

Der Ursprung der Fledermäuse

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn

Stand: 1. 8. 2011

I n h a l t

Faszination der Fledermäuse

Echo-Bildsehen

Systematik

Entstehung des Flugapparats

Fossilien

Entwicklungsgenetik

Kritische Anmerkungen

Entstehung der Echoortung

Morphologie und Fossilien

Entwicklungsgenetik

Phylogenetische Analysen

„Flying-primate-Hypothese“

Neue Überraschung: Konvergenz der Echoortung?

Konvergenzen und Selektionsdrücke

Was ist eine Erklärung?

Exploratives Verhalten als Erklärung?

Kopplung Flug und Echoortung

Wieviele Gene sind beteiligt?

Dank

Anmerkungen

Literatur

in ähnlicher Form als Zweiteiler veröffentlicht in:

Studium Integrale Journal 18 (2011), 17-25; 78-88

Der Ursprung der Fledermäuse

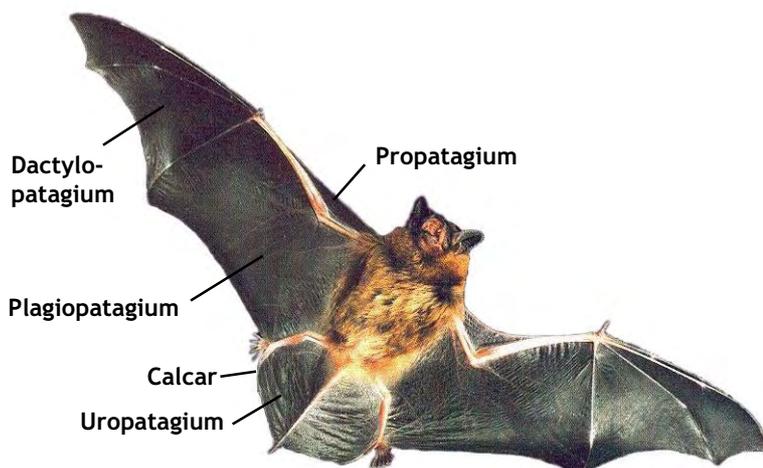
Fledermäuse faszinieren durch ihre außerordentlichen Flugkünste und ihre ausgeklügelten Fähigkeiten des Echo-Bildsehens. Fossil taucht diese zweitgrößte Säugerordnung in fertiger Form und großer Vielfalt auf. Hoffnungen auf die Aufklärung der Entstehung des Flugapparats und des Echoortungssystems werden in die vergleichende Entwicklungs-genetik gesetzt.

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn

Faszination der Fledermäuse

„Man hat den Eindruck, als habe die Natur bei der Entwicklung der Fledermäuse so recht aus dem Vollen geschöpft, ihrer ‚Phantasie‘ freien Lauf gelassen und dabei die vielfältigsten und oft abenteuerlich anmutenden Formen hervorgebracht.“ Mit diesem Satz drückt EISENTRAUT (1968b, 120) seine Bewunderung für diese eigentümliche Tiergruppe aus. Thomas NAGEL empfindet die Fledermäuse gar als „fundamental fremde Form des Lebens“ (zit. in TEELING 2009, 351). Besonders faszinieren das ausgefeilte Flugvermögen und der Einsatz der Echoortung, aber auch die außerordentliche Vielfalt von teils grotesk wirkenden Gesichtsformen mit ihren vielgestaltigen Nasenaufsätzen (denen einige Gruppen ihre Namen verdanken wie z. B. die Hufeisennasen) und den teils riesigen Ohren (vgl. Abb. 2). „Keine andere Säugergruppe kann es in der Vielfalt und Merkwürdigkeit der Gesichtsgestaltung mit den Fledermäusen aufnehmen“ (EISENTRAUT 1968b, 120). Kein Zweifel: Fledermäuse gehören zu den erstaunlichsten Geschöpfen und es wundert nicht, dass sie die Phantasie der Menschen besonders angeregt haben.

Abb. 1 Die Flughaut (Patagium) der Fledermäuse verläuft an einem großen Teil des Körpers entlang. (Wikipedia)



Bemerkenswert ist auch die große Artenzahl. Mit etwa 1100 Arten in ca. 200 Gattungen und 18 Familien bilden die Fledermäuse nach den Nagetieren die zweitgrößte Säugetierordnung; etwa 20 % aller Säugerarten sind Fledermäuse. Fledermäuse sind weltweit verbreitet, am häufigsten sind sie in den Tropen und Subtropen anzutreffen; einige Arten dringen aber auch bis in die arktische Zone vor. Sie gehören zu den ökologisch und morphologisch vielseitigsten Säugetiergruppen, sind an verschiedenste Lebensräume angepasst und spielen eine wichtige Rolle in den Ökosystemen (JONES et al. 2005, 2243).

Echo-Bildsehen

Fledermäuse setzen verschiedene Mechanismen der Ultraschallerzeugung ein. Die Kleinfledermäuse (Microchiroptera), zu denen die meisten Fledermäuse gehören, produzieren die Signale im Kehlkopf. Die Flughunde (Megachiroptera) besitzen kein Echoortungssystem mit Ausnahme der Gattung *Rousettus*, die ihre Laute mit Zungenschnalzern produziert. Eine Art nutzt möglicherweise Flügelschläge zur Erzeugung von Lauten (VESELKA et al. 2010, 939).

Die erzeugten Laute sind sehr unterschiedlich in der Ausprägung, Bandbreite, Dauer, Pulsintervallen und Amplituden und stehen im Zusammenhang mit der Lebensumwelt der betreffenden Arten. Einige Fledermäuse (Hufeisennasen, Blattnasen und Kinnblattfledermäuse) stoßen lange Laute mit konstanter Frequenz aus und können den Doppler-Effekt auswerten, indem sie die Geschwindigkeit ihres Flugs berücksichtigen und die Frequenz ihrer Laute anpassen, so dass die eingehenden Laute mit einer bestimmten Frequenz ankommen („high-duty cycle echolocation“; TEELING 2009, 351; der duty cycle gibt das Verhältnis von Ruf und Rufpausen an). Manche Arten modulieren die Frequenz ihrer Laute so, dass das Echo trotz Doppler-Effekt konstant bleibt (SCHULLER & MOSS 2004, 3).

Zusammenfassung

Mit etwa 1100 Arten in ca. 200 Gattungen und 18 Familien sind die Fledermäuse nach den Nagetieren die zweitgrößte Säugetierordnung und die einzige, zu der aktiv flugfähige Arten gehören. Der überaus wendige Flug der Fledermäuse fasziniert die Wissenschaftler ebenso wie das ausgefeilte Echoortungssystem. Sowohl Flugfähigkeit als auch Echoortung sind bei den Fledermäusen unter den Wirbeltieren unübertroffen. Die Echoortung ist so gut ausgebildet, dass die Fledermäuse unter Einsatz von Ultraschall-Rufen mit ihren Ohren gleichsam sehen können (Echo-Bildsehen). Mit der Flugfähigkeit sind zahlreiche Besonderheiten des Bauplans gekoppelt, die z. B. das Achsenskelett, den Schultergürtel, die seitliche Orientierung der Hinterbeine und die kopfstehende, hängende Ruhestellung betreffen.

Klassisch wurden die Fledermäuse in Kleinfledermäuse und Großfledermäuse unterteilt. Letztere werden wegen der Kopfform vieler Vertreter auch als Flughunde bezeichnet und sind bis auf eine Gattung nicht zur Echoortung befähigt. Aufgrund molekularer Analysen haben sich die Kleinfledermäuse überraschenderweise als paraphyletisch herausgestellt (d. h. sie können nicht alle von einem gemeinsamen Vorfahren abgeleitet werden). Daher muss angenommen werden, dass die Fähigkeit des Echo-Bildsehens zweimal unabhängig entstanden oder bei den Flughunden sekundär verlorengegangen ist. Beide Deutungen sind evolutionstheoretisch sehr problematisch.

Auch viele andere Merkmale sind unter den Fledermäusen so unsystematisch verteilt, dass vielfach mit Konvergenzen gerechnet werden muss, z. B. bei den Designs der Rufe, die nicht in ein phylogenetisches Schema gebracht werden können. Die Annahme gleichsinniger Selektionsdrücke ist hypothetisch und erklärt für

sich alleine nicht das Auftreten konvergenter Merkmale.

Im Fossilbericht erscheinen die Fledermäuse ziemlich unvermittelt im unteren Eozän in weiter geographischer Verbreitung und großer Vielfalt. Erst 2008 wurde eine fossile Gattung (*Onychonycteris*) entdeckt, deren Merkmale wahrscheinlich darauf hinweisen, dass - evolutionstheoretisch interpretiert - die Flugfähigkeit vor der Fähigkeit zur Echoortung entstanden ist.

Aufgrund des Fehlens von Übergangsformen zwischen Fledermäusen und anderen Säugetieren können aufgrund fossiler Funde und des Baus heutiger Fledermäuse keine nennenswerten Hinweise auf die Entstehung der Flugfähigkeit und des Echoortungssystems gewonnen werden. Neuerdings erhofft man sich aber, aus genetischen Untersuchungen Rückschlüsse auf die Entstehungsweise ziehen zu können. So wurden einige Regulationsgene entdeckt, die eine wichtige Rolle bei der Regulation der Größe der Fingerglieder, der Ausbildung der Flughaut und des Sonarsystems spielen und deren Ausfall größere Auswirkungen hat. Daher wird spekuliert, dass geringfügige Änderungen von Regulationsgenen zu einer sprunghaften Entstehung der Flügel und vielleicht auch des Echoortungssystems beigetragen haben könnten. Solche Überlegungen erscheinen aber sehr voreilig angesichts der Tatsache, dass ein funktionierender Flugapparat weit mehr benötigt als verlängerte Fingerglieder und einen Ausfall des programmierten Zelltods zwischen den Fingern. Zum Flugapparat gehören zahlreiche neue Muskeln, Bänder und eine spezielle Beschaffenheit der Flughaut, ein ganzes System von Flughäuten und vieles mehr, dessen sukzessives Entstehen unplausibel erscheint. Entsprechendes gilt für das Echoortungssystem.

Die von den Fledermäusen benutzten Techniken wie zum Beispiel der Einsatz von Breitband-Zwitschern zur Entfernungsmessung oder die Nutzung des Doppler-Effekts zur Bestimmung der relativen Geschwindigkeit haben Parallelen mit Methoden, die Ingenieure für kommerzielle und militärische Nutzung von Sonargeräten und Radar entwickelt haben (JONES & HOLDERIED 2007, 905). Damit das Echo laut genug ist, müssen die Laute in großer Lautstärke ausgestoßen werden, es werden über 130 dB erreicht, was für den Menschen bereits die Schmerzgrenze darstellt (DIETZ et al. 2007, 35).

Der Begriff „Echoortung“ bringt die Fähigkeiten der Fledermäuse nur unzureichend zum Ausdruck. Denn Fledermäuse orten nicht nur Gegenstände, sondern „ihre gesamte Orientierung in der Welt, nicht nur bei der Beutejagd, beruht auf ihrer Fähigkeit, die von ihren Rufen zurückkehrenden Echos zentralnervös zu verarbeiten und auszuwerten“ (DIETZ et al. 2007, 34).

„Echo-Bildhören“ oder „Echoabbildung“ wären adäquate Begriffe für ihre Fähigkeit. „Denn Fledermäuse unterscheiden auch Formen und Oberflächenstrukturen und ‘erkennen’ damit die sie interessierenden Objekte ihrer Umwelt – wie z. B. Fruchtfresser die Bäume und die Früchte, von denen sie leben, oder tropische Blumenfledermäuse die verschiedenen, von ihnen ausgebeuteten, an den Besuch und die Bestäubung durch Fledermäuse angepassten Blumen“ (DIETZ et al. 2007, 34). „Offensichtlich ist das Gehirn der Fledermäuse imstande, aus den mithilfe der Echoortung erlangten Daten ein ebenso vollständiges und präzises Bild der raumzeitlichen Struktur der Umwelt aufzubauen, wie wir Menschen und viele anderen Wirbeltiere es mit Hilfe der Augen können. Wie das möglich ist, ist immer noch ein unverstandenes, informationstheoretisches und physiologisches Rätsel“ (DIETZ et al. 2007, 35). In einer Nacht stößt eine Hufeisennaase (*Rhinolophus rouxii*) bis zu ca. 400.000 Ortungslaute aus (NEUWEILER 1993, 148)

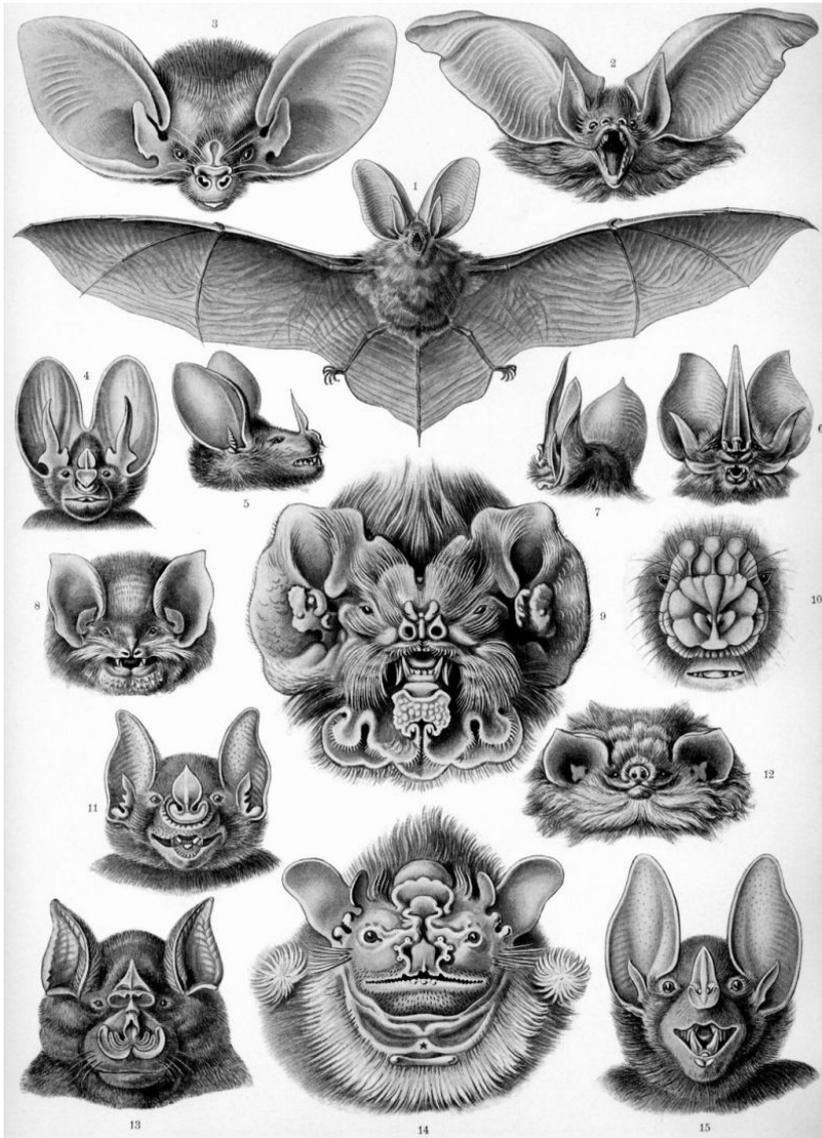


Abb. 2 Tafel aus Ernst Haeckels „Kunstformen der Natur“ 1904 (Wikipedia)

Fledermäuse können mit ihrem Echo-Bildsehen ein ebenso präzises Bild der raumzeitlichen Struktur der Umwelt aufbauen, wie wir Menschen es mit Hilfe der Augen können.

