

## Frühe Homininen

## Sammelband über neueste Ergebnisse aus der Urmenschenforschung

Michael Brandt
Frühe Homininen.
Eine Bestandsaufnahme anhand
fossiler und archäologischer Zeugnisse.
Studium Integrale Special.
DIN A 4, Paperback, farbig, 204 Seiten,
117 Abbildungen, 10 Tabellen,
ISBN 3-978-7751-5848-0
24,95 EUR [D]/25,70 EUR [A]/37,50 CHF.

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

Frühe Homininen sind ein Brennpunkt evolutionsbiologischer Forschung. Dabei geht es um die zentrale Frage, ob der hypothetische Übergang von affenartigen Formen zum Menschen plausibel gemacht werden kann. In diesem Band werden zu verschiedenen Aspekten der frühen Homininen aktuelle Forschungsergebnisse vorgestellt und diskutiert.

Anhand neuester Fossil- und Werkzeugfunde wird in zehn Einzelbeiträgen gezeigt, dass nach aktueller Kenntnis eine deutliche Grenze zwischen eindeutig menschlichen und nichtmenschlichen Homininen begründet vertreten werden kann.

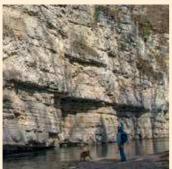
Der Autor beschäftigt sich seit etwa 30 Jahren mit der menschlichen Urgeschichte und mit Evolutionskritik.



Erhältlich auch bei:

Studiengemeinschaft Wort & Wissen · Rosenbergweg 29 · 72270 Baiersbronn Telefon (0 74 42) 8 10 06 · Fax (0 74 42) 8 10 08 · e-Mail sg@wort-und-wissen.de

# Editorial



Demnächst findet wieder eine Fußball-Weltmeisterschaft statt. 32 Teams haben sich qualifiziert, einige davon gelten als Favoriten auf den Titel, anderen wird nur eine Außenseiterchance eingeräumt. Nun stellen Sie sich vor, einer der Favoriten würde aus formalen Gründen vom Turnier ausgeschlossen werden, obwohl das betreffende Team sich auf überzeugende Weise sportlich qualifiziert hat. Das könnte bedeuten, dass möglicherweise das beste Team gar nicht siegen könnte, nicht wegen eines schwachen Auftritts, sondern weil es gar nicht zum Wettbewerb zugelassen worden wäre. Unter den restlichen Teams würde zwar immer noch um den Titel gekämpft werden, aber ob das wirklich beste Team siegen würde, wäre ungewiss.

Oder stellen Sie sich einen Kriminalkommissar vor, der einen Todesfall aufklären soll. War es Mord, war es ein Unfall oder ist der Tod auf natürliche Weise eingetreten? Nun sagt dieser Kommissar, obwohl es deutliche Indizien für einen Mord gibt: "Mord war es auf keinen Fall, denn dazu müsste man ja einen Akteur annehmen, der planvoll vorgegangen ist. Diese Möglichkeit muss aber ausgeschlossen werden, weil man sich methodisch auf natürliche Ursachen für das Eintreten des Todes beschränken muss." Vielleicht gelingt es dem Kommissar, mit viel Phantasie ein Szenario zu entwickeln, das den Eintritt des Todes auch ohne die Tat eines Mörders ansatzweise plausibel macht. Vielleicht ist er sogar in der Lage, mehrere solcher Szenarien zu entwickeln. Sie mögen zwar alle nicht überzeugend sein, aber er entscheidet sich schließlich für dasjenige Szenario, das insgesamt die wenigsten Ungereimtheiten beinhaltet. Irgendwie muss der Todesfall ja eingetreten sein, denn schließlich gibt es eine Leiche! Auch wenn die Erklärungen mit vielen Problemen behaftet sein mögen – man könne doch immer darauf setzen, dass weitere Indizien, die in Zukunft noch entdeckt werden, überzeugende Erklärungen durch rein natürliche Umstände ermöglichen. Klar, einen solchen Kommissar gibt es nicht, denn selbstverständlich wird der Möglichkeit, dass es sich um einen Mord handelt, nachgegangen, sobald es Verdachtsmomente in diese Richtung gibt. Und dann muss der Kommissar relevante Indizien suchen und abwägen, zu welchem Szenario die vorliegenden Indizien am besten passen.

Beide "Geschichten" klingen reichlich abwegig, und doch ist die Situation in der wissenschaftlichen Erforschung von Ursprungsfragen in den Naturwissenschaftsdisziplinen in einem wesentlichen Punkt beiden Fällen vergleichbar. Denn ein aussichtsreicher Konkurrent bzw. eine aussichtsreiche Antwortmöglichkeit wird aus formalen Gründen ausgeschlossen – nicht, weil sie unqualifiziert wäre, und auch nicht, weil es keinen Anlass für sie gäbe, sondern weil sie den weithin akzeptierten weltanschaulichen Rahmen verlässt. Die Rede ist von der Option "Schöpfung". In einer der letzten Ausgaben von Studium Integrale Journal wurden Details der Vogelfeder vorgestellt und gezeigt, wie viele Abstimmungen und Synorganisation für den Vogelflug erforderlich sind. Grund genug, zur Entstehung des Vogelflugs bei der Abwägung der vorliegenden Indizien die Möglichkeit einer Schöpfung ins Kalkül zu ziehen. Das aber wird in der Evolutionsforschung nicht gemacht, sondern es werden nur Hypothesen einer natürlich-evolutiven Entstehung als Konkurrenten zugelassen. Die Frage, ob die Indizien am besten durch eine Schöpfung erklärt werden können, wird gar nicht gestellt. Was bei dieser Vorgehensweise herauskommt, zeigt Reinhard Junker in der vierten Folge unserer Artikelserie "Vogelfedern und Vogelflug".

Dass es gute Gründe für Schöpfung gibt, erläutert auch Nigel CROMPTON in der zweiten Folge über die faszinierenden Paradiesvögel. Woher kommen deren Farbenpracht, der enorme Formenreichtum ihrer Federn und ihr außergewöhnliches Balzverhalten? Auch bei dieser Frage ist es angebracht, nicht nur einen Antworttyp – eine evolutive Entstehung auf der Basis rein natürlicher Mechanismen – zuzulassen. Der Autor erläutert, warum die Annahme präexistenter genetischer Programme die Befundlage viel besser erklärt als das das Modell der mehrfachen vorteilhaften Mutationen.

Studium Integrale Journal hat seinen Namen unter anderen deshalb, weil auch solchen Antwortmöglichkeiten in Wissenschaftsfragen nachgegangen wird, die heutzutage üblicherweise von vornherein gar keine Beachtung finden. Das gilt auch für die Rekonstruktion der Naturgeschichte im Bereich der Geowissenschaften. Ein ergebnisoffenes Abwägen von Indizien in Bezug auf den zeitlichen Rahmen der gesamten Erdgeschichte findet auch dort gewöhnlich nicht statt, denn der Langzeitrahmen der Historischen Geologie steht fest. Michael Kotulla zeigt in seinem Beitrag zur Entstehung der Wutachschlucht, dass es interessante geologische Indizien dafür gibt, dass dieses Schluchtensystem am Ostrand des Schwarzwaldes binnen Wochen oder Monaten entstanden sein könnte. Die Indizienlage ist zwar nicht eindeutig, aber es gibt keinen Grund, sich auf einen sehr viel längeren Entstehungszeitraum festzulegen, nur weil ein solcher besser in das etablierte System der Historischen Geologie passt.

Mit dieser Ausgabe möchten wir unseren Leserinnen und Lesern aufgrund der Indizienlage auch alternative Antwortmöglichkeiten anbieten, die bei der Suche nach den besten Erklärungen sonst kaum berücksichtigt werden.

Ihre Redaktion STUDIUM INTEGRALE JOURNAL

#### IMPRESSUM

#### Herausgeber

Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V., Rosenbergweg 29, D-72270 Baiersbronn, Tel. (07442) 81006, Fax (07442) 81008 email: sg@wort-und-wissen.de

#### Redaktion

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

#### Korrespondenzadresse

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

#### 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 Herausgeber. Das Abonnement kann zum Jahresende 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

Der Große Paradiesvogel (Paradisaea apoda). Unser Autor Nigel Crompton erläutert (ab Seite 12) Gründe dafür, dass die erstaunlich farbenfrohe und formenreiche Vielfalt der Paradiesvögel auf präexistenten genetischen Programmen beruht.

(Foto: Tim Laman/National Geographic Creative, © naturepl.com)

ISSN 0948-6135

## Inhalt



#### THEMEN

M. Kotulla	Rasche Entstehung der Wutachschlucht?	4
N. Crompton	Die Paradiesvögel. 2. Präexistente genetische Programme und die Rolle der sexuellen Selektion	12
R. Junker	Vogelfedern und Vogelflug. 4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs	20
H. Ullrich	Wie die Schlangen ihre Beine verloren. Bestätigt die evolutionsbiologische Forschung den biblischen Bericht?	28



## **KURZBEITRÄGE**

#### R. Junker Die ältesten Bäume waren die komplexesten 37 Gretchenfrage der Evolution: Sind Ähnlichkeiten homolog H.-B. Braun oder konvergent? 39 Darwins "kleiner warmer H. Binder Tümpel" und die Entstehung von RNA-Molekülen 41 R. Junker Serikornis – Dinosaurier mit halbfertigen Federn? 44 M. Brandt Merkmalsnetz statt Stammbaum. Neues Vernetzungsmodell in der Paläanthropologie ähnelt Verwandtschaftsverhältnissen im Grundtyp Mensch D. Vedder Schnelle parallele Anpassung nach Inselbildung 52

## STREIFLICHTER

Der ganz normale Hahnenfuß mit viel Liebe zum Detail	55
Blüten-Halo zur Anlockung von Bestäubern vielfach konvergent	56
Schnelle Mikroevolution im Garten	57
Fossiles Pflegemittel für Vogelgefieder	58
Der "erste" <i>Archaeopteryx</i> war gar keiner	59
Komplexaugen: Komplex von Anfang an	60
Winzige Pfauenspinne kann mikroskopische Regenbogen erzeugen	61
Asymmetrien des menschlichen Gehirns finden sich nicht beim Schimpansen	62
Woher kommt das Wasser auf der Erde?	63
Gottesanbeterinnen können auch 3D sehen – aber anders	64



Bis zu 160 Meter tief, 1 Kilometer breit und über 30 Kilometer lang: Die Wutachschlucht ist der "Grand Canyon des Schwarzwaldes". Sie soll am Ende der Eiszeit über einen Zeitraum von Tausenden von Jahren entstanden sein – ausgelöst durch eine Flussablenkung und anschließend durch allmähliche Eintiefung. Welche Mechanismen aber können solch eine gravierende landschaftsformende Veränderung bewirkt haben? Sind sie mehr gradueller oder vielmehr katastrophischer Natur? Als Lehrbeispiel einer "Anzapfung" jedenfalls hat die Wutachschlucht weithin Bekanntheit erlangt.

Michael Kotulla

Abb. oben Tief in der Wutachschlucht. Oberhalb der Wutach die nach Südosten geneigte Sedimentfolge des Oberen Muschelkalks. (Foto: M. KOTULLA)

Hinweis zu den Anmerkungen: Die Anmerkungen enthalten Belegzitate und weitere Informationen; sie können als Zusatzmaterial zum Artikel unter www.si-journal.de/jg25/heft1/wutach.pdf heruntergeladen werden.

### **Einleitung**

Die Wutachschlucht gilt als ein "Naturphänomen ersten Ranges".¹ Sie ist Muster einer Flussablenkung, "schönstes Beispiel des landschaftsgeschichtlichen Kampfes um die 'europäische Hauptwasserscheide' zwischen Donau und Rhein" (Liehl 1988, 1). Als solches hat die Wutachschlucht seit Jahrzehnten ihren festen Platz in deutschen und ausländischen Lehrbüchern, vornehmlich der Geomorphologie, aber auch in Schulbüchern.

Nicht zuletzt hat der Geologe Hans Cloos (1885-1951) maßgeblich zu ihrer Bekanntheit beigetragen. In seinem weitverbreiteten Buch Gespräch mit der Erde (1947)<sup>2</sup>, das auch in zahlreiche Sprachen übersetzt wurde, widmet er ihr ein eigenes Kapitel, Schwarzwaldsommer.

Und mehr: Die Schlucht öffnet in einzigartiger Weise ein dreidimensionales Fenster in den Aufbau der Erdkruste Südwestdeutschlands. Von Westen nach Osten kann zuerst das kristalline Grundgebirge und dann das Deckgebirge mit den aufeinanderfolgenden Gruppen Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper sowie Lias und Dogger durchschritten werden.

Jährlich sind es etwa 60.000-80.000 Naturbegeisterte, die die Wutachschlucht (Abb. 1-2) mit ihren reizvollen Seitentälern besuchen, erwandern und erforschen<sup>3</sup> – in unberührter Natur zwischen rauschendem Wasserfall und blühender Botanik, am Fuße hoher, steiler Talhänge und mächtiger Felswände, entlang eines Wildflusses, mit einem Hauch von Abenteuer und ohne Mobilfunknetz.

#### Gliederung

Zahlreiche Wissenschaftler haben sich im Gelände forschend oder gedanklich mit dem Naturphänomen Wutachschlucht beschäftigt. Ihre Vorstellungen zu Mechanismen der Ablenkung und Eintiefung sowie zu Zeitpunkt und Dauer werden gebündelt vorgestellt und schließlich im Lichte der aktuellen Erforschung von Paläofluten und empirischen Daten zur Entstehung kleinskaliger Schluchten bzw. Canyons betrachtet. Neben der Kurzvorstellung der Wutach wird die Ablenkung oder Umlenkung der Feldberg-Donau - rein beschreibend - im Kasten dargelegt.

## Ablenkung – Mechanismen und Zeitpunkt

#### Anzapfung, rückschreitende Erosion

Stellvertretend für eine Anzahl von Autoren, die "Anzapfung\*" und/oder "rückschreitende Erosion★" als Wirkmechanismus vertreten, sollen die aktuellen Publikationen von Ahnert (2015) und Hebestreit (2016) stehen.4

Ahnert (2015, 232) zufolge ist die Wutach-Anzapfung "ein Beispiel der Anzapfung durch rückschreitende Erosion"5: Demnach tiefte sich die Rhein-Wutach durch rückschreitende Erosion ein und verlängerte dabei ihren Lauf nach

## **Kompakt**

Die Entstehung der bis zu 160 m tiefen Wutachschlucht (Schwarzwald) ist historisch nicht dokumentiert; sie muss anhand von Überlegungen und Indizien rekonstruiert werden. Maßgeblich für die Erosion ist eine Leistung, die offensichtlich nur durch Wasserströme mit höheren Abfluss-Magnituden (10³ bis ≥ 10⁴ m³/s) erreicht werden kann. Da die Entstehung der Wutachschlucht in direktem Zusammenhang mit dem Abschmelzen des Feldberg-Gletschers steht, ist eine Verfügbarkeit und ein Abfluss größerer Wassermengen gegeben. Es wird angenommen, dass ein katastrophisches Initialereignis – die plötzliche Freisetzung großer Schmelzwassermengen – zu einem schlagartigen Ausbruch der höher gelegenen Feldberg-Donau (Donau-System) führte und dies den unmittelbaren Anschluss an das tiefer gelegene Tal der Ur-Wutach (Rhein-System) zur Folge hatte – die "Flussablenkung". Möglicherweise sind mehrmals und plötzlich größere Schmelzwassermassen freigesetzt worden. Die reine Eintiefung (180 m) mag in Summe einige Wochen angedauert haben. Dieses Szenario unter Einbeziehung empirischer Daten zur Entstehung kleinskaliger Schluchten bzw. Canyons weicht deutlich von der herkömmlichen Vorstellung einer allmählichen, graduellen Eintiefung über einen Zeitraum von 6.000-10.000 Jahren ab.

rückwärts (nach Nordosten, Richtung Feldberg-Donau). Durch weitere Rückverlegung erreichte der Talanfang der Rhein-Wutach schließlich das Tal der Feldberg-Donau und zapfte diese an. An der Anzapfungsstelle bildete sich durch die Ablenkung das markante Anzapfungsknie. Im so geköpften Tal fließt als geköpfter Bach die Aitrach (östlich Blumberg).

