Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 21, 1999: 331-361

Variabilität und Bestimmung der Gefiederfärbungen bei der Straßentaube (*Columba livia*)

Variability and Determination of the Plumage Coloration of the Feral Pigeon *Columba livia*

Andreas Leiss & Daniel Haag-Wackernagel

Variability and Determination of the Plumage Coloration of the Feral Pigeon *Columba livia*. – Feral pigeon show the greatest variation of plumage coloration known among free living birds. The correct determination is very difficult for the non specialized ornithologist, because a well founded knowledge of pigeon genetics is needed. The aim of this work was to offer an „identification key for feral pigeon colorations" serving as a relatively simple way of determination.

Variabilität und Bestimmung der Gefiederfärbungen bei der Straßentaube (*Columba livia*). – Strassentauben zeigen in ihren Gefiederfärbungen die grösste Variabilität unter freilebenden Vögeln. Die korrekte Bestimmung der Gefiederfärbungen ist für den nicht spezialisierten Ornithologen schwierig, da sie eine fundierte Kenntnis der Taubengenetik voraussetzt. Ziel dieser Arbeit war es, dem Interessierten einen „Bestimmungsschlüssel für Strassentaubenfärbungen" in die Hand zu geben, mit dem eine relativ einfache Bestimmung möglich ist.

Key words: Feral Pigeon, *Columba livia*, plumage coloration, genetic variability, determination, identification.

Andreas L e i s s , Josef-Brenner-Strasse 19, A-3400 Klosterneuburg, Österreich
Daniel H a a g - W a c k e r n a g e l , Institut für Medizinische Biologie, im Institut für Pathologie, Universität Basel, CH-4003 Basel, Schweiz;
e-mail: daniel.haag@unibas.ch

1. Einleitung

Strassentaubenpopulationen sind ein interessantes Modell für die Untersuchung von Evolutionsprozessen im städtischen Lebensraum. Alle Feld- und Haustaubenrassen

wurden aus der Felsentaube *Columba livia* herausgezüchtet. Unsere mitteleuropäischen Strassentaubenpopulationen stammen hauptsächlich von entflogenen Feld- und Rassetauben ab. Seit Beginn unseres Jahrhunderts ergänzten Brieftauben die teilweise sehr alten Bestände (HAAG-WACKERNAGEL 1998). Ihrer unterschiedlichen Herkunft gemäss ergibt sich eine grosse Vielfalt an Gefiederfärbungen. Während Jahrhunderten, wenn nicht Jahrtausenden züchtete der Mensch durch Selektion hunderte von Taubenrassen mit einer enormen Variabilität der Gefiederfärbung und Körpergestalt.

Ausserhalb der Stadt, im mehr oder minder natürlichen Lebensraum, sorgen Greifvögel für eine gewisse Homogenität der Farbtypen, indem sie bevorzugt auffällige oder anders gefärbte Individuen erbeuten (PIELOWSKY 1959). In der Stadt fehlt diese stabilisierende Selektion durch Greifvögel weitgehend oder ist stark reduziert. Dadurch können auch sehr auffällige Farbvarianten erfolgreich überleben und sich fortpflanzen. Strassentauben zeigen deshalb in ihrer Gefiederfärbung die grösste bekannte Variabilität unter den freilebenden Vögeln (JOHNSTON & JANIGA 1995). Trotzdem ergeben sich gewisse Einschränkungen in der Variabilität. In einer Reihe von Arbeiten konnte gezeigt werden, dass die verschiedenen Gefiederfärbungen und die mit diesen gekoppelten ethologischen und physiologischen Eigenschaften der Strassentauben einen wichtigen Angriffspunkt für die Selektion darstellen (MURTON et al. 1973, LEISS & HAAG 1999, Übersicht in JOHNSTON & JANIGA 1995). Daneben spielt die Gefiederfärbung eine wichtige Rolle in der Partnerwahl und wird somit auch durch sexuelle Selektion beeinflusst (GOODWIN 1958, WARRINER et al. 1963, BURLEY 1977, 1981, JOHNSTON & JOHNSON 1989, Übersicht in JOHNSTON & JANIGA 1995).

Die vorliegende Arbeit ist als Bestimmungshilfe bei der Zuordnung von Strassentaubenfärbungen gedacht. Es werden sämtliche bisher bei Basler und Wiener Strassentauben nachgewiesenen, die Gefiederfärbung beeinflussenden Erbfaktoren beschrieben und in ihren genetischen Grundlagen erklärt. Da es in vielen der bisherigen Publikationen zu diesem Thema immer wieder zu Verwechslungen zwischen ähnlichen Erbfaktoren kam und viele der selteneren Farbtypen aufgrund fehlender Kenntnis vernachlässigt wurden (z.B. DUNMORE 1968, MURTON et al. 1972, KLEMP 1993, 1996, Zusammenfassung in JOHNSTON & JANIGA 1995), befanden es die Autoren für angebracht, erstmals sämtliche bei Strassentauben vorkommenden Erbfaktoren zu beschreiben. Unsere Arbeit soll dem Interessierten auch ein Instrument in die Hand geben, um im Feld auf relativ einfache Weise die Färbungen von Strassentauben zu bestimmen.

Da es bei Zuchttauben noch weitere Farbmutationen gibt, ist es durchaus möglich, dass in anderen Untersuchungsgebieten Strassentauben mit Färbungen auftreten, die in unserer Arbeit nicht erfasst wurden. Es würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, auf sämtliche der rund 60 bei Haustauben bisher analysierten Farbmutationen näher einzugehen. Darüber hinaus kann es immer wieder durch Mutationen zu neuen, bisher unbekannten Gefiederfärbungen kommen, wie es z.B. beim Erbfak-

tor «Rusty» der Fall ist (LEISS 1998). Sollten bei weiteren Untersuchungen über die Gefiederfärbungen von Strassentauben unidentifizierbare Färbungen auftreten, so stellen sich die Autoren gerne zur Verfügung, diese Farbtypen zu analysieren.

2. Ergebnisse und Diskussion

Die Gefiederfärbung einer Taube wird aufgrund von drei Faktoren bestimmt (GIBSON 1993): 1. Grundfarbe (primary coloring), 2. Zeichnungsanlage (primary pattern) und 3. dem Auftreten von modifizierenden Zusatzfaktoren (additional factors).
Bei Tauben existieren drei Grundfarben: Dominant Rot (B^A), Schwarz (B^+) und Braun (b) sowie vier Zeichnungsanlagen: Hohlig (c), Bindig (C^+), Gehämmert (C) und Dunkelgehämmert (C^T). Eine Taube mit schwarzer Grundfarbe und bindiger Zeichnungsanlage wird als Blaubindig oder Wildfarbig bezeichnet. Dies entspricht der Färbung der Felsentaube.
Je nachdem, ob sich ein Erbfaktor gegenüber der Grundfarbe Schwarz (B^+) und der Zeichnung Bindig (C^+) rezessiv oder dominant verhält, wird er, der genetischen Nomenklatur entsprechend, mit einem klein geschriebenen (rezessiv) bzw. gross geschriebenen (dominant) Gensymbol bezeichnet. Diese Gensymbole leiten sich zum grossen Teil von den englischen Bezeichnungen ab, da die meisten Erbfaktoren erstmals in den USA analysiert und beschrieben wurden. Die nachfolgenden Beschreibungen der Gefiederfärbungen sind nicht nach genetischen Gesichtspunkten geordnet, wie sie in der Literatur für den praktischen Züchter verwendet werden. Es wurde eine Einteilung nach phänotypisch ähnlichen Varianten vorgezogen, da dies für eine sichere Zuordnung im Feld am zweckmässigsten sein dürfte. Mit dieser Methode lassen sich die Gefiederfärbungen in drei Hauptgruppen unterteilen:

a) Blaugraue und schwarze Tauben
b) Braune und rotbraune Tauben
c) Weisse und weissbunte Tauben

1. Blaugraue und schwarze Tauben

1.1 (B^+; C^+) Blaubindig oder Wildfarben (Abb. 1a, 3a): Hauptfärbung der Wildform, Kopf und Hals dunkelgrau, Kopf heller abgesetzt, Brust mittelgrau zum Bauch hin heller, Halsgefieder mit grün-violettem metallischem Schiller, Flügelschild mit zwei schwarzen, nahezu parallel verlaufenden Binden. Schwungfedern dunkelgrau, die Schwanzfedern blaugrau mit schwarzer Querbinde, Aussenfahnen der beiden äusseren Schwanzfedern weisslich grau, ebenso der Unterrücken (weisslich oder grau), Schnabel und Krallen schieferschwarz, Iris orangerot mit blaugrauem schmalen Augenring.

1.2 (B^+; c) Blauhohlig (Abb. 2c): Wie (B^+; C^+) ohne Flügelbinden
1.3 (B^+; C) Blaugehämmert (Abb. 2a): Dunkle Fleckenzeichnung auf dem Flügelschild, auf beiden Seiten des Federkiels an den Fahnen je ein ovaler, dunkler Fleck, die Flügelbinden wesentlich breiter als bei bindigen Tieren, blaue und schwarze Anteile auf jeder Feder des Flügelschildes etwa gleich gross oder blauer Anteil überwiegend.
1.4 (B^+; C^T) Blaudunkelgehämmert, (Abb. 2b): Schwarzer Anteil auf dem Flügelschild überwiegend, bei sehr dunklen Tieren können Hämmerung und Flügelbinden zu einer einheitlichen schwarzen Färbung verschmelzen, aber immer mit blaugrauem Schwanz mit dunkel abgesetzter Binde.
Von einigen Autoren (z.B. JOHNSTON & JANIGA 1995, S. 149) werden verschiedene C-Allele unterschieden (light Checker C^L, Checker C und dark Checker C^D), die eine unterschiedlich starke Hämmerung aufweisen. Wie Kreuzungsversuche mit Strassentauben von Leiss (unpubliziert) gezeigt haben, handelt es sich dabei aber nicht um echte Allele, sondern um heterozygote Formen. Es lässt sich folgende Reihe zunehmender Hämmerung aufstellen: C^L = c; C oder C^+; C (leichte Hämmerung), C = C; C (mittelstarke Hämmerung), C^D = c; C^T, C^+; C^T, und C; C^T (die dunklen Stellen auf dem Flügelschild nehmen mehr als 50 % ein). Bei Homozygoten C^T;C^T ist die Hämmerung so stark, dass das Flügelschild einfarbig erscheint. Solche Tiere lassen sich am blauen Schwanz mit der dunklen Schwanzbinde von Schwarzen (S) unterscheiden (SELL 1986).
1.5 (B^+; $C^?$; S) Schwarz: Farbausbreitungsfaktor (S) überdeckt bei Rassetauben sämtliche Zeichnungsanlagen, bei den in der Regel nur mattschwarz gefärbten Strassentauben kann die Zeichnungsanlage in Form schwach angedeuteter Hämmerung oder Binden erkennbar sein, tiefschwarze Tiere selten, Schwanzfärbung immer einheitlich und gleichmässig dunkel.
1.6 (B^+; d; C^+) Blaufahl (Abb. 1b): Blaubindig mit Verdünnungsfaktor (d), der eine Aufhellung der gesamten Gefiederfärbung bewirkt, Flügelschild silbrigblau mit dunkelgrauen Binden, die meistens schwach braungetönt sind, meistens auffälliges goldockerfarbenes Brustgefieder, Schwungfedern schwach ockerfarben getönt, Krallen und Schnabel von Schieferschwarz zu Braungrau aufgehellt.
1.7 (B^+; d; C) Blaufahlgehämmert (Abb. 9f) und 1.8 (B^+; d; C^T) Blaufahldunkelgehämmert: Wie (B^+;d; C^+) mit Hämmerung im Flügelschild.
1.9 (B^+; d; $C^?$, S) Dun (Abb. 10d): Verdünntes Schwarz, Gefieder einheitlich matt braunschwarz bis schiefergrau, wie bei Schwarzen bei schwach gefärbten Exemplaren im Schild eine Hämmerung oder Binden erkennbar, Schwanzfärbung immer einheitlich ohne Binde. Bei allen beobachteten verdünntfarbenen Strassentauben handelte es sich wegen des X-gonosomal rezessiven Erbganges um Weibchen (Täubinnen Xy, Täuber XX).
1.10 (B^+; sy) Smoky (Abb. 3b): Auffallend helle fleischfarbene Schnäbel, meist mit dunkler Schnabelspitze, helle Augenringe, Krallen und Haut, Schildzeichnung ver-

