Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 155 (1975)

Artikel: Sehen - Abbilden - Erkennen : dargelegt am Beispiel der Evolution der Schillerfarben der Vogelfeder

Autor: Durrer, Heinz

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90713

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

3. Sehen – Abbilden – Erkennen: Dargelegt am Beispiel der Evolution der Schillerfarben der Vogelfeder

Heinz Durrer (Institut für Pathologie der Universität Basel)

Wenn ich heute anstelle von Prof. Portmann zu Ihnen sprechen darf, über ein so typisches „Portmann-Thema" wie „Sehen – Abbilden – Erkennen", so kann ich annehmen, dass Sie verstehen, wenn ich nicht in der Art meines geschätzten Lehrers die Thematik angehe. Ich möchte eher in Umkehrung des Vorgehens versuchen, Ihnen einige wissenschaftliche Resultate über mein eigenes langjähriges Forschungsgebiet im Zusammenhang mit den Schillerfarben der Vogelfeder in knapper Form zu vermitteln. Ich hoffe, dass es mir gelingt, indem ich einige wenige Fakten zur Diskussion stelle, einen Denkanstoss zu liefern, der es Ihnen möglich macht, über das geschilderte Modell hinaus zu einer allgemeineren umfassenderen Betrachtung des Phänomens der Erscheinung in der belebten Natur vorzudringen. Dies erfordert, dass wir versuchen, durch multidisziplinäres Vorgehen die Resultate zu einem geschlossenen Ganzen zusammenzutragen.

„Sehen – Abbilden – Erkennen", wenn wir diese Trilogie aus biologischer Sicht betrachten, müssen wir beachten, dass nicht nur der Weg der optischen Abbildung über ein sehendes Auge bis zu einem zentralnervösen Erkennen des Bildes möglich ist, sondern dass auch eine umgekehrte Beziehung auftreten kann. Dabei schliesst sich unsere Betrachtung gleichsam in der Gegenrichtung, indem das Erkennen einer Erscheinungsform, über die Abbildung dieser Gestalt, die optischen Muster – als das, was gesehen wird – entwickelt. Die Erscheinung der Tiere muss in ihrer Evolution unter diesen Wechselbeziehungen betrachtet werden.

Sehen heisst auch, dass spezielle äussere Formen gesehen werden wollen, welche für das schauende Auge bestimmt sind. Die Erscheinung der Tiere adressiert sich somit an Artgenossen wie auch an Artfremde in der Umwelt. Bei der Entstehung der äusseren Gestalt sind, dadurch bedingt, zwei Extreme möglich: Entweder soll eine Gestalt verborgen bleiben, insbesondere vor möglichen Raubfeinden, was zu kryptischen Erscheinungsformen führt und perfekte Tarnkleider hervorzubringen vermag, oder im krassen Gegensatz können Prachtskleider durch auffällige Muster und Farben als semantische Strukturen in Erscheinung treten. Dieses schwieriger zu erfassende Phänomen des aufdringlichen Brillierens durch die optische Gestalt, welche gesehen werden möchte, ja oft geradezu übertrieben auffällig erscheint, soll uns heute etwas intensiver beschäftigen.

Das Phänomen der Erscheinung ist biologisch eng verknüpft mit der Problematik des Abbildens. Währenddem in der unbelebten Natur oft Zufallsergebnisse oder physikalisch-chemische Gesetze einmalige Formen erzeugen, ist die Gestalt jeder Tierart stets in der identischen Form reproduzierbar. Durch einen komplexen Mechanismus, der in der genetischen Fixierung seinen Ursprung hat, vermag ein Organsystem in der stets gleichen Art die äussere Gestalt wieder abzubilden. Diese Morphogenese schlägt gleichsam die Brücke zwischen Sehen – also der Erscheinung – und Erkennen, wenn es gilt, diese optisch wirksame Gestalt zu erklären, denn hier liegt das realisierende Organsystem.

Ein weiterer Schlüssel zur Erklärung der äusseren Gestalt ist das Erkennen der Muster. In der biologischen Sprache bedeutet dies, dass ein Engramm des Gehirns auf den Sehvorgang eingespielt ist und zu einer bestimmten Wertung der Gestalt führt. Dies kann z.B., um es in die Fachsprache der Verhaltensforscher zu übertragen, ein „angeborener auslösender Mechanismus" sein oder ein erst durch Prägung fixierter Lernvorgang. Stets wird der Erscheinung eine bestimmte Reaktion zugeordnet. So kann eine Verhaltensweise durch diese Reaktion unter den Erscheinungsformen selektionieren und damit Günstiges bevorzugen und herauszüchten oder anderes eliminieren.

Wir wollen nun versuchen, am Beispiel der Evolution der Schillerfarben der Vogelfeder diesen Verknüpfungskreis aufzuzeigen: Dabei muss das Erscheinungsbild erklärt werden, das abbildende System unter dem Aspekt der identischen Reproduktion dieser Erscheinungsform zur Andeutung kommen wie auch das Erkennen der Gestalt als bestimmte Reaktion zum Erscheinungsbild gedeutet werden. Gelingt dies, so können die Tiergestalten unter dieser ganzheitlichen Betrachtungsweise verstanden werden.

