© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder.

Von

S. Schaub.

Nach einem in der Sitzung der Basler Naturforschenden Gesellschaft vom 15. Mai 1912 gehaltenen Vortrag.

Die vorliegende Studie stellt sich die Aufgabe, die theoretischen Anschauungen über das Nestkleid der Vögel einer Revision zu unterziehen und an Hand einiger neuer Beobachtungen seine Bedeutung in einem etwas andern Lichte erscheinen zu lassen, als es bisher der Fall war. Die aus diesen Beobachtungen gezogenen Schlüsse können nicht den Anspruch erheben, etwas ganz Neues zu sein, da ähnliche Gedanken wenigstens andeutungsweise schon von andern ausgesprochen wurden und weil andererseits der Boden für die hier versuchte Deutung des Nestkleids schon so wohl vorbereitet war, dass es nur weniger, beinahe zufälliger Entdeckungen bedurfte, um ihre Berechtigung zu erkennen. Ich glaube jedoch, dass gerade diese zufälligen Beobachtungen geeignet sind, unsere immer noch spärlichen Kenntnisse über das Nestkleid zu erweitern und die Geschichte des Federkleids etwas zu erhellen.

Wir werden die heute gültigen Ansichten über das Nestkleid der Vögel am ehesten richtig einschätzen können, wenn wir uns vergegenwärtigen, unter welchen Bedingungen sie entstanden sind, inwiefern das Nestkleid bereits der Gegenstand zoologischer Forschung war.

Im Jahre 1832 schrieb *Carus* in seiner vergleichenden Zootomie: „im jungen Vogel bemerkt man, dass Büschel von weichen Haaren .... zuerst an Statt der Federn hervorkeimen; diese Haare sind indess nur gleichsam die Krone der eigentlichen Feder, und sie fallen ab, sowie die eigentliche Fahne sich bildet."

Ganz ähnliche Anschauungen äussert *Nitzsch* in seiner klassischen Pterylographie vom Jahre 1840; nur erlauben ihm seine reichen Kenntnisse eine viel schärfere und präzisere Fassung: „Das Dunen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kleid der jungen, eben ausgebrüteten Vögel betreffend, so soll dieses nach Einigen aus Dunen, nach Andern aus Haaren bestehen, indessen wird dasselbe bei den meisten Vögeln weder aus diesen, noch aus jenen gebildet, sondern lediglich aus bald abfallenden dunenartigen oder borstenförmigen Fortsätzen, welche auf den Spitzen der zuerst gebildeten Aeste einer Konturfeder, oder sogar einer Dune, aufsitzen. Nur bei den Unguirostres besteht das Nestkleid aus wahren, mit Schaft und Spule versehenen Dunen."

Beide Forscher reden kein Wort von einer ersten Federgeneration, sie betrachten die Nestdunen gar nicht als richtige Federn, sondern betonen, dass sie die Krone der eigentlichen Feder bilden oder Fortsätze derselben sind. Ich glaube aber, dass diese naiven Schilderungen den wirklichen Tatsachen viel mehr entsprechen, als das, was in den heutigen Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie zu finden ist.

Im Laufe der Jahre sammelte sich nun eine Anzahl von Arbeiten über das Nestkleid an, so dass wir über gewisse Punkte seiner Organisation leidlich orientiert sind. Doch ist diese Literatur immer noch eine spärliche, und die betreffenden Arbeiten verdanken ihre Entstehung nur in wenigen Fällen dem Wunsche, die Natur des Nestkleids wirklich zu erforschen. Eine erste Kategorie von Arbeiten beschäftigt sich mit dem Nestkleid vom Standpunkt der Museumszoologie. Als Beispiel hiefür nenne ich *Vian*, der in seiner Monographie alle Nestlinge europäischer Vögel, sofern sie ein Nestkleid besitzen, geschildert hat.[1]) Sein Hauptzweck ist die Möglichkeit einer Bestimmung der Nestlinge, und es sind deshalb von ihm speziell die Differenzen herausgearbeitet worden, welche diesem Zweck am dienlichsten sind. Andere zum Teil sehr wichtige Merkmale werden beiseite gelassen; so erfahren wir über die vielen Vögel mit spärlichem oder reduziertem Nestkleid gar nichts. Sie eignen sich nicht zum Ausstopfen und sind deshalb unberücksichtigt geblieben.

Viel wichtiger als diese Arbeiten von Sammlern sind die Bemühungen verschiedener Forscher, die histologische Entwicklung der Nestdunen in allen Einzelheiten zu erforschen. Auch das Ziel dieser Arbeiten war nicht eigentlich die Erforschung des Nestkleids, sondern es handelte sich in erster Linie um das Studium der ersten Anlagen der Integumentalgebilde. Die Resultate dieses Studiums führten notwendigerweise zu einem Vergleich zwischen Schuppen, Federn und Haaren, und deshalb nehmen auch die Spekulationen über die Beziehungen zwischen diesen Integumentalgebilden in vielen dieser Arbeiten einen breiten Raum ein. Das Material zur histologischen Untersuchung lieferten vorwiegend sehr leicht zugängliche Vögel, natürlich

[1]) Bull. soc. zool. France. 1886—88.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in erster Linie das Hühnchen, dann Gänse und Tauben und, seitdem Südpolexpeditionen unternommen werden, auch als Kuriosum der Penguin. Diese Auswahl wurde nun keineswegs getroffen, weil an diesen Vögeln typische Verhältnisse beobachtet werden können, sondern lediglich, weil sie zum Teil bereits klassische Objekte der Embryologie waren oder durch abweichende Gestaltung ihres Gefieders und anderer Organe die Aufmerksamkeit auf sich zogen.

Nur wenige Autoren, ich nenne hier nur *Klee, Gadow* und *Pycraft*, waren in der glücklichen Lage, die Nestkleider einer grössern Anzahl von Vögeln untersuchen zu können und unsere allgemeinen Kenntnisse dieses Organs zu erweitern.

Eine Folge des geschilderten Arbeitens war es nun, dass die Nestdunen plötzlich eine wichtige Stellung in der Literatur über das Integument einnahmen. Man fing an, sie zu überschätzen, und wir hören deshalb nicht mehr von einfachen Fortsätzen der eigentlichen Federn reden, sondern von Erstlingsdunen, Embryonaldunen und Embryonalgefieder. Besonders die höchst einfachen Neoptile[2]) der Tauben gaben den Anlass dazu, in diesen Gebilden einen Uebergang zwischen der Reptilienschuppe und der Vogelfeder zu erblicken. Man redete kurzerhand von einer ersten Federgeneration, wie man von einer ersten Zahngeneration spricht und verglich die Nestdunen mit den Milchzähnen der Säugetiere. Und nun wurde der einfache Bau dieser ersten Generation als etwas höchst primitives erklärt, und unter dem Einfluss des biogenetischen Grundgesetzes gelangte man zu der Ansicht, das Nestkleid sei das primitive Federkleid der Vorfahren der heutigen Vögel, die Nestdunen seien das Abbild der Urfedern.

Diese Anschauungen wurden im allgemeinen bis heute festgehalten, obschon sich nach und nach herausstellte, dass Neoptil und definitive Feder in einem innigern Zusammenhang stehen, als man nach diesen Theorien erwarten sollte. Während man sich früher darüber stritt, ob beide Federn aus ein und derselben Papille hervorgingen oder ob der Keim der definitiven Feder eine Neubildung sei,[3]) wird heute ziemlich allgemein anerkannt, dass Nestdune und definitive Feder Produkte desselben Federkeims sind. Nachdem sich herausgestellt hatte, dass beide Federn ineinander übergehen und in vielen Fällen keine Unterbrechung zwischen beiden stattfindet, konnte man sich dieser Einsicht nicht mehr verschliessen. Die notwendige Konsequenz wäre nun aber gewesen, zu prüfen, ob unter diesen Umständen die Nestdune überhaupt noch als selbständige Feder, als eine erste

[2]) Ich verwende an Stelle des schwerfälligern Ausdrucks Neossoptil den kürzern, auch von *Gadow* angewendeten Neoptil (von *νέος* und *τὸ πτίλον*).

[3]) Vergleiche die Diskussion der Frage bei *F. Keibel,* Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Erg. Anat. Entw. 1896.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Generation betrachtet werden darf. Auf der Annahme, dass dies so sei, beruhen ja alle theoretischen Betrachtungen über die Urgeschichte der Federn. Insbesondere wurde stets hervorgehoben, dass der Schaft den Nestdunen noch fehle und dass ihre Zusammensetzung aus blossen Aesten sie viel primitiver erscheinen lasse als die definitive Feder. Die Frage nach der wirklichen Natur der Nestdunen wurde aber gar nicht mehr aufgeworfen, sie blieben nach wie vor die erste Federgeneration.

Die eben skizzierten Ansichten über die phylogenetische Bedeutung der Neoptile lassen sich in den gebräuchlichen Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie sehr schön verfolgen. Schon 1883 redet *Wiedersheim*[4]) von der Embryonaldune als einer zylindrischen Schuppe, die an ihrem obern Rand in einzelne Strahlen ausgefranst erscheine. Er sagt ferner: „Federformen, die ein Uebergangsglied zwischen der Reptilienschuppe und der ausgebildeten Vogelfeder repräsentieren, sind paläontologisch bisher nicht nachgewiesen, dass sie aber bestanden haben müssen, weist die Entwicklungsgeschichte aufs Ueberzeugendste nach."

1886 sagt derselbe Autor: „Die meisten Vögel sind beim Ausschlüpfen mit pinselartigen Haaren bedeckt, sodass phylogenetische Schlüsse auf die Beschaffenheit des ursprünglichen Federkleids sehr nahe liegen."

Im Grundriss von 1898 heisst es noch deutlicher: „Die Erstlingsdunen stellten wahrscheinlich das primitive Federkleid der Vorfahren der heutigen Vögel dar, denn sie genügten offenbar ihrer Aufgabe, welche in einer Schutzvorrichtung gegen die Kälte bestand. Die Ausbildung eines besondern Federschafts, wie er die zweite Federgeneration charakterisiert, kam erst sekundär in Anpassung an das später sich steigernde Flugvermögen hinzu."

Alle diese Ausführungen sind auch von *Bütschli* übernommen worden. In seinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie wird die Erstlingsdune als Primitivfeder bezeichnet, aus der die Konturfedern sich entwickelt hätten. „Die Ontogenie der Feder lässt vermuten, dass sie ursprünglich aus reptilienschuppenähnlichen Gebilden hervorging, welche stark auswuchsen und durch Rückzug, bezw. partielle Resorption der Pulpa hohl wurden. Dieser hohl gewordene distale Teil zerschlitzte dann in einzelne Strahlen."

Durch die Untersuchungen über die histologischen Details der Federentwicklung, zunächst durch die Arbeit von *Davies*,[5]) dann aber

---

[4]) Lehrbuch der vergl. Anatomie.

[5]) *Davies, H. R.* Die Entwickelung der Feder und ihre Beziehungen zu andern Integumentgebilden. Morphol. Jahrbuch XV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch durch gelegentliche Untersuchungen anderer Autoren[6]) war bekannt geworden, dass Zusammenhänge zwischen Neoptil und definitiver Feder existieren, welche die Selbständigkeit der erstern als fraglich erscheinen lassen. Die beobachteten Zusammenhänge sind aber eher als Ausnahmefälle betrachtet worden, bei denen eine „typische Dunenspule" nicht ausgebildet worden ist. Meine eigenen Untersuchungen am Nestkleid der Reiher[7]) zeigten nun aber, dass die Neoptile dieser Vögel als Bestandteile der definitiven Federn betrachtet werden müssen und dass sie auf keinen Fall eine selbständige Federgeneration bilden. Ich war aber damals nicht in der Lage, diesen Gedanken weiter zu verfolgen, da mir alle Anhaltspunkte zu einer genetischen Erklärung der Nestdunen fehlten. Ich will im folgenden versuchen, an Hand neuer Untersuchungen die Geschichte des Neoptils aufzuklären.

Die äussere Veranlassung, mich nochmals mit den Nestdunen zu beschäftigen, bot mir die Untersuchung des Federkleids des erwachsenen Rhinochetus jubatus, dessen Nestkleid seinerzeit von *Rudolf Burckhardt* bearbeitet wurde.[8]) Die Resultate dieser Untersuchung sollen an anderer Stelle ausführlich zur Darstellung gelangen und ich erwähne sie deshalb nur soweit, als es zum Verständnis meines speziellen Themas erforderlich ist.

Die eigenartigste Erscheinung der Pterylose von Rhinochetus bilden die dichten Dunenkomplexe, welche beinahe alle Zwischenräume der Federfluren ausfüllen. Sie sind von jeher als Puderdunen bezeichnet worden, verdienen aber diesen Namen nur zum Teil, da sich unter ihnen sämtliche Entwicklungsstufen von normalen Dunen bis zu eigentlichen, weitspezialisierten Puderdunen finden. Wir können an ihnen den Weg verfolgen, der von normalen Bestandteilen des Federkleids bis zu jenen merkwürdigen, puderabsondernden Flaumkissen führt, wie sie die Reiher an einzelnen Körperstellen besitzen und die so aberrant sind, dass sie sich mit gar keiner andern Federform vergleichen lassen.

Anschliessend an die Untersuchung des erwachsenen Federkleids suchte ich dessen postembryonale Entwicklung möglichst exakt festzustellen. Es handelte sich dabei in erster Linie um den Vergleich zwischen dem von Burckhardt beschriebenen Nestkleid und dem erwachsenen Gefieder, andererseits war ich aber in der glücklichen Lage, einen zweiten Nestling zur Verfügung zu haben, welcher bereits im

---

[6]) Vergl. *Gadow, H.* Bronns Klassen und Ordnungen VI, 4, pag. 533 u. ff.

[7]) *Schaub, S.* Postembryonale Entwicklung der Ardeiden. Zool. Jahrb. Anat. 1907.

[8]) *Burckhardt, R.* Der Nestling von Rhinochetus jubatus. Nova Acta Acad. Leop. 77. 1900.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Begriffe ist, das definitive Kleid anzuziehen, aber sein Nestkleid noch nicht verloren hat.

Das erste Resultat dieses Vergleichs war die allerdings vorauszusehende Tatsache, dass jedes Neoptil der Vorläufer einer definitiven Feder ist. Alle Neoptile sitzen auf den Spitzen der spätern Federn, sie stecken nicht etwa selbständig in der Haut, um dann auszufallen, sondern sie werden, wenn die definitiven Federn über die Haut hinaustreten, mit deren Spitze in die Höhe gehoben.

Als zweites Resultat ergab sich, dass zwar beinahe alle Neoptile, welche funktionell wichtig sind, also die äussere Erscheinung des Nestlings bedingen, auf den spätern Konturfedern sitzen, dass aber auch die Dunen sich in reichem Masse an der Bildung des Nestkleids beteiligen. Meistens sitzen auf den Dunen nur kleine oder sehr rudimentäre Neoptile, es kommt aber vor, dass ein Dunenfleck grössere Neoptile trägt und also Nestdunen, wie sie sonst nur auf Konturfedern sitzen, auch auf Puderdunen vorkommen. Dieser Ausnahmefall ist für meine spätern Folgerungen von grosser Bedeutung; er sei deshalb besonders hervorgehoben.

Viele Puderdunen des Kagu besitzen gar keine Neoptile mehr, sie sind durch Rückbildung vollständig verschwunden und infolgedessen sind auch im Nestkleid nur einige der spätern Dunenflecke vorhanden, während die übrigen fehlen. Dafür aber besitzen einzelne dieser Puderdunen beim ältern Nestling eine ganz neue Bildung, die offenbar einen Ersatz für die verloren gegangenen oder in starker Reduktion begriffenen Nestdunen bildet. Es fanden sich nämlich zu meiner grössten Ueberraschung Dunen vor, die zwei Neoptile übereinander an Stelle eines einzigen besassen. In der Haut eingebettet lag die junge Puderdune, die teilweise über die Hautoberfläche hinausgetreten war, aber noch von der Federscheide umschlossen wurde. An ihrer Spitze sass eine 1 bis 1,5 mm lange dünne Spule, welche ein Büschel gleichartiger Aeste trug. Diese Aeste wurden an ihrer Spitze durch eine kleine weitere Pinseldune zusammengehalten (Fig. 1). Dieser Befund ist jedenfalls das merkwürdigste an der Pterylose von Rhinochetus und es ist meines Wissens etwas Aehnliches noch nie beobachtet worden.