waschen, Grundfarbe rauchig blau, Kopf- und Halsgefieder manchmal mit eigenartiger Rosatönung, die sich bis zum Rückengefieder erstrecken kann, Unterrücken dunkel, ohne weisse Aussenfahnen bei den äusseren Schwanzfedern. Bei Schwarzen keine Veränderung der Gefiederfärbung, aber helle Krallen, Augenränder und Schnäbel, fleischfarbener Schnabel an der Spitze oft dunkel angelaufen.
1.11 (B^+; so) Sooty (Abb. 1d, 8b, 11d): dunkle Flecken direkt am Federkiel im Flügelschild, die an eine Hämmerung erinnern, nur bei bindigen und hohligen Tauben erkennbar, wird bei Hämmerung (C^T und C) überdeckt und kann bei diesen Tieren nur durch Kreuzung mit C^+-Tieren nachgewiesen werden, im Jugendgefieder vor der 1. Mauser nicht vorhanden.
1.12 (B^+; V) Dirty (Abb. 1c): Starke Verdunkelung der Gesamtfärbung, besonders auffällig bei Blaubindigen, Flügelschild schmutzig dunkelgrau, ebenso Kopf und Hals, Halsschiller in der Regel verstärkt, Jungtiere mit stark pigmentierten, schwärzlichen Beinen und Zehen.
1.13 (B^+; Od) Dominant Opal (Abb. 4a, 4b, 10f): Zeichnungsanlagen (Binden, Hämmerung), Schwungfedern und Schwanzbinde in unterschiedlichem Mass ausgebleicht, Zeichnungsanlagen in der Regel rahmgelb, aber auch bronzefarbig oder weiss, besonders ausgeprägt bei Blaubindigen und Blaugehämmerten, Schwungfedern hellgrau mit dunkler Säumung, Schwanzfedern blau mit hellgrauer bis weisslicher statt schwarzer Schwanzbinde (an dieser hellen Schwanzbinde vom Bronzefaktor unterscheidbar), in Kombination mit anderen Erbfaktoren ohne Testpaarung kaum zu bestimmen.

2. Braune und rotbraune Tauben

Bei der Grundfarbe Dominant Rot, syn. Brieftaubenrot, (B^A) treten analog zur Grundfarbe Schwarz (B^+) sämtliche Zeichnungsanlagen und Veränderungen der Farbintensitäten auf.

2.1 (B^A; C^+) Rotfahl, (Abb. 4d, 9a): Kopf und Hals braunrot, mitunter Kopf etwas heller, das Brust- und Bauchgefieder ist dunkelgrau, Schildfärbung hellgrau mit ziegelroten Flügelbinden, Schwingen und Schwanzfedern hellgrau die bei Täubern mit schwarzen, bei Weibchen mit braunen Flecken durchsetzt sein können, dunkel schieferschwarze Schnäbel und Krallen.
2.2 (B^A; c) Rotfahlhohlig: Wie (B^A; C^+) ohne Flügelbinden.
2.3 (B^A; C) Rotfahlgehämmert (Abb. 5a, 9c) und 2.4 (B^A;C^T) Rotfahldunkelgehämmert (Abb. 5c, 10b)): Unterscheidung in Gehämmert und Dunkelgehämmert, sehr dunkle Rotfahldunkelgehämmerte mit einheitlichem ziegelrotem Schild, Schwingen und Schwanz sind aber immer hellgrau, mit dunklen Krallen und Schnäbeln.
2.5 (B^A; $C^?$; S) Einfarbig Fahl (Abb. 2d, 10a, 10b): S unterdrückt sämtliche Zeichungsanlagen, Gefiedergrundfarbe verwaschenes Silbergrau, bei dunklen Exem-

plaren Schildfedern rotgesäumt, in der Bindenregion meistens etwas intensiver, Halsgefieder ist dunkelrot, oft mit silbrigen Federn durchsetzt, hellere Tiere einheitlich silber- bis aschgrau (diese werden oft mit Rotfahlhohligen verwechselt), bei älteren Täubern manchmal am ganzen Körper dunkle Flecken, Schwingen und Schwanz hellgrau.

2.6 (B^A; d) Dominant Gelb: Dominant Rot mit Verdünnungsfaktor, je nach Zeichnungsanlage Gelbfahl (B^A; d; C^+) (Abb. 9b), Gelbfahlhohlig (B^A; d; c), Gelbfahlgehämmert (B^A; d; C) und Gelbfahldunkelgehämmert (B^A; d; C^T) (Abb. 9d), die bei intensivfarbenen Tauben ziegelroten Federpartien durch den Verdünnungsfaktor zu goldocker verändert, Kopf und Halsgefieder gelblich braun, Schildgrundfarbe hellbeige. (B^A; d; $C^?$; S) Creme: Grundfarbe einheitlich zartcreme, Flügelschild mitunter mit gelber Säumung, Halsgefieder etwas dunkler abgesetzt, bei Täubern kann das Gefieder mit dunkelbraunen (dunfarbigen) Flecken durchsetzt sein (verdünntfarbige männliche Strassentauben noch nicht nachgewiesen).

2.7 (B^A; sy) Dominant Rot + Smoky: Tiere matt blaurot, Kopf und Hals dunkelrot mit starkem Blauton, Flügelschild ist rauchgrau mit blauroter Zeichnung, Schwung- und Schwanzfedern dunkelgrau (statt hellgrau), Schnäbel, Augenränder und Krallen fleischfarbig aufgehellt.

2.8 (B^A; so) Dominant Rot + Sooty: Nur bei Rotfahlen bzw. Gelbfahlen und Rotfahlhohligen bzw. Gelbfahlhohligen phänotypisch nachweisbar, da dieser Faktor von Hämmerung überdeckt wird, Flügelschild bei Gehämmerten mit roten bzw. gelben Flecken durchzogen, die sich im Gegensatz zur Hämmerung an den Federspitzen in Kielnähe befinden.

2.9 (B^A; V) Dominant Rot + Dirty: Flügelschild, Brust- und Bauchgefieder besonders dunkel; rote Kopf- und Halsfärbung intensiver (ziegelrote Schildzeichnung unverändert), wie bei den blauen Farbenschlägen Jungtiere mit angeschwärzten Beinen.

2.10 (e) Rezessiv Rot (Abb. 5d, 10c): Rezessiv Rot zählt nicht zu den Grundfarben, e überdeckt homozygot sämtliche Grundfarben und Zeichnungsanlagen sowie andere Erbfaktoren wie S, Smoky, Dirty oder Sooty.

Schnabel und Augenrand hell fleischfarben, Krallen hell, Gefieder einheitlich rotbraun, Kopf, Hals und Flügelschild in der Regel intensiver gefärbt, im Gegensatz zu Dominant Rot Schwingen tiefrot durchgefärbt, Schwanzfedern variabel von dunkelrot bis blaurot, aber immer intensiver als bei Dominant Roten, Flügelschild einheitlich ohne Hämmerung oder Binden. Im Jugendgefieder mitunter schimmelähnliche Aufhellungen in Schwingen und Schwanz, die nach der ersten Mauser verschwinden.

2.11 (e; d) Rezessiv Gelb: d hellt Rezessiv Rot zu einer einheitlichen pastellgelben Färbung auf, Brust und Bauch manchmal hellgrau getönt.

2.12 (b; C^+) Braunfahl: Braun ist die seltenste Grundfarbe. Braunfahle mit kaffeebraunem Kopf und Hals, hellgraubraunes Brust- und Bauchgefieder, Flügelschild

hellgrau mit dunkelbraunen Binden, Schwungfedern ockerfarben, Schwanzfedern graubraun mit dunkelbrauner Binde, Schnabel und Krallen schwach aufgehellt graubraun. Von Rotfahl unterscheidet sich Braunfahl vor allem durch die intensiver gefärbten Schwung- und Schwanzfedern und die dunkelbraune Schwanzbinde. Braun wird ebenso wie der Verdünnungsfaktor geschlechtsgebunden rezessiv vererbt und wurde bisher nur bei weiblichen Strassentauben nachgewiesen.

2.13 (b; C) Braunfahlgehämmert (Abb. 5b, 9e) und 2.14 (b; C^T) Braunfahldunkelgehämmert: b in allen Zeichnungsvarianten vorhanden, Braunfahlgehämmerte neben den Flügelbinden eine kaffee- oder schokoladenbraune Hämmerung im Flügelschild, Braunfahldunkelgehämmert wenn Braunanteil grösser als die Hälfte der Flügelschildfärbung.

2.15 (b; $C^?$; S) Einfarbig Braun: Farbausbreitungsfaktor S erzeugt einheitlich schokoladenbraune Tauben, alle Zeichnungsanlagen werden überdeckt. Braune Federn bleichen bei Strassentauben unter Sonneneinwirkung stark aus, so dass normalerweise schokoladenbraune Tiere im Sommer einheitlich strohgelb erscheinen. Während der Mauser treten im Gefieder wieder die nachwachsenden dunkelbraunen Federn auf, wodurch die Taube wie gescheckt oder getigert aussieht.

2.16 (b; d) Khaki (Abb. 10e): Kopf- und Halsgefieder ockerfarben, Färbung des Schildes hellcreme mit lehmgelber Zeichnung (Hämmerung bzw. Binden), Unterscheidung von Dominant Gelb durch bräunliche Schwanzbinde und gelblich braune Schwungfedern. Dirty, Sooty und Smoky wirken bei Braun und Khaki ebenso wie bei den anderen Grundfarben, die Ausprägung ist aber geringer, weshalb eine sichere Bestimmung sehr schwierig ist.

2.17: (K/Ts1 = K Kite-Bronze oder Ts1 Modena-Bronze) Bronze (Abb. 11c–f): Durch mehrere, schwer voneinander unterscheidbare (deshalb Kombinationsbezeichnung (K/Ts1)) nicht näher miteinander verwandte Erbfaktoren bei schwarzer und brauner Grundfarbe hervorgerufen, nicht aber in Kombination mit S. Bei blaubindigen und blaugehämmerten Strassentauben rötliche Färbung in den Innenfahnen der Schwungfedern, in den Zeichnungsanlagen Rot- und Kupfertöne. Bei blaubindigen Tauben mit Sooty-Faktor nur die Flügelbinden betroffen, die Sooty-Zeichnung bleibt schwarz, da Bronze im Flügelschild nur auf die Zeichnungsanlage wirkt. Besonders intensiv mit anderen aufhellenden Erbfaktoren wie Schimmel-, Tiger- und Scheckfaktor. Bei blaudunkelgehämmerten Tauben mit intensiver Bronzefärbung oft gesamtes Flügelschild rotbraun gefärbt. In seltenen Fällen auch Kopf- und Halsgefieder bronzegetönt. Jungtiere sind in der Regel intensiver bronze gefärbt, vor allem in der Kombination mit dem Schimmelfaktor.

2.18 (K; d bzw. Ts1; d) Sulfur: Verdünnungsfaktor hellt Bronze zu Sulfur auf. Es entstehen Blaufahle bzw. Blaufahlgehämmerte mit hellbrauner oder gelblicher Zeichnungsanlage. Sowohl bei Bronze als auch bei Sulfur Schwanzfärbung blau mit dunkel abgesetzter Binde, wobei die Schwanzbinde bei Sulfurbindigen bzw. -gehämmerten einen helleren Farbton aufweist.

2.19 (ry) Rusty (Abb. 8c): Zeichnungsanlagen (Binden, Hämmerung) rostfarben, Schwungfedern und Schwanzbinde hellgrau ausgebleicht. In der hellen Schwanzbinde dunkle Streifen und Flecken. Durch die eigenartige Schwanzfärbung sowohl von Dominant Opal als auch vom Bronzefaktor unterscheidbar.

