

STUDIUM INTEGRALE

Paradigmenwechsel: Tonsteine neu interpretiert



Paradiesvögel



Ausgefeilte
Flugsteuerung



Brexit 1.0

Überraschende Befunde zum Alter der Menschheit

Bevölkerungswachstum und Steinwerkzeuge des Frühmenschen

Michael Brandt:

Wie alt ist die Menschheit?

Demographie und Steinwerkzeuge
mit überraschenden Befunden

Holzgerlingen: Hänssler, 2006

Hardcover, Format 16,5 x 24

235 Seiten, 45 Abbildungen, 31 Tabellen,

ISBN 978-3-7751-5666-0

14,95 EUR [D]/15,45 EUR [A]/23,20 CHF

5., stark erweiterte Auflage

**Erhältlich im Buchhandel
oder unter
www.wort-und-wissen.de**



Michael Brandt präsentiert erstmals eine umfassende Gesamtschau der Daten zum Bevölkerungswachstum der Steinzeit und den gefundenen Werkzeugmengen. Die Daten lassen sich nur dann befriedigend erklären, wenn für die gesamte Steinzeit statt 2 Millionen Jahren eine Dauer von nur wenigen tausend Jahren veranschlagt wird. Der Autor plädiert für eine beträchtliche Korrektur der frühen Menschheitsgeschichte. Das Buch bietet sehr starke Argumente für eine kurze Menschheitsgeschichte; es gibt weltweit keine vergleichbare Übersichtsarbeit zu diesem Thema. Die Recherchen sind wissenschaftlich fundiert; das Buch ist aber auch für Laien gut lesbar. Der Leser erhält zudem viele interessante Einblicke in die Lebensumstände der Menschen der Steinzeit. Das Buch richtet sich an alle an der Vorgeschichte der Menschheit Interessierten, Fachleute wie Laien.

Erhältlich auch bei:

Studiengemeinschaft Wort & Wissen · Rosenbergweg 29 · 72270 Baiersbronn

Telefon (0 74 42) 8 10 06 · Fax (0 74 42) 8 10 08 · email sg@wort-und-wissen.de



In *Studium Integrale Journal* bringen wir häufig Entdeckungen aus der aktuellen biologischen Forschung, von denen man sich eine technische Nutzbarmachung erhofft. So berichtet Harald BINDER in dieser Ausgabe über Magnetfeld-basiertes GPS im Tierreich, von den erstaunlichen Klebeeigenschaften des Schleims der Braunen Wegschnecke und über das lymphatische System von Thunfischen. All das inspiriert die Forscher zur Nachahmung. Die Beispiele dieser Art mehren sich kontinuierlich und werden im Fachgebiet Bionik (*Bio-logie plus Technik*) oder auch Biomimetik zusammengefasst (Nachahmung der Natur). Dabei geht es allgemein um die Übertragung von Phänomenen der Natur auf die Technik. Das Vorbild aus der Natur bzw. der Schöpfung ist für Naturforscher und Ingenieure unerschöpfliche Inspirationsquelle und

typischerweise ist es den nachgeahmten Produkten hoch überlegen.

Aus dieser Erfahrung kann man ein interessantes Argument für Schöpfung formulieren; dessen Struktur lautet etwa: Wir gehen von drei Voraussetzungen aus: (1) Der (von uns hergestellte technische) Gegenstand G benötigt zur Herstellung Intelligenz und Planung und es gibt keinen guten Grund anzunehmen, dass G oder etwas hinreichend Ähnliches ohne Planung entsteht (z. B. das GPS-System in unserem Beitrag). (2) Der Naturgegenstand N ist Vorbild von G. Das heißt auch, dass N tendenziell komplexer ist und / oder eine noch bessere Funktion hat als G. (3) Höhere Komplexität und bessere Funktionalität machen Planung tendenziell noch wahrscheinlicher. Daraus folgt der Schluss (4): Es liegt ein Indiz vor, dass auch der Naturgegenstand N geplant ist.

Die Voraussetzung (2) ist empirisch gut zugänglich. Voraussetzung (1) ist im Falle technischer Gegenstände wohl unumstritten; der Ball liegt hier im Feld des Kritikers des Bionik-Arguments: Er müsste ein Gegenbeispiel für (1) liefern oder zeigen, weshalb trotz Zunahme der Komplexität und Funktionalität (und damit wohl Spezifität) die Wahrscheinlichkeit für Planung geringer sein soll.

Es mehren sich aber nicht nur die Beispiele für technisch verwertbare Vorbilder aus der Schöpfung, sondern es stellt sich auch regelmäßig heraus, dass bisher z. T. schon gut untersuchte Konstruktionen und Fähigkeiten von Lebewesen noch ausgeklügelter sind als zuvor schon bekannt. Auch dafür bieten die Autoren dieser Ausgabe einige Beispiele. So ist schon länger bekannt, dass Fledermäuse sehr wendig fliegen können und den Flug mit Echoortung verknüpfen. Über die Flugsteuerung wusste man bisher dagegen relativ wenig. Ein Forscherteam hat kürzlich dazu interessante Details der Reizwahrnehmung und Rückkopplung entdeckt, worüber Reinhard JUNKER berichtet. Am „anderen Ende“ der biologischen Organisation stehen die Makromoleküle des Lebens. Auch hier wurden neue Aspekte der Steuerung und Regulation entdeckt: Boris SCHMIDTGALL erläutert eine neu entdeckte Ebene der genetischen Regulation bei der RNA, die als Bindeglied zwischen der DNA und Proteinen eine zentrale Bedeutung im zellulären Geschehen innehat. Solche Befunde sind einerseits zu erwarten, wenn man von einer geschaffenen Welt ausgeht, andererseits legen sie die Latte immer höher, falls man nur rein natürliche, nicht-geistige Naturprozesse in den Erklärungen zulässt. Denn der Erklärungsbedarf steigt mit jeder Erweiterung der bekannten Komplexitäten und Funktionalitäten.

Das gilt auch für die Fähigkeit der Lebewesen, über viele Generationen hinweg aufgrund programmierter Variationsprozesse im Rahmen ihres Grundtyps bzw. ihrer genetischen Familie anpassungsfähig zu sein. Sie können dabei durch Neukombination angelegter Merkmale eine enorme Vielfalt ausprägen. Wie wurde dieses zukunftsweisende Potential aufgebaut? Nigel CROMPTON zeigt in einem auf zwei Teile angelegten Artikel über die faszinierenden Paradiesvögel, durch welche biologischen Prozesse ein angelegtes Potenzial im Laufe der Zeit abgerufen werden kann. In der vorliegenden Ausgabe erläutert er zunächst, warum die Paradiesvögel einerseits so vielfältig sind, zugleich aber eine geschlossene, abgrenzbare Gruppe bilden.

In einem geologischen Beitrag geht es um einen sich abzeichnenden Paradigmenwechsel zum Ablagerungsmechanismus feinkörniger Sedimentgesteine, die den größten Teil der sedimentären Überlieferung ausmachen. Bisher war man der Idee gefolgt, dass diese Ablagerungsgesteine im Wesentlichen Ablagerungen repräsentieren, die lange Zeiträume in Anspruch nehmen. Doch mittlerweile häufen sich die Indizien, die für höher-energetische Bedingungen und damit eine rasche Ablagerung sprechen. Michael KOTULLA erläutert die Details. In einem weiteren Beitrag geht er auf den ersten – geologischen – „Brexit“ ein, der zur Trennung Britanniens von Europa führte und nach heutigen Erkenntnissen katastrophischer Natur gewesen sein dürfte, ein Vorgang, der wahrscheinlich nur einige Monate beanspruchte und somit schneller vonstattenging als der Brexit 2.0, um den zurzeit die Politiker ringen.

Eine anregende und lehrreiche Lektüre wünscht Ihnen

Ihre Redaktion **STUDIUM INTEGRALE JOURNAL**

■ IMPRESSUM

Herausgeber

Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V.,
Rosenbergweg 29, D-72270 Baidersbronn,
Tel. (0 74 42) 8 10 06, Fax (0 74 42) 8 10 08
email: sg@wort-und-wissen.de

Redaktion

Dr. Harald Binder, Konstanz
Dr. Martin Ernst, Kirchzarten
Dr. Reinhard Junker, Baidersbronn

Korrespondenzadresse

Dr. Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D-72270 Baidersbronn

Design

DESIGNBYTHOLEN
Regine Tholen AGD, Langgöns

Produktion

Dönges – Gutenberghaus Druck & Medien
GmbH & Co. KG, Dillenburg

Erscheinungsweise und Bezugsbedingungen

Die Zeitschrift erscheint zweimal jährlich.
Jahresbezugspreis € 15,00; für Studenten
€ 10,00; Preise inkl. Versandkosten und
MwSt. Auslandspreise auf Anfrage.
Einzelhefte: € 8,50 (inkl. Versandkosten).
Bestellungen richten Sie an den Heraus-
geber. Das Abonnement kann zum Jahres-
ende gekündigt werden. Die Kündigung
muss schriftlich erfolgen.

Alle Rechte vorbehalten.

Die Verantwortung für den Inhalt tragen
die jeweiligen Autoren. Der Herausgeber
und die Redaktion identifizieren sich
nicht zwangsläufig mit allen Details der
Darlegungen.

■ TITELBILD

Tonsteine sind langweilig!? – Keineswegs.
Bei Tonstein-Folgen kann es sich um
dynamische Ablagerungen handeln wie
bei Sandstein-Folgen auch. Das hat weit-
reichende Auswirkungen, auch die Ablage-
rungszeit betreffend (siehe den Artikel
„Sedimentologie“). Das Bild zeigt eine Ton-
steinfolge mit karbonatischen Lagen in der
Bucht von Kimmeridge (Südengland).
(Foto: Michael KOTULLA)

ISSN 0948-6135

■ Inhalt



■ THEMEN

R. Junker	Vogelfedern und Vogelflug. 3. Belegen Fossilfunde eine Evolution?	68
M. Kotulla	Sedimentologie: Paradigmenwechsel zum Ablagerungsmechanismus von Ton und Silt	78
N. Crompton	Die Paradiesvögel. 1. Farbenpracht, Vielfalt und Einheit und ihre Hybriden	88



■ KURZBEITRÄGE

H.-B. Braun	Sanitäter bei Ameisen	98
R. Junker	Ausgefeilte Flugsteuerung bei Fledermäusen	100
R. Junker	<i>Anchiornis</i> : Nur „fast ein Vogel“?	102
H. Binder	Magnetfeld-basiertes GPS im Tierreich	104
D. Vedder	Genetische Grundlagen der Artbildung	108
H. Binder	Die elementaren Grundlagen von Zellen verstehen: minimale Zellen und minimale Genome	111
B. Schmidtgal	Versteckte Signale in der RNA	115

■ STREIFLICHTER

„Brexit 1.0“ – Wie sich Britannien von Europa trennte	119
Erythrozyten, Zecke und Parasiten in Dominikanischem Bernstein	120
Mosaikform der Gegenvögel passt erneut nicht ins Bild	121
<i>Tsidiyazhi</i> – „Kleiner Morgenvogel“ bestätigt „Big Bang“	122
Neuordnung der Dinosaurier?	123
Hydraulische Steuerung der Thunfischflossen durch lymphatisches System	124
Gene für Wespentoxine – Evolution doch ganz anders?	125
Vom Schneckenschleim zum Klebstoff für Chirurgen	126
Ultraschnelle Bewegung beim Clown-Fangschreckenkrebs	126
Fossilien widersprechen dem Biogenetischen Grundgesetz	128
Antibakterielle Marsoberfläche	128



Vogelfedern und Vogelflug

3. Belegen Fossilfunde eine Evolution?

Bei einer Reihe von Dinosauriern wurden in den vergangenen 20 Jahren eine haarartige Körperbedeckung oder echte, flächige Federn entdeckt. Belegen Sie eine evolutionäre Entstehung von Vogelfedern?

Reinhard Junker

Abb. 1 Ein rekonstruiertes und künstlerisch dargestelltes Paar von *Microaptor gui* (Dromaeosauridae, Microaptorinae). (durbed.deviantart.com, CC BY-SA 3.0)

Einleitung

In den letzten beiden Ausgaben von *Studium Integrale Journal* wurde ein Überblick darüber gegeben, welche Erfordernisse Vogelfedern erfüllen müssen, um flugtauglich zu sein (JUNKER 2016), und es wurden Federentstehungsmodelle vorgestellt und kritisch analysiert. Es wurde gezeigt, dass und weshalb evolutionäre Hypothesen zur Entstehung von Federn daran scheitern, eine Entstehung auf der Basis ungerichteter zukunftsblinder Prozesse plausibel zu modellieren (JUNKER 2017). Die Plausibilität einer evolutiven Entstehung kann außer durch Modelle aber auch anhand der Fossilüberlieferung beurteilt werden. Das ist Gegenstand dieses Beitrags. Vögel werden von der Mehrzahl der Forscher von Dinosauriern aus der Gruppe der Theropoden (vgl. Abb. 6) abgeleitet. Theropoden sind zweibeinig sich fortbewegende, größtenteils fleischfressende Dinosaurier, die zu den Saurischia (Echsenbeckendinosaurier) gestellt werden. Es gilt als eine eindrucksvolle Bestätigung der Theropoden-Hypothese, dass bei einer Reihe von Theropodengattungen fos-

sile Reste mutmaßlich federartiger Körperbedeckungen gefunden wurden („Dino-Federn“), sowohl haarartige oder federähnliche Anhänge als auch echte flächige Federn. Diesen fossilen Funden widmet sich dieser Beitrag.

Gattungen mit „Dino-Flaum“

Haarartige Strukturen sind seit Mitte der 1990er-Jahre bei einer Reihe fossiler Theropoden-Gattungen gefunden worden (sog. „Dino-Flaum“) und gelten für viele Paläontologen als eindrucksvolle Belege für die heutige Mehrheitsauffassung, dass Vögel von Dinosauriern abstammen. Außerdem werden sie als Belege für die Existenz von Stadium 1 und 2, eventuell auch von Stadium 3 von PRUMS Ontogenese-Modell gewertet (vgl. 2. Teil dieser Artikelserie; JUNKER 2017). Die entsprechenden Körperanhänge werden zwar häufig als Federn bezeichnet, doch ist diese Benennung nicht gerechtfertigt, da sie nicht flächig ausgebildet sind und Follikel (eingesenkter Teil) nicht sicher nachgewiesen wurden (vgl. Kasten 1).

Hinweis zu den Anmerkungen: Die Anmerkungen enthalten Belegzitate und weitere Informationen; sie können als Zusatzmaterial zum Artikel unter www.sijournal.de/jg24/heft2/feder-und-flug-3.pdf heruntergeladen werden.

Bisher bekannte Gattungen mit Dino-Flaum gehören zu unterschiedlichen Theropodenfamilien, die zum Teil nicht näher verwandt sind; auch bei Gattungen der Ornithischier (außerhalb der Theropoden) wurden filamentöse Anhänge nachgewiesen (Details im online-Zusatzmaterial).

Die Bezeichnung „Feder“ ist für haarartige, flaumige oder auch einfach gefiederte Körperanhänge nicht gerechtfertigt.

Einer der ersten Funde von Theropoden mit ca. 0,1 mm dünnen, haarartigen, mähenförmigen Anhängen ist *Sinosauropteryx* (Compsognathidae; Unterkreide, CHEN et al. 1998; Abb. 2B). Das Tier besaß einen maximal 2 cm hohen dichten und parallel angeordneten Besatz feiner „Fasern“ oder Borsten entlang der Wirbelsäule und auf beiden Seiten des Schwanzes. Die Fasern sind so dicht zusammengepackt, dass sie nicht einzeln isoliert werden konnten (CHEN et al. 1998, 151) und es schwierig ist, ihre genaue Struktur zu erkennen, sie sollen teilweise verzweigt gewesen sein (CURRIE & CHEN 2001, 1724).

Bei der 1999 erstmals beschriebenen Gattung *Beipiaosaurus* (Therizinosauria; Unterkreide, Abb. 2C, D) wurden in enger Verbindung mit den Unterarmen, Hinterbeinen und dem Brustbereich faserförmige Strukturen gefunden, die denen von *Sinosauropteryx* gleichen. Sie sind 50–70 mm lang, zeigen flache Furchen und zweigen sich an ihrem Ende auf (WELLNHOFER 2002, 474; XU et al. 1999, 351). Später wurden an Teilen des Kopfes, Halses und Schwanzes einzelne längere breite Filamente entdeckt, die bis zu 15 cm lang, relativ starr und 2–3 mm breit waren (YU & GUO 2009, 315).

Die faserigen Integumentstrukturen von *Sinornithosaurus* (Dromaeosauridae, Unterkreide, Abb. 2F) sind besonders interessant, weil es Hinweise darauf gibt, dass ansatzweise Stadium 3 nach PRUMS Federentstehungsmodell repräsentiert sein könnte. Die Fasern sind 3–4 cm lang und können neben Einzelfasern zwei verschiedenen Typen zugeordnet werden: büschelige und fiederige Filamente (XU et al. 2001; WELLNHOFER 2002, 471; JI et al. 2001). Eine Verankerung in der Körperoberfläche ist nicht dokumentiert; die Integumentstrukturen sind abgelöst von der Körperoberfläche fossilisiert (XU et al. 2001, 201).

Wieder einer anderen Familie, den Alvarezsauridae, wird die Gattung *Shuvuuia* zugeordnet, deren Verwandtschaft mit den Vögeln kontrovers diskutiert wird¹ und die erst aus der Oberkreide bekannt ist. Mit ca. 60 cm Länge ist *Shuvuuia* einer der kleinsten Dinosaurier. SCHWEITZER et al. (1999) fanden extrem feine, mutmaßlich

Kompakt

Bei einer Reihe von Theropodengattungen, die systematisch in die Nähe der Vögel gestellt werden, wurden haarartige oder federähnliche Anhänge oder auch echte flächige Federn fossil nachgewiesen. Die mittlerweile bekannten fossilen Formen sollen sogar eine ziemlich lückenlose Abfolge verschiedener Stadien von einfachen Körperanhängen bis zur flächigen Vogelfeder belegen. Die Übergänge sind aber keineswegs glatt; es bestehen deutliche Unterschiede zwischen haarartigen, flaumigen (ggf. verzweigten) Anhängen und flächigen, flugtauglichen Federn. Bei der Beurteilung der fossilen Überlieferung muss berücksichtigt werden, was über die Feinstruktur und über die Verankerung in der Haut und in der Unterhaut bekannt ist. Flugtauglichkeit von Federn kann nur gewährleistet werden, wenn auch ein Follikel mit spezialisierter Muskulatur, Innervierung, Blutzufuhr usw. ausgebildet ist (vgl. Teil 1 dieser Artikelserie; JUNKER 2016). Es gibt Indizien dafür, dass manche flächigen Federn als Rückbildungen zu interpretieren sind; die betreffenden Formen wären damit flugunfähig gewordene Nachfahren von Vögeln. Die taxonomische Einordnung einiger befiederten fossilen Formen ist entsprechend umstritten. Zudem passen die unterschiedlich befiederten Gattungen stratigraphisch kaum in evolutionäre Abfolgen und es muss evolutions-theoretisch mit zahlreichen Konvergenzen gerechnet werden. Die Fossilüberlieferung der Theropoden-Dinosaurier ist daher insgesamt nur wenig geeignet, eine evolutionäre Entstehung echter (flächiger, flugtauglicher) Federn plausibel zu machen.

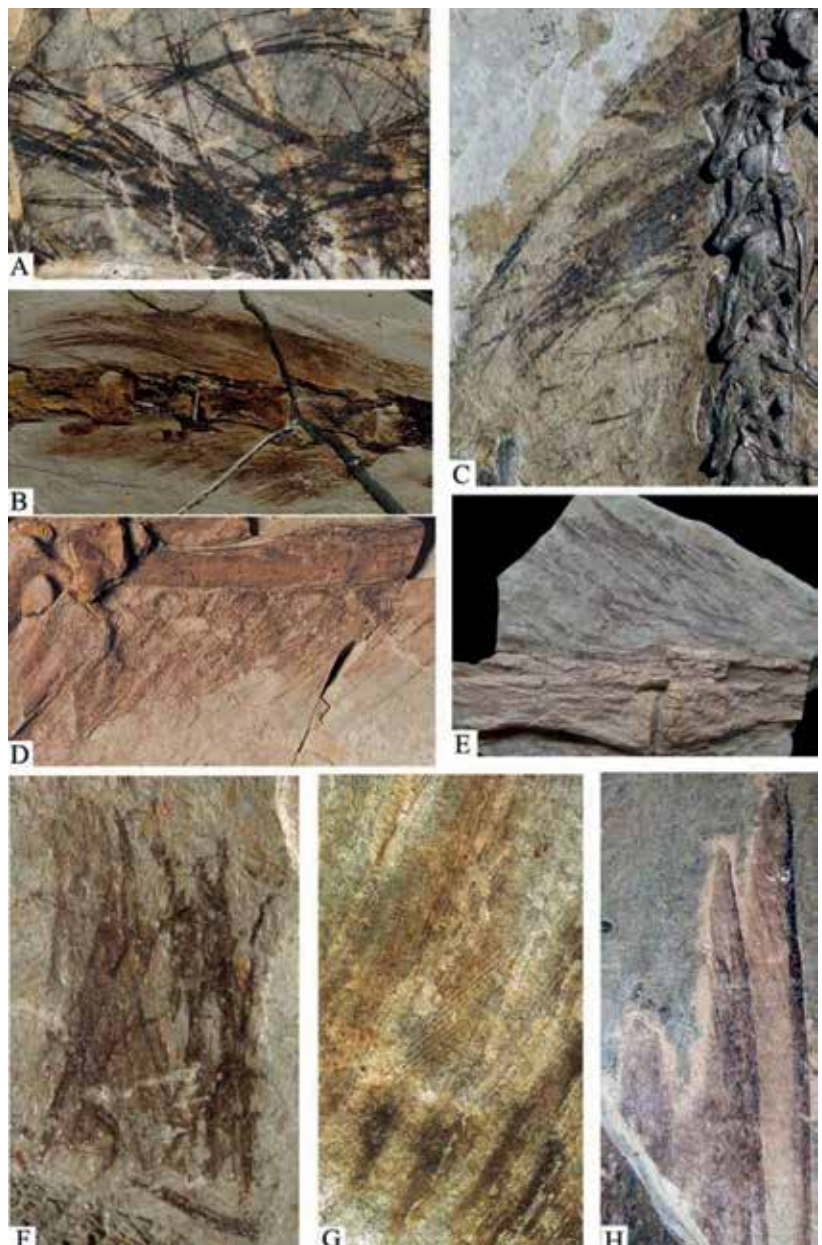


Abb. 2 Einige sogenannte „Nicht-Vogel-Dinosaurier“-Gattungen mit filamentösen Integumentstrukturen: A *Tianyulong*, B *Sinosauropteryx*; C, D *Beipiaosaurus*, E *Dilong*, F *Sinornithosaurus*, G *Caudipteryx*, H *Microraptor*. Bei den letzten beiden Gattungen sind außerdem auch Konturfedern nachgewiesen. Aus XU & GUO (2009), mit freundlicher Genehmigung.

1 Was ist eine Vogelfeder?

Wenn von „Dino-Federn“ die Rede ist, muss geklärt werden, welche Kriterien minimal erfüllt sein müssen, damit Körperanhänge als Federn klassifiziert werden können. Haarartige, faserige, einfach verzweigte Anhänge und flächig ausgebildete Anhänge gleichermaßen als Federn zu bezeichnen ist nicht sinnvoll, sondern führt eher zu Begriffsverwirrung. Solch unterschiedliche Körperanhänge begrifflich in einen Topf zu werfen, dürfte evolutionstheoretisch motiviert sein, weil es mittlerweile Standard ist, Vögel als überlebenden Zweig der Dinosaurier anzusehen. Daher werden Körperanhänge von Dinosauriern als Federvorstufen interpretiert. Es führt dann aber zu einem Zirkelschluss, wenn man faserige oder einfach verzweigte Anhänge wiederum als Belege dafür anführt, dass Vögel von Dinosauriern abstammen.

Haare besitzen bekanntlich auch Säugtiere und Flugsaurier. Auch deshalb

ist es nicht sinnvoll, bei haarartigen Körperbedeckungen von einfachen Federn oder Vorfedern zu sprechen, nur weil sie bei Dinosauriern angetroffen werden. Vielmehr entscheidet sich die Federnatur einer Integumentstruktur an ihrem Bau. So definieren CHUONG et al. (2003) Federn als komplexe Integumentanhänge, die hierarchisch verzweigt sind, aus Rachis, Federästen und Federstrahlen bestehen und aus einem Follikel heraus wachsen und besondere biochemische, morphologische und entwicklungsbiologische Eigenschaften besitzen.² Um Zirkelschlüsse zu vermeiden, sollen diese Kennzeichen im Folgenden generell zugrunde gelegt werden. An Fossilien können in der Regel zwar nicht alle diese Kennzeichen nachgewiesen werden, aber in den Fällen, in denen keines von ihnen vorliegt bzw. nachgewiesen ist, ist die Bezeichnung „Feder“ nicht angebracht, sondern es wird von „Dino-Flaum“ („dino-fuzz“) gesprochen.

hohle Fasern von unterschiedlicher Länge, die in Büscheln erhalten sind. Ebenfalls den Alvarezsauriden wird Gattung *Haplocheirus* zugeordnet; sie machte im Jahr 2010 von sich reden als erster „befiederter“ Fund, der in älterem Schichten als *Archaeopteryx* im Oberjura geborgen wurde (CHOINIERE et al. 2010). Die Natur der Körperbedeckung von *Haplocheirus* ist jedoch unklar.

Bei der oberjurassischen Gattung *Scieurumimus* (Megalosauroida) wurden faserige Strukturen an der Basis des Schwanzes und an Teilen des Körpers gefunden. RAUHUT et al. (2012, 11746) beschreiben sie als identisch mit Typ-1-Federn nach PRUMS Modell, allerdings sind Details über den Bau und die Verankerungen im Körper nicht klar erkennbar.

Weitere Gattungen mit faserigem Körperbesatz sind *Dilong* (Abb. 3E, taxonomische Stellung unsicher, eventuell Tyrannosauridae), der bis zu 9 m große *Yutyrannus* (Tyrannosauridae) mit Filamenten von mindestens 15 cm Länge im Bereich der Schwanzwirbelsäule, *Ornithomimus* (Ornithomimidae, Oberkreide), *Aurornis* (eventuell Troodontidae, vermutlich Oberjura) mit Filamentbündeln als Körperbedeckung und oberjurassische Gattungen der Familie Scansoriopterygidae (*Scansoriopteryx*, *Epidexipteryx*, Yi).

Alle vorgenannten Gattungen gehören zu Theropoden-Dinosauriern, die zur Untergruppe der Saurischia („Echsenbeckensaurier“) gestellt werden. Darüber hinaus wurde auch bei drei nicht näher verwandten Gattungen der anderen Dinosaurier-Großgruppe, den Ornithischia

(„Vogelbeckensaurier“), Dino-Flaum entdeckt, nämlich bei *Tianyulong* (Heterodontosauridae, Abb. 2A), *Psittacosaurus* (Ceratopsia) und *Kulindadromeus* (unklare systematische Stellung).

Schlussfolgerungen und weitere Aspekte

- In vielen Fällen handelt es sich beim Dino-Flaum um einfache Haare; die Haare sind in manchen Fällen am oberen Ende verzweigt, bei einigen Gattungen büschelig (*Sinornithosaurus*, *Aurornis*, *Kulindadromeus*). Federn, die etwa Stadium 3b von PRUMS Modell ähneln, könnten bei *Sinornithosaurus* und *Kulindadromeus* ausgebildet sein.

- Federn besitzen einen hohlen Schaft, entsprechend sollte die erste Stufe der Federentstehung nach dem Ontogenese-Modell eine hohle, fädige Struktur gewesen sein. Ein eindeutiger Nachweis dafür, dass die Filamente hohl waren, liegt nicht vor oder ist in einigen Fällen umstritten (XU & GUO 2009, 319). Zudem sind auch die mit Federn nicht homologen Bartborsten von Truthühnern hohl und können verzweigt sein (CHUONG et al. 2003, 47; MAYR et al. 2016, 7); daher können diese Kennzeichen nicht als sichere Indizien für eine Federnatur gewertet werden.

- Ein eindeutiger Nachweis von Follikeln konnte nicht erbracht werden. Damit ist auch nicht entscheidbar, ob die Dino-Filamente als „Federn“ von Stadium 1–3 nach PRUMS Modell interpretiert werden können.

- Während Federn heutiger Vögel relativ weit voneinander entfernt in der Haut eingesenkt sind und nur bestimmte Bezirke des Körpers (Federfluren) bedecken, ist der Dino-Flaum oft dicht und unstrukturiert angeordnet oder bildet bei manchen Arten eine Art „Kamm“, was bei heutigen Federn nicht bekannt ist (MARTIN 2008, 46). Eine Ausnahme bildet die Gattung *Ornithomimus* mit nachweislich unterschiedlich bedeckten Integumentbezirken.

- Strukturen, die als Melanosomen interpretiert werden und damit Hinweise auf eine Federnatur geben, sind umstritten (MOYER et al. 2014, LINGHAM-SOLIAR 2015, 279 ff., COLLEARY et al. 2015).

- LINGHAM-SOLIAR und Mitarbeiter sehen starke Indizien dafür, dass es sich bei den filamentösen Strukturen um Kollagenfasern der Haut handelt (LINGHAM-SOLIAR et al. 2007; 2012; 2014b; 2016); dies wird von den meisten Forschern jedoch bestritten.

Aufgrund dieser Befunde gibt es auch skeptische Stimmen bezüglich der Federnatur des Dino-Flaums. So äußert sich WELLNHOFER (2002, 474): „Natürlich muss man sich auch fragen, ob denn die überwiegend filamentöse Körperbedeckung der chinesischen Dinosaurier überhaupt etwas mit Vogelevolution zu tun hat,

zumal auch bei anderen Reptiliengruppen, wie den Flugsauriern, ähnliche Strukturen („Haare“ oder Fasern) gefunden wurden.“³

Es ist keine Kontinuität zwischen faserigen Integumentstrukturen und flächigen echten Federn nachweisbar.

Zur Entstehung flächiger echter Federn können den faserigen Integumentstrukturen keine klaren Hinweise entnommen werden. Es ist keine Kontinuität zwischen faserigen Integumentstrukturen und flächigen echten Federn nachweisbar. Die im Zusammenhang mit PRUMS Modell üblich gewordene Bezeichnung des Dino-Flaums als „Federn“ ist suggestiv und durch dessen Kennzeichen nicht gerechtfertigt. Ob also die haarartigen, flaumigen Körperbedeckungen bei Dinosauriern in irgendeinem Zusammenhang mit der Entstehung echter, d. h. flächiger, Federn stehen, ist unbekannt und wird nicht durch die Befunde an den Integumentstrukturen nahegelegt.

„Nicht-Vogel-Dinosaurier“-Gattungen mit echten Federn

In den letzten Jahren wurde eine Reihe von fossilen Funden sogenannter „Nicht-Vogel-Dinosaurier“ und „primitiver“ Vögel im Oberjura und in der Unterkreide gemacht, die flächige Federn und ein Federkleid besaßen, deren Flugfähigkeit aber unklar und umstritten ist. Zum Teil wird kontrovers diskutiert, ob diese Gattungen möglicherweise sekundär flugunfähige Vögel waren. Unter diesen Arten könnten am ehesten mögliche evolutionäre Zwischenstufen zu finden sein, daher sollen im Folgenden die Kenntnisse über die Körperanhänge dieser fossilen Formen kurz zusammengefasst werden (Details auch hierzu im Online-Zusatz; zur systematischen Stellung siehe Abb. 6.)

Archaeopteryx. Auch wenn der sogenannte „Urvogel“ *Archaeopteryx* normalerweise zu den Vögeln gerechnet wird, soll diese berühmte Gattung an dieser Stelle Erwähnung finden. Die systematische Stellung von *Archaeopteryx* ist umstritten; auch die Frage, ob er aktiv fliegen konnte, wird bis heute kontrovers diskutiert. *Archaeopteryx* ist eine der geologisch ältesten Formen, die eindeutig Konturfedern besaßen, die nach übereinstimmender Einschätzung der Bearbeiter „modern“ waren (vgl. Abb. 3). Flügel- und Schwanzfedern „sind in ihrer äußeren Form und ihrem strukturellen Aufbau von den Federn heutiger Vögel nicht zu unterscheiden“ (WELLNHOFER 2002, 465).⁴



Abb. 3 Die 1860 in den Solnhofener Plattenkalken gefundene Feder (mutmaßlich von *Archaeopteryx*) ist knapp 6 cm lang, etwa 1 cm breit und besitzt eine betont asymmetrische Fahne, sie „ist in ihrem Aufbau von rezenten Vogelfedern nicht zu unterscheiden“ (KREMER et al. 2000, 323). (Bild: H. RAAB, CC BY-SA 3.0)

NUDDS & DYKE (2010) veröffentlichten allerdings eine Studie, wonach verglichen mit heute lebenden Vogelarten die Schäfte der *Archaeopteryx*-Federn deutlich zu schwach für einen kontinuierlichen Ruderflug gewesen seien. Ihre Messdaten, Methodik und Schlussfolgerungen wurden jedoch von PAUL (2010), LINGHAM-SOLIAR (2014a; 2015, 175f., 320f.) und FOTH et al. (2014, 80) in Frage gestellt bzw. zurückgewiesen.

Troodontidae. *Anchiornis huxleyi* (Abb. 4) wurde in Oberjura-Schichten gefunden, die mit 151-161 Millionen radiometrischen Jahren etwas älter als *Archaeopteryx* datiert werden (HU et al. 2009, XU et al. 2009). Das Tier war mit ca. 35 cm Länge und geschätzten ca. 100 g Gewicht ziemlich klein und hatte gut ausgebildete Konturfedern an Armen und Beinen. Vorderarm, Hand, Unterschenkel und Fuß hatten jeweils 10-13 lange Schwungfedern. Außer den Konturfedern wurden auch daunenähnliche Büschelfedern nachgewiesen. Mittels Laserlicht⁵ neu rekonstruierte Details offenbarten jüngst überraschend „moderne“ Vogelmerkmale, darunter Reste einer kräftigen Hautmembran, die Ober- und Unterarme verbindet (WANG et al. 2017); dieser Befund legt nahe, dass das Tier entgegen bisheriger Auffassung flugfähig gewesen sein könnte (allerdings wurden *keine asymmetrischen* Federn nachgewiesen; vgl. den Beitrag auf S. 102 dieser Ausgabe). Die Flügel waren den Flügeln heutiger Vögel bemerkenswert ähnlich. Bezüglich der zeitlichen Stellung würde *Anchiornis* in eine Vorfahrenstellung zu den Vögeln passen, allerdings ist diese Gattung vierflügelig, was der Vorstellung

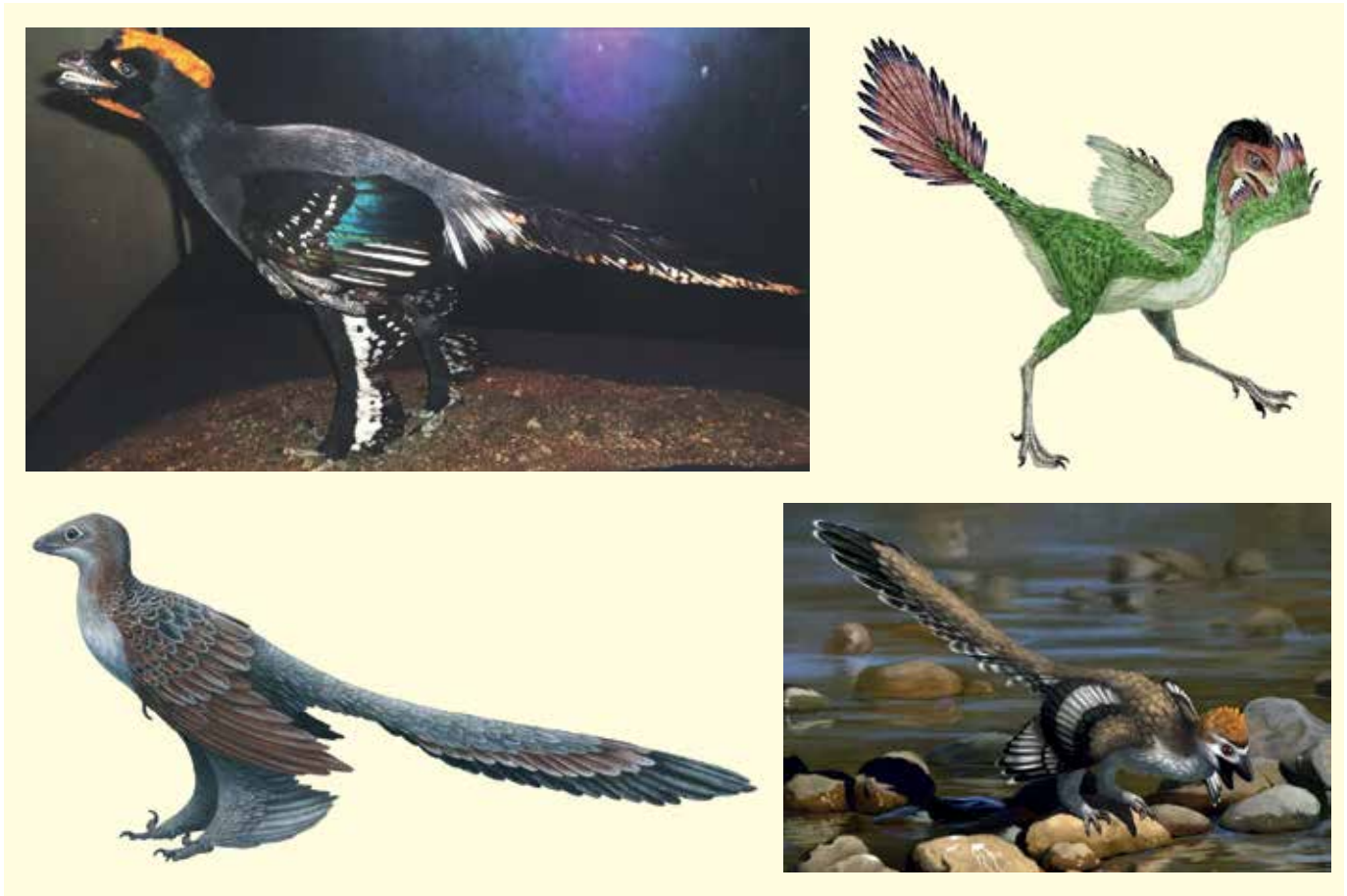


Abb. 4 Einige voll gefiederte „Nicht-Vogel-Dinosaurier“: Oben: *Anchiornis* (Troodontidae; links), *Caudipteryx* (Oviraptoridae); unten: *Changyuraptor* (Dromaeosauridae; links), *Zhenyuanlong* (Dromaeosauridae). (*Anchiornis*: Museum für Naturkunde, Berlin, CC-BY-SA 4.0; *Caudipteryx*: James REECE © Australian Museum, <http://australianmuseum.net.au>; *Changyuraptor*, *Zhenyuanlong*: Emily WILLOUGHBY, CC BY-SA 4.0)

widerspricht, dass Vögel von zweibeinig sich fortbewegenden Dinosauriern abstammen.

Jianianhualong aus der Yixian-Formation der Unterkreide Chinas ist außergewöhnlich, weil erstmals bei einem Troodontiden asymmetrische Federn nachgewiesen wurden. Sie waren bis zu 12 cm lang und bis 1 cm breit; allerdings sind nicht viele morphologische Details erkennbar. Federn sind entlang fast der ganzen Wirbelsäule, an den Armen, an den Beinen und am Schwanz erhalten, der als Fiederschwanz ausgebildet ist. Etwas ungewöhnlich ist, dass die Federn distal (am Ende) z. T. abgerundet und breiter sind als im proximalen (körpernahen) Bereich.

Flächige symmetrische Federn wurden auch bei den mutmaßlichen Troodontiden-Gattungen *Jinfengopteryx* aus der Unterkreide Chinas und bei der oberjurassischen Gattung *Eosinopteryx* aus der Tiaojishan-Formation Chinas nachgewiesen.

Oviraptorosauria. Der truthahngröße *Protarchaeopteryx robusta* aus der Yixian-Formation Chinas (Unterkreide) war an Brust, Oberschenkeln sowie an beiden Seiten des Wirbelschwanzes befiedert (Ji et al. 1998). Auch Halbdaunen und daunenartige Federn wurden gefunden (Ji et al. 1998, 760f.; XU & GUO 2009). Die körperfernstesten Federn sind modern mit zentralem Schaft, von dem symmetrisch zu beiden Seiten Federäste abzweigen, die eine Fahne bilden (NORELL & XU 2005, 286; vgl. WITMER 2002, 11).

Die Konturfedern waren symmetrisch und das Armskelett war nur gut halb so lang wie das Beinskelett; aus beidem folgt, dass *Protarchaeopteryx* kein aktiver Flieger sein konnte. Die Federn waren bis zu 5 cm lang; nur die (nicht vollständig erhaltenen) Schwanzfedern waren vermutlich bis über 15 cm lang. Einige Forscher sind der Auffassung, dass es sich um einen flugunfähig gewordenen Vogel handelt (PETERS 2001, 400; MARTIN & CZERKAS 2000, 691; FEDUCCIA 2012, 175).⁶

Große Ähnlichkeit zu *Protarchaeopteryx* zeigt *Caudipteryx* („Schwanzfeder“, Abb. 4) mit der relativ geringen Länge von 70 cm. Schwungfedern sind fossil erhalten am zweiten Mittelhandknochen und Finger sowie am Ende der Schwanzwirbelsäule (Ji et al. 1998), außerdem scheinen Schwungfedern entlang der Vorderarme erhalten zu sein (XU & GUO 2009, 316). Die längste Feder ist etwa 16 cm lang.⁷ Der Federschaft ist gut entwickelt, die Federfahne symmetrisch. „Der übrige Körper scheint von kleinen Kontur- und Dunenfedern bedeckt gewesen zu sein“ (WELNHOFER 2002, 470). Wegen der Kleinheit der Federn und der Vorderextremitäten konnte *Caudipteryx* wie *Protarchaeopteryx* nicht flugfähig gewesen sein (PETERS 2002, 349); möglicherweise war auch diese Gattung sekundär flugunfähig (MARTIN & CZERKAS 2000, 691; JONES et al. 2000; WELNHOFER 2002, 470; OSMÓLSKA et al. 2004).

Auch die Oviraptorosauria-Gattungen *Nomingia* und *Gigantoraptor* aus der Oberkreide sollen Federn besessen haben; sie sind allerdings nicht direkt nachgewiesen, sondern ihre Existenz wird indirekt aus anatomischen Merkmalen erschlossen (OSMÓLSKA et al. 2004, 182; BARSBOLD et al. 2000).

Dromaeosauridae. Eine Reihe von Gattungen mit flächigen Federn wird zu den Dromaeosauridae gestellt. *Microaptor gui* (ca. 77 cm Gesamtlänge, Abb. 1) aus der Unterkreide erlangte einige Aufmerksamkeit, weil es sich sehr wahrscheinlich um einen Doppeldecker-Flieger handelt, einen Bauplan also, der in dieser Hinsicht nicht vogeltypisch ist, da beide Extremitätenpaare zum Fliegen, vermutlich einem Gleitflug mit Auf- und Abschwüngen, dienten (CHATTERJEE & TEMPLIN 2007). *Microaptor gui* war mit zum Teil asymmetrischen, langen Schwungfedern an den Vorderarmen, an der Hand, am Schienbein, am Metatarsus und an der vorderen Hälfte des Schwanzes befiedert. Der ganze Körper war mit 25–30 mm langen daunenartigen Federn bedeckt, das Federkleid insgesamt vogelartig (XU et al. 2003; WELLNHOFER 2003, 208f.). PRUM (2003, 323) bezeichnet die Konturfedern als „fully modern“. Bemerkenswerterweise gehört ausgerechnet die gefiederte Gattung *Microaptor* zu den ältesten Dromaeosauriden.

Eine weitere Dromaeosauriden-Gattung, bei der Konturfedern nachgewiesen wurden, ist der ebenfalls vierflügelige *Changyuraptor* (Abb. 4) aus der Unterkreide Chinas (Yixian-Formation), der mit ca. 1,30 m Länge und einem geschätzten Gewicht von ca. 4 kg ziemlich groß war (HAN et al. 2014). Noch etwas größer war *Zhenyuanlong* (Abb. 4) (ebenfalls Yixian-Formation der Unterkreide Chinas); es handelt sich um die größte Dinosaurier-Gattung mit Federn, die der Fiederung heutiger Vögel gleichen (LÜ & BRUSATTE 2015). Einige Merkmale sprechen allerdings dafür, dass es sich um einen sekundär flugunfähigen Vogel handelt. Das vermuten CZERKAS & FEDUCCIA (2014, 2) und CZERKAS et al. (2002, 118) für alle Dromaeosaurier, was aber eine Minderheitenmeinung ist.

