

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen und dem Institut für Biophysik und Elektronenmikroskopie an der Medizinischen Akademie Düsseldorf

ZUR MORPHOLOGIE DES PORPHYRINPIGMENTES
DER *TURACUS*-FEDERN

Von

W. J. SCHMIDT und H. RUSKA

Mit 10 Textabbildungen

(Eingegangen am 29. Juni 1963)

Der rote Farbstoff in den Schwungfedern vieler *Bananenfresser* (Musophagidae), ausschließlich in Afrika lebender Waldvögel, hat seit langem Aufmerksamkeit erregt: Bald 100 Jahre ist bekannt, daß dieser, *Turacin* genannte Farbstoff, am lebenden Vogel bei Benetzung des Gefieders mit Wasser *abfärbt*. Und schon im vorigen Saeculum wurde der *Kupfergehalt* dieses Pigmentes entdeckt; er verrät sich bereits an dem grünen Aufleuchten der farblosen Bunsenflamme, wenn man eine solche Feder hineinhält. Unserem Jahrhundert aber blieb vorbehalten, die chemische Konstitution des Turacins aufzuklären (H. FISCHER u. J. HILGER; C. RIMINGTON u. R. E. H. NICHOLAS): es ist das *Kupferkomplexsalz* des *Uroporphyrins* „III“. Mit dem Eintreten des Kupfers in den lichtunbeständigen Porphyrinring ist ein lichtechtes Pigment zustande gekommen. Von seinen Eigenschaften seien hervorgehoben die gute *Löslichkeit* in *Ammoniakwasser*, die tiefrote *Fluorescenz* der mit konzentrierter Schwefelsäure behandelten Feder im Ultraviolettlicht und weiter die Absorptionsbanden, an der Feder untersucht, bei 582 und 541 nm und, in verdünntem Ammoniak geprüft, bei 562 nm. (Das Vorstehende nach O. VÖLKER 1960)

Während so das Turacin nach der chemischen Seite eingehend erforscht ist, liegen zu seiner *Mikromorphologie* nur spärliche Beobachtungen vor, obwohl doch für die Wirkung eines Pigmentes am Federkleid seine Struktur und seine Unterbringung im Horngewebe von nicht geringer Bedeutung sind.

Schon vor langer Zeit sah der eine von uns (W. J. SCHMIDT 1938) an den braunpurpurnen Federstrahlen des Bananenfressers *Musophaga violacea* ISERT unter starkem Objektiv deutlich in Reihen gestellte *Körnchen*, die, zwischen gekreuzten Polars noch besser wahrnehmbar, rot aufleuchteten. Weiter zeigten die Federn *Dichroismus*, dunkleres Rot/helleres Rot, und zwar die stärkere Absorption für das parallel den Strahlen schwingende Licht; am besten war der Dichroismus im grünen Licht zu beobachten, während er im blauen und roten fehlte.

Wir haben nun erneut *lichtmikroskopische* und weiter *elektronenmikroskopische* Untersuchungen an einer turacingefärbten Schwungfeder von *Turacus leucotis* RÜPP. angestellt. Das Porphyrinpigment findet sich vor allem in den Federstrahlen und in der Rinde der Äste; dem Mark der Äste scheint es zu fehlen, ebenso der Rinde und dem Mark des Schaftes; jedoch reichte das vorliegende Material für eine genaue Ermittlung seiner Verbreitung in der Feder nicht aus.

Wir untersuchten im Lichtmikroskop vor allem die *Federstrahlen* an Totalpräparaten. Die Radien sind, abgesehen von ihrem fädigen Endabschnitt, rinnen-

artig geformt, wobei ihre nach der Astbasis weisenden Längskanten dicker sind und an der Oberseite der Feder liegen, während die andere Kante, wellenförmig begrenzt, in der Tiefe verläuft. An einem flachliegenden Federast, der seine Außenseite nach oben kehrt (Abb. 1), sieht man daher bei hoher Einstellung des Mikroskopes die geraden verdickten Kanten im optischen Schnitt (s. Abb. 4 a) oder etwas schräg liegen (s. Abb. 4 b); beim Senken des Objektivs erscheint der dünne Teil des Strahles in Flächenansicht.

Die Farbe der benutzten *Turacus*-feder war im Bereich der Porphyrinfärbung für die Betrachtung am Tageslicht dunkelbraun-rot. Bei starker künstlicher Beleuchtung (Niedervoltlampe) leuchten porphyrinhaltige Federteile in Luft bei Auflicht unter dem Greenough-Mikroskop blutrot auf; an Balsampräparaten ist die Reflexion schwächer. Unter dem Mikroskop wirken die porphyringefärbten Stellen im *Durchlicht* bräunlichrot, im *Dunkelfeld* aber (und ebenso zwischen gekreuzten Polars, s. S. 206) leuchtend blutrot. Vergleicht man pigmentierte und entfärbte Stellen (s. Abb. 4, S. 205) im Dunkelfeld, so zeigen sich bei den letzteren nur die Grenzen des Objektes gegen den Canadabalsam erhellt, während das Innere dunkel bleibt; bei den pigmentierten Teilen aber geht dazu Licht von dem eingeschlossenen Pigment aus.

An dieser Färbung der Strahlen sind vor allem ihre dickeren Kanten (s. o.) beteiligt, während der dünnhäutige Anteil gemäß der in ihm enthaltenen geringen Pigmentmenge viel schwächer wirkt.

Die Federstrahlen löschen *zwischen gekreuzten Polars* in Normalazimut aus, wenn auch an einzelnen Stellen nicht völlig. Das Vorzeichen der Doppelbrechung ist positiv zur Länge, kündigt also Längsverlauf der Tonofibrillen im Radius an — in Übereinstimmung mit dem elektronenmikroskopischen Befund (s. S. 208). In Normallage machen sich die Zellgrenzen mehr oder minder bemerkbar.