Bei näherer Untersuchung stellte sich nun heraus, dass es sich nicht um zwei aufeinanderfolgende ächte Neoptile handeln kann. Die Pigmentierung der Federn erlaubt uns, die Bestandteile des Nestkleids von derjenigen des definitiven Federkleids sofort zu unterscheiden. Die Nestdunen besitzen, falls sie überhaupt gefärbt sind, ein diffus verteiltes Pigment, und demnach ist das obere der beiden Neoptile als eine ächte Nestdune zu bezeichnen. Das untere hingegen besitzt eine eigenartige Einlagerung des Pigments in regelmässig an-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geordnete Verdickungen der Strahlen. Diese schwarzen, knötchenartigen Verdickungen sind aber das charakteristische Merkmal der Puderdunen des Erwachsenen und treten an diesen nur in verstärktem Masse auf. Das zweite, untere Neoptil ist deshalb nicht zum Nestkleid gehörig, sondern ist der oberste Teil der definitiven Dune und ein Bestandteil des definitiven Federkleids. Die Uebereinstimmung in der Pigmentierung zeigt, dass sie ein selbständiger Erwerb der Puderdune ist. Ich bezeichne sie im Gegensatz zum ächten Neoptil als Deuteroneoptil.

Fig. 1.

Fig. 1. *Rhinochetus jubatus*. Nestling II. Spitze einer keimenden Puderdune. 15 : 1. a Neoptil, b Neoptilenspule, c Deuteroneoptil, d sekundäre Spule.

Im Laufe meiner Bemühungen, das Vorkommen dieses Deuteroneoptils genauer zu bestimmen, ergab sich, dass nur an einzelnen Stellen diese Federbildungen so vollkommen waren, wie ich sie eben geschildert habe. Dafür aber fanden sich viele keimende Puderdunen, welche an ihrer Spitze scheinbar ein zweites Neoptil trugen, das aber bei etwas unsanfter Behandlung verschwand, indem seine Spule sich in eine grössere Zahl von Aesten zerteilte. An andern Dunen fand ich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gar keine Spule mehr, dagegen fiel mir auf, dass viele Federn, die kein Deuteroneoptil besassen, durch eine auffallende Färbung ihrer Spitze ein solches vortäuschten. Während nämlich die Strahlen an der Spitze der Dunenäste bräunlich pigmentiert sind, besitzt die Feder unterhalb der Spitze eine fast weisse Stelle, an der die pigmentierten Verdickungen der Strahlen fehlen. Zugleich sind diese Strahlen spärlicher als weiter oben und auch weiter unten; oft sind sie nur auf einer Seite des Asts vorhanden. Auf die weisse Stelle folgt eine graue

Fig. 2.

Fig. 2. *Rhinochetus jubatus*. Nestling II. Spitze einer keimenden Puderdune. In der Höhe von a die erste Andeutung der sekundären Spulenbildung. 14:1.

Zone, welche also wieder Pigment aufweist und nach unten allmählich in das definitive Grauschwarz der Puderdune übergeht (Fig. 2).

Ich fand nun unter den Puderdunen alle möglichen Uebergänge zwischen der beschriebenen Form und dem typischen Deuteroneoptil, sodass es mir möglich war, die Entstehung des letztern schrittweise zu verfolgen. Es lassen sich bei diesem Differenzierungsvorgang etwa folgende Stadien unterscheiden:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Die erste Andeutung des Deuteroneoptils besteht darin, dass eine Stelle unterhalb der Federspitze kein Pigment besitzt (Fig. 2);

2. an den pigmentlosen Stellen der Aeste werden die Strahlen spärlicher ausgebildet (Fig. 3):

Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 3. *Rhinochetus jubatus*. Nestling II. Isolierter Ast von der Spitze einer Puderdune. Unterhalb der Spitze die pigmentlose Stelle mit spärlicher Strahlenbildung. 14 : 1.

Fig. 4. *Rhinochetus jubatus*. Nestling II. Spitze einer keimenden Puderdune. 15 : 1. a rudimentäres Neoptil, b strahlenlose Stelle der Aeste.

3. die Aeste besitzen an den weissen Stellen keine oder nur wenige Strahlen (Fig. 4);

4. an den strahlenlosen Stellen kleben die Aeste mehr oder weniger zusammen, d. h. sie werden während des Wachstums der Feder nicht vollständig von einander getrennt (Fig. 5);

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

5. die Aeste sind alle zu einem Rohr vereinigt und bilden eine Spule, die äusserlich durch die persistierende Federscheide zusammengehalten wird (Fig. 6 und 1).

Diese verschiedenen Stadien repräsentieren den Entwicklungsgang des Deuteroneoptils. Fragen wir uns nun, durch welche Prozesse innerhalb der Federentwicklung eine solche sekundäre Spulenbildung zustande kommen kann, so haben wir vor allem zu beachten,

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 5. *Rhinochetus jubatus*, Nestling II. Spitze einer keimenden Puderdune. Beginn der sekundären Spulenbildung. 14 : 1.

Fig. 6. *Rhinochetus jubatus*. Nestling II. Spitze einer keimenden Puderdune. 14 : 1. a das letzte Rudiment der ächten Neoptile, b die sekundäre Spule unterhalb der Federspitze.

dass die Federäste samt ihren Strahlen aus einem die Pulpa umgebenden Rohr, den intermediären Zellen, hervorgehen. Die normalen Wachstumsvorgänge führen zu einer Zerlegung dieses Rohrs in nebeneinanderliegende Säulen, aus denen die Aeste mit ihren Strahlen hervorgehen. Diese normale Differenzierung wird bei der sekundären Spulenbildung während einiger Zeit unterbrochen, indem zunächst die Pigmenteinlagerung, dann aber auch die normale Ausbildung von Strahlen unterbleibt. Ist die Spulenbildung noch stärker, so findet

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch keine Trennung der Aeste unter sich und von der sie umgebenden Federscheide statt, es bildet sich ein einheitliches Spulenrohr. Wir haben es also offenbar mit einer Unterbrechung des normalen Federwachstums zu tun, die wohl darauf zurückzuführen ist, dass die Puderdunen infolge ihrer speziellen Aufgabe erst dann funktionieren können, wenn die Konturfedern fertig ausgebildet sind. Sie werden darum im Wachstum etwas zurückgehalten, nachdem ihre Spitze über die Haut hinausgetreten ist, und je nach dem Grad dieser Wachstumshemmung bildet sich eine mehr oder weniger deutliche Spule.

Es würde sich nun kaum lohnen, diesen an sich unbedeutenden Deuteroneoptilen weitere Beachtung zu schenken, wenn sie nicht in einer Beziehung höchst bedeutungsvoll und lehrreich wären. Dass eine Feder durch normale Spulenbildung an ihrer Basis ihr Wachstum abschliesst und dann einer neuen Federgeneration Platz macht, ist eine zur Genüge bekannte Erscheinung, die bei jeder Mauserung beobachtet werden kann. Im vorliegenden Fall handelt es sich aber nicht um eine Mauserung, sondern es wird durch eine kurze Wachstumsunterbrechung, die mit der nach der Ausbildung einer ganzen Feder eintretenden Ruhepause gar nicht verglichen werden kann, der distale Teil der Feder vom proximalen getrennt und zwar bei einzelnen Federn soweit, dass die Federspitze scheinbar zum Rang einer selbständigen Feder, einer besonderen Federgeneration erhoben wird. Dass solche Prozesse tatsächlich vorkommen und in ihren einzelnen Stadien verfolgt werden können, darin liegt die Bedeutung der Deuteroneoptile. Sie zeigen, dass nicht jede Federspule notwendigerweise die Grenze zwischen zwei Federgenerationen sein muss, und ihre Entdeckung war für mich die Veranlassung, zu untersuchen, ob auch die Spule zwischen Neoptil und definitiver Feder nicht der Abschluss der ersten Generation, sondern nur eine Unterbrechung innerhalb derselben sei. Für die Beurteilung dieser Frage fällt in erster Linie der Zusammenhang zwischen Nestdune und definitiver Feder in Betracht. Bevor ich aber auf diesen Punkt eintrete, ist es nötig, die etwas in Verwirrung geratene Terminologie der Nestdunen klarzulegen und meine eigenen Bezeichnungen zu rechtfertigen. Pinselförmige Nestdunen bestehen nach den einen Autoren aus gleichwertigen „Schäften", andere reden von „Hauptstrahlen", die ihrerseits Nebenstrahlen tragen. Wie wir sehen werden, entsprechen diese Hauptstrahlen den Aesten der definitiven Feder und wir haben deshalb keinen Grund, für die Nestdune besondere Bezeichnungen einzuführen, sondern halten uns an die seit *Nitzsch* gebräuchliche Terminologie. Die pinselförmige Nestdune besteht demnach aus Aesten (rami), welche ihrerseits Strahlen (radii) tragen. Bei einigen Vögeln tritt zu diesen Elementen noch ein ächter Schaft, an dem die Aeste inserieren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es lässen sich nun bei Rhinochetus zwei extrem verschiedene Arten des Zusammenhangs zwischen Neoptil und definitiver Feder unterscheiden. Die grossen Neoptile der Konturfedern besitzen an ihrer Basis eine Spule, die aus den von der Federscheide umschlossenen Aesten gebildet wird. Die Federscheide bildet einen Schlauch, in dessen oberes Ende die Aeste des Neoptils hineinlaufen, während er weiter unten die bereits ausgebildete Spitze der keimenden Konturfeder umschliesst. Wird nun die Federscheide zerstört, so zeigt sich, dass die Aeste beider Federn zusammenhängen und dass diejenigen

Fig. 7.

Fig. 7. *Rhinochetus jubatus*. Nestling II. Tectrix media superior mit dem basalen Teil des Neoptils. 15 : 1.

des Neoptils nichts anderes sind als die direkte Fortsetzung von Aesten der definitiven Feder (Fig. 7). Untersucht man die Federäste im Verlauf ihres Uebergangs zwischen beiden Federn, so zeigt sich, dass die Zahl der Aeste der Konturfeder, welche mit ihrer Spitze in die Neoptilenspule hinaufragen, viel grösser ist als die des Neoptils. Es findet also innerhalb der Spule eine Vermehrung statt und zu gleicher Zeit verwachsen auch einzelne Aeste unter sich. Besonders betrifft dies diejenigen Aeste, die an der Spitze des definitiven Federschafts sitzen und man bekommt den Eindruck, als ob dieser seinen Einfluss bis hinauf in die Neoptilenspule geltend mache. In Fig. 8 ist diese

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verwachsung der terminalen Aeste dargestellt. Wir sehen an einem solchen Präparat ferner, wie die Aeste der definitiven Feder gegen die Spitze hin immer kleinere Strahlen tragen, wie die Pigmentierung schwächer wird und allmählich aufhört, so dass schliesslich nur noch der farblose und unbefiederte Ast vorhanden ist. Dann treten plötzlich die Strahlen der Neoptile auf und mit ihnen die für die Nestdune charakteristische Pigmentierung.

Den geschilderten intimen Zusammenhang konnte ich an allen grössern Konturfedern beobachten. Diese Federn tragen auch wohl-

Fig. 8.

Fig. 8. *Rhinochetus jubatus*. Nestling II. 5 Neoptilenäste einer Handschwinge beim Übergang in die definitiven Federäste. 15 : 1.

ausgebildete Neoptile. Sobald wir aber kleinere Nestdunen untersuchen, so werden die oben geschilderten Verwachsungen der Federäste innerhalb der Spule deutlicher. Je reduzierter eine Nestdune ist, um so mehr unterbleibt die Trennung der Federäste, um so stärker ist die Spulenbildung ausgeprägt. Sie geht schliesslich so weit, dass bei ganz winzigen Neoptilen die Aeste und die Federscheide sich gar nicht mehr von einander differenzieren. Die Nestdune scheint dann als selbständiges Gebilde auf der definitiven Feder zu sitzen, ohne dass die beiderseitigen Aeste in Beziehungen treten. Der terminale

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Teil der Federscheide und mit ihm die Basis der Neoptilenäste wird bei der Entfaltung der definitiven Feder durch einen scharfen Schnitt losgelöst und bildet ein Hornkäppchen, welches die rudimentäre Nestdune trägt. Da, wo die Reduktion der letztern ihr Maximum erreicht hat, finden wir nur noch dieses mützenförmige Gebilde auf der Spitze der definitiven Feder (Fig. 6 und 5). Die Verbindung der rudimentären Nestdunen mit der definitiven Feder ist also sehr locker und spricht eher dafür, dass die Nestdune eine besondere Federgeneration sei. Nun fragt es sich aber, ob dieser lockere Zusammenhang nicht etwa ein sekundär erworbener Zustand sei. Wollten wir daran festhalten, dass die Neoptile die erste Federgeneration sind, so müsste zuerst erklärt werden, weshalb dies nur an den rudimentären Nestdunen deutlich sichtbar ist. Es wäre schon diese Tatsache, dass die rudimentären Bestandteile des Nestkleids den ursprünglichen Zustand besser bewahrt haben sollten als die noch wohlausgebildeten Nestdunen, eine etwas rätselhafte Erscheinung. Nehmen wir aber an, sie würde sich befriedigend erklären lassen, so wären wir vor die weitere Aufgabe gestellt, nachzuweisen, wie die grossen Neoptile sich mit der zweiten Federgeneration in Verbindung setzen konnten. Diese Verbindung ist so intim, dass die Aeste der Nestdune ohne Unterbrechung in die Aeste der definitiven Feder übergehen. Wir müssten also annehmen, die Neoptile hätten es im Laufe ihrer Entwicklung verstanden, sich so auf die definitive Feder zu setzen, dass Ast auf Ast sich fügte und beide scheinbar ein Ganzes bilden. Alle diese Annahmen werden uns aber erspart, wenn wir in der Verbindung zwischen beiden Federn den ursprünglichen Zustand erblicken. Dann können wir die bei reduzierten Nestdunen beobachtete Trennung als eine spätere Modifikation dieses Zustands und als eine Begleiterscheinung der Reduktion deuten. Wenn wir uns nun daran erinnern, dass die Nestdune und die eigentliche Feder von einer und derselben Federpulpa gebildet werden, so sollte es uns nicht schwer werden, uns für den letztern Standpunkt zu entscheiden und nicht mehr von zwei Generationen von Federn zu reden, sondern von zwei Abschnitten einer einzigen Feder.

Wir betrachten demnach die Nestdune als die abweichend gebaute Spitze der eigentlichen Feder und haben in erster Linie die Frage zu beantworten, wie die Abtrennung dieser Spitze durch eine Spule erfolgt ist und unter welchen Umständen die Feder in zwei verschiedene Abschnitte zerlegt werden konnte. Noch wichtiger als die Beantwortung dieser Frage wird aber die Erklärung der merkwürdigen Tatsache sein, dass der Federkeim an seiner Spitze zunächst ganz eigenartige Gebilde, die Neoptile, produziert und dann plötzlich zu einer ganz andern Differenzierung seines Materials übergeht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Antwort auf unsere erste Frage geben die Deuteroneoptile von Rhinochetus und ihre Entwicklungsgeschichte. Wir können an diesen Federn Schritt für Schritt Umbildungsprozesse verfolgen, die zu einer Zerlegung der Feder in zwei verschiedene Teile führen. Wir sahen, wie durch eine Sistierung des normalen Wachstums mitten in der Feder eine scheinbare Spule entstand, welche analog gebildet ist, wie die Spule eines grössern ächten Neoptils. Nun können wir tatsächlich die Entwicklung dieser letztern nicht beobachten, die Gleichartigkeit der Endzustände bei ächten Nestdunen und bei Deuteroneoptilen gestattet uns aber, auf einen ähnlichen Entwicklungsmodus zu schliessen und wir können uns die Abtrennung der Nestdune folgendermassen denken:

Eine ursprüngliche Form der Vogelfeder besass von dem Moment an, da ihre Spitze fertig ausgebildet war, ein gleichmässig kontinuierliches Wachstum und infolgedessen von der Spitze bis zur Basis eine gleichmässige Differenzierung. Dieser Wachstumsprozess wurde später in zwei zeitlich verschiedene Abschnitte zerlegt. Zunächst wurde die Spitze der Feder ausgebildet und zwar soweit, dass die terminalen Aeste sich über der Haut zu einem Büschel entfalten konnten. Damit war eine für die Bedürfnisse des Nestlebens genügende Körperbedeckung geschaffen und es trat nach der Ausbildung der Federspitze eine Ruhepause im Wachstum ein. Die Feder blieb auf dem erreichten Punkt stehen, die Weiterbildung ihrer Aeste und speziell die Ausbildung der Schaftspitze wurde verzögert und erst nach einiger Zeit setzte das Hauptwachstum der Feder ein. Während dieser Ruhepause wurde die normale Ausbildung der Federäste unterbrochen. Die Pigmenteinlagerung unterblieb, die Strahlenbildung wurde vermindert oder ganz unterlassen und schliesslich trennten sich die Aeste nicht mehr voneinander; sie wurden von der persistierenden Federscheide nicht mehr losgelöst und so entstand die Spule des Neoptils, welche die erste Feder scheinbar in zwei aufeinanderfolgende Generationen trennt.