Bei anderen Gattungen der Dromaeosauriden (*Unenlagia*, *Velociraptor*) wird Befiederung aufgrund indirekter Indizien vermutet (NOVAS & PUERTA 1997, 391; TURNER et al. 2007). So wurden bei *Velociraptor* Ansätze (quill knobs) für zwölf Federkiele der Armschwüngen entdeckt; diese Papillen befinden sich an den Stellen, an denen sie auch bei heutigen Vögeln vorkommen. Federn selber wurden allerdings nicht direkt nachgewiesen. TURNER et al. (2007) halten es für möglich, dass es sich um Reste von kleineren, möglicherweise flugfähigen Vorfahren handelt.⁸

Gattungen unklarer systematischer Stellung. Von der Gattung *Pedopenna* aus dem Oberjura Chinas sind nur die Hinterbeine fossil überliefert (XU & ZHANG 2005); sie wird zu den Maniraptoren (vgl. Abb. 6) gestellt; eine genauere Zuordnung ist unsicher (SULLIVAN et al. 2014). Sie hat ihren Namen von langen symmetrischen Konturfedern, die an ganzer Länge am Metatarsus ansetzen. Lange Konturfedern an den Beinen werden als Indiz für einen vierflügeligen Gleitflug gewertet (CZERKAS & FEDUCCIA 2014, 844; XU & ZHANG 2005, 173).

Die im Jahr 2011 beschriebene Gattung *Xiaotingia* aus der oberjurassischen Tiaojishan-Formation Chinas erlangte einige Bekanntheit, weil ihr Einbezug in die stammesgeschichtliche Analyse dazu führte, dass *Archaeopteryx* näher zu den Deinonychosauriern als zu späteren Vögeln gestellt wurde (XU et al. 2011), was später jedoch revidiert wurde (TURNER et al. 2012). SULLIVAN et al. (2014) berichten von einem undeutlich erhaltenen Gefieder mit besonders langen Federn am Femur. Auch an den Phalangen des Fußes sind Federn nachweisbar.

Systematische Positionen der Dinosaurier-Gattungen mit Flaum

Bis vor nicht allzu langer Zeit hätte wohl jeder Biologe zugestimmt, dass aufgrund der Komplexität der Federn diese nur einmal evolutionär entstanden sein könnten (siehe Kasten 2). Aufgrund der Verteilung von Gattungen mit Federn oder federartigen Strukturen im System der Dinosaurier ist diese Überzeugung aber nicht mehr unangefochten, auch für echte flächige Federn. „Flügel mit asymmetrischen Schwungfedern entstanden im Verlauf der Evolution mehrmals“ (FOTH et al. 2015, 28; vgl. BRUSATTE et al. 2015, 892⁹). Das stellt nicht-zielgerichtete evolutionäre Mechanismen vor noch größere Herausforderungen als die Erklärung einer einmaligen Entstehung.

2 Sind Federn nur einmal entstanden?

Bis vor kurzem schien klar, dass Federn nur einmal entstanden sein können, wie folgende Zitate zum Ausdruck bringen:

„The complex structure of feathers provides good evidence that feathers arose only once in birds and that essentially all of their major features were in place before the major dichotomy of birds into the Sauriurae (*Archaeopteryx* and the enantiornithine birds) and the Ornithurae,...“ (MARTIN & CZERKAS 2000, 688).

„The complex structure of avian feathers, including all information from fossilized feathers such as those present in *Archae-*

opteryx, suggests strongly that feathers evolved only once in the history of the Vertebrata. This conclusion is based on the complicated morphology present in all feathers, as well as their particular and intricate mode of embryological development“ (BOCK 2000a, 480).

„It is unlikely that a feature as unusual as feathers evolved twice“ (WELLNHOFER, zit. in GIBBONS 1996, 720).

„... he [Ruben] and most other scientists think structures as specialized as feathers must have evolved only once,...“ (STOKSTAD 2000, 2125).

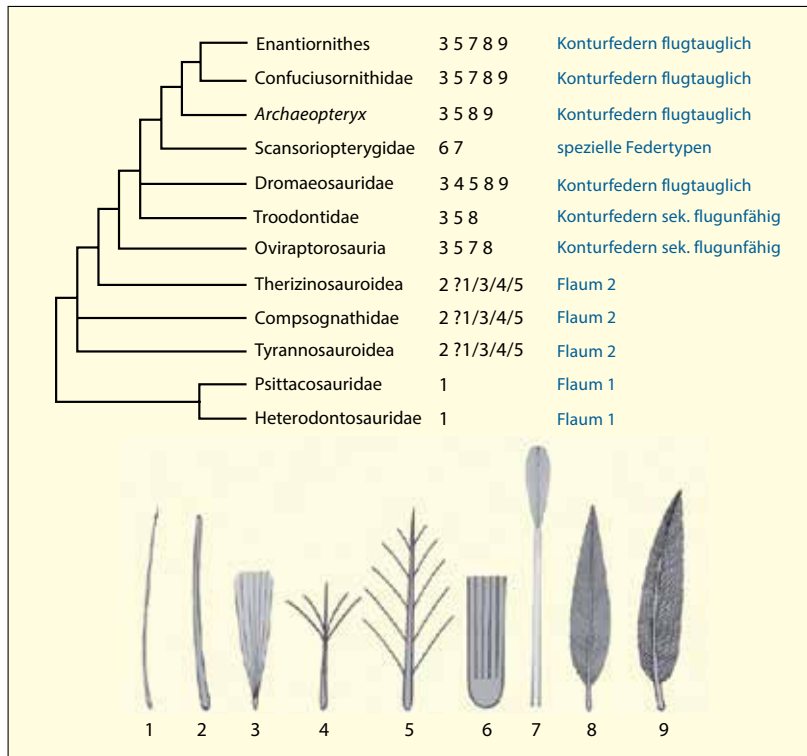


Abb. 5 Feder- bzw. Flaumtypen fossiler Gattungen von Dinosauriern, angeordnet in einem vereinfachten Cladogramm. Die Varianten 1-5 als Federn zu bezeichnen ist gemessen an einer realistischen Definition von „Vogelfeder“ kaum gerechtfertigt (vgl. Kasten 1). Zwischen Stadium 5 und Stadium 8 besteht ein erheblicher morphologischer Unterschied. Stadien 6 und 7 sind spezielle Federtypen (s. Text), die nicht in eine evolutive Abfolge passen. Das „?“ zeigt Unsicherheiten aufgrund schlechter Erhaltung an, ob die betreffenden Federtypen ausgebildet waren. In der zweiten Spalte sind die jeweils sicher nachgewiesenen und jeweils komplexesten Federtypen der jeweiligen Gruppen angegeben. Näheres im Text. (Aus Xu et al. 2010; rechte Textspalte ergänzt)

Gattungen mit filamentöser Körperbedeckung sind im System der Dinosaurier weit verbreitet und in vielen Fällen nicht näher verwandt (Abb. 6); einige Gattungen gehören sogar zur Dinosaurier-Untergruppe der Ornithischia (Vogelbeckensaurier), die im System weit entfernt von den Vögeln stehen. Ornithischia sollen sich schon sehr früh (in der Mittel-/Obertrias) von den Saurischia getrennt haben. Diese weite Verbreitung wirft die Frage auf, welche Aussagekraft dieses Merkmal bezüglich phylogenetischer Zusammenhänge und bezüglich seiner Bedeutung als mögliche Federvorstufe überhaupt hat. Die Verteilung der Gattungen mit Dino-Flaum im System der Dinosaurier kann evolutionär

Das Merkmal „haar- bzw. flaumartige Körperbedeckung“ scheint als „Wegweiser“ für evolutionäre Zusammenhänge ungeeignet zu sein.

nur so erklärt werden, dass entweder haar- bzw. flaumartige Anhänge mehrfach unabhängig entstanden sind oder dass sie bereits an der Basis der Dinosaurier auftraten (MAYR et al. 2002, 364¹⁰; MARTYNIUK 2012, 16¹¹; GODEFROIT et al. 2014, 451¹²) und mehrfach wieder verloren gingen (RAUHUT et al. 2012, 11750¹³; XU et al. 2004, 683). Denkbar wäre auch, dass haarartige Anhänge bei Dinosauriern viel verbreiteter sind als bisher nachgewiesen, jedoch in den meisten Fällen fossil nicht erhalten geblieben sind. In jedem Fall erscheint dieses Merkmal als „Wegweiser“ für evolutionäre Zusammenhänge ungeeignet.

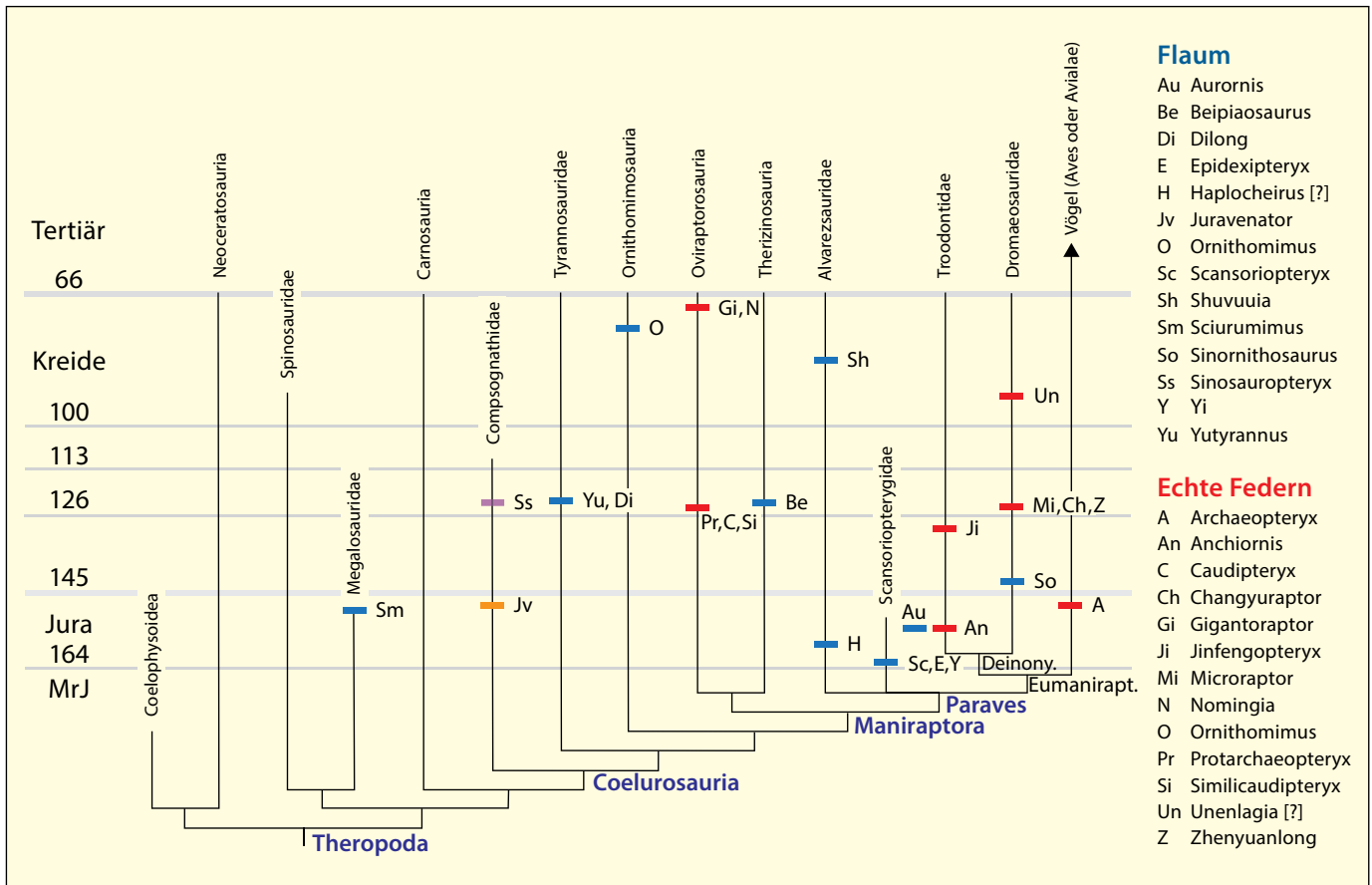
Dinosaurier-Gattungen mit Flaum und Federn im Cladogramm und in der Stratigraphie

XU et al. (2010) veröffentlichten ein Cladogramm (Abb. 5) von Dinosaurier-Gruppen mit Federn oder federartigen Strukturen, die sie verschiedenen Federtypen zuordneten (wobei dem Modell von PRUM entsprechend auch Strukturen der Art von Stadium 1-3 als Federn bezeichnet werden). Dabei wurden nicht nur die 5 Stadien des Modells unterschieden, sondern auch spezielle Federtypen aufgenommen wie lange, abgeflachte Filamente (s. o. *Beipiaosaurus*) oder bandartige Federn mit konturfederartiger Spitze. Außerdem wurden die Stadien 1 und 3 noch differenziert, sodass insgesamt 9 Typen von Integumentstrukturen unterschieden wurden.

Auf den ersten Blick passt das Cladogramm sehr gut zu einer wachsenden Komplizierung der Federn. Eine genauere Analyse zeigt jedoch, dass es eine deutliche Trennung zwischen Flaum und echten Federn gibt, insbesondere wenn die Unsicherheiten bei den Therizinosauroidae (*Beipiaosaurus*), Compsognathidae (*Sinosauropteryx*) und Tyrannosauroidae (*Dilong*, *Yutyrannus*) in Rechnung gestellt werden („?“ in der linken Spalte).¹⁴ Nach den in der Fachliteratur vorliegenden Beschreibungen sind bei den betreffenden Gattungen nur filamentöse Integumentstrukturen nachgewiesen.

Weiter muss man in Abb. 5 berücksichtigen, dass bei dem Vergleich zwischen verschiedenen Taxa die jeweils anspruchsvollste Federausprägung zugrunde gelegt werden muss. Beachtet man beide Aspekte, dann zeigt sich ein enormer Sprung zwischen den Therizinosauroidae und den Oviraptorosauria (von Stufe 2 zu Stufe 8). Dazu kommt, dass es gute Gründe für die Deutung der Oviraptorosauria und Troodontidae als sekundär flugunfähig gibt (s. o.). Dann gäbe es sogar einen Sprung von Stufe 2 zu Stufe 9. Lediglich *Sinornithosaurus* könnte diesen Sprung überbrücken, da möglicherweise Typen 3 und 5 vorkommen (siehe Diskussion dazu bei *Sinornithosaurus*).

Abb. 6 zeigt ein aktuelles Cladogramm, in dem auch die stratigraphischen Positionen der „Nicht-Vogel-Dinosaurier“-Gattungen und von *Archaeopteryx* berücksichtigt sind. In dieser Darstellung wird deutlich, dass die Gattungen mit Dino-Flaum systematisch weit verteilt sind, wobei Abb. 6 nur Theropoden-Dinosaurier beinhaltet. Es kommen wie oben dargestellt weitere Gattungen aus dem Ornithischia hinzu. Dazu kommen in der Unterkreide noch zahlreiche weitere Gattungen mit voll ausgebildeten Federn wie *Jeholornis*, *Sapeornis* und die großen Gruppen der Enantiornithes („Gegenvögel“) und Ornithurae („Vogelschwänze“).



Aus der Verteilung geht hervor, dass es keine klare Korrelation zwischen cladistischer Stellung und stratigraphischer Position gibt. Es ist auch keine evolutionär passende zeitliche Abfolge von Gattungen mit haarartigen Körperbedeckungen zu solchen mit echten flächigen Federn erkennbar. Gemessen am zeitlichen Auftreten kann eine evolutionäre Entwicklung von filamentösen oder büscheligen „Protofedern“ („Dino-Flaum“) hin zu flächigen Federn nicht nachvollzogen werden.

Arten mit speziellen Federtypen

Neben haarartigen Integumentstrukturen und Konturfedern, die als Stadien des Federentstehungsmodells von PRUM interpretiert werden können, sind von fossil überlieferten Vögeln und Dinosauriern auch spezielle Federtypen bekannt. Einer dieser ungewöhnlichen Federtypen wird als „proximately ribbon-like pennaceous feathers“ (mit PRPF abgekürzt) bezeichnet, was man als „Konturfedern mit körpernaher bandartiger Ausprägung“ übersetzen könnte. Gemeint sind damit Federn, die bandartig lang, am Ende jedoch konturfederartig flächig sind. Bemerkenswerterweise muss evolutionstheoretisch eine mindestens vier Mal unabhängige Entstehung dieses Federtyps angenommen werden (XU et al. 2010): bei den Confuciusornithiden, bei einigen Enantiornithinen („Gegenvögel“), beim Oviraptorosauriden *Similicaudipteryx* (PRUM

2010) und dem Dromaeosaurier *Epidexipteryx*, der am Schwanz vier bis zu 19 cm lange bandartige Federn besaß (ZHANG et al. 2008; Abb. 7).

Außer den PRPF wurde ein weiterer Typ von bandartigen Federn entdeckt, sogenannte „elongate broad filamentous feathers“ (EBFF), d. h. „verlängerte breite fadenförmige Federn“, bei denen wie bei den PRPF eine Schaufunktion vermutet wird. So wurden bei *Beipiaosaurus* außer kurzen, faserigen Federn auch bis zu 15 cm lange schmale bandartige Anhänge gefunden, die unverzweigt und relativ steif waren; sie weisen damit Ähnlichkeiten mit Anhängen von *Psittacosaurus* und einiger Flugsaurier auf (XU et al. 2009, 834; CLARKE 2013, 690).

„Das Gefieder der Paraves war bereits im Oberjura vielfältig ausgebildet, offenbar an verschiedene ökologische Nischen angepasst“ (GODEFROIT et al. 2013).¹⁵

Ein weiterer Mosaikstein der großen Vielfalt bei den ältesten fossilen Vögeln und nahestehenden Dinosauriern ist auch der Befund ontogenetischer Unterschiede bei Federn von *Similicaudipteryx*, ein Phänomen, das sonst bei Vögeln nicht bekannt ist (XU et al. 2010, 1339).

Insgesamt kann man feststellen, dass eine Vielfalt von Federtypen früh etabliert war und dass diese Vielfalt recht abrupt auftritt. Diese

Abb. 6 Theropoden-Gattungen mit Flaum (blaue Balken) und mit echten Federn (rote Balken). Bei *Gigantoraptor*, *Nomingia*, *Unenlagia* sind Federn allerdings nicht direkt nachgewiesen worden, sondern werden aufgrund indirekter Indizien als wahrscheinlich angesehen. Nicht eingetragen sind wegen unklarer systematischer Stellung *Pedopenna* und *Yixianosaurus*. Es fehlen auch die Gattungen mit Flaum, die zu den Ornithischia, der anderen Untergruppe der Dinosaurier, gehören.



Abb. 7 Bandartige Federn bei *Epidexipteryx*. (Rekonstruktion, Foto: LWL-Museum für Naturkunde)

Vielfalt übertreffe sogar die Vielfalt heutiger Federtypen, meinen XU et al. (2010, 1338): „In Verbindung mit der weiten Verbreitung bandartiger flächiger Federn und verlängerter breiter filamentöser Federn unter ausgestorbenen Theropoden legt dieser Fund nahe, dass frühe Federn entwicklungsbiologisch vielfältiger waren als moderne und dass einige entwicklungsbiologische Fähigkeiten und die entsprechenden Gestaltstypen in der Federevolution verloren gingen.“¹⁶

Fazit

- Einige Gattungen mit echten Federn werden geologisch früher überliefert als die meisten Gattungen mit haarartigem „Dino-Flaum“ („Protofedern“). Einige Gattungen mit Dino-Flaum (Scansoriopterygiden, *Kulindadromeus*, *Aurornis*) sind etwa zeitgleich wie die ältesten Gattungen mit Konturfedern fossil überliefert.

- Aufgrund der systematischen Positionen der Gattungen mit Dino-Flaum und mit echten Federn muss entweder konvergente Entstehung des Dino-Flaums angenommen werden oder dessen frühe Entstehung mit entweder nachfolgendem Verlust oder verbreitetem Fehlen einer fossilen Überlieferung bei zahlreichen Gattungen, bei denen Dino-Flaum oder echte Federn nicht gefunden wurden.¹⁷

- Haarartige Integumentanhänge könnten daher bereits an der Basis der Dinosaurier (in der Trias) ausgebildet gewesen sein (CLARKE 2013, 690¹⁸; XU et al. 2009, 834¹⁹) und hätten dann keine Indizienkraft bezüglich der Entstehung von Vogelfedern.

- Zwischen Dino-Flaum und echten Federn ist ein deutlicher Sprung zu verzeichnen (ZHOU 2004, 461).²⁰ ZHANG et al. (2006, 395) sind der Auffassung, dass Federn und „federartige“ Strukturen in zwei größere Strukturkategorien fallen: mit Schaft oder ohne Schaft.²¹ (Echte) Federn seien zudem schon immer „fertig“ und kaum von Federn heutiger Vögel unterscheidbar

(ZHANG et al. 2006, 395, 398, 400).²² In diesem Sinne äußern sich KAISER & DYKE (2015, 607): „Hinweise sowohl aus dem Fossilbericht als auch bei heute lebenden Vögeln legen nahe, dass alle gefiederten Flügel denselben Grundbauplan widerspiegeln.“²³ Der Vogelflügel sei eine extrem konservierte (kaum veränderliche) Struktur, vermutlich bedingt durch strikte Begrenzungen aufgrund der Aerodynamik (KAISER & DYKE 2015, 613).²⁴

- Die symmetrischen Federn von *Caudipteryx* und *Protarchaeopteryx* eignen sich kaum als Vorstufen für asymmetrische, flugtaugliche Federn. Zum einen treten diese beiden Gattungen in der Fossilabfolge deutlich später auf als *Archaeopteryx* und *Anchiornis*, zum anderen gibt es anatomische Hinweise darauf, dass es sich um sekundär flugunfähige Formen handelt.

- Die frühere Erwartung einer nur einmaligen Entstehung von Federn wird zunehmend in Frage gestellt. Mindestens eine Konvergenz verschiedener Federtypen muss angenommen werden. Aber auch eine konvergente Entstehung von Konturfedern ist nicht mehr tabu. FOTH et al. (2015, 30) stellen fest, dass sich abzeichne, dass das „Flugvermögen vermutlich mehrmals getrennt in verschiedenen Zweigen von gefiederten Raubdinosauriern“ entstand.

- Die größte Vielfalt an unterschiedlichen, z. T. heute nicht mehr vorkommenden Integumentanhängen (Dino-Flaum, bandartige Federn, Konturfedern) ist zu Beginn der fossilen Überlieferung der betreffenden Formen verwirklicht.

- Insgesamt zeigt sich: Eine evolutive Entstehung der Federn wird aus folgenden Gründen durch den Fossilbericht kaum unterstützt: Ein allmählicher Übergang zu Konturfedern ist nicht belegt; die geologisch ältesten Formen mit haarartigen oder flächigen Federn treten etwa gleichzeitig auf; die Vielfalt der Federtypen war etwa zu Beginn der Fossilüberlieferung gefiederter Formen am größten.

Literatur (Auswahl)

Die komplette Literaturliste ist unter www.si-journal.de/jg24/heft2/feder-und-flug-3.pdf verfügbar.

- BARSBOLD R, OSMÓLSKA H et al. (2000) A new oviraptorosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with a pygostyle. *Acta Palaeont. Polon.* 45, 97–106.
- BRUSATTE SL, O’CONNOR JK & JARVIS ED (2015) The origin and diversification of birds. *Curr. Biol.* 25, R888–R898.
- CHATTERJEE S & TEMPLIN RJ (2007) Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 1576–1580.
- CHEN P, DONG Z & ZHEN S (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391, 147–152.
- CHOINIÈRE JN, XU X et al. (2010) A Basal Alvarezsaurid Theropod from the Early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science* 327, 571–574.

- CHUONG CM, WU P et al. (2003) Adaptation to the sky: Defining the feather with integument fossils from Mesozoic China and experimental evidence from molecular laboratories. *J. Exp. Zool.* 298B, 42–56.
- CLARKE J (2013) Feathers before flight. *Science* 340, 690–692.
- CURRIE PJ & CHEN P (2001) Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Can. J. Earth Sci.* 38, 1705–1727.
- CZERKAS (o.J.) Are birds really dinosaurs? http://www.dinosaur-museum.org/feathereddinosaurs/Are_Birds_Really_Dinosaurs.pdf
- CZERKAS SA & FEDUCCIA A (2014) Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird. *J. Orn.* 155, 841–851.
- CZERKAS SA, ZHANG D, LI J & LI Y (2002) Flying dromaeosaurs. In: CZERKAS SJ (ed) Feathered dinosaurs and the origin of flight. The Dinosaur Museum, Blanding, pp 97–126.
- FEDUCCIA A (2012) The riddle of the feathered dragons. New Haven & London: Yale Univ. Press.
- FOTH C, TISCHLINGER H & RAUHUT OWM (2014) New specimen of *Archaeopteryx* provides insights into the evolution of pennaceous feathers. *Nature* 511, 79–82.
- FOTH C, RAUHUT O & TISCHLINGER H (2015) Als die Federn fliegen lernten. *Spektr. Wiss.* 4/2105, 28–33.
- GODEFROIT P, DEMUYNCK H et al. (2013) Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. *Nat. Comm.* 4:1394.
- GODEFROIT P, SINITSIN SM et al. (2014) A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. *Science* 345, 451–455.
- HAN G, CHIAPPE LM et al. (2014) A new raptorial dinosaur with exceptionally long feathering provides insights into dromaeosaurid flight performance. *Nat. Comm.* 5:4382, doi: 10.1038/ncomms5382.
- HU D, HOU L, ZHANG L & XU X (2009) A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* 461, 460–463.
- Ji Q, CURRIE PJ, NORELL MA & Ji SA (1998) Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393, 753–761.
- Ji Q, NORELL MA, GAO KQ, Ji SA & REN D (2001) The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature* 410, 1084–1088.
- JONES TD, FARLOW JO et al. (2000) Cursoriality in bipedal archosaurs. *Nature* 406, 716–718.
- JUNKER R (2016) Vogelfedern und Vogelflug. Was Evolutionshypothesen erklären müssten. *Stud. Integr. J.* 23, 75–82.
- JUNKER R (2017) Vogelfedern und Vogelflug. 2. Modelle zur Entstehung von Federn. *Stud. Integr. J.* 24, 4–11.
- KAISER G & DYKE G (2015) The development of flight surfaces on the avian wing. *Biol. Bull.* 42, 607–615.
- KREMER BP, WELSCH U & WINK M (2000) *Archaeopteryx* auch nach 140 Jahren in den Schlagzeilen. *Biol. in uns. Zeit* 30, 322–331.
- LINGHAM-SOLIAR T (2015) The vertebrate integument. Vol. 2. Structure, design and function. Heidelberg.
- LÜ J & BRUSATTE SL (2015) A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Sci. Rep.* 5:11775.
- MARTIN LD (2008) Origins of avian flight – a new perspective. *Oryctos* 7, 45–54.
- MARTYNIUK MP (2012) A field guide to Mesozoic birds and other winged dinosaurs. Vernon, NJ: Pan Aves.
- MAYR G, PETERS DS, PŁODOWSKI G & VOGEL O (2002) Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften* 89, 361–365.
- MAYR G, PITTMAN M et al. (2016) Structure and homology of *Psittacosaurus* tail bristles. *Palaentology* doi: 10.1111/pala.12257.
- NORELL MA & XU X (2005) Feathered dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 33, 277–299.
- NOVAS FE & PUERTA PF (1997) New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387, 390–392.
- NUDDS RL & DYKE GJ (2010) Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability. *Science* 328, 887–889.
- OSMÓLSKA H, CURRIE PJ & BARSBOLD R (2004) Oviraptorosauria. In: WEISHAMPEL DB, DODSON P & OSMÓLSKA H (eds) The Dinosauria. 2nd ed., University of California Press, Berkeley CA, S. 165–183.
- PAUL GS (2010) Comment on “Narrow primary feather rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* suggest poor flight ability”. *Science* 330, 320b.
- PETERS DS (2001) Probleme der frühen Vogelevolution. I. Die Sache mit den Federn. *Nat. Mus.* 131, 387–401.
- PETERS DS (2002) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347–354.
- PRUM RO (2003) Are current critiques of the theropod origin of birds science? Rebuttal to Feduccia (2002). *The Auk* 120, 550–561.
- PRUM RO (2010) Moulting tail feathers in a juvenile oviraptorosaur. *Nature* 468, E1.
- RAUHUT OWM, FOTH C, TISCHLINGER H & NORELL MA (2012) Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 11746–11751.
- SCHWEITZER MH et al. (1999) Beta-keratin specific immunological reactivity in feather-like structures of the Cretaceous alvarezsaurid *Shuvuuia deserti*. *J. Exp. Zool.* 285, 146–157.
- SULLIVAN C, WANG Y et al. (2014) The vertebrates of the Jurassic Daohugou biota of Northeastern China. *J. Vertebr. Paleont.* 34, 243–280.
- TURNER AH, MAKOVICKY PJ & NORELL MA (2007) Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor*. *Science* 317, 1721.
- TURNER AH, MAKOVICKY PJ & NORELL MA (2012) A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 371, 206 pp.
- WELNHOFER P (2002) Die befiederten Dinosaurier Chinas. *Nat. Rdsch.* 55, 465–477.
- WELNHOFER P (2003) *Microaptor gui* – ein vierflügeliger Dinosaurier. *Nat. Rdsch.* 156, 208–210.
- WITMER LM (2002) The debate on avian ancestry: Phylogeny, function, and fossils. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) Mesozoic birds. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 3–30.
- XU X & GUO Y (2009) The origin and early evolution of feathers: Insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica* 47, 311–329.
- XU X, NORELL MA et al. (2004) Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* 431, 680–684.
- XU X, ZHENG X & YOU H (2010) Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature* 464, 1338–1341.
- XU X, YOU H, DU K & HAN F (2011) An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature* 475, 465–470.
- XU X & ZHANG F (2005) A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus. *Naturwissenschaften* 92, 173–177.
- XU X, ZHAO Q et al. (2009) A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chin. Sci. Bull.* 54, 430–435.
- XU X, ZHOU ZH & PRUM RO (2001) Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature* 410, 200–204.
- XU X, ZHOU ZH et al. (2003) Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421, 335–340.
- ZHANG FC, ZHOU ZH & DYKE G (2006) Feathers and ‘featherlike’ integumentary structures in Liaoning birds and dinosaurs. *Geol. J.* 41, 395–404.
- ZHANG F, ZHOU Z, XU X, WANG X & SULLIVAN C (2008) A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455, 1105–1108.
- ZHOU Z (2004) The origin and early evolution of birds: Discoveries, disputes and perspectives from the fossil record. *Naturwissenschaften* 91, 455–471.

Anschrift des Verfassers:

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baisersbronn;
E-mail: sg@wort-und-wissen.de

Sedimentologie: Paradigmenwechsel zum Ablagerungsmechanismus von Ton und Silt

Feinkörnige Sedimentgesteine machen den größten Teil der sedimentären Überlieferung aus. Wie aber entstanden sie? Wie wurden die feinen Partikel abgelagert? Wohl nicht hauptsächlich – wie bisher geglaubt – aus einer Suspension (Partikel-Absatz), langsam und kontinuierlich in stillem Wasser, sondern wahrscheinlich als Aggregate durch bodennahe Strömungen (Bodenfracht), also unter höher-energetischen Bedingungen und rasch. Diesen Schluss legen neuartige Experimente zur Sedimentation von Ton und Silt nahe. – Die Ergebnisse fordern, so Experten, zu einer kritischen Neubewertung aller ausgewiesenen „Stillwasser-Ablagerungen“ auf.

Michael Kotulla

Abb. 1 Kimmeridge Bay (Süd-England) bei Kimmeridge, Ausschnitt des Westteils der Bucht. Der Küstenaufschluss ist die traditionelle Typus-Lokalität der Tonsteinsfolge der Kimmeridge-Clay-Formation (Oberjura). Die dominanten, im verwitterten Zustand bräunlichen Bänke sind karbonatische Lagen. Die Schichten fallen leicht nach Osten ein; im Vordergrund die prominente „Washing Ledge“-Dolomitbank. Die Fossilien des Kimmeridge Clay sind teilweise exzellent erhalten (s. Abb. und Kasten 2). (Foto: M. KOTULLA, 2016)

Die Aufforderung zu einer kritischen Neubewertung aller „mudstones“ (Tonsteine und Siltsteine) der gesamten geologischen Überlieferung liegt zehn Jahre zurück, abgedruckt im Wissenschaftsmagazin *Science* (MACQUAKER & BOHACS 2007).¹ Sie bezieht sich auf die große Mehrheit von Tonsteinen (bzw. Siltsteinen), die bisher als „Stillwasser“-Ablagerungen interpretiert wurden. Die Auswirkungen sind möglicherweise umfassend: Denn es ist weit verbreitet, von feinkörnigen Sediment(gesteins)folgen Zustände und Bedingungen der geologischen Vergangenheit für Systeme wie Klima, Ozean, Sonne² u. v. m. abzuleiten.³

Im Folgenden werden die vorherrschende Vorstellung über den Ablagerungsmechanismus von Ton (bzw. Silt) skizziert, die neuartigen Gerinne-Experimente der Indiana University (USA) vorgestellt und die Gründe für den Paradigmenwechsel aufgezeigt. Schließlich werden

an zwei Beispielen jurassischer Tonstein-Folgen in Großbritannien Implikationen hinsichtlich der Ablagerungsbedingungen und Ablagerungszeit diskutiert. Zunächst bedarf es aber einer kurzen Übersicht und der Bestimmung einiger Begriffe.

Feinkörnige Sedimente und Sedimentgesteine: Ton und Silt, Tonsteine und Siltsteine

Feinkörnige (siliciklastische⁴) Sedimentgesteine sind häufig Mischgesteine der Kornfraktionen Ton ($< 0,002$ mm) und Silt ($0,002$ bis $< 0,063$ mm)⁵, wobei Ton-vorherrschende Folgen in der sedimentären Überlieferung zu überwiegen scheinen.

Petrographisch* sind Ton und Silt feinklastische, unverfestigte Sedimente. Ton besteht

hauptsächlich aus Tonmineralien, daneben Quarz und Feldspäten und untergeordnet Karbonaten. Das verfestigte Sediment wird als Tonstein bezeichnet; (unechte) „Schiefer“ (s. u.) und Schiefertone sind Tonsteine, (echte) Ton-schiefer dagegen sind bereits durch Druck und Temperatur veränderte (schwach metamorphe) Gesteine. Silt kann eine ähnliche mineralogische Zusammensetzung wie Ton aufweisen, sie kann aber auch deutlich abweichen: z. B. ein Grobsilt mit einer Dominanz von Quarzkörnern. Das verfestigte Sediment wird Siltstein genannt.⁶

Tongesteine sind außerordentlich variabel. Abhängig von den Komponenten und „Beimengungen“ können z. B. karbonatische, kieselige, kohlige oder bituminöse (organikreiche) Tonsteine unterschieden werden. Zur letztgenannten Gruppe – meist dunkelgrau- bis schwarzfarben und mit hohen Gehalten organischen Kohlenstoffs – zählen der Posidonienschiefer (Unterjura), der Messeler Ölschiefer (Eozän)⁷ oder der Kimmeridge Clay („Kimmeridge-Ton“, Oberjura; Abb. 1). Die Gesteine dieser Schichtfolgen werden auch als „Schwarzschiefer“ bezeichnet; es sind keine (echten) Schiefer, sondern Tonsteine.

Makroskopisch sind Tonsteine (bzw. Siltsteine) gefügearm^{*}; deshalb werden sie mitunter als langweilig betrachtet. Bergen sie allerdings Fossilien – insbesondere in sehr guter Erhaltung (z. B. Abb. 4) –, stehen dann häufig diese zunächst im Vordergrund. Nach ihrer Bruch-Charakteristik werden massige, scherbige und dünnplattige Tonsteine (bzw. Siltsteine) unterschieden. Tonsteine mit mehr oder weniger schichtparallelen Ablösungsflächen werden auch als schiefrige Tonsteine oder Schiefertone bezeichnet (analog für Siltsteine, aber weniger gebräuchlich). Eine Feinschichtung (Lamination) ist mit dem bloßen Auge meist noch erkennbar, jedoch nicht weiter auflösbar. Einzelne Partikel sind wegen ihrer Kleinheit i. d. R. nicht erkennbar. So werden zur weiteren Analyse An- und Dünnschliffe hergestellt; neben der Lichtmikroskopie finden auch die Elektronenmikroskopie und die Röntgenmethode Anwendung.⁸

Die englischen Begriffe „mud“ (Schlamm) und „mudstone“ (wörtlich „Schlammstein“) umfassen die Korngrößen Ton und Silt (< 0,063 mm); diese Klassifizierung ist Grundlage der meisten hier angeführten Arbeiten. Im deutschen Schrifttum hat sich kein übergeordneter Begriff für Ton- und Siltsteine etabliert, wie ihn das englische „mudstone“ darstellt.⁹ Deshalb werden – abhängig vom Kontext – Ausdrücke wie „Ton (bzw. Silt)“, „Tonstein (bzw. Siltstein)“ oder ähnlich lautende Kombinationen verwendet; eine geringfügige Beeinträchtigung der Leserlichkeit wird in Kauf genommen. Für den englischen Begriff „shale“ wird Schiefertone benutzt.¹⁰

Kompakt

Neuartige Laborversuche zeigen, dass sogar feinkörnige siliciklastische Sedimente (Ton, Silt) und feinkörnige Karbonatsedimente unter höher-energetischen Bedingungen entstehen können; so werden Aggregate (Flocken) durch schnell bewegende Strömungen als Bodenfracht transportiert und abgelagert (oder teilweise wieder erodiert und erneut abgelagert). Dabei entstehen Feinstrukturen, wie sie in feinkörnigen Sedimentgesteinen der gesamten sedimentären Überlieferung beobachtet werden können. Werden die Laborbedingungen der Entstehung allgemein auf die geologische Überlieferung übertragen, ist anzunehmen, dass mehrheitlich dynamische, höher-energetische Bedingungen in den einstmaligen Sedimentationsbecken vorgeherrscht haben müssen.

Ein Paradigmenwechsel zum Ablagerungsmechanismus von Ton und Silt ist darin begründet, dass bislang der Idee gefolgt wurde, dass feinkörnige Sedimentgesteine im Wesentlichen lange Zeit in Anspruch nehmende (Stillwasser-)Ablagerungen repräsentieren; hierfür gilt als Mechanismus ein Einzelkorn-Niederschlag aus einer Suspension (Schwebfracht) in der Wassersäule.

Aggregate und höher-energetische Bedingungen implizieren – wie bei Sanden – eine rasche Ablagerung. Ein weiteres Indiz für rasche Ablagerung ist – im Fall des Kimmeridge Clay – eine rasche Sedimentüberdeckung, die sowohl für die Erhaltung und Konservierung des hohen organischen Gehaltes als auch der Makrofossilien notwendig gewesen ist. Hinsichtlich der Bildungszeit solcher Ablagerungen bzw. der reinen Sedimentationszeit verlagert sich die Diskussion hin zu einer Bewertung der Zeitdauer, die möglicherweise in Schicht- und Erosionsflächen und durch Nicht-Sedimentation „überliefert“ sein könnte. Im Fall der „Jet-Rock-Tonsteine“ sind keine längeren Sedimentationsunterbrechungen ersichtlich oder begründet anzunehmen; der für diese Sedimentfolge vorgegebene (radiometrisch geeichte) Langzeit-Rahmen ist aufgrund der geologisch-sedimentologischen Indikation nicht plausibel.

Ablagerungsmechanismus von Ton und Silt

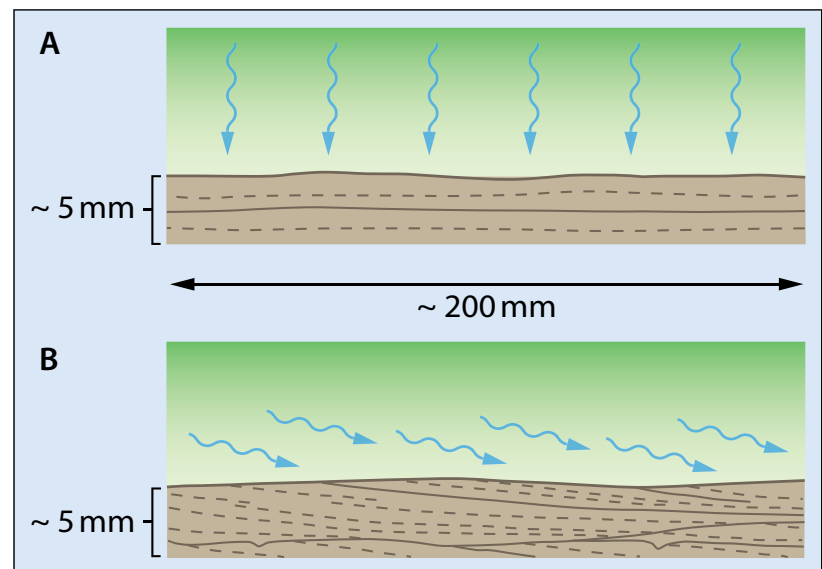
Vorherrschende Vorstellung

Hinsichtlich des Ablagerungsmechanismus von Ton (bzw. Silt) neigen – laut MACQUAKER & BOHACS (2007) – Geowissenschaftler zu folgenden Annahmen (Abb. 2A):

(a) Der meiste Tonschlamm (bzw. Silt-schlamm) akkumuliert^{*} direkt aus einer Suspension^{*} in der Wassersäule.¹¹

(b) Die Tonablagung (bzw. Siltablagung) benötigt ruhige Wasserbedingungen am Boden (niedrig-energetische Konditionen).

Abb. 2 Mechanismen der Tonablagung (schematisch). **A** Absatz aus Trübe (Suspension), Niederschlag einzelner Partikel (wellige, vertikale Pfeile); vorherrschende Vorstellung. **B** Ablagerung in Form von Aggregaten durch Bodenströmung, wie durch Experimente identifiziert (wellige, nahezu horizontale Pfeile). – Sediment: durchgezogene Linien, Schichtflächen: gestrichelte Linien, Laminen (flächen). (Nach MACQUAKER & BOHACS (2007), ihre Abb. auf Seite 1734. Grafik: F. MEYER)



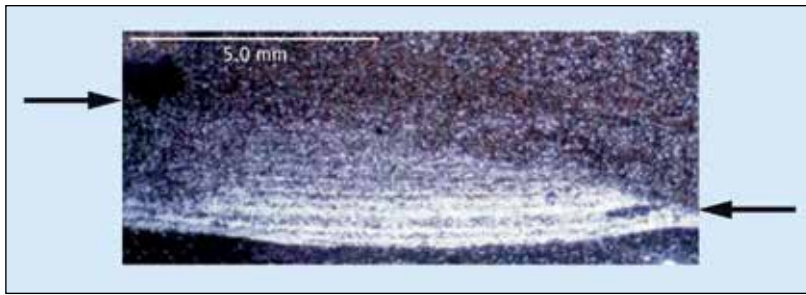


Abb. 3 Dünnschliff-Scan eines Tonsteins der Kimmeridge-Clay-Formation, senkrecht zur Schichtung. Die Probe besteht aus Komponenten der Silt- und Tonfraktion und enthält eine Rippel (Oberfläche durch schwarze Pfeile markiert). Die Rippel zeigt an, dass das Sediment durch Bodenströmungen abgelagert wurde und nicht durch einen Niederschlag aus Suspension (vgl. Abb. 2). (Aus MACQUAKER & BOHACS (2007), ihre Abb. auf Seite 1735 der *Science*-Ausgabe vom 14. Dez. 2007; Abdruck mit Genehmigung von AAAS. Pfeile und Rahmen sind Ergänzungen des Verfassers)

(c) Tonsteine (bzw. Siltsteine), die feine, dicht aufeinander folgende, parallele Laminieren aufweisen, repräsentieren eine kontinuierliche Ablagerung.

Dabei werde unterstellt, dass feinkörniges Material von Suspensionswolken nahe der Meeresoberfläche (z. B. erzeugt durch Stürme oder Hochwasser) mehr oder weniger kontinuierlich angeliefert wird oder von Trübeströmen, bevor es sich aus der Suspension als individuelle Körner in stillem Wasser absetzt. Dieses Paradigma scheine mit verfügbaren weiteren Daten und mit den wenigen, (makroskopisch) erkennbaren Sedimentstrukturen zusammenzupassen.

Gerinne-Experimente der Indiana University (USA)

Mit dem *Science*-Artikel *Akkretion von Schlammstein-Schichten durch migrierende Flocken-Rippeln* (wörtliche Übersetzung) präsentieren SCHIEBER et al. (2007), wie Tonsteine und Siltsteine („Schlammsteine“) entstehen (können). Dem ist vorzuschicken, dass selbst in modernen, natürlichen Umgebungen dieser Vorgang der Akkumulation* von Ton und Silt („mud“) bislang nicht beobachtet worden war. In einer Umlauf-Gerinneanlage (Abb. 5) haben SCHIEBER et al. (2007) sehr wahrscheinlich den maßgeblichen und universellen Ablagerungsmechanismus von Ton und Silt realitätsnah nachgeahmt und sedimentäre Strukturen erzeugt, wie sie am häufigsten in feinkörnigen Sedimentgesteinen überliefert sind (Details s. Kasten 1).

Werden ihre Beobachtungen und Ergebnisse auf das obige Schema (Punkte a-c) übertragen, heißt das (Abb. 2B und 3):

Zu (a): Der Tonschlamm (bzw. Siltschlamm) – hier: Kaolinit-Tonminerale – akkumuliert als Aggregat, Flocken („flocules“), aus bodennahen Strömungen (Bodenfracht). Die Akkretion (Wachstum durch Anlagerung) erfolgt durch migrierende (wandernde) Flocken-Rippeln (Abb. 6 und 8).

Zu (b): Die Sedimentation der Kaolinit-Flocken erfolgt unter schnell bewegenden Strömungen mit Geschwindigkeiten zwischen 10 und 26 cm/s (höher-energetische Konditionen).

Zu (c): Das Sediment hat eine Internstruktur aus leicht stromwärts geneigten Laminieren, die nach vollständiger Austrocknung eine quasi lagenparallele Anordnung zeigen (d. h. fossile Sedimentgesteine dieser Entstehungsweise sind nur scheinbar parallel-laminieren).