Die *Zellkerne* der Strahlen liegen in ihrem dünnen Anteil, dem gewellten Rand genähert; zwischen gekreuzten Polars sind sie unter geeignetem Azimut des Radius als Stellen geminderter Doppelbrechung kenntlich, besser aber am *Phasenkontrastbild* (Abb. 2): nach der Länge des Radius gestreckt, reihen sie sich in kurzen Abständen aneinander.



Abb. 1. *Turacus leucotis*, Federast, *Turacin* mit Ammoniak entfernt, Pol. +, 160:1; Doppelbrechung der Federstrahlen *rechts* mittels drehbarer $\lambda/16$ -Glimmerplatte verstärkt (ihre Haken aber kompensiert); Federstrahlen des im Bild sichtbaren Astes auf der *linken* Seite kompensiert, die damit verklammernten Hakenstrahlen des nächstfolgenden nicht mehr abgebildeten Astes in Additionslage

Bei starker Vergrößerung sieht man im Durchlicht vor allem unter Verwendung eines Grünfilters das *Turacin* der *Strahlen* wie in Reihen geordnete Körnchen, in der *Rinde* der Äste als kleine strichartige Bereiche (entsprechend dem Intra-moenialraum, s. S. 211). Im *Dunkelfeld* und auch *zwischen gekreuzten Polars* leuchten die Körnchen rot auf. Benutzt man im letzten Falle grünes Licht und die drehbare Glimmerplatte bei additiver Wirkung, wenn der Strahl annähernd in Normallage sich befindet, dann treten die Körnchen tiefdunkel hervor. An den entpigmentierten Strahlenteilen (s. unten) ist die Körnung verschwunden (Abb. 3 u. 4) und mit ihr das



Abb. 2

Abb. 2. *Turacus leucotis*, 3 porphyringefärbte Federstrahlen, dünne Randpartie, Phasenkontrastverfahren, 400:1: *Kernorte* sichtbar

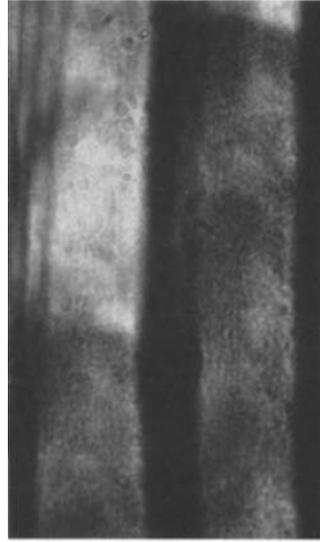


Abb. 3

Abb. 3. *Turacus leucotis*, 2 porphyringefärbte Federstrahlen, *distal* mit Ammoniak *entpigmentiert*, Pol. \times , 830:1: im distalen Abschnitt Turacinkörnung verschwunden

rote Aufleuchten im *Dunkelfeld* und *zwischen gekreuzten Polars*, so daß kein Zweifel besteht, daß die Körnung das Pigment darstellt.

Ob die Turacinkörnchen einen Einfluß auf die *Doppelbrechung* der damit versehenen Federteile ausüben, ließ sich folgendermaßen prüfen: Ein ungefähr 1 cm langes Fahnenstückchen, in seiner Breite gegen ein halbes Dutzend Äste umfassend, wird mit dem proximalen Ende etwa 3 mm tief in geschmolzenes Paraffin eingetaucht und sogleich wieder zurückgezogen. Das erkaltete Objekt ist nun zu einem Teil mit Paraffin überkleidet, das auch zwischen Äste und Strahlen eindringt und sie unbenetzbar machte. Taucht man nun ein so behandeltes Federstück in 20%ige wäßrige Ammoniaklösung unter, so entläßt der ungeschützte Abschnitt alsbald seinen Farbstoff wie Wolken in die Flüssigkeit, während der mit Paraffin versehene Teil unverändert bleibt. Nach weniger als 1 min erscheint der ungeschützte Teil so gut wie farblos und setzt sich in scharfer Grenze vom turacinhaltigen ab. Jetzt wird das Präparat jeweils etwa 5 min in 95%igen,

dann absoluten Alkohol und schließlich in Xylol überführt; in diesem verbleibt es so lange, bis alles Paraffin herausgelöst ist, was man am besten unter dem Polarisationsmikroskop überprüft, indem Paraffin durch seine starke Doppelbrechung sich sogleich verrät. Nachdem das Stückchen der Federfahne noch für $\frac{1}{4}$ Std in frischem Xylol war, werden einzelne Federäste oder auch mehrere, noch miteinander verklammert, auf dem Objektträger in Canadabalsam unter Deckglas gebracht.

Solche Präparate zeigen nun unter dem Mikroskop gar nicht selten Strahlen, die in ihrem distalen Teil *entpigmentiert* sind, derart daß die Grenze gegen den proxi-

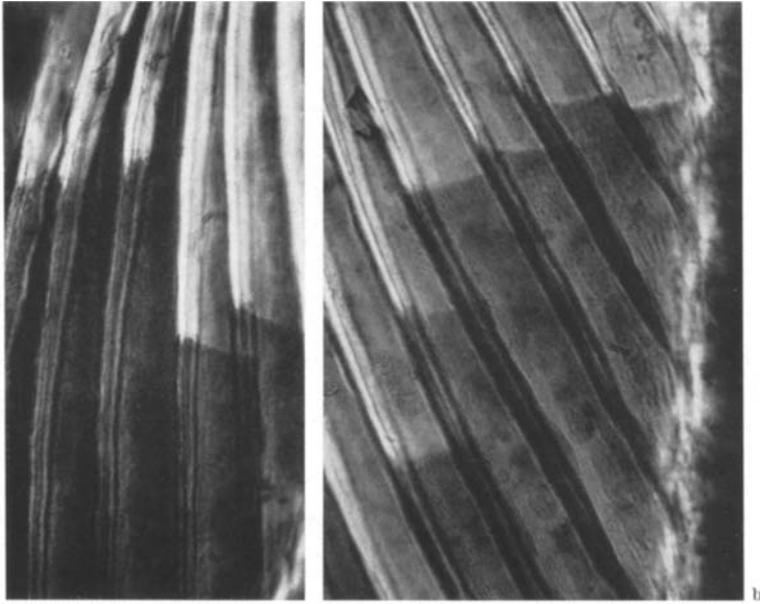


Abb. 4 a u. b. *Turacus leucotis*, porphyringefärbte Federstrahlen, distal mit Ammoniak entpigmentiert, 380:1, a Pol. \times , b Pol. +; rechts in b Ramus

