Verbindungen umwandeln, also in Stoffe von der Färbung und dem Löslichkeitsgrad der Phaeomelanine.
4. Die Lipochrome der Vogelfedern sind aufser in den Narcotica auch in Alkalien löslich. Der Grad der Löslichkeit kann auch bei gleichgefärbten Lipochromen ein verschiedener sein.
5. Jede einzelne Pigmentgruppe zeigt im allgemeinen ein typisches Reaktionsbild auf klimatische Einwirkungen (vergleiche hierzu die Zusammenfassung auf S. 498).
6. Die Farbencharaktere der Zugvogelrassen scheinen auch durch das Klima der Ueberwinterungsgebiete beeinflusst zu werden.

Literaturverzeichnis.

1. Allen, J. A., The influence of physical conditions on the genesis of species. Radical Review, 1. 1877.
2. Allen, J. A., The evolution of species through climatic conditions. Science, N. S. vol. XXII, No. 569.
3. Bartholomew, Physical Atlas. London 1899.

4. Beebe, Geographic variation in birds with especial reference to the effects of humidity. Zoologica: N. Y. Zool. Soc. Vol. I. No. 1.
5. Bogdanow, Compt. rend. Ac. Sci. Paris 1857.
6. Gloger, Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas. Breslau 1833.
7. Gortner, On two different types of melanin. Proc. Soc. Exp. Biol. Vol. 9, 1912.
8. Haecker, Ueber die Farben der Vogelfedern. Arch. Mikr. Anat. Bd. 35. 1890. S. 68.
9. Haecker, Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phaenogenetik). Jena 1918.
10. Haecker, Weitere phaenogenetische Untersuchungen an Farbenrassen. Ztschr. f. indukt. Abst. 1921. Bd. XXV. Heft 3/4.
11. Haecker u. Meyer, Die blaue Farbe der Vogelfedern. Zool. Jahrb. 15. 2. Heft. 1901. S. 267.
12. Hann, Handbuch der Klimatologie. 2. Aufl. Stuttgart 1897.
13. Hartert, Die Vögel der palaearktischen Fauna. Berlin, seit 1903 im Erscheinen.
14. Lloyd Jones, Studies of inheritance in pigeons. II. A microscopical and chemical study of the feather pigments. J. Exp. Zool. V. 18, 1915.
15. v. Jordans, Die Vogelfauna Mallorcas. Falco 1914, Sonderheft.
16. Kleinschmidt, Berajah, Zoographia infinita. Leipzig und Halle, seit 1905 erscheinend.
17. Kleinschmidt, Der Formenkreis Falco Hierofalco. Aquila 1905. Budapest.
18. Kniesche, Ueber die Farben der Vogelfedern. I. Die Grünfärbung auf Grundlage der Blaustruktur. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. 38. 1914.
19. Krukenberg, Vergleichend physiologische Studien. Heidelberg 1881—82.
20. Krukenberg, Vergleichend physiologische Vorträge, III. Vergleichende Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Heidelberg 1886.
21. Ladebeck, Die Farben einiger Hühnerrassen. Ztsch. f. ind. Abst. 30, 1922.
22. Leverkus, Ueber Farbenvarietäten bei Vögeln, I—III. Journ. f. Ornith. 1887, 1889, 1890.
23. Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Herausgegeben von C. R. Hennicke. Gera 1897—1905.
24. Ridgway, The Birds of North and Middle America. Smithson. Inst. Washington 1901 u. f.
25. Spöttel, Ueber die Farben der Vogelfedern, II. Die Färbung von *Columba livia* u. s. w. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. 38, 1914.

26. Stresemann, 1. Ueber die Formen der Gruppe *Aegithalos caudatus* und ihre Kreuzungen. 2. Ueber die europäischen Gimpel. Beitr. z. Zoogeogr. d. palaearkt. Reg. I. Herausgegeben v. d. orn. Ges. i. Bayern 1919.
27. Traber, Meteorologie. 4. Aufl. von Defant. Berlin u. Leipzig 1918.

Nochmals: *Leguatia gigantea* Schlegel.

Von E. Stresemann.