SCHIEBER et al. (2007) schreiben: „Unsere Beobachtungen unterstützen nicht die Idee, dass Tonschlamm (bzw. Siltschlamm) nur in ruhigen Umgebungen mit nur sporadischen schwachen Strömungen abgelagert werden können (...)“. „Stattdessen“, so heißt es weiter, „findet der Bodentransport des verflochtenen Schlammes und die Sedimentation bei Strömungsgeschwindigkeiten statt, die auch Sand transportieren und ablageren würden.“ Ihre Ergebnisse schließlich „fordern zu einer Neubewertung aller publizierten Interpretationen von fossilen Tonstein-Folgen (bzw. Siltstein-Folgen) und den daraus abgeleiteten paläoozeanographischen Konditionen.“^{12,13}

Mit Reverse-Engineering-Ansatz Ablagerungsmechanismus von Ton und Silt entschlüsselt

Für ihren Reverse-Engineering-Ansatz hatten SCHIEBER et al. (2007) eine neuartige Umlauf-Gerinneanlage konstruiert, die insbesondere die Integrität der Flocken aufrechterhalten kann. Ältere Versuchsanlagen hatten mit Zentrifugen operiert, die die Flocken zerstörten.

In Folgeexperimenten zeigen SCHIEBER und Kollegen, wie weitere Strukturen (s. Kasten 1), die in der sedimentären Überlieferung häufig zu beobachten sind, ebenfalls unter höher-energetischen Bedingungen produziert werden können bzw. entstehen können: linsenförmige Gefüge (SCHIEBER et al. 2010), Silt-laminierte Ton-schichten (YAWAR & SCHIEBER 2015). Schließlich demonstrieren SCHIEBER et al. (2013), dass auch feinkörnige Karbonatschlamm unter höher-energetischen Bedingungen entstehen können: Es können die gleichen Muster der Flokkulation, der Rippelbildung und Lagenakkretion wie bei Tonmineral-Suspensionen beobachtet werden.

Glossar

Akkumulation, akkumuliert: (An)sammlung, (an)gesammelt.

Diagenese: Umbildung unverfestigter Sedimente zu festem Gestein.

Exposition: Ausgesetztsein gegenüber Umwelteinflüssen.

Gefüge: Beschreibende Darstellung der Lage der Gesteinsbestandteile zueinander und im Raum; bei Sedimenten

und Sedimentgesteinen Merkmale wie Korngrößenverteilung, Partikelform, Schichtungstypen, Schichtflächen.

Petrographie: Beschreibende Gesteinskunde.

Suspension: Fein verteilte Festkörper (Partikel) in Wasser oder Luft; oder als Transportart der Partikel.

Die von SCHIEBER und Kollegen seit 2007 präsentierten Ergebnisse zum Ablagerungsmechanismus von Ton und Silt sind fundamental. „Viele der lange Zeit vertretenen Annahmen über die Ablagerung von Ton und Silt“, so SCHIEBER (2011a), „stimmen nicht mit den physikalischen Realitäten überein.“¹⁴ Demnach haben sich die Rahmenbedingungen grundsätzlich geändert. Konsequenterweise spricht SCHIEBER (2011a) von einem Paradigmenwechsel.¹⁵

Aber auch ein (neu etabliertes) Paradigma II kann wiederum von einem Paradigma III abgelöst werden. Wichtiger als diese wissenschaftstheoretische Klassifikation ist hier der Sachverhalt, dass die bisherige Grundlage der Interpretation eines Großteils der sedimentären Überlieferung „lediglich“ auf gewissen Annahmen (auch Vorstellungen, Ideen) beruht(e). Diese Interpretationen wiederum führten zu quasi-faktischen Aussagen der Erdgeschichte (vgl. KOTULLA 2016). Diese Annahmen aber sind „unstimmig“ (s. o.), mit anderen Worten unrealistisch, und deshalb möglicherweise auch irreleitend.

Mit den Gerinne-Experimenten soll(ten) natürliche Bedingungen nachgestellt (repliziert) werden.¹⁶ Dass dies offensichtlich gelungen ist, zeigen die produzierten Sedimentschichten, deren Gefügemerkmale, insbesondere ihre Internstruktur, mit häufig auftretenden Gefügemerkmalen fossiler, feinkörniger Sedimentgesteine übereinstimmen. Als Analogieschluss werden die Laborbedingungen der Entstehung auf diese Gesteine der sedimentären Überlieferung übertragen (Interpretation); wird diesem Analogieschluss gefolgt, sind (umgekehrt) die natürlichen Bedingungen nachgestellt worden.

Im Gegensatz zu den bisherigen „Annahmen“ können nun – auf Basis kontrollierter Experimente zur Sedimentation – durch konkreten Vergleich (Indizien) realitätsnahe Interpretationen versucht werden.

Jurassische Tonstein-Folgen in Großbritannien

Ein Großteil der Formationen, die in Großbritannien dem Jura-System zugerechnet werden, besteht hauptsächlich aus Tonstein-reichen, marinen Sedimentfolgen. Zwei dieser Tonstein-Folgen werden nachfolgend hinsichtlich der Ablagerungsbedingungen bzw. der Ablagerungszeit diskutiert: der Kimmeridge Clay (Kimmeridge-Clay-Formation, Oberjura) und die „Jet-Rock-Tonsteine“ (Whitby-Mudstone-Formation¹⁷ innerhalb der Lias-Gruppe, Unterjura). Beide Tonstein-Folgen werden auch als „Schwarzschiefer“ bezeichnet; sie weisen einen hohen organischen Kohlenstoffgehalt auf.

Kimmeridge Clay

Der Kimmeridge Clay¹⁸ („Kimmeridge-Ton“) ist die am meisten untersuchte Formation in Großbritannien¹⁹ und möglicherweise die ökonomisch wertvollste in ganz Europa. Denn die Tonstein-Folge wird aufgrund ihres hohen organischen Anteils (Bitumen, Kerogene) als das Erdölmuttergestein des Nordseeöls angesehen. Während der Kimmeridge Clay an der Küste Südinglands zu Tage tritt (Abb. 1), ist er im Untergrund der Nordsee in Gräben in Tiefen von bis zu über 4000 m anzutreffen. Die Mächtigkeit variiert erheblich; sie beträgt auf dem Festland 250 bis 500 m, örtlich „dramatisch“ ausgedünnt auf 40 m²⁰, und im Untergrund der Nordsee je nach Lokalität bis zu 260, 300 oder 1400 m.²¹

MORGANS-BELL et al. (2001) unterscheiden lithologisch dunkelgraue, teilweise laminierte Schiefertone („shales“), laminierte, dunkelgraue bis schwarze Schiefertone („shales“) mit sehr guter Spaltbarkeit und schwarze Tonsteine („mudstones“), die erst eine Feinlamination mit der Handlupe erkennen lassen.²² Letztere werden

Hinweis zu den Anmerkungen: Die Anmerkungen enthalten Belegzitate und weitere Informationen; sie können als Zusatzmaterial zum Artikel unter www.sijournal.de/jg24/heft2/sedimentologie.pdf heruntergeladen werden.



Abb. 4 Knochenfisch *Caturus* sp., Aufsicht auf Bauchseite (von der Unterseite präpariert). Exzellente Erhaltung (s. Flossen und Schuppen). Kimmeridge Clay, Fundjahr 2013 (Fundstück K2059).
(© The Etches Collection, Foto: Terry KEENAN, freundl. Zurverfügungstellung)

1 Experimentelle Sedimentologie mit feinkörnigen Materialien – Nachbildung sedimentärer Strukturen feinkörniger Sedimentgesteine

Die Indiana University (Bloomington, USA) verfügt über mehrere Umlauf-Gerinne („racetrack flumes“, Abb. 5). Diese Versuchsanlagen sind speziell für das Studium von Sedimentations- und Erosionsparametern von feinkörnigen Materialien ausgelegt (Korngröße $< 0,063$ mm) und zur Nachbildung sedimentärer Strukturen, die in feinkörnigen Sedimentgesteinen zu beobachten sind.⁴²

Diese Übersicht bezieht sich auf maßgebliche Veröffentlichungen von Juergen SCHIEBER und seinen Kollegen seit 2007.

Tonsteine und Siltsteine (SCHIEBER et al. 2007)

Die Sedimentation feinkörnigen Materials wird als ein hochkomplexes System betrachtet, das bis zu 32 Variablen und Parameter zur physikochemischen Charakterisierung erfordert.⁴³ SCHIEBER et al. (2007) zufolge ist ein Kernpunkt Flokkulation (Flockenbildung), ein Phänomen, bei welchem eine Anzahl von Parametern wie Sinkgeschwindigkeit, Flockengröße, Korngrößenverteilung, Ionenaustauschverhalten und organischer Gehalt „zusammenkommen“. Die Bildung von Flocken, das Zusammenschlie-

ßen einzelner Partikel (Körner) zu größeren Aggregaten, erhöhe die Ablagerungsrate feinkörniger Sedimente, und ihr Verständnis sei für die Modellierung des Verhaltens von Ton (bzw. Silt) in sedimentären Umgebungen kritisch.

So zeigten die Gerinne-Experimente, dass sich bei der Zugabe von pulverisiertem Kaolinit-Ton (hier: Material) in das bewegte Wasser des Gerinnes (Konzentrationen von 0,03 bis 2 g/l) am Boden innerhalb von Minuten „Flocken-Streifen“ bildeten. Bei abnehmender Strömungsgeschwindigkeit (beginnend mit 50 cm/s) bis zur vollständigen Sedimentation entstanden unterschiedliche Flocken-Gebilde: individuell migrierende Flocken, Flocken-Rippeln und Felder von Flocken-Rippeln (Abb. 6). Die Flocken hatten eine Größe von etwa 0,1 bis 1 mm (Kornfraktion Fein- und Mittelsand).

Mit pulverisiertem Hämatit wurden jeweils einzelne Sedimentationspulse am Top markiert, um eine produzierte Sedimentlage von etwa 2 cm (unkompaktiert) zu analysieren.⁴⁴ An der Sedimentoberfläche waren gestreckte Rippeln mit einer Höhe von bis zu 3 cm (ab Boden) und einem Abstand von 30–40 cm (stromabwärts) zu beobachten. Die Internstruktur bestand aus Laminen, die leicht stromabwärts geneigt waren und damit auf eine laterale Anlage (Akkretion) der Ton-Flocken hinwiesen. Diese kleindimensionierte Schrägschichtung mit sehr flachen Winkeln habe ein direktes strukturelles Analogon in Sandsteinen, wo sie als Rippen- und Furchenstruktur (auch Schrägschichtungsbogen) bekannt ist (vgl. Abb. 7). Nach vollständiger Austrocknung zeigten die Laminen eine scheinbar lagenparallele Anordnung auf Flächen senkrecht zur Schichtung. Dies könne bei Tonsteinen (bzw. Siltsteinen) fälschlicherweise als Horizontalschichtung interpretiert werden.⁴⁵

Die Entstehung der Ton-Schichten (hier: Material) durch „migrierende Flocken-Rippeln“ erfolgte je nach Konzentration der bewegten Suspension bei Strömungsgeschwindigkeiten zwischen 10 und 26 cm/s, also bei Strömungsgeschwindigkeiten, die auch Sand transportieren und abgelagern.

Schiefertone mit linsenförmigen Gefügen (SCHIEBER et al. 2010)

In Experimenten mit der Prozessfolge Sedimentation, Erosion, Transport, Resedimentation und (virtuelle) Kompaktion⁴⁶ produzierten SCHIEBER et al. (2010) Labor-Tonschlamm (Material: Kaolinit-Ton, Korngröße: $< 0,063$ mm) mit linsenförmigen Laminationsgefügen. Dabei setzte eine Erosion der abgelagerten Tonschlamm (bzw. Siltschlamm) bei Strömungsgeschwindigkeiten von 16 cm/s ein. Die erodierten, irregulären Tonfragmente formten sich nach wenigen Zehnermetern zu 0,5 bis

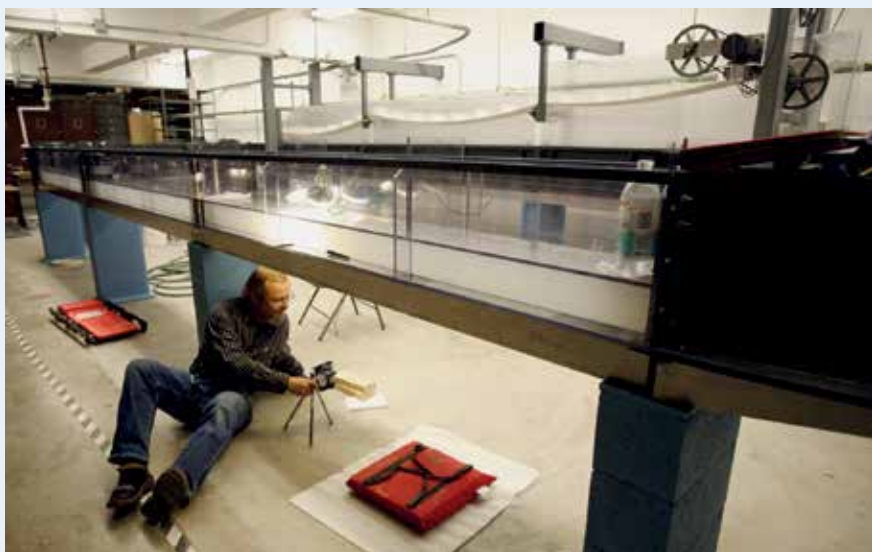


Abb. 5 Labor der Indiana University (USA) mit einer Umlauf-Gerinneanlage, Stand 2007. Auf dem Boden Prof. Juergen SCHIEBER. (Foto/Credit: Indiana University, freundl. Zurverfügungstellung)

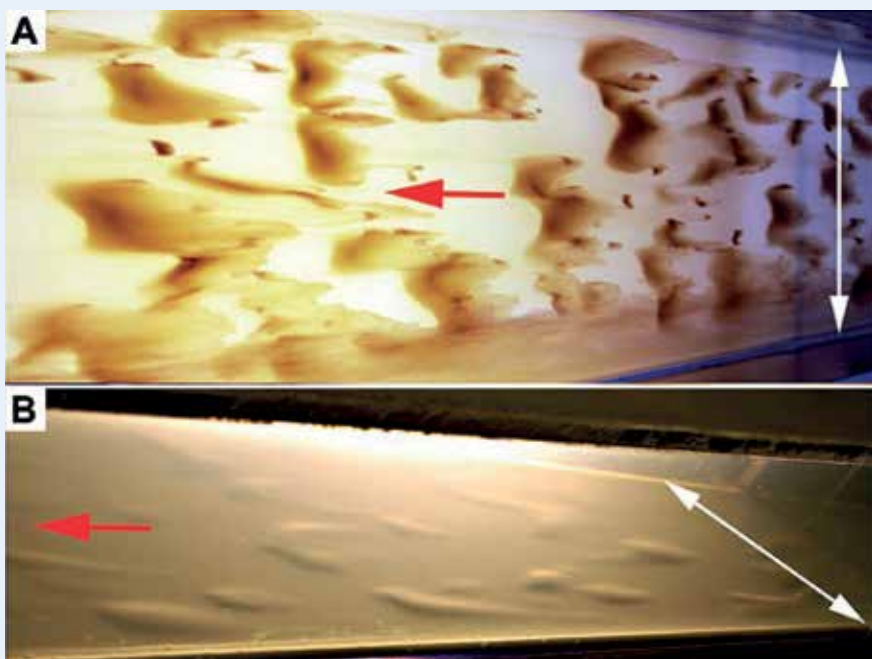


Abb. 6 Visualisierung von Flocken-Rippeln im Gerinne-Kanal. A Blick von unten (Breite 25 cm, weißer Doppelpfeil), mit Durchlicht von oben. Die Migration erfolgt von rechts nach links (roter Pfeil). B Schrägsicht von oben mit Seitenlicht (dasselbe Experiment wie A). Die Rippeln sind mit einer dünnen Haut von residualem Ton der Suspension drapiert, nachdem der Strom angehalten wurde (roter Pfeil zeigt Strömungsrichtung an). Nachdruck von Fig. 1 aus SCHIEBER & YAWAR (2009) in *The Sedimentary Record* (CC BY-NC 4.0).

2 mm großen kugelförmigen Klümpchen. Durch kurze Geschwindigkeitsstöße (30–35 cm/s) erodierte Fragmente waren größer (5–10 mm), bestanden aus mehreren Materiallagen und besaßen eine spanartige Form. Ablagerungen (Resedimente) dieser Fragmente (Klasten) bestanden aus unterschiedlichen Lagen-niveaus des ursprünglichen Sediments. Sie waren schlecht sortiert; die Zwischenräume waren mit Tonflocken verfüllt und die Längsachsen der Klasten waren i. d. R. subhorizontal ausgerichtet. Durch eine (virtuelle) Kompaktion schließlich wurden die Tonklumpen (Klasten) verflacht; sie waren linsenförmig und dünnnten lateral aus. Insgesamt resultierte ein linsenförmiges Gefüge.

Das Experiment demonstriert, so SCHIEBER et al. (2010), dass frisch abgelagerter wasserreicher Tonschlamm (bzw. Siltschlamm) – hier mit 70 Gew.-% Wasser – erodiert und als größere Aggregate (Klumpen) transportiert werden kann. Das im Labor produzierte linsenförmige Gefüge repräsentiert ein direktes Gegenstück zu linsenförmiger Lamination in Schiefertonen („shales“) der geologischen Überlieferung. Demnach können solche Gefüge in Tonsteinen (bzw. Siltsteinen), die weit verbreitet sind, als Indizien für Ablagerungen unter höher-energetischen Bedingungen betrachtet werden.⁴⁷

Silt-laminierte Schiefertone (YAWAR & SCHIEBER 2015)

Eine Serie von Gerinne-Experimenten mit Gemischen aus Ton (Kaolinit oder Illit, Tonfraktion) und Silt (körniger Quarz: Grobsilt, 0,05 mm; Feinsilt, 0,005 mm) zeigt, dass in der bewegten Suspension und bei der Sedimentation eine Segregation stattfindet. Bei den Versuchen war ein laminiertes Tonschlamm (mit gleichmäßig verteiltem Feinsilt) mit Einschaltungen von Grobsilt-Laminen entstanden.⁴⁸ Demnach wird bei der Flokkulation von Ton Grobsilt nicht integriert, dagegen aber Feinsilt. Die entstandenen Rippeln mit interner Schrägschichtung sind hinsichtlich Größe und Geometrie mit Sandrippeln vergleichbar.

YAWAR & SCHIEBER (2015) schließen aus diesen Experimenten, dass grobsilt- und tonreiche Schichtgesteine unter gleichen Strömungskonditionen entstanden sein dürften und ein häufiger Wechsel der Konditionen mit Unterbrechungen – Bewegtwater/Stillwater, quasi ein An/Aus-Mechanismus – zur Erklärung *nicht* angenommen werden muss.⁴⁹ Bislang sei verteilter Feinsilt (Quarz) in Tonsteinen häufig als Indikation für einen äolischen Input interpretiert worden; der in den Experimenten beobachtete Prozess sei sehr wahrscheinlich eine bessere Erklärung für die Mehrzahl dieser Fälle.⁵⁰

Feinkörnige Karbonatgesteine (SCHIEBER et al. 2013)

Gerinne-Experimente mit feinkörnigen Karbonat-Partikeln (< 0,063 mm) zeigen, dass

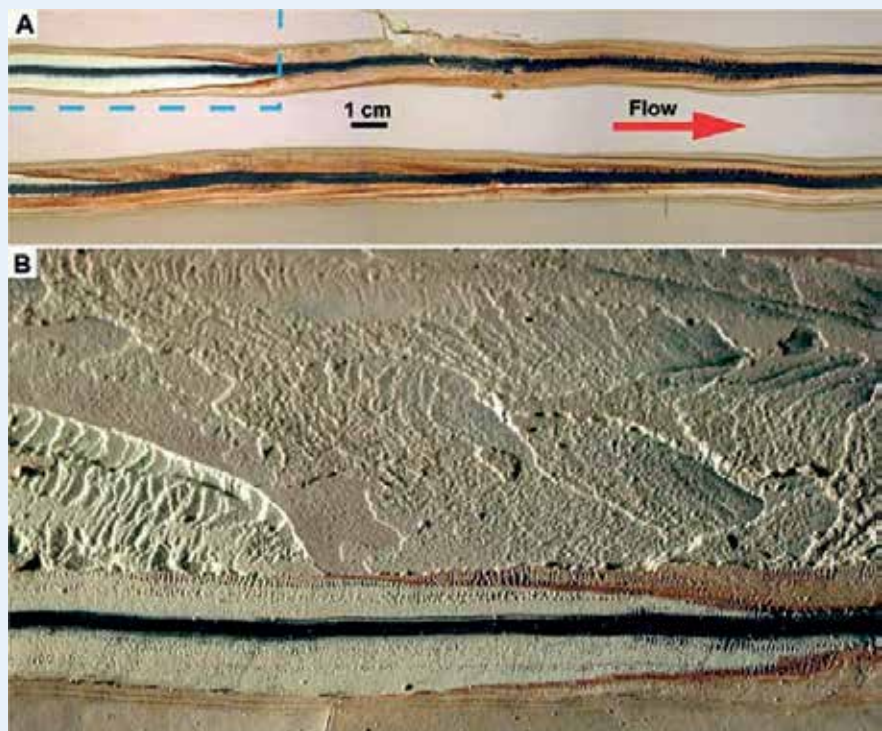


Abb. 7 Laterale Akkretion, visualisiert durch eingestreute Farbpigmente. Freilegung der Internstruktur des produzierten Sediments durch Ausschälung parallel zur Fließrichtung; Blick von oben. **A** Die Pigmentmarker verdeutlichen geneigte, nach rechts einfallende Laminen (Schrägschichtungsbögen). Die Anlagerung erfolgte von links nach rechts (roter Pfeil markiert Fließrichtung). **B** Ausschnitt von A (blaue Markierung). Zwei Sets interner Schrägschichtung: ein unterer Teil mit weißem Ton (Material) und ein oberer rötlicher Teil, der mit dem Pigmentmarker einsetzt. Die Struktur ist identisch mit der Rippen- und Furchenstruktur („rib and furrow“), die von Rippel-schrägschichteten sandigen Ablagerungen beschrieben wird (siehe auch Strukturen auf Sedimentoberfläche). Nachdruck von Fig. 3 aus SCHIEBER & YAWAR (2009) in *The Sedimentary Record* (CC BY-NC 4.0).

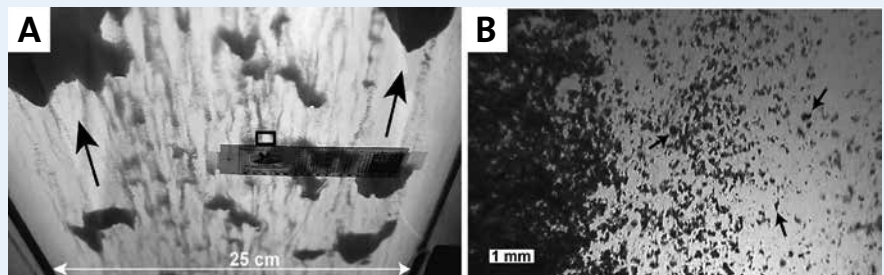


Abb. 8 Bildungen von karbonatischen Flocken im Gerinne-Kanal. **A** Blick von unten (Breite 25 cm), mit Durchlicht von oben. Bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 25 cm/s haben sich erste Flocken-Rippeln aus Karbonatschlamm gebildet (Pfeil zeigt Strömungsrichtung an). **B** Ausschnitt aus der linken Abb. (schwarzes Rechteck). Linke Bildhälfte mit Anreicherungen von Flocken; sie sind Teil einer migrierenden Rippel. Mittig und rechts individuelle Flocken (Pfeile) mit Größen unter 1 mm. Nachdruck der Fig. 3 (Ausschnitt) aus SCHIEBER et al. (2013), *Journal of Sedimentary Research*.

Aggregate von Flocken entstehen, die am Boden transportiert werden, dass die Flocken Strömungsrippeln bilden und dass schließlich ein laminiertes Sediment entsteht (Abb. 8). Damit weisen Experimente mit Karbonatmineral-Suspensionen die gleichen Muster der Flokkulation, der Rippelbildung und Lagenakkretion auf wie Tonmineral-Suspensionen (s. o.).

Wie es für Tonschlamm (bzw. Siltschlamm) angenommen wurde, gibt es auch eine seit langem vorherrschende Auffassung, dass die Akkumulation von ergiebigen Karbonatschlammen ruhige Konditionen in Flachmeer- und tieferen Umgebungen widerspiegeln. Die Experimente demonstrieren allerdings, dass Karbonatschlamm unter höher-

energetischen Bedingungen abgelagert werden können.

So müssten – mit Bezug auf die sedimentäre Überlieferung – Wechsellagerungen von grobkörnigen Kalksteinen („grainstones“) und feinkörnigen Kalksteinen („lime mudstones“, Mikrite) nicht notwendigerweise einen Wechsel in der Ablagerungsenergie (oder Wassertiefe) widerspiegeln, sondern könnten einen Wechsel in dem bereitgestellten Sedimenttypus bedeuten. Schließlich, so SCHIEBER et al. (2013), würden die Laborbeobachtungen anzeigen, dass die publizierten Interpretationen fossiler feinkörniger Kalksteine und die von ihnen abgeleiteten paläoozeanischen Konditionen einer Neubewertung bedürfen.



Abb. 9 Ichthyosaurier mit vollem Bauch. Vollständiger Schädel und Körper; möglicherweise eine neue Spezies. Im Bereich des Rippenkorbs Überreste von Fischen und Tintenfischen. Kimmeridge Clay, Fundjahr 2007 (Fundstück K1747). (© The Etches Collection, Foto: Terry KEENAN, freundl. Zurverfügungstellung)

auch als „Ölschiefer“ bezeichnet. Daneben treten graue Mergel auf. Untergeordnet sind Coccolithen-Kalksteine und Siltsteine sowie Kalksteine und Dolomite (beide als „Zementsteine“) vertreten; letztere sind während der Diagenese* gebildet worden (karbonatische Imprägnierung). Der organische Gehalt in den Schiefertönen und Tonsteinen, ausgedrückt als organischer Gesamtkohlenstoffgehalt (TOC), ist

hoch, variiert aber beträchtlich: TOC-Gehalte von $\text{Ø} > 6$, 8–15, 3–26 und > 35 Gew.-%.²³

MACQUAKER (2011)²⁴ zeigt anhand von Stichproben (Lokalität Kimmeridge Bay), dass die Ausbildung der im Handstück homogen erscheinenden Schiefertone bzw. Tonsteine im Detail – auf mikroskopischer Ebene – äußerst vielfältig ist. Die Heterogenität bezieht sich auf zahlreiche Gefügeattribute wie Variationen in der Korngröße und der Kornkomposition und strukturelle Merkmale.²⁵ Die Tongesteine sind verbreitet aus sehr dünnen Schichten aufgebaut, die typischerweise weniger als 10 mm dick sind. Diese Schichten haben häufig eine scharfe Untergrenze und sind normal-gradiert (Korngrößenabnahme nach oben). Ihre interne Struktur kann eine Vielfalt von Laminen-Geometrien aufweisen: von eben und parallel bis unterbrochen und wellig (z. B. Anreicherungen von pelletreichen, organo-mineralischen Aggregaten) oder bogenförmig überlappend. Abb. 3 zeigt eine Rippel mit scharfer, bogenförmiger Untergrenze und normaler Gradierung. Teilweise sind Laminen durch Verwühlung (Bioturbation) homogenisiert worden; ist dies der Fall, tritt dies kleindimensioniert am Top der Schichten auf. Des Weiteren treten häufig umgelagerte Tonschlamm-Klasten (Tonfladen) in allen Kornfraktionen von Feinsilt bis Grobkies auf.

2 The Etches Collection: Fossilien des Kimmeridge Clay

Die UNESCO-Welterbestätte „Jura-Küste“⁵¹ in England ist um eine Attraktion reicher: Die Etches-Sammlung erhielt im Oktober 2016 in dem kleinen Küstenort Kimmeridge ein permanentes Zuhause – in einem neuen, einzigartigen Museum, dessen Kosten von 5 Millionen Pfund hauptsächlich durch einen Fonds der National Lottery (UK) aufgebracht wurde. Lange Zeit glaubte man, dass der Kimmeridge Clay bezüglich gut erhaltener Fossilien wenig zu bieten habe. Ein Irrtum – wie Steve ETCHES zeigte. In 35 Jahren hat er über 2000 außergewöhnliche Objekte entdeckt, geborgen, professionell prä-

pariert, gesammelt und erforscht. Nicht wenige Funde waren Neuentdeckungen. Steve ETCHES ist Installateur in Kimmeridge; so gilt er als Amateur-Sammler und -Paläontologe.

Die Sammlung ist durchweg katalogisiert und online einsehbar (<http://www.the-etchescollection.org>); zu einem Großteil der Objekte sind Fotografien hinterlegt. Die Fossilien werden als Überlieferung der geologischen Langzeit betrachtet, umschrieben mit der Metapher Tiefenzeit (deep time); das Motto: Geschichten der Tiefenzeit („Stories from deep time“).⁵² Zu dieser Sichtweise siehe KOTULLA (2016).



Abb. 10 Das neue Museum of Jurassic Marine Life in Kimmeridge (England) mit der einzigartigen Fossiliensammlung von Steve Etches. (Foto: M. KOTULLA, 2016)

„Kimmeridge-Tonsteine“: Zahlreiche Indizien für rasche Sedimentation und rasche Sedimentüberdeckung

Die Summe der Gefügemerkmale, so MACQUAKER (2011), zeige ein dynamisches Sedimentationssystem an: Das meiste feinkörnige Material sei durch Ströme in waagerechter Richtung (advektiv) transportiert worden; als Bodenfracht (s. o.) und durch Gravitationsströme oder als verflüssigter Schlamm. Die Schichten mit organisch-mineralischen Aggregaten werden als „marine



Abb. 11 Tintenfisch *Belemnite* sp. Komplettes Exemplar; Fangarme mit Haken zur Ergreifung der Beute (links) und Tintenbeutel (rechts) mit getrockneter Tinte (schwarz). Fossile Tintenfisch-Tinte ist von heutiger („moderner“) Tintenfisch-Tinte nicht unterscheidbar³³; die Eumelanine (Pigmente) sind erhalten geblieben. Die fossile, getrocknete Tinte lässt sich leicht verflüssigen und ist mehrfach schon wie normale Tinte zum Schreiben und Zeichnen verwendet worden. Kimmeridge Clay. (© The Etches Collection, Foto: Terry KEENAN, freundl. Zurverfügungstellung)

Schnee-Aggregate“ interpretiert, die sich rasch aus einer Suspensionswolke vertikal absetzten und am Boden durch advective Strömungen aufgearbeitet oder (durch nachfolgendes Material) begraben wurden. Die untersuchten Laminen seien keine Warven²⁶ (Jahresschichten).²⁷

Die aufgeführten Beobachtungen und Interpretationen stehen damit im Gegensatz zu der herkömmlichen Auffassung eines „Schwarzschiefer“-Stillwasser-Sedimentationsraumes²⁸: a) Sedimentation (Einzelkorn-Niederschlag aus Suspension) unter kontinuierlich niedrig-energetischen Bedingungen; b) Vorherrschen vorwiegend sauerstofffreier (anoxischer) Bedingungen am Meeresboden (euxinisches Milieu); und im Besonderen: c) Laminen (hier: Coccolithen-Kalksteine) repräsentieren Jahresschichten.²⁹

Unter höher-energetischen Bedingungen, u. a. oxischen Bedingungen in der Wassersäule und am Meeresboden, muss angenommen werden, dass das organische Material, hauptsächlich Phytoplankton, i) rasch zum Meeresboden transportiert und ii) rasch von neuem Sediment überdeckt worden war. Denn diese beiden Prozesse limitieren die Expositionszeit* gegenüber Oxidanzien (hier: Sauerstoff und Sulfate).³⁰ Ein weiteres Indiz für eine rasche Sedimentüberdeckung ist die teilweise exzellente Erhaltung der (Makro-) Fossilien (Abb. 4, 9, 11 und 13), mitunter mit Körper- bzw. Gehäusesedimentationen (flachliegend) von über 10 cm Höhe (siehe hierzu auch nächster Abschnitt). Sedimentationsunterbrechungen können häufig nur von kurzer Dauer gewesen sein. Die nicht so häufig auftretende Sedimentverwühlung ist recht kleindimensioniert, sie kann auch noch geschehen bzw. fortgesetzt worden sein, nachdem eine neuerliche Sedimentüberdeckung bereits erfolgt war, möglicherweise bis zum Aufbrauchen des Sauerstoffs. Eine substantielle Kolonisation des Meeresbodens wurde wahrscheinlich nicht durch mutmaßliche anoxische Bedingungen verhindert, sondern durch die Unwirtlichkeit rascher Sedimentationsereignisse.³¹

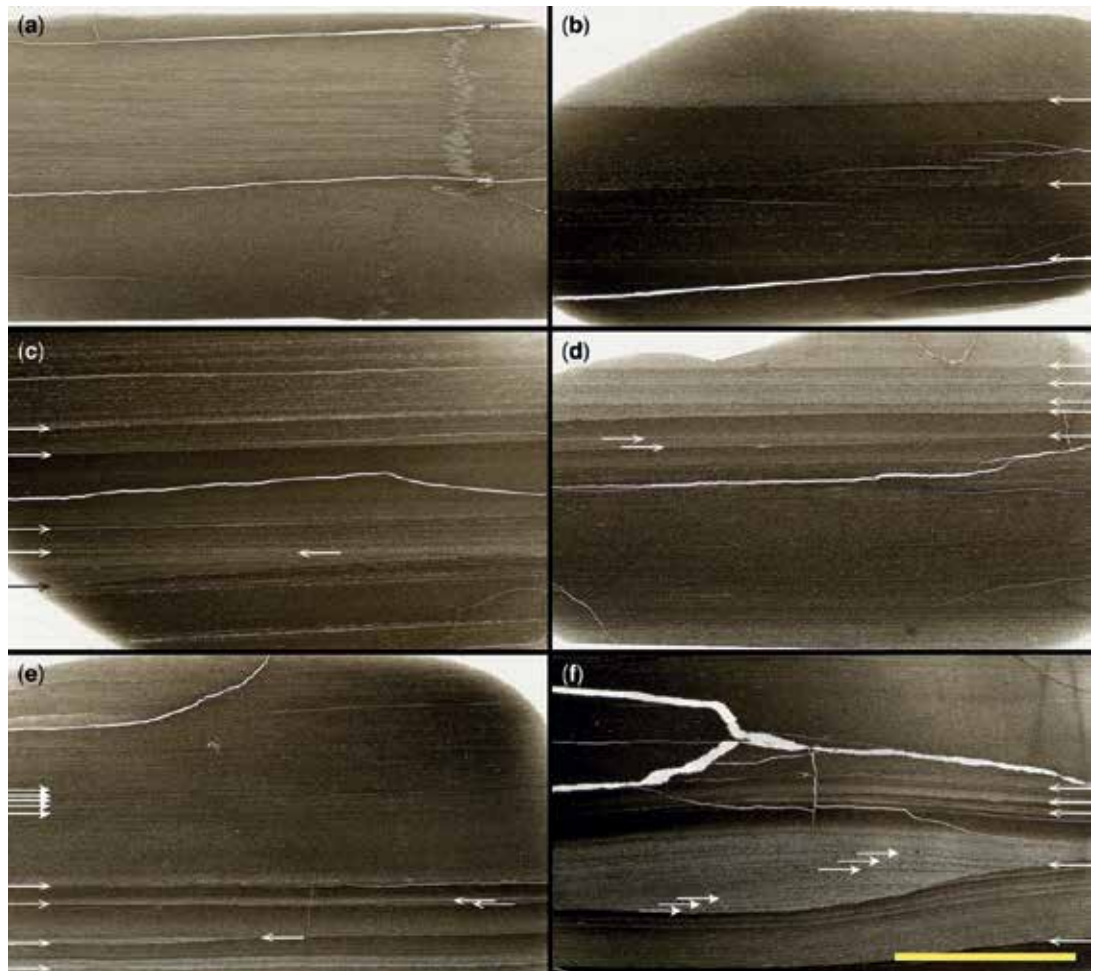
„Jet-Rock-Tonsteine“

Mehr Lücken als Tonstein. – Dies ist die Schlussfolgerung von TRABUCHO-ALEXANDRE (2015), der auf unterschiedliche Weise hergeleitete Zeitspannen für die Sedimentfolge der „Jet-Rock-Tonsteine“ zu geologisch-sedimentologischen Zeitindikationen in Beziehung setzt. Die „Jet-Rock-Tonsteine“ (Jet Rock shales; Yorkshire, England) sollen zeitgleich mit dem Posidonienschiefer (Süddeutschland, Nordschweiz) abgelagert worden sein. Die 7,53 m mächtige Sedimentfolge (Lokalität Hawsker Bottoms³², nahe Whilby) besteht hauptsächlich aus feinlaminieren, braunschwarzen und bituminösen Tonsteinen mit Bändern von kalkigen und pyritischen Konkretionen (HALLAM 1967).

Der Einheit der „Jet-Rock-Tonsteine“ wird genau eine Ammoniten-Subzone (*Cleviceras exaratum*) zugeordnet. Auf Basis der radiometrischen Eichung beträgt die Dauer dieser Subzone der Toarcium-Stufe ca. 0,54 Millionen [radiometrische] Jahre (alle Subzonen mit gleicher Dauer) oder 1,08 Millionen [radiometrische] Jahre (Subzonen mit ungleicher Dauer)³³. Die Feinlaminen sind etwa 0,05 mm dick; HALLAM (1967, 433) interpretiert sie als Jahreslagen (Warvierung). Wird dies auf die gesamte Tonsteinfolge übertragen, ergibt dies rechnerisch eine Dauer von 0,15 Millionen [Warven-] Jahre. Nach zyklotratigraphischer Interpretation³⁴ werden für die ca. 9 m mächtige Abfolge (inklusive etwa 1,5 m Tonsteine des Liegenden) Zeitspannen von 0,30 bzw. 0,90 Millionen [radiometrische] Jahre ausgewiesen.³⁵

Die radiometrischen Werte implizieren eine durchschnittliche Sedimentationsrate von etwa 3,5 bis 15 cm/1000 [radiometrische] Jahre (eine Komprimierung des Sediments um Faktor 5 einbezogen). TRABUCHO-ALEXANDRE (2015) lässt an dieser Stelle eine andere Größe in die Betrachtung einfließen: die Notwendigkeit einer raschen Sedimentüberdeckung und -konservierung von Ammonitengehäusen. Denn es sei sehr schwierig zu akzeptieren, dass eine Schale aus Aragonit³⁶

Abb. 12 Dünnschliff-Scans der „Jet Rock-Tonsteine“ (Port Mulgrave, Yorkshire, England; Unterjura). Maßstab entspricht 1 cm. Die Pfeile deuten auf Gefügemerkmale wie scharfe Schichtuntergrenzen sowie dünne Siltlagen (hellere Feinlaminae). Sie zeigen Ablagerung und Erosion durch Bodenströmungen an. Die Beobachtung und Erkenntnis ist nicht neu: Bereits SORBY (1908) hatte die laminare Struktur dieser Tonsteine der Wirkung von Strömungen zugeschrieben. (Aus: TRABUCHO-ALEXANDRE (2015), seine Fig. 6; freundliche Freistellung, <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0>)



Hunderte Jahre am Boden freiliegen könne, ohne von Epifauna überwachsen oder gänzlich aufgelöst zu werden. Mit einer angenommenen Sedimentationsrate von 2 cm/Jahr (analog Golf von Papua³⁷), die einen am Boden horizontal liegenden Ammoniten „relativ rasch“ begraben würde, kommt TRABUCHO-ALEXANDRE (2015) zu dem Schluss, dass die gesamte Abfolge der „Jet-Rock-Tonsteine“ weniger als 2000 Jahre an Sedimentation(zeit) repräsentieren könnte³⁸ (Komprimierung auf 20 % berücksichtigt) – und demzufolge die meiste Zeit in Schichtflächen und Erosionsflächen sowie durch Nicht-Sedimentation überliefert sei. Bezogen auf die

„Jet-Rock-Tonsteine“: Vorgegebener Langzeitrahmen für Bildung der Ablagerungen nicht plausibel

zuvor genannten Zeitspannen – und von den Bearbeitern implizit als Kalenderjahre verstanden – würde dies bedeuten, dass auf Basis seiner Konstellation und Annahme 0,2 bis 1,3 %³⁹ der Zeit durch Sedimente bzw. Sedimentation repräsentiert ist.

Die aufgeworfenen Fragen allerdings gilt es stringent weiterzuverfolgen. Die Interpretation der Feinlaminae als Jahreslagen ist mit dem sedimentologischen Befund nicht vereinbar. Die geologisch-sedimentologische Zeitindikation

einer raschen Einbettung gilt auch für größere Ammoniten-Exemplare mit Dicken > 10 cm. Wie die Dünnschliff-Scans zeigen (Abb. 12) und TRABUCHO-ALEXANDRE (2015) auch entsprechend interpretiert, handelt es sich nicht um einen kontinuierlichen (langsamen) Partikel-Niederschlag; die Sedimentstrukturen legen eine rasche Ablagerung und eine teilweise Erosion und Aufarbeitung durch Bodenströmungen nahe (s. o.). Wahrscheinlich handelt es sich um eine Folge von Sedimentationspulsen mit Aggregat-Korngrößen der Feinsand- und Mittelsandfraktion und Spitzenakkumulationsraten in der Größenordnung von Millimetern in Minuten. Die offensichtlichen Sedimentationsunterbrechungen (Abb. 12) sind vermutlich zeitlich von sehr untergeordneter Dimension; sie mögen durch schnell-variiere Geschwindigkeitswechsel der Bodenströmungen (Erosion oder Gleichgewicht, d. h. keine Sedimentation und keine Erosion) hervorgerufen worden sein.

So interpretiert, mit einer angenommenen durchschnittlichen Sedimentationsrate von 2 cm/Stunde, könnte die reine Sedimentationszeit 0,2 Jahre betragen haben. Es wäre zu überprüfen, ob gravierende Sedimentationsunterbrechungen vorliegen und ob für diese Zeitindikationen ermittelt werden können. Die Schichten mit karbonatischen Konkretionen werden als solche (s. o.) aufgefasst⁴⁰; sie können aber auch

als diagenetische Bildungen interpretiert werden. Unter dieser Konstellation und Annahme wäre nur ein Anteil von 0,000023 bis 0,00015 % der radiometrischen (geologischen) Zeit durch Sedimente bzw. Sedimentation repräsentiert. Im Gegensatz zu TRABUCHO-ALEXANDRE (2015), der ausschließlich folgert, dass ein Großteil der Zeit in Schichtflächen und Erosionsflächen sowie durch Nicht-Sedimentation überliefert sei, könnte vielmehr gefolgert werden, dass der vorgegebene (radiometrisch geeichte) Langzeit-Rahmen nicht plausibel ist.

Ausblick

Feinkörnige Sedimentgesteine sind bezogen auf ihre häufig vorhandenen (Mikro-)Gefüge außerordentlich vielfältig. Bislang ist nur ein Teil dieser Gefügewelt, der aber bedeutend ist, im Labor nachgebildet worden. Es ist fraglich, ob eine vollumfängliche Nachbildung jemals möglich sein wird. Andererseits hat, so SCHIEBER (2011b, 20), die ernsthafte sedimentologische Erforschung von Schiefertönen („shales“) gerade erst begonnen, und sie werde – verglichen mit der Erforschung von Sandsteinen und Karbonatgesteinen – einige Dekaden ausdauernder Anstrengung benötigen.

In Verbindung mit der *Science*-Publikation machte Juergen SCHIEBER (Indiana University) 2007 eine Voraussage: „Eine Sache, über die wir uns sehr sicher sind, ist, dass unsere Ergebnisse Einfluss darauf haben werden, wie Geologen und Paläontologen die Vergangenheit der Erde rekonstruieren.“⁴¹ So gilt es (weiterhin) zu hoffen, dass in der Tat der Versuch einer Rekonstruktion unternommen wird, der sich – mit einer klaren Trennung von Daten und Interpretation – differenziert zum konstruierten geologischen Weltbild verhält (vgl. KOTULLA 2016).

Dank

Dr. Reinhard JUNKER und Dr. Martin ERNST danke ich für die Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Hinweise.

Literatur

- ETCHES S, CLARKE J & CALLOMON J (2009) Ammonite eggs and ammonitellae from the Kimmeridge Clay Formation (Upper Jurassic) of Dorset, England. *Lethaia* 42, 204–217.
- HALLAM A (1967) An environmental study of the Upper Domesian and Lower Toarcian in Great Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* 252, 393–445.
- Indiana University (2007) As waters clear, scientists seek to end a muddy debate. Pressemitteilung vom 10. Dezember 2007.