Dass ich heute von schillernden Vogelfedern spreche, liegt nicht nur an der faszinierenden Schönheit ihrer Erscheinung, sondern auch daran, dass erst in den letzten Jahren mit Hilfe des Elektronenmikroskops die farberzeugenden Strukturen entdeckt werden konnten. Obwohl Newton schon 1704 klar ausgesagt hat, dass es sich um Farben, erzeugt nach dem Prinzip „dünner Blättchen", handeln müsse, konnten diese wegen ihrer Feinheit im Lichtmikroskop nicht gesehen werden. Bis heute sind 106 Vogelarten (davon 87 durch eigene Arbeiten) untersucht worden, und aus diesen zum Teil noch unveröffentlichten Ergebnissen möchte ich Ihnen einzelne vorstellen. Durch Schillerradien, den Verzweigungen dritter Ordnung, wurden genau orientierte ultradünne Schnitte in drei Richtungen hergestellt. Die Bilder ermöglichen eine Rekonstruktion der farberzeugenden Struktur im Innern der Radien. In der äusseren Zone zeigt sich meist eine periodische Schichtung von Melaninkörnern in Keratin eingebettet. So konnten bisher 19 verschiedene Typen von Strukturen als Grundlage der Schillerfarben gefunden werden. Allen gemeinsam ist das physikalische Prinzip der Farberzeugung durch „Interferenz an dünnen Blättchen": Fällt weisses Licht auf ein sehr dünnes Blättchen, so wird ein Teil an der Oberfläche, eine andere Komponente an der Unterseite der Schicht reflektiert. Diese Strahlen überlagern sich und gelangen, weil sie durch die Wegdifferenz eine Phasenverschiebung aufweisen, zur Interferenz. Das heisst, diejenige Farbe, für die die Phasenverschiebung genau eine Wellenlänge ausmacht, wird verstärkt, andere ge-

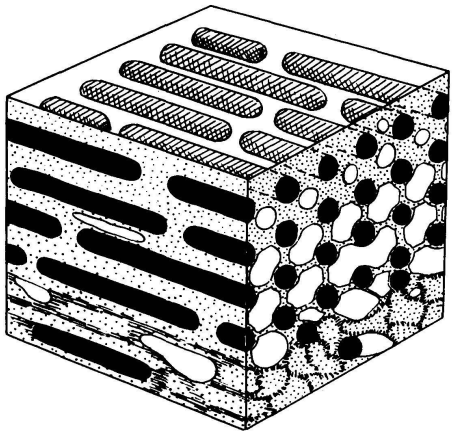

Abb. 1 Raumschema der Schillerstruktur des Pfaus (und Kongopfaus): Stäbchen-Gitter-Typ. Rechts Querschnitts-, links Längsschnittsbild durch die pigmentierte Aussenzone eines Schillerradius. (Schwarz: Melanin, punktiert: Keratin, weiss: Luft). Für die Farberzeugung entscheidend ist der Abstand der Gitterebenen.

schwächt und im Falle der Phasenverschiebung um $\lambda/2$ sogar vollständig ausgelöscht. So wird eine Farbe intensiv zurückgeworfen, die durch die Dicke des Blättchens und den Einfallswinkel bestimmt ist. Durch die periodische Wiederholung der farberzeugenden Struktur tritt eine weitere Verstärkung dieser Farbe ein. Die reinen leuchtenden Interferenzfarben, welche phänotypisch sehr ähnlich aussehen können, beruhen auf recht unterschiedlichen morphologischen Grundlagen. Trotzdem ist es erstaunlich, dass bei den bisher untersuchten über 100 Vogelarten nur 19 Typen von Schillerstrukturen auftreten. Wenn wir diese untereinander vergleichen, so erkennen wir, dass sie auf die Kombination von nur 5 verschiedenen Melaningranula-Typen in 4–5 Arten der Lagerung im Keratin zurückgeführt werden können: Wir unterscheiden unter den Melaninkörnern einen Stabtyp von nur 0,1 μ dünnen Stäbchen, gasgefüllte Melaninröhren und flache Melaninplättchen sowie die wohl kompliziertesten bisher gefundenen Melaningranula, den Kammertyp, mit einer Melaninschicht um eine wabig gekammerte Gasfüllung. Dieses Melanin kann in nur einer Schicht dicht unter der Oberfläche liegen (Einschicht-Typ), in dichter Lagerung (Kompakt-Typ) oder in regelmässigen Schichten mit bestimmten Abständen (Schicht-Typ) geordnet sein. Eine hochspezialisierte Schillerstruktur, die nur bei zwei Gattungen (Pfau und Kongopfau) gefunden wurde, ist der Gitter-Typ. Hier sind die Melaninstäbchen nicht nur in Schichten, sondern auch senkrecht untereinander regelmässig geordnet. Liegt farberzeugend ein dünner Keratinmantel über dem Melanin, wird vom Oberflächen-Typ gesprochen.

Doch wir wollen uns nicht in morphologischen Details verlieren. Zur Interpretation der Farbwirksamkeit wurden die Dicke des Melanins, des Keratins und der Gasfüllung gemessen und die Interferenzfarben berechnet. Jetzt erst kann ausgesagt werden, welche Elemente, eventuell als periodische Wiederholung oder in Addition mit andern, die Federfarbe bestimmen. Die Dimensionen der farberzeugenden Strukturen liegen im Bereich von 0,1–0,2 μ, welche mit einer Präzision, die um 0,001 μ liegt, eingehalten werden müssen. Grössere Abweichungen ändern die Farb-