Welche Anforderung an ein Echo-Bildsehen gestellt wird, sei beispielhaft am Problem der Überlappung von Ruf und Echo kurz angesprochen. Die Rufe müssen mit großer Lautstärke ausgestoßen werden, damit überhaupt ein ausreichendes Echo über eine größere Entfernung zurückkommt. Das Echo darf aber nicht im „Lärm“ des Rufes untergehen. Dem begegnen einige Fledermäuse dadurch, dass die Rufe beim Annähern an die Beute sukzessive kürzer und leiser werden, so dass Echo noch wahrnehmbar ist und nicht im Ruf untergeht. Eine ganz phantastische Lösung dieses Problems wurde bei den Hufeisennasen entdeckt: Sie sind für die Frequenz des Rufes schwerhörig, das Echo hat aber wegen des Doppler-Effekts eine andere Fre-

quenz, die die Fledermäuse gut hören (DIETZ et al. 2007, 39; Abb. 3).

Systematik

Die Fledermäuse werden traditionell in Kleinfledermäuse (Mikrochiroptera, mit 17 heute lebenden Familien) und Flughunde (Megachiroptera, 1 Familie) unterteilt (Tab. 1). Die meisten Arten der Flughunde sind größer als die Arten der Kleinfledermäuse; die Flughunde können bis zu 1,5 kg schwer werden und bis zu 1,70 m Flügelspannweite besitzen (Gattung *Pteropus*). Dagegen wiegt die kleinste Kleinfledermaus, die Hummelfledermaus (*Craseonycteris thonglongyai*), kaum 3 Gramm.

Während alle Kleinfledermäuse die Fähigkeit zur Echoortung bzw. zum Echo-Bildsehen (s. o.) besitzen, sind die Flughunde bis auf die Gattung *Rousettus* damit nicht ausgestattet. Viele molekulare Studien haben in neuerer Zeit ergeben, dass die Mikrochiroptera nicht monophyletisch sind, was zu einer neuen Unterteilung in Yinpterochiroptera und Yangochiroptera geführt hat (Näheres dazu im Abschnitt „Phylogenetische Analysen“ im zweiten Teil in der nächsten Ausgabe).

Entstehung des Flugapparats

Die Fledermäuse bilden die einzige Gruppe unter den Säugetieren, die aktiv fliegen kann. Die Mittelhand- und die Fingerknochen außer dem Daumen sind verlängert und dienen als Gerüst für die weitgehend oder völlig unbehaarte Flughaut (Patagium, im Bereich der Finger als Dactylopatagium bezeichnet). Die Flughaut verläuft nach vorne von den ebenfalls verlängerten Armknochen weiter zum Hals (Protopatagium, Vorderflughaut). Sie erstreckt sich weiter an der Körperseite entlang bis zu den Beinen (Plagiopatagium, Seitenflughaut) und zwischen den Beinen (Uropatagium, Schwanzflughaut) (Abb. 1). Zum Stützen und Spannen der Schwanzflughaut besitzen viele Arten eine besondere Knochenspange, den Sporn (Calcar) an der Ferse.

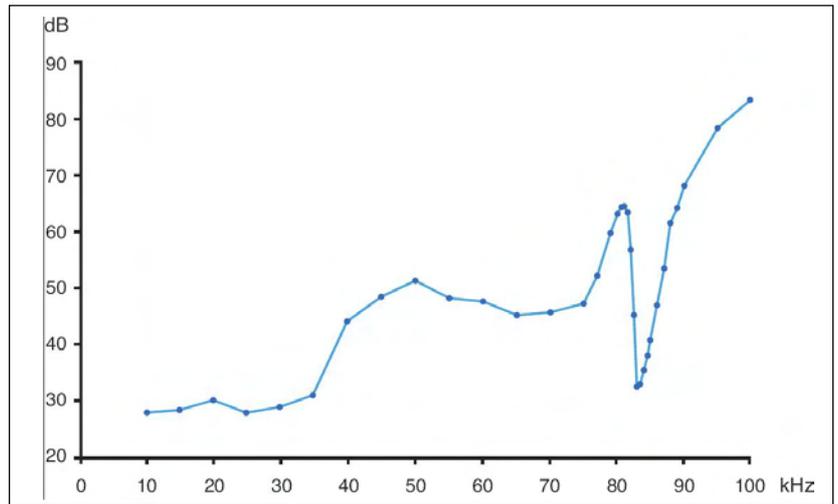
Die Flughaut ist dünn, sehr elastisch, dennoch reißfest und von feinen Muskelfasern, elastischen Bändern, Nerven und Blutgefäßen durchzogen (Abb. 4). „Diese Blutgefäße zeigen ein selbständiges, rhythmisches Pulsieren; dadurch ist die gleichmäßige Blutversorgung auch der entferntesten Teile der Flughaut gesichert“ (EISENTRAUT 1968a, 89), außerdem wird dadurch eine schnelle Wundheilung ermöglicht. Für die sehr empfindliche Flughaut verwenden die Fledermäuse viel Zeit mit der Pflege. Die Flughaut darf nicht austrocknen und muss geschmeidig gehalten werden; die Fledermäuse reiben sie mit einem Drüsensekret aus der Mundfalte ein. Ihre

weichen und durch viele Muskeln justierbaren Flügel erlauben den Fledermäusen ein hervorragende Manövrierbarkeit und Wendigkeit (NEUWEILER 1993, 27). Die Flügeloberfläche ist mit tastempfindlichen Rezeptoren ausgestattet, sogenannte Merkel-Zellen, die es zwar auch bei anderen Säugetieren gibt, bei den Fledermäusen aber noch ein feines Härchen im Zentrum besitzen, wodurch sie noch empfindlicher sind und Informationen über Luftbewegungen im Flügelbereich sammeln können, um den Flug entsprechend anpassen zu können. Weitere Rezeptoren bei Arten, die mit den Flügeln Insekten fangen, können die Dehnung der Flugmembran ermitteln und dadurch Informationen über den Beuteerwerb gewinnen.

Die Fingerknochen sind biegsam und sehr viel flexibler als bei anderen Säugetieren und im Querschnitt abgeflacht. Angesichts der Leichtbauweise besteht die Gefahr eines Durchschlagens der dünnen Flughaut. Dies wird dadurch verhindert, dass die verlängerten Finger als „Spannsparren eingesetzt werden und die Flughaut an der Körperwand und den Beinen festgezurrert wird.“ Die Fledermäuse können die Wölbung ihrer Flügel verändern und auf diese Weise den Flugbewegungen anpassen (NEUWEILER 1993, 8). In der Ruhestellung werden die Flügel wie eine Ziehharmonika zusammengeklappt an den Körper angelegt und die Flughaut zieht sich zusammen und wird verkleinert.

Mit der Flugfähigkeit sind zahlreiche Besonderheiten des Bauplans gekoppelt, die das Achsenskelett, den Schultergürtel, die seitliche Orientierung der Hinterbeine und die kopfstehende, hängende Ruhestellung betreffen (GUNNELL & SIMMONS 2005, 210). „Der besonderen Beanspruchung der Vordergliedmaßen beim Fliegen entspricht die kräftig entwickelte Flugmuskulatur und ein sehr fester Schultergürtel. Der große Brustmuskel sitzt am verknöcherten Brustbein an, das in der Mittellinie ähnlich wie bei den Vögeln einen flachen Kamm hat. Das Schultergelenk ist ein kompliziert gebautes Kugelgelenk, das die rudernden Bewegungen des Flügels gestattet. Ellenbogen, Hand- und Fingergelenke sind Scharniergelenke, die zusammen mit der entsprechenden Muskulatur der ausgespannten Flügelfläche festen Halt geben“ (EISENTRAUT 1968a, 89). „Fast alle Besonderheiten der Fledermäuse hängen in irgendeiner Weise mit ihrer Fähigkeit zu fliegen zusammen“ (DIETZ et al. 2007, 28).

Wenn man die Entstehungsweise des Flugapparats aufklären möchte, muss man sich die vorgenannten Details und Zusammenhänge vor Augen halten. Die wichtigsten Indizien, die zur Klärung beitragen können, stammen aus der Paläontologie und der Vergleichenden Entwicklungsgenetik.



Fossilien

Über die Entstehung des Flugapparats geben Fossilien nahezu keine Auskunft. Die ältesten fossil überlieferten Fledermäuse erscheinen plötzlich und vielfältig im unteren Eozän (vor ca. 52 Millionen Jahren nach radiometrischen Datierungen), so zum Beispiel *Icaronycteris index* aus der Green-River-Formation in Wyoming (Abb. 5). Bei dieser Gattung wird lediglich eine kleine Klaue auf dem Zeigefinger als Rest von bodenlebenden Vorfahren interpretiert (SIMMONS 2008, 99), die Beinproportionen werden als etwas primitiver eingestuft als bei anderen Fledermäusen, die Finger besitzen rudimentäre Endphalangen und es fehlt ein Calcar (GUNNELL & SIMMONS 2005, 214). SIMMONS (2008, 99) stellt dennoch fest: „Ironically, however, perhaps the most remarkable thing about *Icaronycteris* is just how much this ancient beast resembles extant bats.“ Auch alle anderen untereozänen Formen wie *Archaeonycteris* (Abb. 6) oder *Palaeochiropteryx* aus Europa besitzen bereits alle Kennzeichen des aktiven Flugs (SEARS et al. 2006, 6581; GUNNELL & SIMMONS 2005, 209) und der Fledermaus-Bauplan ist seit seinem fossilen Erscheinen weitgehend konstant geblieben (NEUWEILER 2003, 249).

Abb. 3 Hörschwelle einer Großen Hufeisennase (*Rhinolophus ferrumequinum*). In der Vertikalen ist angegeben, ab welcher Lautstärke (in Dezibel) der Schall von der Fledermaus wahrgenommen werden kann. Bei 82-83 kHz ist ein schmales Band großer Empfindlichkeit. Die Fledermäuse stoßen Rufe in etwas geringerer Frequenz aus, so dass bei Annäherung an eine Beute aufgrund des Dopplereffekts das Echo die Frequenz des empfindlichsten Bereichs trifft. (Nach DIETZ et al. 2007)

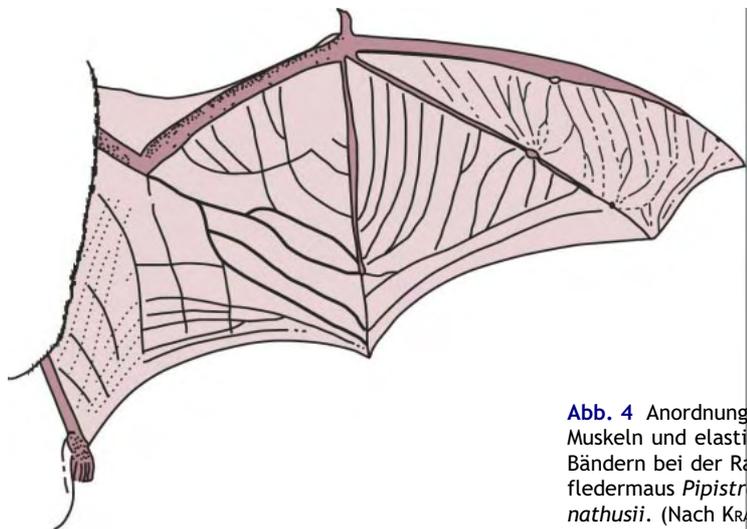


Abb. 4 Anordnung von Muskeln und elastischen Bändern bei der Rauhhautfledermaus *Pipistrellus nathusii*. (Nach KRAPP 2004)



Abb. 5 *Icaronycteris index* aus dem Eozän von Wyoming (Wikipedia)

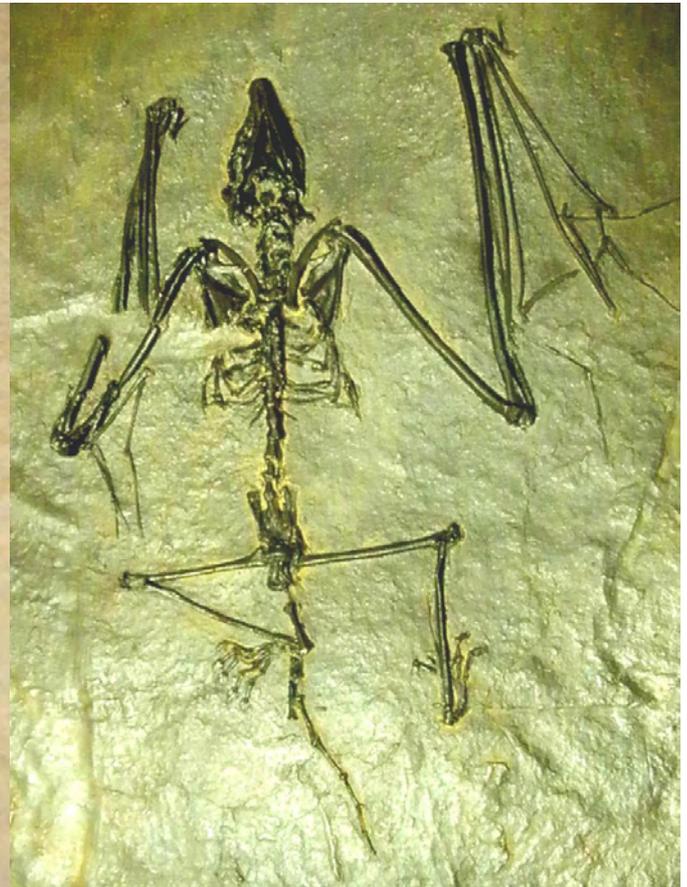


Abb. 6 *Archaeonycteris trigonodon* aus der Grube Messel bei Darmstadt (Wikipedia)

Aufgrund molekularer Daten werden große Lücken in der Fossilüberlieferung der meisten Fledermauslinien vermutet. Von der mutmaßlichen Zeit der Existenz der Linien der Fledermausfamilien sind durchschnittlich 73 % ohne Fossilbeleg (TEELING et al. 2005, 583). TEELING et al. sehen darin einen möglichen Grund für das Fehlen von Übergangsformen.

Alle fossilen Formen besitzen bereits alle Kennzeichen des aktiven Flugs.