Abb. 13 Cluster kugelförmiger Objekte, als Ammoniten-Eier interpretiert (ETCHES et al. 2009). Fundstück K1654, Durchmesser der Objekte 1,0 bis 2,3 mm. Kimmeridge Clay. © The Etches Collection, Foto: Terry KEENAN, freundl. Zurverfügungstellung)

- KOTULLA M (2016) Erdgeschichte als Tatsache. *Studium Integrale Journal* 23, 83–93.
- MACQUAKER J (2011) Stratigraphic aspects of tight shales. In: McLENNAN J (ed.) *Evolution of the mental picture of tight shales*. Monograph, First Shale Science Conference 2011; Warschau.
- MACQUAKER J & BOHACS KM (2007) On the accumulation of mud. *Science* 318, 1734–1735.
- MORGANS-BELL HS, COE AL, HESSELBO SP, JENKYN HS, WEEDON GP, MARSHALL JEA, TYSON RV & WILLIAMS CJ (2001) Integrated stratigraphy of the Kimmeridge Clay Formation (Upper Jurassic) based on exposures and boreholes in south Dorset, UK. *Geol. Mag.* 138, 511–539.
- SCHIEBER J (2011a) Reverse engineering mother nature – Shale sedimentology from an experimental perspective. *Sedimentary Geology* 238, 1–22.
- SCHIEBER J (2011b) Shifting paradigms in shale sedimentology – The implications of recent flume studies for interpreting shale fabrics and depositional environments. Abstract 2011 CSPG SSEG CWLS Convention, 1–4.
- SCHIEBER J & SOUTHARD J (2009) Bedload transport of mud by floccule ripples – direct observation of ripple migration processes and their implications. *Geology* 37, 483–486.
- SCHIEBER J, SOUTHARD JB, KISSLING P, ROSSMANN B & GINSBURG R (2013) Experimental deposition of carbonate mud from moving suspensions: importance of flocculation and implications for modern and ancient carbonate mud deposition. *Journal of Sedimentary Research* 83, 1025–1031.
- SCHIEBER J, SOUTHARD J & SCHIMMELMANN A (2010) Lenticular Shale Fabrics Resulting from Intermittent Erosion of Muddy Sediments – Comparing Observations from Flume Experiments to the Rock Record. *Journal of Sedimentary Research* 80, 119–128.
- SCHIEBER J, SOUTHARD J & THAIEN K (2007) Accretion of mudstone beds from migrating floccule ripples. *Science* 318, 1760–1763.
- SCHIEBER J & YAWAR Z (2009) A new twist on mud deposition – Mud ripples in experiment and rock record. *The Sedimentary Record* 7, 4–8.
- SORBY HC (1908) On the application of quantitative methods to the study of the structure and history of rocks. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 64, 171–232.
- TRABUCHO-ALEXANDRE J (2015) More gaps than shale: erosion of mud and its effect on preserved geochemical and palaeobiological signals. Geological Society, London, Special Publications 404, 251–270.
- YAWAR Z & SCHIEBER J (2015) Flume studies with graded quartz and mixtures of quartz, kaolinite and illite – Implications for silt laminated shales in the rock record. Adapted from oral presentation, AAPG Annual Convention & Exhibition 2015. Search and Discovery Article #51141.

Anschrift des Verfassers:

Michael Kotulla, SG Wort und Wissen, Rosenbergweg 29, 72270 Biersbronn; E-mail: m.kotulla@wort-und-wissen.de

Die Paradiesvögel

1. Farbenpracht, Vielfalt und Einheit und ihre Hybriden

Paradiesvögel tragen ihren verheißungsvollen Namen zu Recht, angesichts ungewöhnlicher Schönheit und ausufernder Vielfalt. Diese außergewöhnlichen Vögel verkörpern durch ihre Balzrituale das Wesen des Liebeswerbens. Bei aller Unterschiedlichkeit erweisen sie sich aber auch als einheitliche, zusammengehörige Gruppe.

Nigel Crompton

Abb. 1 Großer Paradiesvogel (*Paradisaea apoda*) (Tim LAMAN / National Geographic Creative, © naturepl.com)

Einleitung

Paradiesvogel – was für ein großartiger Name für eine Vogelfamilie! Er löst freudige Gefühle geheimnisvoller Romantik aus. Diese Vögel stammen aus dem einst sagenumwobenen Neuguinea und die Europäer bekamen sie erst 1522 zu Gesicht, und auch dann zunächst nur als Bälge mit außergewöhnlichem Gefieder. Da diese ja kein Fleisch und keine Beine hatten, verbreitete sich das Gerücht, dass die Vögel weder Nahrung zu sich nehmen mussten noch einen Platz zum Landen brauchten, sondern immer im Himmel umherflogen und himmlischen Tau tranken: Sie waren Vögel des Paradieses – ein passender Name für eine Vogelfamilie, die in ihrem Wesen das Liebeswerben zu verkörpern scheint (vgl. den 2. Teil dieses Artikels in der nächsten Ausgabe).

Der Mensch hat immer die Farbenpracht und überwältigende Vielfalt der Gefieder dieser Vogelfamilie bewundert. Viele andere Vogeltaxa haben auch ein großartiges Gefieder, Fadenfedern am Kopf oder spektakuläre Schwänze, aber die Paradiesvögel scheinen alles zusammen in

einem Paket bekommen zu haben. Die Exemplare vieler Arten sind knallbunt, schillernd und oft irisierend, ihre Konturfedern glänzen gelb und rot, grün und blau, purpurrot und braun. Viele haben auffällige Steuerfedern, die übermäßig extravagant sind, wie prächtige weiße Bänder oder Federn, die zu engen Schäften gleich paarigen Drähten reduziert und – nur fürs Auge – an den Spitzen geschmückt sind. Die ikonenhafteren und spektakuläreren Arten haben wunderbare Flankenfedern, die bei der Balz wie vibrierende

Bei der Balz scheinen sich die Vögel in Ballerinas zu verwandeln, die in verblüffenden Formen und Drehschwüngen herumwirbeln.

Farbfontänen unter ihren Flügeln hervorbrechen. Viele der nur etwas weniger bezaubernden Arten haben verblüffende Kämme aus Federn oder Fadenfedern an ihrem Hinterkopf, die strahlenförmig hinter ihrem Auge hervortreten. Diese verwenden sie bei ihren atemberaubenden

Hinweis: Die im Text erwähnten Tabellen und weitere Informationen können als Zusatzmaterial zum Artikel unter www.si-journal.de/jg24/heft2/paradiesvoegel-1.pdf heruntergeladen werden.

Darbietungen, bei denen sich die Vögel in Ballerinas zu verwandeln scheinen, die in verblüffenden Formen und Drehschwüngen herumwirbeln. All das, um das Herz der Dame zu gewinnen – und das ist erst der Anfang, es gibt noch so viel mehr. Es gibt wirklich keine andere Vogelfamilie, die man so richtig mit den Paradiesvögeln und ihren einzigartigen Balzdarbietungen vergleichen könnte.

Die Familie und ihre Mitglieder

Trotz des äußerst unterschiedlichen Feder schmucks der männlichen Paradiesvögel beweisen die zahlreichen Versuche von Systematikern, wie schwierig es ist, eine einigermaßen überzeugende taxonomische Ordnung in diese Familie zu bringen oder auch nur ihre Grenzen ungefähr zu bestimmen. In jüngster Zeit haben molekularbiologische Studien auf der Grundlage von Sequenzdaten Klarheit gebracht. Zurzeit gehören zur Familie der Paradiesvögel 41 Arten (oder 39 je nach der Bestimmung von Unterarten) in 16 Gattungen (GILL & DONSKER 2012).

Bezüglich der internen Beziehungen der Arten und Gattungen der Familie wurden im Laufe der Jahre viele Vorschläge vorgebracht (Übersicht in NUNN & CRACRAFT 1996). Eine vorläufige Analyse auf der Basis von Sequenzvergleichen von drei Genen, einem mitochondrialen Gen und zwei Genen des Zellkerns, machte es möglich, eine objektive und detaillierte Stammesgeschichte zu rekonstruieren (IRESTEDT et al. 2009). Dadurch ergab sich für die Familie eine Unterteilung in fünf handliche Kladen („Zweige“, Gruppen A-E), auf der Stufe von Tribus oder Unterfamilie (siehe Tab. 1, Online-Zusatz). Wenn einmal komplette Genomsequenzen zur Verfügung stehen werden, werden sich die Verwandtschaftsverhältnisse zweifellos wieder ändern, aber sehr wahrscheinlich werden diese Änderungen nur geringfügig sein.

Die fünf Kladen, die mit A-E bezeichnet werden, bieten einen guten Ausgangspunkt für einen Überblick über die Familie. Klade A unterscheidet sich deutlich von den anderen vier Kladen, welche man als die Kerngruppe der Paradiesvögel bezeichnet. Zur Klade A gehören der Krähenparadiesvogel (*Lycorax pyrrhopterus*) und die fünf Manukoden (in den zwei Gattungen *Phonygammus* und *Manucodia*); sie sehen alle ziemlich krähenähnlich aus. *Lycorax* ist schwarz und hat braune Flügel (Abb. 2). Die Manukoden sind schwarz mit einem grünen Schimmer, dunkelpurpurroten Flügeln und Schwänzen sowie stark verlängerter Luftröhre für die Bildung der Balzlaute. Alle Vögel der Klade A haben hellkarminrote Augen und alle werden als monogam angesehen.

Kompakt

Die Paradiesvögel (Paradisaeidae) sind eine faszinierende Familie schöner Vögel, die in Neuguinea und Nord-Ostaustralien vorkommen und außergewöhnliche Balzrituale zur Schau stellen. Zu ihrer Familie gehören 41 Arten in 16 Gattungen, die in 5 Gruppen (Kladen) eingeteilt werden. Die Vögel sind sexualdimorph*, wobei die Männchen eine außergewöhnliche phänotypische* Vielfalt aufweisen. Die Ähnlichkeit im Aussehen der Weibchen und ähnliche molekulare Sequenzen sind klare Indikatoren ihrer Verwandtschaft. Es sind zahlreiche Gattungshybriden bekannt; diese sind allerdings insofern ungewöhnlich, als es für sie zwar formale Beschreibungen und lateinische Namen gibt, ihre Abstammungsverhältnisse jedoch häufig auf bloßen Vermutungen basieren. Die phänotypischen Ähnlichkeiten der Hybriden*, die zurück zu einem gemeinsamen Urtyp tendieren, unterstreichen, dass die Paradiesvögel zu einer einzigen genetischen Familie (erweiterter Grundtyp) gehören.

Die Vögel der Kladen B-E haben viel leuchtendere Farben und exotisches Gefieder. Sie sind sexualdimorph* und polygyn (d. h. Männchen haben viele Weibchen). Klade B enthält die Gattung *Parotia* (Strahlenparadiesvögel) mit fünf Arten. Die Männchen haben leuchtend farbige Brustschilder, bunt schillernde Nackenkronen und, als unverkennbares Kennzeichen, sechs Federstrahlen hinter den Augen am Kopf, drei auf jeder Seite, die sie bei der Paarung um ihre Köpfe herumschwirren lassen. Klade B enthält auch den außergewöhnlichen Wimpelträger (*Pteridophora alberti*, Abb. 3). Diese Art hat spektakuläre Fadenfedern am Hinterkopf, sogenannte Wimpel, die ganz einzigartig sind.

Abb. 2 Der Krähenparadiesvogel (*Lycorax pyrrhopterus*). (Tim LAMAN / National Geographic Creative, © naturepl.com)



Abb. 3 Der Wimpelträger (*Pteridophora alberti*). Die Fadenfeder-„Wimpel“ sind dreimal länger als der Vogel selbst und entlang nur einer Seite angeordnet; es handelt sich um rautenförmige Federäste, die wie silberfarbenes Plastik aussehen. Die Männchen schwenken diese Wimpelfedern vor und zurück, während sie beim Balztanz auf und ab hüpfen. (Illustration: Richard BOWDLER SHARPE)



Klade C ist ein Mix aus fünf Gattungen. Die Vögel sehen gedrungener aus und haben einige außergewöhnliche morphologische Kennzeichen. Der Fadenparadieshopf (*Seleucidis melanoleucus*, Abb. 4) ist ein typisches Beispiel dafür. Seine Flankenfedern sind leuchtend gelb und bilden mit seinen anderen, zumeist dunkelpurpurroten Konturfedern einen starken Kontrast. Diese Federn drängen entlang der

Abb. 4 Sexualdimorphismus beim Fadenparadieshopf (*Seleucidis melanoleucus*), das Männchen ist oben. (Tim LAMAN/National Geographic Creative, © naturepl.com)



Flanken hinaus, sind aber auf mittlere Länge gestutzt, mit Ausnahme ihrer Kiele, die wie lange nackte Drähte herausragen. Feldstudien zeigen, dass diese Drähte an den Schnäbeln der Weibchen gerieben werden – ein weiteres, unerwartetes Element der Berührung, zusätzlich zu dem schon unglaublichen Füllhorn an Balzideen, über die diese Familie ohnehin verfügt. Der Gelbschwanz-Paradieshopf und der Braunschwarz-Paradieshopf (Gattung *Drepanornis*) sind überwiegend braune Vögel mit zusätzlichen Farbtupfern, die in ihrem Federkleid aufleuchten. Sie haben großartige sichelförmige Schnäbel, mit denen sie an die Nektarquellen an der Basis langer trompetenförmiger Blüten gelangen. Dieses phänotypische Merkmal wurde bei anderen Vogelfamilien oft erforscht. Die imposanten Honigfresser von Hawaii (Carduelinae) sind dafür ein ausgezeichnetes Beispiel, ebenso auch verschiedene Kolibriarten (Trochilidae). Zur Klade C gehört auch der Bänderparadiesvogel (*Semioptera wallacii*), der nach DARWIN'S Landsmann und Mitstreiter Alfred Russel WALLACE benannt ist. Aufgrund ihrer phänotypischen Merkmale wird die Art mitten in Klade C eingeordnet, sie besitzt aber einzigartige Paare schmalere weißer Standarten (kleine Armdecken), die deutlich über jeden braunen Flügel hinausstehen. Der Bänderparadiesvogel hat einen schlichteren Schnabel, einen etwas abgeflachten Schädel, und die Männchen tragen einen leuchtend grünen Brustschild zur Schau. Der Rest von Klade C besteht aus vier Reifelvögeln (Gattung *Ptiloris*), die für ihre pistolenschussartigen Laute und das Hellgelb ihrer aufgesperrten Schnäbel bekannt sind. Mit Ausnahme ihrer grünen Scheitel, Brustschilde und Schwänze sind die Männchen schwarz. Unter ihnen finden wir den Kragenparadiesvogel (*Lophorina superba*). Wenn der Balztanz dieses Vogels auch nicht der farbigste ist, so ist er doch ganz erstaunlich: ein schwarz-blaues Smiley-Gesicht, das man wirklich gesehen haben muss. Das Männchen plustert seinen schwarzen, langfedrigen Umhang auf und bildet so einen Kegel, der einer veterinären Halskrause ähnelt. Davor breitet er seinen leuchtend blauen Brustschild aus (der das Lächeln darstellt) und lässt ein Paar hellblauer Scheitelflecken aufblitzen (welche die Augen darstellen). Offensichtlich sind die Weibchen dieser Art mit Smileys zu begeistern.

Klade D enthält die langschwänzige *Astrapia*-Gattung, zu der auch die großartige Schmalschwanz-Paradieselster (*Astrapia mayeri*) gehört, mit ihrem Paar strahlend weißer Steuerfedern. Die fünf Arten, zumeist schwarze Vögel mit leuchtend grünem Scheitel, grünen Brustschilden oder Bäuchen und aufblitzenden Flecken mit roten Rändern haben Weibchen,

die teilweise auch solche langen Schwanzfedern haben. Auch die langschwänzigen Sichelschnäbel (Gattung *Epimachus*) gehören in diese Klade. Die Männchen verändern bei ihren Darbietungen ihr Epaulettengefieder in einer außergewöhnlichen Weise, wodurch ihr Körper eine äußerst bizarre eiförmige Kometenform annimmt. Vielleicht überrascht es etwas, dass die zwei *Paradigalla*-Arten ebenfalls zur Klade D gehören, auch wenn der Langschwanz-*Paradigalla* nicht besonders lange Schwanzfedern hat. Diese kleineren schwarzen Vögel haben markante gelbe Kehllappen, von denen Reste auch bei ihren Gattungshybriden (Mischlinge) beobachtet werden.

Und zu guter Letzt noch Klade E. Sie enthält die sieben Arten der Gattung *Paradisaea*, die klassischen Paradiesvögel. Die Art *Paradisaea rafianna* ist auf der Staatsflagge von Papua Neuguinea. Sie haben meist eine gelbe Krone, grüne Kehle, braune Brust und Flügel und einen braunen Schwanz. Bei ihren Balzdarbietungen in den Baumwipfeln verwandeln sich ihre herrlichen Flankenfedern in Farbfontänen. Die zwei zentralen Steuerfedern verlängern sich in lange drahtartige Schäfte, die manchmal sogar geschmückt sind. Der Blauparadiesvogel ist sogar unter diesen Schönheiten eine Ausnahme. Er hat schöne silberweiße Augenränder und verschönert seine Kopfüber-Balzdarbietung mit vibrierendem Gefieder und einem außerweltlichen Summen. Klade E enthält überraschenderweise auch die drei kleineren *Cicinnurus*-Arten (die inzwischen in zwei Gattungen aufgeteilt sind: *Cicinnurus*, den Königsparadiesvogel, und *Diphyllodes*, den Nacktkopf-Paradiesvogel und den Sichelschwanz-Paradiesvogel). Trotz ihrer Größe haben diese Vögel sicher die kesseste Farbgebung von allen. Die Haut ihrer Beine und Füße hat ein kräftiges Violett. Der Nacktkopf-Paradiesvogel hat sogar eine leuchtend blaue Krone, die statt aus Federn aus Haut besteht. Die drahtartigen Schäfte der zentralen Schwanzfedern dieser drei Arten sind betont auffällig. Bei dem leuchtend orangefarbenen Königsparadiesvogel sind sie am Ende mit zierlichen und ausgesprochen schönen grünen Spateln versehen.

Paradiesvogel-Mischlinge

Paradiesvogel-Mischlinge haben einen ungewöhnlichen taxonomischen Status. FULLERS entzückendes Buch (1995) gibt einen Überblick über viele Einzelheiten. Dabei gab es ein zweifaches Problem: ein naturkundliches und ein akademisches. Erstens weisen die männlichen Paradiesvögel eine solche Heterogenität der Gefieder und der Formen auf, dass Hybriden (Mischlinge), selbst wenn sie Zwischenformen sind,

Glossar

Hybride: Mischling

phänotypisch: das Erscheinungsbild (äußeres Aussehen) betreffend

präexistent: hier: in der Ursprungspopula-

tion einer Art bereits vorhanden.

Sexualdimorphismus: Unterschiedliches Aussehen von Männchen und Weibchen derselben Art.

Wie wurden die Hybriden entdeckt?

Sowohl STRESEMANN (1930) als auch MAYR (1945) bemerkten, dass viele der Hybriden (14 von 24) während der Blütezeit des Gefiederhandels (1890-1915) von Spezialhändlern als seltene Arten bezeichnet wurden. Viele Zehntausende von Paradiesvogelbälgen gingen zu dieser Zeit buchstäblich durch die Hände von Federhändlern wie dem Holländer DUIVENBODE und dem französischen Händler MANTOU, nach denen verschiedene Hybriden benannt wurden. Der Einfluss des Handels spiegelt sich in der nicht zufälligen Verteilung der anerkannten Hybriden innerhalb der Familie wider. Viele Hybriden hängen wegen ihres herrlichen Gefieders mit den Gattungen *Paradisaea* und *Cicinnurus* oder mit dem Kragenparadiesvogel zusammen. Hybriden waren selten, und da man sie damals als neue Arten ansah, schickte Lord ROTHSCILD ERNST MAYR nach Neuguinea, um diese seltenen Paradiesvögel ausfindig zu machen. Überraschenderweise fand MAYR kein einziges Exemplar. LAMAN & SCHOLLES (2012) berichteten über ihre achtjährige Forschungsarbeit in

Neuguinea. In diesem Zeitraum untersuchten und fotografierten sie alle 39 Arten und legten dabei einen besonderen Schwerpunkt auf die wissenschaftliche Dokumentation ihres Balzverhaltens. Sie berichten nicht ein einziges Mal, dass sie eine Hybride gesehen hätten. Aber wir wissen, dass Hybriden existieren, ihre Bälge kann man sehen, sie befinden sich in verschiedenen Museen. MAYR (1945) stellte sich in der Tat die Frage, ob Hybriden häufig vorkommen. Aufgrund des Umsatzes im Gefiederhandel kam er zu einer Schätzung von 1 Hybride auf 20 000 Exemplare. LAMAN & SCHOLLES (2012) berichteten, dass sie 40 000 Fotos von Paradiesvögeln geschossen hatten (fast 75 Fotos pro Expeditionstag: 39.568/544). Wenn sie durchschnittlich zwei Fotos von jedem Vogel machten, den sie zu Gesicht bekamen (höchstwahrscheinlich ist das eine zu niedrige Schätzung), dokumentierten sie etwa 20 000 Paradiesvögel. Auf der Basis der Einschätzung von MAYR würde das gerade einmal einen hybriden Vogel beinhalten.

leicht den Rang einer Art zugeteilt bekamen. Zweitens gewinnen Akademiker an Ansehen, wenn sie Arten entdecken, kaum aber, wenn sie Hybriden entdecken. STRESEMANN (1930) verfasste einen bemerkenswerten Fachartikel, in dem er behauptete, dass mindestens 14 Paradiesvogelarten in Wirklichkeit Hybriden seien, und in einer Textergänzung gab Lord ROTHSCILD (1930) seine volle Zustimmung zu diesem Vorschlag. Somit haben zwar die meisten Hybriden der Paradiesvögel wissenschaftliche Namen und wissenschaftliche Beschreibungen, aber ihre Abstammung basiert nur auf Vermutungen. Sie sind mehr als reif für eine Genomsequenzierung.

Unter den 41 Arten der Paradiesvögel sind 24 Hybriden bekannt.

In einer Familie mit 41 Arten dokumentiert die große Anzahl von 24 Hybriden (siehe Tab. 2, Online-Zusatz) den Hang der Paradiesvogelweibchen, sich auch außerhalb ihrer Art beeindrucken zu lassen. Es überrascht eigentlich nicht, dass angesichts der außerordentlichen Balzdarbietungen der Männchen auch Weibchen

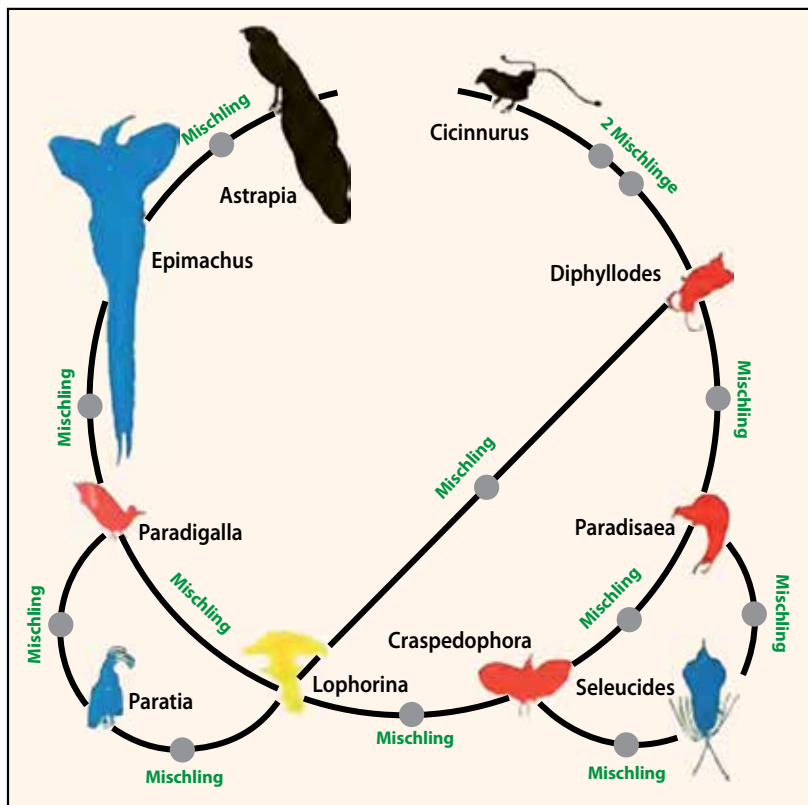


Abb. 5 MAYRS (1945) Hybridisierungs-Schema der Paradiesvögel-Gattungen. In dem Schema wurde die Anzahl der Kreuzungen mit anderen Gattungen farblich gekennzeichnet (schwarz: 1, blau: 2, rot: 3, gelb: 4). Die Gattung *Craspedophora* wird heute *Ptiloris* genannt. (Nachdruck mit freundlicher Genehmigung des Journals of Natural History)

anderer Arten gelegentlich einen schwachen Moment haben. Nach den Berichten von Feldbiologen zeigen polygyne Männchen im Grunde keine Neigung zu bestimmten Weibchen. Und da Weibchen unterschiedlicher Arten oft recht ähnlich aussehen, gibt es für die Männchen keine Paarungsgrenzen. In ihrem Anhang über Hybriden der Paradiesvögel behaupten FRITH & BEEHLER (1998), dass unerfahrene junge Weibchen, die an den Rand ihrer Reviere gedrängt werden, vielleicht am ehesten zu Irrtümern bei der Partnerwahl neigen.

Tatsächlich ist das Verhältnis Hybriden/Arten sogar noch markanter als 24/41, weil die Krähenparadiesvögel und die Manukoden, Arten aus Klade A, nicht für die Bildung von Hybriden bekannt sind. Ein primärer Grund für die Treue der Arten in Klade A ist die von diesen Vögeln praktizierte monogame Paarungsstrategie. In der Klade A sind einige Arten, aber keineswegs alle, Insel-Arten. Aufgrund geringer geographischer Überlappung könnten sich der Krähenparadiesvogel und die Kräuselparadieskrähe möglicherweise nur mit einer einzigen anderen Art paaren. Allerdings überlappt der Lebensraum der Schall-Manukodia im Hinblick auf Geographie und Höhenlage mit dem Siedlungsgebiet von mehr Paradiesvogelarten, als dies bei irgendeiner anderen Vogelart der Fall ist, ohne dass bei ihr jemals Hybriden dokumentiert wurden. Das Verhältnis Hybriden/Arten ändert sich somit zu 24/35. Der Schildparadiesvogel, der Viktoriaparadiesvogel und der Standardwing-Paradiesvogel können auch ausgeschlossen werden, weil die ersten beiden weit südöstlich auf dem Festland von

Australien und letztere Art weit nordwestlich auf der Molukken-Inselgruppe isoliert sind und dadurch eine natürliche Hybridisierung unmöglich ist; das Verhältnis Hybriden/Arten beträgt damit sogar 24/32. Aufgrund der geographischen Verteilung und des besiedelten Höhenstufenbereichs könnten sich aber alle anderen Paradiesvögel mit mindestens einer anderen Art paaren und viele tun es auch. STRESEMANN (1930) veröffentlichte als erster ein Hybridisierungsschema. Sein Schüler MAYR (1945) gab ein zweites heraus (Abb. 5). FULLER veröffentlichte im Jahr 1995 das Buch „Die verlorenen Paradiesvögel“, in welchem er aufgrund neu gewonnener Kenntnisse über diese Vögel viele Gattungshybriden anerkannte, die er 16 Jahre zuvor noch bezweifelt hatte (FULLER 1979).

Die Phänotypen der Hybriden

Es ist lehrreich, die männlichen hybriden Vögel wegen ihres faszinierenden Erscheinungsbildes (Phänotyp) zu untersuchen. Drei Kategorien von Hybriden mit zunehmender Vielfalt sind anerkannt: Hybriden innerhalb von Gattungen (intragenerisch), Hybriden verschiedener Gattungen, aber derselben Klade, und Hybriden zwischen Gattungen verschiedener Klade. Fünf der sechs intragenerischen Hybriden, die alle zu den Klade D und E gehören und von FRITH und BEEHLER (1998) beschrieben wurden, gehören zu der Gattung *Paradisaea*, nämlich der Captain-Blood-Vogel (Raggi × Blau), der Duivenbode-Vogel (Kaiser × Kleiner), der Gilliard-Vogel (Raggi × Kleiner), der Lupton-Vogel (Raggi × Großer) und der Maria-Vogel (Kaiser × Raggi). Die Hybriden sehen alle wie Mitglieder der Gattung *Paradisaea* aus, ihr Aussehen lässt sich zwischen dem ihrer Eltern einordnen. Der dramatischste ist – wegen des Inputs des Blauparadiesvogels – der Captain-Blood-Paradiesvogel (Abb. 6). Die einzige sonst bekannte intragenerische Hybride ist Barnes-Atrapia, eine Hybride der Schmalschwanz-Paradieselster und der Stephanie-Paradieselster. Diese Hybride weist ebenfalls eine Zwischenausprägung zwischen ihren beiden elterlichen Arten auf, einschließlich ihres prächtigen Seidenschwanzes, der kürzer und breiter ist und deutlich weniger weiße Färbung hat als sein Namensvetter.

Die gattungsübergreifenden Hybriden innerhalb eines Klades sind noch faszinierender. Acht Hybriden sind anerkannt. Es sind Vögel aus den Klade C, D und E. Vier von den acht sind typische Hybriden. Die anderen vier stellen Hybridenpaare aus denselben Kreuzungen dar. Kreuzungen zwischen dem Breitschwanz-Paradieshopf und der Fächer-Paradieselster brachten sowohl den Astrapia-Sichelschnabel als auch den



Abb. 6 Captain-Blood-Paradiesvogel (Mitte), eine intragenerische Hybride zwischen dem Raggi-Paradiesvogel (*Paradisaea raggiana*, links) und dem Blauparadiesvogel (*Paradisaea rudolphi*). Die Verbreitungsgebiete dieser Arten überschneiden sich sowohl geografisch als auch in der Höhenlage. (Aus FRITH & BEEHLER 1998, mit freundlicher Genehmigung der Oxford University Press)

Elliot-Vogel hervor. In ähnlicher Weise ergaben Kreuzungen zwischen dem Königsparadiesvogel und dem Sichelschwanz-Paradiesvogel sowohl den König-von-Holland-Paradiesvogel als auch den Leierschwanz-Königsparadiesvogel (vgl. Abb. 7). Einige intergenerische Hybriden innerhalb derselben Klade weisen gemeinsame Kennzeichen auf: einen gedrungeneren Körper und einen einfarbigen dunkelpurpurroten Phänotypen. Das ist sowohl bei den Mantou- (Abb. 8) als auch bei den Duivenbode-Reifel-Paradiesvogel-Hybriden deutlich zu erkennen.

Schließlich werden sieben kladenübergreifende Hybriden anerkannt. Es handelt sich um Kreuzungen zwischen Arten aus den Kladen B,

C, D und E. Man kann bei diesen Kreuzungen deutlich einen Trend zu Hybriden mit gemeinsamen Kennzeichen erkennen. Wo man vielleicht bedeutende Unterschiede zwischen den verschiedenen Hybriden erwartet hat, findet man erstaunliche Ähnlichkeiten. Die meisten Hybriden neigen zu einem gedrungeneren Körperbau. Ebenso neigen sie zu einem dunkelpurpurroten Phänotypen, eine Beobachtung, die auch STRESEMANN (1930) vermerkt hat. Die extremen, bombastischen Züge scheinen bei diesen Hybriden abzunehmen. Der Wilhelmina-Vogel verliert die langen Nackenkronenfedern des Kragenparadiesvogels und die farbliche Bandbreite des Prachtparadiesvogels. Der Wunder-Vogel

Abb. 7 Der König-von-Holland-Paradiesvogel und der Leierschwanz-Königsparadiesvogel (Mitte). Diese zwei intergenerischen Hybriden haben beide intermediäre Ausprägungen zwischen dem Königs-Paradiesvogel (*Cicinnurus regius*, links) und dem Sichelschwanz-Paradiesvogel (*Diphyllodes magnificus*). Die Verbreitungsgebiete dieser Arten überschneiden sich sowohl geografisch als auch in Bezug auf die Höhenlage. (Aus FRITH & BEEHLER 1998, mit freundlicher Genehmigung der Oxford University Press)





Abb. 8 Mantou-Reifel-paradiesvogel (Mitte). Die Gattungshybride zwischen dem Prachtparadiesvogel (*Ptiloris magnificus*, links) und dem Fadenhopf (*Seleucidis melanoleucus*). Die Verbreitungsgebiete dieser Arten überschneiden sich sowohl geografisch als auch in der Höhenlage. (Aus FRITH & BEEHLER 1998, mit freundlicher Genehmigung der Oxford University Press)

verliert die kräftigen Farben und Drähte sowohl des Kleinen Paradiesvogels als auch des Fadenhopfes. Der Bensbach-Vogel verliert alle die leuchtend gelben und weißen Flankenfedern und die Drähte des Kleinen Paradiesvogels sowie den markanten grünen Brustschild des Prachtparadiesvogels. Der Rothschild-Lappenschnabel-Paradiesvogel hat nur noch eine bescheidene Brusttrüsche und Nackenkrone, aber gewinnt viel an einfarbigem Dunkelpurpurrot dazu. Die Männchen des Sechsdrahtigen Duivenbode-Vogels weisen eine ähnliche Zunahme an Einfarbigkeit auf. Alles, was er noch von seinen Eltern übrig hat, sind seine Fadenfedern und ein ziemlich bescheidener Brustschild. Der Sharpe-Lappenschnabel-Strahlenparadiesvogel hat in ähnlicher Weise an Ausdruck verloren. Die sechs Nacken-Fadenfedern und der Brustschild, der gelbe Kehllappen und die verlängerten Schwanzfedern – all das ist weg. Es bleibt nur noch ein sehr bescheidener, einfarbig dunkelpurpurer Vogel (Abb. 9). Der mysteriöse Babairo-Vogel verkörpert diesen Rückgang. Leider fehlt bei dem einzigen bekannten Exemplar der Schwanz.

Da weibliche Paradiesvögel sehr viele Ähnlichkeiten zwischen den Arten aufweisen, ist es verständlich, warum, verglichen mit 23 männlichen Hybriden, nur zwei weibliche anerkannt wurden. Die zwei weiblichen Hybriden stellen kladenübergreifende Kreuzungen dar, welche phänotypisch äußerst vielfältig sein sollten. Sehr wahrscheinlich gibt es viel mehr weibliche Hybriden, aber sie sind im Feld nicht auszumachen. Genaue Sequenzierungsuntersuchungen stellen vielleicht die einzige Möglichkeit dar, um diese faszinierenden Kreuzungen zu identifizieren.

Die Paradiesvögel ermöglichen außergewöhnliche Einsichten in die phänotypische Vielfalt von Hybriden. Was lehren sie über ihren

Ursprung? Dazu gibt es zwei konkurrierende Artbildungsmodelle: mehrfache vorteilhafte Mutationen (MVM) und präexistente* genetische Programme (PGP). Die beiden Modelle beinhalten unterschiedliche Erwartungen an die phänotypische* Vielfalt, die die Hybriden zeigen. Um diese Unterschiede vollständig zu erfassen, soll zwischen proximalen Hybriden (innerhalb von Gattungen) und distalen Hybriden (gattungs- oder kladeübergreifend) unterschieden werden.

Wenn neue Arten durch Ansammlung vieler vorteilhafter Mutationen entstehen, ist zu erwarten, dass proximale Hybriden einige phänotypische Unterschiede aufweisen, während distale Hybriden (die auf eine größere Anzahl von Mutationen zurückgehen) mehr phänotypische Vielfalt zeigen sollten. Wenn neue Arten jedoch durch präexistente genetische Programme und durch Verlust von Heterozygotie entstehen, sollten proximale Hybriden einige phänotypische Vielfalt zeigen, während distale Hybriden (die durch die Vermischung des Erbguts wiederum ein größeres Ausmaß an Heterozygotie aufweisen) weniger phänotypische Vielfalt zeigen sollten. Wenn Heterozygotie wiederhergestellt wird, wird die Anzahl der Merkmalsausprägungen zurückgehen; das Aussehen wird sozusagen durchschnittlicher. Somit wird bei allen distalen Hybriden eine verringerte phänotypische Vielfalt erwartet. Außerdem ist allgemein zu erwarten, dass distale Hybriden eine Rückkehr zu einem allgemeinen, anzestral, pan-heterozygoten Phänotyp aufweisen. Welche dieser zwei unterschiedlichen Möglichkeiten sind bei den Paradiesvögeln verwirklicht?

Die Hybriden erzählen eine überzeugende, schlüssige Geschichte: Die verschiedenen Arten der Paradiesvögel haben trotz ihrer außerordentlich vielfältigen Ausgestaltungen einen gemeinsa-



men Ursprung (DARWIN 1859, FRITH & BEEHLER 1998). Die Vögel haben eine dramatische Artbildung durchlaufen, eine Radiation, die mit großer Wahrscheinlichkeit durch sexuelle Selektion gefördert und aufrechterhalten wurde (vgl. Teil 2 dieses Artikels in der nächsten Ausgabe) (FRITH & BEEHLER 1998; SAFRAN et al. 2016) und die zu ihrer jetzigen Heterogenität führte. Der männliche Vorfahr dieser Vögel scheint ein Individuum gewesen zu sein, das im Aussehen den Manukoden nicht unähnlich war, besonders in Bezug auf die gedrungene Form und die einheitlich dunkelpurpurrote Farbe. Die weiblichen Hybriden zeigen keine Reversion zu einem monochromen dunkelpurpurroten Gefieder. Stattdessen behalten sie ein braunes und gestreiftes Bauchgefieder bei. Das lässt darauf schließen, dass die ursprünglichen Paradiesvögel vielleicht sexualdimorph waren. Mit fortschreitender Artbildung haben die monogameren Arten vielleicht diese Unterschiede verloren und bei den polygynen Arten haben sich diese Unterschiede eventuell erheblich verstärkt, insbesondere bei den Männchen.

Die genetische Familie der Paradisaeidae

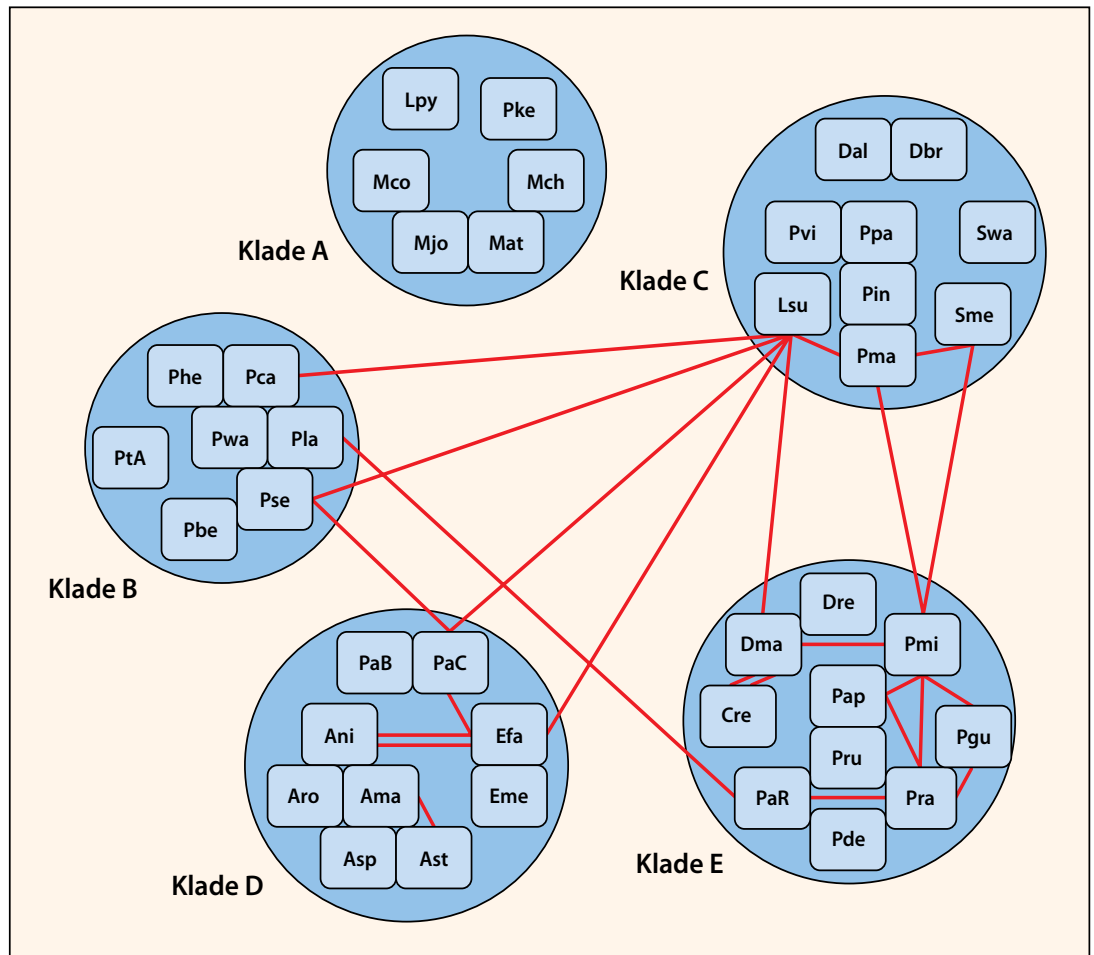
Wodurch ist die Familie der Paradiesvögel definiert? Viele heutige Biologen sehen das eukaryotische Leben als einen einzelnen Lebensbaum an – sie haben eine monoarboresale Perspektive; das heißt: Alle Lebewesen stammen von einem einzigen Vorfahren ab. Diese Ansicht ist vor allem durch die Überzeugung motiviert, dass es notwendigerweise Vorfahrenarten bis zurück zu einem frühesten gemeinsamen Urahn geben muss. Eine Alternative zu dieser Auffassung geht davon aus, dass die Vielfalt

eukaryotischen Lebens nicht in einem einzigen Baum dargestellt werden kann, sondern in zahlreiche Bäume aufgeteilt werden muss, d.h. – im Bild gesprochen – es gibt einen Wald. Bei dieser sylvanen Perspektive hat jeder Baum einen separaten Ursprung. Das sylvane Konzept unterliegt nicht dem vermeintlichen Zwang, fragwürdige gemeinsame Vorfahren zwischen den eukaryotischen Familien (*trans*-Evolution) darstellen zu müssen, umfasst aber immer noch die evolutionären Prozesse innerhalb jedes Baumes oder jeder Familie (*cis*-Evolution). Der im Rahmen des sylvanen Konzepts arbeitende Biologe konzentriert sich zum Beispiel auf die Beantwortung folgender Fragen: Wie sind Familien definiert, wie entwickeln sich die Arten innerhalb der Familien, was bewirkt die Grenzen zwischen den Familien? MENDEL lieferte Antworten auf die Fragen, wie Arten evolvieren und was deren Grenzen bewirkt, indem er die meiotischen Mechanismen der Vererbung enthüllte. Die Reifeteilung (Meiose) ist der Grund dafür, dass das eukaryotische Leben sylvan ist, also polyphyletisch (zahlreiche „Bäume des Lebens“). Denn obwohl vielfach heterozygote Gründerindividuen Ausgangspunkte für die Entstehung einer Vielzahl von Arten sein können (durch Verlust der Heterozygotie), sind diese reproduktiv von anderen genetischen Familien aufgrund biologischer Inkompatibilitäten isoliert.

MAYR (1969, Kapitel 5) beklagte zwar einmal: „Wie im Falle der Gattung und anderer höherer Kategorien ist es nicht möglich, eine verlässliche, nicht-willkürliche Definition der Kategorie *Familie* zu formulieren.“ Doch im Gegensatz dazu ermöglicht die Meiose eine nicht-willkürliche Grenze der Kategorie *Familie*. Dies führt zu natürlichen, praktischen und theoretischen Grenzen der Familien, die sich aus gemeinsamen

Abb. 9 Sharpe-Lappenschnabel-Strahlenparadiesvogel (Mitte). Die Gattungshybride zwischen dem Arfak-Strahlenparadiesvogel (*Parotia sefilata*, links) und dem Langschwanz-Paradiesvogel (*Paradigalla carunculata*). Die Verbreitungsgebiete dieser Arten überschneiden sich sowohl geografisch als auch in Bezug auf die Höhenlage. (Aus FRITH & BEEHLER 1998, mit freundlicher Genehmigung der Oxford University Press)

Abb. 10 Ein aktuelles Hybridisierungsschema mit allen 41 Arten von Paradiesvögeln. Die fünf blauen Kreise stellen die fünf Kladen dar, die von IRESTDY ET AL. (2009) anerkannt wurden. Klade A ist mit dem Rest der Kladen nicht durch rote Linien verbunden. Die Kladen B-E werden als Kerngruppe der Paradiesvögel bezeichnet. Jede Klade enthält eine Anzahl von Arten. Arten innerhalb derselben Gattung berühren sich. Arten, die zu separaten Gattungen gehören, sind voneinander abgesetzt dargestellt. Hybridisierungen zwischen Arten oder Gattungen innerhalb einer bestimmten Klade sind durch rote Linien gekennzeichnet, die sich komplett innerhalb eines blauen Kreises befinden. Interkladisch-intergenerische Hybridisierungen sind durch rote Linien gekennzeichnet, die zwischen blauen Kreisen verlaufen. Alle 24 Hybridisierungen sind dargestellt. Die Abkürzungen der Artennamen werden in Tab. 1 (Online-Zusatz) erklärt. Weitere Einzelheiten siehe Tab. 2 (Online-Zusatz).



Kompatibilitäten (Verträglichkeiten) ergeben. Bei der Meiose zeigt sich genomische Kompatibilität durch die Homologen-Chromosomenpaarung (Synapsis). Eine erfolgreiche Befruchtung zeigt an, dass die Genome von Samenzelle und Ei miteinander kompatibel sind (MENDERINK & VACQUIER 2001), und wenn nachfolgend die Embryogenese durchlaufen wird, wird dadurch die Entwicklungskompatibilität bestätigt. Eine Familie, die durch eine unter natürlichen Bedingungen kompatible Meiose und Fruchtbarkeit gekennzeichnet ist, wird als genetische Familie bezeichnet, um sie von Familienkategorien zu unterscheiden, die auf andere Weisen charakterisiert werden.