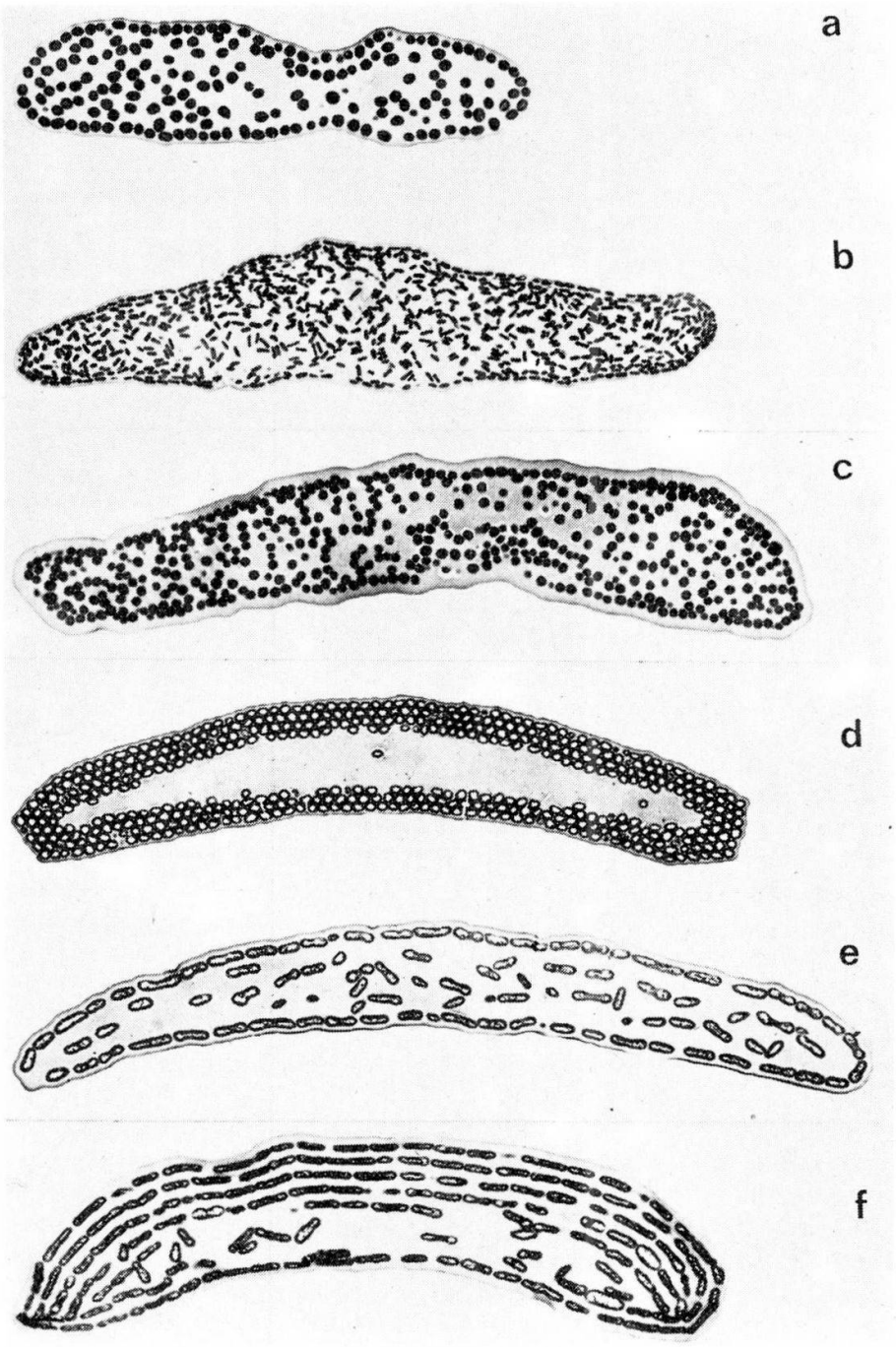

Abb. 2 Schillerstrukturen der Stare *(Sturnidae)*: Querschnittsbilder; Vergrösserung: 5000 fach.

a) *Onychognathus* (Helmstar) und weitere: Melaninstab-Einschicht-Typ.
b) *Poeoptera* (Waldstar): Melaninplättchen-Kompakt-Typ.
c) *Basilornis* (Celebesatzel) und weitere: Oberflächen-Melaninstab-Einschicht-Typ.
d) *Cinnyricinclus* (Amethystglanzstar): Melaninröhren-Kompakt-Typ.
e) *Spreo* (Dreifarben-Glanzstar) und weitere: Melaninkammer-Einschicht-Typ.
f) *Coccycolius* (Schillerglanzstar): Melaninkammer-Schicht-Typ.

Der Vergleich der Schillerstrukturen zeigt die Divergenz der morphologischen Grundlage des Schillers innerhalb einer Familie.

(Alle elektronenmikroskopischen Aufnahmen: Laboratorium für Elektronenmikroskopie des Anatomischen Institutes der Universität Basel.)

wirkung. So ist das Ocellenmuster auf den Oberschwanzdecken des Pfaus nur durch die Variation des Gitterabstandes von 0,16–0,21 μ, also um 0,05 μ bestimmt.
Wir erkennen, dass das, was wir sehen als reine leuchtende Farbe eines bestimmten Tones, morphologisch auf recht unterschiedlicher Basis aufgebaut sein kann. Hingegen beruhen verschiedene Farbtöne eines Gefieders nur auf der geringen Variation der Dicke einer Melanin-, Keratin- oder Gasschicht.

Doch ein weiterer morphologischer Aspekt muss uns noch beschäftigen: Sehen wir uns die Verteilung der verschiedenen Schillerstrukturen im System der Vögel an, so fallen uns zwei wesentliche Besonderheiten auf. Wir finden identische Schillerstrukturen bei Vogelgruppen, die zueinander keinerlei Verwandtschaft zeigen. Melaninplättchen z.B. sind von vier verschiedenen Familien, nämlich Segler, Stare, Schwalben und Nektarvögel, entwickelt worden. Den Kammertyp mit Gasfüllung zeigen die Stare, Trogons und Kolibris, also Vogelgruppen aus drei verschiedenen Ordnungen. Röhrenförmige Melaninkörner sind bei sieben Familien unabhängig voneinander entstanden, um schillerndes Gefieder zu erzeugen. Wir reden von morphologischen Konvergenzen, wie wir sie als gleiche Anpassungen an ein Lebensmilieu z.B. von den Körperformen der Fischsaurier, Haie, Knochenfische und Delphine her kennen. Doch die Konvergenzen der Schillerstrukturen sind verborgene, innere, die nicht direkt in Erscheinung treten.