malen turacinhaltigen Abschnitt scharf ausgeprägt quer über den Strahl verläuft. Diese Grenze läßt sich sowohl in dem dünnen membranartigen Teil des Strahles auf der Fläche beobachten als auch an seiner aufgebogenen dickeren Längskante. Noch besser als in weißem Licht sondern sich die beiden Abschnitte eines solchen Strahles in *grünem*, indem der turacinhaltige durch Absorption dieses Lichtes dunkel sich darbietet, während der entfärbte hell bleibt. Dagegen ist die genannte Grenze des Radius in *rotem* Licht kaum erkennbar, weil dieses weder im farbstoffhaltigen noch im pigmentfreien Abschnitt merklich absorbiert wird.

Entsprechend verhält sich das Präparat zwischen *gekreuzten Polars* (Abb. 4). Bei Verwendung weißen Lichtes leuchtet der entfärbte Teil des Strahles viel heller auf als der turacinhaltige, so daß man zunächst geneigt sein könnte, auf eine Schwächung der Doppelbrechung durch Einlagerung des Pigmentes zu schließen. Gebrauch eines Rotfilters aber behebt den Unterschied der Helligkeit zwischen beiden Abschnitten fast ganz; d. h., für rotes Licht ist die Stärke der Doppelbrechung im entpigmentierten und im farbstoffhaltigen Abschnitt gleich.

Dies bestätigt auch die Prüfung mit einem Kompensator. Bei subtraktiver Wirkung der drehbaren $\lambda/16$ -Glimmerplatte tritt in dem dünnhäutigen Teil des Strahles die Verdunkelung auf beiden Seiten der Grenze gleichzeitig ein. Mit einem Berekkompensator läßt sich auch der Rand des Strahles in Kantensicht (mit höherem Gangunterschied!) prüfen; auch hier erfolgt beiderseits der Grenze die Verdunkelung ungefähr bei der gleichen Kompensatoreinstellung; der Gangunterschied des pigmentierten Teiles scheint ein wenig höher zu sein. Weiter stellt man an der Grenze fest, daß der entpigmentierte Abschnitt in Kantensicht etwas schmaler erscheint als der andere; der Strahl hat an Dicke abgenommen, weil die Lücken, in denen der Farbstoff sich befand, beim Entwässern des Präparates sich schlossen. An der dickeren Kante der Strahlen (Abb. 4a) sind deutlich zwei äußere und eine mittlere Zone durch starke Färbung ausgezeichnet (vgl. elektronenmikroskopisches Bild Abb. 5, S. 207).

Auf der Grenze zwischen farblosem und gefärbtem Gebiet eines partiell entpigmentierten Strahles zeigt sich eine deutliche Beckesche Linie; sie wandert beim Heben des Tubus in das pigmentierte Gebiet hinein, so daß also die Einlagerung des Turacins ins Horn die *Lichtbrechung des Radius verstärkt*.

Gemäß dem vorstehenden Versuch übt das Pigment *keinen* merklichen Einfluß auf die *Doppelbrechung* der Federstrahlen aus, dürfte somit (vorwiegend) in amorphem Zustand¹ vorliegen. Man darf daher das rote Aufleuchten der Strahlen zwischen gekreuzten Polars in Diagonallage und das Verlöschen dieser roten Farbe in Normallage nicht etwa als Polarisationsfarbe des Objektes ansehen, hervorgerufen durch die Interferenz der beiden von ihm erzeugten linear polarisierten Lichtanteile. Vielmehr handelt es sich um eine *Filterwirkung*, die das im Horn eingelagerte Pigment auf das Licht ausübt, das vom doppelbrechenden Objekt ausgeht. Wie man an entpigmentierten Präparaten erkennt, geht die Polarisationsfarbe der Federstrahlen und auch noch der Federäste nicht über Weiß I. Ordnung hinaus. Da nun die Doppelbrechung wie gezeigt, im pigmentierten und entpigmentierten Teil gleich ist, so liefert das Turacin keinen Beitrag zum erzeugten Gangunterschied zwischen gekreuzten Polars, sondern es beeinflusst nur wie ein Lichtfilter die Interferenzfarbe des Keratins. Wenn also das rote Licht zwischen gekreuzten Polars in Normallage des Radius verschwindet, so bedeutet das nicht Auslöschen doppelbrechenden Pigmentes, wie es etwa bei manchen lipochromgefärbten Federn vorliegt; vielmehr geht in der Normallage des Objektes kein Licht vom Horn aus, das vom Turacin gefiltert werden könnte².

Unter diesen Umständen ist der *Dichroismus* der turacinhaltigen Strahlen als *Formdichroismus* zu betrachten, hervorgerufen durch den regelmäßigen Wechsel von farblosen Tonofibrillen mit absorbierendem Porphyrin.