Die Anerkennung dieser leicht nachvollziehbaren taxonomischen Gruppierung hat unter Naturforschern eine lange Tradition. MAYRS (1969) oben erwähnte Klage wurde durch seine zusätzliche Beobachtung abgeschwächt: „Was ein Laie als ‚Tierart‘ bezeichnen würde, ist oft eine Familie.“ DARWIN (1859) war mit dem taxonomischen Rang der Familie vertraut und erkannte ihn durchaus an. Wenn Familien auf der Basis gemeinsamer genetischer Kennzeichen diagnostiziert werden, dann können Hybridisierungen, die kompatible Genome voraussetzen, verwendet werden, um diese höhere taxonomische Gruppe zu definieren. MARSH (1941) benutzte die Hybridisierung zur Definition von „Bar-

min“ (geschaffene Arten) und SCHERER (1993) definierte „Grundtypen“ ebenfalls mithilfe von Kreuzungen; dabei weisen beide Begriffe auf die genetische Familie hin. Die Fähigkeit, erfolgreich zu kreuzen, ist ein elegantes und nicht willkürliches Kennzeichen, um die Zugehörigkeit zu einer genetischen Familie aufzuzeigen. Sie hat sich für Biologen oft als unersetzlich erwiesen, wenn sie Artengruppen nach Familienstatus sortieren wollen.

Die Fähigkeit, erfolgreich zu kreuzen, ist ein geeignetes Kennzeichen, um die Zugehörigkeit zu einem Grundtyp aufzuzeigen.

Wenn die Kreuzbarkeit auch ein ausreichendes Mittel ist, um die Zugehörigkeit zu einer Familie zu definieren, kann die Hybridisierung innerhalb einer genetischen Familie doch durch eine Vielfalt von teilweise unüberwindlichen Züchtungsbarrieren sekundär eingeschränkt sein, und sie lässt sich natürlich auch bei ausgestorbenen, nur fossil bekannten Arten nicht anwenden. Ihre diagnostischen Möglichkeiten müssen daher durch die Kladistik ergänzt werden (Bestimmung des Verwandtschaftsgrades auf der Basis gemeinsamer abgeleiteter Merkmale). Dabei werden die Vergleiche verschiedener Arten mittlerweile

vor allem anhand genomischer Sequenzierungen vorgenommen. Kladistik und die ihr zugrunde liegenden Sequenzvergleiche erfüllen MAYRS Bedingung einer „nicht-willkürlichen“ Klassifizierung allerdings nicht. Sie sind willkürlich, weil sie keine grundsätzliche Abgrenzung zwischen Taxon-Ebenen liefern, sondern nur retrospektive und veränderliche subjektive Grenzen. Sequenzvergleiche ergeben automatisch Phylogenien, selbst wenn die zugrunde liegenden Sequenzen nicht näher verwandt sind. Da die Taxonomie, insbesondere die phylogenetische Taxonomie, immer mehr von Kladistik und Sequenzuntersuchungen abhängt, unterliegt sie automatisch einer gewissen Willkür. Durch umsichtigen Gebrauch der Kreuzungsfähigkeit als verlässliche Grundlage zur Bestimmung der „Familien“-Klade kann dieser Mangel einigermaßen ausgeglichen werden.

Hybridisierung, Kladistik und Sequenzvergleiche können einander ergänzen, um den Umfang einer genetischen Familie abzuklären.

Die Paradiesvögel sind ein wunderbares Beispiel dafür, wie die drei Methoden – Hybridisierung, Kladistik, Sequenzvergleiche – einander ergänzen, wenn es darum geht, den Umfang ihrer genetischen Familie gut begründet zu diagnostizieren und zu definieren. Kladistische Untersuchungen erlauben es schon seit Langem, eine Gruppe von Vögeln zu umschreiben, die gut unter das Dach der Paradiesvögel passt. Es gibt einige Vögel, die vielleicht zu dieser Gruppe gehören, aber normalerweise ausgeschlossen wurden. Und es gibt einige, die aufgenommen wurden, aber nicht wirklich dazugehörten. Moderne Sequenzierungsstudien haben bestätigt, dass die drei Cnemophilinae-Arten und der Brillenparadiesvogel (CRACRAFT & FEINSTEIN 2000) sowie der Glanzflöter und der Lamprolia aus der Familie ausgeschlossen werden müssen (BARKER et al. 2004; IRESTEDT et al. 2009).

Abb. 10 zeigt eine aktuelle Kreuzungsmatrix für die Paradiesvögel. Es gibt viele intergenetische Gattungshybriden. Die neun Hybriden von Arten verschiedener Klade verbinden die Kerngruppe der Paradiesvögel deutlich zu einer genetischen Familie. Sehr wenige Arten fallen heraus (d. h. sie sind nicht in einer gemeinsamen Gattung oder durch Hybridisierung verbunden): der Wimpelträger, der Bänderparadiesvogel und die zwei Drepanorniden. Die Einbeziehung dieser Arten in die genetische Familie ist jedoch gesichert wegen des Ausmaßes ihrer passenden „Sequenz-Ähnlichkeit“ im Vergleich mit Schwesterarten, die zur selben Klade gehören und aufgrund ihrer Kreuzbarkeit klar zur Familie

gehören. Die einzigen verbleibenden Ausnahmen sind Arten in der Klade A. Man könnte sie auf der Grundlage von zwar reduzierter, aber noch genügend großer „Sequenz-Ähnlichkeit“ mit Vögeln aus anderen Klade in die genetische Familie der Paradiesvögel aufnehmen, aber solange keine Hybride mit Arten anderer Klade beobachtet wird, bleibt die Einbeziehung in die Familie subjektiv.

Literatur

- BARKER FK, CIBOIS A, SCHIKLER P, FEINSTEIN J & CRACRAFT J (2004) Phylogeny and diversification of the largest avian radiation, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 11040–11045.
- CRACRAFT J & FEINSTEIN J (2000) What is not a bird of paradise? Molecular and morphological evidence places Macgregoria in the Meliphagidae and the Cnemophilinae near the base of the corvid tree. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 233–241.
- DARWIN C (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- FRITH CB & BEEHLER BM (1998) The Birds of Paradise. Oxford University Press.
- FULLER E (1979) Hybridisation amongst the Paradisaeidae. *Bull. Br. Ornith. Club* 99, 145–152.
- FULLER E (1995) The lost birds of paradise. Swan Hill press, Shrewsbury, UK.
- GILL F & DONSKER D (2012) IOC World Bird Names (v 3.2), <http://www.worldbirdnames.org>. (Letzter Zugriff 8.9.2017)
- IRESTEDT M, JONSSON KA, FJELDSA J, CHRISTIDIS L & ERICSON PGP (2009) An unexpectedly long history of sexual selection in birds of paradise. *B MC Evo. Biol.* 9: 235. doi:10.1186/1471-2148-9-235.
- LAMAN T & SCHOLES E (2012) Birds of paradise. National Geographic, Washington, DC and Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York.
- MAYR E (1945) Birds of Paradise. *Natural History* 54, 264–276.
- MAYR E (1969) Principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill book company, New York, p 94.
- MARSH FL (1941) Fundamental biology. Lincoln, Nebraska.
- MENGERINK KJ & VACQUIER VD (2001) Glycobiology of sperm-egg interactions in deuterostomes. *Glycobiology* 11, 37R–43R.
- NUNN GB & CRACRAFT J (1996) Phylogenetic relationships among the major lineages of the birds-of-paradise (Paradisaeidae) using mitochondrial DNA gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 5, 445–459.
- ROTHSCHILD, Lord W (1930) Notes on the preceding article of Dr. Stresemann. *Novitates Zoologicae* 36, 16–17.
- RYAN MJ (1985) The Tungara frog, a study in sexual selection and communication. University of Chicago Press.
- SAFRAN RJ, VORTMAN Y, JENKINS BR, HUBBARD JK, WILKINS MR, BRADLEY RJ & LOTEM A (2016) The maintenance of phenotypic divergence through sexual selection: an experimental study in Barn swallows *Hirundo rustica*. *Evolution*, doi: 10.1111/evo.13014.
- SCHERER S (1993) Basic types of life. In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Pascal Verlag, Berlin, pp 11–30.
- STRESEMANN E (1930) Welche Paradiesvogelarten der Literatur sind hybriden Ursprungs? *Novitates Zoologicae*, 36, 6–15.

Anschrift des Verfassers:

Nigel Crompton, Cornerstone University, 1001 East Beltline Ave NE; Grand Rapids, MI 49525 USA,
E-mail: nigel.crompton@cornerstone.edu

Sanitäter bei Ameisen

Bestimmte Ameisenarten leben erfolgreich als friedliche Landwirte, andere dagegen leben sehr kriegerisch und sind vor allem auf Raub aus. Aber auch hier ist soziales Verhalten, mindestens innerhalb der Art, sehr ausgeprägt: Beim Raubzug verletzte Kameraden werden nicht ihrem Schicksal überlassen.

Hans-Bertram Braun

Abb. 1 Eine *Megaponera*-Ameise kümmert sich um einen verletzten Artgenossen. (© Erik T. FRANK, mit freundlicher Genehmigung)

Ameisen der afrikanischen Art *Megaponera analis* haben sich darauf spezialisiert, andere soziale Insekten, nämlich Termiten, zu überfallen und auszurauben. Dabei spioniert eine Scout-Ameise die Lage eines Termitenbaus aus. Von ihr geführt macht sich dann ein Bataillon von 200–500 Ameisen in Angriffskolonie auf zum Zielobjekt. Dort angekommen brechen große Ameisen Löcher in den Termitenbau, kleinere stürzen sich hinein, töten Termiten und ziehen die Beute heraus, die dann wiederum von den größeren Ameisen zurück zum Nest transportiert wird. Das läuft routiniert, 2–4 solcher Überfälle werden pro Tag durchgeführt. Natürlich lassen Termiten sich das nicht einfach gefallen. Sie sind in „Kasten“ organisiert, darunter Soldaten, die mit gepanzerten Köpfen und kräftigen Kiefern darauf spezialisiert sind, Angriffe raubgieriger Eindringlinge zurückzuschlagen. So haben die

angreifenden Ameisen regelmäßig deutliche Verluste zu beklagen. Termitensoldaten beißen Antennen oder Beine der Angreifer ab, oder wenn ihnen das nicht gelingt, verbeißen sie sich opferbereit in deren Extremitäten und lassen nicht mehr los. Solchermaßen gehandicapte Angreifer werden, sich selbst überlassen, leichte Beute anderer Fressfeinde oder sie gehen, durch die hartnäckig verbissenen Termiten-Soldaten ausgebremst, auf dem Heimweg an Erschöpfung ein.

Wissenschaftler der Universität Würzburg stellten fest, dass die beschriebenen Landpiraten-Ameisen ein so noch nicht beobachtetes Ret-

Die Autoren beschreiben ein bisher unbekanntes Rettungsverhalten bei Ameisen.

tungsverhalten an den Tag legen (FRANK et al. 2017). Bisher hatte man Rettungsverhalten nur beobachtet, wenn Artgenossen direkt bedroht waren, zum Beispiel wenn sie in die Falle eines Ameisenlöwen geraten waren oder, von Sand oder Erde bedeckt, zu ersticken drohten. Im Fall von *Megaponera analis* (Abb. 1, 2) dagegen werden verletzte Angreifer, die nur indirekt vom Tod durch Fressfeinde oder durch Erschöpfung bedroht sind, von großen Ameisen aufgenommen und zurück zum Nest transportiert. Dort werden sie von festgebissenen Termitensoldaten befreit. Tiere, die Gliedmaßen verloren haben, können sich regenerieren und lernen, sich wieder effektiv fortzubewegen, ohne weiter wegen fehlender Phantombeine zu stolpern. Schon kurz danach wurden die geretteten Ameisen wieder Teil neuer Angriffskampagnen, tatsächlich bestanden die von den Wissenschaftlern untersuchten Angriffskolonnen zu einem Fünftel aus genesenen „Veteranen“. Nach fast jeder Kampagne, die zu einer Auseinandersetzung führte, konnten solche Sanitätseinsätze beobachtet werden. Die Wissenschaftler konnten außerdem zeigen, dass verletzte Ameisen Duftstoffe (organische Schwefelverbindungen) absonderten, die die Sanitäter zur Hilfe veranlassten, und eine Haltung einnahmen, die das Tragen erleichterte. Tödlich verletzte Tiere dagegen wurden nicht transportiert. Außerdem wurden Verletzte nur transportiert, wenn sie direkt auf dem „Schlachtfeld“ oder auf dem Heimweg gefunden wurden, nicht wenn die Wissenschaftler sie auf dem Hinweg zum Angriff neben die Angriffskolonne platzierten.

Man könnte meinen, im großen Ameisenhaufen ist das einzelne Individuum nichts wert. Das beschriebene Rettungsverhalten beweist das Gegenteil. Die Autoren gehen davon aus, dass diese komplexen Verhaltensweisen im Zuge der „Aufrüstung“ zwischen Termiten und Ameisen entwickelt wurden. Nach ihrem Modell können die Ameisen dadurch 28,7 % größere Kolonien bilden.

Im Artikel liest es sich so, als ob sowohl angreifende Ameisen als auch verteidigende Termiten Verhalten und Morphologie entwickelt hätten, „um“ etwas „zu erreichen“¹. Eine Wortwahl, die auf ein Ziel gerichtete Evolution ausdrückt, die aber wahrscheinlich nicht dem entspricht, was die Autoren tatsächlich annehmen. Versucht man sich aber klarzumachen, was alles zusammenkommen muss, um Verhalten und Morphologie wie oben beschrieben ohne Zielgerichtetheit (Teleologie) entstehen zu lassen, wird es äußerst kompliziert und unwahrscheinlich. Völlig zufällige Mutationen in der DNA einer Ameisen- bzw. Termitenkönigin bzw. in dem einen von Tausenden männlicher Gegenüber, das sie begattet, müssen via Ausprägung in Proteinen komplexe Verhaltensmuster sowie



Abb. 2 Männchen von *Megaponera analis*. (CC BY-SA 4.0)

Produktion und Detektion bestimmter Chemikalien erschaffen; bei den Termiten außerdem eine Verstärkung des Panzers, und das nicht in ihnen selbst, sondern in den von ihnen gezeugten Soldaten. Die Veränderungen mussten so starke Selektionsvorteile bringen, dass dieses eine Volk derart erfolgreichere Raubzüge durchführt, bzw. sich besser dagegen verteidigt, dass es sich gegen andere durchsetzt. Gleichzeitig können die Selektionsvorteile aber nicht zu groß gewesen sein, denn weder Termiten noch Ameisen haben die Oberhand gewonnen, beide existieren immer noch nebeneinander! Die erforderliche Ausbalancierung und kreative Kraft, die hier der blinden (ziellosten) Evolution unterstellt werden, sind erstaunlich.

Ginge es hier um Henri DUNANT, den Gründer des Roten Kreuzes, wäre die teleologische Wortwahl zutreffend. Er handelte zielgerichtet, und wir verstehen, warum und wozu er das Rote Kreuz ins Leben rief. Menschen helfen zumeist aus Empathie. Die Autoren dagegen sehen ihre Befunde als Beweis, dass Empathie nicht der einzige Weg ist, um Hilfsverhalten zu erklären. Die verschlungenen Wege der Evolution brachten beim Menschen die Empathie hervor, um Hilfsverhalten auszulösen. Bei Ameisen tun es auch Dimethyl-Disulfid und Dimethyl-Trisulfid.

Anmerkung

¹ „Termites have evolved various ways to defend themselves effectively against predators ...“

Literatur

FRANK ET, SCHMITT T, HOVESTADT T, MITESSER O, STIEGLER J & LINSENMAIR KE (2017) Saving the injured: Rescue behavior in the termite-hunting ant *Megaponera analis*. Sci. Adv. 2017, 3, doi: 10.1126/sciadv.1602187

Ausgefeilte Flugsteuerung bei Fledermäusen

Dass Fledermäuse hervorragend fliegen können, dabei sehr wendig sind und den Flug mit Echoortung verbinden, ist schon länger bekannt. Darüber, wie die Flugsteuerung funktioniert, wusste man bisher dagegen relativ wenig. Ein Forscherteam hat dazu interessante Details der Reizwahrnehmung und Rückkopplung entdeckt.

Reinhard Junker

Fledermäuse sind unübertroffene Flugkünstler und stellen jedes von Menschen konstruierte Flugzeug hinsichtlich seiner Wendigkeit weit in den Schatten. Die Faszination über ihre Fähigkeiten speist sich insbesondere daraus, dass ihre Orientierung durch ein ausgefeiltes Echoortungssystem ermöglicht wird, das am besten als „Echo-Bildsehen“ zu beschreiben ist. Wenn man so will: Fledermäuse sehen mit den Ohren und produzieren zudem einen großen Teil des Schalles, den sie aufnehmen, auch noch selber, um sich anhand der Echos zu orientieren und Beute zu orten und zu erhaschen. Zu diesem Zweck können sie im Maximum pro Sekunde über 100 kurze Schreie ausstoßen, deren Länge und Lautstärke in Abhängigkeit vom Abstand zur Beute moduliert wird, sodass das Echo je nach Entfernung laut und lang genug ist, um aufgenommen werden zu können. Bei Annäherung an die Beute werden die Laute kürzer und leiser, sodass die Echos zeitlich nicht überlappen und jederzeit ausgewertet werden können. Das muss zugleich mit der Flugsteuerung eng gekoppelt

sein, sonst würde das beste Echoortungssystem den Fledermäusen nichts nützen (JUNKER 2011).

Waren die bisherigen Kenntnisse über das Orientierungsvermögen und die Flugkünste der Fledermäuse schon atemberaubend, wurde nun ein weiterer Baustein des Flugsteuerungssystems genauer untersucht. Die Wendigkeit ihres Fluges verdanken die Fledermäuse einem Rückkopplungssystem: Einzigartige, in den Flughäuten angeordnete Sensoren werden genutzt, um die Druckverhältnisse, die beim Flug an den Flügeln herrschen, ans Gehirn zu melden. Mikroskopisch kleine Haare auf den Flügeln werden dabei durch Luftströmungen beeinflusst und stimulieren entsprechende Nervenzellen. Die Neuronen im Gehirn reagieren auf die eingehenden Informationen, um in Sekundenbruchteilen Korrekturen der Flügelposition mit Hilfe spezieller Muskeln einzuleiten und somit den Flug zu kontrollieren. Die Fledermäuse gewinnen also über Druck- bzw. Strömungsrezeptoren Informationen über die Druckverhältnisse an verschiedenen Stellen der Flügel.

Abb. 1 Große Braune Fledermaus (*Eptesicus fuscus*) beim nächtlichen Flug; Sulphur Springs, Central Washington Desert, USA. (Bild: Michael DURHAM, © naturepl.com)



Wissenschaftler untersuchten nun bei der Großen Braunen Fledermaus (*Eptesicus fuscus*, Abb. 1) erstmals die Verteilung der verschiedenen Sinnesrezeptoren auf dem Flügel und die Verbindungen der Flughaut mit dem Nervensystem (MARSHALL et al. 2015). Im Vergleich zu anderen Extremitäten von Säugetieren besitzt der Fledermausflügel eine einzigartige Verteilung der Haarfollikel (in die Haut eingesenkter Teil der Haare) und der berührungsempfindlichen Rezeptoren. Das räumliche Muster der Rezeptoren legt nahe, dass verschiedene Teile des Flügels unterschiedlich mit Sensoren ausgestattet sind und entsprechend verschiedene Information ans Gehirn senden können. Während Sinneszellen zwischen den Fingern auf Dehnung der Flughaut und auf Änderungen der Windrichtung reagieren können, scheinen andere Rezeptoren, die in Verbindung mit den Haaren stehen, darauf spezialisiert zu sein, Turbulenzen des Luftstroms beim Flug zu registrieren. Außerdem besitzen Fledermaus-Flügel exklusiv besondere sensorische Nervenzellen, die mit großen Teilen des Rückenmarks verbunden sind.

Als vor ca. zehn Jahren einige genetische Grundlagen der Verlängerung der Fingerknochen und der Unterdrückung des programmierten Zelltods der Haut zwischen den Fingern entdeckt wurden (SEARS et al. 2006, WEATHERBEE et al. 2006, SEARS 2008), wurde die Einschätzung geäußert, kleine Änderungen in der Expression (Ablesung) von Schlüsselgenen könnten zu großen Änderungen im Bau der Knochen und der Flughaut führen und dies könnte ein Schlüssel zum Verständnis der Evolution des Fledermausfluges sein. Angesichts der vielen Details, die ausgebildet und aufeinander abgestimmt sein müssen, damit wenigstens eine minimale Flugfunktion ausgeübt werden kann, war diese Einschätzung schon damals völlig unrealistisch.

Notwendige Voraussetzungen werden wie so oft irrtümlich als Erklärungen ausgegeben.

Je mehr Details über die Voraussetzungen des Fledermausfluges herausgefunden werden, desto klarer zeigt sich, dass viele Teilsysteme gleichzeitig verwirklicht und aufeinander abgestimmt sein müssen, damit ein Flug möglich ist. Schließlich wäre der beste Flugapparat ohne Sensoren und Rückkopplungsmechanismen zwecklos. Diesen Mechanismen liegen anspruchsvolle Regelkreise zugrunde (Fühler, Reizweiterleitung ans Gehirn über viele Zwischenstationen, Auswertung und angepasste Reaktion). Die Anmerkungen der Autoren und Kommentatoren zur Evolution erscheinen aufgesetzt und ohne empirische



Abb. 2 Fledermäuse sind ausgesprochene Flugkünstler. Oben: Eine Gruppe der Mexikanischen Bulldogfledermaus (*Tadarida brasiliensis*), unten: Das Große Mausohr (*Myotis myotis*). (CC BY-SA 4.0)

Grundlage. Wie so oft werden notwendige Voraussetzungen irrtümlich als Erklärungen ausgegeben, etwa wenn gesagt wird, der Tastsinn habe eine Schlüsselrolle bei der Evolution des aktiven Flugs gespielt. In Wirklichkeit wissen wir nur, dass diese Sinnesleistungen notwendige Voraussetzungen fürs Fliegen sind; zum Verständnis der mutmaßlichen Evolution tragen die neuen Untersuchungen nichts bei, außer dass der Erklärungsbedarf für evolutionäre Hypothesen weiter steigt bzw. sich vergrößert. Dagegen liefern die neuen Befunde weitere gewichtige Indizien für einen Schöpfer und legen ein Verständnis der Natur nahe, das von einem komplexen Ausgangszustand ausgeht. Es ist daher kein Zufall, dass man sich einmal mehr – auch in diesem Fall der Flugsteuerung bei Fledermäusen – erhofft, aus dem lebendigen Vorbild Ideen zu gewinnen, wie die Fähigkeiten von Lebewesen technisch nachgeahmt werden können.

Literatur

- JUNKER R (2011) Der Ursprung der Fledermäuse. Teil 1: Fossilien und der Flugapparat. Stud. Integr. J. 18, 17–25.
- MARSHALL KL, CHADHA M, DESOUSA LA, STERBING-D'ANGELO SJ, MOSS CF & LUMPKIN EA (2015) Somatosensory substrates of flight control in bats. Cell Reports, published online April 30, 2015; doi: 10.1016/j.celrep.2015.04.001.
- 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.
- 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.
- Film: <https://www.youtube.com/watch?v=d9m-ERCYAqI>

Anchiornis – nur „fast ein Vogel“?

Mittels Laserlicht neu rekonstruierte Details des befiederten Dinosauriers *Anchiornis* aus der Gruppe der Paraves zeigen überraschend „moderne“ Vogelmerkmale wie Flughaut und Bau der Beine. Diese geologisch älteste Gattung mit flächigen (echten) Federn war vierflügelig und konnte offenbar sehr viel besser fliegen als bisher angenommen. Die Merkmale von *Anchiornis* widersprechen einer allmählichen Entstehung der Flugfähigkeit.

Reinhard Junker

Eine neue Untersuchungstechnik ermöglicht es, bislang unerkannte Details an Fossilien sichtbar zu machen: Durch Laser können Details auch von erhaltenen Weichteilen zur Fluoreszenz gebracht und so sichtbar gemacht werden. Auf diese Weise konnten interessante Informationen über die Theropoden-Gattung *Anchiornis* gewonnen werden (WANG et al. 2017), die im Zusammenhang mit der Entstehung des Vogelzugs einige Bedeutung hat.

Anchiornis – noch nicht ganz Vogel?

Der Name *Anchiornis* bedeutet „einem Vogel nahe“. Von dieser Gattung sind über 200 Exemplare fossil überliefert. *Anchiornis* war üppig mit symmetrischen Federn befiedert, wird aber aufgrund von Skelettmerkmalen dennoch nicht zu den Vögeln gestellt, sondern zur Dinosaurierfamilie Troodontidae, die zu den sogenannten

„Nicht-Vogel-Dinosauriern“ gehört. Das ist eine eigenartige, evolutionstheoretisch motivierte Bezeichnung, die nur Sinn macht, wenn man davon ausgeht, dass Vögel von bestimmten Dinosauriern abstammen. Zusammen mit den Dromaeosauridae werden die Troodontidae als Deinonychosauria zusammengefasst, diese wiederum bilden zusammen mit den Vögeln die Gruppe der Paraves (vgl. Abb. 6, S. 75). Es wurde aufgrund des Besitzes vogeltypischer Merkmale auch vorgeschlagen, *Anchiornis* zu den Vögeln zu stellen (FEDUCCIA 2012, 163; AGNOLÍN & NOVAS 2013, 23).

Anchiornis huxleyi wurde in Oberjura-Schichten gefunden, die mit 151–161 Millionen radiometrischen Jahren etwas älter als *Archaeopteryx* datiert werden. Schon bisher war bekannt, dass *Anchiornis* ein eigenartiges Merkmalsmosaik besaß (HU et al. 2009, XU et al. 2009). Das Tier war mit ca. 35 cm Länge und geschätzten ca. 100 g Gewicht ziemlich klein und hatte gut ausgebildete Federn an Armen und Beinen (ähnlich wie der als Gleitflieger rekonstruierte Dromaeosaurier *Microraptor* und die Vogelgattung *Pedopenna*), war also vierflügelig. Vorderarm, Hand, Unterschenkel und Fuß hatten jeweils 10–13 lange Schwungfedern. Außer den Konturfedern wurden auch daunenähnliche Büschelfedern nachgewiesen.

Vieles spricht dafür, dass *Anchiornis* ein spezielles Merkmalsmosaik besaß, das sich nicht als Übergangsform deuten lässt.

Trotz der reichhaltigen Befiederung halten die Beschreiber HU et al. (2009) *Anchiornis* nicht für flugfähig, da die sehr langen Unterschenkel eher auf eine laufende Lebensweise hinweisen würden. Das lange und umfassende Federkleid passe allerdings wiederum dazu nicht. Federn an den Beinen kommen bei vielen heutigen Vögeln wie auch sehr wahrscheinlich bei *Archaeopteryx* vor, haben Schutzfunktion und dienen dem Wärmehaushalt. Sie sind dort aber

Abb. 1 *Anchiornis huxleyi*, Fossil mit gut erkennbaren Federn. (CC BY-SA 2.0)



nicht wie bei *Anchiornis*, *Microraptor* und *Pedopenna* in einer zusammenhängenden ebenen Oberfläche angeordnet. Daher ist zu vermuten, dass die Beinfedern dieser fossilen Formen eine andere Funktion hatten, so HU et al. (2009). SULLIVAN et al. (2014, 262) hielten bisher die Fähigkeit zum Gleitflug für naheliegend. Die Biologie von *Anchiornis* ist angesichts des ungewöhnlichen Merkmalsmosaiks unverstanden.

Bezüglich der zeitlichen Stellung würde *Anchiornis* in eine Vorfahrenstellung zu den Vögeln passen, allerdings ist diese Gattung vierflügelig, was der Vorstellung widerspricht, dass Vögel von zweibeinig sich fortbewegenden Dinosauriern abstammen. Vieles spricht dafür, dass *Anchiornis* ein spezielles Merkmalsmosaik besaß, das sich nicht als Übergangsform deuten lässt.

Was wurde durch das neue bildgebende Verfahren entdeckt?

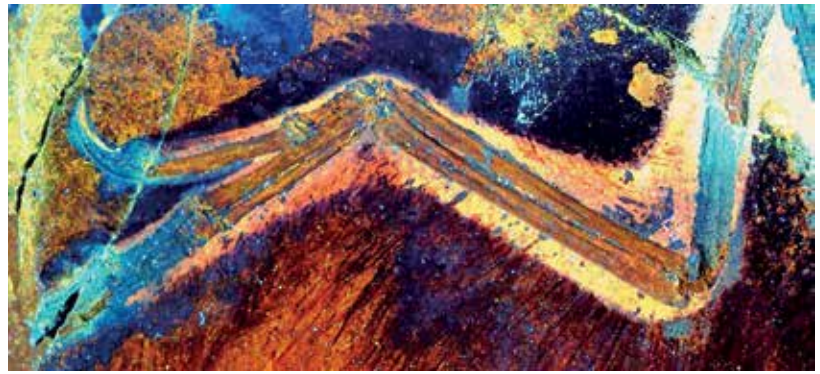
Viel besser als bisher kann nun der Körperumriss und das die Knochen umgebende Gewebe sichtbar gemacht werden. Die Forscher fanden Reste einer kräftigen Hautmembran, die Ober- und Unterarme verbindet (ein sogenanntes Propatagium); dieser Befund legt nahe, dass das Tier entgegen bisheriger Auffassung doch flugfähig gewesen sein könnte.

Die Flughaut am Ellenbogen hilft heutigen Vögeln beim Start vom Boden aus; somit könnte sie auch *Anchiornis* zu dieser Fähigkeit verholffen haben, so die Wissenschaftler; sicher kann das aber nicht festgestellt werden. Allerdings wurden offenbar keine asymmetrischen Federn nachgewiesen, was eine Voraussetzung für die Fähigkeit zu aktivem Flug darstellt.

Michael PITTMAN, einer der Forscher, kommentiert: „Die Laserbilder zeigen, dass dieser Nicht-Vogel-Dinosaurier Flügel besaß, die den Flügeln heutiger Vögel bemerkenswert ähnlich waren, bis hin zu den Weichgeweben.“¹

Regulär angeordnete Punkte auf der Körperoberfläche werden als Federfollikel interpretiert, diese bilden nicht wie bei heutigen Vögeln ein deutliches Muster von Federfluren und Federrainen (befiederte und unbefiederte Regionen), was neben der Symmetrie der Federn ein weiterer Hinweis auf eine besondere Art des Fluges ist (WANG et al 2017, 4). Die Forscher schließen aus der Existenz der Flughaut, dass *Anchiornis* den Arm relativ gerade ausrichten konnte, wie das bei heutigen Gleitern typisch ist; der Bau der Arme sei vermutlich auf eine bislang unter den Paraves unbekannte Weise gestaltet gewesen (WANG et al. 2017, 3).

Neu ist auch der Befund, dass die Beine keulenförmig waren und der Schwanz schlank war; die Füße besaßen Hornschuppen („podotheca“)



wie heutige Vögel; auch die Zehenballen haben eine „moderne“ Ausprägung.

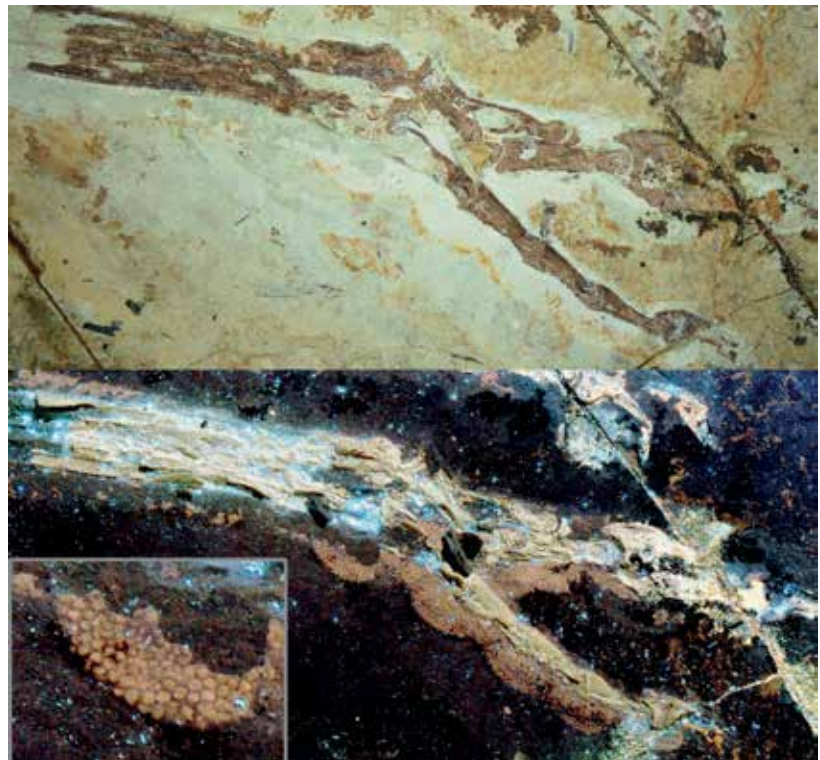
Abb. 2 Flügel von *Anchiornis* unter Laser-induzierter Fluoreszenz. Die Hautfalten (Patagien) vor dem Ellenbogen und hinter dem Handgelenk waren wie bei heutigen Vögeln mit Federn bedeckt. (Foto: WANG XL, PITTMAN M et al., Nature Communications, 2017; CC BY-SA 4.0)

Bewertung

Die Befunde lassen *Anchiornis* noch ausgeprägter als bisher als Mosaikform erscheinen und verstärken diesen Eindruck: Einerseits handelt es sich um einen „Nicht-Vogel-Dinosaurier“, andererseits besaß diese Gattung mehrere „moderne“ vogeltypische Merkmale, u. a. auch den Flugapparat betreffend. Die ausgeprägten Vogelmerkmale machen nur Sinn, wenn *Anchiornis* in irgendeiner – bislang wohl unbekannten – Weise flugfähig war. Als Kronzeuge für die Art und Weise der Entstehung des Vogelflugs scheidet diese Gattung wohl aus.

Aus dem Oberjura und der Unterkreide ist mittlerweile eine Vielfalt von Formen mit eindeutigen flächigen Federn und einer wie auch immer gearteten Flugfähigkeit bekannt. Sie lässt sich kaum in evolutionäre Schemata bringen (vgl. den Beitrag über „Vogelfedern und Vogelflug“

Abb. 3 Fuß von *Anchiornis* bei normalem Licht (oben) und unter Laserlicht (unten). Die schuppenartigen Details eines Fußballens sind unter Laserlicht erkennbar. (Foto: WANG XL, PITTMAN M et al., Nature Communications, 2017; CC BY-SA 4.0)



in dieser Ausgabe). In evolutionstheoretischer Perspektive repräsentieren die vierflügeligen Formen sehr wahrscheinlich eigene Linien, die

Die vierflügeligen Formen haben mit dem Übergang zum „normalen“ Vogelflug vermutlich nichts zu tun.

mit dem Übergang zum „normalen“ Vogelflug nichts zu tun haben. Zudem sind die vierflügeligen Formen wiederum so verschieden, dass sie auf verschiedene Äste gestellt werden müssen; die vierflügelige Gattung *Microraptor* hatte anders als *Anchiornis* asymmetrische Federn.

Vierflügelige Formen unterstützen die Baumtheorie der Entstehung des Vogelflugs, wonach der aktive Flug seinen Ausgang von baumlebenden Formen nahm, die zuerst als Gleiter unterwegs waren, bevor sie den aktiven Flug erworben haben. Mehr denn je liefern die Fossilfunde ein uneinheitliches Bild bezüglich der Flugentstehungskonkurrenten der Bodenstart- und Baumstart-Hypothese. Beide Hypothesen haben ohnehin mit so schwerwiegenden Problemen zu kämpfen, dass sie gleichermaßen unglaublich sind (JUNKER 2017).

Anmerkung

¹ Originalzitat: „The laser images show that this non-bird dinosaur had wings that were remarkably similar to those of living birds, down to the soft tissues.“ (<http://www.bbc.com/news/science-environment-39126987>)

Literatur

- AGNOLIN FL & NOVAS FE (2013) Avian ancestors: A review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptoria, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Dordrecht: Springer.
- FEDUCCIA A (2012) The riddle of the feathered dragons. New Haven & London: Yale Univ. Press.
- HU D, HOU L, ZHANG L & XU X (2009) A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* 461, 460–463.
- JUNKER R (2017) Entstehung von Vogelfeder und Vogelflug. Studiengemeinschaft Wort und Wissen Special Paper. In Vorbereitung.
- SULLIVAN C, WANG Y, HONE DWE, WANG Y, XU X & ZHANG F (2014) The vertebrates of the Jurassic Daohugou biota of Northeastern China. *J. Vertebr. Paleont.* 34, 243–280.
- WANG X, PITTMAN M, ZHENG X, KAYE TG, FALK AR, HARTMAN SA & XU X (2017) Basal paravian functional anatomy illuminated by high-detail body outline. *Nat. Comm.* 8:14576, doi: 10.1038/ncomms14576
- XU X, ZHAO Q, NORELL M, SULLIVAN C, HONE D, ERICKSON G, WANG XL, HAN FL & GUO Y (2009) A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Science Bulletin* 54, 430–435.

Magnetfeld-basiertes GPS im Tierreich

Das satellitengestützte Global Positioning System (GPS) erweist sich in unserer mobilen Gesellschaft als große Hilfe. Aus dem Tierreich sind ausgedehnte Wanderungen sowohl zu Wasser als auch auf dem Luftwege bekannt. Bereits seit Langem gibt es Hinweise darauf, dass Tiere sich das Erdmagnetfeld für ihre Orientierung zunutze machen. Die zugrunde liegenden Mechanismen sind aber nach wie vor ein hochinteressantes Forschungsfeld, auf dem es viel Überraschendes zu entdecken gibt.

Harald Binder

Einführung

Die Erde ist von einem Magnetfeld umgeben. Für dessen Ursachen gibt es zwar Modelle, doch unsere Erkenntnis über sein Zustandekommen ist nach wie vor lückenhaft. Schon im schulischen Physikunterricht begegnen Lernende elementaren Zusammenhängen zwischen bewegter elektrischer Ladung und dem dadurch verursachten Magnetfeld und deren gegenseitiger Wechselwirkung. Das Magnetfeld nutzen wir z. B., wenn wir geographische Karten mit Hilfe eines Kompasses nach Norden ausrichten und uns damit orientieren.

Es gibt viele Hinweise darauf, dass Organismen Richtung und Intensität von magnetischen Feldlinien wahrnehmen können. Die entsprechende Sinnesleistung ist im Tierreich weit verbreitet: Meeresschildkröten, Brieftauben, Fledermäuse, Molche, Hummer, Fliegen, Küken, Bienen oder Weichtiere sind nur eine kleine Auswahl (vgl. Abb. 1). Dabei scheint diese Sinnesleistung nicht notwendigerweise an weite Wanderungen der Lebewesen gebunden zu sein. So zeigen Weichtiere einen Magnetsinn und unternehmen – wie auch viele andere magnetisch sensitive Organismen – keine ausgedehnten Wanderungen. Erste empirische



Abb. 1 Zahlreiche Tiere verschiedenster systematischer Zugehörigkeit besitzen einen Magnetsinn und können sich anhand des Erdmagnetfeldes orientieren. Das Bild zeigt vier Beispiele: Europäischer Hummer (*Homarus gammarus*) (Bild gemeinfrei), Brieftaube *Columba livia f. domestica* (CC BY-SA 2.5), Glasaal (Jugendstadium des Europäischen Aals; *Anguilla anguilla*) (CC BY-SA 3.0), Magnetosomen von Magnetobakterien (aus VON DOBENECK et al. 1987).

Laboruntersuchungen zur Wahrnehmung und Nutzung magnetischer Felder hat der Ornithologe WILTSCHKO an der Universität Frankfurt mit Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) durchgeführt (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1972).

Magnetfelder und Organismen

Magnetische Felder durchdringen biologisches Gewebe; diese Tatsache erschwert die Lokalisierung und Analyse potenzieller Sensoren bzw. Wahrnehmungsorgane; sie könnten überall in einem Lebewesen sein und sich über große Bereiche erstrecken. Viele Untersuchungen haben sich bisher auf das Verhalten von Tieren z. B. in einem manipulierten Magnetfeld

Der Magnetsinn ist im Tierreich weit verbreitet.

bezogen. Dadurch konnte die Sinnesleistung zur Wahrnehmung und Nutzung magnetischer Felder belegt werden, jedoch ohne diese im Organismus lokalisieren oder einen Mechanismus nachweisen zu können. Manche Tiere wie z. B. Meeresschildkröten und Hummer können aufgrund der magnetischen Feldlinien eine Art geographische Karte zu ihrer Orientierung generieren und nicht nur die Richtung zu den magnetischen Polen feststellen. Sie haben in ge-

wissem Sinne ein Äquivalent zum GPS (Global Positioning System), zwar mit vergleichsweise geringer Auflösung, aber dafür ist es nicht auf den Empfang von Satellitensignalen angewiesen, sondern basiert auf dem Erdmagnetfeld (LOHMANN 2010).

Grundsätzlich werden drei verschiedene Mechanismen zur Wahrnehmung von magnetischen Feldern diskutiert:

- elektromagnetische Induktion: Meerestiere in leitendem Medium (Meerwasser) könnten mit elektrosensitiven Organen Veränderungen des Magnetfeldes detektieren.
- Magnetitkristalle (Fe_3O_4 ; ferromagnetisch) können, wenn sie mit entsprechenden neuronalen Schnittstellen (z. B. mit Ionenkanälen) verknüpft sind, sich ändernde Magnetfelder dem Organismus anzeigen.
- In Molekülen, die ein ungepaartes Elektron aufweisen (Radikale), wird die Präzession dieses Elektrons von der Summe der in seiner Umgebung wirkenden Magnetfelder beeinflusst. Unter bestimmten Umständen könnten also chemische Reaktionen, bei denen ein Elektronentransfer erfolgt, durch die Einwirkung von einem Magnetfeld beeinflusst und verändert werden. Dieser Mechanismus wird auch als chemische Magnetorezeption bezeichnet.

Für die zuletzt beschriebenen chemischen Magnetorezeptoren müssen zunächst Radikale erzeugt werden, da typischerweise stabile Moleküle nur gepaarte Elektronen aufweisen. Um

Moleküle in Radikale zu überführen, müssen diese angeregt, d. h. es muss Energie zugeführt werden. Dadurch werden sie in einen angeregten Zustand überführt, in dem ungepaarte Elektronen auftreten. Die Anregungsenergie könnte z. B. durch Licht bereitgestellt werden, das durch sogenannte Cryptochrome¹ aufgefangen wird. Dadurch kann die Energie verfügbar gemacht werden.

Chinesische Wissenschaftler um Can XIE legten 2016 empirische Belege für einen postulierten magnetischen Proteinkomplex vor (QIN et al. 2016). Sie hatten aufgrund der Erkenntnis, dass die Fruchtfliege (*Drosophila melanogaster*) bei Abwesenheit von Cryptochromen die Fähigkeit verliert, auf Magnetfeldänderungen zu reagieren, dessen notwendigen Beitrag zur Magnetorezeption gefolgert. Sie postulierten einen Proteinkomplex, in dem Cryptochrome und ein Eisen- (Fe-) oder Eisen-Schwefel (Fe-S)-Protein kombiniert sein sollten. Sie suchten im bekannten *Drosophila*-Genom nach Fe-Proteinen und fanden 199 Gene von Fe-Proteinen, von denen 132 stark im Kopf der Fruchtfliege exprimiert, d. h. in Proteine übersetzt und genutzt wurden. Aufgrund der Berücksichtigung weiterer Literaturdaten reduzierten die Autoren schließlich die Zahl der Eisenproteine auf 14, die sie weiter untersuchten. Schließlich konnten QIN et al. ein Fe-Protein identifizieren, das gemeinsam mit dem Cryptochrom exprimiert wurde. Diese wiesen eine stabile Wechselwirkung auf. Die Forscher konnten diesen Proteinkomplex charakterisieren und zeigen, dass er tatsächlich auf Änderungen in einem Magnetfeld reagiert. Durch vergleichende Genomstudien konnten die Autoren auch zeigen, dass sowohl die Gene für Cryptochrome als auch die Gene für das Fe-Protein im Erbgut von Insekten bis Säugetieren hoch konserviert, d. h. sehr ähnlich sind. Damit liegt ein sehr detailliert beschriebenes Modell für ein molekulares Magnetorezeptorsystem vor, das bisher allerdings noch nicht konkret in Lebewesen nachgewiesen ist. Die Arbeit von QIN et al. (2016) könnte sich aber in zukünftigen Untersuchungen als ein erfolgreicher Schlüssel zur Aufklärung der Magnetorezeption erweisen (LOHMANN 2016).

Dirk SCHÜLER hat mit seiner Arbeitsgruppe lineare Anordnungen von Magnetosomen in Bakterien identifiziert und beschrieben. Dabei handelt es sich um Magnetitkristalle, die Bakterien in ihren Zellen in Vesikeln gezielt bilden und in einer Art Kette aufreihen; diese bewirken, dass sich die länglichen Bakterien wie Kompassnadeln entsprechend der Magnetfeldlinien ausrichten (UEBE & SCHÜLER 2016; BINDER 2006).