Das zweite, ebenso erstaunliche Phänomen zeigt uns der Vergleich der Schillerstrukturen innerhalb derselben Familie. Die Schillerstrukturen können trotz gewisser Verwandtschaft sehr unterschiedlichen Typen angehören. Es treten somit auffällige Divergenzen auf. Bei der Familie der Stare wurden 7 verschiedene Schillerstruktur-Typen mit Kammertyp, Röhren, Plättchen und Stäben, mit vier verschiedenen Melaninkörnern, entwickelt. Innerhalb der *Phasianidae* in der Ordnung der Hühnervögel treten 6 verschiedene Schillerstrukturen auf usw. Allen verwandten Arten gemeinsam ist nur die Tendenz, in leuchtenden Farben zu erscheinen. Der Weg, wie dieses Ziel erreicht wird, kann verschieden sein.

So erkennen wir ein sich änderndes System, welches – auf die Ausgestaltung mit Interferenzfarben hin entwickelt – eine „innere Tendenz" zur Ausgestaltung der Tiere darstellt. Dieses System scheint in einer Beschränkung der Möglichkeiten der Lösungen einer „Eigengesetzlichkeit" zu unterliegen.

Hier wollen wir vorerst das Gebiet der farberzeugenden Strukturen verlassen, um die mit dem Fragenkreis der identischen Abbildung verknüpften Probleme zu beleuchten.

Das Phänomen der Interferenzstrukturen in den toten verhornten Schillerradien muss als Anforderung an den Bildungsort gewertet werden. Der Ektodermring des Federkeims ist in der Lage, diese Strukturen nach jeder Mauser neu, jedoch identisch, d.h. auch mit der nötigen Präzision, wieder abzubilden. Die Feder entsteht, ähnlich wie ein Haarbalg, als eine Ausstülpung der Haut zu einem Zylinder, der sich jedoch im Innern in Leisten differenziert. Jede Leiste bringt einen Ast mit den daran ansetzenden Radien hervor. Gegen das Innere sitzen die Melanocyten, Zellen, wie wir sie als Farbstoffproduzenten auch in unserer Haut besitzen. Sie produzieren die Melaninkörner und schleusen sie in die Radienzellen ein. Die Melanogenese ist ein komplexer Vorgang, wobei einerseits eine Proteinmatrix-Struktur,

andererseits Melanin produziert wird. Durch Änderungen dieser beiden Prozesse kann die Gestalt des Melaninkorns variiert werden.

Sehen wir uns z.B. die Bildung der gasgekammerten Melaninplättchen an, so erkennen wir, wie eine Proteinmatrix als Blasenstruktur entsteht, um die das Melanin angelagert wird. Melaninschichtdicke wie Grösse der Gasfüllung bestimmen die in Erscheinung tretende Interferenzfarbe. Über die Steuerung solcher Morphogenesen ist noch recht wenig bekannt.

Doch die speziell geschaffenen Melaninkörner allein können nie zur Farbwirkung gelangen, wenn sie nicht regelmässig geordnet werden. Ja, wie wir schon beim Gittertyp gesehen haben, kann sogar die Ordnung im Keratin allein für die Farbentstehung entscheidend sein. Der Prozess, der als Endprodukt die starre, tote Federgestalt durch Verhornung und Verkettung der federbildenden Zellen ergibt, ist im Keim räumlich und somit auch zeitlich von der Melanineinlagerung getrennt. Alle Zellorganellen werden dabei resorbiert, und Keratinfibrillenbündel erfüllen den sich abplattenden Zellraum.

Vergleichen wir den Verhornungsablauf nichtschillernder Zellen mit denjenigen von Schillerradien, so können wir, ohne auf weitere Details eingehen zu müssen, erkennen, wie im einen Falle die Bildung grosser Keratinfibrillenbündel im Plasma die Ordnung der Melaninkörner verhindert, währenddem bei den Schillerradien kleine Tonofibrillenpakete im Innern der Zellen entstehen. Die Melaninkörner werden dadurch bei der Abplattung zwischen Zellwand und Zellinnerem eingeklemmt und so zur einheitlich reflektierenden farberzeugenden Struktur geordnet.

Doch auch diese Ordnung würde nie den Effekt des schillernden Federkleides ermöglichen. Der Radius selbst muss als abgeplattetes reflektierendes Element durch Torsion um 90° in die Federebene eingedreht werden. Diese Modifikation zum Schillerradius steht zum Teil anderen Anforderungen an die Feder wie Flug und Wärmeschutz gegenüber, insbesondere deshalb, weil die Verzahnung der Radien zur geschlossenen Federfahne nicht mehr möglich ist. Im Extremfall entstehen reine Schmuckfedern, wobei der Radius Totalmodifikation zeigt und allein in den Dienst der Farbwirkung gestellt wird. Bei Schwingen oder auch Konturfedern kann nur das Ende des Radius oder die Basis für die Farbwirkung eingesetzt werden, wobei die Verzahnung aufrechterhalten bleibt. Eine Kombination aller Möglichkeiten zeigt der Schillerkuckuck, wo durch zweimalige Torsion mit Rückdrehung im Mittelteil Schillerwirkung und Verzahnung zur Flugfeder kombiniert werden.

So erkennen wir, welch weiteres komplexes System für die Abbildung im Sinne einer identischen Reproduktion, d.h. der Realisation eines genetischen Programms eingesetzt wird.

Im Verborgenen des Hohlzylinders des Federkeims werden – vorerst unzugänglich jeder äusseren Selektion – die Grundlagen der Schillerstrukturen aufgebaut. Dieser Vorgang wird durch eine Reihe innerer Faktoren gesteuert, welche alle bis zur Einhaltung kleinster Dimensionen der farberzeugenden Struktur genetisch fixiert sein müssen. Ein hochdifferenziertes Organsystem hat sich in bestimmter Richtung in vielen sich addierenden Einzelschritten der Morphogenese weiterentwickeln müssen, um diese Erscheinungsformen erzeugen zu können.