3. Weisse und Weissbunte Tauben

3.1 (Bh/z = Bh Weisskopf-Scheckung oder z Gazzi-Scheckung) Scheckfaktor (Abb. 7a, 7b, 11d, 11f): Teilalbinismus durch partiellen Pigmentverlust, oft auch gefleckter Schnabel sowie helle Augenringe und Krallen. Beim Fehlen von Pigmenten in der äusseren Irisschicht erscheint Auge dunkel. Ausprägung der Scheckung sehr unterschiedlich, hervorgerufen durch verschiedene Scheckfaktoren, die bei Strassentauben schwierig zu unterscheiden sind. Bei Strassentauben nur die Weisskopf-Scheckung (Bh) und die Gazzi-Scheckung (z) nachgewiesen (deshalb Kombinationsbezeichnung Bh/z). Bei z Hals, Brust- und Bauchgefieder weiss, bei den übrigen Scheckungsvarianten unregelmässige Verteilung farbiger und weisser Federn. Häufig nur einzelne Schwungfedern weiss, bei stärkerer Ausprägung grössere Areale aufgehellt. Scheckung tritt bevorzugt an Schwingen, Rücken, Kloakenregion, Bauch, Brust und Flügelbug auf, bei sehr hellen Tieren oft nur Schwanz gefärbt.
3.2 (z^{wh}) Rezessiv Weiss: Reines Weiss bei Strassentauben durch Rezessiv Weiss (Allel der Gazzi-Scheckung) hervorgerufen. Wie bei Schecken Schnäbel, Augenränder und Krallen hell und Iris dunkel. Rezessiv Weiss epistatisch über alle anderen Farbfaktoren. In verschiedenen Arbeiten werden z^{wh}-Tiere fälschlicherweise als Albinos (al) bezeichnet, die selbst bei Rassetauben sehr selten auftreten und an Vitalitätsmängeln und Bewegungsstörungen (HOLLANDER & MILLER 1981) leiden. Echte al wären unter Stadtbedingungen nicht überlebensfähig.
3.3 (G^T) Tiger (Abb. 7c, 7d): Weisse Fleckung, aber immer normal pigmentierte orangerote Iris, dunkle Augenränder, Schnäbel und Krallen (ausser bei Smoky oder rezessiv roten Tigern). Tigerung wird durch Hemmung verschiedener Stoffwechselvorgänge hervorgerufen, die den Aufbau von Melanin verhindern. Bei der Bildung des Jugendgefieders noch nicht der Fall, deshalb nur bei Adulttieren sichtbar. Im Gegensatz zu Schecken Schwingen meist nicht aufgehellt, hingegen vor allem Kopf- und Halsgefieder mit vielen weissen Federn durchsetzt, Brust und Bauch beinahe immer farbig, im Flügelschild einzelne Federn aufgehellt, grössere weisse Federbezirke wie bei den Schecken selten.
3.4 (G) Schimmel (Abb. 3c, 6a–d, 11a, 11e): Bei Heterozygoten Kopf- und Halsgefieder mit einzelnen weissen Federn durchsetzt, Brust- und Bauchgefieder einheitlich hellgrau aufgehellt. Im übrigen Gefieder jede Feder mit weissen strahlenförmigen Einlagerungen im Bereich des Federkiels, die unregelmässige „wolkige" Schildzeichnung hervorruft. Binden und Hämmerung schwächer betroffen. Bei blauen

und blaugehämmerten Schimmeln oft gesprenkelte Schwungfedern mit Rottönen, die auf Bronzefaktoren zurückzuführen sind. Bei Blaudunkelgehämmerten oft sehr geringe Wirkung des Schimmelfaktors, oft nur an hellen Wangen, Brust- und Bauchgefieder erkennbar.
Bei Homozygoten in Kombination mit schwarzer Grundfarbe erscheinen Tauben weiss mit dunklen Schwingen und Schwanzfedern sowie dunklen Schnäbeln. Homozygot dominant rote Schimmel können reinweiss mit dunklen Schnäbeln, Augenrändern und Krallen und einer orangeroten Iris sein, wodurch sie sich von Rezessiv Weissen unterscheiden. Gelegentlich Kombinationen von Scheck- und Schimmelfaktor, die schwer einzuordnen sind, da solche Schimmelschecken von beiden Erbfaktoren verursachte Merkmale besitzen (Abb. 6d).
3.5 (pc) Pencilled (Abb. 3d, 4c, 11f): Ähnliche Erscheinungsbilder wie beim Schimmelfaktor, Schwung- und Schwanzfedern am Federrand dunkel gesprenkelt, zum Kiel hin weiss werdend. In der Regel Aufhellung stärker als bei Schimmel. Schildfedern weiss mit dunkelgemasertem Rand, vor allem bei Jungtieren Maserung deutlich ausgeprägt, nach der ersten Mauser verstärkter Pigmentverlust, so dass einige Federn im Flügelschild reinweiss werden, Kopf und Halsgefieder von Pencilled nicht verändert. Bei Strassentauben beinahe immer gemeinsam mit einem Bronzefaktor und einem Scheckfaktor, was auf eine Faktorenkoppelung hindeuten könnte. Die durch die Gazzi-Scheckung hervorgerufene Scheckzeichnung bei allen pencilledfarbigen Tieren sehr ähnlich: Kopf farbig vom weissen Hals abgesetzt, im Nackengefieder meist farbige Flächen. Brust- und Bauchgefieder sowie einzelne Schwungfedern weiss. Im Flügelschild und in den Schwingen zwischen den blauen Sprenkeln rote Einlagerungen, die auf Bronzefaktoren zurückzuführen sind. Bei Schwarzen fehlt die rote Zeichnung, da Bronze bei Schwarz nicht zur Wirkung kommt. Obwohl in dieser Arbeit auf die genetischen Einzelheiten nicht näher eingegangen werden kann, soll doch erwähnt werden, dass Pencilled, obwohl im Normalfall rezessiv vererbend, in einigen Fällen (bei gleichzeitigem Vorhandensein von nicht nähre analysierten Modifikatorgenen) auch im heterozygoten Zustand Einfluss auf den Phänotyp haben kann. Solche Tauben besitzen ein normal pigmentiertes Flügelschild (mit Ausnahme einer gleichzeitig vorhandenen Scheckung) und weisslich aufgehellte Flügelbinden („Strichelbinden"). Schwung- und Schwanzfedern ebenfalls mit der typischen Strichelzeichnung, aber geringere Ausprägung als bei Homozygoten.
Von Schimmeln unterscheiden sich pencilledfarbige Tauben durch den dunklen Kopf, die dunkelbraune Iris, die meistens hellen Krallen sowie durch die häufig vorhandene Scheckung.
3.6 (Ws) Weissschildfaktor (Abb. 11b): Tritt ausschliesslich in Kombination mit Rezessiv Rot phänotypisch in Erscheinung. Homozygote Ws mit grossen weissen Federbezirken im Flügelschild, mitunter auch mehr oder weniger grosse weisse Bereiche im Kopf-, Brust- und Bauchgefieder sowie Schwingen und Schwanz. Heterozygote mit geringerem Weissanteil, dieser häufig nur im Bereich des Flügelbugs und im

Rückengefieder vorhanden, Jungtiere einfarbig rot, da der Pigmentverlust erst mit der Bildung des Adultgefieders einsetzt. Aufgrund der grossen Ähnlichkeit von rezessiv roten Tigern und Weisschildern wurden bei früheren Untersuchungen beide Varianten zu den Tigern gezählt (LEISS & HAAG-WACKERNAGEL 1999). Erst durch Testkreuzungen konnte das Vorhandensein von Ws bei Wiener Strassentauben eindeutig nachgewiesen werden. Im Gegensatz zur Tigerung lässt sich die Weissschildzeichnung nicht auf andere Färbungen ausser Rezessiv Rot übertragen. Die bei einigen schwarzen Rassetauben vorkommende Weissschildigkeit besitzt eine andere genetische Grundlage und konnte bei Strassentauben nicht nachgewiesen werden. Rezessiv rote G^T und Ws sind phänotypisch oft kaum unterscheidbar, G^T meist mit auffälliger weiss durchsetztem Halsgefieder.

Variability and Determination of the Plumage Coloration of the Feral Pigeon *Columba livia*

1. Introduction

Feral pigeon populations are an interesting model for the study of evolution processes in urban habitats. All dovecote- and domestic pigeon breeds stem from the rock dove Columba livia. Our central European feral pigeon populations derive mainly from escaped dovecote- and fancy pigeons. Since the beginning of this century racing pigeons have supplemented the, in some places very old, populations (HAAG-WACKERNAGEL 1998). A great variety of plumage coloration and pattern has resulted from these different sources of origin. The high morphological variability of the feral pigeon derives directly of its domesticated ancestors. During centuries, if not milleniums, hundreds of pigeon breeds with an enourmous variation in plumage coloration and body shape were created by human selection (LEVI 1981, SCHÜTTE et al. 1994).
Outside the town, in a more or less natural biotop, birds of prey cause a certain homogenity of coloration by preferably capturing individuals with strange or different coloration (PIELOWSKY 1959). In the city this stablizing selection by birds of pray is missing in a high degree. Thereby also very strange coloration variants can survive and reproduce. Feral pigeons probably show greater variation in plumages than any other kind of free-living bird (JOHNSTON & JANIGA 1995). Nevertheless there are certain limitations in variation. Several publications demonstrated, that the different coloration types and the connected ethological and physiological qualities are an important point of selection (MURTON et al. 1973, LEISS & HAAG 1999, overview in JOHNSTON & JANIGA 1995). The plumage coloration also plays an important rule in mate choice and therefore is subject of sexual selection (GOODWIN 1958, WARRINER et al. 1963, BURLEY 1977, 1981, JOHNSTON & JOHNSON 1989, overview in JOHNSTON & JANIGA 1995).
This work is intended to be helpful in determination of feral pigeon colorations. All colorations found up to the present in the feral pigeon populations of Basel, Switzerland, and Vienna, Austria, have been described and explained regarding their genetical base. In many publications on the subject of feral pigeon colorations confusions among similar hereditary factors occured and many of the rare colorations seem to have been omitted due to missing knowledge (DUNMORE 1968, MURTON et al. 1972, KLEMP 1993, 1996, overview in JOHNSTON & JANIGA 1995). Therefore the authors considered it useful, to describe all hereditary factors of the feral pigeon. Our work is intended to determinate feral pigeon colorations in the field in a relatively simple way.
As in fancy pigeons there exist further mutations of plumage coloration, it is possible that in other populations birds occur with colorations that are not described here. It

would take too long to treat here all of the around 60 known mutations known in domestic pigeons. Additionally, the occurrence of new mutations in the feral pigeon populations are possible, as it was demonstrated for the hereditary factor «Rusty» (LEISS 1998). If unknown mutations occur in other populations, the authors are ready to assist in the analysis of such colorations.

2. Results and discussion

The plumage coloration of the pigeon is determined by three factors (GIBSON 1993): 1. primary coloring, 2. primary pattern, 3. additional factors.
There are three primary colorings: Dominant Red (B^A), Blue/Black (B^+), and Brown (b) and four primary patterns: Barless (c), Barred (C^+), Checker (C), and T-Pattern (C^T). A black barred pigeon is called blue-bar or wild type. This corresponds to the rock dove's coloration type.
Genetics:
If a hereditary factor is recessive to the primary coloring Black (B^+) and the primary pattern Barred (C^+) it is written in lower-case letters; if it is dominant to them it is written in capitals.
To facilitate the determination of the coloration types in the field we categorized them by phenotypically similar variations, not by genetic factors. Three main groups can be distinguished:
a) bluish-grey and black pigeons
b) brown and reddish-brown pigeons
c) white and pied pigeons

1. Bluish-grey and black pigeons

1.1 (B^+; C^+) Blue-barred or Wild type (fig. 1a, 3a): Main coloration type of the wild pigeon; head and neck dark grey, head lighter gradated; lower breast medium grey, lighter towards the belly, plumage of the neck and upper breast shows green and purple metallic iridescence; wing coverts with two black nearly parallel running bars. Wing feathers dark grey; tail feathers bluish-grey with black bar, external vanes of the two outer tail feathers whitish-grey; rump whitish or grey; bill and claws slate-black; iris orange-colored with narrow bluish-grey circle of orbital skin around the eye.
1.2 (B^+; c) Blue-barless (fig. 2c): Same coloration pattern like (B^+; C^+) but without wing bars.
1.3 (B^+; C) Blue-checker (fig. 2a): Dark spots on the wing coverts; on both sides of the feather shaft an oval dark spot on the vanes; the wing bars much wider than in

barred pigeons; equal proportions of blue and black on each feather of the wing coverts or higher proportion of blue.

1.4 (B^+; C^T) Blue-T-pattern (fig. 2b): Black coloring predominates on the wing coverts; among very dark colored birds the checker pattern and the wing bars may fuse to a homogeneous black coloring but the tail is always bluish-grey with dark bar. Some authors (e.g. Johnston & Janiga 1995, p. 149) distinguish between different C-allels (light Checker C^L, Checker C und dark Checker C^D) which show a varying strong checker pattern. As has been shown by Leiss (unpubl. data), they do not represent real alleles but heterozygote types. They may put in the following line of increasing checker pattern: C^L = c; C or C^+; C (light checker), C = C; C (medium checker), C^D = c; C^T, C^+; C^T, and C; C^T (more than 50 % black on the wing coverts). The strong checker pattern of homozygote C^T; C^T makes the wing coverts look unicolored. The difference between dark colored C^T and unicolored black (S) birds is often only detectable by the blue tail with the dark tail band of the C^T (Sell 1986).