Komplexe Kopplungen verschiedener Sinnesleistungen

Die Magnetorezeption in Glasaalen (Abb. 1) ist nach einer Studie von CRESCI et al. (2017) an den Gezeitenzyklus gekoppelt. Glasaale stellen das Jugendstadium von Aalen dar; in der genannten Studie wurde der Europäische Aal (*Anguilla anguilla*) untersucht. Dieser legt eine der größten bekannten Wanderstrecken im Tierreich zurück. Er schlüpft in der Sargassosee (Atlantik, östlich von Florida) und wandert in den Meeresströmungen – aber durchaus auch aktiv schwimmend – als sogenannte Weidenblattlarve² an die europäischen Küsten. Dort angekommen vollzieht sich die Wandlung zu Glasaalen und als solche wandern sie im Süßwasser flussaufwärts in die Binnengewässer, die dann für mehrere Jahre ihren Lebensraum bilden. Zum Abbläichen wandern die Tiere durch die Flüsse wieder ins Meer und begeben sich in die Sargassosee. Bei seinen ausgedehnten Wanderungen nutzt *Anguilla anguilla* das Erdmagnetfeld zur Orientierung. CRESCI und seine Kollegen untersuchten nun Glasaale unter Laborbedingungen und mit speziellen Vorrichtungen im freien Meer und fanden, dass die Richtungsorientierung mit dem Tidenzyklus korreliert war. Damit bestätigte sich in dieser aktuellen Studie die bereits vermutete Orientierung der Aale auf ihren ausgedehnten Wanderungen anhand des Magnetfeldes; die hierbei gefundene und erstmals beschriebene Kopplung mit anderen Rhythmen (hier dem Gezeitenzyklus) ist bezüglich des zugrundeliegenden Mechanismus eine Herausforderung, die in weiteren Untersuchungen angegangen werden soll.

Suche nach möglichen Anfängen

Ein internationales Team um Wei LIN hat Biomineralisation in Mikroorganismen mit Hilfe genetischer Studien untersucht (LIN et al. 2017). Dabei haben sie Vertreter der *Nitrospirae* untersucht, die von Magnetfeldern beeinflussbar sind. Sie bilden Magnetitkristalle in sogenannten Magnetosomen, die in der Bakterienzelle zu linearen Ketten angeordnet werden. Die Gruppen von Genen (gene cluster), die für die Biomineralisation in den Magnetosomen sowie für deren kettenförmige Anordnung zuständig sind, sind nach Ansicht der Autoren vor der phylogenetischen Aufspaltung zwischen *Nitrospirae* und *Proteobakterien* im Archaikum entstanden. Diese evolutionstheoretische Interpretation der Daten auf der Basis vergleichender genetischer Studien führt die Autoren zu der Schlussfolgerung, dass die Magnetotaxis, also die Möglichkeit, sich am Magnetfeld zu orientieren, durch Umwelt-

bedingungen sehr früh entstanden ist und das Erdmagnetfeld sehr früh in der Erdgeschichte entsprechend stark genug gewesen sein muss. Aufgrund ihrer phylogenetischen Interpretation der genetischen Daten datieren LIN et al. die ursprüngliche Entstehung der Ketten von Magnetosomen vor der Trennung zwischen *Nitrospirae* und *Proteobakterien*, die sie im Archaikum (eine Unterabteilung, Äon, des Präkambriums; 4–2,5 Milliarden radiometrische Jahre) ansetzen. Diese Interpretationen haben WANG & CHEN (2017) kritisiert, indem sie andere Interpretationen der genetischen Daten anführen. Der Ausgang der laufenden Diskussion ist derzeit noch nicht absehbar (LIN 2017a).

Diskussion

Diese aktuellen Beispiele zu dem auffälligen und anspruchsvollen Phänomen der Orientierung am Erdmagnetfeld zeigen faszinierende Fähigkeiten von Organismen, die vom einzelligen Bakterium bis zu Säugetieren reichen und die bezüglich des zugrundeliegenden Mechanismus derzeit noch wenig verstanden sind. Dennoch bringen viele Autoren in ihren Arbeiten zum Ausdruck, dass man das erhoffte zukünftige Verständnis der Magnetorezeption auch zur Entwicklung entsprechender technischer Produkte nutzen könnte.

Bereits die Bildung der Magnetitkristalle in Mikroorganismen ist ein hochkomplexer, fein abgestimmter und austarierter Prozess.

Beim Versuch, das Phänomen der Magnetorezeption besser zu verstehen, muss man sich bewusst machen, dass bereits die Biomineralisation, die Bildung der Magnetitkristalle in Mikroorganismen, ein hochkomplexer, fein abgestimmter und austarierter Prozess ist. Die lineare Anordnung ist erforderlich, wenn eine Ausrichtung im Erdmagnetfeld erfolgen soll. Die entsprechenden Bakterien werden dann passiv entsprechend der magnetischen Felder ausgerichtet. Wenn dieser oder ein anderer Mechanismus der Sensibilität für magnetische Kräfte für eine Sinnesleistung der Wahrnehmung, Verarbeitung und der Nutzung in einem entsprechenden Steuerungssystem integriert ist, dann ist dazu noch eine Vielzahl an neuronalen Leistungen erforderlich. Diese müssen, damit die Magnetorezeption genutzt und für Magnetotaxis angewendet werden kann, zur Verfügung stehen. Wir müssen noch viele Details genauer untersuchen, um die im Tierreich etablierten GPS-Systeme besser zu verstehen und für technische Anwendungen nutzen zu können.

Solche Systemeigenschaften, wie sie beim Magnetsinn verwirklicht sind, erwarten wir von höchstentwickelter Technologie.

Die aktuellen fragmentarischen Kenntnisse zur Magnetorezeption erschweren (evolutions-) theoretische Erklärungsversuche für ihre Entstehung. Aber das, was wir von der Sinnesleistung zur Wahrnehmung des Magnetfeldes bei Tieren wissen, lässt uns staunen über Systeme, die in Bezug auf ihre Sensibilität, die Verarbeitung der Reize und des Repertoires von Verhaltensweisen sehr ausgeklügelt und fein abgestimmt erscheinen. Das sind Systemeigenschaften, die wir von höchstentwickelter Technologie erwarten. Insofern ist es naheliegend, auch bei diesem Phänomen nach der Quelle und Herkunft der vorgefundenen Kreativität zu fragen.

Anmerkungen

- ¹ Cryptochrome aus (gr.) cryptos: verborgen und chroma: Farbe; Flavoproteine, die blaues Licht absorbieren können.
- ² Die Weidenblattlarve des Europäischen Aals wurde ursprünglich als eigene Gattung *Leptocephalus* beschrieben.

Literatur

- BINDER H (2006) Bakterien als erstaunliche Kompassnadeln. Stud. Integr. J. 13, 96–97.
- CRESCI A, PARIS CB, DURFI CMF, SHEMA S, BJELLAND RM, SKIFTESVIK AB & BROWMAN HI (2017) Glass eels (*Anguilla anguilla*) have a magnetic compass linked to the tidal cycle. Sci. Adv. 3, e1602007.
- DOBENECK T VON, PETERSON N & VALI H (1987) Bakterielle Magnetofossilien. Geowiss. in uns. Zeit 5, 27–35.
- LIN W, PATERSON GA, ZHU Q, WANG Y, KOPYLOVA E, LI Y, KNIGHT R, BAZYLINSKI DA, ZHU R, KIRSCHVINK JL & PAN Y (2017) Origin of microbial biomineralization and magnetotaxis during the Archean. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 114, 2171–2176.
- LIN W, PATERSON GA, ZHU Q, WANG Y, KOPYLOVA E, LI Y, KNIGHT R, BAZYLINSKI DA, ZHU R, KIRSCHVINK JL & PAN Y (2017a) An ancient origin of magnetotactic bacteria. Proc. Nat. Acad. Sci., doi: 10.1073/pnas.1707301114.
- LOHMANN KJ (2010) Magnetic-field perception. Nature 464, 1140–1142.
- LOHMANN KJ (2016) A candidate magnetoreceptor. Nature Materials 15, 136–138.
- QIN S, YIN H, YANG C, DOU Y, LIU Z, ZHANG P, YU H, HUANG Y, FENG J, HAO J, DENG L, YAN X, DONG X, ZHAO Z, JIANG T, WANG H-W, LUO S-J & XIE C (2016) A magnetic protein biocompass. Nat. Mat. 15, 217–226.
- UEBE R & SCHÜLER D (2016) Magnetosome biogenesis in magnetotactic bacteria. Nature Reviews Microbiol. 14, 621–637.
- WANG S & CHEN Y (2017) Origin of magnetotaxis: vertical inheritance or horizontal transfer? Proc. Natl. Acad. Sci. USA doi: 10.1073/pnas.1706937114
- WILTSCHKO W & WILTSCHKO R (1972) Magnetic compass of European robins. Science 176, 62–64.

Genetische Grundlagen der Artbildung

Ökologen und Genetiker arbeiten häufig getrennt an der Weiterentwicklung von Evolutionstheorien. Aber zu einem vollen Verständnis evolutiver Prozesse wie der Artbildung wäre es wichtig, dass Erkenntnisse beider Disziplinen berücksichtigt werden. Ein neuer Artikel setzt dort an und gibt einen Überblick über acht genetische Mechanismen, die zu einer Artaufspaltung führen können.

Daniel Vedder

Ökologie und Genetik in der Evolutionsbiologie

Als Charles DARWIN einen Mechanismus für den Artenwandel vorschlug, fehlte ihm noch eine Menge Wissen über das, was wir heute Genetik nennen. Daher war er auf ausgedehnte Beobachtungen zur Variation in der Natur angewiesen, um sein Konzept der natürlichen Selektion zu erklären und zu untermauern. Bis heute arbeiten viele Evolutionsbiologen genauso wie DARWIN auf der organismischen Ebene, also mit einem ökologischen Ansatz.

Das genügt in vielen Fällen auch, um Ursache und Wirkung von Selektion zu untersuchen. Wichtige evolutionsbiologische Fragen sind ökologischer Natur: Welche Selektionsdrücke wirken auf eine Population? Welche Anpassungen erhöhen die Fitness eines Organismus für seine Umgebung? Wie variiert eine Art in Raum und Zeit? Warum sehen wir dabei eine gerichtete Entwicklung? Zur Frage nach dem Was und dem Warum der (Mikro-)Evolution bietet die Ökologie die passenden Untersuchungsmethoden.

Wer jedoch mehr über die unmittelbaren Ursachen und nicht nur über mögliche Selektionsdrücke wissen will, kommt um die Genetik nicht herum. Die Methoden der modernen Genetik erlauben es Forschern erstmals, organismische Merkmale bzw. ihre Änderungen auf molekulare Ursachen zurückzuführen. Zwar gibt es noch rege Diskussionen, welchen Stellenwert die Ökologie bzw. die Genetik in der Evolutionsbiologie haben sollte (vgl. RAUSHER & DELPH 2015), doch im Grunde sind sich alle einig, dass beide Disziplinen benötigt werden und dass die Genetik wertvolle Erkenntnisse zum Gesamtverständnis der Evolution beisteuern kann.

Nach etwa drei Jahrzehnten intensiver molekulargenetischer Arbeit ist mittlerweile einiges über die genetischen Grundlagen von Evolutionsprozessen bekannt. Trotzdem bleiben viele Fragen offen. Die beiden wichtigsten sind vielleicht: Woher kommt genetische Variation und wie trägt sie zur Artbildung bei?

Genetische Mechanismen der Mikroevolution

Zu genau diesen zwei Fragen hat das Forscher-ehepaar GRANT kürzlich einen Übersichtsartikel im Wissenschaftsjournal *Science* vorgelegt (GRANT & GRANT 2017). Die GRANTS sind für ihre langjährige Arbeit mit Darwinfinken auf den Galapagosinseln bekannt. Sie haben bereits früher einiges zur Artbildung geschrieben (vgl. JUNKER 2012), wobei sie im Allgemeinen ökologische Ansätze verfolgten. Doch auch zur Genetik haben sie viel Interessantes zu sagen.

In ihrem Artikel stellen sie acht genetische Mechanismen vor, von denen in den letzten Jahren gezeigt werden konnte, dass sie zur Artbildung (Speziation) beitragen können. Zu jedem Mechanismus führen sie Beispiele an. (Weitere Details zu vielen der Beispiele kann man bei

Manche Mechanismen beruhen auf bereits vorhandener Variation, bei anderen entsteht neue Variation.

FUTUYMA & KIRKPATRICK 2017 finden.) Grob gesagt lässt sich die Liste der Mechanismen in zwei Gruppen aufteilen: Diejenigen, die auf bereits vorhandener Variation beruhen, und die, bei denen neue Variation entsteht.

Mikroevolutionäre Prozesse, bei denen neue Variation entsteht. Für die Entstehung phänotypischer Variation (d. h. die äußere Gestalt betreffend) sind häufig Gene entscheidend, die die Individualentwicklung (Ontogenese) eines Organismus beeinflussen. Dabei kann es sich z. B. um Transkriptionsfaktoren handeln, die eine Vielzahl anderer Gene regulieren können, oder um Signalmoleküle, die räumliche Muster bei der Embryonalentwicklung festlegen. Ein Beispiel hierfür liefern die GRANTS aus ihrer eigenen Arbeit: Bei den Darwinfinken gehören Größe und Form des Schnabels zu den artbestimmenden Merkmalen, wobei mehrere der daran beteiligten Gene bekannt sind. Bei einem Gen, *HMG2*, konnte zudem eine Verschiebung der Allelfrequenzen (d. h. ihrer Häufigkeiten) in



Abb. 1 Blau und rot blühende Arten des Bartfadens (*Penstemon*) werden von verschiedenen Bestäubern besucht. Links die von Bienen bestäubte blau blühende Art *Penstemon neomexicanus* (aus WESSINGER et al. 2014), rechts die von Kolibris bestäubte Art *Penstemon barbatus* (© Max LICHER, mit freundlicher Genehmigung).

der Population in Zusammenhang mit einem starken Selektionsdruck durch Dürre beobachtet werden.

Der zweite Mechanismus beruht auf Transposons, den sogenannten „springenden Genen“. Dabei handelt es sich um DNA-Abschnitte, die sich häufig duplizieren und an neue Stellen des Genoms einfügen. Sie sind in der Natur überaus häufig: Fast die Hälfte des menschlichen Genoms besteht aus Kopien verschiedener Transposons. Nun kann es passieren, dass ein Transposon sich beim Kopieren in ein anderes Gen einfügt und dieses dadurch verändert oder ausschaltet. So entstand etwa die dunkle Form des ansonsten hellen Birkenspanners, dessen Industriemelanismus das wohl bekannteste Fallbeispiel natürlicher Selektion ist.

Der dritte Mechanismus ist die Inversion. Hin und wieder passiert es, dass während der Genomduplikation ein Stück eines Chromosoms herausbricht und dann verkehrt herum wieder eingesetzt wird. Diesen Mechanismus hat man beim Kampfläufer, einem nordeuropäischen Watvogel, nachweisen können. Die Männchen dieser Art kommen in drei Variationen vor, die beim Balzverhalten von Bedeutung sind und ursprünglich auf eine große Inversion zurückgehen.

Als viertes sind Mehrfachmutationen zu nennen: Akkumulationen kleiner, unabhängiger Mutationen, die jede für sich häufig nur ein einziges Basenpaar betreffen, aber zusammen einen größeren Effekt haben. Das wurde z.B. bei einer Population nordamerikanischer Hirschmäuse beobachtet, die anders als die meisten ihrer Artgenossen auf hellem sandigen Boden leben. Hier kam es zu einer Ansammlung von Mutationen in einer Genregion, die die Fellfärbung bestimmt, wodurch die Mäuse insgesamt heller wurden und somit besser getarnt waren.

Auch Verlustmutationen können evolutionär von Bedeutung sein. Bei manchen Pflanzengattungen kann es zu plötzlichen Änderungen der Blütenfarbe kommen, so z.B. bei *Ipomoea* und *Penstemon* (Abb. 1). In diesen Fällen ist

der Farbumschlag von Blau nach Rot sehr viel häufiger als umgekehrt. Grund dafür ist, dass die Rotfärbung durch eine Verlustmutation in der Anthocyan-Produktion entsteht, die nur schwer reversibel ist. Da bei diesen Pflanzen Individuen mit blauen Blüten von Bienen bestäubt werden, solche mit roten Blüten jedoch von Kolibris, kann auch eine solch simple Mutation den Anstoß zur Artaufspaltung geben.

Prozesse, die auf bereits vorhandener Variation beruhen. Die drei übrigen Mechanismen setzen voraus, dass bereits genetische Variation vorhanden ist. Das ist etwa bei der parallelen Evolution nah verwandter Arten der Fall. Das hier angeführte Fallbeispiel ist der Dreistachlige Stichling, ursprünglich ein Salzwasserschfisch, der nach der letzten Eiszeit in viele Süßwassergewässer vordrang. Dabei wurden die neuen Populationen isoliert, entwickelten sich jedoch fast überall in gleicher Weise weiter und bildeten auf gleichem genetischen Weg je eine Oberflächen- und eine Tiefwasserform aus, die sich durch die Anzahl von Panzerplatten und Bauchstacheln unterscheiden.

Manchmal passiert es auch, dass Arten, die in neue Umgebungen kommen, auf einmal eine Variation zeigen, die bis dahin versteckt war. Man spricht dann von kryptischer Variation. Beispielsweise kann das Gen, das die Augengröße des Mexikanischen Höhlenfisches bestimmt, seine volle Wirkung erst in dunklen Höhlengewässern entfalten. Hier ist jedoch noch vieles unbekannt.

Der letzte Mechanismus ist schließlich die Rückkreuzung, auf Englisch *introgressive hybridization*. Diese findet statt, wenn ein Mischling zweier Arten sich wiederum mit einer seiner Elternarten kreuzt. Dadurch kann genetische Variation der einen Art in den Genpool der anderen Art überführt und somit die Gesamtvariabilität der zweiten Art erhöht werden. Für dieses Phänomen gibt es viele Beispiele, etwa die Flügelfärbung bei Faltern der Gattung *Heliconius* (vgl. Abb. 2) oder die Insektizidresistenz bei *Anopheles*-Mücken. Auch bei Menschen soll es eine Rolle gespielt haben: Die heutigen

Abb. 2 Durch Rückkreuzungen von Mischlingen mit einer der Elternarten kann die Gesamtvariabilität einer Art erhöht werden, hier am Beispiel des Falters *Heliconius* mit (von oben nach unten) vier Formen von *H. numata*, zwei Formen von *H. melpomene* und zwei entsprechenden nachahmenden Formen (Mimikry) von *H. erato*. (Aus MEYER 2006, CC BY 2.5)



Einwohner des tibetanischen Hochlandes weisen genetische Ähnlichkeiten mit den Denisovaner-Frühmenschen auf, die wohl durch Hybridisierung zustande kamen. Besonders spannend ist die Rückkreuzung, wenn dadurch Phänotypen entstehen, die außerhalb der Variationsbreite beider Elternarten liegen, was vermutlich auf eine Neukombination von Genen zurückzuführen ist. So konnte z. B. die Sonnenblumen-Art *Helianthus paradoxus* Salzwiesen besiedeln.

Diskussion

Der Artikel der GRANTS bietet einen faszinierenden Einblick in den momentanen Forschungsstand der Ursachenforschung in der Evolutionsbiologie. Besonders interessant ist dabei, dass er eine Brücke schlägt zwischen Ökologie und Genetik und diese sehr unterschiedlichen Fachgebiete im evolutionstheoretischen Rahmen verbindet. Außerdem beinhaltet er eine reiche Auswahl konkreter Fallbeispiele, eine wohlthuende Abwechslung in einer häufig recht theorielastigen Disziplin.

Natürlich bleiben noch viele Fragen offen. Den kompletten Prozess der Artbildung in ei-

nem Forscherleben zu beobachten, ist schwer bis unmöglich. Die GRANTS gehören durch ihre jahrzehntelange Forschung mit den Darwinfinken zu den wenigen Forschern, denen das bisher gelungen ist. Deshalb sind auch die meisten Fallbeispiele, die sie in ihrem Artikel anführen, entweder Beispiele beginnender Speziation oder Rückschlüsse auf frühere Artbildungsereignisse. Aufgrund der Annahmen, die dabei getroffen werden müssen, sind die Interpretationen der Beispiele mit einem gewissen Grad an Unsicherheit behaftet. Trotzdem ist es spannend zu sehen, wie die Genetik helfen kann, evolutionäre Fragestellungen anzugehen, die bei ökologischen Beobachtungen aufkommen.

Aus schöpfungstheoretischer Sicht spricht der Artikel mit der Frage nach dem Ursprung genetischer Variation ein interessantes Thema an. Die Tatsache, dass mindestens drei der acht genannten Mechanismen explizit auf schon vorhandene Variation zurückgreifen müssen, passt ohnehin gut zum Grundtypmodell. In dessen Rahmen würde man erwarten, dass es Urformen mit sehr hoher genetischer Variabilität gibt, die sich durch sukzessive Artaufspaltung in immer mehr Arten mit immer geringerer Variabilität teilen. Aber auch Neuentstehung von Variabilität ist in

gewissem Ausmaß zu erwarten. Betrachtet man die übrigen fünf Mechanismen, zeigt sich, dass sie sich – gemessen an den enormen Bauplanunterschieden in der gesamten Tier- und Pflanzenwelt – im Rahmen relativ geringer Zuwächse an Variation bewegen. Bei einem der Mechanismen, den Verlustmutationen, schrumpft das Entwicklungspotenzial der Art sogar. Keiner der erwähnten Mechanismen scheint somit geeignet, den für eine Höherentwicklung im Sinne von Makroevolution notwendigen Informationszuwachs zu erzeugen.

Literatur

- FUTUYMA DJ & KIRKPATRICK M (2017) Evolution. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- GRANT BR & GRANT PR (2017) Watching speciation in action. *Science* 355, 910–911.
- JUNKER R (2012) Schnelle Artbildung live bei den Darwinfinken. *Stud. Integr. J.* 19, 45–47.
- MEYER A (2006) Repeating Patterns of Mimicry. *PLoS Biol.* 4(10): e341.
- RAUSHER MD & DELPH LF (2015) Commentary: When does understanding phenotypic evolution require identification of the underlying genes? *Evolution* 69, 1655–1664.

Die elementaren Grundlagen von Zellen verstehen: minimale Zellen und minimale Genome

Die heute verfügbaren Methoden zur Analyse und Synthese von DNA-Makromolekülen bis hin zum kompletten Erbgut (von Mikroorganismen) eröffnen Möglichkeiten, Lebewesen nachhaltig zu manipulieren. Mit dem Konzept des Minimalgenoms versuchen Biowissenschaftler einen elementaren Organismus zu erzeugen, der nur die allernötigsten Funktionen aufweist. Die Hoffnung ist, dass neben der technischen Nutzung solcher Minimalzellen diese zu einem grundlegenden Verständnis des Phänomens „Leben“ beitragen.

Harald Binder

Der Weg zum ersten synthetischen Genom

John Craig VENTER – ein extrovertierter amerikanischer Biochemiker und umtriebiger Unternehmer – hat mit Mitarbeitern grundlegende und spektakuläre Beiträge zur genetischen Analyse (DNA-Sequenzierung) von Lebewesen einschließlich des Menschen geleistet. VENTER hat 2006 vier von ihm (mit-) gegründete Institutionen in einem Institut unter seinem Namen vereinigt: J. Craig Venter Institute (JCVI). Schon 1995 hatten die Forscher die Genomsequenz von *Mycoplasma genitalium* veröffentlicht, dem Mikroorganismus mit dem kleinsten Erbgut, das autonomes Leben im Labor in Kulturmedien ermöglicht (FRASER et al. 1995). 13 Jahre später präsentierten sie die Synthese dieses Genoms, das 582 970 Basenpaare (bp) umfasst (GIBSON et al. 2008). Dabei hatten sie sich im Labor durchaus biotechnischer Methoden bedient: Sie nutzten *E. coli*-Bakterien und Hefezellen, um Bruchstücke des Erbguts unterschiedlicher Größe zu klonen.

Bis heute ist es nicht möglich, allein mit chemischen Synthesemethoden Makromoleküle dieser Größe zuverlässig zusammenzubauen.

GIBSON et al. (2010) berichteten über die erfolgreiche Transplantation eines umfangreicheren, ebenfalls synthetisch erzeugten *Mycoplasma*-Genoms in *Mycoplasma capricolum*-Zellen. Die Autoren konnten den Nachweis erbringen, dass Zellen aus *M. capricolum*-Kulturen nach entsprechender Behandlung das synthetische Genom in die Zellen aufgenommen haben und dass ihr Stoffwechsel nun durch letzteres und nicht mehr durch das ursprüngliche Erbgut gesteuert wird. Es handelt sich also um eine massive Genmanipulation an Mikroben; das gesamte Erbgut wurde verpflanzt. Wie in den entsprechenden Bakterienzellen das ursprüngliche Erbgut abgeschaltet wurde und das synthetische dessen Funktion übernommen hat, ist im Detail noch nicht verstanden. Den neuen, durch Genomtransplantation erzeugten Organismus nannten GIBSON et al. *Mycoplasma mycoides* JCVI-syn1.0.

Abb. 1 Dem Minimalgenom kann man sich auf die Weise annähern, dass man das Erbgut eines „einfachen“ Mikroorganismus weiter verkleinert und prüft, ob er mit reduziertem Genom noch lebensfähig ist. (Grafik: © Mopic, fotolia.com)



Auf der Suche nach dem kleinstmöglichen Erbgut

In einer weiteren Veröffentlichung dokumentieren HUTCHISON III et al. (2016) misslungene Versuche, auf der Grundlage biologischer Kenntnisse ein kleinstmögliches Genom, ein sogenanntes Minimalgenom, zu synthetisieren und dessen Funktionalität durch Transplantation in Zellen, die sich dann weiter vermehren sollten, zu demonstrieren. Das sehr prominent besetzte Forscherteam am JCVI konnte keine lebensfähigen Zellen mit transplantierten minimalen Genomen vorweisen. In einem Begleitbeitrag (Service 2016) wird VENTER mit den Worten zitiert: „Wir sind gescheitert. ... Ich war überrascht.“ Für ihn ist klar, dass „unsere gegenwärtige biologische Kenntnis nicht ausreicht, sich hinzusetzen, um einen lebenden Organismus zu konstruieren und ihn dann zu bauen.“¹

In derselben Arbeit beschreiben HUTCHISON III et al. darüber hinaus eine erfolgreiche Strategie, mit der sie in zyklischen Verfahren testen, welche Gene der Mikroorganismen verzichtbar sind, ohne dass die Vitalität der Organismen verloren geht; diese Gene werden als nichtessenzielle Gene bezeichnet.² Das ringförmige Chromosom von *M. mycoides* JCVI-syn1.0 enthält 1 077 947 bp und 901 Gene. Dieses Genom konnten HUTCHISON III et al. auf 531 490 bp – also im Umfang halbiert – und 473 Gene reduzieren – bei Erhaltung der Lebensfähigkeit. Dieses reduzierte Chromosom wiederum konnte erfolgreich synthetisiert und in andere *Mycoplasma*-Zellen transplantiert werden. Dieser Organismus, der als

JCVI-syn3.0 bezeichnet wird, ist derzeit derjenige mit dem kleinsten Genom. In Laborkulturen wurden die Reproduktionsraten der beiden genomtransplantierten Organismen bestimmt. Die Verdopplungszeiten betragen für JCVI-syn1.0 63 Minuten und für JCVI-syn3.0 178 Minuten. (Zum Vergleich: Die Verdopplungszeit für *E. coli* liegt je nach Stamm bei ca. 20 Minuten.) Das reduzierte Genom macht sich also in verringerter Vitalität bemerkbar, z. B. in der reduzierten Verdopplungsrate.

Das Konzept des Minimalgenoms

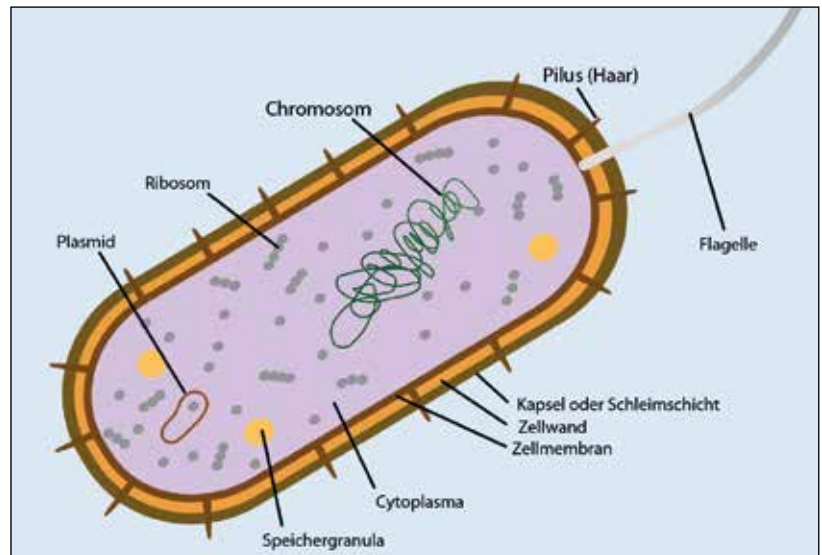
Die hier skizzierten Bemühungen zur Herstellung einer minimalen Zelle bzw. eines Minimalgenoms basieren auf der Idee, dass ein (Mikro-) Organismus, der auf die allernotwendigsten Bestandteile reduziert ist, den Zugang zu einem elementaren Verständnis von „Leben“ eröffnet und wie es funktioniert. J. C. VENTER ist als Unternehmer gleichzeitig davon überzeugt, dass sich eine solche Minimalzelle als Chassis – also quasi als Grundlage – für Organismen eignet, die für spezielle technische Aufgaben ausbaufähig und nutzbar ist. Er denkt dabei z. B. an Abbau von Öl (nach entsprechenden Katastrophen an Bohrstellen oder Tankerunfällen auf dem Meer) oder an Biosynthese von Spezialchemikalien.

GLASS et al. (2017), Mitarbeiter am JCVI, gebrauchen als Analogie für das Konzept von Minimalzellen die Nutzung des Wasserstoffatoms durch die Physiker im 19. und 20. Jahrhundert für die Bemühungen, den Aufbau der

Materie im subatomaren Bereich zu verstehen. Der in der Physik erfolgreiche reduktionistische Denkansatz soll in den Biowissenschaften zu einem grundlegenden Verständnis des Phänomens „Leben“ verhelfen. Die Minimalzelle sollte das kleinstmögliche Genom aufweisen, in dem kein Gen verzichtbar ist, sodass der Verlust eines beliebigen Bausteins zu ihrem Tod führt; d. h. die Minimalzelle weist keine Redundanz auf. Sobald die ersten Genome sequenziert und verfügbar waren, nutzten Wissenschaftler in der zweiten Hälfte der 1990er-Jahre diese Daten, um durch vergleichende Genomik den Umfang eines Minimalgenoms abzuschätzen. Gil und Mitarbeiter (2004) haben in einer häufig zitierten Arbeit durch Vergleich konservierter Gene von *M. genitalium*, dem endosymbiontischen Bakterium *Buchnera aphidicola* (es lebt in Pflanzenläusen; SCHERER 2007) sowie *E. coli* und *B. subtilis* ein Minimalgenom aus 206 proteincodierenden Genen postuliert. Auch in experimentellen Studien wurde versucht, den Umfang eines Minimalgenoms abzuschätzen. Dazu wurde in verschiedene *Mycoplasma*-Arten mithilfe von Transposons, das sind sogenannte „springende Gene“, Antibiotikaresistenz³ an nicht vorhersagbaren Stellen im Genom eingefügt. Wird nun die Antibiotikaresistenz in ein vorhandenes Gen eingebaut und dessen Funktion dadurch zerstört, so kann das Bakterium sich nicht mehr vermehren, wenn es sich um ein essenzielles Gen handelt; wird dagegen ein nichtessenzielles Gen zerstört, kann das Bakterium in einem Kulturmedium wachsen, welches das entsprechende Antibiotikum enthält. GLASS et al. (2017) stellen die Ergebnisse verschiedener Studien zusammen, wonach die Genome von *Mycoplasma* nach Abzug der nichtessenziellen⁴ Gene noch 406 bis 480 Gene enthalten. Die Zahl der nichtessenziellen Gene korreliert mit der Genomgröße (1080 bis 531 Kilobasen; kb) bzw. der Anzahl der Gene (901 bis 473). Mit *E. coli* und *B. subtilis* wurden ebenfalls Experimente zur Reduktion des Genoms durchgeführt. Es zeigte sich, dass von beiden Mikroorganismen im Labor auch dann noch lebensfähige Kolonien erhalten werden, wenn ihr Genom um bis zu 35 % reduziert wurde. Diese Studien zielten aber nicht auf die Ermittlung eines Minimalgenoms.

Hoffnungen und offene Fragen

Für den derzeitigen Kenntnisstand bleibt festzuhalten, dass der Organismus mit dem kleinsten Genom, der in einer Laborkultur wächst, von *M. genitalium* abgeleitet ist. Die ursprünglichen 507 Gene sind beim *M. mycoides* JCVI-syn3.0 auf 473 Gene reduziert durch Eliminierung von nichtessenziellen Genen. Von den 473 Genen



codieren 438 für Proteine und 35 für RNA. In den Supplementary Materials dokumentieren HUTCHISON III et al., dass die Eliminierung von 53 der 473 Gene das Wachstum in der Laborkultur nicht beeinflusst, d. h. sie sind möglicherweise ebenfalls nichtessenziell. GLASS et al. (2017) schätzen durch Extrapolation der Daten aus den oben genannten Studien das Minimalgenom von *M. mycoides* JCVI-syn3.0 auf 413 Gene, was 60 nichtessenziellen Genen entsprechen würde (wenn diese entfernt würden, wäre aber vermutlich die Wachstumsgeschwindigkeit der Kultur weiter verringert). Von 149 der 473 Gene ist derzeit die Funktion unbekannt (das sind 31,5 %). GLASS et al. bemerken, dass dies „verdeutlicht, wie unvollständig unsere Kenntnis der Zellbiologie wirklich ist. Man muss alle Funktionen der Zellbestandteile kennen, um vollständig zu verstehen, wie Leben durch die Gene der Minimalzelle festgelegt ist.“⁵

Eine wirkliche bottom-up-Erzeugung einer Minimalzelle, also ausgehend von elementaren, kleinsten Bausteinen, ist bisher nicht gelungen. Wenn GLASS et al. (2017) den Begriff „bottom-up-Design“ im Zusammenhang mit der Synthese des von *M. genitalium* abgeleiteten Genoms verwenden, so verschleiert dies, dass in dem Projekt zwar die sehr erstaunliche Leistungsfähigkeit der Polynukleotid-Synthese demonstriert werden konnte, aber im Grunde genommen mit großem (bio-)technischem Aufwand das kleinste natürliche Genom nachgebaut wurde. Wenn es eines Tages gelingen würde, eine Minimalzelle mit einem minimalen Genom aus einfachen chemischen Ausgangsprodukten zu synthetisieren, also eine funktionsfähige Zelle, die die typischen Kennzeichen von „Leben“ aufweist; was wäre dann gezeigt? Damit wäre demonstriert, dass unter intelligenter Nutzung modernster biowissenschaftlicher Erkenntnisse und komplexer Laborausstattung die denkbar einfachste Form eines Lebewesens nachgebaut worden ist. Die

Abb. 2 Welche Komponenten sind für eine denkbar einfache Zelle unverzichtbar, um sie am Leben zu erhalten? (CC BY-SA 3.0)

Frage nach der ursprünglichen Entstehung des Lebens ist grundsätzlich anderer Natur und sie wäre davon nicht berührt oder gar beantwortet.

Die Minimalzelle wird typischerweise in engem Zusammenhang mit dem Minimalgenom thematisiert. Dieser Aspekt bringt die derzeit typische Ansicht vieler Biowissenschaftler zum Ausdruck, dass die DNA, das Erbgut, für ein Lebewesen das Wesentliche sei. Dabei ist dies alles andere als gesichertes Wissen, und das DNA-zentrierte Verständnis von Leben wird z.B. von dem prominenten Physiologen Denis NOBLE scharf kritisiert (NOBLE 2011). Noch in der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts wurde eine ganz andere Sicht auf das Phänomen „Leben“ formuliert, wie Friedrich ENGELS das in den

Der Bau einer Minimalzelle würde beweisen, dass dafür intelligente Nutzung biowissenschaftlicher Erkenntnisse und eine komplexe Laborausstattung nötig ist.

Fragmenten zur „Dialektik der Natur“ zum Ausdruck bringt: „Leben ist die Daseinsweise der Eiweißkörper, deren wesentliches Moment im *fortwährenden Stoffwechsel mit der äußeren sie umgebenden Natur* besteht und die mit dem Aufhören dieses Stoffwechsels auch aufhört und die Zersetzung des Eiweißes herbeiführt. Wenn es je gelingt, Eiweißkörper chemisch darzustellen, so werden sie unbedingt Lebenserscheinungen zeigen, Stoffwechsel vollziehen, wenn auch noch so schwach und kurzlebig.“

Wie in vielen aktuellen biowissenschaftlichen Studien zur Minimalzelle klingt aber auch bei ENGELS wie fast selbstverständlich der Gedanke an, dass „Leben“ machbar, synthetisierbar sei. Der Nachweis dafür steht aber nach wie vor aus. Bis heute finden wir „Leben“ in Form von Lebewesen vor, ohne zu wissen, wie das Phänomen „Leben“ ins Dasein kommt; es ist einfach da, wir finden es vor und können es zum Gegenstand unserer Untersuchungen machen. Darüber hinaus sind wir nach wie vor nicht in der Lage, Leben annähernd vollständig zu beschreiben und zu erfassen; wir verstehen es nicht wirklich und können nur Teilaspekte erklären. Die Hoffnung, dass ein Verständnis eines Minimalgenoms – wie auch immer es am Ende aussehen mag – zu einem tieferen Verständnis des Phänomens „Leben“ führt, bleibt bisher jedenfalls uner-

füllt. Es ist nicht auszuschließen, dass Leben ein nichtmaterieller Aspekt innewohnt – ein ganz alter Gedanke!

Anmerkungen

- ¹ „The big news is we failed,“ Venter says. „I was surprised.“ Neither chromosome produced a living microbe. It's clear, Venter says, that „our current knowledge of biology is not sufficient to sit down and design a living organism and build it.“
- ² Populärwissenschaftlich wurde die Studie z. B. in Spektrum der Wissenschaft (RING 2016) aufgearbeitet.
- ³ Diese dient im Experiment zur Selektion, d. h. man setzt dem Kulturmedium das Antibiotikum zu, sodass nur die Mikroben wachsen können, die die Antibiotikaresistenz integriert haben.
- ⁴ HUTCHISON III et al. (2016) definieren neben den nichtessenziellen Genen (NE) noch quasi-nichtessenzielle Gene (QN).
- ⁵ „That we have no clear idea of the functions performed by 149 of 473 genes in the minimal gene set makes it clear how incomplete our knowledge of cellular biology really is. To fully understand how life is specified by the genes of a minimal cell, one must know all of the functions of the cell components.“

Literatur

- ENGELS F (1962) Dialektik der Natur. S. 554–568. http://www.mlwerke.de/me/me20/me20_554.htm
- FRASER CM, GOCAYNE JD et al. (1995) The minimal gene complement of *Mycoplasma genitalium*. Science 270, 397–403.
- GIBSON DG, BENDERS GA et al. (2008) Complete chemical synthesis, assembly and cloning of a *Mycoplasma genitalium* genome. Science 319, 1215–1220.
- GIL R, SILVA FJ, PERETO J & MOYA A (2004) Determination of the core of a minimal bacterial gene set. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 68, 518–537.
- GLASS JI, MERRYMAN C, WISE KS, HUTCHISON III CA & SMITH HO (2017) Minimal cells – real and imagined. Synthetic biology: Tools for engineering biological systems. Cold Spring Harb. Perspect. Biol., doi: 10.1101/cshperspect.a023861
- HUTCHISON III CA, CHUANG R-Y et al. (2016) Design and synthesis of a minimal bacterial genome. Science 351, aad6253–1 – aad6253–11.
- LLUCH-SENAR M, DELGADO J et al. (2015) Defining a minimal cell: essentiality of small ORFs and ncRNAs in a genome-reduced bacterium. Mol. Syst. Biol. 11, 780.
- NOBLE D (2011) Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and selfish genes: are they of use in physiology? J. Physiol. 598, 1007–1015.
- RING C (2016) Die Jagd nach dem Minimalgenom. Spektrum der Wissenschaft; <http://www.spektrum.de/news/die-jagd-nach-dem-minimalgenom/1406410> (14. 8. 2017)
- SCHERER S (2007) Bakterielle Endosymbionten von Pflanzenläusen mit stark reduzierten Genomen. Stud. Integr. J. 14, 66–73.
- SERVICE RF (2016) Synthetic microbe has fewest gens, but many mysteries. Science 351, 1380–1381.

Versteckte Signale in der RNA

RNA-Moleküle haben als Bindeglieder zwischen der DNA und Proteinen eine zentrale Bedeutung im zellulären Geschehen. Sie sind flexibel, hochgradig reguliert* und treten in einer großen Formenvielfalt auf. Einer Forschungsgruppe ist es gelungen, mithilfe einer weiterentwickelten Methode die Sekundärstruktur* verschiedener RNA-Spezies* präzise zu kartographieren. Dabei wurden eine neue Ebene der genetischen Regulation und rätselhafte Muster in codierenden messenger RNA (mRNA)-Abschnitten entdeckt. Diese Befunde stellen möglicherweise ein weiteres belastbares Design-Indiz dar.

Boris Schmidtgal

Die Ribonukleinsäure (RNA) ist ein Makromolekül, das genetische Information von der DNA zum Ort der Proteinsynthese (Ribosom) überträgt. Es wurde zu Beginn der Ära der Molekularbiologie (1950er-Jahre) zunächst eher stiefmütterlich behandelt. Denn neben ihrer scheinbar unspektakulären Funktion ist die RNA auch in der Handhabung im Vergleich zur DNA oder Proteinen empfindlicher¹ und ihre chemische

Der RNA-Stoffwechsel ist äußerst kompliziert, hochgradig reguliert und für die Proteinbiosynthese von zentraler Bedeutung.

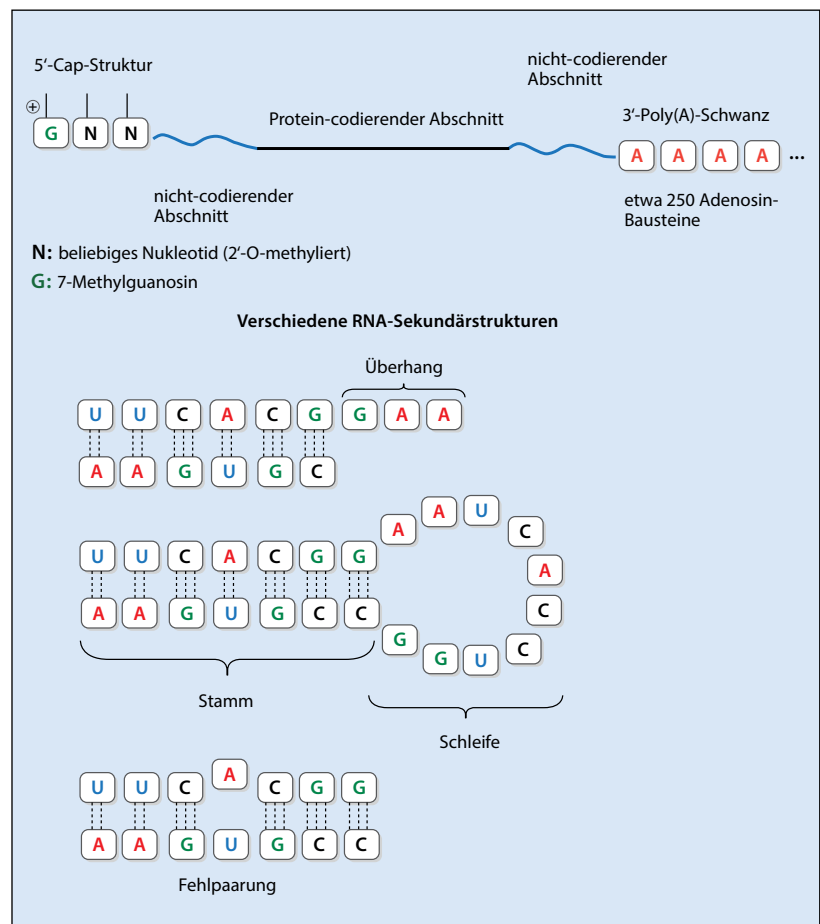
Synthese ist aufwändiger als diejenige der beiden anderen Biopolymere. Erst seit der Entdeckung des Spleißvorgangs* in Eukaryoten* (SHARP 1977) nahm die Zahl an Fachpublikationen auf dem Gebiet der RNA-Chemie und -Biochemie bedeutend zu. Es folgten weitere wichtige Entdeckungen wie der Nachweis katalytischer* Eigenschaften bei der RNA (CECH 1981) und der RNA-Interferenz* (FIRE & MELLO 1998). Es wurde zunehmend deutlich, dass der RNA-Stoffwechsel äußerst kompliziert, hochgradig reguliert und für die Proteinbiosynthese von zentraler Bedeutung ist. In Eukaryoten scheint nach gegenwärtigem Kenntnisstand sogar mehr Regulierung auf der Ebene der RNA stattzufinden als auf der Ebene der DNA.