¹ Porphyrine lassen sich gut zur Kristallisation bringen. Nach Angaben von H. STEINMETZ (bei H. FISCHER 1924) sind die Kristalle des Kupfersalzes des Uroporphyrins leistenförmig, rot und doppelbrechend mit schiefer Auslöschung unter 30°; ihre Symmetrie ist höchstens monoklin. Auch die Porphyrinkristalle im Hautmuskelschlauch des Regenwurmes *Lumbricus terrestris* geben ihre Doppelbrechung im Polarisationsmikroskop deutlich zu erkennen (W. J. SCHMIDT 1934).

² Am Rande der Federfahne fand sich ein *melaninengefärbter* Saum, der bei Betrachtung mit bloßem Auge nur schwer von dem turacinhaltigen Teil zu unterscheiden war. Wurde aber entpigmentiert, und also der turacinhaltige Abschnitt farblos, so trat der genannte Saum auf das deutlichste hervor. Im übrigen geben sich die melaninhaltigen Federteile unter dem Mikroskop zwischen gekreuzten Polars und im Dunkelfeld durch das Fehlen der roten Farbe zu erkennen.

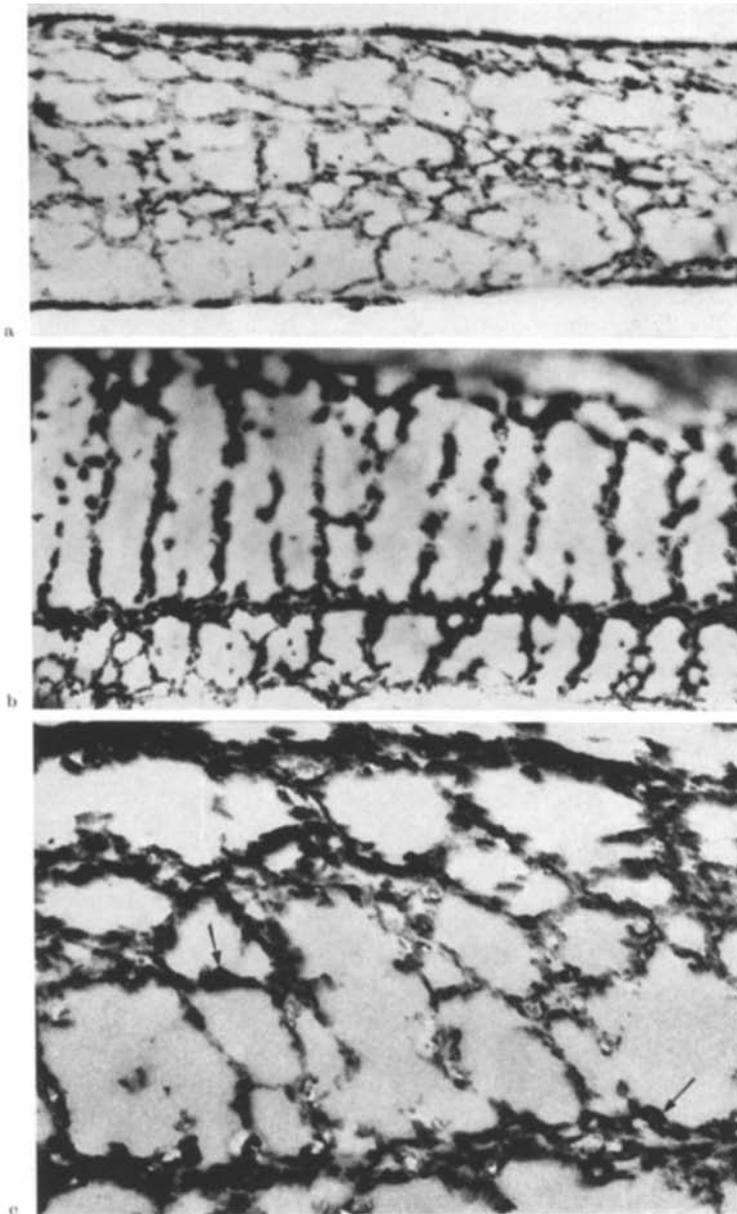


Abb. 5 a—c. *Turacus leucotis*, Radienquerschnitte, a, b 18000:1, c 36000:1: a spärliche nur an den Strahlkanten etwas verstärkte Turacineinlagerung; b kräftige Pigmentablagerung zwischen den mächtigen Tonofibrillenlagen des Inneren; c Formen der Turacinteilchen, bei → geradlinig-winkelig begrenzt

Es wurde versucht, die lichtmikroskopische Analyse durch Prüfung der *Fluoreszenz* zu erweitern. Dazu diente die von E. Leitz hergestellte Einrichtung, das Mikroskop Ortholux mit angesetzter Quecksilberhöchstdrucklampe. Dieser wurde durch entsprechende Filter *ultravioletes* oder *violettes* Licht zur Durchlichtbeobachtung des Objektes entnommen. Beide Lichtarten regen das Pigment

bei Zusatz von Schwefelsäure zu roter Fluoreszenz an. Geeignete, dem Okular angesetzte Filter absorbieren das erregende Licht, so daß nur die Fluoreszenzstrahlung ins Auge gelangt. Das violette Erregungslicht liefert hellere Fluoreszenzbilder als das ultraviolette und wurde daher vornehmlich benutzt.

Zur Beobachtung im Fluoreszenzmikroskop schabt man mit einem feinen scharfen Skapell über ein Stückchen Federfahne, das auf einem Objektträger liegt, den Ästen entlang, gegen deren Basis hin; dann fallen alsbald abgeschnittene Federstrahlen auf das Glas. Nun bringt man auf ein Deckglas ein kleines Tröpfchen *konzentrierter Schwefelsäure* und legt es mit der benetzten Seite dem mit Federstrahlen beschickten Objektträger auf. Größere Federteile, z. B. Stückchen eines Federastes, sind wegen der starken Ausschwemmung des fluoreszierenden Materials (s. unten) unbrauchbar.