Bereits aus dem mittleren Eozän sind viele Fledermausarten überliefert, die modernen Familien zugeordnet werden können (GUNNELL & SIMMONS 2005, 209, 217) und die ältesten fossil bekannten Fledermäuse überlappen zeitlich mit modernen Familien (TEELING et al. 2005, 582). Einige fossile Familien können heutigen Gruppen nicht zugeordnet werden. Die aus der weltberühmten mitteleozänen Grube Messel bei Darmstadt bekannten sieben Fledermausarten besaßen so unterschiedliche Flügelformen, „dass man sie den Flug- und Jagdbiotopen heutiger Fledermausgesellschaften zuordnen kann. Auch die Variationsbreite von verschiedenen aerodynamisch wichtigen Parametern wie Flügelform

und Flächenbelastung deckte bereits quantitativ die Variationsbreite heutiger Fledermäuse ab“ (HABERSETZER et al. 2008, 246). Wie *Icaronycteris* besaßen die Messelfossilien „nahezu alle einzigartigen Merkmale heutiger Fledermäuse“ (GUNNELL & SIMMONS 2005, 214).

Die Fledermäuse waren im Eozän auch *geographisch* weit verbreitet, es sind Funde aus Europa, Nordamerika, Nordafrika, Indien und Australien bekannt, die überall plötzlich auftauchen (GUNNELL & SIMMONS 2005, 216; SMITH et al. 2007, 1003; TEELING et al. 2005, 582). Bis 1998 waren 24 Gattungen aus dem Eozän bekannt (SIMMONS & GEISLER 1998, 5), davon acht aus dem Untereozän; viele heutige Mikrochiropterenlinien können bis zum Mittel- und Obereozän verfolgt werden (DENZINGER et al. 2004, 311). Der geographische Ursprung der Fledermäuse ist unbekannt (SMITH et al. 2007, 1003), ebenso besteht Unklarheit über die nächsten Verwandten der Fledermäuse (SIMMONS 2008, 103). SIMMONS (2005; 2008, 101) spricht daher von einer „Big-bang-Evolution“, die auch durch Daten über DNA-Sequenzen gefordert werde. Dieses Phänomen tritt auch bei anderen Säugetiergruppen auf.

Lediglich die erst vor wenigen Jahren entdeckte fossile Gattung *Onychonycteris* („Krallenfledermaus“, Abb. 7) besaß Merkmale, die auf mögliche evolutive Vorfahren hinweisen könn-

ten, nämlich Klauen an allen fünf Fingern sowie relativ kurze Vorderarme und relativ lange Hinterfüße im Vergleich zu anderen Fledermäusen (SIMMONS et al. 2008). Dennoch besteht kein Zweifel, dass auch *Onychonycteris* aktiv über lange Strecken fliegen konnte, wie der robuste Knochen- und Gelenkaufbau des Flügel skeletts, der versteifte Brustkorb und ein breiter Brustbein kiel (Ansatz für die kräftige Brustmuskulatur) zeigen. Eine zusätzliche Flughaut zwischen Hinterbeinen und Schwanzwirbelsäule hat vielleicht den möglichen Nachteil kleiner Flügel ausgeglichen. Dazu half ein langer Calcar, der oben erwähnte Knochensporn, der die Hautmembran der Schwanzflughaut aufspannte. Ein solcher fehlt bei den phylogenetisch nahe stehenden Gattung *Icaronycteris* und der Messeler Gattung *Archaeonycteris* (HABERSETZER et al. 2008, 250; SIMMONS 2008, 100); in dieser Hinsicht ist *Onychonycteris* also eher „modern“. Unter den heute lebenden Fledermäusen besitzen die Maus schwanz-Fledermäuse (Rhinopomatidae) ähnlich kurze und breite Flügel wie *Onychonycteris*. Sie haben einen ungewöhnlichen Gleit-Flutter-Flug, indem sie den Schlagflug durch kurze Gleitphasen unterbrechen (SIMMONS 2008, 100).

Auch *Onychonycteris* ist also eine voll ausgebildete Fledermaus und ein „beträchtlicher Umfang an evolutionären Veränderungen trennt *Onychonycteris* und andere Fledermäuse von ihren bodenlebenden Vorfahren“ (SIMMONS 2008, 103). *Onychonycteris* ist denselben Schichten gefunden worden wie *Icaronycteris* (SIMMONS 2008, 100). In einer morphometrischen Analyse konnten SEARS et al. (2006) zeigen, dass die Fingerproportionen des 3.-5. Fingers seit Beginn der fossilen Überlieferung der Fledermäuse unverändert sind – ein weiterer Befund, der ein plötzliches Erscheinen in der Fossilüberlieferung der Fledermäuse belegt.

Entwicklungsgenetik

Fossilfunde geben also keine nennenswerte Auskunft über die Entstehung der Fledermausflügel. Im Zeitalter der Genomforschung und der Entwicklungsbiologie stehen aber weitere Erkenntnisquellen zur Verfügung, aus denen man Hinweise auf den Ursprung von Organen zu entnehmen versucht. Die Biologen suchen nach Genen, die für die Ausbildung der betreffenden Organe benötigt werden. Dazu dienen Vergleiche entwicklungs genetisch bedeutsamer Gene von Fledermäusen mit flügellosen Säugetieren und deren Manipulation durch Veränderungen ihrer Einflussnahme auf die Entwicklungssteuerung. Aus diesem Wissen werden dann theoretische Szenarien einer evolutiven Entstehung abgeleitet bzw. spekulativ entworfen.

Im Falle des Fledermausflügels sind die Genetiker fündig geworden. Es wurden Gene iden-

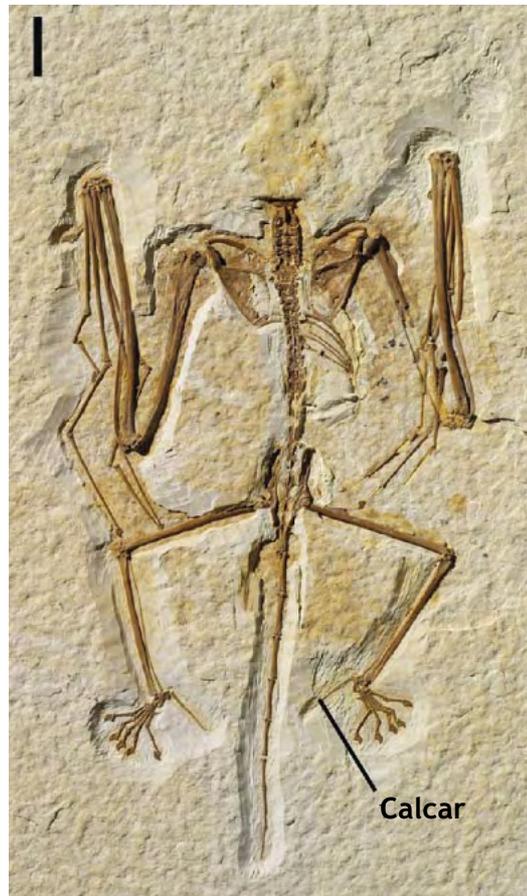
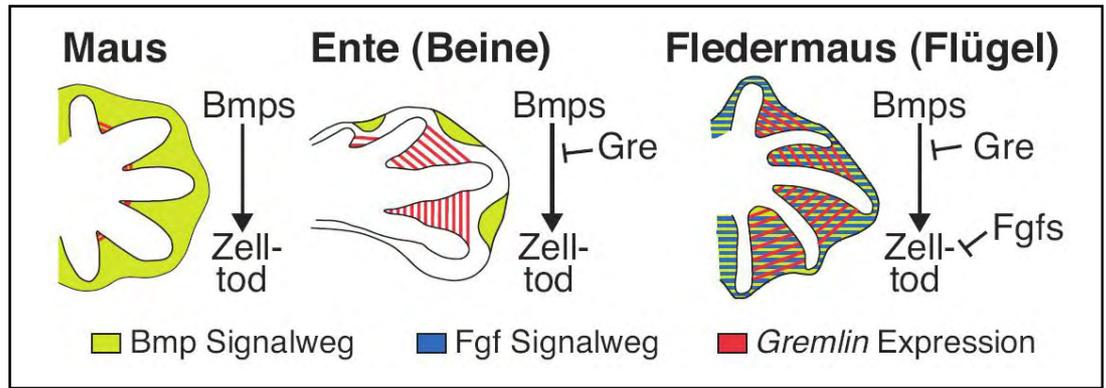


Abb. 7 Holotyp von *Onychonycteris finneyi*. Balken: 1 cm. (Aus SIMMONS et al. 2008, © Macmillan Publishers Ltd., Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

tifiziert, die bei der Verlängerung der Fingerknochen und bei der Ausbildung der Flughaut eine Rolle spielen. Die Ergebnisse werden nachfolgend skizziert.

SEARS et al. (2006), WEATHERBEE et al. (2006) und SEARS (2008) berichten über die Identifizierung von Genen, die bei der Bildung der Flughaut und der Flügelknochen beteiligt sind und schließen aus ihren Befunden, dass geringe Änderungen in der Expression von Genen (also der Nutzung ihrer Information) große Änderungen im Bau der Flügel verursacht haben könnten. Säugetiere, die im Erwachsenen zustand keine Haut zwischen den Fingern ausbilden, besitzen solche Häute im embryonalen Stadium, bevor durch programmierten Zelltod das Gewebe zwischen den Fingern zurückgebildet wird. Dabei spielt der *BMP*-Signalweg eine wichtige Rolle als Regulator. *BMP*-Gene sind in den Regionen zwischen den Fingern aktiv und verursachen den Zelltod. Bei den Fledermäusen wird jedoch im Gewebe zwischen den Fingern eine große Menge des Gens *Gremlin* exprimiert, ähnlich wie in den Füßen von Enten, was die Aktivität von *BMP* unterdrückt. Das alleine genügt jedoch nicht, um das Gewebe zwischen den Fingern zu erhalten; es muss als zweiter Inhibitor der Fibroblast-Wachstumsfaktor *fgf8* („fibroblast growth factor“) dazukommen, damit das Flughautgewebe ausgebildet wird (SEARS 2008, 7; WEATHERBEE et al. 2006; vgl. Abb. 8).

Abb. 8 Schematische Darstellung der Unterschiede der Genexpression bei Mäusen (freie Zehen), bei Enten (Zehen mit Häuten) und bei Fledermäusen. Hohe Konzentration des Bmp-Signalwegs verursachen Zelltod zwischen den Fingern. Bei den Enten wird dies durch die Aktivität von *Gremlin* (Gre) verhindert, bei den Fledermäusen wirkt außerdem *Fgf8* als Inhibitor. (Nach WEATHERBEE et al. 2006)



Es wurden außerdem Gene identifiziert, die einen Einfluss auf die Länge der Armknochen und der Finger haben. In der Embryonalentwicklung bilden sich die Finger bei Fledermäusen und Mäusen zunächst in gleicher Größe und werden bei den Fledermäusen dann im Laufe der Ontogenese (Individualentwicklung) verlängert. Bei den Fledermäusen erfolgt die Bildung der Knorpelzellen in den Extremitätenanlagen gegenüber den Verhältnissen bei Mäusen beschleunigt, so dass mehr Knorpelzellen pro Zeiteinheit gebildet werden (SEARS et al. 2006, 6585). Dabei sind viele molekulare Signalwege beteiligt (SEARS 2008, 9); es wurden mehrere Gene identifiziert, die bei der Reifung der Knorpelzellen eine Rolle spielen (SEARS et al. 2006, 6581). Dem *BMP*-Signalweg kommt auch hier eine tragende Bedeutung zu, er erscheint im Vergleich zu anderen Organismen hier deutlich ausgeprägter, d. h. *BMP* wird vermehrt exprimiert. Auch das Wirkungsareal von *FGF8* in der Randleiste an der Spitze der Extremitätenknospe (AER) ist im Vergleich dreifach vergrößert, ein Phänomen, dessen Ursache vermutlich von anderen vorgeschalteten Genen erst ermöglicht wird. Der Zusammenhang mit der Verlängerung der Knochen ist hier aber noch nicht gesichert und erfordert weitere Untersuchungen (SEARS 2008, 9).

Ein weiteres Erfordernis für den Flug ist die Verringerung des Gewichts. So ist die Elle bei den Fledermäusen reduziert (vgl. Abb. 9). Dafür sind nach SEARS (2008, 10) mehrere Entwicklungsprozesse in drei Schritten erforderlich: Bil-

dung und nachfolgender Verlust des Knorpels, eine geringere relative Rate der Verlängerung der Elle und Verschmelzung mit benachbarten Skelettelementen. Der Autor stellt weiter fest, dass geklärt werden müsse, ob weitere Mechanismen geltend gemacht werden müssen, um die korrespondierenden Änderungen in den umgebenden Geweben wie Muskeln und Sehnen zu ermöglichen, die für den aktiven Flug benötigt werden (S. 11).

Als weitere gut mögliche Kandidaten für die Regulation des Skelettwachstums diskutiert SEARS (2008, 11) den Einfluss der Hox-Gene; hier sind zur genaueren Klärung weitere Untersuchungen erforderlich.

Kritische Anmerkungen

Die deutlich ausgeprägtere Wirkung des *BMP*-Signalwegs scheint also eine wichtige Voraussetzung für die größere Länge der Finger der Fledermäuse zu sein. SEARS (2008, 10) merkt an, dass es „nicht notwendigerweise der einzige“ Mechanismus sei. Darüber hinaus ist die Länge der Finger nur *ein* Parameter, der für die Flugauglichkeit der Flügel angepasst werden muss. Denn auch die *Form* und die *unterschiedliche Länge* der einzelnen Finger müssen passend ausgebildet sein. Eingangs wurde auch erwähnt, dass die Fingerknochen besonders flexibel und abgeflacht sind, was offenbar für die Funktionsfähigkeit des Flügelgerüsts notwendig ist. Die Einschätzung von SEARS (2008), dass kleine Änderungen in der Expression von Schlüsselgenen zu großen Änderungen im Bau der Knochen und der Membran führte, erscheint vor diesem Hintergrund viel zu optimistisch und verkürzt (vgl. Kastentext). Bisher wurden in Wirklichkeit nur *sehr wenige* Voraussetzungen der *ontogenetischen* Ausbildung des Flügels geklärt. Über *phylogenetische* Mechanismen ist damit noch gar nichts gesagt.

SEARS (2008, 7) schränkt an anderer Stelle selbst ein, dass die Mechanismen, die für die Bildung der meisten Teile der Flughaut verantwortlich sind, erst noch erforscht werden müssen. Schließlich können große Teile der Flughaut nicht durch das Ausbleiben des program-

Einige notwendige Voraussetzungen des Fledermausflugs

- elastische, mit Muskeln und Bändern ausgestattete, reißfeste und reparierbare Flughaut
- Flughäute nicht nur zwischen den Fingern, sondern auch am Körper entlang
- biegsame, abgeflachte Fingerknochen
- Form der Knochen für jeden Finger passend gestaltet
- zusammenklappbare Flughaut
- reduzierte Elle und weitere Gewichtersparnisse
- Spezielle Flugmuskeln und deren Koordination
- Leichtbauweise des ganzen Skeletts
- spezielle Fähigkeiten des Gehirns und des Verhaltens

mierten Zelltods erklärt werden, von den besonderen oben genannten unentbehrlichen Eigenschaften der Flughaut ganz zu schweigen (s. Kastentext). So merken WEATHERBEE et al. (2006, 15105) an, dass die molekularen Grundlagen der Regulation des Plagiopatagiums (Haut entlang des Körpers) bei gleitenden Säugetieren unbekannt sei und dass dieses Gewebe bei den Fledermäusen auf eine ganz andere Weise gebildet werde als das Chiropatagium (Fingerflughaut). Und was die Fingerknochen betrifft, so ist es mit deren Verlängerung alleine bei weitem nicht getan. Erklärt werden müssen ja auch die spezifisch unterschiedlichen Längen der Fingerknochen, ihre Abflachung und ihre Flexibilität. Und auch all dies genügt bei weitem nicht, da beim Flug auch viele andere Organe und Gewebe mitwirken. Diese Problematik wird im Abschnitt „Was ist eine Erklärung?“ im zweiten Teil des Artikels weiter vertieft werden.