Struktur der RNA beeinflusst Genregulation

Der Fluss der genetischen Information von der DNA zu den Proteinen wird durch die mRNA vermittelt. Nach der Transkription* werden mRNA-Moleküle auf viele verschiedene Weisen modifiziert. Dies dient im Wesentlichen dazu, die Stabilität der mRNA zu erhöhen und die Erkennung durch das Ribosom zu

verbessern. Dazu zählen die 5'-Cap Struktur, der 3'-Poly-Adenosin-Schwanz und die Faltung der mRNA* zu einer Haarnadel-Struktur (Stamm-Schleife, s. Abb. 1) unter Ausbildung von Basenpaaren. Nach Abschluss der Transkription findet das Spleißen der mRNA statt – ein Vorgang, bei dem aus dem zuerst transkribierten RNA-Molekül verschiedene mRNA-Moleküle hervorgehen können. Für jeden dieser regulatorischen Vorgänge und für viele weitere sind die Sekundär- und Tertiärstruktur (Faltung) der mRNA von besonderer Bedeutung, da sie festlegen, welche Bindungsstellen oder Hohlräume für Interaktionen mit Proteinen oder anderen RNA-Molekülen zugänglich sind.

Abb. 1 Schematische Darstellung des Aufbaus einer mRNA und der Struktur von RNA-Strängen mit unvollständiger Basenpaarung. Ungepaarte Nukleobasen reagieren in einem deutlich größeren Ausmaß mit DMS als gepaarte (s. Text).



Glossar

Chaperone: Proteine, die andere Proteine oder RNA-Moleküle in die richtige Form falten oder fehlgefaltete Biomoleküle korrigieren.

Eukaryoten: Lebewesen, die aus Zellen mit echtem Kern zusammengesetzt sind.

Genexpression (kurz: **Expression**): Synthese von Proteinen anhand der Information aus bestimmten Genen. Ein Gen ist dann exprimiert, wenn das entsprechende Protein am Ribosom synthetisiert ist.

Katalyse (katalytische Eigenschaften): Beschleunigung der Reaktionsgeschwindigkeit. Katalysatoren greifen zwar in die Reaktion ein, werden aber nicht verbraucht (umgewandelt).

Methylierung (methyliert): Das Anbringen einer CH_3 -Gruppe an einem Molekül.

mRNA: messenger RNA (Boten-RNS), überträgt Information von der DNA zum Protein.

Nukleobase: Die Bausteine der DNA und RNA werden als Nukleotide bezeichnet. Nukleotide sind aus einem Zucker (Ribose) und einem Purin oder Pyrimidin zusammengesetzt. Purine bzw. Pyrimidine werden allgemein als Nukleobasen bezeichnet (Abb. 2).

Regulation: Physiologische Vorgänge können beschleunigt, verlangsamt oder ganz angehalten werden. Dies erfolgt häufig durch das Anbringen molekularer „Signalgruppen“ durch dafür zuständige Enzyme. Die Signalgruppen veranlassen andere Enzyme entweder dazu, das entsprechend gekennzeichnete Biomolekül abzubauen oder es intakt zu lassen.

RNA-Interferenz: Ein Vorgang, bei dem genetische Information auf der Ebene der RNA „stillgelegt“ wird. Unter Beteiligung des Multienzymkomplexes RISC (RNA induced silencing complex) und kleiner RNA-Moleküle (19–23 Basenpaare) werden bestimmte $\rightarrow$ mRNA gespalten oder einfach blockiert. Dadurch wird die $\rightarrow$ Translation dieser mRNA verhindert.

RNA-Sequenzierungsmethode: Vorge-

hensweise zur Bestimmung der Reihenfolge der Bausteine eines RNA-Moleküls (Primärstruktur). Gemäß Übereinkunft werden Nukleinsäurestränge vom 5'-Ende zum 3'-Ende aufgeschrieben. Die mRNA wird vom 5'-Ende zum 3'-Ende synthetisiert.

RNA-Spezies: Allgemeiner Begriff für verschiedene Typen von RNA-Molekülen.

Sekundärstruktur: Als Primärstruktur wird die Reihenfolge der RNA-Bausteine (Nukleotide) bezeichnet. Zwei RNA-Moleküle können – sofern ihre Primärstrukturen zueinander passen – einen Doppelstrang bilden. Dabei bilden sich Watson-Crick-Basenpaare (A-U, C-G) aus. Oft können zwei gleiche RNA-Stränge unterschiedliche Sekundärstrukturen annehmen.

Spleißvorgang: Hierbei werden aus einem zunächst $\rightarrow$ transkribierten RNA-Molekül Teile der Sequenz (sog. Introns) unter Mitwirkung des Spleißosoms (großer RNA-Proteinkomplex) ausgeschnitten. Die anderen Teile (Exons) werden miteinander verbunden, sodass das später ins Protein $\rightarrow$ translatierte RNA-Molekül entsteht. Beim Spleißen können aus zwei gleichen mRNA-Molekülen unterschiedliche Exons entstehen, sodass bei der Translation verschiedene Proteine resultieren.

Startcodon: Eine Kombination aus drei Nukleotiden in der RNA, die am Ribosom den Beginn der Synthese eines Proteins anzeigt.

stromaufwärts: entgegen der Syntheserichtung der mRNA-Sequenz (3' nach 5').

Transkription (transkribiert): Synthese einer „Abschrift“ einer DNA-Sequenz in der Form einer RNA-Sequenz ($\rightarrow$ mRNA) durch die Wirkung einer RNA-Polymerase.

Translation (translatiert): Synthese eines Proteins anhand der entsprechenden mRNA-Sequenz (Primärstruktur) am Ribosom.

einem vertieften Verständnis der Bildung von Sekundärstrukturen sowie der Faltungsdynamik von RNA-Molekülen. Die große Mehrheit der Studien zur Struktur und Funktion von RNA-Molekülen wurde allerdings *in vitro* durchgeführt, d. h. die untersuchten RNA-Moleküle wurden isoliert und unter experimentellen Bedingungen untersucht, die nicht denjenigen des zellulären Milieus entsprechen. Der naheliegende Verdacht, dass sich RNA-Moleküle *in vivo* (in lebenden Zellen) deutlich anders verhalten als *in vitro*, hat sich bestätigt. Denn es konnte nachgewiesen werden, dass RNA-Moleküle im zellulären Milieu bedeutend weniger gefaltet vorliegen, als dies unter *in vitro*-Bedingungen der Fall ist (ROUSKIN 2014). Zwecks sprachlicher Vereinfachung wird die Gesamtheit der strukturellen Beschaffenheit aller RNA-Moleküle in der Zelle als RNA-Struktur bezeichnet.

Neben einigen anderen Faktoren hat sich die Konzentration an Mg^{2+} -Ionen als besonders kritisch für den Faltungszustand von RNA-Molekülen erwiesen. Hohe Konzentrationen von 50 mM Mg^{2+} , wie sie bei *in vitro*-Versuchen oft zum Einsatz kommen, bewirken eine deutlich stärkere Ausbildung von Sekundärstrukturen als die 0,5–1 mM Mg^{2+} , die tatsächlich unter zellulären Bedingungen vorliegen (LEAMY 2017). Folglich hat eine Forschergruppe um P. C. BEVILACQUA und S. M. ASSMANN sich der Aufgabe gewidmet, das Strukturum der RNA-Moleküle *in vivo* zu untersuchen, und ist dabei zu überraschenden Ergebnissen gekommen.

Methode: Reaktion der Nukleobasen mit Dimethylsulfat *in vivo*

Um die Sekundärstruktur einer RNA zu analysieren, muss herausgefunden werden, ob die Nukleobasen* in Basenpaaren involviert sind oder nicht. Eine *in vitro* angewandte Vorgehensweise basiert auf der Reaktion der RNA mit Dimethylsulfat (DMS) (SENECOFF & MEAGHER 1992). Dieses Reagenz methyliert* selektiv Adenosin und Cytosin (Abb. 2) in Bereichen, wo diese Nukleobasen vorwiegend ungepaart vorliegen (Schleifen, Überhänge, Fehlpaarungen oder Verbindungsbereiche, s. Abb. 1). Der Zustand der anderen zwei Nukleobasen Guanin (G) und Uracil (U) kann dann indirekt erschlossen werden. Anhand einer weiterentwickelten Version dieser Technik in Kombination mit einer modernen RNA-Sequenzierungsmethode* gelang es der Gruppe um BEVILACQUA und ASSMANN 18S-(ribosomale)RNA sowie 10 623 verschiedene mRNA-Moleküle der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*) im Hinblick auf die Reaktivität der Nukleobasen mit DMS zu kartographieren (DING et al. 2014).

Faktoren, die sich auf die räumliche Struktur der RNA-Moleküle auswirken

RNA faltet sich zu sehr komplexen Strukturen, die überaus dynamisch sind. Die Faltung ist von vielen Parametern abhängig, wie etwa dem pH-Wert, der Gegenwart von Metallionen und der Konzentration der Biomoleküle. Insgesamt ist das Zusammenspiel der Faktoren derart komplex, dass eine Vorhersage der Sekundärstruktur z. B. mittels Computersimulation ein wenig treffsicheres Verfahren darstellt (BEVILACQUA 2016). Daher besteht aktuell großes Interesse an

Experimente *in vivo* fördern unerwartete Ergebnisse zu Tage

Die durch *in vivo*-Analyse erhaltene Reaktivitätsverteilung der Nukleobasen mit DMS ergab einige interessante Zusammenhänge zwischen dem Ausmaß an Sekundärstruktur der RNA und ihrer Funktion. Eine Untersuchung nicht translatisierter* Regionen einer Reihe von mRNA ergab, dass die Beschaffenheit der Sekundärstruktur dieser Abschnitte (5 Nukleotide stromaufwärts* zum Startcodon*) eine Art Schalterfunktion aufweist (Abb. 3) (DING et al. 2014). In mRNAs, die eine besonders hohe Translationseffizienz aufweisen, ist dieser Bereich unstrukturiert, während mRNAs, die weniger effizient translatiert werden, an dieser Stelle über eine eher geschlossene Sekundärstruktur verfügen. Offenbar handelt es sich hier um eine Bindungsstelle für Ribosomen, die in Abhängigkeit von der Sekundärstruktur entweder aktiv oder weniger aktiv sein kann. Interessanterweise wurden unstrukturierte Regionen auch in der Nähe von Stopp-Codons nachgewiesen. Diese Befunde legen den Autoren zufolge nahe, dass das Ausmaß an Sekundärstruktur schon in der prä-mRNA (vor dem Spleißen) codiert sei.

Ein weiteres Regulationselement der mRNA wurde durch Vergleich der *in vivo*-Reaktivitätsprofile verschiedener mRNA von *Arabidopsis* ausgemacht (TANG et al. 2016). mRNAs mit einer höheren Reaktivität gegenüber DMS (wenig Sekundärstruktur) codieren demnach Proteine, die anschließend schnell eine stabile Tertiärstruktur (Faltung) bilden. Dagegen codieren mRNAs mit geringerer DMS-Reaktivität solche Proteine, die unstrukturierte Regionen enthalten und folglich eher langsam die gefaltete, funktionale Form annehmen. Auf diese Weise wird demnach durch die mRNA-Struktur die Geschwindigkeit der Proteinsynthese reguliert. So können Proteine, die aufgrund langsamer Bildung ihrer Tertiärstruktur zur Fehlfaltung neigen, noch während der Synthese am Ribosom in die richtige Form gebracht werden. Dies beugt der Anhäufung zelltoxischer Protein-Aggregate vor. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass RNA-Moleküle, die im Zusammenhang mit Stressreaktionen stehen, häufig kaum Sekundärstrukturen ausbilden, sondern eher als Einzelstränge vorliegen (DING et al. 2014). Die Autoren der Studie schließen daraus, dass die molekulare Flexibilität schnelle Reaktionen auf zellulären Stress, etwa durch Schwermetallionen oder Kälte, ermöglicht.

Die Analysen legen einen versteckten Code in der *in-vivo*-RNA offen, der die Translation beeinflusst.

tur (Faltung) bilden. Dagegen codieren mRNAs mit geringerer DMS-Reaktivität solche Proteine, die unstrukturierte Regionen enthalten und folglich eher langsam die gefaltete, funktionale Form annehmen. Auf diese Weise wird demnach durch die mRNA-Struktur die Geschwindigkeit der Proteinsynthese reguliert. So können Proteine, die aufgrund langsamer Bildung ihrer Tertiärstruktur zur Fehlfaltung neigen, noch während der Synthese am Ribosom in die richtige Form gebracht werden. Dies beugt der Anhäufung zelltoxischer Protein-Aggregate vor. Des Weiteren konnte gezeigt werden, dass RNA-Moleküle, die im Zusammenhang mit Stressreaktionen stehen, häufig kaum Sekundärstrukturen ausbilden, sondern eher als Einzelstränge vorliegen (DING et al. 2014). Die Autoren der Studie schließen daraus, dass die molekulare Flexibilität schnelle Reaktionen auf zellulären Stress, etwa durch Schwermetallionen oder Kälte, ermöglicht.

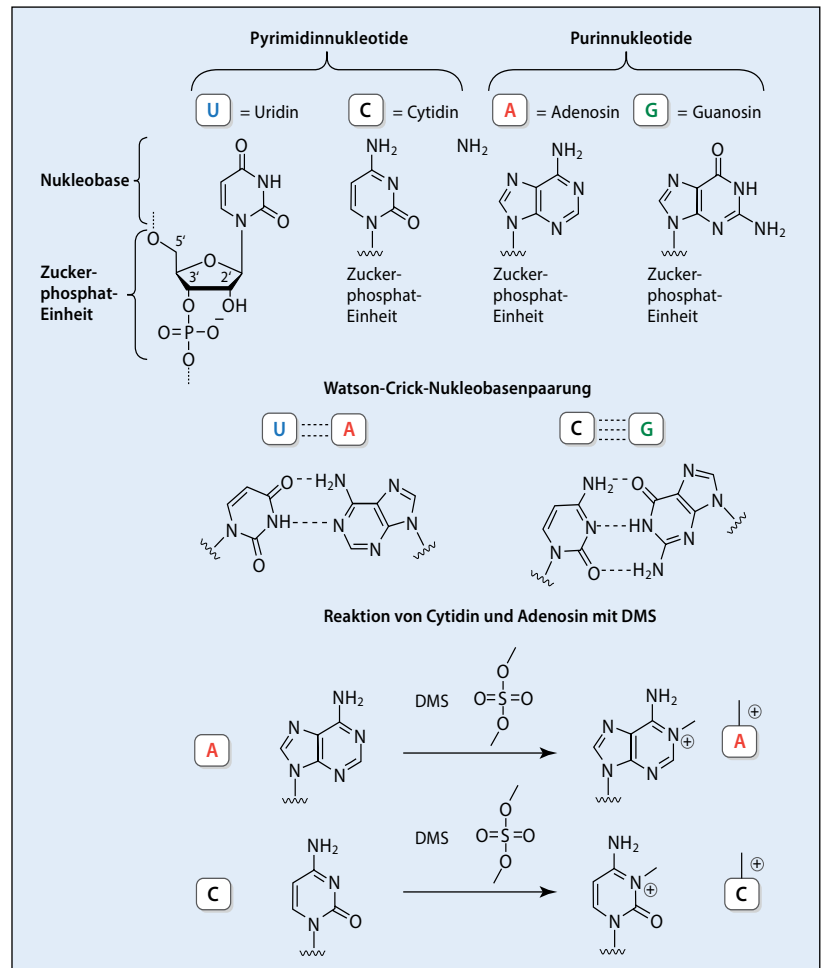
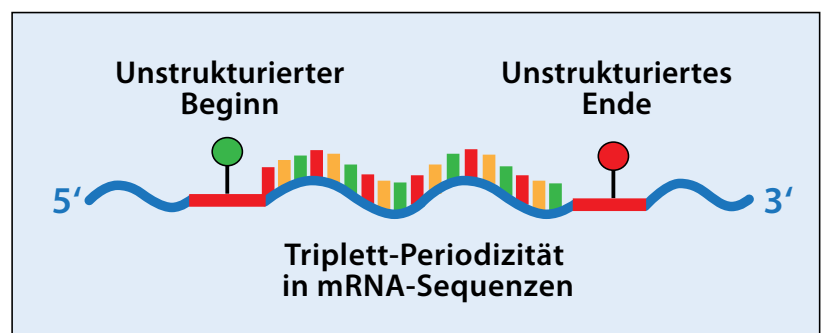


Abb. 2 Die vier Nukleotide der RNA und die Reaktion von A und C mit DMS.

Schließlich wurde durch die Umsetzung mit DMS eine besonders auffällige „Signatur“ in mRNAs ermittelt: In Protein-codierenden Bereichen existiert eine Periodizität von drei Nukleotiden, die in nicht translatisierten Regionen abwesend ist (Abb. 3) (DING et al. 2014). Bemerkenswerterweise korreliert dieses Signal mit der Translationseffizienz der jeweiligen mRNA. Codierende mRNA-Sequenzen mit einem robusten Triplet-Signal weisen eine hohe Translationseffizienz auf, während ein wenig ausgeprägtes Triplet-Signal oder dessen Abwesenheit mit einer geringen Translationseffizienz einhergehen. Die Autoren selbst kommentieren diesen Befund mit einem gewissen Erstaunen: „Unsere Analyse legt also einen versteckten Code in *in-vivo*-RNA offen, der die Assoziation mit dem Ribosom beeinflusst und folglich die Translation.“ Da dieses Phänomen auch in He-

Abb. 3 Triplet-Periodizität in mRNA-Sequenzen: Rote Balken stellen Nukleotide hoher Reaktivität mit DMS dar, gelbe mittlerer und grüne geringer. Die codierende Einheit (CDS) wird von unstrukturierten Abschnitten (blau) am Start- bzw. Stopp-Codon (rot) flankiert.



fen nachgewiesen werden konnte und auch bei Säugetieren vermutet wird, stellen die Autoren die Behauptung auf, dass dieses Signal als universelles regulatorisches Muster durch Evolution zustande gekommen sein müsse. Allerdings ist den Autoren zufolge völlig unklar, weshalb oder auf welche Weise die Evolution solche Muster hervorgebracht haben soll.

Fazit: mRNA weist Design-Indizien auf

Die beschriebenen Entdeckungen stellen ein bisher unbekanntes Regulationsprinzip genetischer Information dar: Auf der Ebene der RNA-Sekundärstruktur wird die Expression* bestimmter Gene verstärkt oder abgeschwächt. Wie weit dieses Prinzip in den Domänen des Lebens verbreitet ist, wird sicherlich Gegenstand der zukünftigen Forschung sein. Auch wird es von Interesse sein, zu erfahren, in welchem Ausmaß diese Regulation in Organismen wirksam ist. Es bleibt allerdings festzuhalten, dass mit jeder weiteren Regulationsebene evolutive Erklärungen für das Phänomen Leben umso weniger plausibel erscheinen. Die angeführten Beispiele für Steuerelemente in der mRNA, insbesondere dasjenige zur Regulation der Synthesegeschwindigkeit von Proteinen (verhindert Fehlfaltung), weisen dagegen auf eine planvolle Verursachung biologischer Funktionseinheiten hin und stellen daher ein Design-Indiz dar. Es sollte ferner nicht außer Acht gelassen werden, dass für die korrekte Faltung bzw. Wiederherstellung fehlgefalteter RNA-Moleküle eine Vielzahl an Chaperonen* unverzichtbar ist (RUSSELL 2008). Dies stellt ein weiteres Henne-Ei-Problem für die Evolutionstheorie dar, welches aufgrund der offenbar hohen Relevanz wohldefinierter RNA-Strukturen bedeutend verschärft wird.

Steuerelemente in der mRNA, insbesondere zur Regulation der Synthesegeschwindigkeit von Proteinen, weisen auf eine planvolle Verursachung biologischer Funktionseinheiten hin.

Schließlich noch eine Anmerkung zum Rätsel um die Triplet-Periodizität der DMS-Reaktivitäten von mRNA-Nukleotiden: Die Autoren der Studie bezeichnen diese Erschei-

nung zutreffend als „versteckten Code“, da zu dessen Offenlegung ein sehr aufwändiges Decodierungsverfahren genutzt werden musste. Die Beschreibungen der Muster deuten auf eine sehr regelmäßige räumliche Anordnung der Nukleotide in codierenden Bereichen der mRNA hin – vergleichbar mit einem Schlüsselbart oder einem Strichcode. Dieses Phänomen wirkt artifiziell (künstvoll gefertigt) und hat durchaus auch einen ästhetischen Aspekt, weshalb auch hier ein intelligenter Urheber naheliegender erscheint.

Anmerkung

¹ Die RNA wird schnell durch ubiquitär vorkommende RNasen abgebaut. Daher ist sie durch einen einfachen Aufschluss einer Zelle nicht leicht zu isolieren. Zudem ist die RNA schon bei leicht alkalischem pH-Wert 8 für Hydrolyse (Abbau) anfällig (OIVANEN et al. 1998).

Literatur

- BERGET SM, MOORE C & SHARP PA (1977) Spliced segments at the 5' terminus of adenovirus 2 late mRNA. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 74, 3171-3175.
- BEVILACQUA PC et al. (2016) Genome-wide analysis of RNA secondary structure. *Annu. Rev. Genet.* 50, 235-66.
- CECH TR, ZAUG AJ & GRABOWSKI PJ (1981) *In vitro* splicing of the ribosomal RNA precursor of tetrahymena: Involvement of a guanosine nucleotide in the excision of the intervening sequence. *Cell* 27, 487-496.
- DING Y et al. (2014) *In vivo* genome-wide profiling of RNA secondary structure reveals novel regulatory effects. *Nature* 505, 696-699.
- FIRE A et al. (1998) RNA as a target of double-stranded RNA-mediated genetic interference in *Caenorhabditis elegans*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 15502-15507.
- LEAMY KA, YENNAWAR NH & BEVILACQUA PC (2017) Cooperative RNA folding under cellular conditions arises from both tertiary structure stabilization and secondary structure destabilization. *Biochemistry* 56, 27, 3422-3433.
- MELLO CC et al. (1998) RNAi in *C. elegans*: Soaking in the genome sequence. *Science* 282, 430-431.
- OIVANEN M, KUUSELA S & LÖNNBERG H (1998) Kinetics and mechanisms for the cleavage and isomerization of the phosphodiester bonds of RNA by Brønsted acids and bases. *Chem. Rev.* 98, 961-990.
- ROUSKIN S et al. (2014) Genome-wide probing of RNA structure reveals active unfolding of mRNA structures in vivo. *Nature* 505, 701-705.
- RUSSELL R (2008) RNA misfolding and the action of chaperones. *Front. Biosci.* 13, 1-20.
- SENECOFF JF & MEAGHER RB (1992) *In vivo* analysis of plant RNA structure: soybean 18S ribosomal and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase small subunit RNAs. *Plant Mol. Biol.* 18, 219-234.
- TANG Y, ASSMANN SM & BEVILACQUA PC (2016) Protein Structure is related to RNA structural reactivity in vivo. *J. Mol. Biol.* 428, 758-766.

Streiflichter



„Brexit 1.0“ – Wie sich Britanniens von Europa trennte

Ist es britischer Humor – oder professionelles Marketing? Jedenfalls machte im Frühjahr die Kunde von „Brexit 1.0“ binnen Stunden eine Runde um den Globus.

Die Trennung Britanniens von Europa soll katastrophischer Natur gewesen sein, wahrscheinlich im Verlauf von Monaten. Das hatten GUPTA et al. (2007) bereits vorgeschlagen: Durch einen Ausbruch eines im Nordosten der heutigen Straße von Dover gelegenen Schmelzwasserstausees, der eine vermutete Landbrücke zwischen den heutigen Städten Dover und Calais zerstörte. Als direkte Indizien waren Phänomene am Boden des Ärmelkanals aufgezeigt worden, vergleichbar mit denen des Channeled

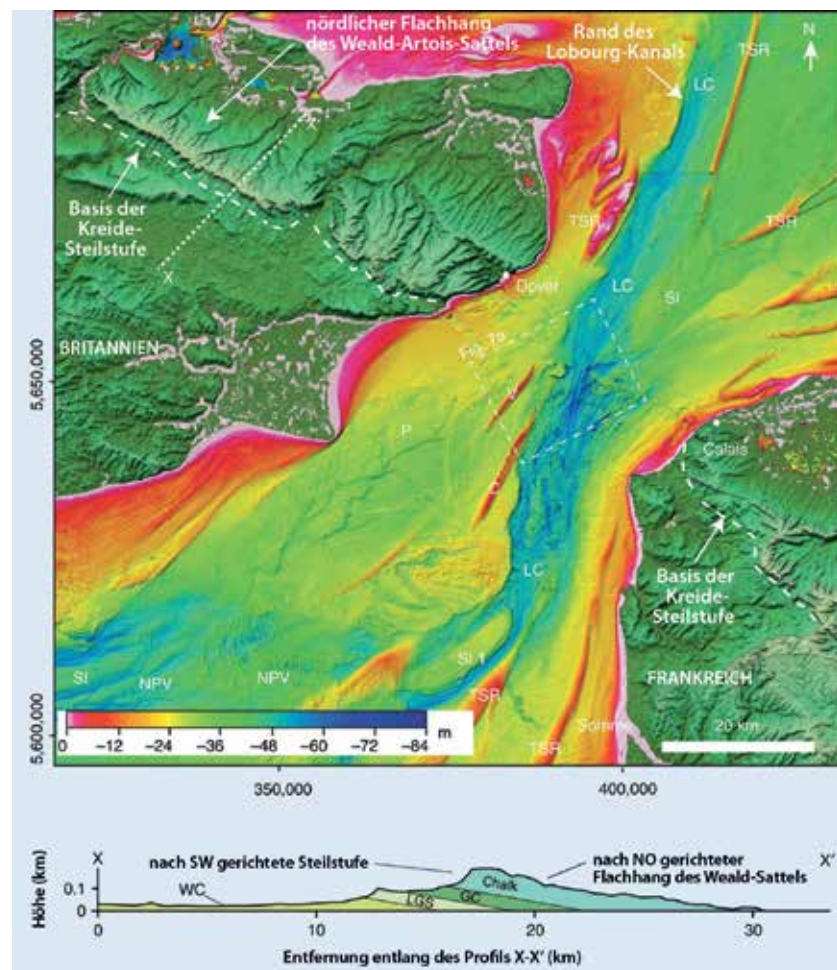
Scabland (USA), die nur durch extreme, hoch-energetische Flutereignisse (Megafluten) entstehen können (vgl. KOTULLA 2014).

Pünktlich zur Veröffentlichung des Artikels *Zweistufige Öffnung der Straße von Dover und die Entstehung der britischen Insel* (in Übersetzung) kommentierte der Leitautor

Abb. 1 Künstlerische Darstellung einer eiszeitlichen Landbrücke zwischen Britannien und Frankreich. (Bild/Credit: Imperial College London, freundl. Zurverfügungstellung)

Sanjeev GUPTA die neue Arbeit in einer Pressemitteilung seiner Universität (Imperial College London): „Der Bruch dieser Landbrücke zwischen Dover und Calais war unbestreitbar

Abb. 2 Karte und Profil. **Oben:** Bathymetrische Karte des NO-Teils des Ärmelkanals; koloriert und schattiert. C, V, TSR, diverse Sandrücken; LC, Lobourg Channel (Lobourg-Kanal); NPV, Northern Palaeovalley (nördliches Paläotal); P, platform (Plattform); SI, streamlined island (stromlinienförmige Insel); X-X', Profilinie. **Unten:** Geologisches Profil X-X' entlang der Nordflanke des sog. Wealdon-Sattels. Sedimentfolge des britischen Kreide-Systems: WC, Weald Clay; LGS, Lower Greensand; GC, Gault Clay; Chalk (Kreide-Formationen, undifferenziert). Es wird angenommen, dass die Steilstufe aus Kreidegesteinen den ehemaligen Rücken der Landbrücke über der heutigen Straße von Dover bildete (Fortsetzung in Frankreich!). Abbildungen aus GUPTA et al. (2017), ihre Fig. 4 (teilweise in Übersetzung). (CC BY 4.0)



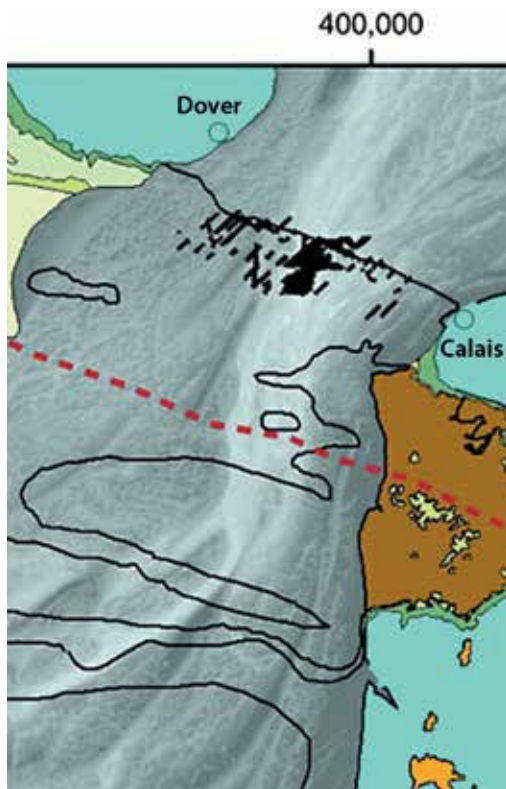


Abb. 3 Die mit Sediment gefüllten Hohlformen (schwarz; sog. „fosses“, Gruben) im Untergrund der Straße von Dover (grau); schematisch. Abbildung aus GUPTA et al. (2017), ihre Fig. 6 (Ausschnitt; Einfügungen verändert, ohne geologische Bezeichnungen). (CC BY 4.0)

eines der wichtigsten Ereignisse in der britischen Geschichte, die bis zum heutigen Tage verholten hat, die Identität unserer Inselnation zu formen. Als die Eiszeit endete und die Meeresspiegel stiegen und so der Talgrund endgültig geflutet wurde, verlor Britannien seine physische Verbindung zum Festland. Ohne diesen dramatischen [Damm-] Bruch wäre Britannien noch ein Teil von Europa. Das ist Brexit 1.0 – der Brexit, für den niemand gestimmt hat“ (SMITH 2017).

Erst kürzlich waren weitere Megaflut-Phänomene im Ärmelkanal von COLLIER et al. (2015) untersucht worden, insbesondere Strom-geformte, stromlinienförmige Inseln. In der neuen Arbeit nun präsentieren GUPTA et al. (2017) direkte Indizien für die Existenz der Landbrücke. Sie beschreiben Strukturen im Lobourg-Kanal in der Straße von Dover (Abb. 2), die auf neuen Sonardaten zur Seebodenvermessung (Bathymetrie) sowie hochauflösenden See-seismischen Profilen des Untergrundes basieren.

Die verfüllten Strukturen (sog. „fosses“, Gruben) sind dreidimen-

sional isolierte Hohlformen, nahezu kreisförmig bis elliptisch, im Kilometerbereich, mit Eintiefungen bis über 100 m. Sie treten nur in einem 7 km breiten WNW-OSO-orientierten Gürtel zwischen Dover und Calais auf, senkrecht zur Meeresstraße (Abb. 3). Sie werden als gigantische Strudelkessel (plunge pools) interpretiert. Demzufolge seien sie Überreste (Erosionsstrukturen) von Wasserfällen, die sich bildeten, als die Schmelzwasser über die Landbrücke (natürlicher Damm) übertraten (Abb. 1). Dabei stürzten die Wassermassen an zahlreichen Stellen entlang des 32 km langen Rückens 100 m in die Tiefe (SMITH 2017) und bildeten am Fuß tiefe Hohlformen (Strudelkessel).

Die Anordnung dieser Hohlformen lässt auf eine rückwärts-schreitende Erosion der Landbrücke schließen (etwa 7 km Richtung NO), bis diese schließlich kollabiert. Die „Fosse“-Strukturen sind mit Sediment gefüllt; diese Sedimentfüllungen werden vom Lobourg-Kanal angeschnitten, sind also teilweise wiederum erodiert worden. GUPTA et al. (2017) schließen aufgrund dieser zwei Erosionsereignisse auf eine zweiphasige Öffnung der Straße von Dover: Stufe 1) Überlauf – initiale Erosion; Stufe 2) Bruch (der Landbrücke) – finale Erosion.

Wie diese Ereignisse in die Quartärstratigraphie zu verankern sind, ist allerdings unklar; diskutiert werden z. B. die Elster- und Saale-Phase. GUPTA et al. (2017) schlagen deshalb vor, durch Kernbohrungen Proben aus dem „Fosse“-Gebiet zu gewinnen.

[COLLIER JS, OGGIONI F, GUPTA S, GARCÍA-MORENO D, TRENTESAUX A & DE BATIST M (2015) Streamlined islands and the English Channel megaflood hypothesis. *Global and Planetary Change* 135, 190-206 • GUPTA S, COLLIER JS, PALMER-FELGATE A & POTTER G (2007) Catastrophic flooding origin of shelf valley systems in the English Channel. *Nature* 448, 342-345 • GUPTA S, COLLIER JS, GARCÍA-MORENO D, OGGIONI F, TRENTESAUX A, VANNESTE K, DE BATIST M, CAMELBECK T, POTTER G, VAN VLIET-LANOE B & ARTHUR JCR (2017) Two-stage opening of the Dover Strait and the origin of island Britain. *Nat. Comm.*, doi:10.1038/ncomms15101 • KOTULLA M (2014) Megafluten. *Studium Integr.* J. 21, 4-11 • SMITH C (2017) Brexit 1.0: scientists find evidence of Britain's separation from Europe. Pressemitteilung des Imperial College London vom 4. April 2017.] M. Kotulla

■ Erythrozyten, Zecke und Parasiten in Dominikanischem Bernstein

Zecken (*Ixodida*), diese blutsaugenden Spinnentiere (Arachnida), wurden wiederholt in fossilem Harz aus unterschiedlichen Lagerstätten beschrieben. POINAR (2017) beschreibt eine spektakuläre Entdeckung einer vollgesaugten Zecke in Dominikanischem Bernstein. Das Besondere an dem Fund ist, dass die Zecke am Rücken aufgebrochen ist und von Roten Blutkörperchen (Erythrozyten) umgeben ist. Dominikanischer Bernstein wird in Sandsteinformationen gefunden, die geologisch ins Obere Eozän bis Untere Miozän gestellt werden (was einem radiometrischen Alter von ca. 40-20 Millionen Jahren entspricht). POINAR ordnet die Zecke – ein Jungtier (Nympe) – aufgrund ihrer Körpermerkmale der Gattung *Amblyomma* zu. Das ursprüngliche Stück fossilen Harzes wurde nachhaltig bearbeitet, um die Zecke und vor allem auch die Erythrozyten mikroskopisch möglichst gut darstellen zu können.

Die Erythrozyten sind aufgrund der – im Detail unbekannten – Fossilisierungsprozesse (Taphonomie) angefärbt, sodass sie lichtmikroskopisch dokumentiert werden können. Die Größe der Erythrozyten, die keinen Zellkern enthalten (Durchmesser: 7-8 µm; Dicke: 2 µm; bikonkav), legen ein Säugetier als Blutquelle und damit als Wirt der Zecke nahe. Die eigentliche Besonderheit aber ist, dass in den Erythrozyten verschiedene Stadien von Parasiten vorliegen, die POINAR den Piroplasmen (Piroplasmida) zuordnet. Diese parasitieren in Blutkörperchen und werden von Zecken übertragen, die damit als Vektoren fungieren. POINAR hat nach eingehender Dokumentation den Bernstein aufgebrochen, um Gewebereste aus der Zecke entnehmen und mikroskopisch untersuchen zu können. In Epithelzellen des Darms konnte er verschiedene Stadien des Parasiten nachweisen.

Der Wirt der Zecke und damit die Blutquelle kann aufgrund der Befunde nicht identifiziert werden. Die Größe der Erythrozyten spricht für Hunde (Canidae), Hasenartige

(Lagomorpha) oder Primaten. Der Fossilbericht von Hispaniola (Haiti und Dominikanische Republik) liefert allerdings keinen Hinweis auf Hunde oder Hasenartige. POINAR geht deshalb von Primaten aus, die auch entsprechend fossil überliefert sind. Er spekuliert konkreter über Neuwelt- oder Breitnasenaffen (Platyrrhini), die untereinander Fellpflege betreiben; dies könnte auch eine mögliche Erklärung für die zerstörte Zecke und die Blutreste sein.

Der Autor hat mit dieser Studie den frühesten fossilen Nachweis von Säugetier-Erythrozyten mit Blutparasiten erbracht, die Zecken als Vektor nutzen. Dieser Befund belegt damit auch, dass diese parasitäre Ökologie sehr früh im Fossilbefund auftritt und der heutigen gleicht.

[POINAR Jr. G. (2017) Fossilized mammalian erythrocytes associated with a tick reveal ancient piroplasms. J. Med. Entomol.; doi: 10.1093/jme/tjw247] H. Binder

■ Mosaikform der Gegenvögel passt erneut nicht ins Bild

In den letzten 30 Jahren wurden ungewöhnlich viele fossile Gattungen von Vögeln in den geologischen Schichten der Unterkreide entdeckt. Nach dem berühmten oberjuras-sischen Urvogel *Archaeopteryx* gehören diese Formen zu den stratigraphisch ältesten Gattungen. Die meisten von ihnen lassen sich zwei deutlich unterscheidbaren Gruppen zuordnen, den sogenannten Gegenvögeln (Enantiornithes) und den „Vogelschwänzen“ (Ornithurae). Letztere haben ihren Namen daher, dass sie wie heutige Vögel eine kurze Schwanzwirbelsäule mit einem Pygostyl besaßen (das sind mehrere verschmolzene Schwanzwirbel), an dem ein Fächerschwanz ansetzt. Dagegen besaßen *Archaeopteryx* und einige andere Gattungen von „Urvögeln“ eine lange Schwanzwirbelsäule und entsprechend einen Fiederschwanz.

Wie so oft zeigt sich auch bei den Vögeln der Unterkreide, dass mit der Zunahme von Funden mögliche Abstammungsverhältnisse nicht klarer werden, sondern immer

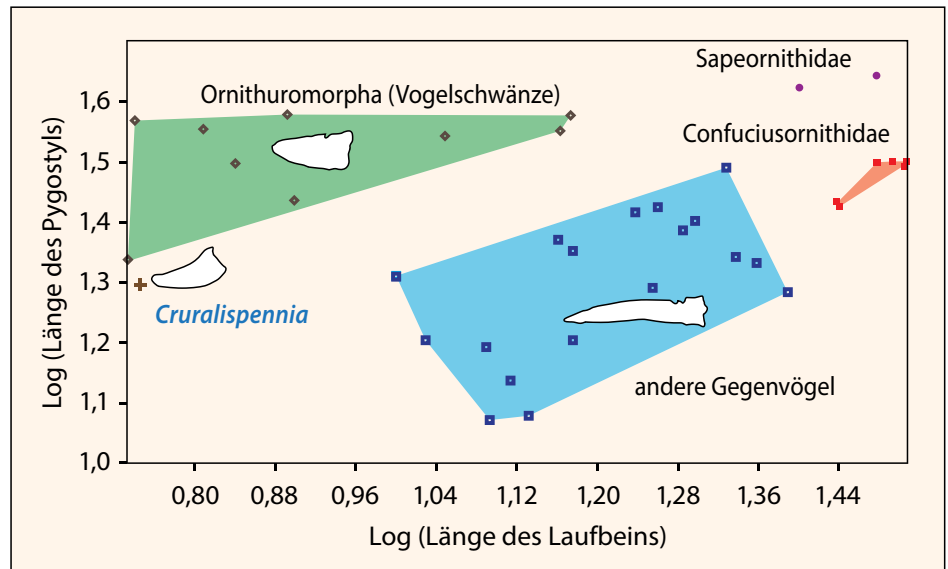


Abb. 1 Form von Pygostylen von Vögeln aus dem geologischen System der Kreide, dargestellt im Verhältnis von Pygostyl-Länge zur Länge des Laufbeins (Tarsometatarsus). *Cruiralispennia* gehört zwar zu den Gegenvögeln; die Form seines Pygostyls tendiert eher zu den Ornithuromorpha und unterscheidet sich deutlich von Pygostylen der Gegenvögel. (Nach WANG et al. 2017; CC SA 4.0)

schwieriger zu rekonstruieren sind. Die Anzahl der evolutionstheoretisch anzunehmenden Konvergenzen von wichtigen Merkmalen nimmt zu, sodass sich Merkmalswidersprüche häufen. Das heißt, es muss mehrfache Entstehung weitgehend baugleicher Merkmale angenommen werden – evolutionstheoretisch problematisch.

Der neue Fund. Ein jüngst beschriebener Fund aus der Huajiyang-Formation Nordwestchinas (Unterkreide, 131 Millionen radiometrische Jahre), der aufgrund zahlreicher anatomischer Merkmale zu den Gegenvögeln gestellt wurde (WANG et al. 2017, 6), trägt weiter zu diesen Merkmalswidersprüchen bei. Die Huajiyang-Formation ist die geologisch älteste Schicht, in der fossile Vögel geborgen wurden, nur übertroffen vom fränkischen Oberjura mit seinen *Archaeopteryx*-Fossilien. Der neue Fund wurde aufgrund seiner ungewöhnlich befiederten Beine *Cruiralispennia* genannt (crus = Schenkel, pennae = Federn). Außerdem handelt es sich trotz seines geologischen Alters um eine abgeleitete („höherentwickelte“) Form. Das heißt: Sie steht gemäß phylogenetischer Analysen nicht im Bereich der Basis der Gruppe, sondern tief eingeschachtelt weiter oben im Cladogramm (Ähnlichkeitsbaum). Nach Auffassung der Bearbeiter ist dies „unerwartet“ (WANG et al. 2017, 1), weil evolutionär an der Basis

einer Gruppe natürlich mit „primitiven“ Formen gerechnet wird. Die Autoren sprechen von einer „stratigraphisch-phylogenetischen Diskrepanz“ (WANG et al. 2017, 7).

Besonders überraschend ist der Besitz eines pflugförmigen Pygostyls, dessen Form für Ornithurae typisch ist (Gegenvögel haben sonst ein längliches Pygostyl; vgl. Abb. 1). WANG et al. nehmen an, dass es konvergent zu den Ornithurae entstanden ist, was die homoplastische Natur der frühen Vogelevolution aufzeige. (Homoplasi e ist ein Sammelbegriff für Konvergenzen, Parallelismus und Rückentwicklung)

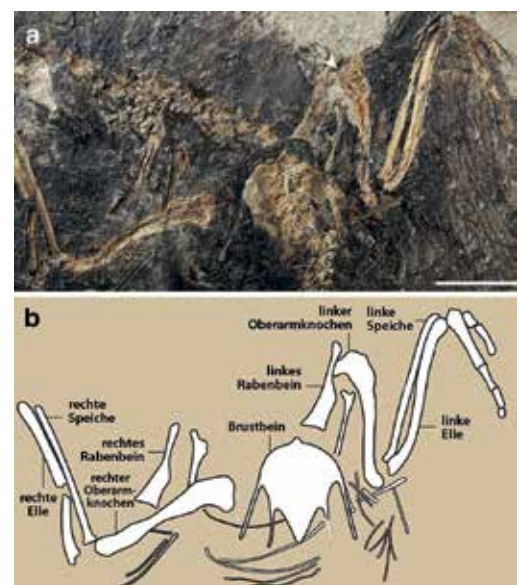


Abb. 2 Schulter und Vorderextremität von *Cruiralispennia multidonta*. a) Foto, b) Strichzeichnung. Balken: 10 mm. (Aus WANG et al. 2017, verändert; CC SA 4.0)

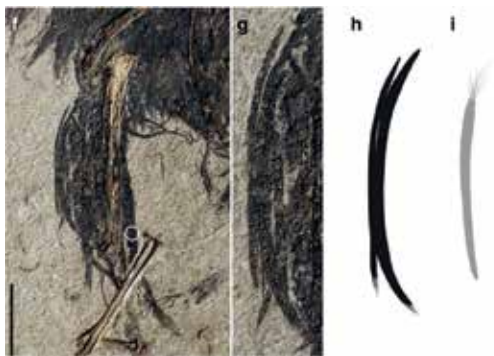


Abb. 3 Ungewöhnliche Form einiger Federn an den Schenkeln von *Cruralispennia*. Näheres im Text. Balken: 10 mm. (Aus WANG et al. 2017; CC SA 4.0)

gen.) Ebenfalls bisher nicht bekannt unter den Gegenvögeln der Unterkreide war die Ausbildung eines extrem schlanken Coracoids (Rabenbein) bei *Cruralispennia* (Abb. 2); bisher war diese Form des Coracoids nur bei Formen aus der Oberkreide bekannt. Übergangsformen zwischen Formen mit Fiederschwanz und den Pygostylia sind nicht bekannt (WANG et al. 2017, 8).

Ungewöhnlich sind auch die bereits erwähnten Federn an den Schenkeln, die im körpernahen Bereich drahtartig sind und distal fädige Spitzen besitzen. Diese Federform war bisher unbekannt und erweitert das ohnehin bereits reichhaltige Spektrum von Federformen bei frühen Vögeln, das die Vielfalt heutiger Federtypen noch übersteigt. WANG et al. bezeichnen sie als „PWFDTs“ – „proximally wire-like part with a short filamentous distal tip“. Ansonsten ist fast das ganze Skelett von verkohlten Federresten umgeben, neben haarartigen Körperfedern sind auch flächige asymmetrische Schwungfedern erhalten.

Auffällig ist schließlich der Besitz von 14 Zähnen auf dem Dentale, was den Artnamen *C. multidonta* motiviert hat. Fast alle Gegenvögel besitzen weniger Zähne. Interdentalplatten (dreieckige Zwischenzahnwände), wie sie bei *Archaeopteryx* und theropoden Dinosauriern und z. T. auch bei anderen Sauriern bekannt sind, wurden nicht nachgewiesen. Histologische Befunde an den Knochen deuten darauf hin, dass *Cruralispennia* schnell wuchs und vermutlich binnen eines Jahres ausgewachsen war; für die Gegenvögel ein weiteres ungewöhnliches, als abgeleitet interpretiertes Merkmal.