Erscheinen und Abbilden allein vermögen den Kreis, der zur optischen Ausgestaltung führt, nicht zu umfassen. Auch wenn es reine Luxusgestalten,

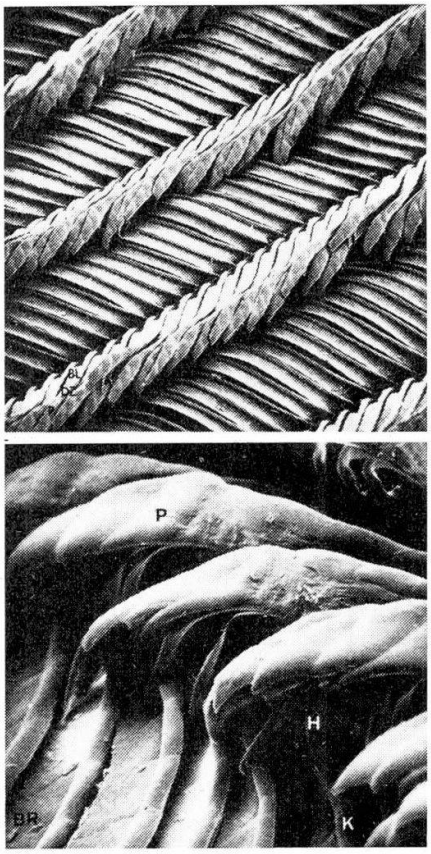

Abb. 3 Schillerkuckuck *(Chrysococcyx)*.
Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen die abgeplatteten Basallamellen (BL) und Pennulumteile (P) der Schillerradien sowie die Rücktorsion im Bereich der Häkchen (H), welche die Verzahnung mit der Krempe (K) von Hakenradien (HR) und Bogenradien ermöglichen.

rein zufällige Spiele der Formen und Farben in der Tierwelt gäbe, benötigen wir, um sie in ihrer Entstehung zu erklären, die Variabilität des abbildenden Systems und, um sie dauernd zu erhalten, einen Einfluss, der dieser Veränderlichkeit wieder entgegenwirkt. Dies ist die Selektion, welche stabilisierend wirken kann, aber auch durch Bevorzugung geeigneter neuer Varianten eine andere Erscheinungsform zu entwickeln vermag.

Dazu ist jedoch das Erkennen der äusseren Gestalt nötig. Eine Variante wird besser angepasst in der natürlichen Selektion, z.B. durch Feinde, die grössere Überlebenschancen haben und durch erhöhte Aufzuchtmöglichkeit sich gegenüber den anderen Artgenossen rasch durchsetzen können. So ist es leicht, mit Hilfe des Darwinschen Selektionsmodells z.B. das Tarnkleid der Henne des Pfaus zu erklären. Wie wir heute wissen, unterdrücken allein die weiblichen Geschlechtshormone (Oestrogene) die Ausbildung des Artkleides, welches dem Prachtskleid des Hahns entspricht.

Doch die Erklärung der auffälligen Gestalt des Männchens bereitete Darwin vorerst Schwierigkeiten. So schreibt er 1860 nach der Veröffentlichung seines Hauptwerkes „Origin of Species“: „Allein schon der Anblick einer Pfauenfeder, wo ich auch auf sie stosse und auf sie hinschaue, macht mich krank“.

Als Lösung des Problems wird die „geschlechtliche Zuchtwahl" als innerartliche Selektion gefordert. Die Hennen bevorzugen die schöneren Hähne, die dadurch einen starken Selektionsvorteil erhalten. Doch dazu müsste dem Weibchen ein ästhetisierender Sinn zugebilligt werden.

Mit Hilfe der modernen Verhaltensforschung können wir versuchen, den optischen Erscheinungsbildern positive Selektionsmechanismen zuzuordnen. Durch Analyse der Balzrituale zum Beispiel, und Rückführung auf ihre Ursprungsszenen, kann vielleicht der Beginn der innerartlichen Selektion gefunden werden. Hat dieser Prozess einmal eingesetzt, so beginnt eine eng verknüpfte und rückgekoppelte Evolution von Verhaltensweisen und ornamentaler Ausgestaltung. Eine solche Verknüpfung möchte ich am Beispiel des Pfaus kurz andeuten: Durch Vergleich homologer Szenen in den verschiedenen Balzritualen bei Hühnervögeln ist es Schenkel gelungen, das Rollenspiel zwischen Hahn und Henne auf die Mutter-Kind-Beziehung