Wir können kurz zusammenfassen:

1. Es ist nur ein sehr kleiner Teil der genetischen Grundlagen der *Ontogenese* der Flügel bekannt. Mit der Identifizierung von Genen, die für die Ausprägung eines Organs notwendig sind, liegen Befunde zum Verständnis der *ontogenetischen* Entwicklung vor, die bei evolutionären Betrachtungen berücksichtigt werden müssen.

2. Selbst wenn diese Grundlagen sehr viel weiter aufgeklärt wären, wüsste man noch nichts über den Modus und die Mechanismen einer evolutiven Entstehung im Verlauf der hypothetischen Stammesgeschichte, da man aus Mechanismen der Ontogenese nicht auf Abläufe während der hypothetischen Phylogenese schließen kann.

3. Ebenso ungeklärt bleiben bei den diskutierten spekulativen Erklärungsansätzen die Wechselbeziehungen zwischen den postulierten ontogenetischen Veränderungen im Verlauf der Fledermausevolution und der sie bedingenden bzw. kanalisierenden Selektionsdrücke.

Entstehung der Echoortung

Wie eingangs bereits beschrieben, betreiben Fledermäuse nicht nur Echoortung, sondern sind zu einem „Echo-Bildsehen“ in der Lage. Aus den Echos der in Bandweite, Dauer, Pulsintervallen und Amplituden unterschiedlich erzeugten Laute wird ein regelrechtes Abbild der Umgebung errechnet. Wenn man so will: Fledermäuse „sehen“ mit den Ohren.

Über die Entstehung der Echoortung kann noch weniger gesagt werden als über die Entstehung der Flügel. Man mag hierzu Szenarien und Selektionsdrücke plausibel machen können, die eine Entstehung dieser Fähigkeit begünstigen, doch dabei handelt es sich nur um eine notwendige Bedingungen, denn Selektionsdrücke



Abb. 9 Skelett des in Nordamerika beheimateten Mausohrs *Myotis lucifugus*. Balken: 1 cm. (Wikipedia)

sind nicht kreativ.

Fossilfunde können insofern indirekte Hinweise geben, als anhand bestimmter morphologischer Merkmale auf die Fähigkeit der Echoortung geschlossen werden kann. Und auch im Falle des Echoortungssystems gibt es Versuche, aufgrund genetischer Befunde auf die Entstehungsweise zu schließen.

Morphologie und Fossilien

Drei Knochen im Schädelbereich echoortender Fledermäuse weisen charakteristische Unterschiede gegenüber Säugetieren ohne Echoortungssystem auf. Zum einen ist bei ihnen das **Stylohyale** als langer, schlanker Knochen ausgebildet, der die Schädelbasis mit einigen kleinen Knochen verbindet, die zusammen den Hyoid-Apparat bilden und die Halsmuskeln und den Kehlkopf unterstützen (Abb. 10). Bei den meisten Fledermäusen ist das obere Ende des

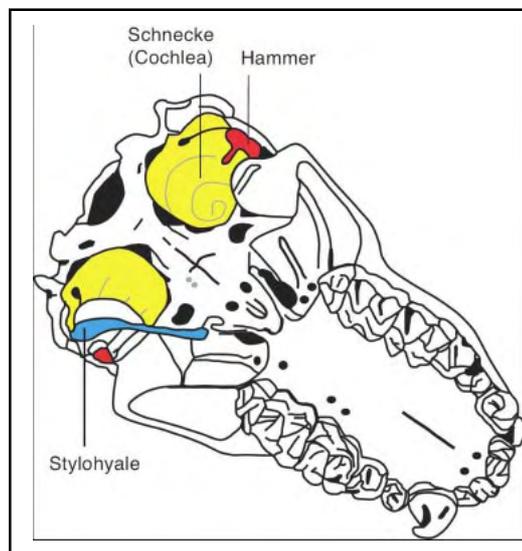


Abb. 10 Die drei im Text erläuterten bei echoortenden Fledermäusen speziell geformten Knochenelemente des Fledermausschädels. (Nach SIMMONS 2008)

Stylohyale verbreitert, was zur besseren Verankerung des Hyoid-Apparats im Schädel hilft (SIMMONS 2008, 98). Das Stylohyale verbindet somit den Kehlkopf mit dem Ohr. Vermutlich hilft es beim Vergleich ausgehender und eingehender Signale bei der Echoortung (VESELKA et al. 2010, 939).

Der zweite veränderte Knochen ist der **Hammer** (Malleus), das erste Element der drei Mittelohrknöchelchen. Bei den Fledermäusen hat er einen großen knolligen Fortsatz (= Orbicularfortsatz), der zur Kontrolle der Vibration beiträgt und eine große Fläche für den Muskelansatz bietet (SIMMONS 2008, 98; HABERSETZER et al. 2008, 249). Und schließlich ist die **Schnecke** (Cochlea) im Innenohr relativ zu den anderen Schädelstrukturen vergrößert, was eine Verbesserung der Wahrnehmung und Unterscheidung hochfrequenter Laute ermöglicht.

Bei den im Eozän fossil erhaltenen Fledermäusen konnten die entsprechenden Strukturen nachgewiesen werden (VESELKA et al. 2010, 940). Nur die bereits erwähnte Gattung *Onychonycteris* (Abb. 7) scheint eine Ausnahme zu machen. Der Kehlkopf ist zwar bei beiden Exemplaren nicht erhalten. Aber der Aufhängeapparat des Kehlkopfes, eine Knochenspanne, die ihn an der Schädelunterseite fixiert, ist nicht so stark entwickelt wie bei echoortenden Fledermäusen. Außerdem scheint der Orbicularfortsatz des Hammers nur schwach ausgebildet zu sein, was ebenfalls gegen eine Echoortung mit Ultraschalllauten spricht. Und in der Cochleagröße zeigt *Onychonycteris* viel mehr Ähnlichkeit mit den nicht echoortenden Flughunden und diese Gattung hat ein sehr kleines Innenohr (HABERSETZER et al. 2008, 248f.).

Anfang 2010 veröffentlichten VESELKA et al. jedoch eine Studie von detaillierten computertomographischen 3D-Scans der inneren Anatomie von 26 Fledermausarten und entdeckten, dass bei Tieren, die ihre Echoortung über den Kehlkopf ausüben, das Stylohyale den Kehlkopf mit den Knochen in der Nähe des Trommelfells verbindet. Es stellte sich heraus, dass auch *Onychonycteris* über die Verbindung zwischen Kehlkopf und den Knochen am Trommelfell verfügt. Die Forscher schließen daraus, dass *Onychonycteris* sich doch mit Echosignalen im Raum bewegt hat. Dieser Schluss ist aber nicht gesichert, da nicht ausgeschlossen werden kann, dass die nachgewiesene Verbindung ein Erhaltungsartefakt ist. *Onychonycteris* wurde bislang als nicht echoortend angesehen, weil die vorderen Enden der Stylohyal-Knochen nicht verbreitert waren, die Schnecke relativ klein war und der Hammer nur einen kleinen Orbicularfortsatz hatte. Da ein vergrößerter Orbicularfortsatz auch bei nicht-echoortenden Säugetieren vorkommt, kann nach VESELKA et al. (2010, 941) aber nicht

geschlossen werden, dass dieses Merkmal überhaupt mit der Echoortung zusammenhängt. Zudem gebe es bei diesem Merkmal erhebliche Variation in der relativen und absoluten Größe.

SIMMONS et al. (2010) widersprechen der Deutung der Befunde durch VESELKA et al. und bestreiten, dass das Stylohyale den Kehlkopf und die Knochen am Trommelfell verbindet. Sie weisen darauf hin, dass die Schnecke von *O. finneyi* aus dem Größenbereich bei heutigen echoortenden Fledermäusen herausfalle und den Schnecken von Fledermäusen gleiche, die keine laryngeale Echoortung besitzen. Verbreiterung und Abflachung des Stylohyale sei anders als bei *Onychonycteris* bei allen echoortenden Fledermausfamilien zu beobachten. VESELKA et al. (2010b) stimmen in ihrer Antwort insofern zu, als die schlechte fossile Erhaltung hier ein sicheres Urteil nicht ermöglicht. Weitere Untersuchungen sind nötig, um hier zu mehr Klarheit zu kommen, aber es scheint derzeit mehr dagegen als dafür zu sprechen, dass *Onychonycteris* die Fähigkeit zur Echoortung hatte.

Damit kann die alte Streitfrage nach der Reihenfolge der Entstehung – Flugapparat oder Echoortung zuerst? – anhand von Fossilien vorerst weiterhin nicht sicher beantwortet werden. Nach momentaner Kenntnis scheint *Onychonycteris* ein Echoortungssystem aber gefehlt zu haben, womit – in Anbetracht der oben erwähnten äußerst lückenhaften Fossilüberlieferung – evolutionstheoretisch die Flug-zuerst-Hypothese bislang wahrscheinlicher erscheint.

Entwicklungsgenetik

Zwei Gene, die beim Echoortungssystem eine Rolle spielen, sind bislang ermittelt worden: *FoxP2* und *Prestin*. *FoxP2* codiert einen Transkriptionsfaktor, der eine wichtige Rolle bei der Entwicklung der Strukturen für Lauterzeugung spielt (sogenanntes „Sprachgen“) und der daher auch für die Echoortung eine Rolle spielen könnte (TEELING 2009, LI et al. 2007). *Prestin* wird beim Hörvorgang benötigt und codiert für ein Transmembran-Motorprotein, welches das elektrisch vermittelte Bewegungsvermögen der äußeren Haarzellen in der Schnecke steuert und damit für die Sensitivität der Schnecke im Säugerohr verantwortlich ist. Es scheint von besonderer Bedeutung für die Wahrnehmung höherer Frequenzen und für selektives Hören zu sein; beides ist für die Echoortung wichtig (TEELING 2009, 353; LI et al. 2008, 13959).

TEELING diskutiert die Verteilung der Sequenzen dieser Gene bei verschiedenen Arten mit der Fragestellung, ob daraus Rückschlüsse bezüglich einer einmaligen oder zweifachen Entstehung der Echoortung bei Fledermäusen gezogen werden können. Diese Frage ist aufgrund

genetischer Daten in evolutionstheoretischer Perspektive nicht sicher entschieden. Die Verteilung der *FoxP2*-Varianten innerhalb der Fledermäuse gibt diesbezüglich keine klare Auskunft, ebensowenig wie die Verteilung von *Prestin* (TEELING 2009, 353); allerdings sind LI et al. (2008) der Auffassung, dass *Prestin* eine zweimalige Entstehung begünstigt. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass *FoxP2* innerhalb der Säugetiere, Vögel und Reptilien hochkonserviert ist, dagegen bei den Fledermäusen hochvariabel (LI et al. 2007, 1; Abb. 11); die Verteilung der Gen-Ähnlichkeiten folgt also nicht einem phylogenetischen Schema (vgl. dazu Abschnitt „Konvergenzen und Selektionsdrücke“). Es stellte sich weiterhin heraus, dass die Sequenzen des *prestin*-Proteins bei Zahnwalen und echoortenden Fledermäusen nahezu identisch sind, so dass Wale und Fledermäuse in einem auf *prestin*-Daten basierenden Dendrogramm (Ähnlichkeitsbaum) als eine gemeinsame Gruppe erscheinen, obwohl beide Gruppen unter den Säugetieren sonst überhaupt nicht näher verwandt sind (LI et al. 2010; LIU et al. 2010). Nach den DNA-Nukleotid-Sequenzdaten des *Prestin*-Gens gruppieren sich die Wale und Fledermäuse dagegen weitgehend gemäß dem Artenstammbaum. Nur innerhalb der Fledermäuse passen auch die Nukleotid-Sequenzdaten nicht zu den sonst anerkannten Verwandtschaftsbeziehungen.

Wie erwähnt gibt es verschiedenste „Techniken“ der Echoortung. JONES & TEELING (2006, 151-153) unterscheiden acht Kategorien der Ul-

traschall-Erzeugung bei den Fledermäusen. Diese korrelieren durchaus mit den Sequenzunterschieden von *FoxP2* und *Prestin*. Aber die Verteilung dieser Unterschiede in einer phylogenetischen Systematik führt zu widersprüchlichen Resultaten und fordert wie die der realisierten verschiedenen Echoortungs-Designs ein hohes Maß an konvergenter Evolution verschiedener Formen der Echoortung. Die verschiedenen „Designs“ der Echoortung sind also nicht phylogenetisch geordnet, auch nicht in ihren molekularen Korrelaten (JONES & HOLDERIED 2007, 905; JONES & TEELING 2006, 154; Abb. 12). Diese doppelte Konvergenz wird auf starke gleichsinnige Selektionsdrücke zurückgeführt. So stellen JONES & TEELING (2006, 149) fest, dass bemerkenswerte akustische Besonderheiten wie die Kompensation des Doppler-Effekts, „Flüster“-Echoortung (Aussenden schwacher Laute) und Aussendung der Laute über die Nase aufgrund ihrer Verteilung im System der Fledermäuse mehrfach konvergent entstanden sein müssen. Das „Ruf-Design“ sei hauptsächlich durch die Ökologie geformt, wodurch phylogenetische Zwänge überspielt würden. Damit werde die Rekonstruktion der ursprünglichen Ruf-Typen problematisch (vgl. EICK et al. 2005, 1879).