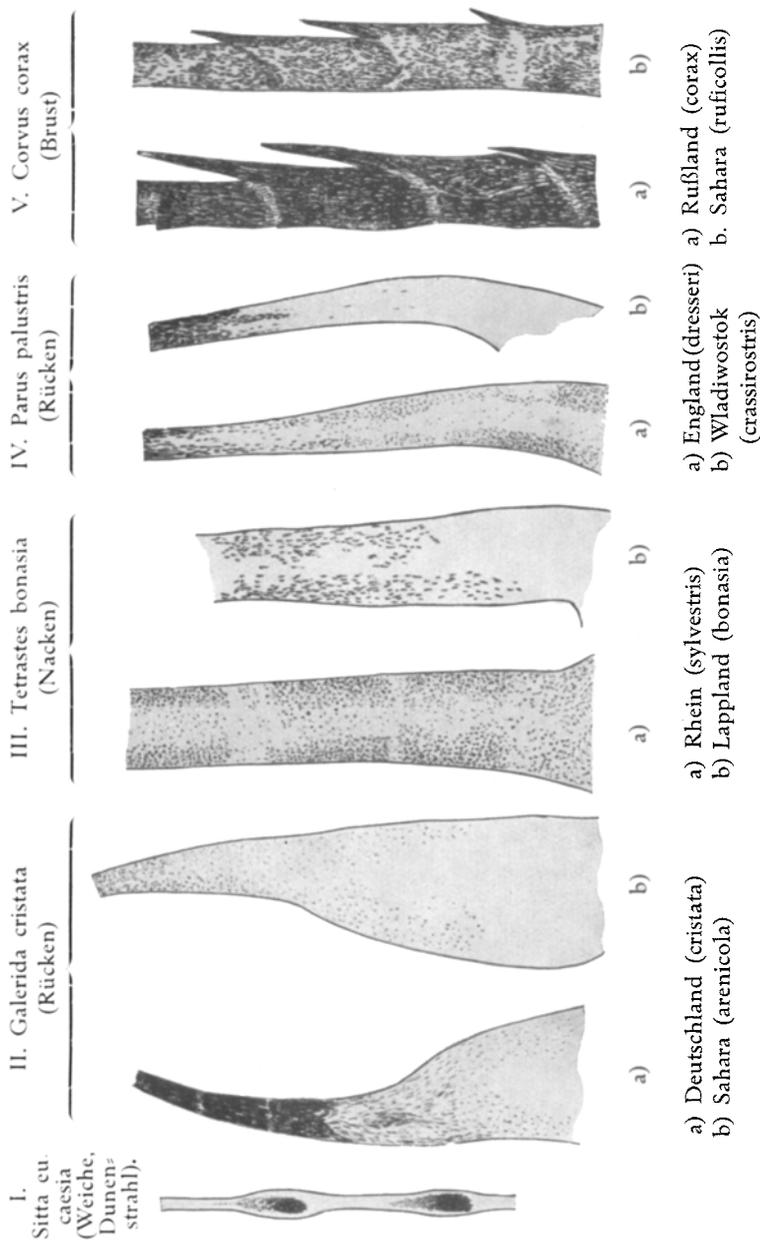
Meine vorstehend (p. 451—456) veröffentlichten Bemerkungen zu der Barlowschen Zeichnung von *Leguatia gigantea* waren bereits gedruckt, als das im August 1923 veröffentlichte Heft 1 der „Ardea“, Vol. XII, in meinen Besitz gelangte. Zu meinem großen Erstaunen fand ich darin auf p. 25 eine Notiz von A. E. H. Swaen: „Voyage et Aventures de François Leguat en *Leguatia gigantea* Schleg.“ Prof. Swaen lenkt darin die Aufmerksamkeit auf drei kürzlich erschienene Arbeiten von G. Atkinson, von denen besonders die folgende für unseren Gegenstand von höchster Bedeutung ist.

A French Desert Island Novel of 1708. Publications of the Modern Language Association of America, Vol. XXXVI, p. 509—528.

Atkinson weist darin nach, daß ein Reisender namens François Leguat nur in der Phantasie des französischen Schriftstellers Misson bestanden hat. „After subtracting those incidents and descriptions which are evidently borrowed from earlier authors, not even the shell of a story is left. The Voyage de François Leguat is evidently a voyage made in an armchair, within reach of many books of other men's voyages . . . Regardless of the general style of the Leguat, it is a curious fact that its carefully authenticated realism — borrowed largely from the forgotten naturalists Du Tertre and Du Bois — has deceived modern readers to whom Robinson Crusoe is an old story“!

Mit einem Schlage löst sich nun manches Rätsel. Misson hat Collaerts Bild der „*Avis indica*“ gekannt und für seinen Abenteuerroman kopieren lassen. Er hat den Vogel *Géant* getauft, weil er die folgende Bemerkung bei Du Quesne¹⁾ — enthalten in dem über Mauritius handelnden Kapitel — auf die „*Avis indica*“ bezog: „Les Géans sont de grands oiseaux montés sur des

¹⁾ Die Originalausgabe ist mir unbekannt. Misson („Leguat“) citiert eine englische Uebersetzung „A New Voyage to the East Indies, by Mons. Duquesne. London 1696.“ Möglicherweise handelt es sich auch hier um eine Phantasiereise, der die älteren Reiseberichte von Du Bois (1674) und anderen zu Grunde lagen. Darüber dürften Atkinsons mir noch nicht zugängliche Arbeiten Auskunft geben.



a) Deutschland (*cristata*)
 b) Sahara (*arenicola*)
 a) Rhein (*sylvestris*)
 b) Lappland (*bonasia*)
 a) England (*dresseri*)
 b) Wladiwostok (*crassirostris*)
 a) Rußland (*corax*)
 b) Sahara (*ruficollis*)

Stäbchenförmige Pigmentkörner schwarz bis schwarzbraun, rundliche Pigmentkörner braungelb bis gelblich.