Den physiologischen Grund für diese Wachstumsunterbrechung haben wir jedenfalls in der Oekonomie des postembryonalen Vogelkörpers zu suchen. Der Abschluss der embryonalen Periode erfolgt bei Vögeln relativ früh, sie treten die postembryonale Periode in verhältnismässig unfertigem Zustand an, und zwar gilt dies nicht nur für Nesthocker, sondern auch für Nestflüchter. Bei den letztern prävalieren die animalen Organe, während die vegetativen erst fertig gestellt werden müssen, bei erstern ist dagegen die Entwicklung des Verdauungssystems schon im Ei möglichst gefördert worden, auf Kosten der übrigen Organsysteme. Es resultiert hieraus eine grosse Ungleichheit in der Entwicklung der einzelnen Systeme, indem speziell

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diejenigen vorauseilen, welche in den ersten Tagen des postembryonalen Lebens prävalierende Funktionen auszuüben haben, entsprechend den im höchsten Grade verschiedenen Bedingungen dieser Periode. Es muss demnach nach dem Verlassen des Eis zuerst ein gewisses Gleichgewicht innerhalb des Organismus hergestellt werden unter Verwendung aller verfügbaren Kräfte, während weniger wichtige Aufgaben auf eine spätere Zeit verschoben werden. Zu diesen weniger dringenden Aufgaben ist die definitive Ausgestaltung des Federkleids zu rechnen, ja sie wäre zu Beginn des postembryonalen Lebens sogar höchst unzweckmässig. Der Vogel würde einen grossen Teil seiner Kräfte für die Fertigstellung eines Organs verbrauchen, für das er gar keine Verwendung hätte, da schon durch die abweichenden Körperproportionen, speziell im Bereiche der Vorderextremität, ein richtiges Funktionieren ausgeschlossen wäre. Der Nestling braucht einen Schutz gegen die Kälte und eventuell eine der Umgebung entsprechende Färbung. Dazu genügt aber die vorläufige Ausbildung der Federspitzen, welche in den meisten Fällen schon im Ei erfolgt, während das Hauptwachstum der Feder auf eine spätere Zeit verlegt wird, wo die Entwicklung des Flugvermögens und die zunehmende Körpergrösse ihre Anwesenheit notwendig machen.

Die Trennung zwischen Neoptil und definitiver Feder wurde im Laufe der Zeit noch verstärkt und zwar einerseits dadurch, dass beide Teile verschiedene Aufgaben hatten, andererseits aber dadurch, dass die Neoptile einzelner Federn reduziert wurden und in vielen Fällen ganz verschwanden. Je rudimentärer aber eine Nestdune wurde, um so mehr verlor sich auch ihr intimer Zusammenhang mit der definitiven Feder, um so deutlicher wurde die während der Ruhepause eintretende Abtrennung.

Mit diesen Ueberlegungen sind wir aber bereits im Begriffe, die Verschiedenheiten zwischen beiden Federn zu erklären. Diese Verschiedenheiten sind so gross, dass sie wohl in erster Linie gegen meine Auffassung der Neoptile ins Feld geführt werden. Sie scheinen eher auf alles andere hinzudeuten, nur nicht auf eine Zusammengehörigkeit beider Federn. Und doch ist es möglich, auch diesen Widerspruch zu lösen, wenn wir uns überlegen, wie hoch das mutmassliche Alter der Neoptile ist. Ich habe oben erwähnt, dass in einem bestimmten Fall dieselben Neoptile, welche sonst nur auf Konturfedern vorkommen, auch die Spitze der Puderdunen bilden. Ich fasse diesen Befund als einen Beweis dafür auf, dass ursprünglich auf allen Federn dieselben Neoptile sassen und dass erst später die Mehrzahl der Dunenneoptile reduziert wurde. Das Nestkleid zeigt in allen seinen Teilen die deutlichsten Spuren von Rückbildungen. Wo aber solche Reduktionen einmal begonnen haben, ist eine Umkehr zu fortschreitender

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Differenzierung ausgeschlossen, der einmal eingeschlagene Weg zur Rückbildung kann nicht mehr verlassen werden. Die grossen Neoptile der Konturfedern können also nicht etwa durch Weiterentwicklung aus den kleinen Nestdunen hervorgegangen sein, sondern die letztern sind durch Reduktion entstanden. Wenn nun aber die Nestdunen die Spitzen der definitiven Federn sind und diese Spitzen sowohl bei Dunen als auch bei Konturfedern ursprünglich den gleichen Bau besassen, so scheint mir das darauf hinzudeuten, dass die Abtrennung der Neoptile zu einer Zeit erfolgt ist, da noch kein wesentlicher Unterschied zwischen Dunen und Konturfedern bestand, da das Federkleid der Vögel noch aus gleichartigern Elementen bestand als heutzutage.

Die Funktion der Neoptile war von dem Moment ihrer Entstehung bis heute dieselbe, nämlich die des Kälteschutzes und eventuell der Schutzfärbung. Das definitive Federkleid hat hingegen gewaltige Umänderungen erfahren. Die ursprünglich gleichartigen Federn haben sich in Konturfedern und Dunen differenziert, von den erstern wurden bestimmte Flügel- und Schwanzfedern zu besondern Organen des Fluges umgewandelt, die ursprünglichen Farben des Federkleids wurden durch reiche Farbenmuster ersetzt, kurz, es entstand seit der Abtrennung der Neoptile das moderne Federkleid der Vögel. Alle diese Differenzierungsprozesse scheinen nur einen geringen Einfluss auf den Bau der Nestdunen gehabt zu haben, denn sonst wäre es nicht möglich, dass sowohl auf Konturfedern wie auf Dunen gleichartige Neoptile sitzen können oder dass sich die Nestdunen der Schwingen gar nicht von denjenigen anderer Konturfedern unterscheiden lassen. Die Astspitzen, welche die Nestdunen bilden, konnten infolgedessen altertümliche Charaktere bewahren und sind demnach streng genommen nicht die Spitzen der heutigen Federn, sondern die obersten Teile jener Federn, welche das primitive, noch nicht in Fluren und Raine gegliederte Kleid der Vögel gebildet haben. Ihre Gleichartigkeit auf extrem verschiedenen Federformen ist ein direkter Beweis dafür, dass ein solches Federkleid wirklich existiert hat.

Die Neoptile sind also tatsächlich die ontogenetische Rekapitulation einer phylogenetisch ältern Federbildung, aber in einem ganz andern Sinne, als bisher angenommen wurde. Sie sind nicht eine besondere Federform, sondern nur Teile von Federn, nämlich Astspitzen und rekapitulieren nicht eine primitive Form der gesamten Vogelfeder, sondern können nur die ursprüngliche Form der Astbildung wiederholen. Wir können an einem einzelnen Federast von der Spitze an abwärts schreitend palingenetische Prozesse verfolgen, dürfen aber nicht die primitiv gestalteten Astspitzen aus dem Zusammenhang mit ihren natürlichen Fortsetzungen losreissen und sie zum Rang einer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

besondern Feder erheben. Die Bildung der Neoptilenspule ist unzweifelhaft ein cänogenetischer Vorgang, durch den die Palingenesis der Federäste unterbrochen wird und der scheinbar ein primitives Federstadium produziert. Ebenso wie während des embryonalen Lebens Organe gebildet werden und funktionieren, die gewiss keinem Vorfahren der Sauropsiden jemals eigen waren, so können auch nach dem Verlassen des Eis cänogenetische Bildungen den ursprünglichen Verlauf der Palingenie verwischen, besonders wenn es sich um Wirbeltiere handelt, die in relativ unfertigem Zustand geboren werden. Erst nach Abzug dieser cänogenetischen Prozesse erscheint die Palingenie ungetrübt.

Nun aber scheint es, als ob sich die Nestdunen den Einflüssen eines jener Prozesse, die das definitive Federkleid umwandelten, nicht hätten entziehen können, nämlich der Dunenbildung. Wir sehen, dass ursprünglich alle Federn gleichgebaute Neoptile besassen, dass aber diejenigen der Dunen in den meisten Fällen reduziert sind. Aehnlich wie beim Erwachsenen die Konturfedern allein die Bedeckung des Körpers besorgen, so haben beim Nestling ihre Spitzen die Aufgaben des Nestkleids übernommen. Die Reduktion der Dunenneoptile erscheint so als eine Begleiterscheinung der Dunenbildung überhaupt und es liegt sehr nahe, auch die letztere als einen Reduktionsvorgang aufzufassen. Die rudimentären Neoptile der Dunen scheinen also darauf hinzuweisen, dass diese Dunen selbst Reduktionsformen sind und nicht etwa primitive Federn. Diese Vermutung ist schon von andern ausgesprochen worden und wird durch meine Befunde durchaus bestätigt. Wir haben uns die ursprüngliche Vogelfeder als eine solche mit Schaft vorzustellen. Durch Reduktion dieses Schafts wurden die Dunen gebildet und zugleich wurden in den meisten Fällen ihre Nestdunen klein und unscheinbar. Der letztere Prozess ist aber bei Rhinochetus nicht so weit fortgeschritten wie bei manchen andern Vögeln, deren Dunenneoptile beinahe ganz verschwunden sind. Wir werden den Grund hiefür in der Ausnahmestellung des definitiven Dunenkleides suchen müssen, das infolge seiner speziellen Aufgabe auch viel weniger Rückbildungen erfahren hat als die Dunen auf den Rainen anderer Vögel.

Neben diesen partiellen Reduktionen müssen wir aber auch die Möglichkeit solcher Rückbildungen ins Auge fassen, die das ganze Nestkleid beeinflusst haben. Wir dürfen deshalb nicht ohne weiteres behaupten, dass die Form, in der die Neoptile heute bei verschiedenen Vögeln auftreten, unter allen Umständen noch Merkmale jenes phylogenetisch ältern Federstadiums, dessen Spitzen sie ursprünglich sind, besitzen. Wir müssen im Gegenteil in der Einschätzung der Neoptilencharaktere sehr vorsichtig sein, denn vieles, was sie scheinbar sehr

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

primitiv erscheinen lässt, kann rückgebildet, pseudoprimitiv sein. Es ist denkbar, dass auch das bestentwickelte Neoptil einen Teil jener wirklich primitiven Eigenschaften völlig verloren hat, es ist aber auch wahrscheinlich, dass dies gerade da am wenigsten geschehen ist, wo das Nestkleid in ausgedehntem Masse erhalten blieb und heute noch wichtige Funktionen erfüllt. Die unscheinbaren, strahlenlosen Neoptile der Tauben oder die wenigen Rudimente des Nestkleids bei Singvögeln werden kaum ein geeignetes Objekt sein, um an ihnen die Merkmale der Urfedern nachzuweisen. Ein Nestkleid aber, wie es Rhinochetus besitzt, ist ohne Zweifel noch nicht so weit reduziert, dass alle diese Charaktere verloren gegangen sind.

Zu den primitiven Eigenschaften der Neoptile ist in erster Linie die Färbung zu rechnen.[9]) Sie ist nicht etwa ein nachträglicher Erwerb dieser Federspitzen, denn sie ist an den noch wohlerhaltenen Nestdunen am schönsten ausgeprägt, bei den kleinen Nestdunen aber im Zusammenhang mit ihrer Rückbildung verwischt. Sie ist bereits von *Burckhardt* in diesem Sinne verwendet worden, indem er auf die Aehnlichkeit der Nestlingsfärbung von Rhinochetus und der Färbung des erwachsenen Mesites hinwies und die letztere als die ursprünglichste des ganzen Kranichstammes hinstellte. *Fürbringer*[10]) gab seinerzeit zu, dass diese Nebeneinanderstellung etwas sehr Bestechendes habe, wandte aber ein, dass sie die sichere Fundierung in der Vergleichung vermissen lasse. Die Kombinationen *Burckhardts*, die sich übrigens an Beobachtungen *Martorellis* anschliessen, erhalten aber eine wertvolle Stütze durch den Nachweis, dass die Neoptile wirklich die ältesten Federteile sind, welche der heutigen Forschung zugänglich sind und dass ihre Eigenschaften die ursprünglichsten Federmerkmale sein können, die sich noch erhalten haben.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen Neoptil und definitiver Feder besteht auch in der starken Vermehrung der Aeste unterhalb der Neoptilenspule. Wenn diese nur eine Unterbrechung der normalen Astentwicklung darstellt, so sollte dieselbe Zahl von Aesten, die oben in die Spule eintreten, auch unten wieder zum Vorschein kommen. Dies ist bei den Deuteroneoptilen tatsächlich der Fall. Während aber dort beide Federbestandteile noch gleichgebaut sind, ist dies beim eigentlichen Nestkleid längst nicht mehr der Fall, seitdem die Neoptilenspule im Laufe der Generationen zu einer bleibenden Spezialisierung des ersten Gefieders geworden ist und die Neoptile selbst infolgedessen von der fortschreitenden Entwicklung dieses Gefieders ausgeschlossen wurden. Dieser Entwicklung müssen wir es zuschreiben, dass die An-

[9]) Vergl. die Tafel bei *Burckhardt*, op. cit.

[10]) *Fürbringer, M.* Zur vergl. Anatomie des Brustschulterapparats und der Schultermuskeln, Jenaische Zschr. für Naturw. 1902.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zahl der Aeste unterhalb der Neoptilenspule plötzlich vermehrt wird, in dem Sinne, dass eine Zerlegung der intermediären Zellen in eine grössere Anzahl feiner differenzierter und zarter gebauter Aeste mit zu den Fortschritten des modernen Federkleids gegenüber der primitiven Pterylose zu rechnen ist.

Man könnte leicht in Versuchung kommen, den einfachen Bau der Neoptilenstrahlen als primitiv anzusehen, da sie scheinbar glatt sind und keine Wimpern tragen. Bei genauer Untersuchung lassen sich diese aber doch nachweisen, sei es in Form winziger Spitzchen oder nur als unscheinbare Verdickungen der Strahlen. Da nun bei vielen andern Vögeln die Wimpern der Neoptilenstrahlen noch deutlicher ausgebildet sind, erblicke ich in ihrer mangelhaften Ausbildung bei Rhinochetus nicht einen primitiven Zustand, sondern die Folge von Rückbildungen und muss annehmen, die Wimpern seien schon ein charakteristisches Merkmal der Urfeder gewesen.

Als primitives Merkmal der Nestdunen wurde bisher ihre Schaftlosigkeit aufgeführt. Man nahm a priori an, besonders unter dem Einfluss jener Bestrebungen, welche Uebergänge zwischen der Reptilienschuppe und der Feder nachzuweisen suchten, dass die ersten Federn nur aus einfachen Aesten bestanden hätten. Nun gibt es aber keinerlei Tatsachen, die wirklich auf ein schaftloses Stadium hindeuten würden, wohl aber eine Reihe von Hinweisen darauf, dass der Schaft einer der ältesten Bestandteile der Federn ist. Aus den Untersuchungen von *de Meijere* [11]) geht hervor, dass die Urform der Feder einen langen Schaft besass. Dieser trug zweizeilig gestellte Aeste, die ihrerseits mit Strahlen besetzt waren. Von dieser hypothetischen Federform sind meines Erachtens die Neoptile die Spitzen. Dass sie keinen Schaft besitzen, ist kein primitives Merkmal; ihre Aeste setzen sich ja nach unten fort und inserieren als Aeste der definitiven Feder an deren Schaft.