HEBESTREIT (2016, 116) nennt als Wirkmechanismus ebenfalls rückschreitende Erosion, ist aber teilweise konkreter: Die Erosion erfolgte von Süden her (Rhein-Wutach) und destabilisierte die flache Wasserscheide unmittelbar südlich der Feldberg-Donau, bis sie schließlich Abb. 1 Blick von oben in die Wutachschlucht (etwa Richtung Nordwesten). Südlich (links) oberhalb der Schlucht die Ortschaft Boll, nördlich (rechts, oberhalb) Reiselfingen und weiter hinten (mittig) Göschweiler. Im Hintergrund der Schwarzwald, ganz links der teilweise noch schneebedeckte Feldberg Foto (Luftbild): Achim Mende (best-of-bodensee.de), freundl. Zurverfügungstel-



## Die Feldberg-Donau ändert ihren Lauf

#### Wutach und Wutachschlucht heute

Das Landschafts- und Einzugsgebiet der Wutach reicht von den Schwarzwaldhöhen bis zur Schwäbischen Alb.31 Die Wutach entspringt nahe dem Feldberg auf 1440 m ü.M.; ihre oberen Laufabschnitte heißen Seebach (dazwischen der Feldsee) und nach dem Titisee Gutach. Ihren Namen erhält sie erst nach der Zusammenführung von Haslach und Gutach östlich Lenzkirch. Ihre West-Ost-Orientierung, vorgegeben durch die Struktur der Bonndorfer Grabenzone, erfährt bei Achdorf (535 m ü. M.) nahe Blumberg (700 m ü.M.) eine Umbiegung Richtung Süden – das sog. Wutachknie (Abb. 3C). Schließlich mündet sie unter Beibehaltung einer Nordnordost-Südsüdwest-Orientierung nach 91 km bei Waldshut (315 m ü. M.), ca. 30 km westlich Schaffhausen, in den Rhein. Als Wutachschlucht gilt der Abschnitt von der Zusammenführung von Haslach und Gutach bis zum Wutachknie (Wutachschlucht im engeren Sinne) sowie der nördliche Teil des unteren Wutachtals bis etwa Grimmelshofen (etwa mittig zwischen Achdorf und Stühlingen, Abb. 4B), die sogenannten Wutachflühen. Die Teilabschnitte der Wutachschlucht im engeren Sinne werden in der Aufeinanderfolge der charakteristischen Gesteine und der Ausbildung der Schlucht auch als Kristallin-Schlucht, Muschelkalk-Schlucht und Tonstein-Schlucht bezeichnet.

#### Situation vor der Ablenkung (Abb. 3A und 4A)

Die Donau hatte zum Zeitpunkt der Vergletscherung des Feldberggebietes einen bedeutenden Quellfluss im östlichen Feld-

berggebiet, die "Feldberg-Donau" (auch als "Donau-Wutach" bezeichnet). Das stellenweise bis zu 2 km breite Flusstal der Feldberg-Donau verlief ostwärts über die Baar-Hochfläche und weiter durch die heutige "Blumberger Pforte" (700 m ü.M.) zwischen Eichberg und Buchberg (Abb. 3A und Abb. 5) bis Tuttlingen (616 m ü.M.) zum Haupttal der Donau. Hiervon zeugen gleichartige Schotterablagerungen auf der Baar-Hochfläche (z.B. Kiesgrube Reiselfingen, teilweise über 20 m mächtig; 730 m ü.M., Abb. 4A) sowie im Aitrach-Relikttal (etwa 6 m mächtig) östlich Blumberg (Abb. 4B).

Zur gleichen Zeit existierte die "Rhein-Wutach" ("Ur-Wutach") als ein nach Südwesten fließender Nebenfluss des Rheins (Mündung heute bei 315 m ü. M.), also auf einem um über 350 m relativ niedrigeren Höhenniveau im Vergleich zur Feldberg-Donau. Wie weit allerdings die Rhein-Wutach an die Feldberg-Donau heranreichte, insbesondere nördlich Grimmelshofen, ist unklar. In beiden Abbildungen (3A und 4A) scheint das Talende zu weit nach Nordosten vorgelagert.

#### Situation nach der Ablenkung (Abb. 3B und 4B)

Mit Ablenkung des Oberlaufes der FeldbergDonau und Anbindung an die Rhein-Wutach
(bzw. an das Gewässernetz der Rhein-Wutach)
ist ein neuer Talanfang bzw. Quellpunkt der
Rhein-Wutach geschaffen worden. Damit
hat die Donau von ihrem Quellfluss FeldbergDonau den Oberlauf verloren; sie erhält aus
der Feldbergregion kein Quellwasser mehr,
der Unterlauf des Quellflusses – das heutige
Aitrach-Relikttal – läuft leer. Mit der Ablenkung
einher geht eine Verlagerung der Rhein-Donau-

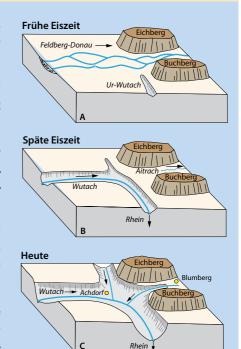


Abb. 3 Stadien der Umlenkung der Feldberg-Donau. Schematische Blockbilder nach dem Flyer "Naturschutzgebiet Wutachschlucht" der Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Freiburg (2. Auflage, 1998).

Wasserscheide. Das Einzugsgebiet des Rheins hat sich um etwa 200 km² vergrößert. – Die Ablenkung wird häufig als "Wutachablenkung" bezeichnet; hier wird die Phrase "Ablenkung der Feldberg-Donau" verwendet. Da die Begriffe "Ablenkung" oder "Umlenkung" häufig genetisch verwendet werden, wäre eine neutrale Phrase wie "Änderung des Flusslaufs" angezeigt.

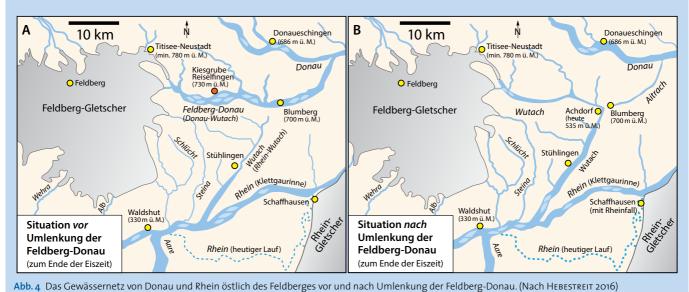


Abb. 4 Das Gewassernetz von Donau und Knein Ostiich des Felüberges von und hach Offinenkung der Felüberg-Donau. (Nach Feleberges von und hach Offinenkung der Felüberg-Donau. (Nach Feleberges von und hach Offinenkung der Felüberg-Donau.)

durchbrochen wurde. Aufgrund des größeren Gefälles zum Rhein hin6 erfolgte eine Umlenkung des Oberlaufs der Feldberg-Donau. Als konkret auslösendes Ereignis vermutet HEBESTREIT (2016) eine Kombination aus der "Höherlegung der Talsohle der Feldberg-Donau durch Aufschotterung" und "Abbau der Wasserscheide durch Erosion von Süden". Das Tal der Rhein-Wutach sei schon zuvor weit nach Norden ausgeformt gewesen.

## Das Lehrbeispiel einer "Anzapfung" ist reine Theorie und mit möglichen Wirkmechanismen nicht vereinbar.

Der Mechanismus der (fluviatilen\*) rückschreitenden Erosion kann nur bei einem (aktiven) Abflussgeschehen wirksam sein (ungeachtet weiterer Bedingungen). Theoretisch kann dieser an jedem Punkt zwischen dem Beginn des Abflusses (Talanfang, Quellbereich) und seinem Ende wirken, jedoch nicht jenseits (oberhalb) des Quellbereichs.7 Denkbar allerdings sind Starkregen-Ereignisse, die oberhalb des Quellbereichs der Rhein-Wutach zahlreiche (kleinskalige) Abfluss-Ereignisse und/oder höher liegende (neue) Quellaustritte hätten initiieren können; dies wird aber von keinem Bearbeiter vorgeschlagen. Dann aber ist anzunehmen, dass im Bereich der damaligen Wasserscheide nicht genügend Wasser für rückschreitendes Erodieren zur Verfügung stand (vgl. METZ & SAUER 2012, 278) und folglich die Rhein-Wutach über ihren Quellbereich (Talanfang) hinaus keine rückschreitende Erosion hat vornehmen können.

#### Überlauf, Durchbruch, Ausbruch

RAHM (1961, 135) zum Beispiel spricht sich gegen eine "Enthauptung" (Köpfung) aus. Der "letzte Anstoß zur Ablenkung der Wutach" sei "nicht durch die rückwärtsschreitende Erosion der Rhein-Wutach gegeben" worden, sondern sei ein durch Aufschüttung [und Höherlegung der Wasserstandslinie, MK] der Donau-Wutach bedingtes "freiwilliges' Überlaufen"9 in ein anderes Tal. Zuvor aber sei die Rhein-Wutach durch rückwärtsschreitende Erosion "bis nahe an die Donau-Wutach herangekommen". Von einem "Überlaufen" gehen auch METZ & SAU-ER (2012, 25) aus. 10 Infolge der Aufschotterung "konnte die Feldbergdonau zunächst nur bei Hochwasser, später dauerhaft über eine niedrig liegende Wasserscheide in ein nach Süden zum Rhein entwässerndes Tal fließen. Dadurch war die Flussanzapfung oder besser Flussablenkung



der Feldbergdonau in das Tal der Ur-Wutach abgeschlossen (...)".11

GEYER & GWINNER (2011, 412) bezeichnen den Prozess als Anzapfung, verwenden aber zusätzlich den Begriff "Durchbruch". Das obere danubische Tal (Feldberg-Donau) sei möglicherweise so stark mit Schotter aufgefüllt worden, "dass ein Durchbruch zum tiefer gelegenen rheinischen Tal erfolgen konnte". 12 Mit "Durchbruch" könnte ein mögliches Initialereignis angedeutet sein.

ERB (1937, 316f) zog bereits in den 1930er-Jahren eine katastrophische Entleerung aufgestauter Eisrandseen (mit Bezug zum Feldberg-Gletscher) in Betracht; so schreibt er: "Der Gedanke liegt übrigens nahe, in dieser Katastrophe - die sich mehrfach wiederholt haben kann (...)13 – den letzten Anstoß zu der längst vorbereiteten Wutachablenkung zu sehen (...)14".

Abb. 2 Die Muschelkalkschlucht, Blick Richtung Nordosten. Oben links: Hof nähe Dreischluchtenhalle bei Bachheim, östlich Reiselfingen. Foto (Luftbild): Achim MENDE (best-of-bodensee. de), freundl. Zurverfügungstellung.

#### Zeitpunkt

Stratigraphisch\* wird der Zeitpunkt der Ablenkung in das Hochglazial (Oberwürm, Oberpleistozän; Tab. 1) gestellt. Bereits ERB (1937) hatte das Auftreten kristalliner Schwarzwaldgerölle in den Terrassenschottern der Unteren Wutach mit dem Schaffhausener Stand des Rhein-Gletschers (entspricht Maximalstand) korreliert. Das Vorfinden der Laacher-See-Tephra - einer wichtigen mitteleuropäischen stratigraphischen Marke (KOTULLA 2016) - im Relikttal der Aitrach sowie im Feldsee-Moor nahe des Feldsees (Feldberg) zeigt an, dass die Ablenkung der Feldberg-Donau vor Ausbruch des Laacher-See-Vulkans (Alleröd, Spätglazial) erfolgt sein muss und dass zu diesem Zeitpunkt die Feldbergregion weitgehend eisfrei

Radiometrische Altersbestimmungen (hier: Radiokarbonmethode<sup>15</sup>) grenzen die Ablenkung der Feldberg-Donau auf ein "zeitliches" Fenster

## Glossar

Flussanzapfung: Durchbrechen einer Wasserscheide durch rückschreitende Erosion eines Flusses und (dauerhafte) Vereinnahmung des jenseits der ursprünglichen Wasserscheide (höher-) gelegenen Flusssystems (Einzugsgebiet), z. B. aufgrund des stärkeren Gefälles; häufig mit Bildung eines Anzapfungsknies. "Am bekanntesten ist die Anzapfung der Wutach im Südosten des Schwarzwaldes zum Rhein hin" (NEEF 1981).

Fluviatil: von Flüssen verursacht.

Magnitude: hier allg. Größenordnung.

Rückschreitende Erosion: Mit Bezug auf
die vorwiegend linear wirksame Tätigkeit
des fließenden Wassers flussaufwärts
gerichtete Tiefenerosion; z. B., Wasserfälle,
die allmählich rückwärts wandern" (NEEF
1981). Siehe auch KOTULLA (2017, Abb. 2).

Stratigraphisch: hier die Altersfolge
der Gesteinskörper (i. e. S. Schichten)
betreffend.

**Temporär**: zeitweise auftretend.

zwischen etwa 11.000 und 26.000 <sup>14</sup>C-Jahren vor heute (v.h.) ein. <sup>16</sup> Während Hebestreit (1993) die Ablenkung über eine Extrapolation auf 15.000-20.000 [radiometrische] Jahre v. h. weiter einengt <sup>17</sup>, korrelieren Pfaffenberger & Schiedeck (1993) die Oberkante des Schotterkörpers der Feldberg-Donau mit dem Maximalstand der Würmvereisung (bzw. kurz danach), der mit ca. 18.000 [radiometrischen] Jahren angenommen wurde. Schließlich verankert Hebestreit (1995, 2016) die Ablenkung bei 19.000-20.000 [radiometrischen] Jahren v.h., kurz vor dem Würm-Maximalstand. <sup>18</sup>

## Eintiefung – Dauer und Mechanismen

#### Dauer

Die Wutach soll sich in etwa 6.000 bzw. 10.000 [radiometrischen] Jahren auf ihr tiefstes Niveau eingeschnitten haben (RICKEN & EINSELE 1993, HEBESTREIT 2016).

PFAFFENBERGER & SCHIEDECK (1993) korrelieren auskartierte Terrassen im Gutach-, Haslach- und oberen Wutachtal (Niveaus I-V) mit Gletschereisrandlagen ("Moränen"wällen), sog. Rückzugshalten.<sup>19</sup> Diesen waren bereits im Rahmen eines radiometrisch begründeten Altersmodells geschätzte [14C-] Alter zugewiesen worden. So veranschlagen sie im Bereich der Haslach-Mündung (Kristallin-Schlucht; Gesamt-

eintiefung 70 m) für die Erosion von ca. 25 m in die Lockersedimente (bis auf Niveau II) eine Zeitspanne von 2.000–3.000 [¹⁴C-] Jahren. In der Folge – auf Basis der Altersschätzungen – hätte sich der Fluss hauptsächlich in Kristallingestein eingetieft: um 13 m in 1.000–2.500 [¹⁴C-] Jahren (bis auf Niveau III), um weitere 10 m in weniger als 2.000 [¹⁴C-] Jahren (bis auf Niveau IV) und schließlich um 23 m in 2.000–3.000 [¹⁴C-] Jahren (bis auf Niveau V).²0

Diese Terrassenniveaus (mit Ausnahme von Ia, Niederterrasse) allerdings können nicht in die Hauptschlucht hinein verfolgt werden. Einige mutmaßliche Terrassenrelikte weist Hebestreit (1995, 38) dem Terrassenniveau II zu. Demnach soll die Schlucht vor etwa 15.000 [14C-] Jahren zur Hälfte eingetieft gewesen sein und bereits am Beginn des Holozäns (hier: ca. 11.000 [14C-] Jahre v.h.) die heutige Talsohle erreicht haben (Hebestreit 2016). Denn für Kalktuffe dicht über dem Talboden hatten Bauer & Knipping (1993) Alter von bis zu etwa 12.500 (korrigiert 11.000) <sup>14</sup>C-Jahren v.h. vermeldet. Schließlich errechnet Hebestreit (2016) mittlere Eintiefungsgeschwindigkeiten von 11 m/1.000 [14C-] Jahre (Schattenmühle) und bis 20 m/1.000 [14C-] Jahre (Achdorf, Wutachknie).