1.5 (B^+; $C^?$; S) Spread Black: In fancy pigeons spread overlays all primary patterns; feral pigeons of this coloration type are usually of a less intense black and the primary patterns often are weakly detectable as checker or bar; deep black feral pigeons are rare; coloration of the tail is always homogeneous and even dark.

1.6 (B^+; d; C^+) Silver bar (fig. 1b): Blue-bar diluted (d); whole plumage lightened; wing coverts silver-blue with dark grey bars; mostly with conspicuous gold-ochre-colored breast feathers; wing feathers weakly ochre-colored; claws and bill lightened from slate-black to brownish-grey.

1.7 (B^+; d; C) Silver-checker (fig. 9f) and 1.8 (B^+; d; C^T) Silver-T-pattern: Like (B^+; d; C^+) but with checkered wing coverts.

1.9 (B^+; d; $C^?$; S) Dun (fig. 10d): Diluted black; plumage equally mat brownish-black or slate grey; weakly colored birds show a checkered or barred covert (like the Black type); tail coloring always without bars. The diluted gene is located on the X-chromosome and is recessively inherited. Therefore only diluted female feral pigeons (Xy) have been observed (males: XX).

1.10 (B^+; sy) Smoky (fig. 3b): Conspicuous light flesh-colored bill, mostly with dark bill tip; light circle around the eye, light claws and skin; covert coloration blurred on a smoky blue ground color; head and neck plumage sometimes of a peculiar pink coloration which may extend to the back; rump dark; no white external vanes on the outer tail feathers; spread black birds show no change in plumage coloration but light claws, orbital rims and bills; flesh-colored bill often with dark tip.

1.11 (B^+; so) Sooty (fig. 1d, 8b, 11d): Dark spots directly on the feather shaft of the covert feathers; this pattern reminds of a checker pattern and is only detectable in barred and barless pigeons. Checker (C^T and C) overlays the sooty pattern; in this case Sooty can only be proved by test crossings with C^+-pigeons. Before the first molt this additional factor is not marked.

1.12 (B^+; V) Dirty (fig. 1c): The whole plumage coloration is strongly darkened; this is especially conspicuous in blue-bars; wing coverts as well as head and neck of a dirty dark-grey; as a rule iridescence intensified, juveniles with very dark blackish feet and toes.
1.13 (B^+; Od) Dominant Opal (fig. 4a, 4b, 10f): Primary patterns (bars, checker), wing feathers and tail band bleached in different degrees; primary patterns as a rule creamy yellow, sometimes bronze or white; changes in primary patterns especially marked in Blue bars and Checkered; wing feathers light grey with dark border; tail feathers blue with light grey or whitish instead of black tail band (the light tail band builds the difference between Dominant opal and Bronze). In combination with other hereditary factors Dominant Opal is almost unidentifiable without test matings.

2. Brown and reddish-brown pigeons

Analogous to the primary coloring Black (B^+), all primary patterns and changes in color intensity occur in the primary coloring Dominant Red (B^A).

2.1. (B^A; C^+) Ash Red-bar(fig. 4d, 9a): Head and neck brownish-red, sometimes head somewhat lighter; breast and belly plumage dark grey; coverts light grey with brick-red bars; wings and tail feathers light grey, sometimes in males with black, in females with brown dots; bills and claws dark slate-black.
2.2 (B^A; c) Ash Red barless : Like (B^A; C^+) but without wing bars.
2.3 (B^A; C) Ash Red-Checker (fig. 5a, 9c) and 2.4 (B^A; C^T) Ash Red-T-pattern (fig. 5c, 10b): If very dark Ash Red-T-pattern, coverts of a homogenous brick-red; wings and tail always light grey; dark claws and bills.
2.5 (B^A; $C^?$; S) Spread Ash (fig. 2d, 10a, 10b): Spread suppresses all primary patterns; basic plumage coloring bleached silver-grey; in dark birds covert feathers with red border, usually darker around the bars; throat dark red, often passed through with silver feathers; lighter individuals uniform silver- to ash-grey (these are often confound with Ash Red barless); older males sometimes with dark spots on the whole body, wings and tail light grey.
2.6 (B^A; d) Dominant Yellow: Dominant Red Diluted; depending on the primary pattern: Ash Yellow-bar (B^A; d; C^+) (fig. 9b), Ash Yellow barless (B^A; d; c), Ash Yellow-checker (B^A; d; C), and Ash Yellow-T-pattern (B^A; d; C^T) (fig. 9d); the among intensive colored pigeons brick-red colored plumage parts are changed to gold-ochre; head and neck feathers yellowish-brown; covert coloration light beige. (B^A; d; $C^?$; S) Creamy: Primary coloring homogeneous creamy; wing coverts sometimes with yellow border; neck plumage slightly darker gradated; in fancy pigeons, the males' plumage may show dark brownish dun spots, diluted males has not been proved for feral pigeons yet.

2.7 (B^A; sy) Dominant Red + Smoky: Pigeons dull blue-red; head and neck dark red with a strong touch of blue; wing covert smoky grey with blue-red pattern; wing and tail feathers dark grey (instead of light grey); bills, orbital rims, and claws flesh-colored.
2.8 (B^A; so) Dominant Red + Sooty: Phenotypically provable only in Ash Red-bar/ Ash Yellow-bar and Red barless/Yellow barless because this factor is hidden by the checker pattern; wing coverts in checkers with red or yellow spots which lay – in contrast to the checker coloring – on the top of the feathers, near the shaft.
2.9 (B^A; V) Dominant Red + Dirty: Wing coverts, breast and belly especially dark colored; the red head and neck coloration more intensive (brick-red covert coloration not changed); like among blue coloration types juveniles with blackish tarsi.
2.10 (e) Recessive Red (fig. 5d, 10c): Recessive Red is not numbered among the primary colorings, it homozygously overlays all primary colorings and primary patterns as well as other hereditary factors like Spread, Smoky, Dirty or Sooty.
Bill and orbital rim light flesh-colored; claws light; plumage homogeneously reddish-brown; head, neck, and wing covert as a rule more intensively colored; in contrast to Dominant Red wings dark red; tail feathers dark red to bluish-red, but always more intensively colored than in Dominant Red; wing coverts homogeneously colored without checker pattern or bars. In juveniles sometimes Grizzle-like brightened wings and tail, this pattern disappears after the first molt.
2.11 (e; d) Recessive yellow: Diluted (d) brightens Recessive Red to homogeneous pastel yellow; breast and belly sometimes light grey.
2.12 (b; C^+) Brown-bar: Brown is the rarest primary coloring. Brown-bar individuals show a coffee-brown head and neck; light greyish-brown breast and belly plumage; wing coverts light grey with dark brown bars; wing feathers ochre; tail feathers greyish-brown with dark brown bars; bill and claws weakly brightened greyish-brown. In contrast to Ash Red-bars, Brown-bars show more intensively colored wing and tail feathers and a dark brown tail band. Brown is inherited recessively sex-linked (like Diluted) and has only been found in female feral pigeons yet.
2.13 (b; C) Brown-checker (fig. 5b, 9e) and 2.14 (b; C^T) Brown-T-Pattern: Brown (b) in all possible pattern variations existent; Brown-checkers show coffee- or chocolate-brown checkered wing coverts and bars. Brown-T-Pattern: if the brown part is greater than half of the wing covert coloring.
2.15 (b; $C^?$; S) Spread Brown: Spread (S) produces homogeneously chocolate-brown colored pigeons, all primary patterns are overlayed. Brown feathers bleach strongly with sunlight, therefore in summer, chocolate-brown birds look homogeneously straw-colored. During molt, dark brown feathers grow again and make the pigeons look like Pied or Tigered.
2.16 (b; d) Khaki (fig. 10e): Head and neck ochre; covert light creamy colored with loam-yellow pattern (checker or bars). In contrast to Dominant Yellow brownish tail band and yellowish-brown wing feathers. The additional factors Dirty, Sooty,

and Smoky may occur in Brown and Khaki colored pigeons as in the other colorings, but they are far less marked; therefore they are not clearly recognizable.
2.17 (K/Ts1 = K: Kite-Bronze or Ts1: Modena-Bronze) Bronze (fig. 11c–f): produced with black or brown primary coloring by several hardly distinguishable hereditary factors which are not related; not found in combination with S. In blue barred and blue checkered feral pigeons reddish coloration of the inner vanes of the wing feathers, reddish and copper-colored primary pattern. In blue barred pigeons with the additional factor Sooty only the wing bars are bronze-colored, the sooty pattern remains black because the Bronze factor influences only the primary pattern of the wing coverts. Bronze coloration is mostly pronounced in combination with other lightening hereditary factors like Grizzle, Tiger or Pied. In blue T-pattern pigeons with intensive bronze-coloration the whole wing covert often is reddish-brown colored. Head and neck plumage is seldom bronze-colored. As a rule, juvenile birds are more intensively bronze-colored, especially in combination with the Grizzle factor.
2.18 (K; d) or (Ts1; d) Sulphur: The Diluted factor lightens Bronze to Sulphur. The result are Silver-bars and Silver-checkers with light brown or yellow primary pattern. In Bronze as well as in Sulphur blue tail coloration with dark bar, the bar showing a lighter coloration in Sulphur bars and in Sulphur checkers.
2.19 (ry) Rusty (fig. 8c): Primary patterns (Bar, Checker) rusty, wing feathers and tail band light grey. Dark stripes and spots in the light tail band. This peculiar tail coloration allows a discrimination from Dominant Opal as well as from the Bronze factor.

3. White and Pied Pigeons

3.1 (Bh/z = Bh: Baldhead-Pied or z: Gazzi-Pied) Pied (fig. 7a. 7b, 11d, 11f): Partial albinism due to partial lost of pigments; often also spotted bill and light circle around the eyes as well as light claws. If the pigments of the outer iris layer are missing, the eye appears dark. The form of the spotting varies widely due to different pied factors which are difficult to discriminate among feral pigeons. In feral pigeons the Baldhead-Pied (Bh) and the Gazzi-Pied (z) type are found. The Gazzi-pied pigeons show a white neck, breast and belly plumage, the other Pied types show an irregular distribution of white and colored feathers. Often only a few wing feathers white; if the factor is more developed, bigger areas are lighted. The pied pattern mostly appears on the wings, the back, the cloacal region, the belly, breast and scapulars/lesser coverts; in very light colored individuals often only the tail is colored.
3.2 (z^{wh}) Recessive White: A pure white coloration is caused by Recessive White, an allele of the Gazzi-Pied. Like in pied birds, bill, circle around the eye, and claws are light and the iris is dark colored. Recessive White is epistatic over all other hereditary factors. Several authors wrongly describe z^{wh}-pigeons as albinos (al). Albinos occur

extremely seldom, even among fancy pigeons and they suffer from a lack of vitality and motor disturbances (HOLLANDER & MILLER 1981). True albinos would not survive in an urban environment (under urban conditions).

3.3 (G^T) Tiger (fig. 7c, 7d): White spotted pigeons; pigmentation of the iris always normal orange-red, dark circle around the eye, dark bill and claws (except in Smoky or Recessive Red Tiger). The Tiger pattern is caused by the inhibition of different metabolic mechanisms which suppress the development of melanin. This inhibition does not occur in juveniles yet, therefore the Tiger pattern can only be found in adult pigeons. In contrast to pied pigeons, the wings normally not lightened, but especially head and neck plumage with many white feathers; breast and belly nearly always colored; the wing covert shows some lightened feathers, but larger white areas (as in Pied) seldom occur.

3.4 (G) Grizzle (figs. 3c, 6a–d, 11a, 11e): In heterozygotes head and neck patterning interspersed with some white feathers; breast and belly plumage homogeneous light grey. The feathers show white radial storages in the feather shaft area, producing irregular „cloudy" covert patterning. Bars and Checkers less affected. In blue and blue-checkered Grizzles often spotted reddish wing feathers; the reddish coloration is caused by Bronze factors. In Blue-T-patterns the Grizzle factor often has a very small effect; Grizzles are in this case often only recognizable by light cheeks, breast and belly. In homozygotes with black primary coloring, grizzle pigeons appear to be white with dark wings and tail feathers and dark bills. Homozygote dominant red Grizzles may be pure white with dark bills, circles around the eyes and claws and an orange-colored iris (Recessive Whites with light bills and claws and dark irises). Combinations of Pied and Grizzle may sometimes occur; they are difficult to classifiy since they possess characteristics of both hereditary factors (fig. 6d).