Es wäre nun selbstverständlich ein höchst gewagtes Unternehmen, auf Grund der Befunde bei einer einzigen Vogelspezies eine Theorie aufzustellen, welche die Entstehung aller Neoptile erklären soll. Zum genauen Vergleich stehen uns aber nur die Beschreibungen der Nestkleider weniger Vögel zur Verfügung, und diese lassen uns in vielen Fällen über den Zusammenhang mit dem definitiven Federkleid im Ungewissen. Ich bemühte mich daher, ein möglichst reiches Material von Neoptilen älterer Nestlinge besonders nach dieser Richtung hin zu untersuchen und damit zu prüfen, inwiefern meine Theorie auch auf andere Nestdunen Anwendung finden kann. Insbesondere war

---

[11]) *de Meijere, J. C. H.* Ueber die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb. 23. 1895.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von grosser Wichtigkeit, zu wissen, ob auch die aberranten Typen, wie sie die Nestdunen der Anseres, Galli und einzelner Ratiten bilden, als die Spitzen der definitiven Federn bezeichnet werden dürfen. Die Resultate dieser Stichproben, die ich an den verschiedensten Stellen des Vogelstammbaums vornehmen konnte, sollen im folgenden dargestellt werden.

Struthio camelus: Der Freundlichkeit von Herrn Dr. *A. David* verdanke ich die Möglichkeit, über die Neoptile des Strausses einige Mitteilungen machen zu können. Er gestattete mir, einem jungen Exemplar, das einige Zeit im Basler zoologischen Garten untergebracht war und das eben im Begriffe war, sein Nestkleid durch die definitiven Federn zu ersetzen, das zu einer Untersuchung nötige Material zu entnehmen. Es sei ihm auch an dieser Stelle bestens gedankt.

Die Straussneoptile besitzen bekanntlich keinen Schaft, sondern bestehen aus einem Büschel von Aesten, welche in gleicher Höhe zu einer Spule zusammentreten. Drei bis vier dieser Aeste sind stark verlängert und in dem die übrigen Aeste überragenden Teil bandartig verbreitert. Sie lassen den Nestling wie von dürrem Gras bedeckt erscheinen und werden von *Pycraft* als Analogon des Federschafts, die übrigen 12 bis 15 rami aber als dem Afterschaft entsprechend aufgefasst.[12]) Hiezu muss in erster Linie bemerkt werden, dass das Verhalten der Aeste an ihrer Basis nicht die geringsten Anhaltspunkte für eine derartige Deutung gibt (Fig. 9). Sie sind, abgesehen von den erwähnten Verlängerungen, vollkommen gleichwertig, werden unten in gleicher Höhe strahlenlos und treten zu einem pigmentlosen Spulenrohr zusammen, durch das sie aber mit Leichtigkeit verfolgt werden können. Die Spule ist im Maximum 4 mm lang, oft aber noch kürzer und ist an ihrem untern Ende nicht etwa abgeschlossen, sondern geht kontinuierlich und ohne irgendwelche Unterbrechung in die definitive Feder über. Die Art und Weise, wie dieser Uebergang stattfindet, ist äusserst instruktiv sowohl für die Deutung des Neoptils als auch für die Beurteilung des allgemeinen Federbaus. Das innerhalb der Spule gleichmässig gebaute Rohr zeigt nämlich von einer bestimmten Stelle an einen dorsoventralen Bau. Seine eine Hälfte spaltet sich in pigmentierte Aeste, die andere aber bleibt unverändert und bildet einen breiten, bandartigen Schaft. Von dieser Stelle aus kann nun auch die Natur der Neoptilenäste beurteilt werden. Die verlängerten Aeste liegen tatsächlich auf der Dorsalseite der Feder in der Verlängerung des Schafts, die übrigen bilden die Ventralseite und gehen durch die

---

[12]) *Pycraft, W. P.* Palaeognathae and Neognathae. Trans. zool. Soc. London. Vol. 15.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Spule hindurch in die neugebildeten Aeste der definitiven Feder über. Diese selbst laufen an der noch nicht entfalteten Feder nicht genau in der Richtung ihrer Längsachse, sondern etwas dorsalwärts und inserieren infolgedessen bald am Schaft. *Pycraft* hat also insofern recht, als die bandartigen Neoptilenäste wirklich die Spitze des Schafts bilden, die übrigen Aeste dagegen sind kein Afterschaft, sondern die Verlängerungen der obersten Aeste der definitiven Feder.

Fig. 9.

Fig. 9. *Struthio camelus*. Neoptil vom Oberschenkel mit der Spitze der definitiven Feder. a Neoptilenspule, unmittelbar darunter bei b die zweite Spulenbildung. Einige Aeste haben sich von dieser zweiten Spule losgelöst und lassen die Unterbrechung der Pigmentierung erkennen. 1 : 1.

Nestdune und definitive Feder bilden also auch bei Struthio ein einheitliches Gebilde, dessen terminaler Teil durch eine Spulenbildung abgetrennt worden ist. Diese Spule ist genau so gebaut, wie die des Deuteroneoptils von Rhinochetus, und wir dürfen sie als die Folge einer Wachstumsunterbrechung auffassen. Wie wenig diese Unterbrechung die Zusammengehörigkeit beider Federabschnitte verwischen konnte, lässt sich sehr schön an den Uebereinstimmungen der Farben beobachten. Hellbraune Neoptile sitzen auf hellbraunen, schwarze auf schwarzen Federn und diejenigen Nestdunen, welche beide Farben besitzen, sind die Vorläufer von schwarz und braun ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

färbten Federn, wobei die gleichgefärbten Abschnitte beider Federn ineinander übergehen.

Von höchstem Interesse ist es nun aber, dass an zahlreichen Federn die Neoptilenspule nicht die einzige Wachstumsunterbrechung ist, sondern dass ähnliche Bildungen sich an der Spitze der definitiven Feder wiederholen können. In diesen Fällen sind die auf der Ventralseite des Spulenrohrs entstehenden Aeste nur etwa 4 mm lang und verschmelzen dann wieder, wobei zugleich die Pigmentierung von neuem verschwindet. Es entsteht so zum zweitenmal ein Tubus, der dorsal eine intakte Wandung besitzt, lateral einige undeutliche Längsrisse zeigt und ventral vollkommen aufgeschlitzt ist. Längs diesem ventralen Risse können einzelne Aeste ihre Selbständigkeit behalten, die übrigen aber verschwinden ganz und treten dann einige Millimeter weiter unten ebenso plötzlich wieder auf, wie sie verschwunden waren.

Die zweite Unterbrechung fehlt den kleinen Neoptilen des Rückens und der obern Deckfedern, andeutungsweise besitzen sie die Schwanzfedern und sehr wohlausgebildet die grossen Neoptile der Brust und der Lumbalgegend. Am schärfsten ausgeprägt ist die Erscheinung an den Schwingen, ja es kommt an diesen Federn sogar eine dritte Unterbrechung oder doch die Andeutung einer solchen vor (Fig. 10). Alle diese Unterbrechungen des normalen Federwachstums haben eine Spulenbildung zur Folge, indem die Aeste zuerst strahlenlos werden und dann nicht mehr voneinander getrennt sind. Scheinbar führt dies zu einer Verbreiterung des Schafts, der sich ventral zu einem vollkommenen Rohr schliesst, tatsächlich aber unterbleibt nur eine von der ventralen Spalte aus einsetzende Aufsplitterung in Aeste. An diesen Stellen bleibt auch die Federscheide länger erhalten als an den übrigen Teilen der Feder und es ist deshalb leicht zu verstehen, dass den Straussneoptilen eine bis 1 cm lange Spule zugeschrieben wurde.

An dieser Stelle bietet sich auch eine Gelegenheit, über die Bedeutung des Federschafts einiges zu bemerken. Man hat sich alle erdenkliche Mühe gegeben, die mit einem Schaft versehenen Federn von dem aus gleichwertigen Aesten zusammengesetzten Neoptil abzuleiten. Nach den einen Autoren sollte der Schaft durch Verwachsen einiger Aeste entstehen, andere wieder erklärten ihn als einen die andern Aeste überflügelnden Hauptast. So sagt z. B. *Zander* speziell von den Federn von Struthio,[13]) der am besten ernährte und am stärksten wachsende Ast nehme die benachbarten Aeste „in sich auf" und werde so zum Schaft. Alle diese Bemühungen, die wohl meistens auf Beobachtungen zurückgehen, die an Horizontalschnitten durch

[13]) Schriften phys. oekon. Gesellsch. Königsberg 29.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keimende Federn gemacht wurden, werden aber hinfällig, wenn man sich einmal daran gewöhnt haben wird, das Neoptil nicht mehr als Urform der Feder anzusehen und den Erscheinungen an der intakten Feder ebenso grosse Beachtung zu schenken wie den histologischen

Fig. 10.

Fig. 10. *Struthio camelus*. Neoptil und Spitze einer Schwungfeder. 1:1. a Neoptilenspule, b zweite Spulenbildung, c Andeutung einer dritten Spulenbildung.

Einzelheiten. Besonders die Spulenbildungen unterhalb der Straussneoptile sind in höchstem Grade geeignet, das Verhältnis zwischen Aesten und Schaft richtig kennen zu lernen. Sobald die Differenzierung der Aeste und Strahlen unterbrochen wird, entsteht ein Rohr, d. h. die intermediären Zellen verhornen in toto, ohne irgend eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Trennung. Das Rohr enthält sämtliche Bestandteile der Feder, sowohl den Schaft als auch die Fahne in undifferenziertem Zustand. Dieser Zustand scheint mir aber die ursprünglichste Form der Vogelfeder zu wiederholen, ist aber nicht etwa nur ein theoretisch gefordertes Stadium, sondern es gibt tatsächlich Federn und Federteile, die auf dieser Entwicklungsstufe stehen bleiben. Es sei hier nur an die unten zu besprechenden Flügelsporen von Casuarius und an die Neoptile von Centropus erinnert, ferner an die Neoptilenspulen und an die ächten Spulen von ausgewachsenen Federn. Dieser ursprüngliche Federtubus wird von einer ventralen Längsspalte aus in Aeste zerlegt, welche in einem äusserst spitzen Winkel zur Längsachse der Feder in der dorsal-proximalen Richtung verlaufen und nach und nach auf die Dorsalseite übergreifen. Die die einzelnen Aeste trennenden Spalten lassen dort einen mehr oder weniger breiten Streifen des ursprünglichen Tubus übrig und dieser Streifen bildet den Federschaft. Er ist in seiner primitivsten Form, wie er eben an der Spitze der Straussfeder beobachtet werden kann, eine Hohlrinne ohne besondere Verdickung, die sich flach der Pulparundung anschmiegt und unten infolge Aufhören der Astdifferenzierung sich allmählich verbreitert und schliesslich zu einem geschlossenen Rohr umbildet. Der Nabel ist in diesem Fall noch eine rundliche Oeffnung. Erst spätere Differenzierungen haben dem Schaft die Form gegeben, welche er bei den meisten Federn besitzt, wo er den Nabel beinahe vollkommen verschliesst.

Ich fasse also den Federschaft in seiner einfachsten Form nicht als eine besondere Differenzierung der Feder auf, sondern nur als den dorsalen Teil des Federrohrs, der notwendigerweise als Verbindung der einzelnen Aeste stehen bleiben muss. Eine solche Auffassung der Federteile erleichtert uns auch das Verständnis der Dunenbildung um ein Bedeutendes. Da die Aeste in einem sehr spitzen Winkel zur Längsachse der Feder verlaufen (dieser Winkel ist an der entfalteten Feder immer grösser als an der noch unentwickelten), so genügt eine geringe Abnahme seiner Grösse, um sie beinahe parallel zur Längsrichtung zu stellen. Die Folge davon ist, dass die die Aeste trennenden Spalten die Dorsalseite des Federrohrs erst weit unten erreichen; die Aeste werden dadurch bedeutend verlängert und zu gleicher Zeit rückt die Schaftspitze abwärts bis zu der Stelle, wo die obersten Aeste dorsal zusammentreffen.

Dieser Rückgang des Schaftes erreicht das Maximum bei den Puderdunen der Reiher, deren Aeste vollkommen parallel zur Längsachse der Feder liegen und wo infolgedessen der dorsoventrale Bau der Feder und damit auch der Schaft vollkommen verschwindet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Casuarius galeatus: Nach *Pycraft* besitzen die Neoptile ausser dem Hauptschaft noch einen Afterschaft, welcher durch etwa sechs Aeste gebildet wird, die an der Basis des Hauptschafts stehen und nicht an einer besondern Rhachis sitzen. Die Untersuchung der Neoptilenspule zeigte nun, dass die Feder tatsächlich aus zwei gesonderten Teilen besteht. Der erste Teil ist der aus sechs bis acht Aesten gebildete Schaft. Die beiden terminalen Aeste sind meist gleichwertig, die übrigen sitzen paarweise am Schaft. Dieser selbst setzt sich in die Neoptilenspule fort und bildet als hohle Rinne ihre eine Hälfte. Innerhalb der Spule verliert er die Pigmentierung und bricht an dieser Stelle später ab. Unterhalb der Spule wird er zum Hauptschaft der definitiven Feder und trägt zunächst kurze, unbefiederte, dann aber längere, mit Strahlen versehene Aeste. In dem Masse, wie diese ihre normale Ausbildung erlangen, verjüngt sich der zunächst noch breite, abgeplattete Schaft.

Der zweite Teil des Neoptils besteht aus etwa vier bis sechs kürzern oder längern Aesten, welche nicht am Schaft inserieren, sondern sich von ihm leicht loslösen lassen. Sie gehen mit dem Schaft und neben ihm liegend in die Neoptilenspule, verlieren ebenfalls ihr Pigment und verwachsen. Sie bilden die dem Schaft gegenüberliegende Hälfte der Spulenröhre, die deutlichen dorsoventralen Bau zeigt. Die Dorsalseite besitzt die stärkere, vom Schaft gebildete Wandung, die Ventralseite die schwächere, von den nicht mehr getrennten basalen Aesten des Neoptils gebildete Wand.

Diese ventrale Spulenhälfte teilt sich weiter unten von neuem und zwar entstehen aus ihr ähnlich wie bei Struthio die obersten Astspitzen der definitiven Feder, zugleich aber auch bei der Mehrzahl der untersuchten Nestdunen die Spitze des Afterschafts (Fig. 11). Das letztere ist nur bei den Federn möglich, deren Afterschaft wenigstens in der Länge dem Hauptschaft gleichwertig ist. Wenn aber der Afterschaft bis in die Neoptilenspule reicht, so sind ihre basalen Aeste nicht nur als Astspitzen der definitiven Feder zu bezeichnen, sondern einige von ihnen gehören zum Afterschaft. Dass sie alle diesen Federteil repräsentieren, wie *Pycraft* glaubt, wage ich nicht zu behaupten, da wir die einzelnen Aeste infolge ihrer mangelnden Trennung innerhalb der Neoptilenspule nicht genau identifizieren können.

Aus dem Bau der Neoptilenspule geht mit Deutlichkeit hervor, dass Nestdune und definitive Feder auch beim Casuar ursprünglich ein Ganzes bilden. Besonders deutlich weist der Bau des Schaftes darauf hin, dass beide zusammen gehören. Es wäre völlig unerklärlich, weshalb die Schaftspitze der definitiven Feder eine so beträchtliche Dicke besitzt und sich nicht, wie bei andern Federn verjüngt und in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die letzten Aeste spaltet, wenn nicht der Schaft der Nestdune ihre natürliche Fortsetzung nach oben und damit die eigentliche Schaftspitze bildete. Die Entstehung der Neoptilenspule ist auch in diesem Fall einer Wachstumsunterbrechung zuzuschreiben. Eigentümlich ist, dass diese Unterbrechung erst dann stattfindet, wenn ein beträcht-

Fig. 11.

Fig. 11. *Casuarius galeatus*. Uebergang zwischen Neoptil nnd definitiver Feder. a a Hauptschaft, b Afterschaft der definitiven Feder, c c Astspitzen des Hauptschafts. 14 : 1.

licher Teil des Schafts bereits über die Haut hinausragt, während bei den pinselförmigen Nestdunen anderer Vögel die Abtrennung oberhalb der Schaftspitze erfolgt. Es ist denkbar, dass diese Unterschiede die Folgen von Differenzen im Federbau sind, welche schon vor Abtrennung der Neoptile bestanden haben, dass also die Vorfahren der Casuare bereits anders gebildete Primitivfederspitzen besassen als die Vorfahren irgendwelcher Carinaten mit doldenförmigen Neoptilen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es wäre zum Beispiel möglich, dass jene noch nicht in Neoptile und definitive Feder gegliederte Primitivfeder in einem Fall einen noch völlig intakten Schaft besass, dessen Spitze mit in die Nestdune einbezogen wurde, während bei der Mehrzahl der Carinaten diese Spitze verkürzt war, ehe die Nestdune abgetrennt wurde und dass dann die letztere nur aus den verlängerten Aesten bestand.