Es wird in jedem Fall davon ausgegangen, dass die Tiefenerosion noch im Pleistozän abgeschlossen war (Tab. 1) und auch die Talhänge schon weitgehend ihren heutigen Zustand erreicht hatten (RICKEN & EINSELE 1993, 16). Im Holozän erfolgte dann sogar eine Aufschotterung des Talbodens um 6-15 m.<sup>21</sup> Demnach ist die (Tiefen-)erosive Kraft der Wutach seit Beginn des Holozäns quasi gleich Null. Folglich stehen Ablenkung und Entstehung der Wutachschlucht in direktem Zusammenhang mit dem Abschmelzen des Feldberg-Gletschers (s. Kasten), also mit der Verfügbarkeit und dem Abfluss größerer Wassermengen.

#### Mechanismen

Nach Hebestreit (1995, 75) erfolgte die Eintiefung stufenweise "durch rückschreitende Erosion". So hätten Phasen gewechselt, die

orden. <sup>34</sup> Haslach-Mündung (Kristallin-Schlucht; Gesamt- Erosion". So hätten Phasen gewechselt, d						
Lokalität	Flussgeschichte	Ablagerungen	Chronostra- tigraphie	Glazi	al-Gliederung <sup>A)</sup>	Alter <sup>B)</sup> (Tsd. radiom. Jahre)
Wutachschlucht	Sedimentation u. Erosion (lateral)	Talfüllung: 6 - 15 m	Holozän		Postglazial	0-10
Rhein-Wutach (RW) Wutachschlucht (WS) Feldberg-Donau/ Rhein-Wutach	Tiefenerosion (WS): Eintiefung bis 170 m Ablenkung: Feldberg-Donau wird Oberlauf der Rhein-Wutach	Konglomerate (RW): lokal mehrere m	eistozän	Oberwürm	Spätglazial Hochglazial während Hochglazial	10-14 14-18 (bzw. 20) 15-20; ca. 18 (bzw. 19-20)
Feldberg-Donau (Reiselfingen)	Sedimentation (primär) Sedimentation (primär)	Hangendschotter: ca. 7 m Liegendschotter: ca. 20 m	٩	Mitte	Hochglazial würm	18 (bzw. 20) - 28 28 - 70

Tab. 1 Flussgeschichte, Stratigraphie und Altersmodell. Zusammengestellt nach HEBESTREIT (1993, 1995) und weiteren Bearbeitern<sup>32</sup> A) Zuordnung der Sedimente bzw. Ereignisse in die konventionelle Klimatostratigraphie (hier: Alpen-Gliederung), teilweise auf Basis von 14C-Alter B) Werte in Klammern (bzw. ...) beziehen sich auf HEBESTREIT (1995). Das Altersmodell bis etwa 50.000 14C-Jahre (vor heute = vor 1950) bezieht sich auf unkalibrierte 14C-Alter.33 Die Grenze Pleistozän/Holozän ist erst 2008 formal definiert vermutlich auch den Umfang der Erosion steuerten: klimatisch kühlere Phasen, in denen langsamere Tiefenerosion und Terrassenbildung vorherrschten, im Wechsel mit klimatisch wärmeren Phasen, in denen es mehr schnellere Tiefenerosion und geringere Schuttzuführ gab. Dabei könnten "schon geringere Änderungen der Abflussverhältnisse zur Entwicklung von Terrassenstufen geführt haben", mit Bezug auf die Niederterrassenschotter. Hebestreit (1995, 77) räumt allerdings ein, dass "Ansatzpunkte der rückschreitenden Erosion (Gefällsknicke)" nicht zu erkennen sind.<sup>22</sup>

# Für die Eintiefung von bis zu 180 m ist eine hohe Magnitude der Abflussrate entscheidend.

Die Eintiefung in den lockeren Sedimentkörper der sog. Niederterrasse unter Ausbildung der Terrassenniveaus Ib-IIe zeige, so PFAFFENBERGER & SCHIEDECK (1993, 68), eine "veränderliche Flussdynamik" an, deren Ursache in kurzzeitigen klimatischen Schwankungen zu sehen sei. Eine "starke Wasserführung der Flüsse" hätte die "lineare Tiefenerosion in Hochwasserzeiten" verstärkt. <sup>23</sup>

Diese Art von Beschreibungen legt zwar eine episodische Tiefenerosion nahe, die aber in Anbetracht des ausgebreiteten Zeitraumes von vielen Tausend [radiometrischen] Jahren – zugespitzt: jedes Jahr eine Hochwasserzeit – letztendlich eine graduelle, allmähliche Erosion bedeutet.

# Ablenkung und Eintiefung – eine Frage der Magnitude?

Mit Entstehung der Wutachschlucht sind 2,5 km<sup>3</sup> Gestein durch Tiefenerosion ausgeräumt worden, Nebentäler eingeschlossen; davon entfallen etwa 50-60 % auf Tonsteine, etwa 30 % auf Karbonate und Sulfate und etwa 10 % auf kristalline Gesteine (Hebestreit 1995, 81). Westphal (1989, 189)<sup>24</sup> bezeichnet die Erosionsleistung als "ungewöhnlich". Und weiter: Die Wutachschlucht habe sich bis 180 Meter tief in den alten Talboden der Feldberg-Donau *eingerissen* [kursiv, MK], die Aufschotterung mitgerechnet.

Hohe (fluviatile) Erosionsleistungen können offensichtlich nur durch Wasserströme mit höheren Abfluss-Magnituden\* erreicht werden. Das zeigen z.B. Ausnahme-Vorkommnisse von Flutereignissen in Verbindung mit dem Betrieb von größeren Stauanlagen. Bei unterschiedlichen Gegebenheiten sind durch massive Erosion des harten Felsuntergrundes binnen Tagen neue Canyons entstanden: Kürzlich am Oroville-

Staudamm in Kalifornien (KOTULLA 2017) oder 2002 der Canyon Lake Gorge in Texas (LAMB & FONSTAD 2010, ERNST 2010). Am Überlaufkanal der Ricobayo-Stauanlage (Spanien) führten Flutungen in den Jahren 1933 bis 1936 zu fünf erheblichen Erosionsereignissen – vier der fünf drastischen Auskolkungen ereigneten sich während *eines* Tages (ANTON et al. 2015).<sup>25</sup> Bei all diesen Vorkommnissen sind die Abflussraten bekannt: bis zu 1.000 m³/s (Ricibayo) und bis zu 2.000–3.000 m³/s (Oroville, Canyon Lake).

Die "Holozän-Wutach" war und ist zu einer Tiefenerosion nicht (mehr) in der Lage (s.o.). Der höchste jemals gemessene Hochwasserabfluss (HHQ) betrug am 15.2.1990 317 m³/s.²6 Terrestrische Flutereignisse mit extrem großen Abflussraten (≥ 106 m³/s, sogenannte Megafluten; Baker 2013, Kotulla 2014) stehen u.a. in Verbindung mit dem Zusammenbruch gewaltiger Eismassen am Ende der Eiszeit. Es kann davon ausgegangen werden, dass skalenmäßig kleinere, aber dennoch größere Flutereignisse umso häufiger aufgetreten sind, auch bei kleineren Eismassen wie der Deckenvereisung des Feldberg-Gletschers (ca. 700 km²).²7

Es ist also durchaus denkbar, dass Abflussraten mit einer Magnitude von  $10^3$  bis  $\geq 10^4 \, \mathrm{m}^3/\mathrm{s}$  notwendig waren, um die "ungewöhnliche" Erosionsleistung der Eintiefung erbringen zu können.

#### Szenarien katastrophischer Flutereignisse

In Anlehnung an bereits genannte Ideen (s.o. Erb 1937) ist folgendes katastrophisches Initialereignis vorstellbar: Möglicherweise ausgelöst durch eine (plötzliche) Freisetzung großer Schmelzwassermassen des Feldberg-Gletschers, z.B. durch eine (Teil-) Entleerung eines suboder proglazialen temporären\* Schmelzwasserbeckens (oder mehrerer dieser Art), erfolgt eine rasche Flutung und Akkumulation großer Wassermassen im Tal der Feldberg-Donau. Dadurch wird ein kritischer Schwellenwert an der (flachen?) Wasserscheide südwestlich Blumberg überschritten. Möglicherweise durch Überlauf (sowie Druck und Unterspülung) bricht der natürliche Damm (Dammbruch).

Mit dem schlagartigen (Fluss-)Ausbruch stürzen nicht nur die Wassermassen des Oberlaufs der Feldberg-Donau (samt nachfolgender Schmelzwasser) und in Teilen ihres Unterlaufs (heutige Aitrach-Relikttal) zum tiefsten Punkt (Richtung Tal der Rhein-Wutach), auch Material des Untergrundes (Kristallinschotter, Ton- und Kalksteine) am und seitlich des Ausbruchspunktes werden aufgrund der ansteigenden hydrodynamischen Energie zunehmend aufgenommen. Die so mit Sediment beladenen schießenden

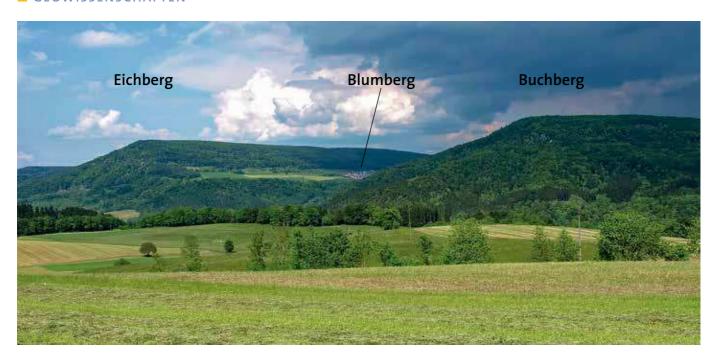


Abb. 5 Relikttal der Feldberg-Donau zwischen Eichberg (links, 914 m ü. M.) und Buchberg (rechts, 880 m ü. M.), dazwischen am Talboden der Ort Blumberg (700 m ü. M.). Die Lokalität wird auch als "Blumberger Pforte" bezeichnet. Zwischen dem Hain (im Mittelgrund) und dem Bergrücken des Buchbergs liegt das tiefe Tal der Wutach "verborgen". (Foto: M. KOTULLA)

Flutwasser beginnen den Untergrund bis zum Talbeginn der Rhein-Wutach tiefgründig zu erodieren – und schließlich auch die Talsohle der Rhein-Wutach.

Des Weiteren ist vorstellbar, dass sich temporäre Schmelzwasserseen mehrmals gebildet haben und (plötzliche) Freisetzungen großer Schmelzwassermassen sich wiederholt ereigneten.

#### Die Indizienlage

Für eine allmähliche Eintiefung werden keine Indizien genannt; vielmehr leitet sich das "Episodisch-Graduelle" aus dem (radiometrischen) zeitlichen Rahmen und einer entsprechenden zeitlichen Segmentierung ab (s.o. PFAFFENBERGER & SCHIEDECK 1993).

Für höher-energetische Flutereignisse gibt es (vorläufig) einige wenige Indizien bzw. Phänomene, die als solche interpretiert werden können.

- 1. Verbreitungsgebiet des Feldberg-Gletschers. Gibt es Indizien für Schmelzwasserbecken? Eine Identifizierung bzw. Rekonstruktion von (temporären) Becken ist bisher nicht vorgenommen worden; es ist möglich, dass sich Reliktstrukturen erhalten haben, sofern die Beckenränder nicht durch Eis gebildet wurden.
- 2. Tal der Feldberg-Donau. Gibt es Indizien für (Hoch-) Wasserstände der Feldberg-Donau? Es ist möglich, dass Wasserstandsmarken gebildet wurden; bisher aber gibt es keine Hinweise dafür. Ihre Überlieferung allerdings ist fraglich; Hangrutschen und Bodenfliesen haben die Talflanken nachweislich in größerem Umfang verändert.
- 3. Wutachschlucht. Gibt es Indizien für bedeutende Erosionsereignisse? Ausgehend von der Terrassengliederung im Haslach-, Gutach- und

oberen Wutachtal ist sowohl die Korrelation mit den sog. Rückzugsständen fraglich ("Aufwärts-Korrelation") als auch mit der Hauptschlucht bis zum Wutachknie ("Abwärts-Korrelation") und darüber hinaus zu den Wutachflühen. Die verschiedenen, z.T. schematischen Querschnitte des oberen Wutachtals (z.B. Pfaffenberger & Schiedeck 1993, 71) können auch so gelesen und interpretiert werden, dass es lediglich zwei (Haupteinschneide-) Ereignisse (Niveaus Ia-Ie sowie Niveaus IIa-V) gab. Die teilweise kastenförmigen Talquerschnitte und geringe Talbreiten (z.B. Wutachflühen) deuten ebenfalls auf höherenergetische, vertikale Erosion hin.

4. Unterlauf der Wutach. Gibt es Indizien für bedeutende Erosions- und/oder Sedimentationsereignisse? Erste Ablagerungen des erodierten Untergrundes treten im Unterlauf der Wutach südlich Grimmelshofen auf (etwa 7,5 Talkilometer südlich Achdorf). Der Sedimentkörper besteht im unteren Teil aus Konglomeraten mit hohem Kristallinanteil, Komponenten, die erst mit bzw. nach der Ablenkung der Feldberg-Donau in das Tal der Rhein-Wutach transportiert werden konnten. Sie liegen unmittelbar anstehenden Kalksteinen des Unteren Muschelkalks auf. Nach Hebestreit (1995, 54) muss der Ablagerung dieser Konglomerate eine Erosionsphase vorausgegangen sein, die "entweder die ältere würmzeitliche Talfüllung entfernt oder aber die Talbasis sogar noch kurz vor der Kiesakkumulation geringfügig vertieft" hat. Ein initiales Flutereignis (s.o.) könnte diese Erosion bewirkt haben und mit Nachlassen der hydrodynamischen Energie Sande und Kiese abgelagert haben.

Weiter südlich kommen weitere einzelne Schotterkörper mit Kristallingesteinen vor; sie lassen sich nicht unterscheiden. Im Mündungsbereich, südlich Wutöschingen, treten in den Niederterrassen-Niveaus "über- und nebeneinander" Schotterkörper mit Kristallingesteinen auf; ihre Verzahnungen "spiegeln eine komplizierte Flussdynamik wider" (HEBESTREIT 1995, 69). Möglicherweise handelt es sich dort um Umlagerungen. Für beide Bereiche kann gelten, dass lediglich ein Sedimentationsereignis überliefert ist. Dies müsste anhand weiterer Analysen überprüft werden. Die Überlieferung nur eines Sedimentationsereignisses würde für ein hauptsächliches Flutereignis mit hoher Magnitude sprechen.

## Zusammenfassung und Schlussfolgerung

Die Ablenkung der Feldberg-Donau und die Entstehung der Wutachschlucht stehen zeitlich und genetisch in direktem Zusammenhang mit dem Abschmelzen des Feldberg-Gletschers.

Als Mechanismus zur Erbringung der hauptsächlichen Erosionsleistung werden einige wenige höher-energetische Flutereignisse vorgeschlagen. Einige Indizien weisen in diese Richtung. Allmähliche, niedrig-energetische (graduelle) Erosion – auch unter Einbeziehung von Hochwasserzeiten (vgl. heutige Wutach) – ist kein wirksamer Mechanismus für eine gravierende Tiefenerosion des erforderlichen Umfangs. <sup>28</sup> Als Initialereignis und mögliches Hauptereignis wird ein katastrophischer (Fluss-) Ausbruch der Feldberg-Donau angenommen. Im Vergleich zu bekannten Flutereignissen wird vermutet, dass die reine Eintiefung der Wutachschlucht in Summe nur einige Wochen dauerte.