Der neue Fund trägt zum Bild eines plötzlichen fossilen Erscheinens einer erheblichen Formenvielfalt in der Unterkreide bei. Auch unter den Ornithurae (ebenfalls Unterkreide) findet sich eine abgeleitete Gattung – *Archaeornithura* – ausgerechnet unter den geologisch ältesten Formen (vgl. WANG et al. 2015).

[WANG M et al. (2015) The oldest record of ornithuromorpha from the early cretaceous of China. Nat. Comm. 6:6987, doi: 10.1038/ncomms7987 • WANG M, O'CONNOR JK, PAN Y & ZHOU Z (2017) A bizarre Early Cretaceous enantiornithine bird with unique crural feathers and an ornithuromorph plough-shaped pygostyle. Nat. Comm. 8:14141, doi: 10.1038/ncomms14141] R. Junker

■ *Tsidiyazhi* – „Kleiner Morgenvogel“ bestätigt „Big Bang“

Fossilien von Vögeln aus Familien, die auch heute existieren (Neornithes), sind erst aus dem Tertiär bekannt, treten ab dem Eozän aber „explosiv“ in großer Fülle und in die verschiedenen Vogelordnungen abgrenzbar auf (BRUSATTE et al. 2015). Daher wird auch von einem „Big-Bang-Modell“ der Vogelevolution gesprochen (FEDUCCIA 2003, CLARAMUNT & CRACRAFT 2015, 1). Nur sehr vereinzelt sind dagegen Vogelgattungen der Neornithes aus Sedimentgesteinen der Oberkreide fossil bekannt. Im Rahmen evolutionstheoretischer Modellierungen wurde auf der Basis molekularer Daten (Sequenzvergleiche bei heute lebenden Arten) dagegen meist ein sehr viel früherer evolutionärer Ursprung ermittelt, wobei verschiedene Studien sehr unterschiedliche Ergebnisse erbrachten. In einer jüngeren Studie, in der vergleichende Sequenzdaten und fossile Daten kombiniert wurden, bestimmten CLARAMUNT & CRACRAFT (2015) das Alter des hypothetischen gemeinsamen Vorfahren der Neornithes auf 95 Millionen radiometrische Jahre (MrJ); knapp 30 MrJ älter als die ältesten Fossilfunde dieser Gruppe. Aus den molekularen Daten schlossen sie außerdem, dass sich die Neornithes erst im Tertiär (ab 66 MrJ) nennenswert aufspalteten, dass diese Radiation aber weltweit sehr schnell

erfolgt sei. Auch molekulare Daten aus den Studien von JARVIS et al. (2014) und PRUM et al. (2015) stützen das Big-Bang-Modell. Das gleichsam „verspätete“ Aufspalten erkläre zum Teil das weitgehende Fehlen von Fossilfunden der Neornithes in Sedimentgesteinen der Kreide, so CLARAMUNT & CRACRAFT (2015, 8). Auch die Zartheit von Vogel skeletten wurde als Grund für den Fossilmangel angeführt.

Nun berichtet eine Forschergruppe von einem Fossil eines spatzenartigen, baumlebenden Vogels aus Schichten in New Mexico/USA, die bereits dem unteren Paläozän zugeordnet werden (62,5 MrJ, KSEPKA et al. 2017). Gefunden wurden Bruchstücke des Kiefers, der Wirbelsäule und des Pygostyls (unteres Ende der Wirbelsäule aus verschmolzenen Wirbeln), der Schulter sowie Teile von Arm-, Bein- und Fußknochen. Die *Tsidiyazhi abini* („kleiner Morgenvogel“) benannte Art wird zu einer ausgestorbenen Linie der Mausvögel (Coliidae) gestellt. Da diese Gruppe nach phylogenetischen Analysen (auf der Basis vergleichender Analysen heutiger Vogelordnungen) relativ „hochentwickelt“ ist, also ziemlich weit oben im mutmaßlichen Stammbaum der Neornithes steht, muss unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen angenommen werden, dass zahlreiche unterschiedliche Vogellinien zu diesem Zeitpunkt ebenfalls existierten. Da diese – auf der Basis der o. g. vergleichenden Studien – andererseits erst im Tertiär entstanden sein sollen, bleibt für deren Radiation im evolutionstheoretischen Langzeitrahmen nur sehr wenig Zeit, nämlich weniger als 4 Millionen Jahre, was das „Big-Bang-Modell“ klar stützt. Doch das bedeutet ein ernsthaftes Problem: Selbst im Rahmen des Langzeitkonzepts der Historischen Geologie scheinen wenige Millionen Jahre viel zu wenig zu sein, um ausgehend von einem gemeinsamen Vorfahren eine evolutive Entstehung so unterschiedlicher Vogelbaupläne zu ermöglichen wie Eulen, Raubvögel, Coraciimorphae (zu denen z. B. die Eißvögel, Wiedehopfe und Spechte gehören) und viele andere Gruppen. Diese Situation ist

übrigens den Verhältnissen bei den plazentalen Säugetieren sehr ähnlich (KSEPKA et al. 2017, 1).

Es kommt ein weiteres Problem hinzu: Der spezialisierte Fuß war semizygodaktyl, d. h. die erste Zehe stand nach hinten und die 4. konnte fakultativ ebenfalls nach hinten gestellt werden, und sehr ähnlich wie der Fuß von Eulen gebaut. Aufgrund der Merkmalsverteilungen bei den Vogelordnungen muss aber mit dreifach unabhängiger (konvergenter) Entstehung dieses spezialisierten Merkmals gerechnet werden; darüber hinaus muss sogar angenommen werden, dass die voll zygodaktylen Ordnungen der Papageien (Psittaciformes) und Spechtvögel (Piciformes) nicht näher mit dem semizygodaktylen Linien verwandt sind (KSEPKA et al. 2017, 5). Auch aus den Ergebnissen der Untersuchung von JARVIS et al. (2014) folgt, dass viele Konvergenzen angenommen werden müssen, und einmal mehr widersprechen sich morphologische und molekulare Sequenzdaten. Sowohl diese Befunde als auch die mutmaßlich rasante Radiation widersprechen evolutionstheoretischen Erwartungen klar.

Ein plötzliches In-Erscheinung-Treten verschiedenster Formen könnte besser als durch zeitraubende Evolution durch ein Hervortreten der bereits vorhandenen Grundtypen aus geologisch nicht überlieferten

Lebensräumen erklärt werden, was einem Schöpfungsansatz ebenso entgegenkommt wie eine ausgeprägt mosaikartige Verteilung mit zahlreichen Konvergenzen. Letzteres ist der Fall, weil im Rahmen eines Schöpfungsansatzes von einer freien Kombinierbarkeit von Merkmalen ausgegangen werden kann, anders als bei Annahme einer gemeinsamen Abstammung. Wie bei vielen anderen „Explosionen“ („big bang“) dieser Art stellt sich für den Schöpfungsansatz allerdings die Frage, in welchen Lebensräumen die bei der „Explosion“ hervortretenden Formen zuvor gelebt haben und warum sie in älteren bzw. in den älter datierten Schichten nach bisheriger Kenntnis fossil gar nicht überliefert sind.

[BRUSATTE SL, O'CONNOR JK & JARVIS ED (2015) The origin and diversification of birds. Curr. Biol. 25, R888-R898 • CLARAMUNT S & CRACRAFT J (2015) A new time tree reveals earth history's imprint on the evolution of modern birds. Sci. Adv. 2015;1:e1501005 • FEDUCCIA A (2003) 'Big bang' for tertiary birds? Trends Ecol. Evol. 18, 172-176 • JARVIS ED, MIRARAB S et al. (2014) Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds Science 346, 1320-1331 • KSEPKA DT, STIDHAM TA & WILLIAMSON TE (2017) Early Paleocene landbird supports rapid phylogenetic and morphological diversification of crown birds after the K-Pg mass extinction. Proc. Natl. Acad. Sci., doi:10.1073/pnas.1700188114 • PRUM RO, BERV JS et al. (2015) A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. Nature 526, 569-573] R. Junker

■ Neuordnung der Dinosaurier?

Die Dinosaurier werden traditionell schon seit 130 Jahren in zwei Hauptgruppen unterteilt: die Saurischia („Echsenbeckensaurier“) und Ornithischia („Vogelbeckensaurier“). Zu den Ornithischia gehören bekannte Gattungen wie *Triceratops* oder *Stegosaurus*. Bekannte Vertreter der Saurischia sind langhalsige Sauropoden wie *Brontosaurus* und räuberische Theropoden wie der berühmte *Tyrannosaurus*, aber auch viele kleinere Formen, aus denen die Vögel hervorgegangen sein sollen. Wie aus den beiden Bezeichnungen hervorgeht, wird dem Bau des Beckens eine besondere Bedeutung beigemessen. Die Ornithischier besaßen ein vierstrahliges Becken, das damit dem Becken von Vögeln oberflächlich ähnlich war (vgl. Abb. 1). Dennoch werden die Vögel stammesgeschichtlich von den Theropoda und damit einer Gruppe der Saurischia abgeleitet, deren Becken reptilienartig dreistrahlig ist (Abb. 1).

Nun wird aufgrund einer neuen umfangreichen anatomischen Analyse von 74 Dinosaurierarten, bei der 457 Merkmale verglichen wurden, diese bislang unangefochtene Zweiteilung der Dinosaurier in Frage gestellt (BARON et al. 2017; PADIAN 2017). Die Forscher untersuchten vornehmlich geologisch

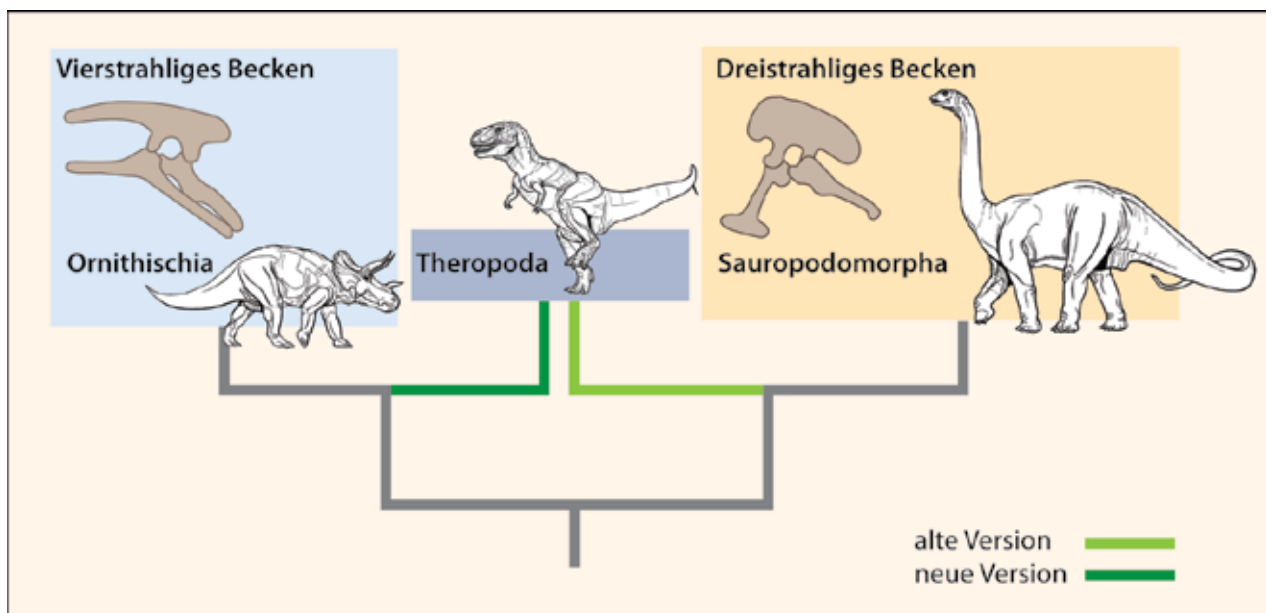


Abb. 1 Vereinfachte Modelle der Beckenanatomie der Saurischia (Echsenbeckensaurier) bzw. Sauropodomorpha und Ornithischia (Vogelbeckensaurier) und mögliche Neugruppierung der Theropoden. (Beckenmodelle: CC-BY-SA 4.0)

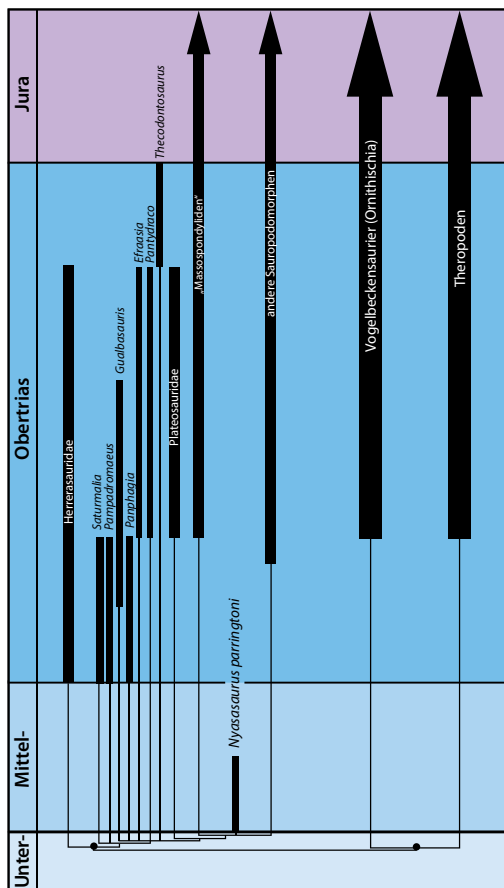


Abb. 2 Cladogramm mit Einbeziehung der nur fragmentarisch erhaltenen und umstrittenen Gattung *Nyasasaurus*. Näheres im Text. (Nach BARON et al. 2017, Online-Zusatzmaterial)

ältere Dinosaurier-Gattungen aus der Trias und dem Unterjura und fanden dabei 21 anatomische Merkmale, die die Theropoden nicht mit den Saurischia, sondern mit den Ornithischia verbinden, es handelt sich z. B. um Merkmale am Kiefer, an der Wirbelsäule, an den Beinen und an den Fußknochen (BARON et al. 2017, 502f.). Daher schlagen sie nun vor, die Theropoden mit den Ornithischia zur Gruppe der Ornithoscelida zusammenzufassen. Damit sind die Theropoden nicht mehr die Schwestergruppe der Sauropoden, sondern werden aus den Saurischia herausgenommen und als Schwestergruppe der Ornithischia angesehen (Abb. 1). Das bedeutet einen erheblichen Umbau des Dinosaurier-Stammbaums.

Konsequenzen. Für die Taxonomen, die die Ähnlichkeitsbeziehungen verschiedener Organismen und Organismengruppen erforschen, ist ein solches Ergebnis an sich keine Überraschung. Neue Erkenntnisse können etablierte Modelle nun einmal mehr oder weniger stark verändern. In diesem Fall liegt eine gewisse Brisanz allerdings darin, dass

populäre Evolutionsvorstellungen für die Abstammung der Vögel von Dinosauriern betroffen sind. So wird in wissenschaftlichen Meldungen der Tagesmedien angemerkt, dass der neue Stammbaum besser zur Evolution der Vögel passe, da diese aus den Theropoden abgeleitet werden und diese mit den „Vogelbecken-Dinosauriern“ nun in engere Verbindung gebracht werden. Doch diese Einschätzung ist irreführend. Denn auch wenn die Ornithischier mit der Theropoden-Linie verknüpft sind, ändert das nichts daran, dass die Theropoden kein „Vogelbecken“ besaßen und somit das vierstrahlige Vogelbecken nicht als Erbe der Ornithischier gewertet werden kann.

Die tiefgreifende Umgruppierung der Theropoden zeigt einmal mehr: Merkmale und Merkmalsverteilungen sind keine objektiven Anzeiger von Verwandtschaftsverhältnissen. Homologien und somit als abstammungsbedingt gedeutete Ähnlichkeiten können sich bei veränderter Datenlage als Konvergenzen entpuppen, also als unabhängig entstandene Ähnlichkeiten ohne gemeinsame Vorfahren – und umgekehrt. Die Deutungen können auch wieder zurückspringen, je nach aktueller Datenlage. Jedenfalls sind die Gemeinsamkeiten zwischen Theropoden und Sauropoden, aufgrund derer diese beiden Gruppen bisher zu den Saurischiern gestellt worden waren, nicht verschwunden, sondern müssen nun als Konvergenzen interpretiert werden. Die neue Umgruppierung hat außerdem zur Folge, dass sogenannte hypercarnivore Merkmale, die auf vornehmliche Spezialisierung auf Fleischnahrung hinweisen, bei den Herrerasauriern und den Theropoden konvergent entstanden sein müssen. Die Herrerasaurier sind im neuen System Schwestergruppe der Sauropodomorpha (BARON et al. 2017, 504).

Insgesamt stellen sich damit die Ähnlichkeitsbeziehungen immer mehr als Netzwerk dar, während bei einer Baumdarstellung mit vielen Merkmalswidersprüchen gerechnet werden muss. Das entspricht nicht evolutionstheoretischen Erwartungen.

Unter dem Zusatzmaterial publizierten BARON et al. ein Clado-

gramm mit Einbeziehung der nur fragmentarisch erhaltenen Gattung *Nyasasaurus*, deren systematische Stellung als Dinosaurier umstritten ist. Dieses Cladogramm (Abb. 2) ist in zweierlei Hinsicht auffällig: Erstens müssten sich die Dinosauriergruppen in sehr kurzer Zeit aufgespalten haben und zweitens müssten zahlreiche Geisterlinien angenommen werden, d.h. fossile Nachweise folgen für alle Dinosaurierlinien später, z. T. sehr viel später, als nach dem Cladogramm zu erwarten wäre.

[BARON MC, NORMAN DB & BARRETT PM (2017) A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543, 501-506 • PADIAN K (2017) Dividing the dinosaurs. *Nature* 543, 494-495.] R. Junker

■ Hydraulische Steuerung der Thunfischflossen durch lymphatisches System

Thunfische (*Thunnus*) sind sehr schnell schwimmende und z. T. sehr große Raubfische (1-4,5 m lang, mit einer Masse von 20-700 kg; griech. tuno: eilen, stürmen). Beim Schwimmen erfolgt der Vortrieb vor allem durch die Schwanzflosse, während der Rumpf praktisch nicht bewegt wird. In den echten Knochenfischen (Teleostei) – zu dieser Teilklasse der Knochenfische (Osteichthyes) gehören die Thunfische – weist das Lymphatische System Ähnlichkeiten zu dem von Säugetieren bekannten System auf. Das Lymphatische System ist an der Immunantwort und am Flüssigkeitsausgleich (Homeostase) innerhalb des Körpers beteiligt (in enger Kopplung an das Blutsystem).

Ein Team um die amerikanische Biologin Barbara BLOCK konnte in einer Studie nachweisen, dass das Lymphatische System beim Thunfisch auch für eine ganz andere als die übliche Funktion genutzt wird: die Regulierung der Bewegung der After- und 2. Rückenflosse (PAVLOV et al. 2017). Diese anspruchsvolle Zusatzfunktion ist erstaunlich. Die Untersuchungen wurden an Nordpazifischen Blauflossen-Thunfischen (*Thunnus orientalis*) und Gelbflossen-Thunfischen (*Thunnus albacares*) durchgeführt.

An der Basis der 2. Rückenflosse befindet sich ein nicht komprimierbares Lymphgefäß, das auch in der Flosse die Räume zwischen den Flossenstrahlen durchzieht. Das Lymphgefäß vor und hinter dem nicht komprimierbaren Bereich ist in Muskelgewebe eingebettet, durch das es komprimiert werden kann. Als Folge davon wird die Lymphe in den nicht komprimierbaren Teil unter und zwischen den Flossenstrahlen der 2. Rückenflosse gepresst und diese dadurch steil aufgestellt. Dasselbe System findet sich auch bei der Afterflosse. Der Anstellwinkel der 2. Rückenflosse und der Afterflosse verändert sich in den untersuchten Thunfischen synchron. Mit dem Aufstellen der Flossen kann der Thunfisch die Steuerung seiner Schwimmrichtung beeinflussen.

Anders als bei bisher bekannten Beispielen für Anwendungen der Hydraulik im Tierreich wird bei Thunfischen das Zusammenwirken von Muskeln und Lymphgefäßen zur Manipulation des Skeletts genutzt: Die Muskeln wirken als hydraulische Pumpen, die die Lymphflüssigkeit durch die Gefäße pumpen und den Druck und das System steuern und regulieren. Die Flossenstrahlen wandeln dann diesen Druck in mechanische Energie um.

Die erstaunlichen Zusammenhänge des hydraulisch genutzten lymphatischen Systems in Thunfischen sind auch im Zusammenhang mit der Entwicklung von Tauchrobotern, die in steigender Zahl zur Erforschung der noch vergleichsweise wenig bekannten submarinen Welt entwickelt werden, von Interesse, besonders was deren Steuerbarkeit betrifft. So schreibt Michael S. TRIANTAFYLLOU, Direktor des Center of Ocean Engineering, MIT, in einem Begleitbeitrag im Untertitel: „Wie Thunfische die Form ihrer Flossen regulieren, während sie scharfe Kurven schwimmen, das legt höchste Ingenieurskunst nahe.“ („How tuna control fin shape while making sharp turns suggests optimum engineering design.“)

In der Tat, beim Versuch, Details der Schöpfung ins Auge zu fassen und besser zu verstehen, gerät man immer wieder ins Staunen und ist von Neuem fasziniert.



Abb. 1 Blauflossen-Thunfisch (*Thunnus orientalis*) (© Monterey Bay Aquarium, Randy WILDER; mit freundlicher Genehmigung)

[PAVLOV V, ROSENAL B, HANSEN NF, BEERS JM, PARISH G, ROWBOTHAN I & BLOCK BA (2017) Hydraulic control of tuna fins: A role for the lymphatic system in vertebrate locomotion. *Science* 357, 310-314 · TRIANTAFYLLOU MS (2017) Tuna fin hydraulics inspire aquatic robotics. *Science* 357, 251-252.] H. Binder

■ Gene für Wespentoxine – Evolution doch ganz anders?

In Lehrbüchern für Genetik wird die Frage nach der Entstehung von neuen Genen vor allem mit Genduplikation mit anschließender Herausbildung einer neuen Funktion in einer der beiden Gene beantwortet. Daneben sind auch weitere Wege bekannt, auf denen neue Gene entstehen können, z. B. Funktionalisierung von nicht codierender DNA. Ein amerikanisches Wissenschaftlerteam um John WERREN hat die rasche Veränderung der Gene für die Toxine in parasitären Wespen untersucht, um neue Erkenntnisse darüber zu gewinnen, wie neue Genfunktionen entstehen (MARTINSON et al. 2017). Parasitäre Wespen legen mittels eines Legestachels ihre Eier in andere Lebewesen, wo sie sich typischerweise unter massiver Beeinträchtigung des Wirtes entwickeln – letzterer überlebt den Schlupf der Wespenlarven nur selten. Bei der Überwältigung des potenziellen Wirtes setzen die

fortpflanzungsfähigen Wespen verschiedene, jeweils passende Gifte ein. MARTINSON et al. fanden in den Giftdrüsen als Hauptursache für veränderte Giftzusammensetzungen die sog. cis-Regulation der Expression von bekannten Genen. Die Autoren fanden Hinweise darauf, dass viele Gene verschiedene Funktionen erfüllen können. Sie vermuten, dass Koooption, damit ist die Nutzung eines vorhandenen Gens für eine neue Funktion gemeint, ein Prozess ist, der bisher unterschätzt wurde, vor allem in Zusammenhängen, in denen schnelle Veränderungen vorkommen, wie das bei den Giftzusammensetzungen der parasitären Wespen der Fall ist. Dieser Befund belegt die Flexibilität von Organismen, da sie eine Gruppe von Genen höchst variabel einsetzen können. Die Ursache dieser Flexibilität konnte bisher nicht erhellt werden, sie wird in Publikationen typischerweise evolutionären Prozessen zugeschrieben, aber sie könnte auch voreingestellt, auf irgendeine Art programmiert sein. Das könnte auch für andere Mechanismen der Genentstehung wie der oben erwähnten Funktionalisierung gelten.

[MARTINSON EO, MRINALINI, KELKAR YD, CHANG C-H & WERREN JH (2017) The evolution of venom by Co-option of single-copy genes. *Curr. Biol.* 27, 2007-2013.] H. Binder

■ Vom Schneckenschleim zum Klebstoff für Chirurgen

Wissenschaftler der Harvard Universität, Cambridge, USA, haben einen Klebstoff entwickelt, der an feuchten, flexiblen Oberflächen hält und sehr dehnfähig ist. Bisher bekannte Klebstoffe wirken als Zellgift (d. h. sie sind cytotoxisch), haften nur sehr schwach auf biologischem Gewebe und können unter nassen Bedingungen nicht angewendet werden. Bei der Entwicklung des neuen Klebstoffs, der aus zwei Schichten besteht, haben sich Li et al. (2017) nach eigenen Worten inspirieren lassen von dem Schleim, den die Hellbraune Wegschnecke (*Arion subfuscus*, Abb. 1) zu ihrer Fortbewegung und Abwehr absondert. Dessen Aufbau und Belastbarkeit hatten WILKS et al. (2015) dokumentiert. Dabei konnten sie zeigen, dass die hohe Belastbarkeit auf einer doppelten Netzwerkstruktur beruht: Zwei verschiedene molekulare Netzwerke durchdringen sich gegenseitig und dieses System ist um ein Vielfaches mehr belastbar als es jedes der beiden Netzwerke für sich wäre. Die beiden Schleimkomponenten im Schleim von *A. subfuscus* enthalten zum einen negativ geladene Glycoproteine, die in der Gelelektrophorese unterschiedliche Größe zeigen, zum anderen Heparin-ähnliche Polysaccharide. Bereits länger ist bekannt,

dass Schnecken (und auch noch weitere Weichtiere wie z. B. Muscheln) durch Abgabe bestimmter Proteine in ihren Schleim diesem eine auffällig große Haftkraft verleihen können (PAWLICKI et al. 2004).

Der von Li et al. (2017) nach diesem Vorbild entwickelte Klebstoff weist eine Schicht auf, die aufgrund von elektrostatischen Wechselwirkungen, kovalenten Bindungen und physikalischer Durchdringung auf dem Untergrund haftet, und zwar auch unter nassen Bedingungen. Die zweite Schicht sorgt durch die Verteilung der Energie im Netzwerk für eine hohe Belastbarkeit und verhindert das Reißen des Klebstoffmaterials. Die Autoren konnten den Klebstoff an einem schlagenden Schweineherzen, an dem Blut austrat, anwenden und die Blutung durch Kleben bei aufrechterhaltenem Blutdruck stillen. Auch an Rattenleber konnten sie tiefe, blutende Wunden kleben und so die Wirksamkeit des neuen Klebstoffs an weiteren Gewebetypen demonstrieren.

So könnte durch weitere Entwicklungen aus einem zunächst wenig auffälligen Naturstoff von Tieren, die bei Gartenbesitzern in keinem guten Ruf stehen, ein sehr wirksames Hilfsmittel für die Humanmedizin entstehen. Vielleicht steht damit Chirurgen schon in absehbarer Zeit ein Klebstoff zum Verschluss von Wunden an inneren Organen zur Verfügung, der unter nassen Bedin-

gungen und hochbelastbar Gewebe verbinden kann.

[LI J, CELIZ AD et al. (2017) Tough adhesives for diverse wet surfaces. *Science* 357, 378-381 • PAWLICKI JM, PEASE LB et al. (2004) The effect of molluscan glue proteins on gel mechanics. *J. Exp. Biol.* 207, 1127-1135 • WILKS AM, RABICE SR et al. (2015) Double-network gels and the toughness of terrestrial slug glue. *J. Exp. Biol.* 218, 3128-3137] H. Binder

■ Ultraschnelle Bewegung beim Clown-Fangschreckenkrebs

Clown-Fangschreckenkrebs (*Odonotactylus scyllarus*, Abb. 1) sind farbenprächtige Krebstiere (Crustacea). Sie nutzen zwei ihrer Extremitäten als keulenförmige Fangbeine, um die Gehäuse von Schnecken mit einem blitzartigen und kraftvollen Schlag zu zertrümmern, um an die Tiere als Nahrung zu gelangen. Dieser Schlag dauert nur etwa ein Fünfzigstel der Dauer eines Lidschlages. Die Beschleunigung der Fangbeine ist mit rund 100 000 Metern pro Quadratsekunde mit der Beschleunigung eines Projektils im Gewehrlauf zu vergleichen. Die Geschwindigkeit beträgt dabei bis zu 31 Meter pro Sekunde (ca. 110 Kilometer pro Stunde). Dabei sind die beiden Keulen kleiner als der kleine Finger eines Kindes – trotzdem brechen sie damit Schneckengehäuse auf, für die der Mensch einen kräftigen Hammerschlag benötigt. Immerhin gehören Schneckengehäuse zu den bruchsichersten Materialien, die bei Lebewesen bekannt sind. Diese Fähigkeit wird durch ein ausgeklügeltes und perfekt aufeinander abgestimmtes System ermöglicht.

Ultraschnelle Bewegungen wie der Schmetterschlag eines Fangschreckenkrebses funktionieren mit Hilfe eines Feder-Klinken-Prinzips, ähnlich dem Schießen mit Pfeil und Bogen. Ein federähnlicher Mechanismus speichert potenzielle Energie, die durch eine Entriegelung explosionsartig freigesetzt wird. Bei den Fangschreckenkrebsen funktioniert dieser Mechanismus folgendermaßen: Die Krebse besitzen wie Menschen Muskeln, die Gelenke strecken, sogenannte Extensoren, und Muskeln, die Gelenke beugen,



Abb. 1 Der Schleim der Hellbraunen Wegschnecke (*Arion subfuscus*) hat es in sich. (Foto: H. KRISP, Creative Commons Attribution 3.0 Unported licence)



Abb.1 Der Fangschreckenkrebs *Odontodactylus scyllarus*: ein „Schmetterer“. Die Endgelenke der Fangbeine sind zu Keulen verdickt. (Silke BARON, CC BY 2.0)

sogenannte Flexoren. Die Extensoren im Fangbein bewegen dessen keulenförmigen Teil nach außen, während die Flexoren ihn wieder an den Körper heranziehen. Beim Ausführen des Schlages werden Flexoren und Extensoren gleichzeitig kontrahiert (d.h. die Muskeln werden zusammengezogen). Dabei drückt der große Extensor eine biegsame und elastische sattelähnliche Struktur des Exoskeletts zusammen (Abb. 2). Der kleinere Flexor zieht währenddessen eine Verdickung seiner Sehne über einen kleineren Höcker innerhalb des Fangbeines, sodass die Sehne hinter diesem einhaken kann. Da der Flexor damit eingerastet ist, kann er die großen, entgegengerichteten Extensorenkräfte kompensieren, um bei einer Entspannung des Flexors die gespeicherte elastische Energie schlagartig freizulassen – dabei wird das keulenförmige Ende des Fangschreckenkrebses sehr kraftvoll nach vorn geschleudert.

Die Zertrümmerung des Gehäuses beruht aber noch auf einem anderen Effekt: Bei der Zertrümmerung bildet sich kurzzeitig eine

große Blase zwischen der keulenähnlichen Verdickung des Fangbeines des Fangschreckenkrebses und dem Ziel (Schneckengehäuse). Dieses Phänomen nennt man „Kavitation“: Sehr schnelle Bewegungen im Wasser können einen Unterdruck erzeugen, der Dampfblasen hervorbringt, die wiederum sofort kollabieren und dabei viel Energie freisetzen – in Form von Wärme, Licht und Schall. Dies ist auch bei rotierenden Schiffsschrauben und Turbinen zu beobachten. Die Kavitation führt dazu, dass Fangschreckenkrebs mit einem Hieb quasi zweimal zuschla-

gen: das erste Mal, wenn das Fangbein auf das Gehäuse prallt, und das zweite Mal, wenn die Druckwelle der implodierenden Kavitationsblase eintrifft.

Um sich bei dem gewaltigen Aufprall nicht selbst Schaden zuzufügen, ist die Keule der Fangschreckenkrebs, mit dem sie diesen Schlag ausführen, aus perfekt abgestimmten Materialien aufgebaut: Die äußere Schicht der Keule vorwiegend aus Phosphorverbindungen wie Kalziumphosphat und Kalziumkarbonat macht sie sehr hart und sie ist stark mineralisiert. Im Inneren der

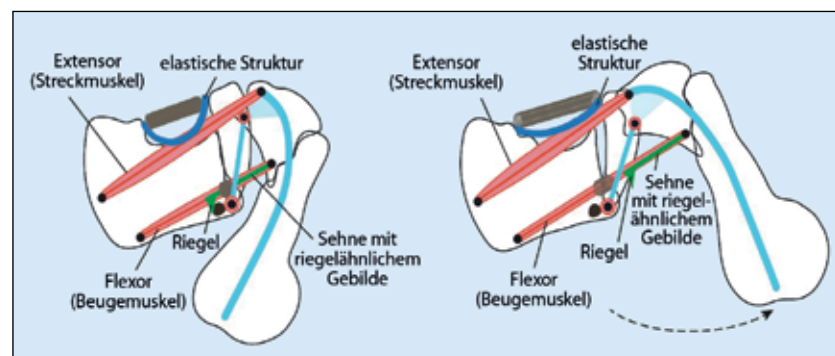


Abb.2 Fangbein des Fangschreckenkrebses. Aus PATEK (2016), mit freundlicher Genehmigung von American Scientist.

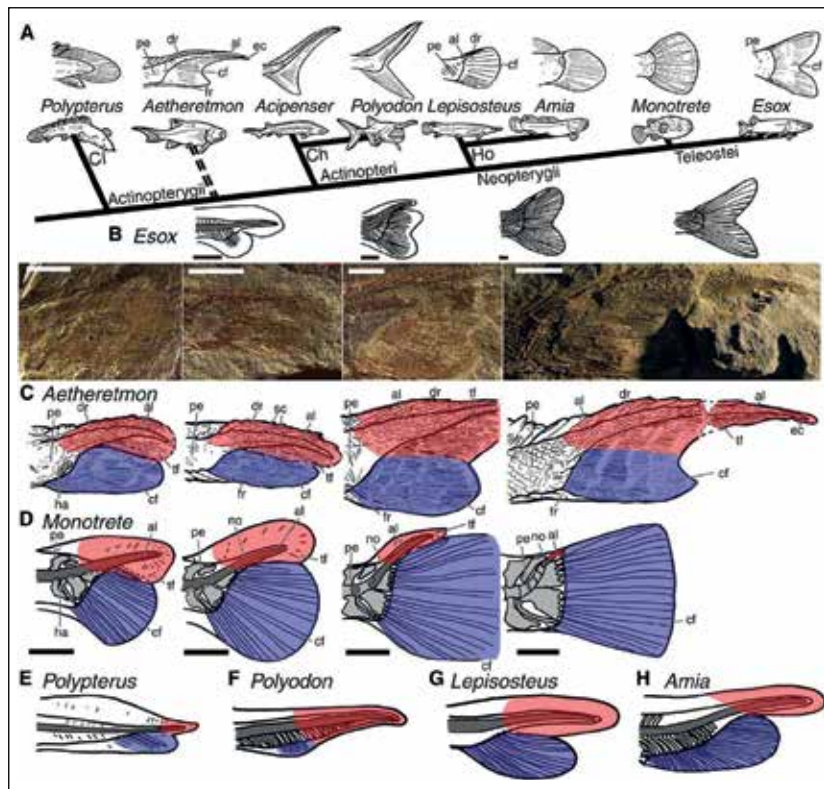


Abb. 1 Phylogenie und kaudale Ontogenese bei den Strahlenflossern. Der Vergleich ontogenetischer Stadien der Schwanzentwicklung bei heute lebenden Strahlenflossern mit fossil erhaltenen Stadien ihrer hypothetischen Vorfahren ist nahezu identisch. Die heute beobachtbare Ontogenese der Schwanzregion kann deshalb keine Rekapitulation der Phylogenese sein. Die embryonalen Anlagen und die endgültigen Schwanzflossen sind blau, während die ontogenetischen Anlagen und die endgültigen Strukturen des Schwanzes fossiler Formen als Verlängerung der Wirbelsäule und die dazugehörigen Flossen-/Dermalstrukturen rot dargestellt sind.
A Hypothetische phylogenetische Abfolge der Strahlenflosser (Actinopterygii) unter Berücksichtigung der Baupläne der Schwanzregionen der jeweiligen ausgewachsenen Gattungen (Details einzelner Formen siehe auch E-H)
B Ontogenetische Stadien der Entwicklung der Schwanzregion beim heute lebenden Hecht (Maßstabsbalken = 1 mm), die man als Rekapitulation interpretieren könnte.
C Fossil erhaltene, embryonale und ausgewachsene Entwicklungsstadien der Schwanzregion von *Aetheretmon*
D Die kaudale Ontogenese des Kugelfisches *Monotrete* (Schwarze Skalenleisten = 0,5 mm). (Aus SALLAN 2016, mit freundlicher Genehmigung)

Keule herrscht eine starke Schichtung vor, was die Eigenschaft und den Vorteil aufweist, dass die Energie des Aufpralls effektiv zerstreut wird und Mikrorisse im Inneren statt an der Oberfläche entstehen.

Mit dieser Technik ist der Clown-Fangschreckenkrebs fähig, eine der schnellsten Bewegungen auf unserem Planeten auszuführen – diese Fähigkeit ist ohne die verschiedenen perfekt aufeinander abgestimmten anspruchsvollen Komponenten undenkbar. Durch die Erkenntnisse, die an den Fangbeinen gewonnen wurden, profitieren nicht allein Physik, Ingenieurwesen und Ökologie – sie bieten auch einen klaren Hinweis für eine durchdachte Schöpfung.

[PATEK S (2016) Die schnellsten Bewegungen von Lebewesen. Spektr. Wiss. 2/2016, S. 20-27] M. Kurz

■ Fossilien widersprechen dem Biogenetischen Grundgesetz

Die von Ernst HAECKEL 1866 als Naturgesetz beschriebene Behauptung, dass Organismen während ihrer frühen Individualentwicklung (Embryogenese, Fetogenese) einen Formwandel durchlaufen, welcher ihre Stammesgeschichte widerspiegelt, galt bereits zu Beginn des 20. Jahrhunderts als wissenschaftlich widerlegt (ULLRICH 1998). Vor allem vergleichend-anatomische und erste experimentelle Untersuchungen konnten zeigen, dass die deskriptiven und die kausalen Aussagen des Biogenetischen Grundgesetzes falsch sind, d. h. sowohl die bloßen Beschreibungen der embryonalen Prozesse als auch die behaupteten

Ursachen dafür haben sich als nicht haltbar erwiesen. Unbeeindruckt von immer wieder aufflammender Kritik (z.B. RICHARDSON et al. 1997) überlebte der Gedanke, in Embryonen doch das Bild ihrer stammesgeschichtlichen Vorfahren zu sehen, auch das 20. Jahrhundert. Eine interessante Studie von L. SALLAN (2016) an fossil erhaltenen Fischembryonen des Knochenfisches *Aetheretmon*, der zuletzt in 350 Millionen Jahre alt datierten Sedimenten gefunden wurde, zeigt eindrucksvoll, dass deren frühe Entwicklungsstadien speziell in der Schwanzregion bis in den mikroskopischen Bereich hinein keine Unterschiede zu denen moderner Knochenfische aufweisen (Abb. 1). Hätte HAECKEL recht, müssten diese urtümlichen Fische in ihrer frühen Entwicklung primitivere Stadien aufweisen, die ihrer hypothetischen Stammesgeschichte entsprechen, so die Autorin. Doch deren Entwicklung ist genauso modern wie die der heutigen Knochenfische.

Die Berufung auf HAECKELS Biogenetisches Grundgesetz (auch in seiner abgeschwächten Form als Grundregel) dokumentiert ein immer wieder zu beobachtendes Phänomen bei der Interpretation naturhistorischer Fakten: Eingängige Hypothesen überleben auch vielfache Schwächung oder gar ihre Widerlegung. Ob der durch SALLAN erneut erfolgte Nachweis der Falschheit der Behauptungen HAECKELS tatsächlich dazu führen wird, dass diese als Erklärungsansatz aus wissenschaftlichen Artikeln, populären Medien, Schul- und Lehrbüchern verschwinden, ist allerdings fraglich.

[RICHARDSON MK et al. (1997) There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates. *Anat. Embryol.* 196, 91-10 • SALLAN L (2016) Fish 'tails' result from outgrowth and reduction of two separate ancestral tails. *Curr. Biol.* 26, 1224-1225 • ULLRICH H (1998) Die Wiederentdeckung eines Irrtums. Individualität und Variabilität von Wirbeltierembryonen im Konflikt mit phylogenetischen Konzeptionen. *Stud. Integr. J.* 5, 3-6.] H. Ullrich

■ Antibakterielle Marsoberfläche

Der Mars ist noch lebensfeindlicher als bislang gedacht: Denn Perchlorate an der Marsoberfläche verstärken die



Abb. 1 Der NASA-Marsrover *Curiosity* bei der Arbeit auf der Marsoberfläche, „Bagnold-Dünenfeld“. Die Szene ist aus 57 Bildern zusammengesetzt, ohne Arm des Rovers. (Foto/Credit: NASA/JPL-Caltech/MSSS; 19. Januar 2016)

bakterizide Wirkung des UV-Lichtes. Dies schließen WADSWORTH & COCKELL (2017) aus Laborversuchen, bei denen sie Bakterien den nachgestellten Bedingungen der Marsoberfläche aussetzten.

Die Studie bezieht sich auf ältere Analyse-Daten, Bodenproben des *Phoenix Mars Lander* (2008) sowie Spektralanalysen des *Mars Reconnaissance Orbiter* (2015). Die Konzentration der Perchlorat-Anionen (ClO_4^-) in den Bodenproben betrug zwischen 0,4–0,6 Gew.-%.

Die zahlreichen Versuchsreihen waren ausnahmslos mit Zellen des Bakteriums *Bacillus subtilis* durchgeführt worden. Zuerst wurden die Mikroben in einer mit Magnesiumperchlorat angereicherten Lösung (0,6 Gew.-%) UV-bestrahlt. Während nach 30 Sekunden die Vitalität vollständig verloren ging, war die Kontrollgruppe ohne Magnesiumperchlorat (erst) nach 60 Sekunden vollständig sterilisiert. Dann wurde die „felsige“, silikatische Umgebung der Marsoberfläche nachgestellt. Im Vergleich zur Lösung erfolgte die Sterilisation etwas langsamer, der verstärkende Perchlorat-Effekt war ebenfalls zu beobachten. Beim Austesten weiterer Mars-relevanter Umweltparameter wie z. B. anaerobe Konditionen und polychromati-

sche Bestrahlung trat bei niedriger Temperatur (4 °C) ein verzögernder Effekt ein, aber letztlich wirkten die bestrahlten Perchlorate bakterizid. Eine Verringerung der Perchlorat-Konzentration um eine Größenordnung hatte keinen Einfluss auf die Wirkung, eine Erhöhung dagegen verringerte die Zeitdauer bis zum Komplettverlust der Vitalität. Schließlich wurde der Einfluss weiterer Bestandteile des Marsbodens wie Sulfate und Eisenoxide getestet.

Zusammenfassend stellen WADSWORTH & COCKELL (2017) fest, dass die heutige Oberfläche des Mars in hohem Maße Zellen-schädigend sei. Grund dafür sei ein toxischer Cocktail aus Oxidanzien, Eisenoxiden, Perchloraten und UV-Strahlung. Demnach ist die Marsoberfläche für Mikroben nicht nur lebensfeindlich, sondern tödlich.

Einige Wissenschaftler vertreten die Ansicht, dass mit dem damaligen Viking-Release-Experiment (1976), einem „Stoffwechsel-Experiment“, stoffwechselbedingte (mikrobielle) Aktivität – stellvertretend für mikrobielles Leben – in einer Bodenprobe (möglicherweise) nachgewiesen wurde (vgl. LEVIN & STRAAT 2016). Die Ergebnisse dieser Studie lassen diese Schlussfolgerung allerdings nicht zu.

Zur Frage eines (mikrobiellen) Lebens auf dem Mars gilt festzuhalten: Auf dem Mars ist bisher kein (mikrobielles) Leben gefunden bzw. direkt oder indirekt nachgewiesen worden – weder rezent (gegenwärtig lebend) noch fossil. Deshalb haben auch aktuelle Mars-Missionen einen anderen Fokus. Die Mission *Mars Science Laboratory* (MSL) mit dem Rover *Curiosity* (engl.: Neugier, Abb. 1) nämlich hat das Ziel, bewerten zu können, ob der Mars jemals eine Umgebung hatte, die mikrobielles Leben hätte unterstützen können. Mit NASA-Worten: eine Bewohnbarkeit („habitability“) festzustellen. Dies wird seitens der NASA bejaht (12. März 2013): Der Rover habe solche Konditionen gefunden. Eine Gesteinsprobe, ein feinkörniger Tonstein, aus der Yellowknife Bay im Gale-Krater wird als solche interpretiert. Dies aber ist weder ein Nachweis noch ein Indiz für einstmaliges (mikrobielles) Leben auf dem Mars.

[LEVIN GV & STRAAT PA (2016) The case of extant life on Mars and its possible detection by the Viking Labeled Release Experiment. *Astrobiology* 16, 798-810 • WADSWORTH J & COCKELL CS (2017) Perchlorates on Mars enhance the bacteriocidal effects on UV light. *Sci. Rep.* 7, doi:10.1038/s41598-017-04910-3 • Links: NASA: https://www.nasa.gov/mission_pages/msl/index.html] M. Kotulla