Besonderes Interesse verdienen die Neoptile der Schwingen, die von *Pycraft* abgebildet und beschrieben wurden. Sie erscheinen auf den ersten Blick als dünne Rohre, denen das schwarze Pigment noch fehlt, bei näherm Zusehen zeigt sich aber, dass die Wandung des Rohrs nur auf der Aussenseite, also der Dorsalseite, einheitlich ist, dass sie aber ventral, auf der dem Körper zugekehrten Seite, in lange, strahlenlose Aeste zerlegt ist. Nach unten wird das Rohr stärker und trägt nur noch in grössern Abständen Aeste, es lässt sich aber nicht entscheiden, wieweit das Neoptil reicht. *Pycraft* nimmt nun an, die Sporen des Erwachsenen entständen dadurch, dass zuerst das Neoptil abgestossen werde, dann aber breche auch der Schaft der definitiven Feder ab und zwar am Nabel, so dass nur der Calamus übrigbleibe und dann zu dem „Sporn" auswachse. Es ist nun aber keineswegs nötig, diesen als abnorm verlängerten Calamus zu betrachten, sondern wir dürfen ihn mit der ganzen Schwungfeder homologisieren. Die Sporen sind nichts anderes als Schwingen, an denen die Differenzierung in Schaft und Aeste infolge Weiterführung der schon im Nestkleid angedeuteten Umwandlung unterblieben ist und deren intermediäre Zellen zu einem einheitlichen undifferenzierten Rohr erstarrt sind, welches im Innern eine Federseele enthält. Oftmals trägt die Spitze der Sporen noch Rudimente von Aesten; es geht sowohl hieraus, als auch aus dem Bau der Nestdunen mit Deutlichkeit hervor, dass diese Federn nicht einem distal beginnenden und proximal fortschreitenden Reduktionsprozesse unterlagen, wie *Fürbringer* glaubte,[14]) sondern dass die Umwandlung distal am wenigsten fortgeschritten ist. Ebensowenig dürfen wir sie als Schäfte bezeichnen, deren beträchtliche Dicke etwa einen Massstab für den Differenzierungsgrad der ehemaligen Schwingen bilden könnte. Schon die Anwesenheit einer Federseele in ihrem Innern verbietet diese Auffassung. Ihre Dicke entspricht ziemlich genau derjenigen einer noch von der Federscheide umhüllten Ratitenschwinge und aller Wahrscheinlichkeit nach sind sie aus bereits typisch ausgebildeten Ratitenschwingen entstanden. Löst man nämlich die vollkommen glatte äusserste Schicht eines Flügelsporns ab, was keine Schwierigkeiten bereitet, so erscheint eine unebene Oberfläche mit deutlicher Längstreifung, die durch schwache

[14]) *Fürbringer, M.* Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Bijdragen Dierkunde Vol. 15.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Rinnen hervorgerufen wird und die denselben Anblick bietet wie die noch zusammengerollte Fahne einer sich entwickelnden Feder. Vielleicht ist diese Längsstreifung eine letzte Andeutung der frühern Differenzierung des Federrohrs.

Colymbiformes: Von Vertretern dieser Ordnung steht mir nur ein Nestling von *Podiceps cristatus* zur Verfügung. Er ist aber noch so jung, dass ich keinerlei Beobachtungen über den Zusammenhang von Neoptil und definitiver Feder machen konnte. Die Nestdunen sind doldenförmig und bestehen aus etwa 12 Aesten, die sehr zart und fein gebaut sind und fast bis zur Spitze Strahlen tragen. An der Basis sind die Aeste nicht abgeschlossen, sondern setzen sich in den definitiven Federkeim fort.

Den Zusammenhang beider Abschnitte hat *Gadow* bei *Colymbus* beobachtet. Jeder Art der definitiven Feder trägt, nachdem sich diese entfaltet hat, an seiner Spitze einen Ast des Neoptils. Die Nestdune wird also auch bei diesem Vogel von den verlängerten Astspitzen der definitiven Feder gebildet und ist keine selbständige Federgeneration.

Spheniscifórmes: Ich hatte keinerlei Gelegenheit, den Zusammenhang von Neoptil und definitiver Feder bei Pinguinen zu beobachten; die bereits veröffentlichten Arbeiten bieten aber genügend Material, um ein Urteil über die Frage zu erlauben. Aus den Abbildungen *Wohlauers*[15]) geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass jeder Ast des pinselförmigen Neoptils nur eine Astspitze der definitiven Feder ist und dass zwischen beiden keine Unterbrechung zu sehen ist als der Mangel der Strahlen auf eine kurze Strecke. Ein Teil der Neoptilenäste bildet sogar die Spitze des Afterschafts. Der Verfasser geht leider gar nicht auf die Frage ein, wie dieser intime Zusammenhang zu erklären sei; er bezeichnet die Nestdunen als provisorische Gebilde, glaubt aber, dass sie viel eher ein Bild der Urbefiederung darstellen als die definitiven Federn und phylogenetische Vorläufer derselben seien. Das Verhalten der Penguinneoptile stimmt aber so sehr mit den an den übrigen Vögeln beobachteten Verhältnissen überein, dass meine Theorie des Nestkleids ohne weiteres auf sie angewendet werden kann. Die Abbildungen *Studers*[16]) lassen erkennen, dass an den rudimentären Nestdunen die Abtrennung und damit die Spulenbildung eine viel stärkere ist als bei normalen Neoptilen.

---

[15]) *Wohlauer, E.* Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudyptes chrysocome. Zschr. für Morphologie und Anthropologie IV. 1902.

[16]) *Studer, Th.* Die Entwicklung der Feder 1873. — Derselbe. Ueber die Bildung der Federn bei dem Goldhaarpinguin und bei Megapodius. Actes de la 60. session Soc. helv. sciences nat. 1877. — Derselbe. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zschr. wissensch. Zoologie. XXX.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ciconiiformes:

Platalea leucerodia: Die Neoptile des Löffelreihers sind pigmentlos. Ihre Strahlen lassen hie und da Andeutungen von Wimpern erkennen, meist nur in Form einfacher Spitzchen. Die Aeste gehen an ihrer Basis in die Neoptilenspule über; ihre weitere Fortsetzung nach unten ist die definitive Feder. Je nach dem Differenzierungsgrad der letztern lassen sich nun verschiedene Arten des Uebergangs von einer Feder zur andern beobachten.

Bei einem Neoptil der Lumbalgegend, welches die Spitze einer kleinen Konturfeder bildet, sind die Aeste innerhalb der Neoptilenspule teilweise verwachsen. Immerhin ist ihre Trennung noch soweit angedeutet, dass sie als Leisten durch die Spule verfolgt werden können. Die Leisten trennen sich dann wieder, und es entsteht so unterhalb der Spule zunächst die gleiche Anzahl Aeste, wie in der Nestdune. Diese spalten sich aber sofort in eine etwa doppelt so grosse Zahl weit feinerer Aeste, die nun wieder Strahlen tragen und die Spitze der definitiven Feder bilden. Die Neoptilenspule ist an dieser Feder sehr kurz, irgendwelche Differenzierungen an der Konturfederspitze sind nicht vorhanden.

Dieselbe Spulenbildung fand ich an Neoptilen der Spinalflur und der Schulterflur. Die an die Spule anschliessenden Astspitzen tragen bei diesen Federn zunächst noch kürzere Strahlen, die weiter unten nach und nach grösser werden, entsprechend dem stärkern Wachstum des Federkeims. Ganz anders verhält sich aber die Spitze einer Schwungfeder. Die Nestdune bildet an ihrer Basis dieselbe Spule wie bei andern Federn und diese zerteilt sich wieder in Aeste der definitiven Feder, aber merkwürdigerweise nicht in Aeste einer Schwungfeder mit ihren Markzellen und den steifen, häkchentragenden Strahlen, sondern es entstehen zunächst ganz gewöhnliche Konturfederäste, gleich ausgebildet wie an der Spitze der vorhin genannten kleinern Federn. Sie sind marklos und tragen ungefärbte steifliche Strahlen mit nach vorn gerichteten Wimperchen. Nach unten nehmen die Strahlen bald an Grösse ab und verschwinden auf der einen Seite des Asts ganz. Auf der andern Seite aber werden sie äusserst rudimentär, sind aber doch noch zu erkennen. Eine fast 4 mm lange Strecke der Federäste wird auf diese Weise wieder strahlenlos. Unterhalb dieser Strecke folgt ohne nennenswerten Uebergang die Ausbildung des Asts, wie sie für Schwungfedern charakteristisch ist. Der Ast wird dicker, enthält Markzellen und ist wieder beiderseits mit Strahlen besetzt, die aber an Stelle der Wimpern kräftige Häkchen besitzen. Erst an dieser Stelle wird also die Spitze der Schwinge ausgebildet; zwischen ihr und dem Neoptil ist eine besondere Stufe der Astausbildung eingeschaltet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ibis spinicollis: Die Neoptile sind schwach graubraun pigmentiert. Auf weissen Federn sind sie fast farblos, auf schwarzen etwas dunkler, der Grad ihrer Färbung richtet sich also nach der Farbe der zugehörigen Feder. Die Neoptilenspule lässt sich sehr leicht in die einzelnen Aeste zerlegen, die sich ähnlich wie bei Platalea unterhalb der Verwachsungsstelle in eine grössere Zahl definitiver Federäste spalten. An solchen isolierten Aesten bildet der Mangel der Strahlen

Fig. 12.

Fig. 12. *Ciconia alba,* Spitze einer keimenden Schwungfeder. 10 : 1. a Neoptilenäste, b zerteilte Neoptilenspule, c zweite Stufe der Astausbildung, d d die terminalen Aeste der Feder, welche innerhalb der Neoptilenspule stark verwachsen.

an einer kurzen Strecke die einzige Unterbrechung zwischen beiden Federabschnitten. Ob die bei Platalea gefundene spezielle Differenzierung der Schwungfederspitze bei Ibis auch vorkommt, konnte ich leider nicht entscheiden. Der untersuchte Nestling hatte die Neoptile der Schwingen bereits verloren.

Ciconia alba: Die Nestdunen bilden ausnahmslos die abgetrennte Spitze der definitiven Feder. Ihre Spule wird aus den strahlenlosen und nicht vollständig getrennten Aesten gebildet. Meist sind die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Strahlen unterhalb der Spule noch nicht sehr verschieden von denjenigen der Nestdune, je mehr wir aber einen Ast nach unten verfolgen, um so mehr nehmen die Strahlen die für die definitive Feder charakteristische Gestalt an. Bei gewöhnlichen Konturfedern, sogar bei den allergrössten der Humeralflur, findet dieser Uebergang ganz allmählich statt, sodass die allerdings noch weichere Spitze der defi-

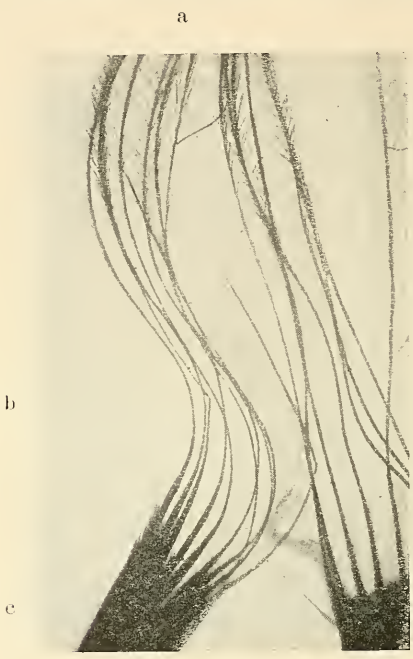

Fig. 13.

Fig. 13. *Ciconia alba*. Die zweite Stufe der Astausbildung an der Spitze einer keimenden Schwungfeder. 10 : 1. a Anschluss an Fig. 12, unten. b zweite Unterbrechung der Strahlenbildung. c eigentliche Schwungfederstrahlen, Beginn der dritten Stufe. (Die Aeste hatten sich an dieser Stelle noch nicht entfaltet, sondern wurden aus der Federscheide herausgelöst. Die einzelnen Strahlen sind deshalb nicht deutlich sichtbar.)

nitiven Feder direkt unter der Neoptilenspule beginnt. Ganz anders verhalten sich aber die Schwingen und die grossen Deckfedern. Bei ihnen kehrt derselbe Zustand in verstärktem Masse wieder, den wir schon an den Schwingen von Platalea angetroffen haben.

Die farblosen Aeste eines Schwungfederneoptils verwachsen zum Teil innerhalb der Spule. Wie bei Rhinochetus betrifft dies besonders die obersten Federäste, welche weiter unten die Schaftspitze bilden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Fig. 12). Andere Aeste bleiben auch innerhalb der Spule völlig frei; alle setzen sich aber nach unten in eine grössere Zahl bräunlich pigmentierter Aeste fort, deren Strahlen noch viel Aehnlichkeit mit denjenigen der Nestdune haben. Sie sind lang und weich und besitzen nur ganz schwach angedeutete Wimpern. Nach unten findet nun aber nicht eine allmähliche Umbildung der Strahlen bis zu den typischen

Fig. 14.

Fig. 14. *Ciconia alba*. Dieselbe Feder wie Fig. 13. 10 : 1. a die auch innerhalb der zweiten Stufe verwachsenen terminalen Federäste. Die letzte Gabelung des Federschaftes liegt in dem von ihnen gebildeten breiten Streifen. Bei b ist die nochmalige Vermehrung der Federäste beim Uebergang von der zweiten zur dritten Stufe deutlich zu sehen.

Schwungfederstrahlen statt, sondern sie werden zunächst reduziert und verschwinden an vielen Aesten fast vollständig (Fig. 13). Zugleich verschmelzen einige Aeste in ganz ähnlicher Weise wie schon oben in der Neoptilenspule (Fig. 14). Genau so wie an jener Stelle aus einem Ast der Nestdune mehrere Aeste hervorgingen, tritt auch unterhalb dieser zweiten Verwachsungsstelle eine weitere Vermehrung der Aeste ein. Sie bleiben noch auf eine kurze Strecke fast unbefiedert, dann aber treten die häkchentragenden Strahlen auf und damit beginnt die eigentliche Schwungfeder.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es lassen sich also an einer Schwinge nicht bloss zwei, sondern drei Stufen der Astausbildung unterscheiden. Die Aeste des Neoptils bilden die oberste Stufe. Dann folgt unterhalb der Spule eine zweite Stufe, die so eigenartig ausgebildet ist, dass man sie beinahe als ein zweites Neoptil bezeichnen möchte. Die dritte Stufe bilden die eigentlichen Schwungfederäste. Die Uebergänge zwischen den Stufen sind durch Verwachsungen einzelner Aeste unter sich und durch eine Vermehrung ihrer Zahl charakterisiert. Die Trennung zwischen der zweiten und dritten Stufe ist infolgedessen ebenso stark wie diejenige, welche die Nestdune von der definitiven Feder scheidet, ja die Strahlen der zweiten unterscheiden sich mehr von den Schwungfederstrahlen als von den Neoptilenstrahlen. Stellen wir uns nun auf den Boden jener Theorie, welche die Nestdune als eine selbständige Federgeneration betrachtet, so müssen wir konsequenterweise der zweiten Stufe das Recht zugestehen, als eine zweite Generation zu gelten und müssten die Schwinge als eine dritte Generation bezeichnen. Dass dies aber nicht angeht, lehrt ein Blick auf die Schaftspitze der Schwungfeder. Diese befindet sich nicht etwa an der Spitze der dritten Stufe, sondern reicht weit hinauf in die zweite Stufe. Ihre letzten Verzweigungen befinden sich unmittelbar unter der Neoptilenspule. Die verlängerten Aeste der zweiten Stufe sind also nur die abweichend gebaute Spitze der definitiven Feder. Ihr ganzes Verhalten dieser gegenüber erinnert aber so sehr an das Verhältnis zwischen Nestdune und definitiver Feder, dass ich darin eine wertvolle Bestätigung meiner Ansicht erblicke, dass auch das Neoptil nichts anderes sei als die abweichend gebaute Federspitze und keine erste Federgeneration. Es liegt nicht der geringste Grund vor, der Neoptilenspule mehr Bedeutung beizulegen als der weiter unten noch einmal eintretenden Wachstumsunterbrechung.