JONES & HOLDERIED (2007, 909) erläutern diese Situation anhand einiger Beispiele, etwa bei der „high duty cycle-Echoortung“. Dabei handelt es sich um die ausgeklügelteste Form biologischer Echoortung – dem Gebrauch langer konstanter Frequenzsignale, die durch einen Breitbandpuls beendet werden. Diese Form tritt un-

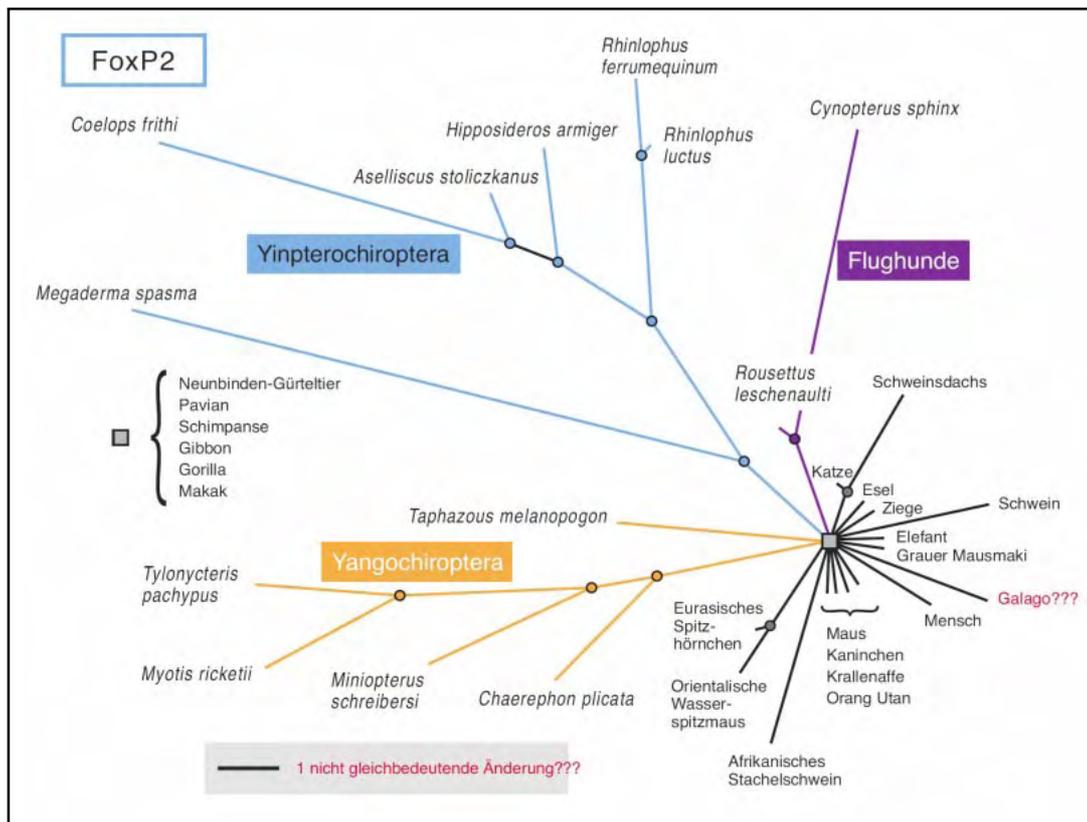
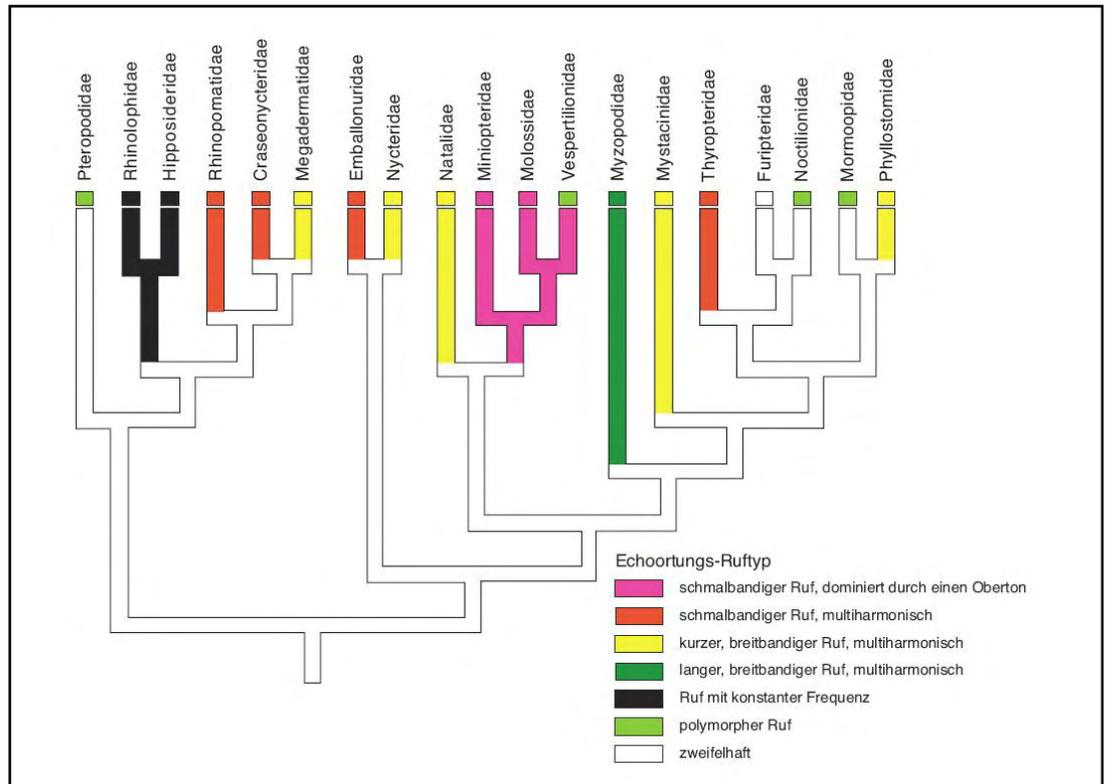


Abb. 11 Das Gen *Prestin* zeigt allgemein bei verschiedensten Säugetieren kaum Unterschiede (siehe deutsche Namen), dagegen enorme Unterschiede bei den Fledermäusen (kursiv gesetzte lateinische Namen). In Phylogenien, die auf dem *Prestin*-Gen beruhen, sind die Kleinfledermäuse anders als bei anderen genetischen Studien - monophyletisch. Dieser Widerspruch wird auf konvergente Evolution aufgrund gleicher Selektionsdrücke in den beiden Untergruppen zurückgeführt, so dass die Funktion die Phylogenese „überspielt“ haben soll; vgl. dazu die Diskussion im Abschnitt „Konvergenzen und Selektionsdrücke“. (Nach LI et al. 2008)

Abb. 12 Die Verteilung verschiedener Ruf-Designs echoortender Fledermäuse folgt nicht phylogenetischen Beziehungen. JONES & HOLDERIED (2007, 909) erläutern diese Situation anhand einiger Beispiele, etwa bei der „high duty cycle-Echoortung“. Dabei handelt es sich um die ausgeklügeltste Form biologischer Echoortung, dem Gebrauch langer konstanter Frequenzsignale, die durch einen Breitbandpuls beendet werden. Dabei wird auf geniale Weise der Doppler-Effekt ausgenutzt (vgl. Abb. 3 des ersten Teils). Diese Form der Echoortung tritt unabhängig bei den Hufeisennasen (Rhinolophidae) und den Kinnfaltenfledermäusen (Mormoopidae) auf. Die Hufeisennasen werden heute ausgerechnet zu den Yinpterochiroptera (vgl. Tab. 1) gestellt und gehören somit zur Schwestergruppe der Megachiroptera (Pteropodidae), die kein Echoortungssystem haben, außer der Gattung *Rousettus*, die aber nicht mit dem Kehlkopf, sondern mit Zungenschnalzen Laute erzeugt. (Nach JONES & TEELING 2006; vgl. Tab. 1).



abhängig bei den Hufeisennasen (Rhinolophidae: Yinpterochiroptera) und den Kinnfaltenfledermäusen der Mormoopidae (Yangochiroptera) auf (vgl. Tab. 1).

LI et al. (2008) zeigten, dass in Phylogenien, die auf dem *Prestin*-Gen beruhen, die Kleinfledermäuse monophyletisch sind, entgegen einer großen Zahl von genetischen Befunden, wonach die Microchiroptera paraphyletisch sind, also zu zwei Untergruppen gehören, die nicht auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückgeführt werden können (vgl. Abschnitt „Phylogenetische Analysen“). Dieser Widerspruch wird auf konvergente Evolution aufgrund gleicher Selektionsdrücke in den beiden Untergruppen zurückgeführt, so dass auch hier die Funktion die Phylogenese „überspielt“ haben soll. (vgl. dazu die Diskussion im Abschnitt „Konvergenzen und Selektionsdrücke“)

Die verschiedenen „Designs“ der Echoortung sind nicht phylogenetisch geordnet, auch nicht in ihren molekularen Korrelaten

Diese Befunde besagen aber nichts anderes, als dass aus der Verteilung der verschiedenen Ausprägungen des Echoortungssystems keine verlässlichen und widerspruchsfreien Abstammungszusammenhänge ermittelt werden können. Dass ähnliche ökologische Faktoren mehrfach zu denselben Echoortungs-Designs geführt haben, ist Spekulation. Klar ist nur, dass die Echoortungssysteme für die unterschiedlichen Le-

bensumwelten passend eingerichtet sind. Allerdings kann die Plastizität der Laute auch *innerhalb* von Arten beträchtlich sein (JONES & HOLDERIED 2007). Vielleicht liegt also wenigstens ein Teil des Konvergenzpotentials in dieser Plastizität. Dann aber stellt sich die Frage nach dem Ursprung dieser *Plastizität*. Die gegenwärtigen Kenntnisse erlauben darauf keine naturwissenschaftliche Antwort. Angesichts dieser Situation muss die Behauptung „Bat echolocation calls provide remarkable examples of ‘good design’ through evolution by natural selection“ (JONES & HOLDERIED 2007, 905) als naturwissenschaftlich bislang nicht gedeckte Vermutung bzw. Spekulation gewertet werden, die Züge eines Glaubensbekenntnisses trägt.

Während im Falle des Flugapparats einige Autoren mit der Entdeckung einiger genetischer Korrelate ausdrücklich die Hoffnung verbinden, damit Schritte zur Erklärung der Entstehung gehen zu können, haben sich die Autoren, die sich mit den „Echoortungs-Genen“ befassen, sich dazu nach meiner Kenntnis nicht geäußert. Es ist aber klar, dass die Entdeckung einzelner für eine Fähigkeit oder deren Entwicklung relevanter Gene an sich noch nichts über ihre Evolution aussagt (siehe dazu die Diskussion im Abschnitt „Was ist eine Erklärung?“). TEELING (2009, 351) schreibt dazu, dass es schwierig sei, „Echoortungs-Gene“ überhaupt zu finden. Dies liege vielleicht daran, dass Echoortung ein komplexes Merkmal sei, das nicht auf einem einzigen Entwicklungsweg oder einem einzelnen physiologischen System beruhe. Um mit dem Kehlkopf

Echoortung betreiben zu können, müsse ein Organismus drei Fähigkeiten besitzen: 1. Erzeugung und Regelung eines hochfrequenten Rufs, 2. Hören des hochfrequenten Echos und 3. Interpretation der eingehenden Signale. Li et al. (2008, 13962) rechnen damit, dass beim Echoortungssystem viele hundert Gene beteiligt sind, weshalb man mit phylogenetischen Schlussfolgerungen vorsichtig sein müsse.

Es ist wie beim Flugapparat offenkundig, dass die Entstehung des Echoortungssystems nicht mit der Entdeckung einiger beteiligter Gene geklärt werden kann. Artikel, die sich der Frage der Entstehung des Echoortungssystems widmen, handeln von vergleichenden Sequenzdaten zur Ermittlung von Homologien und Konvergenzen (vgl. Abschnitt „Phylogenetische Analysen“) und diskutieren nicht Mechanismen und Erklärungen ihrer Entstehungsweise (z. B. JONES & TEELING 2006).

Ein besonders überraschendes Beispiel phylogenetischer Systematik liefert die Einordnung des Echoortungssystems der Hufeisennasen (Rhinolophidae). Diese Fledermausgruppe hat das ausgefeilteste Echoortungssystem und nutzt auf geniale Weise den Doppler-Effekt (vgl. Abb. 9). Sie werden heute ausgerechnet zu den Insectivora gestellt und gehören somit zur Schwestergruppe der Megachiroptera (Pteropodidae), die kein Echoortungssystem haben, außer der Gattung *Rousettus*, die aber nicht mit dem Kehlkopf, sondern mit Zungenschnalzen Laute erzeugt.

Phylogenetische Analysen

Über mehr als ein Jahrhundert waren die Monophylie der Fledermäuse und ihre Unterteilung in Kleinfledermäuse (**Microchiroptera**) und Flughunde (**Megachiroptera**) unstrittig. Die Flughunde entsprechen im Körperbau in vielerlei Hinsicht den Kleinfledermäusen, sie sind aber meist größer und erreichen eine Flügelspannweite von bis zu 170 Zentimetern und eine Kopfrumpflänge von bis zu 40 Zentimetern. Die meisten Flughunde haben keinen oder nur einen sehr kurzen Schwanz; die Schwanzflughaut ist entsprechend nur als schmaler Streifen entlang der Hinterbeine ausgebildet. Außerdem haben die meisten Arten eine Krallen am zweiten Finger, die bei den Fledermäusen sonst fehlt. Die Gesichter der Flughunde sind einfach gebaut, ohne Nasenblätter und mit relativ kleinen Ohren. Die Schnauzen sind oft verlängert, was zu dem hundartige Aussehen und ihrem deutschen Namen geführt hat (Abb. 13). Die Flughunde besitzen bis auf wenige Ausnahmen kein Echoortungssystem. Sie ernähren sich von Früchten, Nektar oder Pollen, während die meisten anderen Fle-

dermäuse Insekten fressen. Sie können sehr gut sehen, während die Kleinfledermäuse sich besonders mit dem Echoortungssystem orientieren.

„Flying-primate-Hypothese“

In der 1980er Jahren überraschte eine Forschergruppe um den Australier PETTIGREW die Wissenschaftswelt mit der Hypothese, dass die Fledermäuse biphyletisch entstanden seien, also zweimal unabhängig, ausgehend von nichtfliegenden Säugetieren (PETTIGREW 1986; PETTIGREW et al. 1989). Zahlreiche Merkmale würden die Megachiropteren mit den Primaten enger verbinden als mit den Kleinfledermäusen. Vor allem ist die Gehirnorganisation der beiden Untergruppen sehr verschieden; die Merkmale des

Abb. 13 Flughunde.
(© Claudia Paulussen - Fotolia.com [oben]; © tagstyles.com - Fotolia.com [unten])



Gehirns der Megachiropteren gleichen dagegen denen der Primaten und Flattermakis in zahlreichen Details, während diesbezüglich die Mikrochiropteren anderen Säugetieren entsprechen. Die Autoren verweisen aber auch noch auf andere Merkmale, die die Flughunde mit den Primaten verbinden oder in denen sie sich von den Kleinfledermäusen unterscheiden: den Bau des Penis, den Bau der Flügel und der Hinterextremitäten, einige immunologische und biochemische Merkmale sowie Verhaltensmerkmale (vgl. auch PETTIGREW 1995; SIMMONS 1995, 27, 29). PETTIGREW et al. (1989, 491) präsentieren eine lange Liste von Unterschieden zwischen den Flughunden und den Kleinfledermäusen einerseits und von Gemeinsamkeiten von Flughunden und Primaten andererseits. In einer späteren Publikation stellt PETTIGREW (1995) in einer Tabelle 54 Unterschiede zusammen und bemängelt, dass diese Unterschiede von Verfechtern der Monophylie der Fledermäuse nicht gewichtet würden.