3.5 (pc) Pencilled (figs. 3d, 4c, 11f): Similar pattern as in Grizzle; wing and tail feather edges dark spottet, becoming white to the feather shaft. As a rule stronger lightening as in Grizzle. Covert feathers white with dark edges;

Dark edges first of all with juvenile birds clearly expressed, after first molt increased loss of pigments resulting in some feathes of wing shield becoming purely white head and neck feathers, not touched by Pencilled. In feral pigeons Pencilled occurs nearly always together with a Bronze factor and a Pied factor. This may indicate a linkage of factors. The pied patterns (Gazzi-Pied) of pencilled pigeons are very similar: head colored, neck white, neck usually with colored areas. Breast and belly plumage as well as some wing feathers white. The wing coverts and the wings show red storages between the blue spots; they are caused by Bronze factors. In spread black pencilled pigeons the red patterning is missing since Bronze does not manifest in black.

Although in this paper genetical details are not considered, it should be mentioned, that in some cases Pencilled, although it is normally transmitted recessively, heterozygously can influence the phenotype (by the presence of not identified modificator genes). Such birds have a normally pigmented wing shield (with the

exception of a concurrent pied patterning) and whitish lightened bars („pseudo bars"). Wing and tail feathers also with typical pencilling effect, but expression is less than in homozygous birds.
Pencilled-colored pigeons differ from Grizzles by their dark head, the dark brown iris, the usually light claws and the usually existent pied patterning.

3.6 (Ws) Whiteside (fig. 11b): It is phenotypically visible only in combination with recessive red. Homozygous Ws with large white areas in the wing shield, sometimes also more or less large white areas on the head, belly, wings and tail. Heterozygous with smaller white areas, often only on the wing shield and back. Juveniles are red, because the depigmentation does not start before the formation of the adult plumage. Because of the similarities of recessive Tiger Grizzles and Whitesides on further examinations both variants are added to the Tiger Grizzles. Only by test matings it was to find out that Ws existed in the Viennesse feral population. In contrast to the Tiger pattern, it is impossible to transfer the Whiteside pattern on any coloring exept recessive red. The Whiteside pattern in some black fancy pigeons is the result of a genetical different background an does not exist in feral pigeons. Recessive red G^T and Ws are hard to discern phenotypically, G^T often appears with more conspicuous white feathers on the neck.

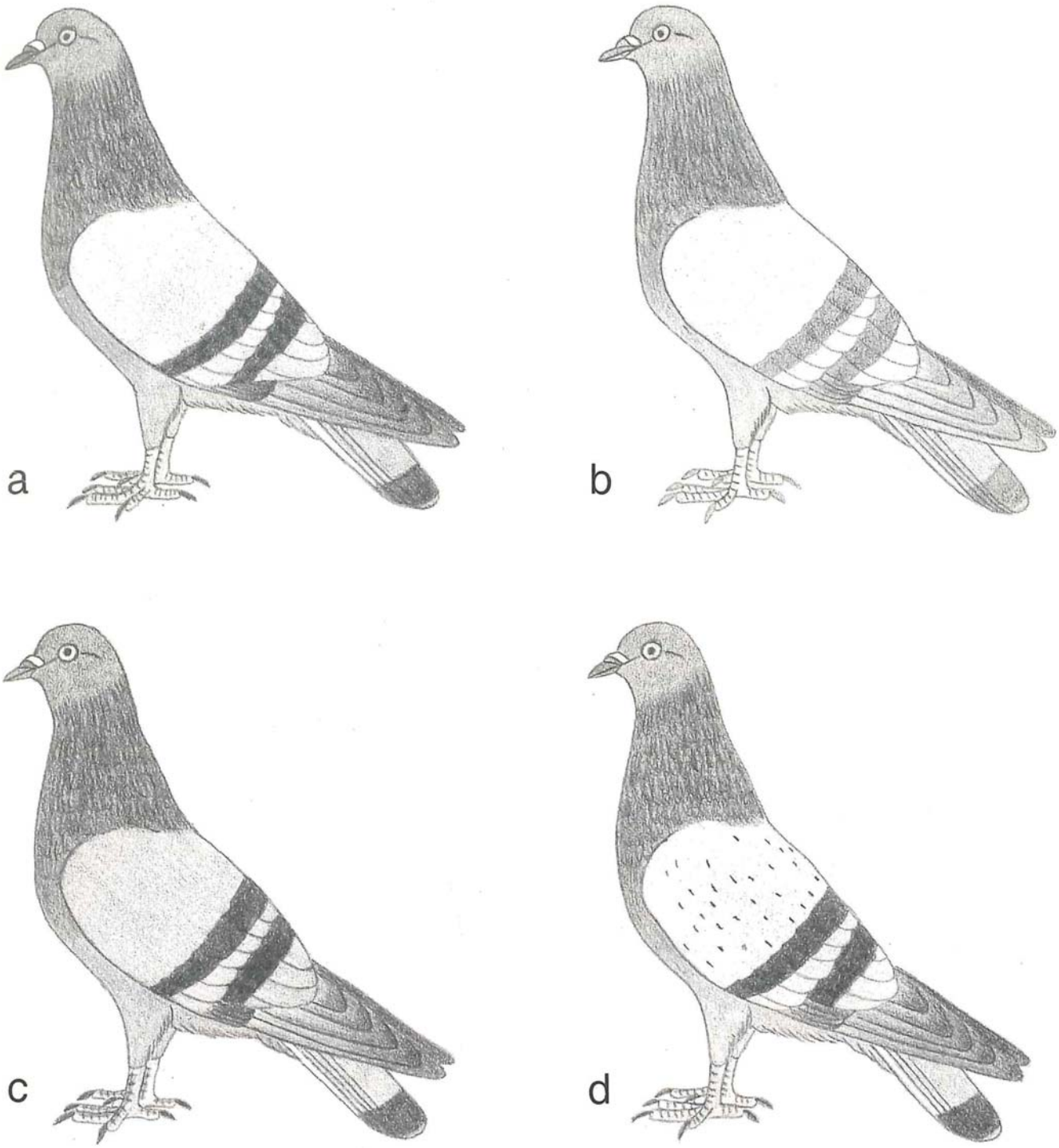


Abb. 1. Gefiederfärbungen der Strassentaube, Blaubindige Varianten: a. Wildform mit der schwarzen Grundfarbe und Flügelbinden (B^+;C^+ Blaubindig). b. Wildform mit Verdünnungsfaktor, Gesamtfärbung heller, (B^+;d;C^+ Blaufahl). c. Bei Blaubindig mit Dirtyfaktor (B^+;C^+;V) erscheint das ganze Tier dunkler, die Beine und Zehen sind schwärzlich. d. Bei Blaubindig und Sooty (B^+;C^+;so) zeigen die Deckfedern ein Fleckenmuster (siehe Abb. 8).

Fig. 1: Plumage polymorphism in the feral pigeon; Blue-bar variants: a. Blue-bar (wild type); b. Blue-bar + Dilution (Silver-bar): overall coloration lighter; c. Blue-bar + Dirty: the whole bird seems to be darker, the feet and toes are blackish; d. Blue-bar + Sooty: the covert feathers show a spotted pattern (see fig. 8)

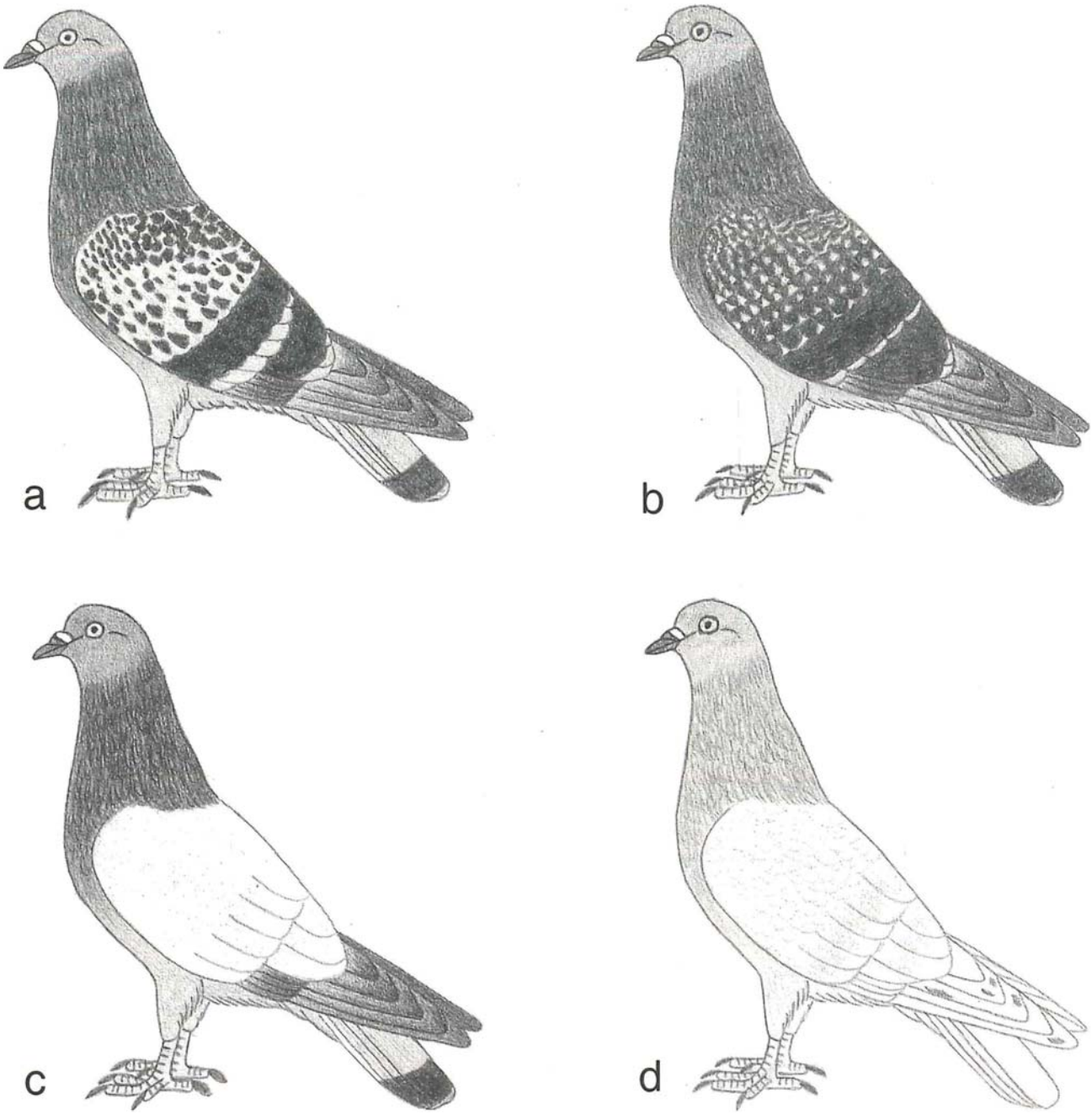


Abb. 2. Gefiederfärbungen der Strassentaube, Zeichnungsanlagen und Ausbreitungsfaktor S: a. Bei Blaugehämmert (B^+;C) macht der Hämmerungsanteil (schwarze Flecken) bis 50 % des Schildes aus. b. Bei Blaudunkelgehämmert (B^+;C^T) ist der Hämmerungsanteil über 50 % und kann bei sehr dunklen Individuen zu einem schwarzen Schild führen, im Gegensatz zu Schwarz (S) ist der Schwanz aber immer hell. c. Blauhohlig (B^+;c) ohne Flügelbinden. d. Bei Einfarbig Fahl (B^A;$C^?$;S) ist der Hals rötlich silbrig, das restliche Gefieder aschfarben, die Täuber weisen in der Ala und manchmal auch im übrigen Gefieder dunkle Flecken auf.

Fig. 2: Plumage polymorphism in the feral pigeon; primary pattern and Spread: a. Blue-checker: dark spots cover up to 50% of the wing covert area; b. Blue-T-pattern: more than 50% of the wing coverts area spotted, in very dark colored individuals this may lead to black wing covert, but the tail is always light (in contrary to Spread Black); c. Blue-barless: without wing bars; d. Spread Ash: neck reddish-silver, rest of the plumage ash-colored, males show dark spotted wings and somtimes also dark spots in the rest of the plumage.