Neue Erkenntnisse sind aus der Verwendung hochauflösender Laserscans der Geländeoberfläche (Digitales Geländemodell, DGM; LiDAR<sup>29</sup>; ohne Vegetation)<sup>30</sup> sowie hydraulischen Überlegungen und Modellrechnungen zu erwarten.

#### **Dank**

Dr. Reinhard Junker und Dr. Martin Ernst danke ich für die Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Hinweise, Frank Meyer für die Erstellung der Grafiken. Mein Dank gilt insbesondere Herrn Achim Mende für die Zurverfügungstellung der Luftbilder; nur diese Perspektive erlaubt einen großräumigen Einblick in die Schlucht. Die Studiengemeinschaft Wort und Wissen führt seit vielen Jahren in der Wutachschlucht Wanderungen und Exkursionen durch; diese sind auch für die kommenden Jahre geplant (http://www.wort-und-wissen.de/exkursionen.html). Durch die Teilnahme an den Exkursionen ist mein Interesse an der Entstehung der Wutachschlucht geweckt worden.

#### Literatur

- Anton L, Mather AE, Stokes M, Munoz–Martin A & De Vincente G (2015) Exceptional river gorge formation from unexceptional floods. Nature Communications 6, doi:10.1038/ncomms8963.
- Ahnert F (2015) Einführung in die Geomorphologie. 5. Auflage, Stuttgart.
- BAUER M & KNIPPING M (1993) <sup>14</sup>C-Daten und paläobotanische Befunde von Kalktuffvorkommen: Rückschlüsse auf das Mindestalter der Wutachschlucht. In: EINSELE G & RICKEN W (Hrsg.) Eintiefungsgeschichte und Stoffaustrag im Wutachgebiet (SW-Deutschland). Tübinger Geowiss. Arbeiten, Reihe C, *15*, 74–84.
- CLOOS H (1947) Gespräch mit der Erde. München.
- Erb L (1937) Der Zeitpunkt der Wutachablenkung und die Parallelisierung der würmeiszeitlichen Stadien des Schwarzwalds mit denen des Rheingletschers. Mittl. Bad. Landesver. F. Naturk. u. Naturschutz, NF 3, 314–319.
- Ernst M (2010) Bildung eines Canyons in nur 3 Tagen. Stud. Integr. J. 17, 88–92.
- Geyer M & Gwinner MP (2011) Geologie von Baden-Württemberg. Herausgegeben von: Geyer M, Nitsch E & Simon T. 5. völlig neu bearbeitete Auflage, Stuttgart.
- Hebestreit C (1993) Sedimentations- und Subrosionsprozesse in einem würmzeitlichen Kieskörper der Donau-Wutach: Implikationen für Klima und Permafrost. In: Einsele G & Ricken W (Hrsg.) Eintiefungsgeschichte und Stoffaustrag im Wutachgebiet (SW-Deutschland). Tübinger Geowiss. Arbeiten, Reihe C, 15, 45–57.
- Hebestreit C (1995) Zur jungpleistozänen und holozänen Entwicklung der Wutach (SW-Deutschland). Tübinger Geowiss. Arbeiten, Reihe C, 25.
- HEBESTREIT C (2016) Wutachregion. Wiebelsheim.
- KOTULLA M (2014) Megafluten. Stud. Integr. J. 21, 4-11.
- KOTULLA M (2016) Der explosive Ausbruch des Laacher-See-Vulkans. Stud. Integr. J. 23, 111–116.
- Kotulla M (2017) Neuer Canyon am Oroville-Staudamm Ausgebrochener Wasserstrom verursacht schnelle Erosion. Stud. Integr. J. 24, 45-48.
- Lamb MP & Fonstad MA (2010) Rapid formation of a modern bedrock canyon by a single flood event. Nature Geoscience *3*, 477–481.
- LIEHL E (1988) Morphologie des Wutachgebietes. In: LIEHL E (Hg.) Die Wutach. Nachdruck von 1971, Freiburg, 1–30.
- METZ B & SAUER H (2012) Geomorphologie und Landschaftsentwicklung. In: Regierungspräsidium Freiburg (Hg.) Der Feldberg. Subalpine Insel im Schwarzwald. Ostfildern. 14–62.
- Neef E (1981) Das Gesicht der Erde. Nachschlagewerk der physischen Geographie, mit einem ABC. 5., überarbeitete Auflage, Frankfurt/M.
- PFAFFENBERGER C & SCHIEDEK T (1993) Zeitmarken der Wutach-Eintiefung: fluviale Terrassen und ihre Korrelation mit würmzeitlichen Vereisungsphasen des Südschwarzwaldes. In: EINSELE G & RICKEN W (Hrsg.) Eintiefungsgeschichte und Stoffaustrag im Wutachgebiet (SW-Deutschland). Tübinger Geowiss. Arbeiten, Reihe C, 15, 66–73.
- RICKEN W & EINSELE G (1993) Entstehung der Wutachschlucht: Übersicht der Prozeßabfolgen. In: EINSELE G & RICKEN W (Hrsg.) Eintiefungsgeschichte und Stoffaustrag im Wutachgebiet (SW-Deutschland). Tübinger Geowiss. Arbeiten, Reihe C, 15, 16–44.

Anschrift des Verfassers: Michael Kotulla, SG Wort und Wissen, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn; E-Mail: m.kotulla@wort-und-wissen.de

# Die Paradiesvögel

# 2. Präexistente genetische Programme und die Rolle der sexuellen Selektion

Woher kommt die erstaunlich farbenfrohe und formenreiche Vielfalt der Paradiesvögel? Nach klassischen evolutionstheoretischen Vorstellungen müsste sie schrittweise durch ungerichtete Mutationen aufgebaut worden sein. Eine Reihe von Befunden spricht jedoch dafür, dass sie auf präexistenten genetischen Programmen beruht.

Nigel Crompton

Abb. 1 Sexualdimorphismus beim Schmuck-Paradiesvogel (Paradisaea decora). Das Männchen ist oben. (J. G. KEULEMANS, gemeinfrei) Die Paradiesvögel (Paradisaeidae) sind eine ungewöhnlich farbenfohe und formenreiche Vogelfamilie, die in Neuguinea und Nord-Ostaustralien vorkommen und außergewöhnliche Balzrituale zur Schau stellen. Die Vögel sind (meist ausgeprägt) sexualdimorph\*. Trotz oft erheblicher Unterschiede unter den Männchen verschiedener Arten sprechen zahlreiche Hybri-

den\*, die Ähnlichkeit im Aussehen der Weibchen und ähnliche molekulare Sequenzen dafür, dass es sich bei den Paradiesvögeln um eine abgegrenzte genetische Familie handelt (CROMPTON 2017). Woher aber kommt die enorme Vielfalt innerhalb dieser Vogelgruppe? In diesem zweiten Beitrag über die Paradiesvögel soll gezeigt werden, dass präexistente genetische Programme und sexuelle Selektion einen Schlüssel zum Verständnis dafür liefern.



#### Die Rolle der sexuellen Selektion

Die Familie der Paradiesvögel ist durch einen ausgeprägten Sexualdimorphismus gekennzeichnet, d.h. Männchen und Weibchen sind deutlich verschieden (Abb. 1). Die Weibchen tendieren zu einem deutlich weniger auffälligen Aussehen als die Männchen. Wenn man die Weibchen vergleicht, merkt man viel leichter, dass die Paradiesvögel monophyletisch sind, also eine einzige genetische Familie bilden. Der Phänotyp\* der Männchen dagegen weist besonders bei den polygynen\* Arten eine erstaunliche Vielfalt auf. Im Allgemeinen wird das Herz der "Dame" von dem Männchen mit der eindrucksvollsten Balzdarbietung erobert. Oft erobert das Männchen letztendlich sogar das Herz der meisten anwesenden Damen, besonders wenn das Balzgebiet oder das Lek (ein Ort, wo mehrere Männchen gemeinsam ihre Darbietungen präsentieren) optimal ist. Bei dieser Art der Fortpflanzungsstrategie findet sicher eine sexuelle Selektion durch die Auswahl statt, die die Weibchen treffen. Man betrachtet die sexuelle Selektion als Quelle des extremen Sexualdimorphismus und der mit ihm verbundenen überreichen Artbildung (Speziation).

Was aber ist sexuelle Auslese? Die natürliche Auslese ist seit Darwin allseits bekannt. In ihrem Falle erfolgt die Auslese aufgrund der Umweltbedingungen, und ausgewählt werden die am besten an die jeweilige Umwelt angepassten Individuen. Die künstliche Auslese erfolgt seit den frühesten Anfängen der Land- und Viehwirtschaft durch den Menschen. Hier hängt die Auswahl von wechselnden Vorlieben des Züchters ab, und so hat der Mensch mit Erfolg z.B. den Wildkohl in alle möglichen Arten seiner Lieblingsgemüse oder die grauen Wölfe in eine Fülle von Hunderassen verwandelt. Die sexuelle Auslese jedoch erfolgt durch das Wahlverhalten des Partners, das heißt die angeborene Präferenz des Partners, üblicherweise des Weibchens. Das Weibchen wählt aus, was es sieht (oder auf andere Art wahrnimmt) und am meisten mag. Der Phänotyp ihres Nachwuchses und insgesamt der ganzen Art ist das Ergebnis ihres angeborenen weiblichen Auswahlverhaltens. Vögel (und andere Tiere) zeigen deutlich einen Sinn für Schönheit und Formen. Wenn es auch schwierig ist, dies experimentell nachzuweisen, kann man doch die hohe Wertschätzung der Ästhetik zum Beispiel bei der Nestwahl der Laubenvögel und ebenso bei der Auswahl des Gefieders und der Darbietungen bei den Paradiesvögeln beobachten. Unabhängig davon, ob diese Vögel bewusst wahrnehmen, was sie attraktiv finden, oder nicht - wenn die Weibchen vor die Wahl gestellt werden, treffen sie jedenfalls konsequente Entscheidungen.

## Die Paradiesvögel gelten als hervorragende Beispiele dafür, dass sexuelle Selektion zu positiver Rückkopplung führt, die wiederum rasche Artbildung fördert.

Vermutlich würden neue Phänotypen bevorzugt werden, wenn sich die Launen der Weibchen ändern sollten. Man hat schon seit langem argumentiert, dass sexuelle Selektion zu positiver Rückkopplung führt, die wiederum rasche Artbildung fördert. Die Paradiesvögel gelten als hervorragende Beispiele dafür. FISHER (1971) beschrieb in seinem Buch "The Genetical Theory of Natural Selection" (Die genetische Theorie der natürlichen Auslese) diesen Prozess als Modell einer rasanten sexuellen Selektion. FISHER stellte die Theorie auf, dass die Auslese eines Weibchens zu einem selbstverstärkenden oder "rasanten" Prozess würde, sobald es eine Vorliebe für ein bestimmtes männliches Merkmal entwickelt hat (FISHER 1971). Es wurden auch andere Formen der sexuellen Auslese vorgeschlagen, zum Beispiel Indikatorsysteme, bei denen das gewünschte männliche Merkmal größere

## **Kompakt**

Die formenreichen und farbenprächtigen Paradiesvögel (Paradisaeidae) lässen sich zu einer einzigen genetischen Familie zusammenfassen, die gegen andere Gruppen abgegrenzt ist. Dies wurde im ersten Teil in der vorigen Ausgabe von Studium Integrale Journal gezeigt. Woher kommt die enorme Vielfalt innerhalb dieser außergewöhnlichen Vogelgruppe? Schon lange wurde sexuelle Auslese als Motor angesehen. Allerdings ist sexuelle Auslese ein Mechanismus, der zwar die Vielfalt der Arten erhalten kann, nicht aber in der Lage ist, ihre Vielfalt zu erzeugen. Der Schlüssel zum Verständnis scheinen präexistente\* genetische Programme zu sein. Durch meiotische Mechanismen können solche Programme umkombiniert und ausgewählt werden. Auf diese Weise könnte die Vielfalt der Paradiesvögel entstanden sein. Alternativ müsste diese Vielfalt im Sinne des Neodarwinismus nach und nach durch mehrfache vorteilhafte Mutationen aufgebaut worden sein. In diesem Beitrag wird gezeigt, dass präexistente genetische Programme den Ursprung der phänotypischen\* Merkmalsvielfalt der Paradiesvögel besser erklären können als mehrfache vorteilhafte Mutationen. Es besteht ein Zusammenhang zwischen dem ausgesprochen attraktiven Schmuckgefieder der Arten einerseits und ihrem ausgeprägten Paarungsverhalten andererseits, deren Ausprägung auf die Rolle der Neuralleiste\* in ihrer Entwicklung hinweist. Die enorme Vielfalt der Gefieder erweckt den Eindruck, dass die Paradiesvögel der ornithologische Inbegriff des Liebeswerbens sind.

Tauglichkeit anzeigt ("indiziert") (FUTUYMA 2013). MARTIN (2015) behauptete sogar, dass die Hybridisierung die Rolle der sexuellen Auslese verstärke. IRESTEDT et al. (2009) stellten jedoch fest, dass die Artbildungsraten bei Paradiesvögeln mit denen jeder anderen Familien innerhalb der Kerngruppe der Rabenähnlichen vergleichbar sind. Sie fanden keinen Hinweis, der vermuten ließ, dass die sexuelle Auslese rasche Änderungen im sexuell wirksamen Schmuck verursacht hätte.

Die attraktive Idee der sexuellen Auslese. die auf eine Theorie DARWINS zurückgeht (1871), ist in Bezug auf die Entstehung neuer Merkmale zunehmend umstritten. In Wiens' (2001) Feldübersicht wird klar über umgekehrte Trends berichtet: Kunstvolle männliche Merkmale gehen verloren, manchmal häufiger, als sie dazugewonnen werden. Und die weibliche Vorliebe wird geringer, geht ganz verloren oder stellt sich um. Wiens, der nach alternativen Erklärungen sucht, kommt zu dem Schluss: "Externe

Abb. 2 Der Nacktkopf-Paradiesvogel (Cicinnurus respublica). (Serhanoksay, CC BY-SA 3.0)



### Glossar

**Allel**: Zustandsform bzw. Variante ein und desselben Gens.

distale → Hybriden: Gattungs- oder kladeübergreifende Hybriden (vgl. Teil 1 des Artikels; CROMPTON 2017)

dominantes → Allel: Allel eines Gens, das die Wirkung eines anderen (rezessiven) Allels überlagert.

**epidermal**: die Oberhaut bzw. äußerste Schicht der Haut betreffend.

**Epistasis**: Gen-Wechselwirking: Das epistatische Gen unterdrückt die Wirkung des hypostatischen Gens. Die Epistase kann auf dominante oder rezessive Weise erfolgen; die Epistase ist dominant, wenn beide Allele des epsitatischen Gen in der rezessiven Form vorliegen, so dass die Unterdrückung aufgehoben und das zuvor unterdrückte, hypostatische Gen exprimiert werden kann.

**Hybride**: Mischling aus zwei verschiedenen Arten.

**mesodermal**: vom mittleren Keimblatt des Embryoblasten stammend.

**Neuralleiste**: Zwei kleine Stränge von Stammzellen, die sich entlang des embryonalen Neuralrohrs bilden und von dort in verschiedene Teile des Körpers wandern. In Wechselwirkung mit den jeweiligen Geweben ihres Zielgebietes verursachen und beeinflussen diese Stammzellen die Entstehung vieler Gewebetypen und von Organen.

Phänotyp, phänotypisch: das Erscheinungsbild (äußeres Aussehen) betreffend.

**polygyn**: ein Männchen hat mehrere Weibchen.

**präexistent**: hier: in der Ursprungspopulation einer Art bereits vorhanden.

Sexualdimorphismus: Unterschiedliches Aussehen von Männchen und Weibchen derselben Art

ökologische Faktoren wie das reichlich vorhandene Nahrungsangebot in Neuguinea können vielleicht erklären, warum männliche Paradiesvögel in der Lage waren, ihre promiskuitiven Paarungssysteme, ihre großartigen Gefieder und ihre kunstvollen Balzdarbietungen zu entwickeln und aufrechtzuerhalten." In Wirklichkeit erklären diese Beobachtungen jedoch nur, wie dieses Schmuckgefieder beibehalten wird, nicht aber, wie es entstanden ist.