Danach wären die Primaten mit den Flattermakis und den Flughunden als monophyletisch zu betrachten („flying primates hypothesis“), während die Kleinfledermäuse konvergent entstanden wären. Diese ungewöhnliche Konvergenz der zweimaligen unabhängigen des Flugapparats nimmt PETTIGREW in Kauf und argumentiert, dass dafür Selektionsdrücke geltend gemacht werden könnten, was im Falle der speziellen Gehirnorganisation schwerer zu begründen sei.

Die „Flying-primate-Hypothese“ konnte sich jedoch nicht durchsetzen, vor allem weil die aufkommenden molekularen Untersuchungen in aller Regel eine Monophylie der Fledermäuse klar unterstützten (z. B. ADKINS & HONEYCUTT (1991); MINDELL et al. (1991); BAILEY et al. (1992); KIRSCH et al. (1995); MURPHY et al. (2001); SPRINGER et al. (2001). Aber auch viele morphologische Merkmale sprechen für die Monophylie (vgl. z. B. BAKER et al. 1991, SIMMONS et al. 1991, THEWISSEN & BABCOCK 1991) und SIMMONS et al. (1991, 240) halten es für möglich, dass die Merkmale des Gehirns, die die Großfledermäuse mit den Primaten gemeinsam haben, bei den Kleinfledermäusen auch verlorengegangen sein können.

Gegen die Aussagekraft der molekularen Befunde argumentierte PETTIGREW (1995) zunächst zwar, dass ein hoher AT-Gehalt* der DNA der Fledermäuse eine Monophylie vortäusche, und dass dieser Befund besser durch Homoplasie in Anpassung an große Stoffwechselaktivität erklärbar sei. Auch bei anderen metabolisch sehr aktiven Tieren sei der AT-Gehalt überdurchschnittlich hoch. Doch dieses Argument wurde von anderen Autoren entkräftet (VAN DEN BUSSCHE et al. 1998) und spielte mit zunehmender Anzahl von Untersuchungen letztlich in der Diskussion kaum eine Rolle mehr.

Ohne eine große Anzahl tiefgreifender Konvergenzen ist eine phylogenetische Systematik der Fledermäuse nicht möglich.

Vor wenigen Jahren erhielt die Flying-primate-Hypothese jedoch erneut Unterstützung durch eine neurologische Studie (MASEKO et al. 2007). Merkmale des Nervensystems, die nicht mit der Echoortung und dem Flugapparat zusammenhängen, verbinden die Flughunde erneut mit den Primaten und nicht mit den Kleinfledermäusen. Wie auch immer die Merkmalskonstellationen bewertet werden: Ohne eine große Anzahl tiefgreifender Konvergenzen ist eine phylogenetische Systematik der Fledermäuse nicht möglich.

Neue Überraschung: Konvergenz der Echoortung?

Ein Großteil der molekularen Analysen führte aber zu einer anderen überraschenden Wendung: Die Kleinfledermäuse erwiesen sich als paraphyletisch, d. h. sie können nicht auf einen gemeinsamen Vorläufer zurückgeführt werden. Stattdessen gruppieren einige Kleinfledermausfamilien mit den Flughunden. Für diesen Zweig wurde das Taxon **Yinpterochiroptera** eingeführt. Die verbleibenden Kleinfledermäuse werden als **Yangochiroptera** klassifiziert (vgl. Tab. 1; vgl. TEELING et al. 2000; TEELING et al. 2005; SPRINGER et al. 2001). HUTCHEON & KIRSCH (2006) schlugen eine weitere Änderung des Systems der Fledermäuse vor: Sie unterteilen die Fledermäuse in die Unterordnungen **Vespertilioniformes** (Emballonuridae, Nycteridae, Yangochiroptera) und **Pteropodiformes** (Craseonycteridae, Hipposideridae, Megadermatidae, Rhinolophidae, Rhinopomatidae und Pteropodidae).

Die neuen Klassifikationen haben zur Folge, dass entweder eine zweimalige unabhängige Entstehung des Echoortungssystems angenommen werden muss oder dass die Flughunde die Fähigkeit zur Echoortung *verloren* haben (SPRINGER et al. 2001; EICK et al. 2005; JONES & HOLDERIED 2007; SIMMONS 2005; TEELING et al. 2000; TEELING et al. 2005; TEELING 2009). Beide Möglichkeiten sind mit großen evolutionstheoretischen Problemen verbunden: Beim Echoortungssystem handelt es sich um ein ungewöhnlich komplexes Merkmal, dessen mehrmalige evolutive Entstehung mit vielfach ähnlichen Details noch schwerer verstehbar wäre als es eine einmalige Entstehung ohnehin schon ist. Aber auch ein sekundärer Verlust ist problematisch. Es ist nicht nachvollziehbar, dass eine derartig nützliche Fähigkeit verloren gehen sollte (RAYNER 1991, 184). Dazu kommt, dass wie bereits erwähnt die Megachiropteren-Gattung *Rousettus* zur Echo-

ortung mit Hilfe von Zungenschnalzen befähigt ist. Wäre die laryngeale Echoortung also verloren gegangen, müsste man annehmen, dass die Echoortung danach mit anderer Technik erneut erworben wurde. Als Rückbildungsstadium kommt das Echoortungssystem von *Rousettus* kaum in Frage, da diese Gattung unter den Megachiropteren zu den abgeleiteten Formen gehört (SPRINGER et al. 2001, 6246; JONES & TEELING 2006). Es gibt keinen Konsens darüber, welches der beiden Szenarien aus evolutionstheoretischer Sicht das wahrscheinlichere ist (LI et al. 2008, 13959).

Die neuen Erkenntnisse aus den molekularen Analysen haben weitere evolutionstheoretisch eher problematische Konsequenzen. Die früher angenommene enge phylogenetische Verbindung der Fledermäuse mit den Dermoptera (Flattermakis, Riesengleiter), also gleitenden Säugetieren (als **Volitantia** zusammengefasst; vgl. Tab. 2) kann nicht mehr aufrechterhalten werden. Während nach morphologischen Merkmalen die Fledermäuse bis gegen Ende des 20. Jahrhunderts zusammen mit den Dermoptera, Primaten und den Scandentia (Spitzhörnchen) sowie ausgestorbenen Gruppen zu den **Archonta** gestellt wurden, passen sie nach molekularen Daten zu den **Laurasiatheria**, zu denen Carnivoren, Schuppentiere, Cetartiodactyla (Paarhufer und Wale), Insektenfresser und Paarhufer gehören (SPRINGER et al. 2001, 6421).¹ Das wiederum hat zur Folge, dass zahlreiche Merkmale, die früher als homolog eingestuft wurden und entsprechende Verwandtschaftsbeziehungen zu den Archonta begründeten, nun als konvergent betrachtet werden müssen. Einmal mehr zeigt sich:

1. Morphologische und molekulare Daten können weit auseinandergehende Verwandtschaftsverhältnisse nahelegen und passen nicht ohne Weiteres zusammen. So stellen EICK et al. (2005, 1869) Ungleichheit („disparity“) zwischen molekularen und nichtmolekularen Phylogenien fest, und JONES & TEELING (2006, 149) schreiben von „radikal verschiedenen“ Verwandtschaftsverhältnissen (vgl. Abb. 14).

2. Die Homologie von Merkmalen (also ihre „Qualität“ als „Verwandtschaftsanzeiger“) ist nicht objektiv bestimmbar. Denn sonst könnte die Deutung von Merkmalen als Homologien nicht einfach in die Deutung als Konvergenzen umgewandelt werden. Auch die Unterscheidung zwischen „ursprünglich“ und „abgeleitet“ ist fragwürdig, wie TEELING et al. (2002, 1435) am Beispiel des Sehsinns feststellen: „In particular, the placement of bats in Laurasiatheria rather than Archonta may affect the polarity of characters associated with vision. The well developed visual system in pteropodids, for example, is derived relative to most other laurasiatherians; in

Ordnung Chiroptera - Fledermäuse

Unterordnung Megachiroptera - Flughunde

Familie Pteropodidae - Flughunde

Unterordnung Microchiroptera - Kleinfledermäuse

Infraordnung Yinochiroptera

Familie Craseonycteridae - Hummelfledermäuse

Familie Rhinopomatidae - Mausschwanzfledermäuse

Familie Megadermatidae - Großblattnasen

Familie Rhinolophidae - Hufeisennasen

Familie Hipposideridae - Rundblattnasen

Yinptero-
chiroptera

Infraordnung Yangochiroptera

Familie Emballonuridae - Glattnasen-Freischwänze

Familie Nycteridae - Schlitznasen

Familie Mystacinidae - Neuseelandfledermäuse

Familie Noctilionidae - Hasenmäuler

Familie Mormoopidae - Kinnblattfledermäuse

Familie Phyllostomidae - Blattnasen

Familie Molossidae - Bulldoggfledermäuse

Familie Vespertilionidae - Glattnasen

Familie Myzopodidae - Haftscheibenfledermäuse

Familie Thyropteridae - Amerikan. Haftscheibenfledermäuse

Familie Furipteridae - Stummeldaunen

Familie Natalidae - Trichterohren

contrast, the pteropodid visual system is primitive among bats if Archonta is monophyletic“ (TEELING et al. 2002, 1435).

Konvergenzen und Selektionsdrücke

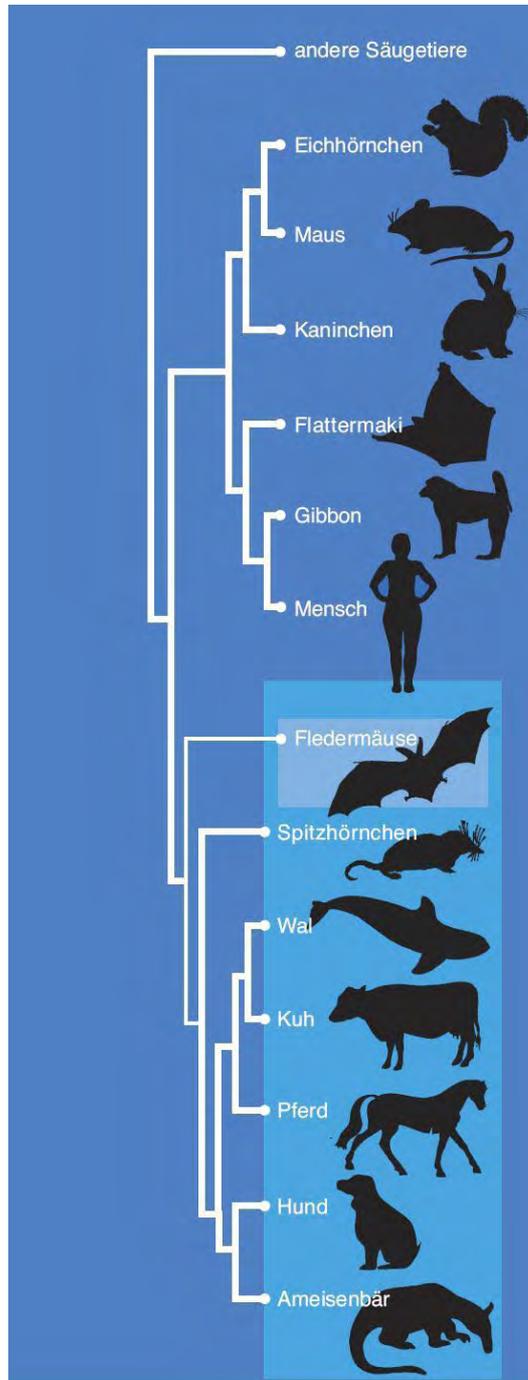
Die Konvergenzproblematik wurde verschiedentlich bereits kommentiert. Hier soll dieses Thema noch einmal kurz zusammenfassend diskutiert werden.

Evolutionstheoretisch war erwartet worden, dass ein derartig komplexes Merkmal wie die Echoortung ein sicherer Hinweis auf gemeinsame Vorfahren ist (Homologie-Argument) und es nur einmal bei den Fledermäusen entstanden sein sollte (SIMMONS 2005, 527). Nach dem derzeitigen Kenntnisstand muss aber entweder eine mindestens zweimalige unabhängige Entstehung der Echoortung angenommen werden oder aber dessen Verlust bei den Megachiropteren. Angesichts dieser überaus komplexen Fähigkeit, zu der vermutlich viele hundert Gene beitragen (LI et al. 2008, 13962), wäre eine zweimalige unabhängige Entstehung sehr unwahrscheinlich. Aber auch der Verlust dieser Fähigkeit ist sehr problematisch, da mit dieser Fähigkeit über 20 verschiedene anatomische Spezialisierungen gekoppelt sind, die bei den Megachiropteren nicht vorhanden sind und allesamt verlorengegangen sein müssten (SIMMONS 2005, 527).

Die Verteilung der Echoortung kann folglich nicht als Wegweiser für stammesgeschichtliche Zusammenhänge dienen, sondern folgt anderen Kriterien. Das gilt nicht nur für die Fähigkeit der Echoortung an sich, sondern auch für die ver-

Tab. 1 Heutige Familien der Fledermäuse. Aufgrund zahlreicher molekularer Daten werden die beiden „klassischen“ Unterordnungen aufgelöst und die Familien in Yinpterochiroptera (Megachiroptera + Yinochiroptera) und Yangochiroptera unterteilt. Die Kleinfledermäuse (Microchiroptera) werden also getrennt. Es gibt teilweise bei verschiedenen Autoren Unterschiede in der Zuordnung der Familien. Einige Autoren plädieren dafür, die beiden Gruppen als Pteropodiformes und Vespertilioniformes zu benennen. (Nach SIMMONS 1998, GUNNELL & SIMMONS 2005, SPRINGER et al. 2001, TEELING et al. 2002, JONES & TEELING 2006 und HUTCHESON & KIRSCH 2006).

Abb. 14 Heutige phylogenetische Position der Fledermäuse. Die frühere Gruppierung mit den Flattermäusen kann aufgrund molekularer Unterschiede nicht mehr aufrechterhalten werden. Somit müssen viele gemeinsame Merkmale, die früher als homolog (und damit als abstammungsbedingt) gewertet wurden, als zweifach unabhängig entstanden angenommen werden (Konvergenz). Näheres im Text. (Nach SIMMONS 2008)



schiedenen Ruf-Designs (vgl. Abschnitt „Entstehung der Echoortung“). Dazu einige Beispiele: Nach EICK et al. (2005, 1869) ist die Verteilung verschiedener Echoortungsmodi „hochgradig konvergent“. Das gilt für drei Merkmale des bei der Echoortung eingesetzten Rufs: 1. „High-duty cycle“ (d. h. über 80% eines Rufzyklus besteht aus Rufen) oder „low-duty cycle“ (weniger als 20% eines Rufzyklus besteht aus Rufen), 2. hohe Intensität oder geringe Intensität des Aussendens des Rufs, 3. Aussendung über das Maul oder die Nase. Die high-duty cycle-Echoortung als die ausgeklügelteste Form (mit Kompensation des Doppler-Effekts) ist mindestens zweimal unabhängig entstanden, nämlich mindestens einmal bei den Pteropodiformes und einmal in den Vespertilioniformes (JONES & HOLDERIED

2007, 909; EICK et al. 2005, 1879; JONES & TEE-LING 2006, 149). Echoortung mit geringer Intensität ist nach EICK et al. (2005, 1879) mindestens sechsmal unabhängig entstanden, vermutlich von Vorläufern, die ihre Laute mit hoher Intensität abgegeben haben. Die Abgabe der Laute durch die Nase soll diesen Autoren zufolge mindestens dreimal unabhängig entstanden sein.