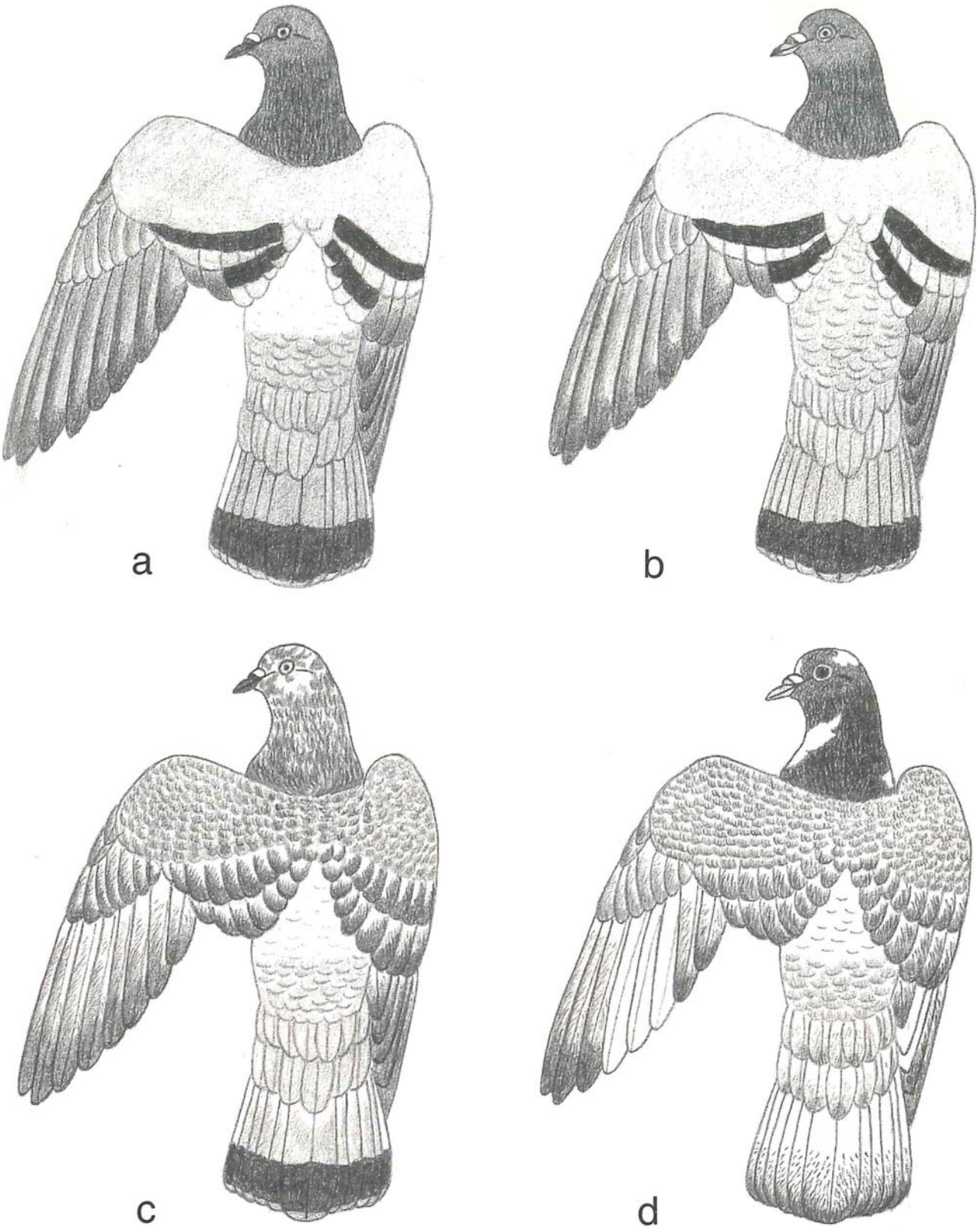


Abb. 3. Gefiederfärbungen der Strassentaube, Zusatzfaktoren: a. Blaubindig (B^+;C^+) von oben b. Bei Blaubindig mit Smoky (B^+; C^+;sy) sind Schnabel und Augenränder hell, der Rücken und die Aussenfahnen der äusseren Schwanzfedern dunkel. c. Bei Blaugehämmert mit Schimmelfaktor (heterozygot) (B^+;C;G) ist das Auge orangerot, der Hals zeigt ein Schimmelmuster, die Flügeldecken oft Bronzeeinlagerung. d. Bei Blaugehämmert mit Scheck- und Pencilled-Faktor (B^+;C;

z/Bh;pc) ist das Auge meist dunkel, das Flügelschild mit Bronzeeinlagerungen und der Schwanz stark aufgehellt mit der typischen Strichelzeichnung.

Fig. 3: Plumage polymorphism in the feral pigeon; additional factors: a. Blue-bar; b. Blue-bar + Smoky: bill and orbital rims light, back and external vanes of the outer tail feathers dark; c. Blue-checker + Grizzle (heterozygous): eye orange, neck with grizzle pattern, often wing coverts with Bronze storage; d. Blue-checker + Pied + Pencilled: eye usually dark, neck dark with white spots, wing coverts with Bronze storages, tail strongly lightened.

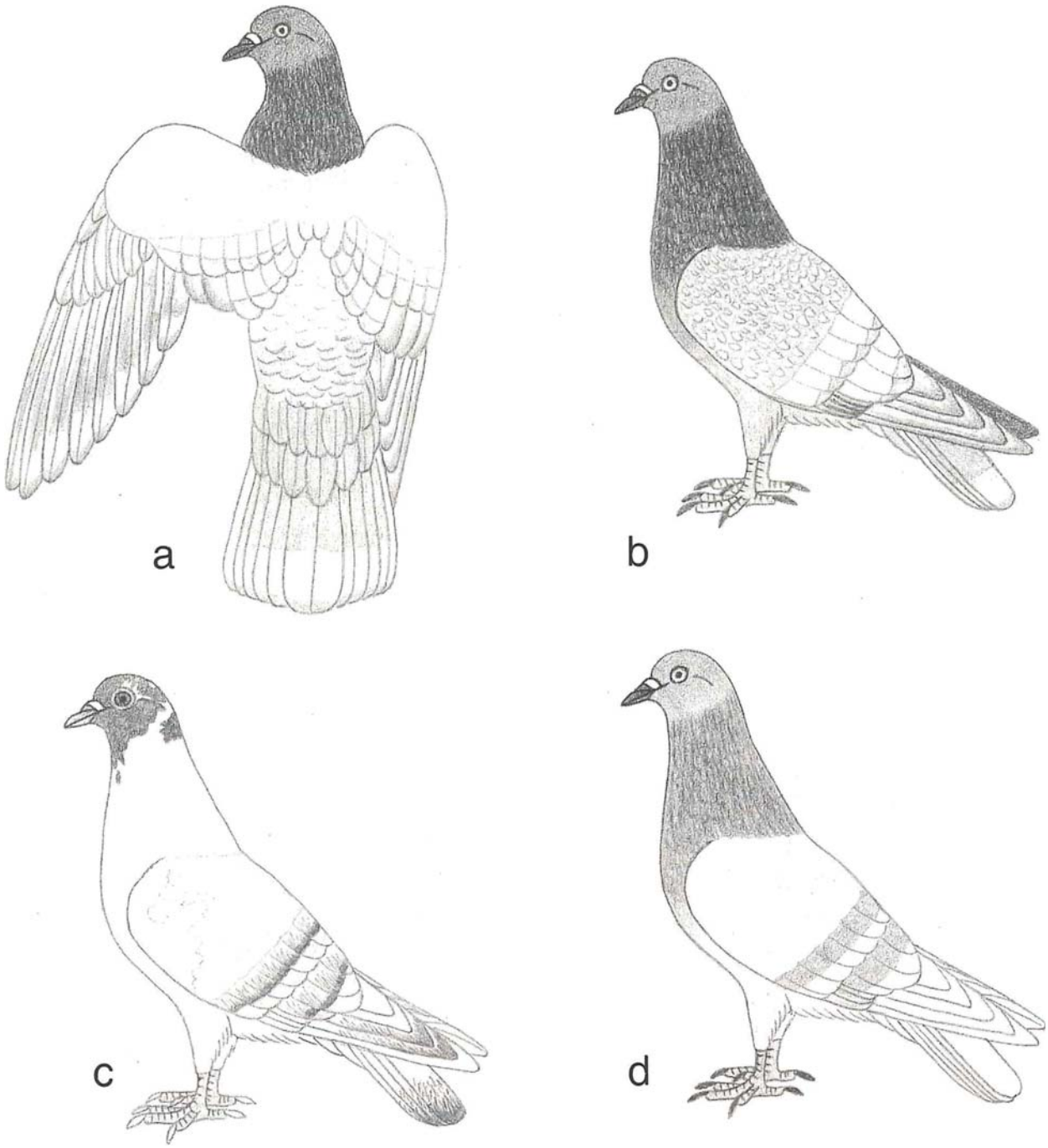


Abb. 4. Gefiederfärbungen der Strassentaube, Zusatzfaktoren: a. Bei Blaubindig mit Dominant Opal erscheinen Ala und Schwanz ausgebleicht, die Flügelbinden sind weiss, gelblich oder bräunlich (B^+;C^+;Od) von oben b. Bei Blaugehämmert mit Dominant Opal (B^+; C;Od) ist auch die Hämmerung aufgehellt. c. Bei Blaubindig mit Scheck- und Pencilled-Faktor (heterozygot) (B^+; C^+;pc) entsteht an Stelle der Flügelbinden eine typische Strichelzeichnung, welche jedoch nur bei einem Teil der heterozygoten Tiere vorhanden ist. d. Rotfahl (B^A;C^+) . Mit ziegelroten Flügelbinden, aschfarbenem Schwanz sowie dunklem Schnabel, Augenring und Krallen.

Fig. 4: Plumage polymorphism in the feral pigeon; additional factors: a. Blue-bar + Dominant Opal: Wing and tail bleached, wing bars white, yellow or brownish; b. Blue-checker + Dominant Opal: also the checker lighted; c. Blue-bar + Pied + Pencilled (heterozygous): typical broken line instead of the wing bars, only on some heterozygous pencilled birds visible; d. Ash Red-bar: red type of the wild type, wing bars brick-red, tail ash-colored, bill, circle around the eye and claws dark.