Das so vorbereitete Präparat zeigt im Fluoreszenzmikroskop alsbald um jeden Federstrahl herum einen rot fluoreszierenden Hof in der umgebenden Flüssigkeit. Das Kupfer wird durch die Schwefelsäure vom Turacin abgespalten, und der so veränderte und gelöste Farbstoff in die Umgebung ausgeschwemmt. Dies stört sehr die Beobachtung der Fluoreszenz am Objekt selbst, insbesondere, wenn auch über und unter ihm fluoreszierende Flüssigkeit sich befindet. Daher muß man die Menge der zugesetzten Schwefelsäure und ihre Schichtdicke möglichst gering halten.

Unter günstigen Umständen treten zunächst am Federstrahl *rot fluoreszierende Punkte* entlang den Zellgrenzen auf; diese wachsen in die beiden Nachbarzellen hinein zu fluoreszierenden fadenartigen Fortsätzen aus, die, parallel zueinander, längs im Federstrahl verlaufen. Indem sie sich verbreitern, kommt es zu ihrem Verschmelzen, so daß einzelne Zellen und schließlich der Strahl einheitlich fluoreszieren. Die geschilderte Entwicklung des Fluoreszenzbildes läßt offenbar den Weg erkennen, den die Schwefelsäure im Horn einschlägt: sie findet Einlaß an der Interzellularstruktur und dann wird ihr weiteres Vordringen vom Verlauf der Tonofibrillenbündel bestimmt, zwischen denen der Farbstoff liegt (s. S. 203).

Bei entsprechenden Versuchen mit *verdünnter* Schwefelsäure setzt die Fluoreszenz erst nach geraumer Zeit ein, und das Ausschwemmen des fluoreszierenden Farbstoffes in die Umgebung ist merklich vermindert; jedoch sind die so gewonnenen Bilder weniger typisch und von geringer Brillanz.

Zur *elektronenmikroskopischen* Untersuchung (Abb. 5) wurden Federäste mit den ansitzenden Strahlen quer zum Ramus geschnitten, so daß also die Radian nicht senkrecht, sondern unter etwa 70° gegen ihre Länge getroffen sind. Da nun in Ästen und Strahlen, wie schon die Polarisationsoptik lehrt (s. S. 203), die Tonofibrillenbündel nach der Länge dieser Federteile verlaufen, so begegnet man auf den Feinschnitten der *Äste* quergetroffenen, der *Strahlen* aber etwas schräg durchschnittenen Tonofibrillen.

Das *Turacin* findet sich in den Strahlen vorwiegend *interfascicular*, d. h. zwischen den Tonofibrillenbündeln, daneben spärlicher *intrafascicular*. Es erscheint in den Elektronenmikrogrammen sehr dunkel, streut von allen Bestandteilen des Schnittes die Elektronen am stärksten, was mit der Anwesenheit des Kupferatoms im Farbstoff zusammenhängen dürfte.

Die *körnigen Turacinteilchen der Strahlen* unterliegen nach Form und Größe beträchtlichen Schwankungen, wie z. B. der Vergleich des Teilbildes a mit b in

Abb. 5 lehrt. Gelegentlich findet man auch Körnchen, die geradlinig-winkelig begrenzt sind, was den Verdacht auf kristallinen Zustand erweckt (Abb. 5 →). Jedenfalls aber weisen mangelnde Konstanz von Form und Größe der Turacinteilchen darauf hin, daß sie keinesfalls Granula im cytologischen Sinne sind, vergleichbar etwa dem Melanin, dessen Körnchen als Zellorganellen sich auf einer Proteingrundlage differenzieren und zwar für das jeweilige Objekt in spezifischer Form, Größe und Struktur. Während Melaningranula bei Entpigmentierung eine

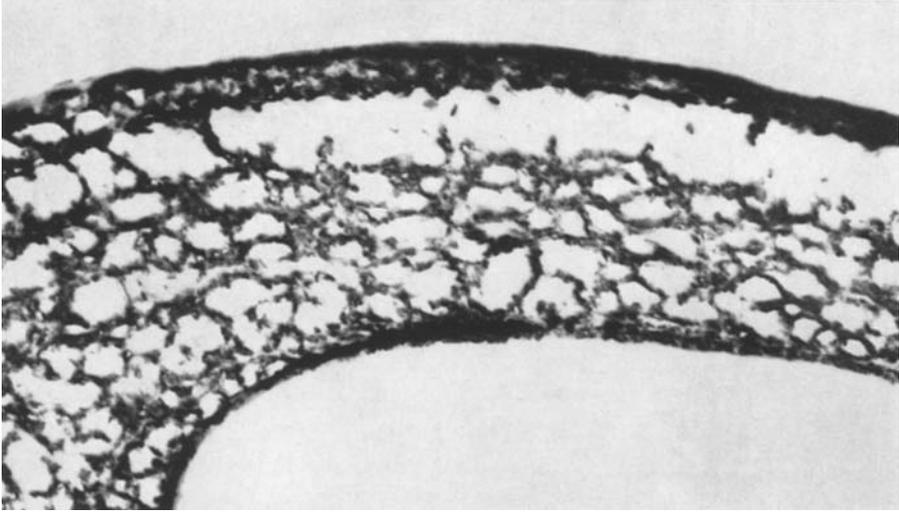


Abb. 6. *Turacus leucotis*, Querschnitt eines *Radius* nahe seiner Basis, 18000:1: Turacin an Ober- und Unterkante zwischen schwächtigen Tonofibrillenbündelchen gehäuft, diese fast verdeckend; im Innern (unteres Zweidrittel) dunkles Netz von Turacin zwischen den Durchschnitten starker Tonofibrillenbündel

farblose Grundlage hinterlassen, verschwindet das Turacin durch Behandlung der Federn mit Ammoniak restlos (s. Abb. 3, S. 204 und 4, S. 205). Das Turacin dürfte in den Zellen zunächst als *Lösung* vorliegen und erst am Ende der Federentwicklung körnig ausfallen, je nach den näheren Umständen in verschiedener Größe und Gestalt.