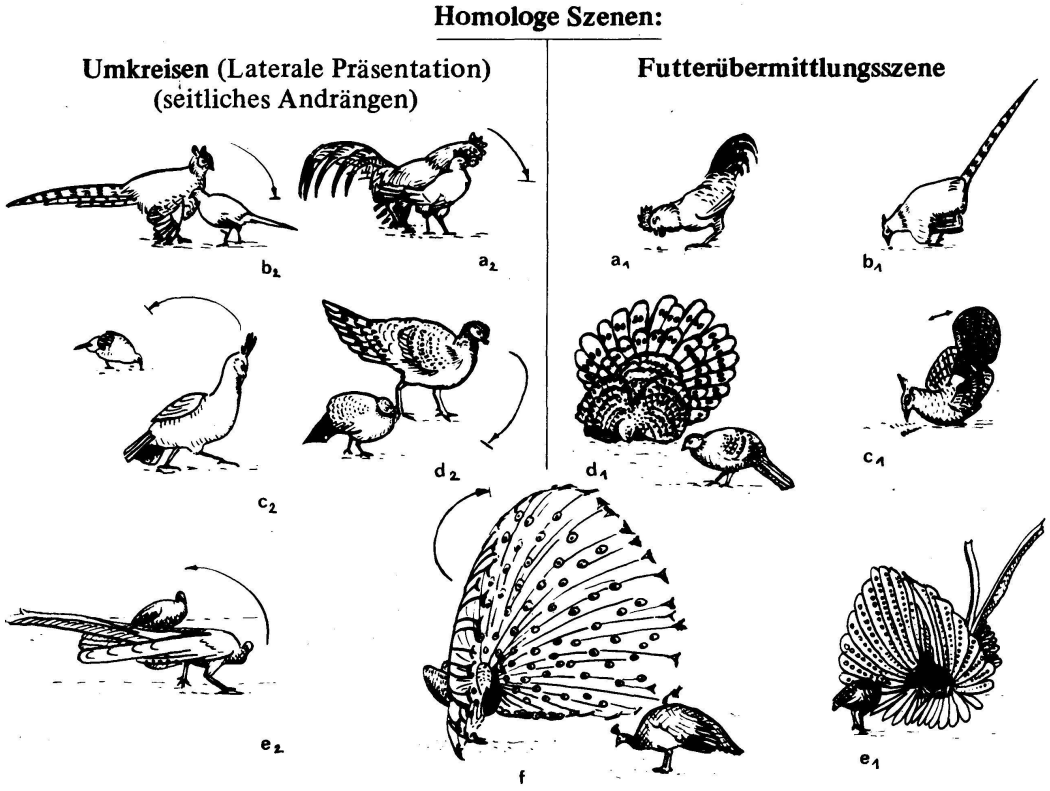

Abb. 4 Vergleichende Ableitung der Balz des Pfaus (nach Schenkel; verändert und erweitert):

a) *Gallus* (Kammhühner) (a_1, b_1 Futterübermittlung)
b) *Phasianus colchicus* (Jagdfasan) (a_2, b_2 Balz: Lateralpräsentation)
c) *Lophophorus impejanus* (Glanzfasan) (c_1 Lockphase zur symbolischen Futterübermittlung, c_2 vorangehendes Umkreisen mit Lateralpräsentation)
d) *Polyplectron bicalcaratum* (Spiegelpfau) (d_1 echte Futterübermittlung, d_2 Umkreisen der Henne)
e) *Argusianus argus* (Argusfasan) (e_1 ritualisierte Futterübermittlung, e_2 Umkreisen der Henne)
f) *Pavo* (Pfau): Radpräsentation mit Zu- und Abwenden.

zurückzuführen. Für die Grundszenen zwischen Mutter und Kind garantieren angeborene auslösende Mechanismen das Erkennen, d.h. sowohl Futterübermittlung und Aufpicken wie Führung und Nachfolgereaktion im Sinne einer Stimmungssynchronisation sind erblich fixierte Reaktionen.

Ich möchte nur zwei für das Verständnis der Balz des Pfaus wichtige Verhaltenselemente herausgreifen, um in der Fülle der Möglichkeiten mich nicht zu verlieren. Der Vergleich homologer Szenen bei Hühnervögeln führt zur Hypothese, das Radschlagen des Pfaus sei ein Imponiergebaren verbunden mit einer ritualisierten Futterübermittlungsszene. Echte Futterübermittlung durch den Hahn an die Henne finden wir beim Haushuhn, Jagdfasan und Pfaufasan. Gegenüber der Ursprungsszene zwischen Mutter und Kind, wo das Futter mit tiefgehaltenem Kopf im Schnabel offeriert wird, fällt auf, dass die Lockgestalt optisch ausgestaltet worden ist. Zudem wird die Szene mimisch übertrieben und in anderer Motivation gezeigt, d.h. ein Funktionswandel ist eingetreten. Im Falle der Kammhühner geht es um die Erhaltung der Intimität innerhalb der Gruppe, beim Pfaufasan z.B. ist es Teil der Balz geworden, also sexuell motiviert. Wir nennen einen solchen Vorgang Ritualisation.

Da das ursprüngliche Erkennen der Szene gesichert ist, kann durch die geschlechtliche Zuchtwahl durch die Henne die Lockgestalt des Hahns weiter entwickelt werden. Die gemeinsame Evolution der Verhaltensweisen und des Erscheinungsbildes als gekoppelter Vorgang kann sich immer weiter von der Ursprungsszene entfernen, bis diese nur noch symbolisch ausgeführt wird. So kommt es zu starken Übertreibungen nur innerartlich vorteilhafter Merkmale, und man hat schon „von Sackgassen-Evolution" gesprochen.

Doch wenden wir uns kurz noch der anderen Ursprungsszene der Balz zu: Diese hat dominanten Charakter, stammt sie doch ursprünglich von der Führungsrolle der Henne und in ritualisierter Form des Hahns in der Gruppe ab. Aus dem seitlichen Andrängen und Umwalzern ist beim Huhn und vielen Fasanen eine Hauptkomponente der Lateralbalz entstanden. Bei Arten, wo die Gruppenintimität verlorengegangen ist, wird die Szene als Vorspiel zur

Abb. 5 Futterübermittlung durch die Henne an das Küken. Dies ist eine der Ursprungsszenen, welche zur Balz ritualisiert wurde.

Futterübermittlung eingesetzt. Beim Pfau ist davon nur noch das Zu- und Abwenden sowie das Zittern der Radgestalt übriggeblieben.

Wenn diese Ableitung aus homologen Szenen im Artvergleich zutrifft, so bedeutet dies, dass dem Ornament der Radgestalt, im Speziellen dem Ocellenmuster auf den Federn, eine Bedeutung in diesen Richtungen zukommen muss.

Um Beobachtungen und Experimente durchführen zu können, wurden Jungtiere unter Erfahrungsentzug in Beziehung auf das Prachtskleid aufgezogen. Mit solchen „Kaspar-Hauser-Versuchen" lassen sich angeborene Verhaltensweisen und Reaktionen abtasten.

Das Radschlagen tritt bei kleinsten Jungtieren und auch bei Hennen als Imponiergebaren gegen Artgenossen oder Drohgebärde gegen Feinde auf. Das Ocellenmuster addiert sich erst im dritten Lebensjahr des Männchens zu diesem Verhalten. Danach kommt ihm eine Bedeutung als Kennzeichen des erwachsenen Männchens zu. Mit der Radgestalt markiert der Hahn sein Balzterritorium und droht gegen jeden Rivalen. So lässt sich nachweisen, dass sich die Aggression adulter Hähne nur gegen die Ocellenmuster richtet. Wenn ein Mensch ein Büschel solcher Federn hält, wird er auf dem Balzplatz des Pfaus angegriffen. Die Aggression richtet sich jedoch ausschliesslich gegen die Schmuckfedern und nie gegen den Menschen.