Es fragt sich nun, wie die drei Stufen der Schwungfeder zu deuten sind. Ontogenetisch sind sie die Folge einer zweimal eintretenden Unterbrechung der feinern Differenzierung mit nachherigem Einsetzen einer neuen Wachstumsperiode. Diese Unterbrechungen können aber nicht die bereits völlig zur Schwinge differenzierte Feder betroffen haben, sonst müssten alle Stufen ähnliche Ausbildung besitzen. Bei den Deuteroneoptilen von Rhinochetus, die erst abgetrennt wurden, als die Dunen schon als solche differenziert waren, ist dies der Fall. Die drei Stufen der Storchschwingen entstammen vielmehr verschiedenen Zeiten, sie sind Erwerbungen ganz verschiedener Perioden der Federphylogenie. Dass die Neoptile einer Zeit entstammen, da noch keine Fluren und Raine existierten, habe ich bei Rhinochetus nachzuweisen versucht. Sie repräsentieren das älteste Stadium der Federgeschichte, von dem wir mit Bestimmtheit etwas wissen. Nach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem sie abgetrennt waren, schritt die Differenzierung des Gefieders weiter. In erster Linie wurden bestimmte Federkomplexe, die spätern Raine, reduziert, während die übrigen Federn sich mehr der Form einer kleinen Konturfeder mit losen, weichen Aesten annäherten. Schwungfedern existierten zu dieser Zeit noch nicht, die Federn der Vorderextremität waren noch nicht imstande, eine eigentliche Tragfläche zu bilden. Diesem Stadium, das wir für die Schwungfedern theoretisch voraussetzen müssen, wenn wir sie als die höchst differenzierten Federn auffassen, entspricht die zweite ontogenetische Stufe. Erst in einer nächsten Periode der Stammesgeschichte wandelten sich die Federn am Hinterrand des Flügels in eigentliche Schwingen mit festgefügter Fahne um.

Die Schwungfeder der Störche rekapituliert also durch die Astausbildung an ihrer Spitze drei Stadien ihrer Stammesgeschichte. Dass diese Stadien, besonders das zweite, noch so wohl ausgeprägt sind, hängt jedenfalls mit der ontogenetischen Retardierung der Vorderextremität zusammen. Diese Verzögerung erklärt aber schliesslich nur die Tatsache, dass die Schwungfedern relativ spät in Funktion treten; dass sie an ihrer Spitze total verschiedene Aeste in zweierlei Stufen übereinander tragen, kann nur in der Geschichte der Feder begründet sein.

Die drei Stufen sind Merkmale der Remiges und Tectrices majores superiores, die schon durch ihre Stellung als aus dem Zusammenhang der übrigen Pterylose herausgerissene und extrem spezialisierte Federn gekennzeichnet sind. Schon an den mittleren Deckfedern fehlt die zweite Stufe, ebenso an allen übrigen Konturfedern. Selbst an den Rectrices konnte ich sie nicht finden. Es zeigt dies, dass die Steuerfedern noch viel mehr normale Bestandteile des Gefieders bilden als die äusserlich gleich aussehenden Schwungfedern.

Nycticorax griseus: Die Neoptile von Nycticorax und Ardea bilden wie bei Rhinochetus die durch eine Wachstumsunterbrechung abgetrennte Spitze der definitiven Feder. Der Uebergang zwischen beiden Abschnitten wird durch strahlenlose Partien der Aeste gebildet, welche zum Teil nicht ganz getrennt sind. Unterhalb der Neoptilenspule findet die schon mehrfach beschriebene Vermehrung der Aeste statt.

Auch bei den Reihern sind die Schwingen durch eine besondere Ausbildung ihrer obersten Aeste ausgezeichnet. Unterhalb der Neoptilenspule entstehen zunächst fadenförmige Aeste, die etwa 3 mm weit rudimentäre Strahlen tragen. Dann aber erscheinen plötzlich breite, sägeartig gezähnte Strahlen, mit denen die Schwungfederspitze beginnt. Die fadenartigen Verlängerungen über dieser Spitze entsprechen der zweiten Stufe der Storchschwingen, sind aber lange nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so deutlich gegen die Schwungfeder abgesetzt. Einzelne Aeste sind innerhalb dieser Stufe unregelmässig ausgebildet und hängen oft beiderseits mit benachbarten Aesten zusammen. Die Schaftspitze der Feder liegt wie bei Ciconia innerhalb der zweiten Stufe. Schon bei den grossen Deckfedern ist der Abstand zwischen Neoptilenspule und eigentlicher Deckfederspitze weniger als 1 mm. Die zweite Stufe ist infolgedessen fast verschwunden und von der dritten nicht mehr abgesetzt. An den übrigen Konturfedern ist gar nichts mehr von ihr zu sehen.

Pelecanus crispus: Trotzdem das Nestkleid reduziert ist und auch spät erscheint, ist die Neoptilenspule genau so gebaut wie die der Reiher oder Störche. Leider stehen mir keine ältern Nestlinge mit schon entwickelten Konturfederspitzen zur Verfügung. Ich kann deshalb nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die drei Stufen der Astentwicklung auch an den Schwingen der Steganopodes auftreten. Ich vermute aber, dass sie vorhanden sind, denn die Astspitzen der Schwingen tragen, soweit ich sie untersuchen konnte, keine Schwungfederstrahlen, sondern einfache Strahlen ohne Häkchen, wie sie im Bereich der zweiten Stufe bei Reihern und Störchen auftreten.

Falconiformes:

Cerchneis Tinnunculus: Eben ausgeschlüpfte Falken besitzen ein normales, aus ächten Nestdunen bestehendes Nestkleid. Die Neoptile sind ähnlich gebaut wie bei Störchen und Reihern und hängen auch in derselben Weise mit den definitiven Federn zusammen. Das sogenannte zweite Nestkleid der Tagraubvögel hat nichts mit den Neoptilen zu tun. Es besteht aus langen, weichen Dunen, die zwischen den Konturfederkeimen in der Haut sitzen, diese zunächst im Wachstum überflügeln und sie dadurch samt den ächten Neoptilen bedecken. *Pycraft* bezeichnet diese Dunen als praeplumulae und rechnet sie zum Nestkleid, während er die ächten Neoptile als praepennae bezeichnet.[17]) Diese Namen müssen den Eindruck erwecken, als ob beide Federarten Bestandteile des Nestkleids seien, die einen als Vorläufer von plumulae, die andern als Spitzen von pennae. Die praeplumulae *Pycraft*'s gehören aber ebenso gewiss zum definitiven Federkleid wie die Deuteroneoptile von Rhinochetus und zeigen gegenüber den Dunen des Erwachsenen höchstens graduelle Unterschiede. Sie sind nicht doldenförmig, wie *P.* glaubt, sondern haben einen deutlichen Schaft, der allerdings sehr reduziert sein kann und deshalb leicht übersehen wird. Die Aeste an der Spitze dieser Dunen sind ebenso einfach gebaut, wie die der Neoptile, indem die Strahlen ganz farb-

[17]) *Pycraft, W. P.* Morphology of the Owls. Trans. Linn. Soc. London 2. ser. VII. Zoology.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

los sind und nur noch Andeutungen von Wimpern besitzen. Nach unten hin nehmen sie aber in ganz allmählichen Uebergängen den Bau normaler Dunenäste an, ohne dass irgendwo eine Unterbrechung oder gar eine Spulenbildung zu sehen wäre. Wir haben also trotz des einfachen Baus des distalen Federabschnitts keinen Grund, von Bestandteilen des Nestkleids zu reden. Aechte Nestdunen sind stets durch eine Spulenbildung vom proximalen Federteil getrennt und nehmen nicht durch allmähliche Uebergänge die diesem Teil eigene Differenzierung an; die Wachstumsunterbrechung hat vielmehr eine plötzliche Aenderung der Astausbildung zur Folge.

Die Schwingen des Falken lassen ähnlich wie bei Platalea oder Nycticorax die drei Stufen der Astentwicklung erkennen. Innerhalb der zweiten Stufe tragen die Aeste nur auf einer Seite verkümmerte Strahlen. An den grossen obern Deckfedern ist diese Stufe weniger scharf ausgeprägt, aber doch noch deutlich vorhanden. Den gewöhnlichen Konturfedern fehlt sie.

Aus den angeführten Beispielen ist ersichtlich, dass bei den Pelargo-Herodii und den Accipitres Uebereinstimmungen im Bau der Neoptile vorkommen, die bei andern Gruppen nicht konstatiert werden können. Ihre Schwungfedern zeigen die drei ontogenetischen Stufen der Astentwicklung in verschiedenen Graden der Ausbildung. Am undeutlichsten sind sie bei den Reihern entwickelt, am schönsten beim Storch. Bei den Steganopoden konnte ihr Vorhandensein infolge ungünstiger Beschaffenheit des Materials nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden, es ist aber ziemlich wahrscheinlich.

Pelargo-Herodii, Steganopodes und Accipitres bilden mit den Phoenicopteri die Unterordnung der Ciconiiformes *Fürbringers*. Dass die Tagraubvögel in ihren Nestdunen gleiche Verhältnisse darbieten wie die Störche und Reiher, ist wohl als der Ausdruck verwandtschaftlicher Beziehungen aufzufassen. Die drei ontogenetischen Stufen sind vielleicht ein Merkmal der ganzen Unterordnung und in deren zentralen Gruppe, den Störchen, typisch ausgebildet, in den ausstrahlenden Nebenzweigen dagegen mehr oder weniger verwischt. Leider ist mein Material noch zu unvollständig, um diesen Vermutungen den nötigen Rückhalt geben zu können. Falls sich aber bei ältern Nestlingen von Flamingos und Geiern die drei Stufen der Schwingen nachweisen liessen, so wäre damit gezeigt, dass das Nestkleid wertvolle Merkmale zur Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen liefern kann.

Anseriformes: Das Nestkleid der Anseres weicht in verschiedenen Punkten von dem ab, was bei andern Vögeln Regel ist. Schon *Nitzsch* bezeichnete die Nestdunen der Gänse als „richtige Federn", da sie aus einem Schaft, Aesten und Strahlen bestehen. Dieses Merkmal teilen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sie mit den dreizehigen Ratiten Casuarius, Dromaeus und Rhea, und es ist wohl kaum zufällig, dass sie mit denselben Vögeln auch im Bau der männlichen Genitalien übereinstimmen. Dass der Bau der Nestdunen für taxonomische Zwecke nicht bedeutungslos ist, haben die Untersuchungen an den Ciconiiformes gezeigt, und da die Neoptile besonders geeignet sind, die Träger altertümlicher Merkmale zu sein, wäre es wohl denkbar, dass im Nestkleid der genannten Ratiten und der Anseres noch irgendwelche Relationen längst ausgestorbener Vorfahren ihren Ausdruck fänden. Natürlich will ich nicht eine nähere Verwandtschaft der Anseres mit irgendwelchen Ratiten behaupten; ich erblicke in der Uebereinstimmung sowohl der Nestdunen als auch der männlichen Genitalien nur einen Hinweis darauf, dass die Anseres nicht so weit wie andere Carinaten von jenem tiefern Horizonte entfernt sind, dessen Endformen uns in den Ratiten erhalten sind. Der Bau der Nestdunen, speziell die Anwesenheit eines Schafts, ist also zu den primitiven Merkmalen der Gruppe zu rechnen und ist nicht etwa ein den pinselförmigen Nestdunen gegenüber fortgeschrittener Zustand, wie auch schon behauptet wurde.

Ein zweites, den Anseres durchaus eigentümliches Merkmal ist die besondere Grösse der Schwanzneoptile, die äusserlich so stark hervortreten, dass ein richtiger Schwanz gebildet wird. Sie sind viel kräftiger gebaut, und besitzen einen dickern Schaft und steifere Aeste als die übrigen Nestdunen. *Vian* benützt dieses Merkmal zur Unterscheidung der Nestlinge innerhalb der Ordnung der „Palmipèdes". Nach seinen Angaben ist der Schwanz am wenigsten deutlich bei den Nestlingen von Cygnus, dagegen wohl ausgeprägt bei Anser, Anas, Fuligula, Clangula, Oidemia, Somateria, Erismatura, Mergus. Ich selbst beobachtete die starken Schwanzneoptile bei Anas domestica, Dendrocygna major und Mergus albellus. Den übrigen Palmipèdes fehlen sie und meines Wissens auch allen übrigen Nestvögeln. Die eigentümliche Verstärkung der Rectrices im Nestkleid ist nun besonders auffallend, weil dieselben Federn im definitiven Federkleid eher klein bleiben und nur einen kurzen Schwanz bilden, sodass dessen relative Grösse nur wenig zunimmt. Bei Hausenten hat das hintere Körperende sowohl im Nestkleid wie beim Erwachsenen dieselbe Form und auch bei wilden Formen ist dies der Fall. Erismatura leucocephala besitzt bis 3 cm lange, steife und fischbeinartig elastische Schwanzneoptile. *Naumann* setzt sie in Beziehung zu dem ebenfalls ganz aberrant gebauten Schwanz der erwachsenen Ruderente, indem er schreibt: „wie wichtig diese Schwanzbildung bei allen nötigen Verrichtungen dieser Ente sein müsse, geht schon daraus hervor, dass schon im Dunenkleid .... der Schwanz eine auffallende Länge besitzt." Leider gibt *Naumann* über die Schwanzbildung der übrigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nestlinge der Anseres keine Angaben; es scheint aber bei Erismatura nur die extreme Ausbildung eines der ganzen Gruppe eigentümlichen Merkmals vorzuliegen, welches jedenfalls mit der aquatilen Lebensweise, die ja sofort nach dem Ausschlüpfen angetreten wird, zusammenhängt.

Ueber den allgemeinen Bau der Nestdunen ist noch zu ergänzen, dass sowohl der Schaft wie auch die grössern Aeste lufthaltige Markzellen besitzen. Die Rami an der Spitze der Feder sind bedeutend länger als die übrigen und zeichnen sich dadurch aus, dass nur ihre proximale Hälfte Strahlen trägt, während der distale Teil fadenförmig ist. Im untern Teil der Nestdune werden die Aeste immer kürzer und schwächer und sind schliesslich bis zur Spitze gefiedert. Bei der Hausente sind die strahlenlosen Astspitzen gelb, die gefiederten Teile dagegen weiss gefärbt. In der ersten Woche nach dem Ausschlüpfen sind nur die gelben Spitzen sichtbar, später aber lockert sich das Dunenkleid, je mehr das Körperwachstum fortschreitet und dadurch werden auch die flaumigen Partien der Neoptile sichtbar; das Gefieder nimmt infolgedessen eine mehr gelblich-weisse Färbung an.

Den Zusammenhang zwischen Neoptil und definitiver Feder konnte ich nur an Hausenten beobachten, da die andern Nestlinge, die mir zur Verfügung standen, zu jung waren.

An der Basis besitzen die Nestdunen eine ächte Spule, d. h. ein Rohr, dessen Wandung durch die nicht mehr differenzierten Aeste und durch den Schaft gebildet wird und die keine Spur von Differenzierung erkennen lässt. Die Markzellen des Schafts brechen an dessen unterm Ende ab, die Spule besteht nur aus gleichartig durchscheinendem, unpigmentiertem Material. Sie ist nicht genau zylindrisch, sondern erweitert sich etwas nach unten. Während nun aber die Spule einer definitiven Feder sich unten verengert und bis auf eine kleine Oeffnung schliesst, ist bei diesen Nestdunen gar nichts Derartiges zu sehen, sondern die Wände des Rohrs spalten sich von neuem in die Aeste der definitiven Feder. Dabei erscheint sofort wieder der dorsoventrale Bau des Federrohrs, der innerhalb der Spule verwischt war. Auf der Ventralseite entstehen gleichartige Aeste, auf der Dorsalseite hingegen, genau in der Fortsetzung des Neoptilenschafts, bleibt ein breiter Streifen übrig, der sich weiter unten dadurch verschmälert, dass die auf der Ventralseite entstandenen Aeste mehr und mehr auf die Dorsalseite übergreifen und schliesslich nur noch einen dünnen Schaft übriglassen. Der Schaft der definitiven Feder hat demnach keine natürliche Spitze, wie sie der Neoptilenschaft besitzt, sondern wird im Gegenteil da, wo er in die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Neoptilenspule eintritt, breiter. Seine wirkliche Fortsetzung und seine eigentliche Spitze ist der Neoptilenschaft.