All diese atemberaubende Schönheit und all die großartigen, erstaunlichen Verhaltensweisen werfen die Frage auf, woher das alles kommt. Diese Frage zielt über die oberflächliche Lösung der sexuellen Auslese hinaus. Sie geht vielmehr in die Tiefe. Wenn irgendeine Auslese im Spiel ist, muss zunächst einmal etwas da sein, was ausgelesen werden kann. Die wirkliche Frage lautet: Woher kam ursprünglich die genetische (oder sonstige) Information, die diese ganze Schönheit und diese vielfältigsten Verhaltensweisen zum Ausdruck bringt? Die beständige Wirkung der Auslese, sei sie sexuell oder nicht, ist ein nachgelagertes Thema. Als Erstes müssen wir den Ursprung der genetischen Grundlagen erforschen, die die erlesenen Darbietungen der Männchen und die dazu passenden Vorlieben der Weibchen hervorbringen.

## Verursachung durch glückliche Zufälle oder durch planvolles Vorgehen?

Üblicherweise werden hierbei zwei Modelle in Betracht gezogen, die auf zwei ganz unterschiedlichen Ansichten beruhen: Verursachung durch viele glückliche Zufälle und Verursachung durch

planvolles Vorgehen (Design). Wenn glückliche Zufälle die Ursache sind, dann wäre nicht nur ein Ereignis, sondern es wären viele Ereignisse (bzw. aufeinanderfolgende Schritte) notwendig. Diese Zufallsschritte spiegeln vererbbare Änderungen der DNA wider; z.B. Mutationen in proteincodierenden Regionen von Genen oder in genregulierenden Regionen von Genen. Diese Ereignisse dürfen nicht (oder nur sehr wenig) schädlich sein, sonst würden sie durch die Auslese aussortiert worden. Außerdem sind viele solcher Änderungen erforderlich. Wie DARWIN (1859) schrieb: "Natürliche Auslese wirkt nur, indem SIE geringe aufeinanderfolgende Variationen zu ihrem Vorteil nutzt. SIE (DARWIN personifiziert die Auslese in diesem Text - "she" statt "it" -, deshalb diese Schreibweise) kann niemals einen großen, abrupten Schritt machen, sondern muss sich in kurzen und sicheren, aber langsamen Schritten vorwärtsbewegen." Das ist das Modell der mehrfachen vorteilhaften Mutation (MVM), welches mit Genduplikationen (Verdopplung von Genen) und weiteren derartigen Prozessen einer Veränderung verbunden wäre.

Wenn aber Design die Ursache ist, geht man davon aus, dass genetische Programme schon in der DNA codiert sind. Sie steuern die Entwicklung (bzw. spielen eine besondere Rolle bei ihrer Regulation) und führen zu den beobachteten komplexen morphogenetischen und Verhaltenseigenschaften. Das ist das Modell der präexistenten genetischen Programme (PGP). Welches dieser zwei Modelle bietet die vernünftigste Erklärung für die in den verschiedenen Arten der Paradiesvögel ausgeprägte Vielfalt?

# Mehrfache vorteilhafte Mutationen oder präexistente genetische Programme?

Die Wimpel des Wimpelträgers (seine modifizierten Fadenfedern am Hinterkopf) bieten ein ausgezeichnetes praktisches Beispiel, mit dessen Hilfe man die beiden Modelle bewerten kann. Diese Federn stellen wohl das Außergewöhnlichste dar, was man je bei einem Vogel gesehen hat (Abb. 3). Federn an sich entstehen während der Embryogenese aus Hautpapillen (Erhebungen) mesodermalen\* Ursprungs, die in der Haut von einer epidermalen\* Scheide umgeben sind. Während des Wachstums der Hautpapille wird ihr zentraler Bereich abgebaut, so dass eine zylindrische Fadenfeder entsteht. Entlang dieser Röhre bilden sich Proteingradienten (z.B. des Proteins Shh). Diese Gradienten führen dazu, dass sich auf einer Seite ein Schaft bildet; seine



Abb. 3 Der Wimpelträger (Pteridophora alberti). Die Fadenfeder-"Wimpel" sind dreimal länger als der Vogel selbst und und haben Nebenäste entlang nur einer Seite; es handelt sich um rautenförmige Federäste, die wie silberfarbene Plastik aussehen. Die Männchen schwenken diese Wimpelfedern vor und zurück, während sie beim Balztanz auf und ab hüpfen. (naturepl.com)

Fahnen bilden ein Muster aus schmalen Streifen, welche durch programmierten Zelltod entstehen und eine sich wiederholende Reihe von Federästen bilden. Proteingradientenmuster (z. B. von BMP2, BMP4 und Noggin) entlang jedes Federastes bewirken ihre Differenzierung in eine Reihe von Nebenästen, auf der einen Seite mit Häkchen (Hakenstrahlen) und auf der anderen Seite ohne Häkchen (Bogenstrahlen) (Yu et al. 2002; 2004). Dieses grundlegende Muster der Federbildung dient als Basis für alle verschiedenen Federarten: Konturfedern, Daunenfedern und Fadenfedern. Zur Herstellung der einzigartigen Wimpelfedern des Wimpelträgers ist nach dem PGP-Modell die Aktivierung dreier vorhandener genetischer Programme erforderlich, die (1) die zwei spezifischen Federn stark verlängern, (2) die Bildung einer Federfahne entlang der einen Seite des Schaftes dieser beiden Federn unterdrücken und (3) deren Differenzierung entlang der anderen Seite umstellen.

Nach dem MVM-Modell sind diese Programme auch erforderlich. Doch muss deren Vorhandensein durch zahlreiche Mutationsereignisse erklärt werden, die alle durch Zufall die Gene vieler Proteine passend verändern mussten, sodass ihre kombinierten Funktionen zusammenwirken konnten, um ein erforderliches Programm zu erzeugen. Selbst ein einziges vorteilhaftes Mutationsereignis ist schon unwahrscheinlich, doch diese ganze Fülle an vorteilhaften, aufeinander abgestimmten Mutationen ist extrem unwahrscheinlich. Es muss aber das Vorhandensein von nicht nur einem, sondern allen drei genetischen Programmen (s.o.) erklärt werden. Es gibt nur eine vernünftige Möglichkeit, wie das MVM-Modell funktionieren könnte: Die Information müsste im Wesentlichen schon an Ort und Stelle gewesen und auf irgendeine Weise kooptiert worden sein. Kooption (Neu-Nutzbarmachung) ist ein evolutionäres Modell, nach dem genetische Ressourcen, die zur Ausprägung eines phänotypischen Merkmals benutzt werden, später zusätzlich verwendet, d. h. kooptiert werden, um zur Ausbildung eines anderen Merkmals beizutragen. Eine solche Lösung nutzt und bestätigt aber im Grunde die Stärke des PGP-Modells bzw. läuft auf dieses Modell hinaus und verschleiert gleichzeitig die große Unwahrscheinlichkeit des MVM-Modells. Denn es geht ja gerade von präexistenten Programmelementen aus.

Doch der Wimpelträger braucht noch mehr. Auch der Rest des einzigartigen, reichen Gefieders will erklärt sein. Die ausgewogene, attraktive Anordnung des Gefieders, die koordinierte Regelung von Tausenden von häufig individuellen

# Auch das Kooptionsmodell setzt präexistente genetische Programme voraus.

Federpigmentierungsmustern ist ein erstaunlich komplexes Kennzeichen der Vögel. Die Aktivierung präexistenter genetischer Programme kann die definierte Verteilung der Melanozyten in bestimmten Federn und auf bestimmten Federsträngen gut erklären (LIN et al. 2013). Das MVM-Modell ist überhaupt nicht geeignet, den Ursprung komplexer Gefiedermuster zu erklären, wie man sie bei den verschiedenen Paradiesvogelarten beobachtet, es sei denn, es greift auf eine Lösung auf der Grundlage der Kooption

Abb. 4 Der Hybride (unten Mitte) aus dem Prachtparadiesvogel (*Ptiloris magnificus*, links) und dem Kleinen Paradiesvogel (*Paradisaea minor*, rechts) hat ein relativ "durchschnittliches" Aussehen, was durch Dominanz und Epistasis erklärt werden kann, da dies zur Unterdrückung der auffälligen Merkmale führen kann. (Näheres im Text)

(Aus Frith & Beehler 1998, mit freundlicher Genehmigung der Oxford University Press)



zurück. Mit anderen Worten: Wiederum wird die Verwendung von präexistenten genetischen Programmen vorausgesetzt.

Außerdem zeigt der Wimpelträger nicht nur ein einzigartiges Balzverhalten der Männchen, sondern auch ein sonderbar anspruchsvolles "Vorliebe"-Verhalten der umworbenen Weibchen. Auch diese Merkmale erfordern eine Erklärung. Viele Paradiesvogelmännchen haben außergewöhnliche Balzrituale, zu denen einzigartige Balzschauplätze, eine überwältigende Choreografie, außerordentliche Laute (Vokalisationen) und sogar taktile Stimulation gehören. Die Weibchen zeigen ein erstaunlich wählerisches Auswahlverhalten und eine deutliche Übereinstimmung in ihrer Vorliebe, welches Männchen genau die beste Show abzieht.

Die Erforschung der molekularen Neurobiologie dieser angeborenen Verhaltensformen steckt noch in den Kinderschuhen, man weiß ein bisschen über die Vokalisierung (Lautbildung) der Vögel (WHITNEX et al. 2014). PGP-Modelle liefern eine logische und vernünftige Erklärung für das Vorhandensein all dieser unterschiedlichen Merkmale. Das MVM-Modell dagegen ist eine höchst unwahrscheinliche Erklärung. Die Anforderungen, die ein solch komplexes, gut integriertes Verhalten beider Geschlechter an das MVM-Modell stellt, sind im Grunde unerfüllbar. Die Wahlentscheidungen des Weibchens sind so spezifisch und komplex, dass jede Abweichung beim Männchen sich fast immer als nachteilig erweisen würde. Solche Szenarien wie ausgeprägte Selektivität, gefolgt von unerklärlichen

Änderungen bei der Auswahl und zufällige Vernetzung mit attraktiven männlichen Neuheiten, wiederum gefolgt von intensiver Selektivität, folgen einem ausgeprägten Wunschdenken. Wieder einmal kann das MVM-Modell nur gerettet werden, wenn man auf Kooption präexistenter genetischer Programme zurückgreift. Paradiesvögel sind ein schlagkräftiges Argument für PGP und planvolles Vorgehen (Design).

Die Rolle des weiblichen Wahlverhaltens ist auch in anderer Hinsicht aufschlussreich. Wenn bei der Balz eine Anzahl von Weibchen anwesend ist, neigen sie nach Aussage vieler Feldforscher dazu, dasselbe Männchen auszuwählen. Das lässt vermuten, dass das weibliche Auswahlverhalten angeboren ist: Nur der Beste ist gerade gut genug. Biologische Experimente bei verschiedenen Arten bestätigen diese Beobachtung. Weibliche langschwänzige Widahvögel (Euplectes progne) geben den Männchen mit den längsten Schwänzen den Vorzug, selbst wenn diese unnatürlich lang sind (Andersson 1982). Diese Studien zeigen, dass Weibchen nicht durch die Selektion darauf "abgestimmt" werden, die Schwanzlängen von realen Männchen zu bevorzugen, die zuvor in ihrem Erfahrungsbereich aufgetaucht sein könnten, sondern schon so vorprogrammiert sind, dass sie die Männchen mit den längsten Schwänzen vorziehen, selbst wenn sie unnatürlich groß sind.

Studien über hybride Paradiesvögel sind diesbezüglich auch ziemlich aufschlussreich. Nur eine einzige Generation ist nötig, um durch Hybridisierung einzigartige, komplexe Merkmale zu verbergen. Was können wir von den Gattungshybriden lernen? Wären Gattungshybriden eine Kreuzung zwischen Elternarten, die nach dem MVM-Modell entstanden sind. wäre beim hybriden Phänotyp eine Mischung dieser MVM-Merkmale zu erwarten. Wenn jedoch die Gattungshybriden eine Kreuzung zwischen Elternarten wären, die nach dem PGP-Modell und durch meiotische Rekombination entstanden sind (bei denen neue rezessive und hypostatische Kombinationen von Merkmalen zum Vorschein kommen), würden die Hybriden diese Merkmale wieder verbergen (weil sie durch Rezessivität oder Epistase\* verborgen wären). Gemeinsame dominante\* und epistatische Merkmale würden wieder zum Vorschein kommen. "MVM-Gattungshybriden" zeigen bedeutsame phänotypische Vielfalt, aber "meiotische Gattungshybriden" weisen bedeutende phänotypische Ähnlichkeit auf, sie neigen auch bei verschiedenen Elternarten-Paaren zu einem ähnlichen Phänotyp, der auf einen gemeinsamen Vorfahren hinweist. Die distalen\* Gattungshybriden verbergen konsequent Merkmale und zeigen einen gemeinsamen Phänotyp. Sie scheinen zu einer gemeinsamen Urform zurückzukehren. Das wurde wiederholt bei den Hybriden beobachtet und es ist ein starker Beleg für meiotische Gattungshybriden und das PGP-Modell.

## Der größere Zusammenhang

Wie kann eine Familie wie die Paradiesvögel solch eine Überfülle an phänotypischer Vielfalt aufweisen und doch aus einer Gruppe von Arten mit präzise definierten Phänotypen bestehen? Das ist ein Problem, das MENDEL elegant gelöst hat. Durch das Vorhandensein von alternativen Allelen\* für jedes Gen sorgt Rekombination dafür, dass mit der Zunahme der Anzahl der vorhandenen Gene ein exponentieller Anstieg von sofort funktionellen und beständigen

## Theoretisch können zwanzig variable Gene eine Million verschiedene Phänotypen hervorbringen, die sich jeweils in zwanzig Merkmalen unterscheiden.

möglichen Phänotypen durch verschiedenste Kombinationsmöglichkeiten einhergeht. Das wurde vor kurzem bei Schmetterlingen bestätigt (WALLBANK et al. 2016). Die Rezessivität vieler Allele erklärt, wie die Informationen verborgener Merkmale in den Nachfahren der heterozygoten Kreuzungen zur Ausprägung kommen. Je größer die Anzahl der beteiligten Gene, desto vielfältiger sind die Phänotypen - sowohl in Bezug auf die

## Weitere Beispiele für das PGP-Modell

Weibliche Fische der Gattung Xiphophorus (Schwertträger) zeigen eine ähnlich exotische Präferenz. Kurzschwänzige Schwertträger ziehen männliche Artgenossen mit künstlich verlängerten Schwertschwänzen vor, wie sie in Wirklichkeit nur bei Männchen anderer Schwertschwanzarten vorkommen (BASOLO 1990; vgl. Abb. 5).

Weibliche Frösche der Gattung Physalaemus zeigen auch ausgefallene Vorlieben. Bei der Art P. coloradorum haben die Weibchen eine Vorliebe für Paarungsrufe, die "Glucken"-Laute enthalten, welche die Männchen ihrer eigenen Art gar nicht von sich geben. Doch die Männchen von P. pustulus und von P. petersi produzieren diese Laute. Die weibliche Auswahl scheint schon vorprogrammiert zu sein, unabhängig

davon, was in der Natur vorkommt (RYAN 1985). Für RYAN & RAND lag die Schlussfolgerung nahe, dass die weibliche Vorliebe schon in dem gemeinsamen Vorfahren der Froscharten vorhanden war (persönliche Korrespondenz, die bei Kirkpatrick & RYAN [1991] zitiert wird).