Auch bei anderen Merkmalen muss verbreitet konvergente Entstehung angenommen werden. Beispielsweise müssen innerhalb der Pteropodidae (Flughunde) anatomische Spezialisierungen für Pollen- und Nektar-Ernährung bis zu fünfmal entstanden oder wieder verlorengegangen sein (KIRSCH et al. 1995, 396). EICK et al. (2005, 1869) bewerteten 195 morphologische Merkmale im Licht ihrer Kern-DNA-Phylogenie. Außer 24 Merkmalen waren alle homoplastisch verteilt, d. h. es müssen Konvergenzen oder Rückbildungen angenommen werden.

Das verbreitete Auftreten von Konvergenzen, insbesondere bei den unterschiedlichen Designs der Echoortung bedeutet, dass die Merkmalsverteilung ein Nachzeichnen der Phylogenie nicht erlaubt, wie von einigen Autoren ausdrücklich festgestellt wird. Stattdessen wird auf starke Selektionsdrücke verwiesen, die das „phylogenetische Signal“ übertönen (JONES & TEE-LING 2006, 149). Der Hinweis auf starke Selektionsdrücke fungiert hier aber nur als Platzhalter für Nichtwissen. Denn nachweisbar bzw. nachvollziehbar ist nur eine ökologische Anpassung der verschiedenen Echoortungs-Designs an die Lebensumgebung und die Beutetiere. Der Weg ihrer Entstehung ist unbekannt. Selektionsdrücke an sich können keine neuen Designs erzeugen; der Selektion werden ohne nähere Begründung gleichsam schöpferische Fähigkeiten zugesprochen.

Schließlich gibt es auch eine große Zahl von Konvergenzen über die Fledermäuse hinaus. Die von PETTIGREW (1986; 1995) und PETTIGREW et al. (1989) zusammengestellten Gemeinsamkeiten zwischen Megachiropteren und Primaten, die die „Flying-Primate-Hypothese“ unterstützen, müssen als Konvergenzen interpretiert werden, wenn die Fledermäuse, wie durch zahlreiche genetische Studien begründet, monophyletisch sind. Andernfalls müssten zahlreiche Merkmale des Flugapparats konvergent entstanden sein. SPEAKMAN (2001, 122) bemerkt dazu: „Wenn Konvergenz der Flügelstrukturen der Mega- und Mikrochiropteren unglaublich erscheinen, ist das kaum weniger der Fall bei den vorgeschlagenen Konvergenzen der Gehirnstrukturen bei Megachiropteren und Primaten. Und bevor die genetischen Ähnlichkeiten erforscht wurden, schrieb RAYNER (1991, 185) noch: „So numerous and so close are the similarities between megabats and

primates that a close evolutionary relationship between the two groups seems inescapable“ (185).

Was ist eine Erklärung?

Es gibt eine Tendenz, interessante Entdeckungen überzubewerten. Man kann das beispielhaft an der Bewertung und Einordnung der Entdeckung der bisher bekannten genetischen Grundlagen der Flügelausbildung sehen. So schreiben SEARS et al. (2006, 6585): „Durch die Verknüpfung einer einfachen Veränderung in einem einzigen Entwicklungspfad mit dramatisch verschiedenen Morphologien bieten wir eine mögliche Erklärung, wie Fledermäuse einen aktiven Flug entwickeln konnten ...“ Im Abschnitt „Entstehung des Flugapparats“ wurde jedoch bereits auf folgende beiden Punkte hingewiesen:

1. Es ist nur ein *sehr kleiner* Teil der genetischen Grundlagen der *Ontogenese* der Flügel bekannt.
2. Selbst mit einer besseren Aufklärung der Faktoren der *ontogenetischen* Entwicklung könnte damit noch keine Aussage über die *Phylogenese* und ihre Mechanismen gemacht werden.

Anders als in manchen populären Darstellungen, wo in einem Fall sogar von einer Aufklärung der *Mechanismen* der Flügelentstehung in der Evolution die Rede ist, sind die Autoren der Originalarbeiten deutlich vorsichtiger. Es wurde bereits SEARS (2008, 10) zitiert, dass die Änderung des *BMP*-Signalwegs „nicht notwendigerweise der einzige“ Mechanismus sei und dass diese Änderung (nur) *eine Rolle spiele*. SEARS et al. (2006, 6581) schreiben, dass ihre Resultate darauf hindeuten, dass eine Verstärkung des *BMP*-Signalwegs *eine der hauptsächlichsten Faktoren* bei der ontogenetischen Verlängerung der Vorderextremitäten der Fledermäuse und ebenso *möglicherweise* ein Schlüsselmechanismus in der Verlängerung im Laufe der Evolution sei. SEARS (2008, 8) meint, die Kenntnis der Mechanismen der Verlängerung „haben das *Potential*, zu einem besseren Verständnis der Schritte zu *führen*, die zur Evolution des aktiven Flugs geführt haben“ (SEARS 2008, 8; Hervorhebungen nicht im Original). Ähnlich werten sie Änderungen in der Expression der *Hox*-Gene in der Fledermausextremität im Vergleich zur Situation bei der Maus: Sie *könnten* zu Änderungen des Skelettbaus *beitragen* (SEARS 2008, 11).

Aber auch diese vorsichtigeren Formulierungen können nicht darüber hinwegtäuschen, dass Schritte zur Aufklärung der *Ontogenese* noch keine Schritte zur Aufklärung der *Mechanismen* und des *Verlaufs der Phylogenese* sind. Denn zum einen kann nicht davon ausgegangen werden, dass die hypothetische *Phylogenese* nach demselben Modus verläuft wie die *Ontogenese* – im

Einige Details zu den ungeklärten Verwandtschaftsverhältnissen

Aufgrund vieler morphologischer und molekularer Studien ist die Monophylie der Fledermäuse heute unbestritten, aber es besteht beträchtliche Unsicherheit bezüglich der Verwandtschaft mit anderen Säugetierordnungen (GUNNELL & SIMMONS 2005, 210). Unterschiedliche Datensätze sprechen für verschiedene Schwestergruppen-Verhältnisse zwischen Fledermäusen und anderen Säugetieren, ein Konsens konnte nicht erreicht werden. Aufgrund morphologischer Daten gehören die Fledermäuse zu den **Archonta** (zusammen mit Flattermakis, den Primaten und den Spitzhörnchen); nach manchen Studien sind die Fledermäuse und die Flattermakis Schwestergruppen (als **Volitantia** zusammengefasst). Molekulare Daten aus über zwei Dutzend Studien sprechen jedoch deutlich gegen diese Verwandtschaftsbeziehungen (GUNNELL & SIMMONS 2005, 210). Vielmehr müssen die Fledermäuse zu dem **Laurasiatheria** gestellt werden und in dieser Gruppe entweder als Schwestergruppe oder basales Mitglied der Cetferungulatae oder als Schwestergruppe der Insektenfresser (Eulipotyphla) (vgl. Tab. 2).

Dazu einige Zitate:

„There remains considerable uncertainty in both subordinal and superfamily classifications within bats, where both morphological and molecular data conflict, and different molecular data sets provide varying support“ (TEELING et al. 2005, 581).

„Within Chiroptera, morphology supports the monophyly of living microbats, all of which possess complex laryngeal echolocation systems. Recent DNA studies disagree with morphology and suggest that microbats are paraphyletic, with megadermatid (*Macroderma*, *Megaderma*) and rhinolophid (*Rhinolophus*, *Hipposideros*) representatives of the superfamily Rhinolophoidea associating with megabats instead of with other microbats; The name Yinpterochiroptera is suggested for this clade (...). This result is ostensibly contradicted by other molecular studies. Murphy *et al.* included a nycterid (*Nycteris*) rhinolophoid in their study and found robust support for microbat monophyly. Liu *et al.* recovered microbat paraphyly in their molecular supertree, but with emballonurids rather than rhinolophoids as the sister-taxon to megabats“ (TEELING et al. 2002, 1431).

„Morphological evidence does not agree with molecular evidence. Nevertheless, the Yinpterochiroptera hypothesis is not without support from morphology“ (TEELING et al. 2002, 1435).

Gegenteil: Es ist eher anzunehmen, dass das wegen ganz anderer Rahmenbedingungen nicht der Fall ist. Dies führt in die grundsätzliche Frage nach dem Zusammenhang von *Ontogenese* und *Phylogenese*, die an dieser Stelle nicht aufgerollt werden soll.

Zum anderen muss über mögliche *Mechanismen* gesondert Rechenschaft abgegeben werden. Es genügt nicht, einfach nur *beschreibend* Änderungen in der Regulation von Genen zu konstatieren.

Dass mehr und mehr genetische Korrelate phänotypischer Unterschiede zwischen verschiedenen Arten oder höheren Taxa entdeckt werden, erweitert unsere Kenntnisse über die Zusammenhänge von Genotyp und Phänotyp, nicht mehr und nicht weniger. Dass es diese Korrelate gibt, ist selbstverständlich, und die Entdeckung einzelner für eine Fähigkeit notwendiger Gene sagt an sich noch nichts über deren Evolution aus.

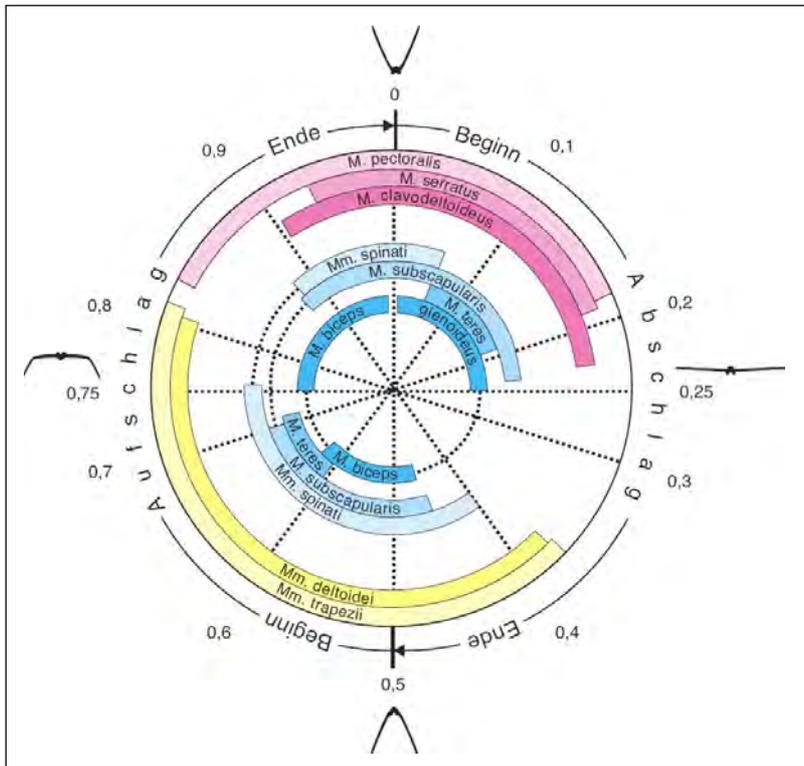


Abb. 15 Aktivitätsphasen (verschieden gefärbte Balken) der Flugschlagmuskeln während eines Schlagzyklus bei langsamem Flug. rot: Abschlagmuskeln, gelb: Ausschlagmuskeln, blau: Bifunktionale Muskeln, die auch die Flügelstellung kontrollieren (Nach NEUWEILER 1993)

Exploratives Verhalten als Erklärung?

Die Aufdeckung einzelner für die Entwicklung von Organsystemen notwendiger Gene ist für eine phylogenetische Erklärung aus einem weiteren Grund nicht zielführend: Wie gezeigt werden für einen funktionierenden Flugapparat nicht nur die Flughaut und verlängerte Fingerknochen, sondern noch zahlreiche weitere Bestandteile und passende Eigenschaften benötigt, die mindestens zu einem größeren Teil *Hand in Hand* verändert oder gar neu erworben werden müssen. In diesem Zusammenhang wird manchmal in Anlehnung an KIRSCHNER & GERHART (2005) argumentiert, dass mit der Verlängerung der Flughaut und der Fingerknochen aufgrund des explorativen Verhaltens von Geweben gleichsam automatisch auch Muskelgewebe, Nervenstränge und Blutgefäße sich zugleich und passend verändern würden.

Exploratives („erforschendes“, auf Signale antwortendes) Verhalten von Gewebe ist in der Tat aus der Ontogenese bekannt. Gemeint sind Mechanismen, welche Variation erzeugen, die weitgehend zufällig und sehr wenig determiniert sind, die aber durch äußere Signale in bestimmte Richtungen gesteuert werden (KIRSCHNER & GERHART 2005, 144f.). Explorative Systeme sind „antwortend“, d. h. sie reagieren auf äußere Signale. Als Beispiele besprechen die Autoren u. a. das Wachstum des Zellskeletts, das Muskelwachstum, das Nervensystem und die Bildung des Blutgefäßsystems. So kann sich das Nervensystem mit wenigen Regeln selbst konstruieren. Das Wachstum erfolgt gemäß weniger Regeln; die genaue Ausprägung wird durch Randbedin-

gungen gesteuert. Sind die Randbedingungen verschieden, resultiert ein anderes Ergebnis des Wachstums. KIRSCHNER & GERHART (2005) spekulieren nun, dass durch Abwandlung der Rahmenbedingungen, in denen das explorative Verhalten von Gewebewachstum verläuft, Evolution kanalisiert voranschreiten könne und die Entstehung von Neuem in der Evolution erleichtert werde. Man könnte sagen: Die Variabilität und Selektion explorativer Prozesse in der Ontogenese werden in der Phylogenese „kopiert“. Die Idee ist beispielsweise, dass ein veränderter Knochenbau automatisch auch Veränderungen der explorativ wachsenden Muskeln, Nerven und Blutgefäße zur Folge hat, so dass eine synorganisierte Evolution ablaufen könnte.

Doch dieser Ansatz bringt keine Lösung für die Frage nach der evolutiven Entstehung des Flugapparats der Fledermäuse und zwar schon aus dem einfachen Grund, dass viele Teile dieses Apparats Eigenschaften aufweisen, die mit explorativem Verhalten gar nicht in Verbindung gebracht werden können, etwa die Elastizität der Fingerknochen, ihr spezieller Bau, die Elastizität der Flughaut, die Flughäute außerhalb des Fingerbereichs und vieles mehr. Einige Muskeln der Flughaut kommen nur bei den Fledermäusen vor, sie sorgen dafür, dass „die elastische Flughaut über dem ausgestreckten Tragflächengerüst gespannt bleibt“ (NEUWEILER 1993, 9). Diese Muskeln mussten gleichsam neu erfunden werden und ihre Entstehung ist in keiner Weise durch exploratives Verhalten erklärbar. Insgesamt sind 17 Muskeln an der Flügelbewegung beteiligt, von denen die meisten für die Kontrolle der Flügelstellung benötigt werden (NEUWEILER 1993, 11; Abb. 15). „Armelenke und Handwurzel sind ebenfalls an die Erfordernisse des Fliegens angepaßt“ und auch das Schulterblatt ist in die Flügelbewegungen einbezogen (NEUWEILER 1993, 9). Alle diese und weitere Konstruktionsdetails haben mit explorativem Verhalten nichts zu tun.