Die beschriebene Spulenbildung findet sich mit wenigen Modifikationen bei allen Nestdunen der Ente. Eine Fortsetzung der Aeste durch die Spule hindurch oder auch nur eine Andeutung derselben innerhalb des Spulenrohrs konnte ich nirgends auffinden. Die Trennung zwischen Neoptil und definitiver Feder hat also in diesem Fall einen viel stärkern Grad erreicht, als bei andern Vögeln; höchstens bei den Steuerfedern von Gallus kommt ähnliches vor.

Das Nestkleid der Anseres nimmt also nach drei Richtungen hin eine ganz isolierte Stellung ein, einmal durch den an gewisse Ratiten erinnernden Bau der Neoptile, dann durch die Anwesenheit eines besondern „Nestlingsschwanzes" und endlich durch die starke Abtrennung der Nestdunen von der definitiven Feder. Alle drei Punkte lassen sich aber auf eine einzige Erscheinung zurückführen, nämlich auf die abnorm lange Funktionsdauer des Nestkleids. Die Spulenbildung erfolgt bei den Anseres so weit unten an der Feder, dass der obere Teil des Schafts mit in die Nestdune einbezogen wird. Es wird also embryonal ein grösserer Teil der Feder fertig gestellt als bei andern Vögeln. Dieser embryonale Teil, das Neoptil, persistiert infolgedessen sehr lange, bis er durch die definitive Feder, den postembryonalen Teil, ersetzt wird und die Federn erleiden deshalb auch eine sehr starke Wachstumsunterbrechung. Die ersten definitiven Federn, die erscheinen, sind die Schwanzfedern. Sie beginnen bei der Hausente nach zwei bis drei Wochen die Neoptile über die Haut zu heben. Erst fünf bis sechs Wochen nach dem Ausschlüpfen folgen die Remiges und die grossen Konturfedern der Schulterfluren. In der siebenten Woche sind die Konturfedern vom Schwanz, von der Unterflur und der Schulterflur äusserlich sichtbar, während der grösste Teil des Körpers mit ächten Dunen bedeckt ist, zwischen denen noch überall die Neoptile der kleinen Konturfedern stehen. Anser cinereus erreicht nach *Vian* einen Viertel der Körpergrösse, bevor die ersten Federn erscheinen! Das sind alles Verhältnisse, die wohl begreifen lassen, dass eine besonders deutliche Trennung zwischen Nestdune und definitiver Feder stattfindet, und dass für die ersten Wochen des postembryonalen Lebens ein Nestlingsschwanz die Funktionen des definitiven Schwanzes übernimmt.

Galliformes: Untersucht wurden Neoptile von *Perdix cinerea, Gallus domesticus, Gallus ferrugineus, Exalfactoria chinensis.*

Die Angabe *Gadows,* dass die Neoptile sehr einfach gebaut seien, kann ich nicht bestätigen. Alle Nestdunen, die ich mikroskopisch untersucht habe, besitzen Aeste mit lufthaltigen Markzellen. Aehnlich gebaute Neoptilenäste sind mir nur von den Anseres und einzelnen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ratiten bekannt und es würde dieses Merkmal allein genügen, um den hohen Differenzierungsgrad dieser Federn zu beweisen, da bei allen übrigen Nestdunen der Mangel der Markzellen gerade ein charakteristischer Unterschied gegenüber den definitiven Federn ist. Die obersten Teile der Aeste sind strahlenlos und laufen in feine Haarspitzen aus. Die Strahlen besitzen deutliche Wimpern, d. h. sie sind durch Verdickungen, die in regelmässigen Abständen angeordnet sind und nach vorn in undeutliche Spitzchen auslaufen, gegliedert. Ferner besitzen die Neoptile der Hühnervögel einen Schaft und, wenigstens andeutungsweise, einen Afterschaft.

Fig. 15.

Fig. 15. *Perdix cinerea*. Spitze einer Schwungfeder mit dem Schaft und einem einzelnen Ast des Neoptils. Die übrigen Aeste sind abgefallen. 13 : 1.

Der Schaft wird durch mehrere Aeste gebildet, die sich schon oberhalb der Neoptilenspule vereinigen. Bei Gallus und Perdix, wo ich ihn am deutlichsten ausgebildet fand, besteht er aus drei bis fünf stärker gebauten Aesten. Meist vereinigen sie sich in verschiedener Höhe. Ausser diesen zeichnen sich noch zwei bis drei ebenfalls etwas kräftigere Aeste dadurch aus, dass sie oberhalb der Spule verschmelzen. Sie liegen gegenüber vom Hauptschaft und können als rudimentärer Afterschaft aufgefasst werden.

Der Zusammenhang mit der definitiven Feder ist an den Schwungfederneoptilen am deutlichsten erhalten. Ihr Schaft sitzt auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Schaftspitze der definitiven Feder (Fig. 15). Das durch die Verwachsung der drei bis fünf Aeste gebildete Band wird beim Eintritt in die Spule pigmentlos, nachdem schon von den Verwachsungsstellen an die lufthaltigen Zellen verschwunden sind; darauf spaltet es sich wieder in eine etwas grössere Zahl feinerer Aeste, die sich aber sofort wieder zur Schaftspitze der definitiven Feder vereinigen. Der Neoptilenschaft ist die Fortsetzung des Federschafts nach oben.

Leider ist es nun nicht möglich, die andern verwachsenen Neoptilenäste mit dem Afterschaft der definitiven Feder in Verbindung zu bringen. Sie setzen sich nach unten in Federäste fort, die am Hauptschaft inserieren. Wir müssen aber die Möglichkeit zugeben, dass diese Verbindung mit dem Afterschaft ähnlich wie bei Casuarius früher existiert hat. Der heute rudimentäre Afterschaft kann früher eine grössere Länge besessen haben und die primitive Federform der Hühnervögel, deren Spitze als Neoptil abgetrennt wurde, war möglicherweise eine doppelschaftige Feder. Später wurde der Afterschaft reduziert, das Material des Federkeims, welches vorher seine Spitze gebildet hatte, differenzierte sich in Aeste der definitiven Feder und so gelangte der Afterschaft der Neoptile in Verbindung mit diesen.

Vielleicht wird die genauere Kenntnis möglichst vieler Nestdunen von Hühnervögeln diesen noch etwas unsichern Punkt aufklären. Die Schäfte selbst sind nämlich nicht bei allen Galliformes gleich ausgebildet. So fand ich sie bei Exalfactoria sinensis sehr rudimentär, nur durch etwas kräftigere Aeste angedeutet. Einer von ihnen, wohl der Hauptschaft, gabelt sich an seiner Spitze, unmittelbar oberhalb der Spule sind aber keine Verwachsungen sichtbar.

Diejenigen Aeste, welche nicht unter sich verwachsen, bleiben auch innerhalb der Neoptilenspule getrennt und gehen nach unten in Aeste der definitiven Feder über, genau so wie es bei pinselförmigen Nestdunen der Fall ist (Fig. 16). Diese Tatsache, sowie der Nachweis, dass der Neoptilenschaft die Spitze des Federschafts ist, berechtigen uns, auch die Neoptile der Galliformes als die Spitze der definitiven Feder zu bezeichnen. Allerdings scheint die Abtrennung des terminalen Teils stärker zu sein, als dies bei gewöhnlichen Nestdunen der Fall ist und sich mehr den bei Anseres beobachteten Verhältnissen zu nähern. Die geschilderten Zusammenhänge wurden nämlich ausnahmslos an Schwingen und grossen Deckfedern beobachtet. Schon bei den letztern ist die Trennung der Schäfte und Aeste innerhalb der Spule weniger deutlich und bei den Neoptilen der übrigen Federn stellt die Spule ein einheitliches Rohr dar, welches an seinem untern Ende sich in Aeste der definitiven Feder auflöst. Am deutlichsten fand ich dieses Rohr an den Rectrices von Gallus ausgebildet, wo es vollkommen der Neoptilenspule der Anseres gleicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dieselben Gründe, die schon bei Rhinochetus aufgezählt wurden, nötigen uns, die vollkommene Spulenbildung der Rectrices und Konturfedern als eine sekundäre Bildung aufzufassen. Beobachtet man nämlich das Auftreten der definitiven Federn bei Hühnern, so zeigt sich, dass die Schwungfedern zuerst ausgebildet werden und lange Zeit die einzigen definitiven Federn des ganzen Körpers sind, während das übrige Gefieder auf demselben Zustand verharrt wie beim Verlassen des Eis. Die Schwingen und die grossen obern Deckfedern besitzen demnach die geringste Wachstumsunterbrechung, ihre

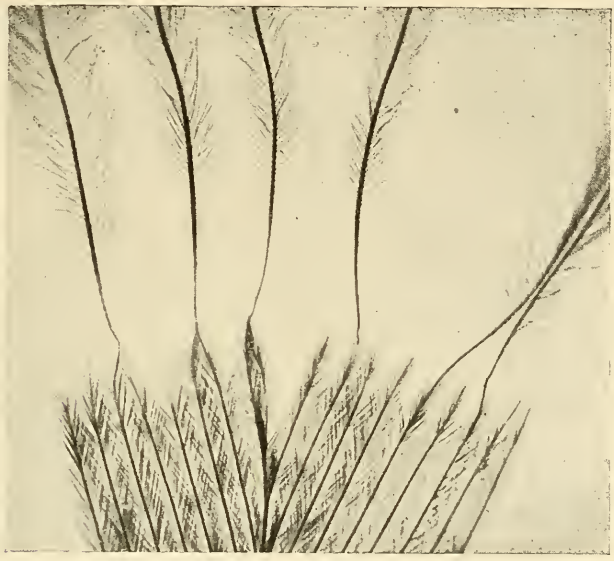

Fig. 16.

Fig. 16. *Gallus ferrugineus*, Spitze einer Schwungfeder mit einzelnen Neoptilenästen. 14 : 1.

Neoptilenspule ist deshalb nur unvollkommen gebildet und lässt den Zusammenhang beider Federabschnitte deutlich erkennen. Die übrigen Federn, deren Wachstum viel länger unterbrochen wird, besitzen dagegen eine rohrförmige Spule unterhalb des Neoptils, welche nicht mehr in Aeste differenziert wird. Der Grad der Spulenbildung steht also tatsächlich in Korrelation mit der Länge der Wachstumsunterbrechung.

Gruiformes: Ausser Rhinochetus konnte ich Nestlinge von *Hypotaenidia celebensis* und *Aramus scolopaceus* untersuchen. Sie zeigten aber noch keine Spur von definitiven Federn, sodass es mir nicht mög-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lich war, den Zusammenhang beider Federkleider zu studieren. Ich konnte bei beiden Vögeln eine weitgehende Uebereinstimmung des Baus der Nestdunen mit Rhinochetus feststellen, ebenso war deutlich zu erkennen, dass die Neoptilenäste an ihrer Basis nicht abgeschlossen sind, sondern sich durch die Spule hindurch in den definitiven Federkeim fortsetzen.

Charadriiformes: Von Vertretern der *Limicolae* standen mir dreitägige Nestlinge von *Vanellus cristatus* zur Verfügung, die aber noch keine definitiven Federn erkennen lassen. Die Aeste der Neoptile, die teils strohgelb, teils graubraun gefärbt sind, sind gleichwertig und tragen nur an ihrer untern Hälfte Strahlen. Die Wimpern sind meist nur in Form von kleinen Knötchen ausgebildet, sind aber trotzdem deutlich sichtbar, da den Strahlen an diesen Stellen kein Pigment eingelagert ist. An der Basis verlieren die Aeste ihre Strahlen und gehen in die Neoptilenspule über, ohne zu verwachsen. Die Spule ist ebenso gebaut wie bei Rhinochetus.

Die Neoptile der Tauben sind von *Davies* genau untersucht und auch auf ihren Zusammenhang mit der definitiven Feder geprüft worden. *Davies* konstatiert, dass „eine typische Dunenspule", bei der alle Zellagen der Schleimschicht verwachsen sind, nicht sehr häufig ist und dass gewöhnlich die Aeste nicht vollkommen verschwinden. Am deutlichsten ist die Trennung bei den Schwungfederneoptilen. Ich selbst habe einen Nestling von *Turtur risorius* untersucht, und kann die Angaben *Davies'* durchaus bestätigen. Es liegen bei den Tauben ähnliche Verhältnisse vor wie bei Rhinochetus; an den Schwingen ist der ursprüngliche Zustand der Neoptilenspule am deutlichsten erhalten geblieben, während zugleich mit der Reduktion der übrigen Neoptile ihre Abtrennung von der definitiven Feder sich mehr oder weniger verstärkte. Ich brauche wohl kaum beizufügen, dass ich die Nestdunen der Tauben nicht als primitive, sondern als stark modifizierte Gebilde auffasse, die ihre Strahlen durch Reduktion verloren haben.

Cuculiformes:

Centropus bengalensis: Die Nestlinge von Centropus sind beim Ausschlüpfen mit eigenartigen weisslichen Borsten bedeckt, die meines Wissens erst durch die Arbeit *R. Shelford's*[18]) näher bekannt wurden. Shelford untersuchte mehrere Stadien von Embryonen und Nestlinger und konstatierte, dass die von ihm als „Trichoptile" bezeichneten Borsten eine enorme Verlängerung der Federscheide darstellen. Sie sitzen zum grössern Teil auf der Spitze der Konturfedern

[18]) On the Pterylosis of the Embryos and Nestlings of Centropus sinensis. Ibis 1900.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und sind am grössten auf dem Kopf und am Rücken; am Flügel dagegen messen sie nur wenige Millimeter und sind auf der Ventralseite beinahe ganz reduziert. Einige Trichoptile sind die Vorläufer von Halbdunen, die erst viel später erscheinen als die Konturfedern, sodass das Borstenkleid des Nestlings eine grössere Ausdehnung besitzt als das Konturfederkleid des Erwachsenen.

Meine eigenen Beobachtungen an Nestjungen von Centropus bengalensis führten mich zu einer Erklärung dieser Trichoptile, die von der *Shelfords* etwas abweicht. Die Art und Weise, wie sie nach unten mit einer plötzlichen Ausweitung ihres Lumens in die Scheide der definitiven Feder übergehen, rechtfertigt vollkommen die Ansicht, dass es sich nur um Verlängerungen dieser Scheide handle. Damit ist aber die Frage nach ihrer Entstehung nicht beantwortet und es dürfte doch der Versuch gewagt werden, sie auf Bildungen allgemeinerer Art zurückzuführen.

Die Beschränkung der Trichoptile auf die Konturfederspitzen und auf wenige, den Fluren benachbarte Komplexe, die wohl erst in verhältnismässig später Zeit reduziert worden sind, erinnert so sehr an die Verbreitung von Nestdunen bei andern Vögeln, dass der Gedanke naheliegt, die Trichoptile als umgewandelte Neoptile aufzufassen. In der Tat lässt sich diese Deutung ohne Schwierigkeit durchführen. Schon junge Embryonen von Centropus besitzen über die Haut vorragende Federpapillen. Aus diesen können nur die Trichoptile entstehen, denn die eigentlichen Federn sind beim Ausschlüpfen nicht sichtbar. Beim reifen Embryo hat das Borstenkleid seine höchste Entfaltung erreicht und sieht äusserlich ähnlich aus wie das Nestkleid einer gleichaltrigen Ente oder eines Hühnchens, deren Neoptile noch von der Federscheide umschlossen werden. Die Trichoptile haben also dieselbe Ontogenie wie die Neoptile, sie sind die embryonalen Abschnitte der definitiven Federn, vor der Bildung des Federfollikels über der Haut entstanden und dürfen deshalb als modifizierte Nestdunen betrachtet werden. Sie unterscheiden sich von normalen Neoptilen durch die mangelnde Differenzierung der Aeste und Strahlen, sie sind auf dem Stadium des einheitlichen Federrohrs stehen geblieben und in diesem Zustand verhornt. Dass sie nicht nur aus dem Material der Federscheide gebildet werden, sondern die ganze Neoptile repräsentieren, geht schon daraus hervor, dass ihre Wandung beträchtlich dicker ist als die Scheide der definitiven Feder. Die Reduktion der Neoptile erstreckt sich in diesem Fall nicht auf das gesamte Federmaterial, sondern nur auf seine Differenzierung in die einzelnen Federteile; es handelt sich um die Weiterführung desselben Umwandlungsprozesses, dem auch die Neoptile der Tauben ihre merkwürdige Einfachheit verdanken. Denken wir uns ein Taubenneoptil,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dessen Aeste nicht mehr von einander getrennt wurden, so erhalten wir das Trichoptil von Centropus. Auch die Uebereinstimmung in der feinern Struktur weist darauf hin, dass beide Neoptile ihren aberranten Bau ähnlichen Umwandlungen verdanken und auf analoge Weise aus normalen Nestdunen entstanden sind.