ANDERSSON (1982) kam auch zu dem Schluss, dass die einfachste Erklärung für seine Beobachtungen bei den Widahvögeln der gemeinsame Vorfahre sei. Alle diese Ergebnisse sprechen für ein PGP-Modell, bei dem die Weibchen bei ihrer Wahl auf vorhandene genetische Information zurückzugreifen. Ein MVM-Modell, bei dem durch die Wahl der Weibchen zahlreiche zufällige Mutationen ausgewählt werden, ist sehr unwahrscheinlich.



Abb. 5 Zwei Männchen (Zuchtformen) des Schwertträgers Xiphophorus helleri. (E. Schütte,

Anzahl als auch auf die Komplexität. Theoretisch können nur zwanzig variable Gene eine Million verschiedene Phänotypen hervorbringen, die sich jeweils in zwanzig Merkmalen unterscheiden. Eine sehr reichliche Artbildung lässt sich durch diesen Mechanismus leicht erklären.

#### Wie die präexistente Vielfalt zum Vorschein kommen kann

Rekombination beinhaltet drei Mechanismen, durch die neue Merkmale erscheinen können. Der erste Mechanismus, dessen Komplexität am geringsten ist, hat mit Dominanzverhältnissen zu tun. Oft ermöglicht ein dominantes Allel eine Funktion, während das bei seinem rezessiven Gegenstück nicht der Fall ist. So kann eine Feder eine charakteristische Farbvariante aufweisen oder nicht.

Der zweite Mechanismus betrifft die Epistase, die auch Gen-Wechselwirkung genannt

wird. Das epistatische Gen unterdrückt das hypostatische Gen. Wenn beide Allele des epistatischen Gens rezessiv sind, wird die Unterdrückung aufgehoben und die Merkmale des hypostatischen Gens kommen zum Vorschein. Wenn das hypostatische Gen ein Hauptregulator eines präexistenten genetischen Programms ist, wird ein bestimmtes phänotypisches Merkmal verborgen bleiben, solange dieses Gen epistatisch unterdrückt ist, und zur Ausprägung kommen, wenn es freigegeben ist. Zum Beispiel können einfache krautartige Pflanzenarten "schlafende" verholzte Phänotypen ausbilden, wenn Suppressoren (unterdrückende Regulationsgene) inaktiviert sind (MITSUDA et al. 2007; ZHANG et al. 2014).

Beim dritten Mechanismus geht es um mobile genetische Elemente. Diese können Allele inaktivieren oder sie können durch das Springen an eine andere Stelle des Genoms (Transposition) verborgene Merkmale zur Expression (Ausprägung) bringen. Darum kann Wein rot oder weiß und der Birkenspanner dunkel oder hell sein (KOBAYASHI et al. 2004; VAN'T HOF et al. 2016).

Die Genialität dieses dritten Mechanismus liegt in seiner evolutionären Vielseitigkeit. Änderungen sind reversibel, alternative Merkmale gehen also nicht für immer in der Abstammungslinie verloren, sondern können wiederhergestellt werden. Außerdem unterliegen solche Änderungen nicht einfachen, zufälligen Rekombinationsprozessen, sondern können auch für Umgebungsbedingungen sensibel sein, also durch Umweltreize hervorgerufen werden. Die Transposition könnte im Zusammenhang mit Populationsengpässen stehen. Bei der Besiedlung von Inseln sind nur wenige Gründerindividuen notwendig. Deren genetische Homogenität könnte die Transposition auslösen. Artaufspaltungen (Radiationen) auf Inseln könnten auch von Triggersignalen wie z.B. Umweltstressoren abhängen. Eine Kombination dieser drei Mechanismen, die die Expression der PGP regeln, bietet eine plausible Erklärung für die phänotypische Vielfalt, die man bei den Paradiesvögeln beobachtet.

#### Komplexe Synergie und die Neuralleiste

Bei den Paradiesvögeln stellt die Verbindung zwischen dem Gefieder, der Balzausstattung und dem Verhalten der Männchen und den Vorlieben der Weibchen eine komplexe Synergie dar. Diese Synergie könnte zwar rein theoretisch auf eine komplexe Art und Weise zufällig entstanden sein. Das PGP-Modell ermöglicht jedoch eine elegantere, harmonischere Erklärung, insbesondere wenn diese Synergie unter der Kontrolle einer

einzigen Struktur steht. Eine solche Struktur könnte die Neuralleiste\* sein. Diese embryonale Struktur bringt eine ganze Reihe von phänotypisch markanten Körpermerkmalen hervor. Aus ihr entwickeln sich drei Komplexe: das Pigmentsystem, das periphere Nervensystem (PNS) und der vordere Kopf (HALL 2009; TRAINOR 2014).

Die Neuralleiste ist ideal angeordnet, um die Kombination von Merkmalen zu vereinen, die mit den Balzdarbietungen zusammenhängen. Das außergewöhnliche Balzverhalten der Paradiesvögel ergibt sich aus der neuronalen Kontrolle des PNS, die ein Produkt der Neuralleiste ist. Das schöne Gefieder der Paradiesvögel wird durch das Pigmentsystem hervorgerufen, das ebenfalls aus der Neuralleiste hervorgeht. Und der artspezifische Kopfschmuck der Paradiesvögel entsteht bei der Schädelbildung, die ebenfalls ein Produkt der Neuralleiste ist. Der letztere Bereich umfasst auch artspezifische Schädelformen zur Aufnahme der Muskeln für die Betätigung des Schmuckgefieders, einzigartige Schnäbel, Kehllappen und Nasenbüschel sowie Stirn-, Kopf- und Nackenkammfedern (Yu et al. 2004; EAMES & SCHNEIDER 2005). Diese Beziehungen zwischen den verschiedenen phänotypischen Merkmalen, die primär für die Wechselwirkung mit der Umgebung verwendet und so markant bei den Balzdarbietungen der Paradiesvögel benutzt werden, bieten einen logischen Grund, warum die Neuralleiste eine ansonsten unzusammenhängend erscheinende Serie von Kennzeichen hervorbringt. Die Neuralleiste macht das Wesen der Familie und die Unterscheidung der Arten sichtbar.

#### Ursprung der Vielfalt

Wo hat die phänotypische Vielfalt ihren Ursprung? Es gibt wie oben erläutert zwei Möglichkeiten, die üblicherweise diskutiert werden: mehrfache vorteilhafte Mutationen (MVM) oder präexistente genetische Programme (PGP). Die erstere weist auf den Zufall in der Natur hin, die zweite auf Plan (Design) und Kunstfertigkeit. Die Paradisvogelforscher LAMAN & Scholes (2012) erinnern uns daran, dass DAR-WIN über die Schwanzfeder des Pfaus schrieb: "Wenn ich sie betrachte, wird mir schlecht!" (DARWIN 1911). Sie meinten, dass ihm wohl die verschwenderische Schönheit der Federn zu schaffen machte. Warum sollte so etwas Schönes wie eine Pfauenfeder DARWIN Bauchgrimmen verursachen? Ist es nicht wahrscheinlicher, dass ihm der Versuch, ein schwieriges Evolutionsproblem zu lösen, Kopfschmerzen bereitete? Könnte es sein, dass Darwin angesichts der Schönheit der Feder Gewissensbisse hatte? Hier hatte er einen deutlichen Hinweis für Design,

für eine kunstfertige Ausführung. Sein Argument der sexuellen Auslese ist als Erklärung für den Ursprung der phänotypischen Vielfalt bei den Paradiesvögeln unzureichend. Das Konzept der sexuellen Auslese bestätigt wie oben dargestellt die Stärke des PGP-Modells, verschleiert aber gleichzeitig die große Unwahrscheinlichkeit des MVM-Modells. Nur wenn die Schönheit tatsächlich schon vorhanden ist, kann die sexuelle Auslese auf sie einwirken.

### Könnte es sein, dass DARWIN angesichts der Schönheit der Feder **Gewissensbisse hatte?**

Warum gibt es so viele einzigartige, aufwändige und schöne Arten in einer einzigen genetischen Familie? Warum zeigt diese Familie einen so großen und zusammenhängenden Bereich vogelphänotypischen Potenzials: Balzschauplätze, verblüffende Choreografie, einzigartige Laute, leuchtendes Schmuckgefieder, zarte Fadenfedern, eindrucksvolle Schwänze und sogar Stimulation durch Berührung? Auch die Weibchen tragen ihren Teil dazu bei. Sie haben einen erlesenen Geschmack bei der Partnerwahl, sind aber dennoch durchaus in der Lage, Hybriden zu erzeugen. Die Familie der Paradiesvögel zeigt auch, dass die sexuelle Auslese eine bedeutende Rolle bei der Erhaltung dieser Merkmale spielt. Es ist, als ob die Familie einen ornithologischen Ausdruck des Konzepts des Liebeswerbens darstellt. Die Kerngruppe der Paradiesvögel zeigt das sehr deutlich. Das Posieren der Manukoden bei der Balz und ihre äußerst extravagante Luftröhre, mit der sie ihre bemerkenswerten Laute erzeugen, bestätigen das ebenfalls. Nur eine einzige Art, der Krähenparadiesvogel, scheint dieses Konzept verloren zu haben.

Die Reaktion der Menschen auf die Paradiesvögel hat dieses Verständnis des Liebeswerbens immer bestätigt: Seit Menschengedenken waren ihre Schmuckfedern eine Attraktion bei den Sing-Sings (dem geselligen Zusammensein) der Eingeborenen und unterstrichen die Tapferkeit der Männer. Auch in der westlichen Gesellschaft schmückten sich die Frauen damit. Diese Federn gehörten zum Schmuck für jahrtausendealte Moden (und halfen den Federhändlern, ihr Schäfchen ins Trockene zu bringen - ihr Nest mit Federn auszustatten, wie man im Englischen sagt), bis diese Marotte durch die Gier der Menschen und die Vernichtung der Vögel ein Ende fand. Paradiesvögel verkörpern die Idee des Liebeswerbens auf wunderbare Weise - sei es durch die zufälligen Launen der Natur oder sei es durch zweckgerichtetes Design, wobei das Letztere wesentlich wahrscheinlicher ist.

#### Quellen

- Andersson M (1982) Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. Nature 299, 818-820.
- BASOLO A (1990) Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. Science 250, 808-810.
- CROMPTON N (2017) Die Paradiesvögel. 1. Farbenpracht, Vielfalt und Einheit und ihre Hybriden. Stud. Integr.
- 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.
- DARWIN F (1911) Letter to Asa Gray dated April 3rd, 1860. The Life and Letters of Charles Darwin, Vol. II. D. Appelton and Co., New York and London.
- EAMES FB & SCHNEIDER RA (2005) Quail-duck chimeras reveal spatiotemporal plasticity in molecular and histogenic programs of cranial feather development. Development 132, 1499–1509.
- FISHER RA (1971) [1935]. The Design of Experiments. 9th ed. Macmillan, New York.
- HALL BK (2009) The neural crest and neural crest cells in vertebrate development and evolution. Springer, New York.
- Irestedt M, Jonsson KA, Fjeldsa J, Christidis L & Ericson PGP (2009) An unexpectedly long history of sexual selection in birds of paradise. BMC Evo. Biol. 9: 235. doi:10.1186/1471-2148-9-235.
- KIRKPATRICK M & RYAN M (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. Nature 350, 33-38.
- Kobayashi S,Goto-Yamamoto N & Hirochika H (2004) Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. Science 304, 982.
- LAMAN T & SCHOLES E (2012) Birds of paradise. National Geographic, Washington, DC and Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA.
- LIN SJ, FOLEY J, et al. (2013) Topology of feather melanocyte progenitor niche allows complex patterns to emerge. Science 340, 1442-1445.
- MARTIN PR (2015) The paradox of the birds of paradise: persistent hybridization as a signature of historical reinforcement. Ideas Ecol. Evol. 8, 58-66.
- Mitsuda N, Iwase A, Yamamoto H, Yoshia M, Seki M, Shinozaki K & Ohme-Takagi M (2007) NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of Arabidopsis. Plant Cell 19, 270-280.
- Ryan MJ (1985) The Tungara frog, a study in sexual selection and communication. University of Chicago Press.
- Trainor PA (2104) Neural crest cells. Evolution, development and disease. Academic Press, London.
- VAN'T HOF AE, CAMPAGNE P et al. (2016) The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. Nature 534, 102-105.
- WALLBANK RWR, BAXTER SW et al. (2016) Evolutionary novelty in a butterfly wing pattern through enhancer shuffling. PLOS Biol. 14(1): e1002353. doi:10.1371/ journal.pbio.1002353.
- WIENS JJ (2001) Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. Trends Ecol. Evol. 16, 517-523
- Yu M, Wu P, Widelitz RB & Chuong CH (2002) The morphogenesis of feathers. Nature 420, 308-312.
- Yu M, YuE Z et al. (2004) The developmental biology of feather follicles. Int. J. Dev. Biol. 48, 181-191.
- Zhang J, Nieminen K, Serra JAA & Helariutta Y (2014) The formation of wood and its control. Plant J. 17, 56-63.

Anschrift des Verfassers:

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

# Vogelfedern und Vogelflug

## 4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs

Aktives Fliegen stellt eine große Anzahl von anatomischen, physiologischen und verhaltensbiologischen Anforderungen, die miteinander in Wechselwirkung stehen. Flugentstehungstheorien müssen daher ein sehr anspruchsvolles Erklärungsziel erreichen. Werden die vorgeschlagenen evolutionären Ansätze diesem Ziel gerecht?

Reinhard Junker

### **Einleitung**

In den vorausgegangen Teilen dieser Artikelserie wurde gezeigt, dass Federn und ihre Verankerung und Steuerung eine Reihe von Bedingungen erfüllen müssen, um flugtauglich zu sein. Gleichzeitig sind aber auch ein passendes Federkleid und auf den Flug abgestimmte Flugmuskulatur, Skelettbau und Verhalten (Gehirnleistungen) erforderlich. Wie gezeigt lassen Modelle zur Entstehung von Federn wesentliche Fragen offen. Auch die Fossilüberlieferung gibt trotz zahlreicher neuer Funde von Dinosauriern mit flaumiger oder federartiger Körperbedeckung keine klare Auskunft über die Entstehungsweise flugtauglicher Vogelfedern.

Im Folgenden sollen evolutionäre Hypothesen der Entstehung des *Vogelflugs* vorgestellt und diskutiert werden. Um fliegen zu können, braucht es nach Caple et al. (1983, 455) integrierte Fähigkeiten: Der Start muss bewältigt werden, es braucht Schub- und Antriebskraft und Körperkontrolle in allen drei Achsenrichtungen,

und auch die Landung muss funktionieren. Eine Evolution des Fluges kann nicht Stück für Stück "abgearbeitet" werden; es muss vieles gleichzeitig berücksichtigt werden. Ein Konstrukteur kann an den einzelnen Bauteilen und an ihrer Steuerung gesondert arbeiten; er kann so lange Tests durchführen, Verbesserungen am Material oder an der Anordnung der Bauteile vornehmen, Abstimmungen ändern usw., bis seine Konstruktion funktioniert und marktreif ist. Natürliche Evolution bedeutet dagegen gleichsam eine "Operation am offenen Herzen" und ständig – auch in der Entwicklungsphase – "auf dem Markt" zu sein, d.h. von Generation zu Generation überleben zu müssen.

Eine Evolution des Fluges kann nicht Stück für Stück "abgearbeitet" werden; es muss vieles gleichzeitig berücksichtigt werden.

Bezüglich der Entstehung des Vogelflugs stehen sich klassischerweise die Cursorialtheorie (evolutiver Beginn des Fluges mit Läufern vom Boden aus) und die Arborealtheorie (evolutiver Beginn des Fluges von Bäumen aus) gegenüber. Neuere Ansätze versuchen zum Teil die beiden klassischen Hypothesen zu kombinieren.