Auf Hennen und besonders isoliert aufgezogene Jungtiere wirken die Ocellenfedern jedoch völlig andersartig. Stereotyp wird genau in das Zentrum des Ocellenmusters gepickt, nicht gehackt, denn die Feder wird angehoben und kann sich so auf die Rückseite drehen, wobei sie jegliche Wirkung verliert. Legen wir Futterkörner neben eine Augfeder, so wird, obwohl genügend Futter im Gehege aufgestellt ist, dieses hastig aufgepickt. Hier liegt ein angeborenes Erkennen vor, welches zwischen Muster und Verhalten die Brücke schlägt: wir merken, wie nun bei der fortschreitenden Ritualisierung schliesslich die ursprüngliche Futterübermittlung nur noch symbolisch vollzogen wird, ersetzt durch das Ocellenmuster auf der Lockgestalt.

Sorgfältige Beobachtungen der Reaktionen der Henne auf die Präsentation der Radgestalt während der Balz belegen diese Theorie, indem immer

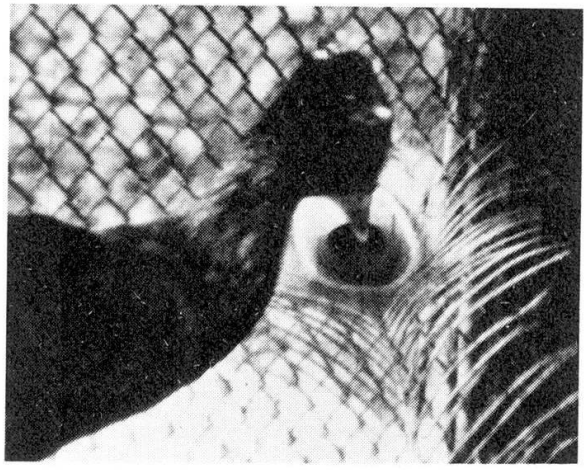

Abb. 6 Der isoliert aufgezogene Jungpfau (Kaspar-Hauser-Versuch) reagiert auf das Ocellenmuster durch Picken in das Augzentrum (aus 8 mm Filmaufnahmen kopiert).

wieder eine Futtersuchbewegung, ja sogar Picken, festgestellt werden kann, auch wenn sicherlich kein Futter vorhanden ist. Dieser Ausschnitt aus einer umfassenderen Funktionsanalyse der Gestalt des Pfaus zeigt uns, wie das Erkennen eines Musterelementes benötigt wird, um eine Evolution der Erscheinung ableiten zu können. Dies ist ein vielseitiger gekoppelter Vorgang, und das Geschehen muss stets in seiner Gesamtheit betrachtet werden. Arbeitsteilung im Fortpflanzungsverhalten, Änderung des Sozialverhaltens und Sexualdimorphismus sind korreliert und lassen das Hennenkleid als Resultat einer umweltbezogenen Selektion verstehen. Damit verknüpft, entwickeln sich ebenfalls gekoppelt Balzverhalten, Territorialität und Aggressionsverhalten und ergeben als Resultat der innerartlichen Selektion das Prachtskleid des Hahns, wobei innerartlich vorteilhafte Merkmale weit über das funktionell Geforderte hinaus entwickelt wurden. Nötig für diese Evolution war nur ein primäres Erkennen der Gestaltselemente.

Damit hätten wir an dem ausgewählten Beispiel dargelegt, welche biologischen Verflechtungen zwischen „Sehen – Abbilden – und Erkennen" bestehen. Ein Kreis, der zum Verständnis der Evolution der Erscheinung in der belebten Natur nötig ist. Wir haben aber auch erfahren, wie drei zum Teil eigenständige Prozesse dem Erscheinungsbild zugrunde liegen. Die Schillerfarben der Vogelfeder, in ihrer Komplexität hier nur angedeutet, scheinen mir geeignet, um einige grundlegende Aspekte der Erscheinungsformen der Tiere und insbesondere ihrer Evolution hervorzuheben.

Was wir sehen, was in Erscheinung tritt, sind leuchtende Farben, erzeugt durch verschiedene Strukturen von Melanin-, Keratin- und Gasschichten, verborgen im Innern der Federästchen. Den beim Erkennen angedeuteten Selektionsvorgängen kann nur die reflektierte Interferenzfarbe in ihrer Wirkung unterliegen. Die Entstehung der Struktur und ihre Änderung ist also nicht das Ergebnis dieser äusseren Selektion.

Sicherlich sind ungerichtete Mutationen an der Grundsubstanz des Lebens, der DNS, als einziges uns bekanntes variables System, welches erblich ist, am Werke. Doch wie können ungerichtete, völlig zufällige Änderungen solche komplexe Strukturen entstehen lassen? Hier muss nach anderen Erklärungen gesucht werden. Einen Schlüssel könnten uns die gefundenen Konvergenzen liefern: Es scheint eine „Eigengesetzlichkeit" eines hochdifferenzierten Organsystems vorzuliegen. Im Federkeim und Melanocytensystem sind unter vielen zufälligen Änderungen nur wenige realisierbar. Eine „innere Selektion" ist am Werke; sie erhält als wohl wichtigste Funktion ein Organsystem konstant, lässt aber einen gewissen Spielraum offen, um in bestimmten Grenzen variieren zu können. In unserem Falle steht der auffälligen Konstanz der Melaninkörner innerhalb der Wirbeltiere eine Reihe von fünf Varianten bei der Vogelfeder gegenüber. Die Schillerstrukturen sind die zum grossen Teil realisierten möglichen Kombinationen dieser Melaninkörner mit nur wenigen Varianten der Lagerung.