Coraciiformes:

Striges: Untersucht wurden Neoptile von *Syrnium aluco, Bubo bubo* und *Bubo turcomanus.* Sie bestehen aus gleichwertigen Aesten, die mit sehr einfach gebauten Strahlen besetzt sind. Die Wimpern

Fig. 17.

Fig. 17. *Bubo turcomanus,* Neoptilenspule einer lumbalen Konturfeder. 14 : 1.

sind in Form winziger Spitzchen ausgebildet; die Pigmentierung ist höchstens durch eine leicht gelbliche Färbung angedeutet. Die Aeste werden beim Eintritt in die Neoptilenspule strahlenlos und durchlaufen sie meist ohne zu verschmelzen. Höchstens bei kleinen Konturfedern sind sie nicht ganz getrennt. Sie gehen ohne Unterbrechung in die Aeste der definitiven Feder über (Fig. 17), wobei besonders an den Schwingen aus einem Neoptilenast zwei Federäste entstehen können. An gewöhnlichen Konturfedern ist diese Vermehrung der Aeste lange nicht so stark ausgeprägt; meist besitzt die Spitze der definitiven Feder ungefähr die gleiche Anzahl Aeste wie die Nestdune.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eigentümlich für die Eulen sind die geringen Unterschiede im Astbau der beiden Stufen. Meist ist der definitive Federast nur durch etwas stärkere Pigmentierung vor dem Neoptilenast ausgezeichnet, doch kann man auch Aeste finden, an denen sogar dieser Unterschied kaum zu sehen ist und bei denen der Uebergang nur durch eine strahlenlose Stelle angedeutet wird. Wenn nicht die Insertion der Strahlen deutlich zeigen würde, was oben und unten ist, so könnte man an einem einzelnen derartigen Ast nicht entscheiden, welcher Teil zur Nestdune und welcher zur definitiven Feder gehört. Es hängt dies jedenfalls damit zusammen, dass das erste Federkleid, dessen Spitzen die Nestdunen sind, nur zum kleinsten Teil aus Konturfedern, zum grössten Teil aber aus ganz weichen, lockern Halbdunen besteht. Doch tragen auch die Aeste der Schwingen und Steuerfedern, die schon im ersten Federkleid normal ausgebildet sind, dieselben weichen Aeste.

Pici: Junge Spechte sind vollständig nackt, bis die definitiven Federn erscheinen. Sie scheinen also ihr Nestkleid ganz verloren zu haben, besitzen aber doch noch Bildungen, welche als Rudimente von Neoptilen aufgefasst werden dürfen.

An einem sehr jungen Nestling von *Dryopicus martius* fand ich die Rectrices durch kleine Hornspitzen angedeutet, welche in auffallender Weise die Haut überragten. Die Remiges waren durch kleine Erhebungen markiert, von den übrigen Federn war hingegen noch nichts zu sehen. Im übrigen besitzt dieser Nestling noch andere merkwürdige Bildungen, die ich nicht unerwähnt lassen will, obschon sie nicht zu unserm speziellen Thema gehören. Die Fersen tragen dieselben eigenartigen Hornpapillen, welche von *A. Günther*[19]) bei *Lynx torquilla* gefunden wurden und die zur Lokomotion innerhalb des Nests dienen. Sehr auffallend ist auch der Schnabel gebildet. Der Oberschnabel ist kürzer und schmäler als der Unterschnabel, der ihn mit seinem Rand überragt und am Mundwinkel einen eigenartigen Wulst trägt, welcher bis zum Auge reicht und den Mundwinkel ganz verdeckt.

Bei einem ältern Nestling von *Picus major* konnte ich den Bau der oben erwähnten Hornspitzchen und ihre Beziehungen zur Steuerfeder studieren. Es zeigte sich, dass die Aeste der Rectrices nicht frei an der Federspitze endigen, sondern zu einer Art von Spule verschmelzen, die genau so gebaut ist wie die Spule eines Neoptils. Sie bildet ein Rohr, das aber keine Neoptilenäste trägt, sondern an der Spitze wie abgebrochen erscheint. Wir haben es jedenfalls mit dem letzten Ueberrest eines ehemals stärker entwickelten Neoptils zu tun,

[19]) *A. Günther.* On the Foot of the Young of lynx Torquilla. Ibis 1890.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der an den Steuerfedern sich erhalten konnte, an den übrigen Federn aber verloren ging. Wie die Nestdune gebaut war, lässt sich nicht mehr entscheiden, hingegen deutet die vollkommene Verschmelzung der Aeste in der noch vorhandenen Spule auf eine starke Abtrennung von der definitiven Feder.

Passeriformes: Es war für mich von besonderm Wert, auch an den Nestdunen verschiedener Singvögel denselben Zusammenhang mit der definitiven Feder nachweisen zu können wie bei Rhinochetus. Die starke Reduktion des Nestkleids hätte sehr wohl diese Zusammenhänge verwischen können, es lässt sich aber mit aller Deutlichkeit zeigen, dass auch die spärlichen Neoptile der Passeriformes die Spitzen der definitiven Federn sind.

Pyrrhocorax pyrrhocorax: Die Neoptile bestehen aus etwa zwölf gleichwertigen Aesten, die bis zur Spitze Strahlen tragen und hellbraun gefärbt sind. An den Strahlen sitzen in regelmässigen Abständen Wimpernpaare in Form von kleinen, nach vorn gerichteten Spitzchen. An der Basis der Nestdune werden die Aeste ungefiedert und farblos und laufen ohne Unterbrechung durch die kegelförmig gebaute Neoptilenspule. Innerhalb der Spule werden sie etwas breiter und sind nicht mehr völlig getrennt, lassen sich aber doch leicht verfolgen. An der Spitze der definitiven Feder spalten sie sich in eine grössere Zahl von Aesten, welche dunkelbraun pigmentiert sind.

Graculus graculus: Die Neoptile und ihre Spulen sind gleich gebaut wie bei Pyrrhocorax.

Oriolus galbula: Die untersuchten Neoptile bestehen aus etwa acht gleichwertigen Aesten, die sehr lange, einfach gebaute Strahlen tragen. Die Wimpern sind entweder kleine Spitzchen oder auch nur Verdickungen der Strahlen. Die Farbe der Nestdune ist ein nur bei stärkerer Vergrösserung hervortretendes Gelb, das durch den gleichen Farbstoff hervorgerufen wird, der auch in der definitiven Feder vorhanden ist. Die Aeste laufen, ohne zu verschmelzen, durch die Neoptilenspule und bilden so die Astspitzen der definitiven Feder (Fig. 18).

Graucalus leucopygius: Die Nestlinge tragen eigenartig flockige, schneeweisse Neoptile auf dem Kopf, der Humeralflur, den Schwingen und obern Deckfedern. Auf dem Unterrücken sitzen mehr seidenartige Nestdunen.

Die Aeste sind gleichwertig und besitzen bis 1,5 mm lange Strahlen, welche kleine, unscheinbare Wimpern tragen. Ihre Farbe ist ein helles Bräunlichgelb, das besonders deutlich in den Aesten auftritt. Die Neoptilenspule besteht aus den zum Teil nicht ganz ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

trennten, aber deutlich erkennbaren strahlenlosen Aesten, die unmittelbar unter der Spule sich in Aeste der definitiven Feder verwandeln.

Turdus merula: Die Neoptilenäste schliessen sich an ihrer Basis zu einer Spule zusammen, die ähnlich gebaut ist wie bei den rudimentären Nestdunen von Rhinochetus. Diese Spule ist kegelförmig gebaut; ihre abgerundete Spitze wird von einer Hornkappe gebildet, die jedenfalls dem Ruhestadium entspricht, während dem die Pulpa sich nicht zurückzieht. Rings um die Hornkappe stehen die Neoptilenäste. Sie verlieren sich zum Teil in der Spulenwand, sind aber bei

Fig. 18.

Fig. 18. *Oriolus galbula.* Einige Aeste eines Neoptils beim Uebergang in die definitiven Federäste. 10 : 1.

günstigen Objekten noch als Leisten zu erkennen, obschon sie äusserlich nicht mehr getrennt sind. Am untern Rand der Spule entsteht aus diesen Leisten die gleiche Anzahl von Aesten, wie sie das Neoptil besitzt, indem die Trennung wieder durchgeführt wird. Die neugebildeten Aeste tragen schon kurz nach ihrer Trennung die Strahlen der definitiven Feder.

Die beschriebene Spulenbildung ist für alle Neoptile, selbst für diejenigen der Schwingen charakteristisch. Die Abtrennung ist also bei Turdus relativ stark und nähert sich schon den bei Gallus oder bei Enten beobachteten Zuständen, ist aber noch nicht so weit fortgeschritten wie bei diesen Vögeln.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hypothymis puella: Die gelblich-braun gefärbten, gleichwertigen Neoptilenäste tragen 1 bis 1,5 mm lange Strahlen mit deutlichen, aber kurzen Wimpern. Ihre Spule ist genau so gebaut wie die der Amsel; an ihrem untern Ende findet ebenfalls keine Vermehrung der Aeste statt.

Hirundo rustica: Die Neoptile sind nur wenige Millimeter lang, stimmen aber sonst in allen wesentlichen Merkmalen mit denjenigen der Amsel überein und besitzen dieselbe Spulenbildung.

Ich schliesse hiemit den speziellen Teil meiner Ausführungen. Die darin enthaltenen Angaben sind zum Teil sehr dürftig. Sie erheben aber auch nicht den Anspruch, ein Gesamtbild des Nestkleids oder auch nur seiner Elemente zu geben, sondern haben lediglich den Zweck, zu zeigen, welche Arten des Zusammenhangs zwischen Neoptil und definitiver Feder möglich sind und nach welchen Richtungen er variieren kann. Es konnten zur Beantwortung dieser Frage Vertreter sämtlicher Ordnungen des Vogelstamms untersucht werden, wäre aber die spezielle Untersuchung nur um ein Geringes, z. B. auf die Morphologie aller Nestdunen, ausgedehnt worden, so wäre eine grosse Beschränkung des Materials eingetreten, denn von vielen Vögeln standen mir nur Präparate einzelner Nestdunen zur Verfügung. Es wäre aber auch unzweckmässig gewesen, das Federkleid derjenigen Nestlinge, über die ich völlig verfügen kann, noch näher zu beschreiben, als dies geschehen ist. Eine solche Beschreibung hätte allerdings wertvolle Anhaltspunkte zur Beurteilung der zur Diskussion stehenden Frage liefern können, aber nur bei stetiger Bezugnahme auf die Pterylose des Erwachsenen. Die Eigentümlichkeiten der Nestlingspterylose lassen sich nur vom Gefieder des Erwachsenen aus richtig einschätzen, eine Beschreibung des Nestkleids allein ist wertlos. Dies ist der Grund, weshalb ich mich darauf beschränken musste, zu untersuchen, ob bei irgendwelchen Vögeln die Neoptile von der definitiven Feder derart abgetrennt seien, dass es sich rechtfertige, sie als besondere Federgeneration aufzufassen. Es hat sich herausgestellt, dass auch da, wo die Trennung am stärksten ist, die Nestdune dennoch die Spitze der Feder darstellt und andererseits ergab sich die wichtige Tatsache, dass sekundäre Spulenbildungen innerhalb einer Feder keine Seltenheit sind. An den Puderdunen von Rhinochetus, den Federn von Struthio, den Schwingen der Ciconiiformes und Falconiformes treten sie in den verschiedensten Abstufungen auf und beweisen durch ihren analogen Bau, dass auch die Neoptilenspule als eine sekundäre Spule, nicht als den Abschluss einer Federgeneration bezeichnet werden muss. Ich glaube mich deshalb zu einer Verallgemeinerung der an Rhinochetus gewonnenen Resultate berechtigt und gelange so zu folgenden Ergebnissen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der intime Zusammenhang zwischen definitiver Feder und Nestdune verbietet, diese letztere als eine besondere Federgeneration zu betrachten und den Ersatz des Nestkleids durch das definitive Federkleid als Mauserung zu bezeichnen. Beide Federn bilden eine Einheit, ein einziges Federindividuum.

Die Neoptile sind die Spitzen der ersten Federgeneration und werden ontogenetisch durch eine Wachstumsunterbrechung, welche meist in die Zeit vor und nach dem Ausschlüpfen fällt, von dieser getrennt. Diese Wachstumsunterbrechung hat eine sekundäre Spulenbildung zur Folge, die verschiedene Grade der Ausbildung zeigt, je nachdem sie oberhalb oder unterhalb der Schaftspitze eintritt. Im erstern Fall entsteht das pinselförmige Neoptil, dessen Spulenbildung primär noch wenig stark ausgeprägt ist, aber sekundär durch Reduktionsvorgänge im Nestkleid verstärkt werden kann. Im andern Fall erhalten wir die Nestdunen mit Schaft, welche primär schon sehr deutlich von der übrigen Feder abgetrennt sind.

Phylogenetisch sind die Neoptile ein von spätern Spezialisierungen im allgemeinen wenig berührter Bestandteil primitiver Federformen und besitzen deshalb zum Teil primitive Merkmale. Sie scheinen zu einer Zeit entstanden zu sein, da die Hauptäste des Vogelstammes sich bereits getrennt hatten, wo bereits Differenzen des Primitivfederbaus existierten. Sie sind eigene Erwerbungen jener ältern Stämme und stehen unter sich nicht in genetischem Zusammenhang; wir dürfen deshalb die komplizierten Formen nicht von den einfachern ableiten.

Ursprünglich besassen alle Federn der primitiven Pterylose Neoptile, infolge der eintretenden Reduktionsprozesse einzelner Abschnitte derselben wurden aber viele von ihnen ebenfalls reduziert, aber nicht in demselben Masse wie die definitiven Federn. Das Nestkleid besitzt daher in vielen Fällen eine grössere Ausdehnung als das Konturfederkleid und lässt dann erkennen, welche Differenzierungen an diesem stattgefunden haben. In andern Fällen wurde die Reduktion der Nestdunen noch weiter fortgesetzt und führte bei bestimmten Vögeln zum völligen Schwund des Nestkleids. Als eine eigenartige Form der Reduktion sind auch die Umwandlungen zu bezeichnen, welche die sehr einfachen, aber pseudoprimitiven Neoptilenformen der Tauben und Spornkuckucke hervorbrachten.

Für die Phylogenie der Vogelfeder sind die Neoptile nur in beschränktem Masse verwendbar. Insbesondere sind alle Spekulationen abzulehnen, die ihnen die Rolle eines Zwischengliedes zwischen Schuppe und Feder zuschreiben möchten. Sie werden bei vorsichtigem Abwägen aller ihrer Eigentümlichkeiten imstande sein, einzelne Aufklärungen über die dem heutigen Federkleid vorangegangenen Feder-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

formen zu liefern, dürfen aber nicht selbst als primitive Formen bezeichnet werden.

Zum Schluss ist es mir ein Bedürfnis, der freundlichen Unterstützungen zu gedenken, die mir im Laufe dieser Arbeit von verschiedenen Seiten zuteil wurden. Besondern Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. *J. Kollmann*, sowie meinem Freunde Herrn *A. Wildi*, die mir in liebenswürdiger Weise die nötigen Einrichtungen zur Herstellung der Mikrophotographien zur Verfügung stellten. Herr Dr. *Fritz Sarasin* war so freundlich, mich von dem Nestlingsmaterial des Basler Museums Einsicht nehmen zu lassen und endlich bin ich meinem Freunde Herrn Dr. *H. Helbing* für die Durchsicht des Manuskripts zu grossem Dank verpflichtet.

Eingegangen 6. September 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 23_1912

Autor(en)/Author(s): Schaub Samuel

Artikel/Article: Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder 131-182