Methodische Grenzen. Da die Flugentstehung nicht experimentell erforscht werden kann und auch keine Gesetzmäßigkeiten bekannt sind, aus denen die Entstehung von Federn und Flug hergeleitet werden könnten, sind auch hier historisch-narrative Erklärungen gefragt (vgl. Teil 2 dieser Artikelserie). Dabei müssen drei Bedingungen erfüllt sein: 1. Die evolutionären Schritte der Änderungen von Merkmalen müssen realistisch und in ihren zeitlichen Abfolgen passend sein, 2. die Organismen

**Hinweis:** Weitere Informationen können als Zusatzmaterial zum Artikel unter www.si-journal.de/jg25/heft1/feder-undflug.pdf heruntergeladen werden.

## **Kompakt**

Bezüglich der Entstehung des Vogelflugs stehen sich klassischerweise die Cursorialtheorie (evolutiver Beginn des Fluges mit schnellen Läufern vom Boden aus) und die Arborealtheorie (evolutiver Beginn des Fluges von Bäumen aus) gegenüber. Neuere Ansätze wie die "WAIR"-Hypothese versuchen die beiden Hypothesen teilweise zu kombinieren. Da die in der Vergangenheit liegende Entstehung des Vogelflugs nicht direkt untersucht werden kann und evolutionäre Hypothesen daher nur sehr eingeschränkt testbar sind, können Flugentstehungshypothesen nur auf Stimmigkeit mit physikalischen Gesetzmäßigkeiten und biologischen Anforderungen geprüft werden. Hier schneiden alle Flugentstehungstheorien schlecht ab, da ihnen durchweg eine Fülle von Beobachtungen und Argumenten entgegenstehen. Die Befürworter der einzelnen Theorien bieten nur wenige Gründe für ihre eigene Sicht und begründen diese vorrangig mit Argumenten gegen konkurrierende Sichtweisen, die sich dadurch gegenseitig ausschließen. Diese Situation gibt genug Anlass, die alternatve Sicht einer Schöpfung mit ins Kalkül zu ziehen.

müssen als Ganze funktional sein, 3. die Abfolge evolutionärer Schritte muss kontinuierlich und graduell sein, ohne größere Sprünge. Flugentstehungstheorien sind im strengen Sinne nicht testbar; es ist im Wesentlichen nur möglich, Szenarien für Entstehung und Evolution des Flugs daraufhin zu prüfen, ob sie mit physikalischen Gesetzen und biologischen Randbedingungen kompatibel sind. In diesem Sinne sollen die vorgeschlagenen Modelle bewertet werden.

## Start vom Boden aus: Cursorialtheorie

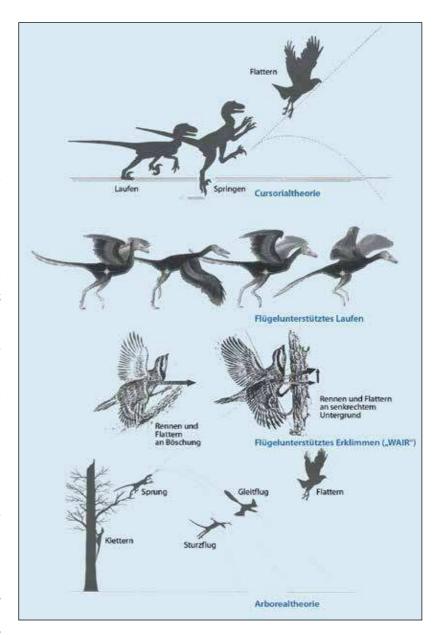
Die Cursorialtheorie wurde seit Mitte der 1970er-Jahre vor allem von John Ostrom (1976; 1979) stark vertreten (vgl. Abb. 1). Danach startete die Evolution des Vogelflugs ausgehend von schnell laufenden, bodenlebenden Dinosauriern. Eine Verbreiterung der Arme im vorderen Bereich könnte zum Zwecke des Beuteerwerbs (OSTROM) oder des Gleichgewichts und der Körperkontrolle evolviert und später für den Flug genutzt worden sein (CAPLE et al. 1983). Letzteres könnte dadurch erfolgt sein, dass die Tragflächenfunktion verbessert wurde, um größere Sprünge steuern zu können, woraus sich schließlich der aktive Flug entwickelt haben könnte (Caple et al. 1983, 456; Hedenström 1999, 375).

Als Argument für die Cursorialtheorie wird vor allem angeführt, dass Vögel Zweibeiner sind und es daher wahrscheinlich sei, dass die Evolution des Vogelflugs ihren Ausgang mit zweibeinigen Läufern nahm (z.B. Ostrom 1979, 48). Mittlerweile ist die Situation diesbezüglich nicht mehr so klar, seit sich herausgestellt hat, dass es mit Microraptor gui eine Art gab, die sehr wahrscheinlich als eine Art Doppeldecker ausgebildet war, indem auch die Hinterbeine zum Flugapparat gehörten (Abb. 3); wahrscheinlich waren auch andere Arten vierflügelig.

Als Argument für die Cursorialtheorie gelten außerdem die auffälligen anatomischen Ähnlichkeiten zwischen Archaeopteryx und kleinen zweibeinigen Theropoden (z.B. OSTROM 1986, 81). Archaeopteryx wurde von Ostrom noch aus einem weiteren Grund als Kronzeuge für die Cursorialtheorie ins Feld geführt: Die funktionelle Trennung der Vorder- und Hinterextremitäten war klar gegeben (Hinterextremitäten: Laufen, evtl. Klettern; Vorderextremitäten: Fliegen).

#### Kritik an der Cursorialtheorie

Eine Reihe von Befunden und Argumenten spricht gegen die Cursorialtheorie. Hier sollen nur die wichtigsten Punkte angeführt werden (ausführlicher in JUNKER 2017, Kapitel 4).



• Zweibeinige Läufer machen mit ihren Vorderextremitäten alternierende Bewegungen; für den Flügelschlag ist jedoch eine symmetrische Bewegung erforderlich (NUDDS & DYKE 2004, 994). Der Übergang dürfte kein triviales Problem sein, zumal kein Selektionsdruck auf Symmetrie der Bewegung ersichtlich ist, solange die Flugfähigkeit nicht erreicht ist.

• Um vom Boden aus einen Flug starten zu können, ist für einen Läufer (als evolutionärer Ausgangsform) eine große Geschwindigkeit erforderlich. Es ist äußerst fraglich, ob eine ausreichende Geschwindigkeit von den Dromaeosauriern erreicht werden konnte, die als Vogelvorläufer diskutiert werden (GEIST & FE-DUCCIA 2000, 664; TARSITANO et al. 2000, 682f.). MARTIN (2004, 979) gibt zu bedenken, dass schnelle Läufer eher kurze Vorderextremitäten besitzen, die beim Lauf zudem angewinkelt werden (was heutige Vögel beim Laufen auch tun) - das ist das Gegenteil dessen, was ein Tier benötigt, das mit Hilfe seiner Vorderextremitäten den Auftrieb ermöglichen soll. Zu bedenken ist

Abb. 1 Vier Modelle der Entstehung des Vogelflugs. Näheres im Text. (Nach CHATTEERJEE & TEMPLIN 2012: mit freundlicher Genehmigung)

## Das Modell von CAPLE et al. (1983)

Ein spezielles Cursorialmodell, das einige Beachtung fand, haben CAPLE et al. (1983) entwickelt. Sie beschreiben sechs evolutionäre Schritte vom Bodenläufer zum Vogel (CAPLE et al. 1983, 473). Die ersten Schritte betreffen die Körperkontrolle, auf die in diesem Modell besonderes Augenmerk gelegt wird. 1. Ein kleiner zweibeiniger Läufer springt nach fliegenden Insekten und fängt sie mit seinem Maul; die Vorderextremitäten dienen der Stabilität und der Körperkontrolle. 2. Die körperfernen Bereiche der Vorderextremitäten werden allmählich vergrößert, was die Körperkontrolle und Manövrierbarkeit sowie die Fähigkeit des Insektenfangs verbessert. 3. Die Bewegungen der Vorderextremitäten ändern sich in ein Auf- und Abschlagen. 4. Die Tragflächen werden größer, was den Auftrieb verbessert. 5. Dadurch werden auch die Körperkontrolle und die Landung verbessert. 6. Die Tragflächen werden weiter optimiert. Das Resultat dieser gesammelten Änderungen führe zum Kraftflug, so die Autoren. Dieses Szenario ist sehr grob geschnitzt und lässt im Detail fast alle Fragen offen. Der erste Schritt ist kein eigentlicher Schritt zur Flugfähigkeit hin, sondern eine günstige Ausgangsposition. Aber schon diese ist sehr fragwürdig, denn es ist in der heutigen Tierwelt kein Beispiel dafür bekannt, dass bodenlebende Formen Insekten in der Luft jagen außer bei gelegentlichen günstigen Umständen (PAUL 2002, 114), und die Erfolgschancen

sind für einen Läufer praktisch null. Außerdem sind bei heutigen bodenlebenden Vierbeinern mit vergleichbarer Größe wie Archaeopteryx keine Beispiele dafür bekannt, dass Vorderextremitäten bei schnellem Lauf oder beim Springen für die Balance eingesetzt werden (Bock 1986, 68; CHATTERJEE 1997, 155). Für den zweiten Schritt werden bereits flächige Federn benötigt, was einen großen Sprung erfordert. Vergrößerte Schuppen wären zwar auch hilfreich, aber ein evolutiver Weg von Schuppen zu Federn wird heute weitgehend ausgeschlossen. Zugleich würden Federn oder vergrößerte Schuppen den Luftwiderstand vergrößern und wären im Rahmen dieses Modells kontraproduktiv (CHATTERJEE 1997, 155). Nach Berechnungen von RAYNER (1988, 280) geht beim Übergang vom Laufen zum Springen 30-40 % der Geschwindigkeit verloren. RAYNER (1988, 276, 278) sieht das Modell von Caple et al. kritisch, zum einen weil Analogien aus der heutigen Tierwelt fehlen (s.o.), zum anderen weil unklar ist, wie von einem eher unkoordinierten Flügelschlagen für Gleichgewicht und Beuteerwerb die Flugfähigkeit erworben worden sein soll, die "extreme morphologische, physiologische und verhaltensbiologische Spezialisierungen" erfordert. Ob Verbesserung des Beuteschlagens nach diesem Szenario überhaupt den Flugerwerb fördern kann, ist demnach unwahrscheinlich.

Abb. 2 Der mutmaßlich baumlebende Microraptor gui war mit asymmetrischen flugtauglichen Konturfedern ausgestattet und als eine Art "Doppeldecker" ausgebildet. Als spezialisierte Form mit flugtauglichen Federn kann diese Gattung in der Frage nach dem Flugerwerb jedoch kaum weiterhelfen.

auch, dass der Start einer der anspruchsvollsten Teile des Flugvorgangs ist (RAYNER 2001, 378); ausgerechnet diese Fähigkeit müsste nach der Cursorialtheorie am Anfang der Evolution des Fluges gestanden haben.

• Es kommt ein Selektionsproblem hinzu: Eine Vergrößerung der Fläche der Hand und der Arme würde bremsend wirken (Tarsitano



et al. 2000, 680f.; BOCK 1986, 67). Auch die Idee, dass die Jagd nach fliegender Beute den Erwerb der Flugfähigkeit begünstigt haben könnte, ist untauglich. Denn solange ein Tier nicht selber fliegen kann, ist ein Rennen nach fliegender Beute sinnlos, weil diese sehr schnell problemlos entwischen kann.

- Der Körperschwerpunkt bei Läufern ist für den Flug ungünstig (Tarsitano et al. 2000, 680); seine Verschiebung macht andererseits nur für fliegende Tiere Sinn; auch die Annahme eines Gleitflugs als Übergangsflugform hat mit diesem Problem zu kämpfen (Tarsitano et al. 2000, 676).
- Die Körperform von zweibeinigen Läufern ist nicht geeignet, um eine für ein Gleiten passende Fläche zu ermöglichen, außerdem verursacht der Bau der Hinterbeine und des Beckengürtels starke Luftturbulenzen (Tarsitano et al. 2000, 682f.).
- Für den Erwerb von Vorstufen einer Flugfähigkeit vom Boden aus gibt es keine Modelle aus der heutigen Vogelwelt; es ist nicht bekannt, dass zweibeinige Läufer ihre Vorderextremitäten benutzen, um schneller zu laufen, zu gleiten oder um Beute zu fangen (DIAL et al. 2006, 444; PAUL 2002, 114). Ausgebreitete Vorderextremitäten würden zudem den Luftwiderstand gegen das laufende Tier erhöhen (FEDUCCIA 2012, 92).

Die vorgeschlagenen Szenarien beinhalten in Bezug auf den Erwerb von Federn sprunghafte Änderungen.

- Für alle Modelle stellt sich die Frage, wie es zur notwendigen Verhaltensänderung gekommen ist. Tarsitano et al. (2000, 679) sind der Auffassung, dass der erste Schritt in der Evolution des Vogelflugs eine Verhaltensänderung war.
- Es sind viele Vogelgattungen aus der Unterkreide bekannt; darunter sind keine spezialisierten langbeinigen Läufer. Solche Formen wären aber zu erwarten, wenn die Vogelvorfahren spezialisierte Läufer waren (PAUL 2002, 117).

Bewertung. Insgesamt sind die Cursorialhypothesen wegen der Fülle von Problemen unplausibel. Das gilt auch dann, wenn einige dieser Probleme entschärft werden können. Die vorgeschlagenen Szenarien beinhalten zudem in Bezug auf den Erwerb von Federn sprunghafte Änderungen und sie sind gemessen am Erklärungsbedarf vage. Die in der zweiten Folge dieser Artikelserien geschilderten Probleme des Erwerbs von Vogelfedern schlagen auch hier zu Buche. Für viele postulierte Stadien und Verhaltensweisen fehlen außerdem Modelle aus der heutigen Tierwelt.

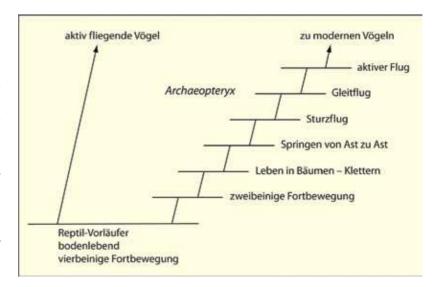
### Start von Bäumen aus: **Arborealtheorie**

Nach der Arborealtheorie (Baumtheorie) entstand der Vogelflug bei Tieren, die Bäume oder Felsen erklettern konnten, von wo aus sie zunächst mit einer Art Sturzflug und weiter über einen Gleitflug den aktiven Flug erreicht haben (z.B. Heilmann 1926; Bock 1986; Chatterjee 1997, 157ff.; FEDUCCIA 2012; vgl. Abb. 1, 3). Der große Pluspunkt für die Baumtheorie ist offensichtlich der energetische Aspekt. Eine hohe Startgeschwindigkeit wird hier durch die Schwerkraft sozusagen gratis angeboten, die Startsituation ist also energetisch viel günstiger.

Der vierflügelige Dromaeosauride Microraptor gui (und neuerdings weitere an den Beinen befiederte Formen) sowie Kletteranpassungen bei einigen Maniraptoren werden von manchen Forschern als Unterstützung der Baumtheorie gewertet (vgl. aber die Legende zu Abb. 2).

Umstritten ist in diesem Zusammenhang die Lebensweise von Archaeopteryx (HOWGATE 1985; PETERS 1994, 406f.; PADIAN & CHIAPPE 1998, 15; CHATTERJEE & TEMPLIN 2012, 595, u.a.); die Meinungen darüber, ob er baumlebend war und somit die Arborealtheorie unterstützt oder nicht, gehen bis heute auseinander.