Neben solcher körniger Ausbildung findet sich das Turacin als *zusammenhängende Masse* im Intramoentialraum der Rindenzellen (s. Abb. 10b, S. 212). Sie wird beim Schneiden mit dem Ultramikrotom leicht herausgebrochen (Abb. 10a), was den Intramoentialraum leer erscheinen läßt. Daß diese Masse aus Körnchen der eben geschilderten Art besteht, ließ sich nicht sicherstellen, vielmehr gewinnt man den Eindruck, als ob sie durch Eindickung einer kolloiden Farbstofflösung entstanden sei.

Wenden wir uns nach diesen allgemeinen Bemerkungen der Verteilung des Turacins in Strahlen und Ästen zu. Abb. 6, Querschnitt eines *Radius* nahe seiner Basis, zeigt an Ober- und Unterkante des Schnittes den Farbstoff stark angehäuft. In diesem Bereich der Strahlen finden sich (wie bei anderen Vögeln) weit schwächere Tonofibrillenbündel als im Inneren des *Radius*, so daß die vielen interfasciculären Spalten reichliche Gelegenheit zur Einlagerung des Farbstoffes bieten. Auf diese Oberflächenzone des Strahles folgt nach innen eine Lage mächtiger

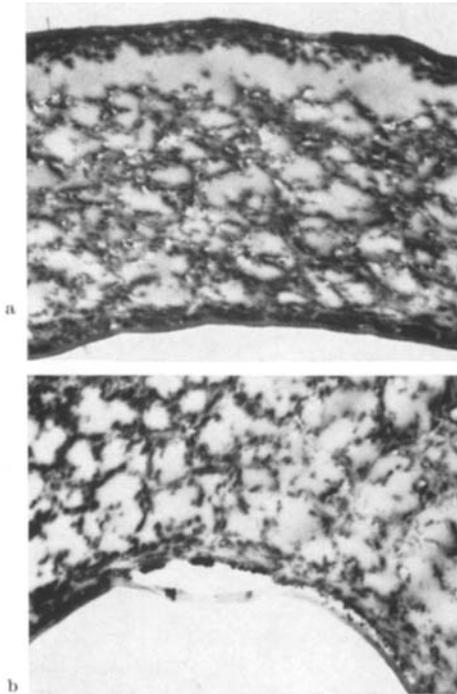


Abb. 7a u. b. *Turacus leucotis*, 2 Querschnitte aus dem mittleren Teil eines Radius, 18000:1: a verstärkte Anhäufung des Pigmentes an beiden Kanten; b unten Oberflächenbelag abgelöst

dicht aufeinandergepreßter Tonofibrillenbündel, zwischen deren hellen Querschnitten nur ganz wenig Pigment sichtbar ist. Weiter aber zeigt sich eine breite Lage starker Bündel, deren Grenzen durch interfasciculäres Turacin wie ein dunkles Netzwerk stark hervortreten. Abb. 7a gibt das entsprechende Verhalten der Pigmentverteilung im mittleren Abschnitt eines Federstrahles wieder.

Die geschilderte Verteilung des Turacins im Federstrahl bietet im einzelnen mancherlei Variationen dar. So sind bisweilen im Inneren eine oder mehrere Lagen mächtiger Tonofibrillenbündel von rechteckigem Querschnitt sichtbar, die wie die Durchschnitte von Balken nebeneinander stehen, von Pigment getrennt, das auch die horizontalen Lagen sondert (s. Abb. 5b S. 207). An schwach gefärbten Stellen (Abb. 5a) tritt die Anhäufung des Farbstoffes an den Kanten des Radiusquerschnittes stark zurück und dem Inneren fehlt die Schichtenanordnung der Tonofibrillenbündel. In

allen Fällen aber markiert die interfasciculäre Einlagerung des Pigmentes Querschnittsform und Anordnung der Tonofibrillenbündel übersichtlich.

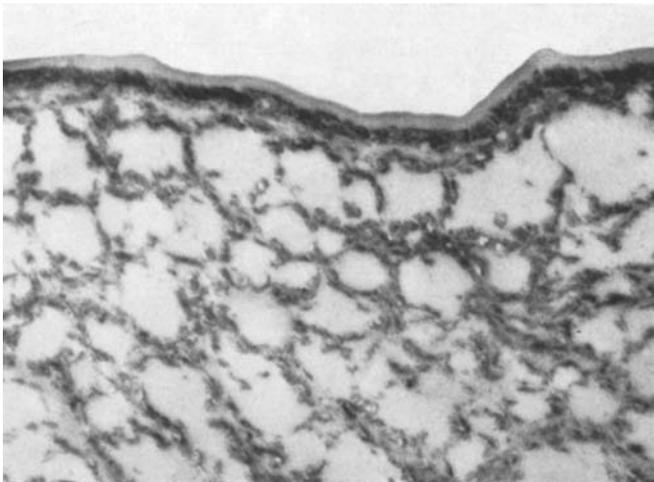


Abb. 8. *Turacus leucotis*, Teil eines Radienquerschnittes, 36000:1: am freien Rand Zellmembran angedeutet, darunter turacinfreie und weiter die stark pigmentierte Außenlage, schließlich die innere Hornmasse mit dicken turacinumsäumten Tonofibrillenbündeln

Eine besondere Betrachtung verlangt die Struktur an der *Oberfläche* des Radius (Abb. 8). Zuäußerst erscheint eine schmale vollkommen porphyrinfreie Zone, die sich gelegentlich von der Unterlage abhebt (Abb. 7 b unten). Sie gliedert sich in zwei Anteile auf: einen schwach ausgeprägten dunkleren, wahrscheinlich als *Zellmembran* aufzufassenden Randsaum und darunter eine scheinbar homogene Zone, die aus sehr feinen dicht gelagerten Tonofibrillenbündelchen bestehen dürfte. Dann erst folgt die hier schmale stark pigmentierte Außenlage, in der die Turacinkörnchen so dicht liegen, daß man auf feine trennende Tonofibrillenbündelchen schließen muß.