Hier scheint es mir angebracht, einen Begriff Portmanns zu verwenden, der dieses Phänomen kennzeichnet, nämlich die von ihm postulierte „Innerlichkeit". Wir wollen darunter alle inneren Faktoren verstehen, die bei der Abbildung der identischen Reproduktion dieser verborgenen Strukturen der Schillerfarben zusammenwirken müssen, also z.B. hormonale Steuerung, Alter, physiologischer Zustand usw.

Jedes differenzierte Organsystem hat eben durch den Vorgang der Differenzierung selbst eine „Eigengesetzlichkeit" erhalten. Es kann sich daher nur in bestimmter Richtung weiterentwickeln. Das heisst, es ändert sich – wie wir das von der Evolution her ganz allgemein kennen – in sogenannten Progressionsreihen, oder aber, wenn es die Differenzierung ganz oder teilweise verliert, es entstehen als Alternative Regressionsreihen. So wäre z.B. auch das „Dollosche Gesetz" erklärbar, welches aussagt, dass die Evolution nie an ihren Ausgangspunkt zurückkehrt. Das System, welches ohne äussere Selektion mit Eigengesetzlichkeit weiterentwickelt, genügt, um Erscheinungsformen von der Komplexität der Schillerstrukturen hervorzubringen.

Portmann verwendet hierzu den Begriff der „Selbstdarstellung". Jede Art beginnt sich nach ihrer genetischen Isolation äusserlich zu unterscheiden, sich darzustellen, wobei, wenn die äussere Selektion es zulässt oder sogar die innerartliche dies begünstigt, die Erscheinung weit über das funktionell Notwendige hinaus sich entwickeln kann.

Doch äusserst selten, vielleicht am ehesten bei den bizarren Farben und Formen von Gifttieren, ist die Erscheinungsform von der äusseren Selektion befreit. Diese bestimmt primär weitgehend die Tiergestalt. Bei ihrer Einwirkung beginnt aber eine weitere „Eigengesetzlichkeit" sich aufzubauen. Jede Höherentwicklung einer Tiergruppe zeigt als Gesetzmässigkeit die Cerebralisation. Eng damit verknüpft treten Verhaltensweisen auf, die selbst als innerartliche Selektion auf die Erscheinung einwirken können. Dabei entstehen Tiergestalten, wie wir sie heute beschrieben haben. Die geschlechtliche Zuchtwahl gibt der Tendenz zur Ausgestaltung – der Selbstdarstellung – wieder neue Freiheiten.

Aber durch Verhaltensänderungen sind auch sehr viel schnellere und oft bessere Anpassungen an die Umwelt möglich als nur durch Variation der Erscheinungsform. So baut sich durch die Cerebralisation ein übergeordnetes Organsystem auf, welches die Evolution besonders auch der Körperformen mit seiner „Eigengesetzlichkeit" zu beeinflussen beginnt.

Damit wäre ein hierarchisches Prinzip in der Evolution skizziert worden, wobei erstens die Differenzierung der Organe für jedes System „Eigengesetzlichkeiten" schafft, welche als innere Selektion die Variation nur noch in bestimmten Grenzen ermöglichen, und wobei zweitens die Wirkung der äusseren Selektion modifiziert, ja sogar aufgehoben werden kann, durch die Cerebralisation verbunden mit der Entwicklung des Verhaltens als allem übergeordnetes System.

Doch wir wollen hier unsere Spekulationen abbrechen und mit den Worten Portmanns schliessen, die er als Abschluss einer Arbeit über Gestalt und Färbung der Vogelfeder schreibt: „Aber je mehr Rätsel wir mit dem Instrument der Forschung lösen, desto mächtiger wird der Eindruck des Geheimnisses, das die Entstehung dieser herrlichen Erzeugnisse des Lebens umgibt".

Zitierte Literatur:

Darwin, Ch. (1859): Origin of Species.

Darwin, Ch. (1871): The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London.

Durrer, H. (1962): Schillerfarben beim Pfau *(Pavo cristatus L.)*. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 73 (1), p. 204–224.

Durrer, H. (1965): Bau und Bildung der Augfeder des Pfaus. Rev. suisse Zool. 72 (14), p. 264–411.

Durrer, H. (1965): Freilebende Pfauen im Zoo. Bulletin des Zoolog. Gartens Basel, Nr. 15.

Durrer, H. und Villiger, W. (1966): Schillerfarben der Trogoniden. J. Ornithol. (Lpz.) 107, p. 1–26.

Durrer, H. und Villiger, W. (1967): Bildung der Schillerstruktur beim Glanzstar. – Z. Zellforsch. 81, p. 445–446.

Durrer, H. und Villiger, W. (1970): Schillerradien des Enten-Spiegels im Raster-Elektronenmikroskop. Rev. suisse Zool. 77, p. 197–198.

Durrer, H. und Villiger, W.: Schillerfarben der Stare *(Sturnidae)*. J. Ornithol. (Lpz.) 111, p. 133–153.

Durrer, H. und Villiger, W.: Schillerradien des Goldkuckucks *(Chrysococcyx cupreus* (Shaw)*)* im Elektronenmikroskop. Z. Zellforsch. 109, p. 407–413.

Durrer, H. und Villiger, W. (1975): Schillerstruktur des Kongopfaus *(Afropavo congensis* Chapin 1936) im Elektronenmikroskop. J. Ornithol. (Lpz.) 116, p. 94–102.

Eine umfassende Publikation aller Ergebnisse ist in den Denkschriften der SNG vorgesehen.

Newton, J. (1704): Treatise on Optics, London.

Portmann, A. (1948/60): Die Tiergestalt. Friedrich Reinhardt, Basel.

Portmann, A. (1963): Die Vogelfeder als morphologisches Problem. Verhandl. Naturf. Ges. Basel. 74 (1), p. 106–132.

Schenkel, R. (1956/58): Zur Deutung der Balzleistung einiger *Phasianiden* und *Tetraoniden*. Ornith. Beob. Bern. 1. Teil: 53, p. 182–201. 2. Teil: 55, p. 65–95.