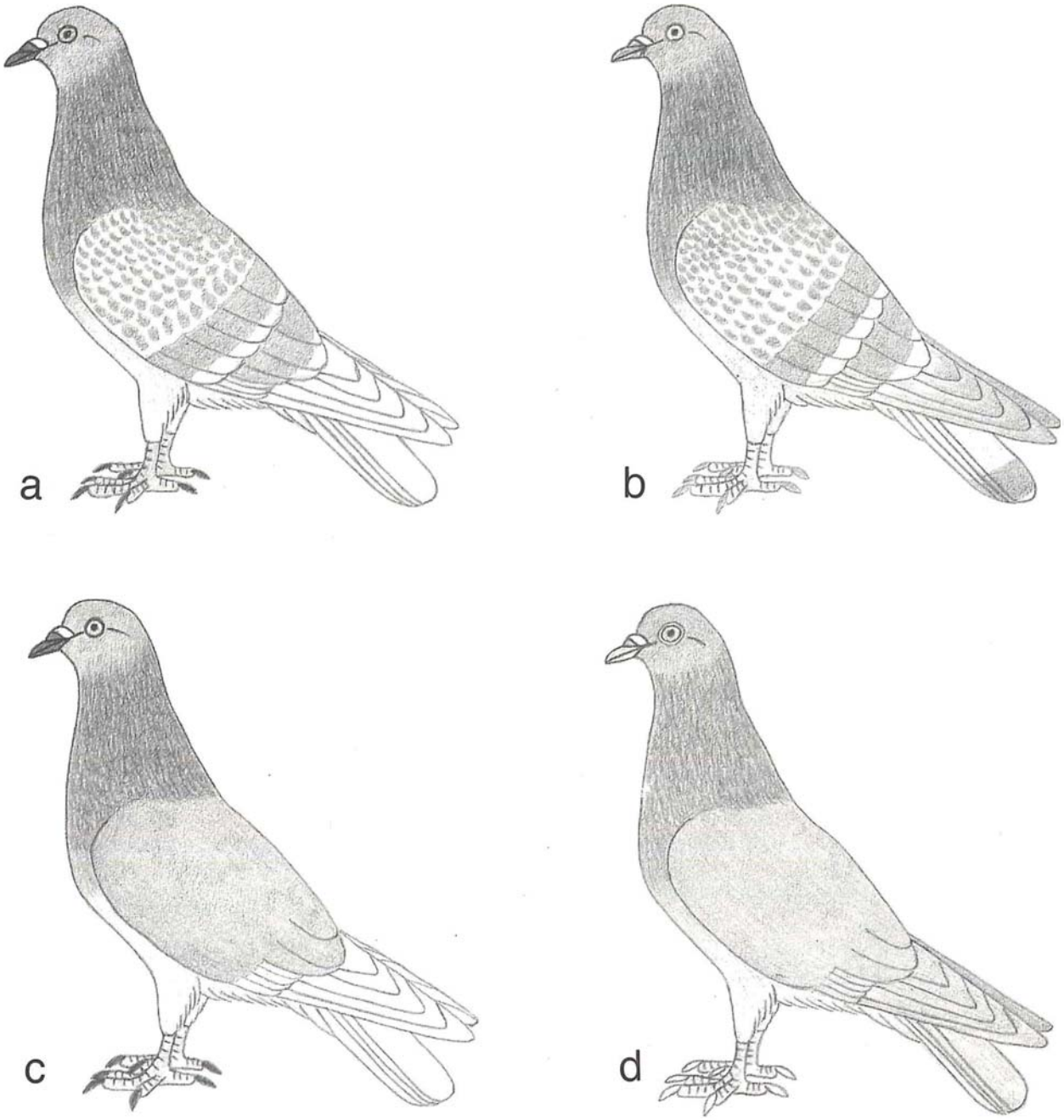


Abb. 5. Gefiederfärbungen der Strassentaube, rote und braune Tauben: a. Bei Rotfahlgehämmert (B^A;C) ist die Hämmerung ziegelrot und der Schwanz aschfarben. Augenring, Schnabel und Krallen sind dunkel. b. Bei Braunfahlgehämmert (b;C) sind Augenring, Schnabel und Krallen zu graubraun aufgehellt, die Hämmerung und Flügelbinden sind kaffebraun, der Schwanz graubraun mit dunkelbrauner Binde. c. Bei Rotfahldunkelgehämmert (B^A;C^T) erscheint das Flügelschild ziegelrot. d. Rezessiv rote Tiere (e) haben fleischfarbene Augenringe, Schnäbel und Krallen, sie sind einheitlich rotbraun gefärbt und der Schwanz erscheint rot, oft mit einer bläulichen Tönung.
Fig. 5: Plumage polymorphism in the feral pigeon; Red and Brown pigeons: a. Ash Red-checker: checker pattern brick-red, tail ash-colored, circle around the eye, bill and claws dark; b. Brown-checker: circle around the eye, bill and claws lighted to grey-brown, checker pattern and wing bars coffee-brown, tail grey-brown with dark brown bar; c. Ash Red-T-pattern: wing coverts brick-red; d. Recessive Red: circle around the eye, bill and claws flesh-colored, homogeneous reddish-brown plumage coloration, tail red and often with a bluish coloration.

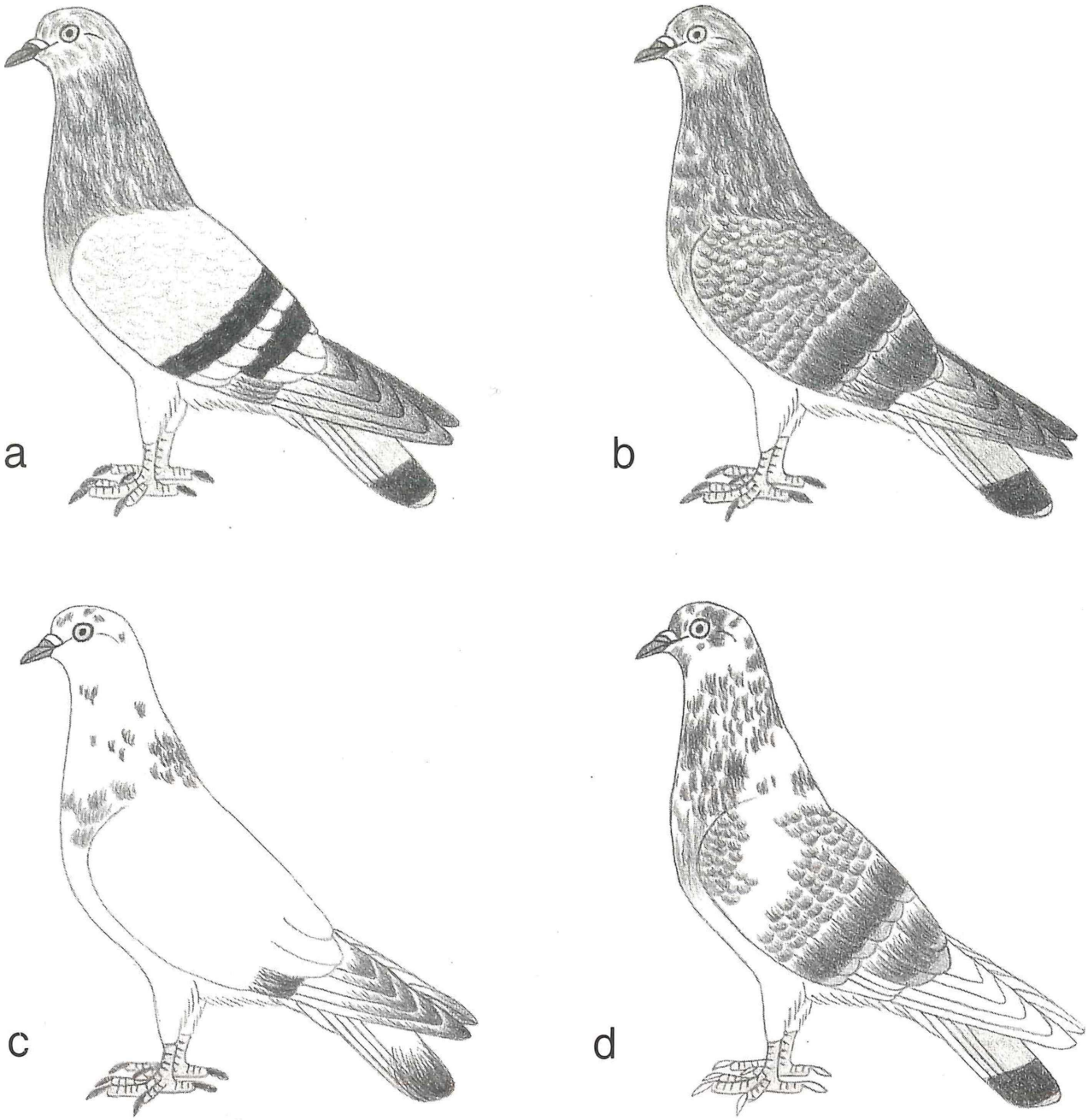


Abb. 6. Gefiederfärbungen der Strassentaube, weissbunte Tauben: a. Bei Blaubindig mit Schimmelfaktor in heterozygoter Form ($B^+;C^+;G$) ist der Kopf und Bauch aufgehellt, Hals, Schild und Ala zeigen das Schimmelmuster. b. Bei Blaudunkelgehämmert mit Schimmelfaktor in heterozygoter Form ($B^+;C^T;G$) ist das Schild oft kaum merklich aufgehellt. Hier vor allem am Schimmelmuster im Kopf- und Halsbereich erkennbar. c. Reinerbiger Schimmel der Blaugruppe ($B^+;C^2;GG$), der Schnabel ist dunkel, das Auge orangerot, Ala und Schwanz zeigen das Schimmelmuster. d. Blaugehämmerte Schimmelschecken ($B^+;C;G$; Bh/z) zeigen ein sehr variables Erscheinungsbild.
Fig. 6: Plumage polymorphism in the feral pigeon; Pied pigeons: a. Blue-bar + Grizzle (heterozygous): head and belly lightened, neck, wing covert and wing (ala) with grizzle pattern; b. Blue-T-pattern + Grizzle (heterozygous): lightening of the wing covert often hardly recognizable, head and neck area with grizzle pattern; c. Homozygous Grizzle (Blue/Black primary coloring): bill dark, eye orange, ala and tail with grizzle pattern; d. Blue-checker + Pied + Grizzle: very variable coloration types.

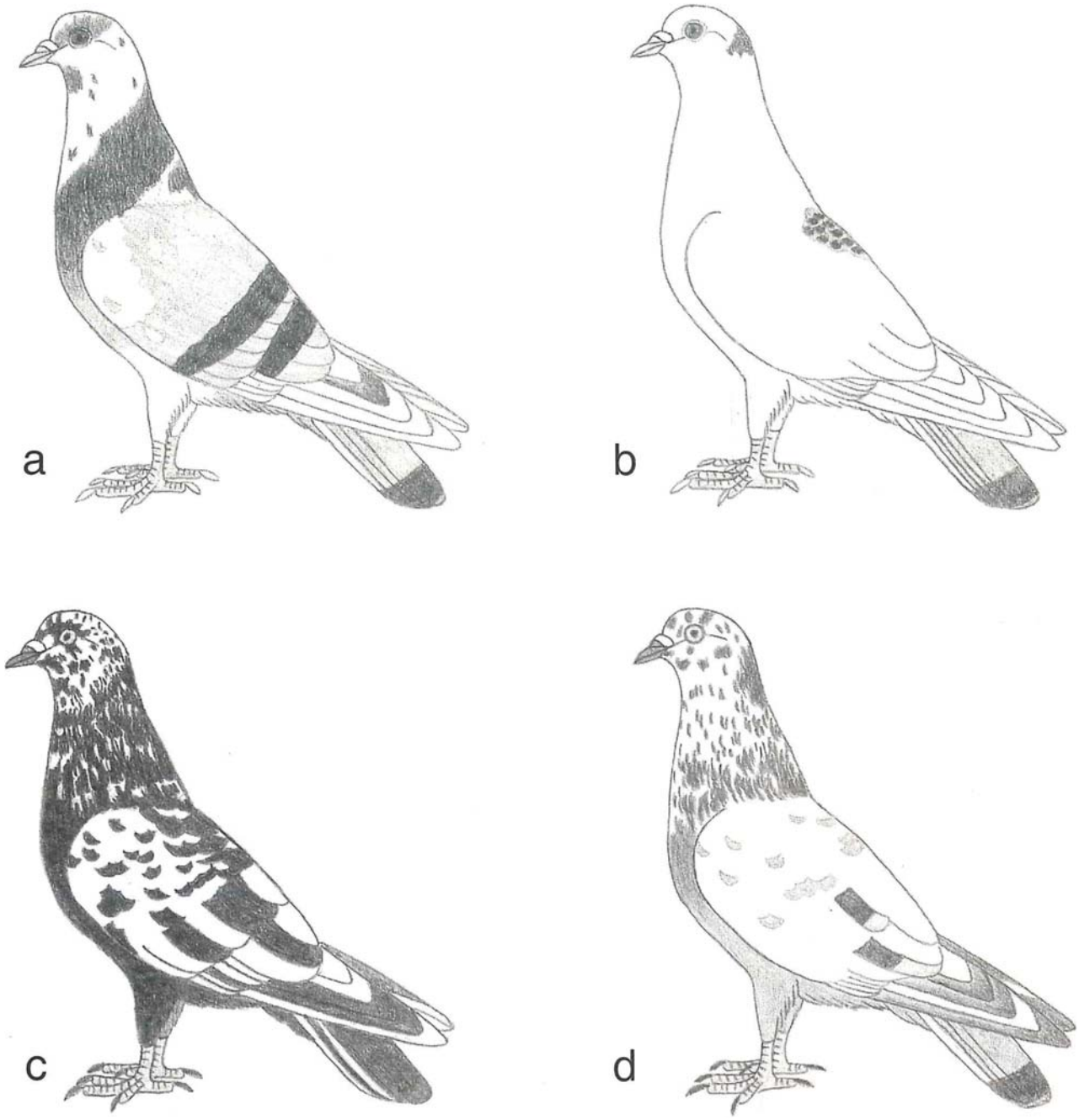


Abb. 7. Gefiederfärbungen der Strassentaube, weissbunte Tauben: a. Blaubindig mit Scheckfaktor (B^+;C^+;Bh/z), heller oder gefleckter Schnabel, dunkle Iris, helle Krallen b. Blaugehämmert mit Scheckfaktor (B^+;C;Bh/z), wie a., bei diesem Tier starke Ausbreitung der Scheckung erkennbar. c. Schwarz mit Tigerfaktor (B^+;C^2;G^T), Schnabel und Krallen dunkel, Auge orangerot, Brust und Rumpf dunkel. d. Blaubindig mit Tigerfaktor (B^+;C^+;G^T), wie c. mit stärkerer Aufhellung bei diesem Tier.