In der *Rinde der Äste*, deren Zellen parallel der Oberfläche abgeflacht sind (Näheres s. bei SCHMIDT u. RUSKA 1963), erfolgt die Pigmentierung unterschiedlich für die *oberflächlichen* und die *im Inneren* gelegenen Zellen. Bei den ersten findet sich das Turacin so wie bei den Strahlencellen untergebracht, also interfascicular, nur punktiert zwischen den schwächtigen Bündelquerschnitten erscheinend (Abb. 9 a), oder aber reichlich anwesend als stark entwickeltes Netzwerk (Abb. 9 b).

In den inneren Zellen der Rinde aber, die einen kompakten Keratinmantel ausbilden, liegt das Pigment manchmal spärlich intramoenial (Abb. 9 a und b), manchmal aber so reichlich (Abb. 10 b), daß es wie ein homogener Ausguß den vom Keratinmantel umschlossenen Raum erfüllt.

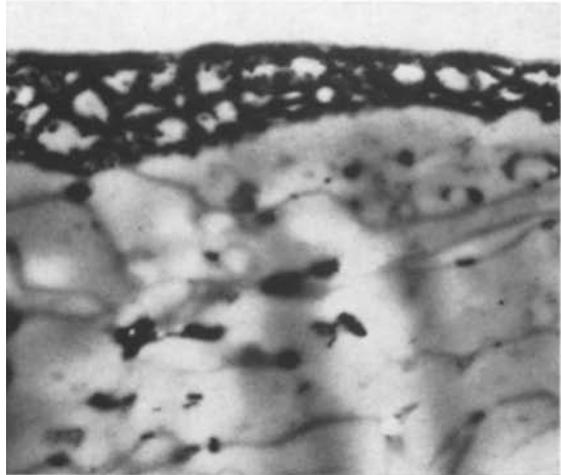
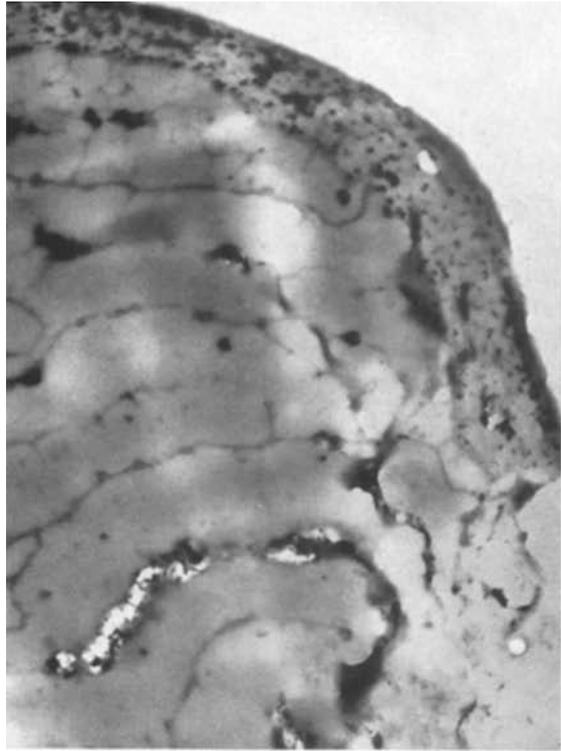


Abb. 9 a u. b. *Turacus leucotis*, Federast, Querschnitt, Rindenzellen, 18000:1: die oberflächlichen mit interfascicularer Turacineinlagerung, die inneren Zellen mit spärlichem Pigment im Intramoenialraum