Explorative Wachstumsvorgänge könnten vielleicht einige Randdetails evolutiver Abwandlungen (leichter) verständlich machen, die entscheidende Frage ist aber: Wie werden neue Muskelstränge, neue Ansatzstellen usw. geschaffen? Das explorative Verhalten erscheint eher als vorgeplantes Verhalten, das den Lebewesen die nötige Flexibilität während der Ontogenese verleiht. Dass es evolutiv nutzbar sein könnte, ist nur eine vage Hoffnung.²

Kopplung Flug und Echoortung

Ein weiterer Aspekt ist wichtig: Die Echoortung und der Flug sind physiologisch (biomechanisch) miteinander gekoppelt. Fledermäuse geben ihre Laute ab, wenn im Flug der Brustmuskel am stärksten beansprucht wird und der Brustkorb

zusammengedrückt ist (RAYNER 1991, 173). Beim kräftigen Ausatmen während des Flugs kann am energieeffizientesten ein Ruf mit maximaler Energie ausgestoßen werden. Ein genügend lauter Ruf scheint nur möglich zu sein, wenn das Tier seine Flügel bewegt (RAYNER 1991, 174/176). Ebenfalls gleichzeitig müssen die Tiere in der Lage sein, während des Flugs die via Echoortung eingehenden Informationen über mutmaßliche Beute zu interpretieren, um blitzschnell zu entscheiden, ob es sich lohnt, die Beute zu fangen. Flug, Echoortung und Jagdverhalten sind also gekoppelt (RAYNER 1991, 181). Das muss bei allen Überlegungen zur Entstehung von Flug und Echoortung bei Fledermäusen bedacht werden. RAYNER (1991, 174) mahnt, dass nahezu jede Facette der Anpassung der Kleinfledermäuse mit Flug und Echoortung zusammenhängt, weshalb Untersuchungen dieser Anpassungen einen großen Bereich der gesamten Biologie der Fledermäuse berücksichtigen müsse. Der Forscher müsse sich jederzeit bewusst sein, dass es möglicherweise verborgene Begleiterscheinungen des untersuchten Systems gibt und sich vor Vereinfachungen hüten.

Wieviele Gene sind beteiligt?

Schließlich ist noch zu bedenken, dass es mittlerweile eine Reihe von Studien gibt, die zeigen, dass an der Entwicklung und für die Funktion von Organsystemen eine sehr große Anzahl von Genen notwendig ist. Beispielhaft sei eine Arbeit von SCHNORRER et al. (2010) erwähnt, durch die gezeigt wurde, dass 2785 Gene für die Muskelentwicklung und Muskelfunktion beim Insektenflug benötigt werden. Es ist kaum anzunehmen, dass die Situation bei den Fledermäusen sehr viel anders ist.³ Auch vor diesem Hintergrund erweisen sich einfache Vorstellungen über große funktionale (!) Veränderungen infolge kleiner Änderungen im Erbgut als vollkommen unrealistisch.

Ohne eine sehr viel genauere Kenntnis der molekulargenetischen und ontogenetischen Grundlagen des Flugapparats können keine seriösen phylogenetischen Hypothesen entwickelt werden. Das bisher vorhandene Wissen genügt jedoch um zu begründen, dass alle verfügbaren evolutionstheoretischen Ansätze sich bis heute als höchst spekulativ, unplausibel und widersprüchlich erwiesen haben.

Dank

Dr. Henrik ULLRICH und Dr. Sven NAMSOR danke ich für wertvolle Hinweise.

Anmerkungen

¹ Eine enge phylogenetische Beziehung zwischen den Dermoptera und den Fledermäusen hätte zudem bedeutet, dass die Flughunde primitiv innerhalb der Fle-

dermäuse sein müssten. Das aber passt nicht zum Fossilbericht, denn die ältesten Fledermäuse sind Kleinfledermäuse. „If Dermoptera and Chiroptera share a most recent common ancestor, the megabat condition must be primitive within Chiroptera. However, this is not apparent from the fossil record. The oldest known bat fossil (50 million years old), *Icaronycteris index*, is a microbat“ (TEELING et al. 2002, 1435).

- ² Dass die Autoren hierzu mehr versprechen als sie halten können, meinen auch die Rezensenten CHARLESWORTH und ERWIN: „Kirschner and Gerhart do not present any detailed examples of how the properties of developmental systems have actually contributed to the evolution of a major evolutionary novelty“ (CHARLESWORTH 2005). „But with its sometimes troubling limitations, the book falls short of the major new theory that the authors promise in their introduction“ (ERWIN 2005).
- ³ Da viele der bei *Drosophila* nachgewiesenen Gene auch beim Menschen vorkommen und dort wahrscheinlich ebenfalls für eine normale Muskelfunktion benötigt werden, könnte die Studie auch Bedeutung für das Verständnis der Genfunktionen der Muskulatur von Wirbeltieren haben und Einsichten für die Behandlung von Muskelerkrankungen ermöglichen.

Literatur

- ADKINS RM & HONEYCUTT RL (1991) Molecular phylogeny of the superorder Archonta. Proc. Natl. Acad. Sci. 88, 10317-10321.
- BAILEY WJ, SLIGHTOM JL & GOODMAN M (1992) Rejection of the „Flying Primate“ hypothesis by phylogenetic evidence from the e-globin gene. Science 256, 86-89.
- BAKER RJ, NOVACEK MJ & SIMMONS NB (1991) On the monophyly of bats. Syst. Zool. 40, 216-231.
- CHARLESWORTH B (2005) On the origins of novelty and variation. Science 310, 1619-1620.
- DENZINGER A, KALKO EKV & JONES G (2004) Ecological and evolutionary aspects of echolocation in bats. In: Thomas JA, Moss CF & Vater M (eds) Echolocation in bats and dolphins. Chicago and London, S. 311-326.
- DIETZ C, VON HELVERSEN O & NILL D (2007) Handbuch der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas, Stuttgart.
- EICK GN, JACOBS DS & MATTHEE CA (2005) A Nuclear DNA Phylogenetic Perspective on the Evolution of Echolocation and Historical Biogeography of Extant Bats (Chiroptera). Mol. Biol. Evol. 22, 1869-1886.
- EISENTRAUT M (1968a) Die Fledertiere. In: GRZIMEK B et al. (Hg.) Grzimeks Tierleben. Band 11 Säugetiere 2. Zürich, S. 89-191.
- EISENTRAUT M (1968b) Die Fledermäuse. In: GRZIMEK B et al. (Hg.) Grzimeks Tierleben. Band 11 Säugetiere 2. Zürich, S. 120-161.
- ERWIN D (2005) A variable look at evolution. Cell 123, 177-179.
- GUNNELL GF & SIMMONS NB (2005) Fossil Evidence and the Origin of Bats. J. Mammal. Evol. 12, 209-246.
- HABERSETZER J, SIMMONS N, SEYMOUR K, GUNNELL G & SCHLOSSER-STURM E (2008) Die Evolution des Fluges und der Echoortung. Biol. in uns. Zeit 38, 246-254.
- HUTCHEON JM & KIRSCH JAW (2006) A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. Acta Chiropterologica 8, 1-10.
- JONES KE, BININDA-EMONDS ORP & GITTLEMAN JL (2005) Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. Evolution 59, 2243-2255.

- JONES G & HOLDERIED MW (2007) Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B* *274*, 905-912.
- JONES G & TEELING EC (2006) The evolution of echolocation in bats. *Trends Ecol. Evol.* *21*, 149-156.
- JUNKER R (2011) Der Ursprung der Fledermäuse. Teil 1: Fossilien und der Flugapparat. *Stud. Int. J.* *18*, 17-25.
- KIRSCH JAW, FLANNERY TF, SPRINGER MS & LAPOINTE FJ (1995) Phylogeny of the Pteropodidae (Mammalia: Chiroptera) Based on DNA Hybridisation, with Evidence for Bat Monophyly. *Aust. J. Zool.* *43*, 395-428.
- KISCHNER MW & GERHART JC (2005) The plausibility of life. Resolving Darwin's dilemma. New Haven and London.
- KRAPP F (Hg, 2004) *Handbuch der Säugetiere Europa. Band 4, Teil II: Chiroptera II.* Wiebelsheim.
- LI G, WANG J, ROSSITER SJ, JONES G & ZHANG S (2007) Accelerated FoxP2 Evolution in Echolocating Bats. *Plos One* *2*(9): e900. doi:10.1371/journal.pone.0000900
- LI G, WANG J, ROSSITER SJ, JONES G, COTTON JA, ZHANG S (2008) The hearing gene *Prestin* reunites echolocating bats. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *105*, 13959-13964.
- LI Y, LIU Z, SHI P & ZHANG J (2010) The hearing gene *Prestin* unites echolocating bats and whales. *Curr. Biol.* *20*, R55-R56.
- LIU Y, COTTON JA, SHEN B, HAN X, ROSSITER SJ & ZHANG S (2010) Convergent sequence evolution between echolocating bats and dolphins. *Curr. Biol.* *20*, R53-R54.
- MASEKO BC, BOURNE JA & MANGER PR (2007) Distribution and morphology of cholinergic, putative catecholaminergic and serotonergic neurons in the brain of the Egyptian rousette flying fox, *Rousettus aegyptiacus*. *J. Chem. Neuroanat.* *34*, 108-127.
- MINDELL DP, DICK CW & BAKER RJ (1991) Phylogenetic relationships among megabats, microbats, and primates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *88*, 10322-10326.
- MURPHY WJ, ELZIRIK E, JOHNSON WE, ZHANG YO, RYDER OA & O'BRIEN SJ (2001) Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* *409*, 614-618.
- NEUWEILER G (1993) *Biologie der Fledermäuse.* Stuttgart.
- NEUWEILER G (2003) Evolutionary aspects of bat echolocation. *J. Comp. Physiol. A* *189*, 245-256.
- PETTIGREW JD (1986) Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science* *231*, 1304-1306.
- PETTIGREW JD (1995) Flying primates: crashed, or crashed through? *Symp. zool. Soc. Lond.* *67*, 3-26.
- PETTIGREW JD, JAMIESON BGM, ROBSON SK, HALL LS, McANALLY KI & COOPER HM (1989) Phylogenetic Relations Between Microbats, Megabats and Primates (Mammalia: Chiroptera and Primates) *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* *325*, 489-559.
- RAYNER JMV (1991) Complexity and a Coupled System: Flight, Echolocation and Evolution in Bats. In: SCHMIDT-KITTLER N & VOGEL K (eds) *Constructional Morphology and Evolution.* Berlin, Heidelberg, New York, S. 173-191.
- SCHNORRER F, SCHÖNBAUER C, LANGER CCH, DIETZL G, NOVATSKOVA M, SCHERNHUBER K, FELLNER, ANNA AZARYAN M, RADOLF M, STARK A, KELEMAN K & DICKSON BJ (2010) Systematic genetic analysis of muscle morphogenesis and function in *Drosophila*. *Nature* *464*, 287-291.
- SCHULLER G & MOSS CF (2004) Vocal control and acoustically guided behavior in bats. In: THOMAS JA, MOSS CF & VATER M (eds) *Echolocation in bats and dolphins.* Chicago and London, S. 3-16.
- SEARS KE (2008) Molecular Determinants of Bat Wing. *Cells Tissues Organs* *187*, 6-12.
- SEARS KE, BEHRINGER RR, RASWEILER JJ & NISWANDER LA (2006) Development of bat flight: Morphologic and molecular evolution of bat wing digits. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *102*, 6581-6586.
- SIMMONS NB (1995) Bat relationships and the origin of flight. *Symp. zool. Soc. Lond.* *67*, 27-43.
- SIMMONS NB (2005) An Eocene big bang for bats. *Science* *307*, 527-528.
- SIMMONS NB (2008) Taking Wing. *Sci. Am.* *12/2008*, 96-103.
- SIMMONS NB, NOVACEK MJ & BAKER RJ (1991) Approaches, methods, and the future of the chiropteran monophyly controversy: A reply to J. D. Pettigrew. *Syst. Zool.* *40*, 239-243.
- SIMMONS NB & GEISLER JH (1998) Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archeonycteris*, *Hassianycteris* and *Palaechiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in microchiroptera. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. NY* *235*, 1-182.
- SIMMONS NB, SEYMOUR KL, HABERSETZER J & GUNNELL GF (2008). Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature* *451*, 818-822.
- SIMMONS NB, SEYMOUR KL, HABERSETZER J & GUNNELL GF (2010) Inferring echolocation in ancient bats. *Nature* *466*, E 8-9.
- SMITH T, RANA RS, MISSIAEN P, ROSE KD SAHNI A, SINGH H & SINGH L (2007) High bat (Chiroptera) diversity in the Early Eocene of India. *Naturwissenschaften* *94*, 1003-1009.
- SPEAKMAN JR (2001) The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark. *Mammal Rev.* *31*, 111-130.
- SPRINGER MS, TEELING EC, MADSEN O, STANHOPE MJ & DE JONG WW (2001) Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *98*, 6241-6246.
- TEELING EC (2009) Hear, hear: the convergent evolution of echolocation in bats? *Trends Ecol. Evol.* *24*, 351-354.
- TEELING EC, SCALLY M, KAO DJ, ROMAGNOLI ML, SPRINGER MS & STANHOPE MJ (2000) Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. *Nature* *403*, 188-192.
- TEELING EC, MADSEN O, VAN DEN BUSSCHE RA, DE JONG WW, STANHOPE MJ & SPRINGER MS (2002) Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbats. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *99*, 1431-1436.
- TEELING EC, SPRINGER MS, MADSEN O, BATES P, O'BRIEN SJ & MURPHY WJ (2005) A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science* *307*, 580-584.
- THEWISSEN JGM & BABCOCK SK (1991) Distinctive cranial and cervical innervation of wing muscles: new evidence for bat monophyly. *Science* *251*, 934-936.
- VAN DEN BUSSCHE RA, BAKER RJ, HUELSENBECK JP & HILLIS DM (1998) Base Compositional Bias and Phylogenetic Analyses: A Test of the „Flying DNA“ Hypothesis. *Mol. Phyl. Evol.* *13*, 408-416.
- VESELKA N, McERLAIN DD et al. (2010) A bony connection signals laryngeal echolocation in bats. *Nature* *463*, 939-942.
- VESELKA N, McERLAIN DD et al. (2010b) Reply to: Inferring echolocation in ancient bats. *Nature* *466*, E 9-10.
- WEATHERBEE SD, BEHRINGER RR, RASWEILER JJ & NISWANDER LA (2006) Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *103*, 15103-15107