Fig. 7: Plumage polymorphism in the feral pigeon; Pied pigeons: a. Blue-bar + Pied: bill light or pied, iris dark, claws light; b. Blue-checker + Pied: like a., on this bird pied pattern widely spread over the whole plumage; c. Black + Tiger-Grizzle: bill and claws dark, eye orange, breast and rump dark; d. Blue-bar + Tiger-Grizzle. like c., with stronger lightening on this pigeon.

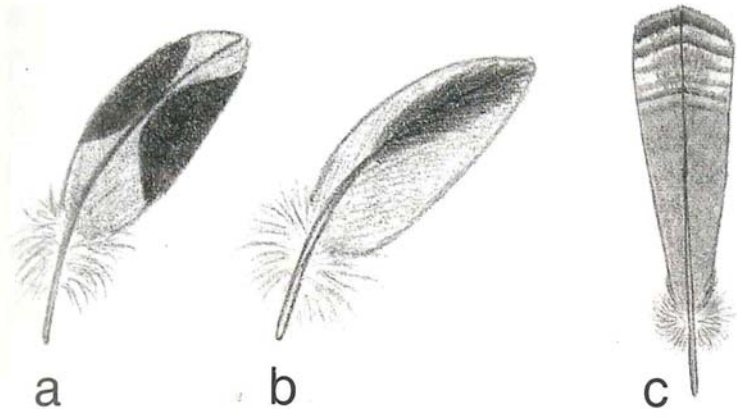


Abb. 8. Federn: a. Gehämmerte Feder aus dem Flügelschild (Zeichnungsanlage C^T), die schwarze Färbung nimmt mehr als die Hälfte der Fahne ein b. Bei Sooty-Zeichnung (so) sind die Flecken direkt am Federkiel. c. Schwanzfeder bei Rusty (ry). Schwanzbinde hellgrau mit dunklem Streifen- und Fleckenmuster.

Fig. 8: Feathers: a. Wing covert-feather with checker-pattern: the dark coloration covers more than 50% of the vane; b. Wing covert -feather with Sooty: spots are situated directly on the scape; c. Tail feather with Rusty: tail band light grey with dark stripe and spot pattern.

Abb. 9. (S. 358) a. Rotfahl (B^A;C^+); b. Gelbfahl (B^A;d;C^+); c. Rotfahlgehämmert (B^A;C); d. Gelbfahldunkelgehämmert (B^A;d;C^T); e. Braunfahlgehämmert (b;C); f. Blaufahlgehämmert (B^+;d;C).
Fig. 9: a. Ash Red-bar; b. Ash Yellow-bar; c. Ash Red-checker; d. Ash Yellow-T-pattern; e. Brown-checker; f. Silver-checker.

Abb. 10. (S. 359) a. Einfarbig Fahl (B^A;$C^?$;S), helle Variante; b. Einfarbig Fahl (B^A;$C^?$;S), dunkle Variante (dahinter Rotfahldunkelgehämmert (B^A; C^T); c. Rezessiv Rot (e); d. Dun (B^+;d;$C^?$;S); e. Khakifahlgehämmert (b;d;C); f. Blaugehämmert + Dominant Opal (B^+;C;Od).
Fig. 10: a. Spread Ash, light variant; b. Spread Ash, dark variant (behind Ash Red-T-pattern); c. Recessive Red; d. Dun; e. Khaki-checker; f. Blue-ckecker + Dominant Opal.

Abb. 11. (S. 360) a. Rotfahlgehämmert + Schimmelfaktor (heterozygot) (B^A;C;G); b. Rezessiv Rot + Weissschildfaktor (e;Ws); c. Blaubindig + Bronzefaktor (B^+:C^+;K/Ts1); d. Blaubindig + Sooty + Bronzefaktor + Scheckfaktor (B^+;C^+;so;K/Ts1;Bh/z); e. Blaudunkelgehämmert + Bronzefaktor + Schimmelfaktor (heterozygot) (B^+; C^T;K/Ts1;G); f. Blaugehämmert + Bronzefaktor + Pencilledfaktor + Scheckfaktor (B^+;C;K/Ts1;pc;Bh/z).
Fig. 11: a. Ash Red-checker + Grizzle (heterozygous); b. Recessive Red + Whiteside; c. Blue-bar + Bronze; d. Blue-bar + Sooty + Bronze + Pied; e. Blue-T-pattern + Bronze + Grizzle (heterozygous); f. Blue-checker + Bronze + Pencilled + Pied.

a

b

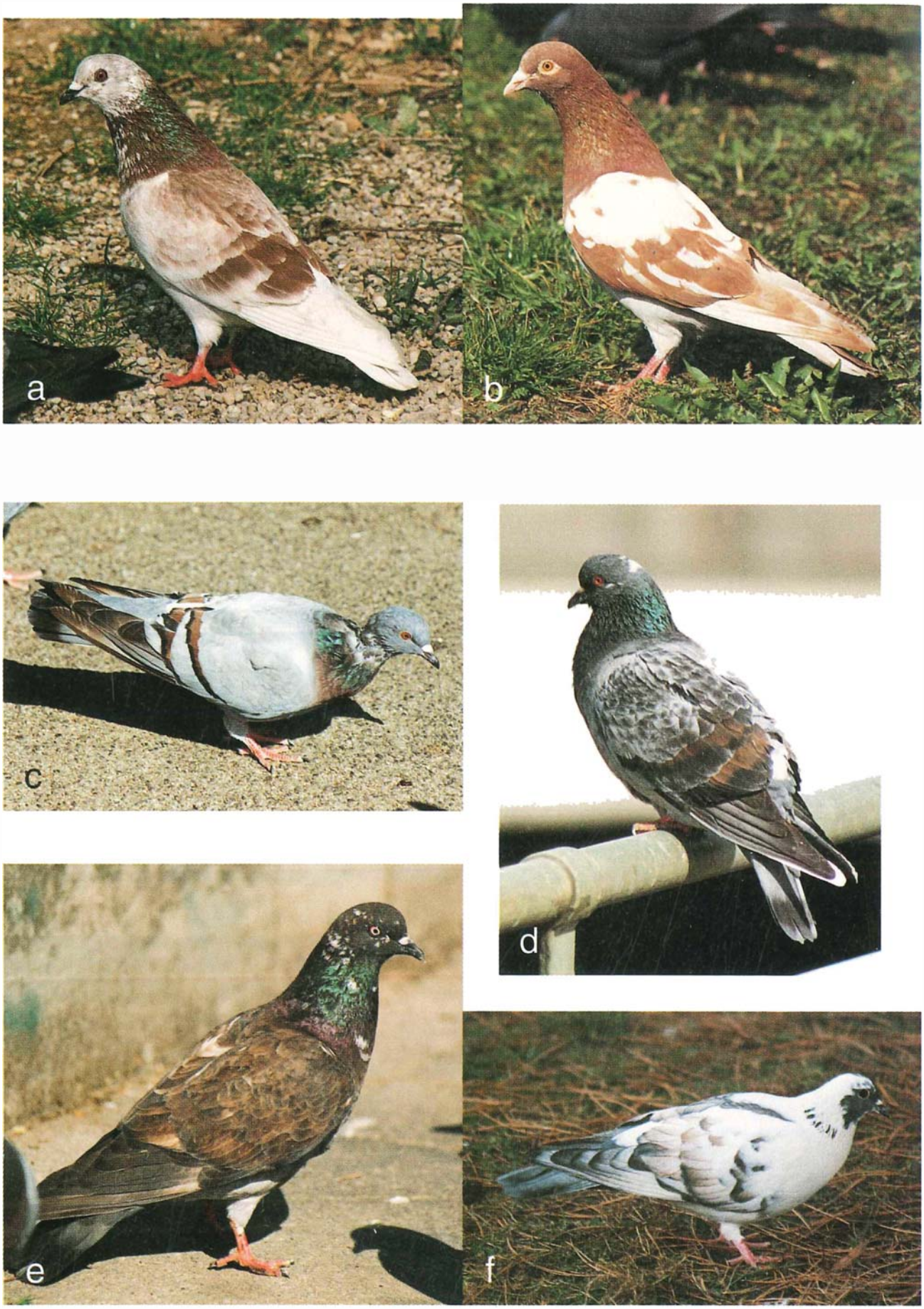
c

d

e

f

a
b
c
d
e
f


a
b
c
d
e
f

Literatur
References

BURLEY, N. (1977): Parental investement, mate choice, and mate quality. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 74: 3476 - 3479. - BURLEY, N. (1981): Mate choice by multiple criteria in a monogamous species. The American Naturalist 117: 515 - 528.
DUNMORE, R. (1968): Plumage Polymorphism in a Feral Population of the Rock Pigeon. American Midland Naturalist 79/80: 1–7.
GIBSON, L. P. (1993): Genetics of pigeons *Columba livia* (GMELIN), Plain City. - GOODWIN, D. (1958): The existence and causation of colour-preferences in the pairing of Feral and Domestic Pigeons. Bulletin of the British Ornithologists Club 78: 136-139.
HAAG-WACKERNAGEL, D. (1998): Die Taube. Vom heiligen Vogel der Liebesgöttin zur Strassentaube. Verlag Schwabe & Co. AG, Basel, 245 S. - HAAG-WACKERNAGEL, D. (1999): The Pigeon. From the Holy Bird of the Goddess of Love to the Feral Pigeon. An English supplementum translated by Derek Goodwin. Verlag Schwabe & Co. AG, Basel, Switzerland, 20 S. - HOLLANDER, W. F. & W. J. MILLER (1981): Hereditary variants of behavior and vision in the pigeon. Iowa State Journal of Research 55, 4: 323–331.
JOHNSTON, R. F. & S. G. JOHNSON (1989): Nonrandom mating in Feral Pigeons. The Condor 9: 23–29. - JOHNSTON, R. & M. JANIGA (1995): Feral pigeons. Oxford University Press, Oxford, New York, 320 S.
KLEMP, S. (1993): Die Stadttaube (*Columba livia* forma domestica) in Hamburg. Hamburger avifaunistische Beiträge 24: 7-36. - KLEMP, S. (1996): Unterschiede in der Brutaktivität einzelner Färbungsvarianten der Stadttauben (*Columba livia* forma domestica). Ökologie der Vögel (Ecol. Birds) 18: 77–84.
LEISS, A. (1998): „Rusty" - eine neue Farbmutation. Geflügel-Börse 16: 10–11. - LEISS, A. & D. HAAG-WACKERNAGEL (1999): Gefiederfärbungen bei der Strassentaube (*Columba livia*). Journal für Ornithologie 140: 341–353. - LEVI, W. M. (1981): The Pigeon. Levi Publishing Co., Inc., Sumter, 667 S.
MURTON, R.K., C.F.B. COOMBS & R.J.P. THEARLE (1972): Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var. II. Flock behaviour and social organisation. Journal of applied ecology 9: 875–889. - MURTON, R.K., N.J. WESTWOOD & R.J.P. THEARLE (1973): Polymorphism and the evolution of a continuous breeding season in the pigeon, *Columba livia*. Journal of Reproduction and Fertility, Suppl. 19: 563–577.
PIELOWSKY Z. (1959): Studies on the relationsship: Predator (Goshawk) - Prey (Pigeon). Bulletin de l'academie polonaise des sciences, Varsovie 7/10: 401–403.
SELL, A. (1986): Handbuch der Tauben, Band 1, Zucht und Vererbung bei Tauben. Schober Verlags-Gmbh, 204 S. - SCHÜTTE J., G. STACH & J. WOLTERS (1994): Handbuch der Taubenrassen. Verlag Josef Wolters, Bottrop, 716 S.
WARRINER, C. C., W. B. LEMMON & T. S. RAY (1963): Early experience as a variable in mate selection. Animal Behaviour II: 221–224.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: 21

Autor(en)/Author(s): Leiss A., Haag-Wackernagel Daniel

Artikel/Article: Variabilität und Bestimmung der Gefiederfärbungen bei der Straßentaube (Columba livia) 331-361