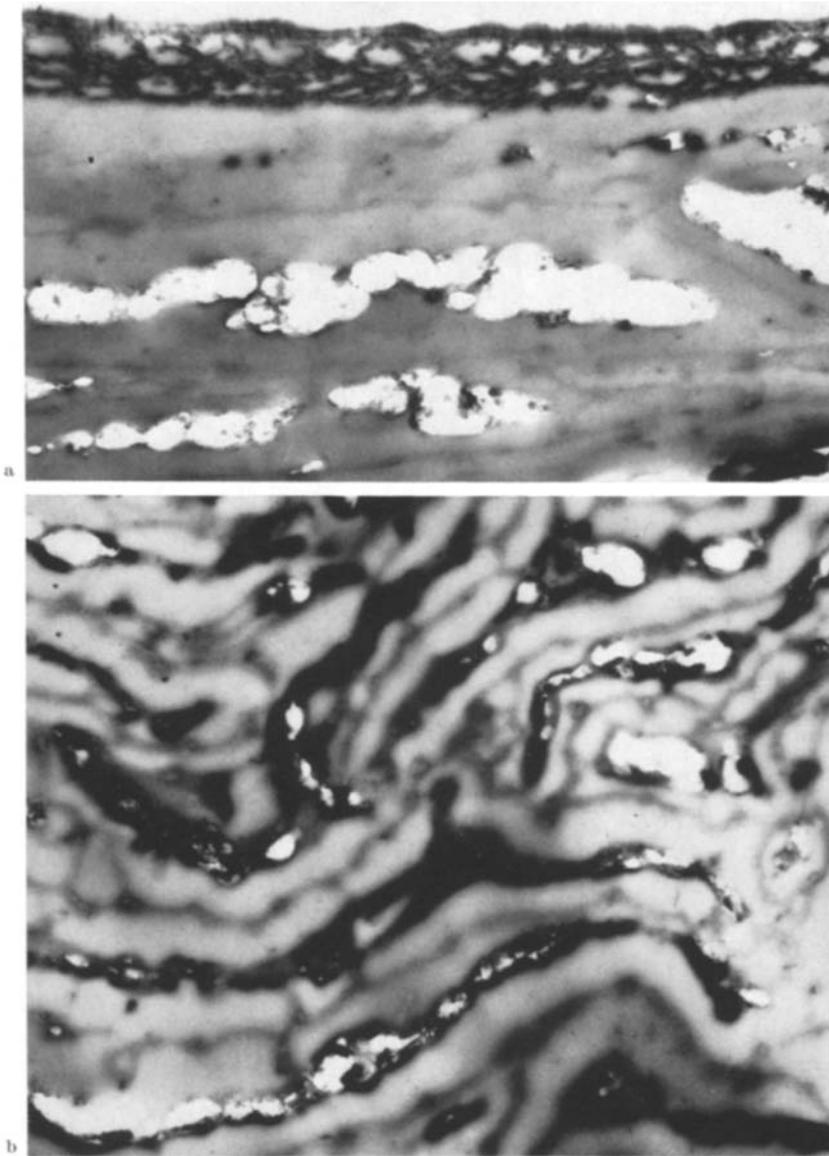


Abb. 10a u. b. *Turacus leucolis*, Federast, Querschnitt, Rindenzellen, 18000:1: a die oberflächlichen mit starker netzartiger interfascicularer Turacineinlagerung; die inneren Zellen durch Wirkung des Mikrotommessers vom Turacin entleert; b innere Zellen mit turacingefüllten Intramoenialräumen

Die Pigmentmasse läßt keine Struktur erkennen (s. S. 209), aber in ihrem Inneren treten vakuolenartige Hohlräume auf. Abb. 10a zeigt vom Turacin durch Schnittwirkung entleerte Intramoenialräume (s. S. 209).

Zusammenfassung

Das nur in Federn von Bananenfressern (Musophagidae) vorkommende *Turacinpigment*, bekanntlich das Kupferkomplexsalz des Uroporphyrins „III“, wurde

bei *Turacus leucotis* im Licht- und im Elektronenmikroskop untersucht. Bei starkem Auflicht, im Dunkelfeld und zwischen gekreuzten Polars leuchten die turacinhaltigen Strahlen und Äste blutrot auf. Das Pigment liegt in den *Strahlen* als feine *Körnchen* von unbestimmter Form und wechselnder Größe vor; gelegentlich aber zeigt sich geradlinig-winkelige Begrenzung der Teilchen, die auf Kristallinität hinzuweisen scheint. Das Pigment ist in den *Strahlen interfascicular*, also *zwischen* den parallel verlaufenden Tonofibrillenbündeln eingelagert, seltener und nur spärlich *in* denselben, *intrafascicular*. Bei den *Rindenzellen* der Äste mit kompaktem Keratinmantel erscheint das Pigment als eine *zusammenhängende Masse im Intramoenialraum*. Die interfasciculare Anordnung des Turacins bei den Strahlen hebt am Schnitt im Elektronenmikroskop die *Querschnittsform* und *Anordnung* der Tonofibrillenbündel übersichtlich hervor — was im einzelnen geschildert wird. Beobachtung im *Fluoreszenzmikroskop* bei Behandlung der Strahlen mit Schwefelsäure läßt den Weg des Reagens im Horn verfolgen: Zunächst treten rot fluoreszierende Punkte an den Zellgrenzen auf; diese wachsen entlang den Tonofibrillenbündeln strichartig in die Zellen hinein aus, die schließlich im ganzen fluoreszieren. *Partiell* (mit Ammoniak) *entpigmentierte* Strahlen lehren, daß das Pigment an der positiven Doppelbrechung der Radii *nicht* beteiligt ist. Jedoch verstärkt es die *Lichtbrechung* des Federhorns, wie das Verhalten der Beckeschen Linie an der Grenze von pigmentiertem und entfärbtem Teil eines Radius erkennen läßt. Demnach liegt das Uroporphyrin im Turacinpigment meist wohl *amorph* vor. Die rote Farbe turacinführender Strahlen und Äste zwischen gekreuzten Polars ist also nicht etwa die Interferenzfarbe des Pigmentes, sondern kommt durch seine Filterwirkung auf die Polarisationsfarbe des Keratins (Weiß I. O.) zustande. Demnach ist auch der schwache Dichroismus der Strahlen als *Formdichroismus* zu betrachten, hervorgerufen durch den periodischen Wechsel der parallelisierten farblosen Fibrillen mit dem dazwischen gelegenen absorbierenden Turacin.

Literatur

- FISCHER, H.: Zur Kenntnis der natürlichen Porphyrine. 8. Mitt. Über das Vorkommen von Uroporphyrin (als Kupfersalz, Turacin) in den Turacuvögeln und den Nachweis von Koproporphyrin in der Hefe. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. **138**, 49—67 (1924).
SCHMIDT, W. J.: Zur Morphologie des Porphyrins in dem Hautmuskelschlauch von *Lumbricus terrestris*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **28**, 178—183 (1934).
— Über natürlichen Dichroismus tierischer Gewebe. Z. wiss. Mikr. **54**, 379—389 (1938).
—, u. H. RUSKA: Rindenzellen von Federn im Elektronenmikroskop. Z. Zellforsch. **60**, 80—88 (1963).
VÖLKER, O.: Die Farbstoffe im Gefieder der Vögel. Fortschr. Chem. organ. Farbstoffe **18**, 177—222 (1960).

Prof. Dr. W. J. SCHMIDT,
Zoologisches Institut, 63 Gießen, Ludwigstr. 23

Prof. Dr. H. RUSKA,
Institut für Biophysik und Elektronenmikroskopie an der Medizinischen Akademie,
4 Düsseldorf, Moorenstr. 5