Ein Vorteil des Baumlebens wird außer dem energetischen Aspekt darin gesehen, dass Flucht vor manchen Feinden, ein sicheres Schlafen und der Schutz des Geleges besser möglich seien (BOCK 1985, 203; BOCK & BÜHLER 1995, 10). Diese Autoren diskutieren im Zusammenhang mit der Arborealtheorie den Erwerb der Endothermie (gleichwarme, konstante Körpertemperatur), die sie als Voraussetzung für den aktiven Flug sehen, besonders für den Start. In Bäumen ist Endothermie wegen der größeren Ausgesetztheit besonders nützlich, weil dieser Standort im Vergleich zum Boden kühler ist (BOCK & BÜH-LER 1995, 10). Damit wird aber auch zugleich eine Körperbedeckung zur Wärmedämmung benötigt; es muss aber auch trotz dieser Körperbedeckung möglich sein, überschüssige Wärme abzugeben, was weiteren Regulationsbedarf mit sich bringt. Außerdem ist der Nahrungsbedarf höher und es ist eine größere Umorganisation des Herzens, der Lungen und des Blutkreislaufs erforderlich (Воск 1985, 203; 1986, 61; Воск & BÜHLER 1995, 8). Insgesamt handelt es sich also um einen ganzen Komplex von Änderungen und damit um einen enorm großen Schritt, dessen evolutive Bewältigung völlig unklar ist. Bock & BÜHLER (1995, 6) weisen darauf hin, dass die drei Aspekte Endothermie, Federn und Flug im Zusammenhang gesehen werden müssen, was bei evolutionären Modellierungen beachtet werden müsse.



Ansonsten verweisen die Befürworter der Baumtheorie auf die Probleme des Flugerwerbs von laufenden Vorfahren vom Boden aus. Die oben genannten Probleme der Cursorialtheorie werden häufig als Argumente für die Baumtheorie angesehen. Allerdings sind Probleme der einen Theorie nicht automatisch Argumente für einen Konkurrenten, da es noch andere Erklärungen geben könnte.

#### Kritik der Arborealtheorie

Auch die Arborealtheorie hat mit einer Fülle verschiedenster Schwierigkeiten zu kämpfen, von denen auch hier nur eine Auswahl angeführt werden soll (mehr dazu: JUNKER 2017, Kapitel 4).

• Nach der Arborealtheorie soll sich der aktive Flug aus einem Gleitflug entwickelt haben. Aber auch der rein hypothetische Übergang vom Gleitzum Schlagflug ist kompliziert und aufwändig, da beide Flugarten sehr unterschiedlich sind (PADIAN 1982, 11). Gleiter haben abgesehen vom Besitz von Flughäuten vergleichsweise wenige Änderungen im Bauplan, während alle aktiven Flieger im Skelettbau und in ihrer Physiologie stark abgewandelt sind; beispielsweise sind viele Gelenke stark spezialisiert, viele Knochen verschmolzen und der Stoffwechsel auf hohem Level: anders als Gleiter können aktive Flieger ihre Vorderextremitäten kaum für mehr als für den Flug verwenden (Padian 1982, 11). Wenn heutige Vögel vom Gleiten zum Schlagflug umschalten, erfolgt dies abrupt und total, da sonst zu wenig Schubkraft erzeugt wird (PAUL 2002, 121).

SHIPMAN (1998, 187) gelangt zur Schlussfolgerung, dass die markanten Unterschiede zwischen Gleitfliegern und aktiven Fliegern bedeuten, dass die Evolution des aktiven Flugs ausgehend vom Gleitflug fast genauso viele anatomische Änderungen erfordern dürfte wie die Evolution des Schlagflugs ausgehend von einem landlebenden Zwei- oder Vierbeiner.

Abb. 3 Rechts: Arborealtheorie nach Bock (1986, 69f.), die viele kleine, selektierbare Schritte enthalten soll: Das 1. Stadium, Leben in Bäumen, könne bereits in viele kleine Schritte unterteilt werden (allerdings hat dieses Stadium noch nichts mit Fliegen an sich zu tun, sondern ist nach der Baumtheorie nur dessen Startpunkt). Für diesen Schritt erwähnt Воск auch Federn – alles andere als ein kleiner Schritt (vgl. den ersten Teil dieser Artikelserie) Als 2 Schritt sieht Bock einen Sturzflug an, dem im 3. Stadium ein Gleitflug folgt, was seiner Auffassung nach wiederum in vielen kleinen Schritten erreicht worden sein könnte. Ausgehend vom Gleiten sei schließlich der aktive Flug entstanden. Kritiker halten die Darstellung für tendenziös, da die Cursorialtheorie (links) so dargestellt wird, als seien keine Zwischenstufen möglich.

**Abb. 4** Aufsteigender Flug und WAIR. Näheres im Text. (Aus JACKSON et al. 2011; mit freundlicher Genehmigung)



- Es gibt keinerlei Indizien dafür, dass sich irgendeine Gruppe gleitender Tiere (von denen es Hunderte gibt) auf dem Weg zum aktiven Flug befindet oder jemals befand (Padian 1982, 12; Caple et al. 1983, 475; Paul 2002, 117) oder dass irgendein Gleiter seine Extremitäten benutzen würde, um aktiv Vor- oder Auftrieb zu erzielen (Dial et al. 2008, 988). Gleiter und aktive Flieger befinden sich auf ganz verschiedenen Ästen des Wirbeltierstammbaums und ihre Ökologie ist komplett verschieden (Padian 2016, 417).
- Damit zusammen hängt die Problematik, dass die Selektionsbedingungen bei Gleitern und aktiven Fliegern z. T. einander zuwiderlaufen. Ein Gleitflieger benötigt von Anfang eine möglichst große Tragfläche. Diese gewinnt er am besten dadurch, dass er alle Extremitäten ausstreckt, wie es heutige Gleitflieger auch machen. "Bei den Vögeln deutet aber nichts darauf hin, dass ihre Beine jemals eine große Rolle als Teil der Tragfläche spielten" (Peters 2002, 425) – mittlerweile mit der Ausnahme von Microraptor gui und vermutlich Anchiornis. Der Doppeldecker-Bauplan von M. gui ist aber aufgrund seiner Spezialisierung als Vorläuferkonstruktion für den aktiven Flug nur mithilfe der Vorderextremitäten kaum geeignet.
- Bereits Gleitflug ist nicht gratis, sondern benötigt Kontrollmechanismen, das gilt selbst für schlechte Gleitflieger. Der Selektionsdruck auf Kontrolle und Stabilisierung bei einem gleitenden "Proto-Vogel" muss hoch gewesen sein (Norberg 1985, 305f.). Selektionsdruck ist aber nur eine der notwendigen Voraussetzungen, nicht hinreichend für den Erwerb einer neuen Fähigkeit, insbesondere in diesem Fall, da Kontrollmechanismen aufwändig sind.

- Gleiten und Segeln gilt bei heutigen Vögeln als abgeleitetes Verhalten, das vor allem bei größeren Arten vorkommt; mesozoische Vögel, deren Flug hauptsächlich im Gleiten und Segeln bestand, sind nicht bekannt (RAYNER 2001, 366); bei *Confuciusornis* wird diese Möglichkeit diskutiert (FALK et al. 2016).
- Nach der Baumtheorie müssten die Vogelvorläufer in der Lage gewesen sein, auf Bäume zu klettern. Die Selektionsbedingungen für den Erwerb der Flugfähigkeit stehen aber im Widerspruch zu den Selektionsbedingungen für den Erwerb der Kletterfähigkeit, da verschiedene Muskelpartien benötigt und sehr verschiedenartige Bewegungen ausgeübt werden (OSTROM 1974, 35).

Bewertung. Die Probleme der Entstehung des Vogelflugs von Bäumen aus sind so zahlreich und schwerwiegend, dass dieser Weg evolutiv nicht gangbar erscheint. Die vorgeschlagenen Szenarien sind vage, beinhalten größere Sprünge und geben keine Rechenschaft über die Details der im Einzelnen erforderlichen Änderungsschritte.

Andere Startpunkte. Statt von Bäumen aus könnte ein erster Gleitflug auch von irgendwelchen anderen erhöhten Positionen aus erfolgt sein. Dieser Ansatz könnte mit Elementen der Cursorialtheorie kombiniert werden. Peters (1985) stellt sich vor, dass die Vorfahren der Vögel in einem bergigen oder hügeligen Lebensraum lebten, wo sie über kleinere Erhebungen abwärts springen konnten (Hanggleiter), um dadurch die nötige Geschwindigkeit für den Erwerb des aktiven Flugs zu erreichen (in Anlehnung an Caple et al. 1983; vgl. Padian & Chiappe 1998, 19). Damit könnten manche Probleme der Baumtheorie (aber nicht alle) entschärft werden. Allerdings gibt Peters (1985, 247) selbst zu bedenken, dass die Details kaum rekonstruierbar seien. Auf die Details kommt es aber gerade an, wenn eine Hypothese mehr sein soll als eine vage Spekulation und wenn sie mehr als nur Rechenschaft über die Rahmenbedingungen (hier des Flugerwerbs) geben will. Und da die Abhang-Theorie eine modifizierte Cursorialtheorie ist, muss sie sich mit den meisten ihrer o.g. Probleme auseinandersetzen.

### Wing-assisted incline running (WAIR)

Die beiden klassischen Ansätze zur evolutiven Entstehung des Vogelflugs haben wie gezeigt mit schwerwiegenden Problemen zu kämpfen, und die Schlussfolgerung scheint nicht überzogen, dass beide evolutive Wege – von Bäumen oder vom Boden aus – nicht gangbar sind, auch nicht

in modifizierten Versionen. Ein Symptom für diese Aporie ist die Suche nach neuen Ansätzen. Auf einen dieser Ansätze soll im Folgenden eingegangen werden.

Demnach verlief der evolutive Flugerwerb über ein Verhalten, das manche Vögel heute zeigen und das auch als ontogenetisches Stadium vorkommt. Gemeint ist die Fähigkeit, unter Einsatz von Flügelbewegungen sehr steile Hänge oder auch Baumstämme zu erklimmen, wenn das bloße Laufen dafür nicht ausreicht (DIAL 2003, Bundle & Dial 2003 u.a.; Abb. 4). Im Englischen wird dafür der Fachbegriff "Wingassisted incline running" (WAIR) verwendet; eine eingebürgerte deutsche Bezeichnung dafür gibt es nicht.

WAIR soll also ein Zwischenstadium auf dem Weg zu einem aktiven Flug sein. Entstehende Flügel mit noch nicht flugtauglichen Federn sollen helfen, Hänge, Klippen oder Bäume zu erklimmen. Als ontogenetisches Übergangsstadium vor dem adulten Fliegen ist es energiesparsamer als das direkte Hochfliegen. Dieses Ontogenese-Stadium könnte auch ein phylogenetisches Übergangsstadium gewesen sein (DIAL et al. 2006, 437 u.a.). WAIR ermögliche somit funktionelle Zwischenstufen, die jeweils selektiv begünstigt wären.

#### Kritik am WAIR-Ansatz

Nicht anders als bei der Cursorial- und Arborealtheorie stehen auch der WAIR-Theorie schwerwiegende Probleme entgegen. Im Folgenden wird wieder nur eine Auswahl genannt.

- Das WAIR-Verhalten dient primär dazu, den Bodenkontakt zu verbessern, es wirkt wie ein Spoiler (DIAL 2003). Insofern ist es paradox, dass ein solches Verhalten phylogenetisch den ersten Flugversuchen vorausgegangen sein soll. Es gibt allerdings auch Untersuchungen, wonach WAIR den Auftrieb erhöht.
- Ein großes Problem ist die Übertragung von Ontogenese auf Phylogenese. Eine vorübergehende Konstruktion (z.B. noch unfertige Federn) oder unfertiges Verhalten (Hochflattern) ist ontogenetisch relativ unproblematisch, solange das Tier noch nicht selbständig überlebensfähig sein muss und noch nicht mit verschiedensten Umweltbedingungen konfrontiert wird. Aber das kann nicht ohne Weiteres auf einen Dauerzustand über eine große Zahl von Generationen übertragen werden.
- Ohne bereits recht weit entwickelte Federn, ohne entsprechende Muskulatur und ohne ein passendes Verhalten funktioniert WAIR nicht (Chatterjee & Templin 2012, 591). Wie konnten also ausgehend von unbefiederten oder nur mit einfacher haarartiger Körperbedeckung ausge-

statteten Formen eine "WAIR-Ausstattung" und "WAIR-Verhalten" evolvieren? Die bereits bei der Cursorialtheorie angesprochenen Probleme treten auch hier auf. Bei WAIR handelt es sich um ein komplexes Verhalten sui generis (DIAL et al. 2006, 438), das nicht zum Fliegen überleitet, sondern Flugverhalten und einen entsprechenden Flügelbau schon voraussetzt.

• Jede Form von Flug, ob Gleitflug oder Schlagflug, erfordert eine Reihe von Manövrierfähigkeiten (EVANGELISTA et al. 2014, 20). Es ist unklar, wie diese über das spezialisierte Verhalten einer WAIR-Zwischenstufe evolvieren konnten.

## Die Fähigkeit zu WAIR ist eher Folge der Fähigkeit zu aktivem Flug als eine seiner Voraussetzungen.

• Dececchi et al. (2016) haben in jüngerer Zeit durch eine aufwändige biomechanische Studie gezeigt, dass erst kleine Vertreter der Paraves zum WAIR-Verhalten in der Lage sein konnten. Setzt man die phylogenetischen Abfolgen der Theropoden-Dinosaurier voraus, so zeigt sich kein kontinuierlicher Trend einer Verfeinerung der biomechanischen Leistungsfähigkeit in Bezug auf diese Verhaltensweise. Ein deutlicher Einfluss von Flatter-Fortbewegungsmodellen auf den Erwerb von Flug-Merkmalen sei nicht nachweisbar. Die Fähigkeit zu WAIR sei Folge der Fähigkeit zu aktivem Flug, nicht eine seiner Voraussetzungen (Dececchi et al. 2016, 28). Die Ontogenese heutiger Vögel rekapituliere daher die mutmaßliche Phylogenese nicht; juvenile Vögel haben zudem keine Anatomie, die den mutmaßlichen Vogelvorfahren entspreche (DEсессні et al. 2016, 27).

Bewertung. Eine Evolution des Fluges mit dem WAIR-Verhalten als Zwischenstufe ist sehr unwahrscheinlich.

## Allgemeine Bewertung der Flugentstehungstheorien

Weitere weniger beachtete Flugentstehungsmodelle werden in JUNKER (2017, Kap. 4) vorgestellt. Alle vorgeschlagenen Modelle zur Entstehung des Vogelflugs sind durchweg vage und beinhalten große Schritte, die von einer selektierbaren Fortbewegungsweise zur nächsten überwunden werden müssten. In den vorgeschlagenen Szenarien wird nicht nennenswert auf die zahlreichen Details und die hierarchische Organisation und Synorganisation des Integuments (Federn und ihre Verankerung) und des Flugapparats eingegangen. Das gilt auch für die neueren Hypothesen wie das "WAIR"-Modell. OSTROM (1979, 47) räumt ein, dass seine Cursorialtheorie spekulativ ist, aber das gelte auch für die Arborealtheorie.

Sowohl gegen das Cursorial- als auch gegen das Arborealmodell gibt es wie geschildert so gravierende und zahlreiche Einwände, dass beide Modelle faktisch ausgeschlossen sind (Tab. 1). Es fällt auf, dass beide Modelle vor allem die Einwände gegen den jeweiligen Konkurrenten für sich verbuchen (das stellen z.B. auch OSTROM 1986 und PADIAN 2001 fest). Da es sich jedoch nicht um die einzigen Alternativen handelt, können Einwände gegen ein Konkurrenzmodell nicht als Argumente für das eigene Modell gewertet werden.

"Es ist absehbar, dass der Ursprung des Fluges – als Gegenstand eines wissenschaftlichen Diskurses – außer Reichweite ist."

Einige Autoren bringen die Situation durch entsprechende Einschätzungen auf den Punkt: "Wir werden vielleicht nie sicher wissen, wie Vögel abgehoben sind" (HEDENSTRÖM 1999, 375). "Praktisch alle Modelle zum Ursprung des Vogelflugs sind so spekulativ und so wenig mit Daten belegt, dass eine befriedigende Lösung in absehbarer Zeit unwahrscheinlich ist. …Es ist absehbar, dass der Ursprung des Fluges – als Gegenstand eines wissenschaftlichen Diskurses – außer Reichweite ist" (WITMER 2002, 17; jeweils eigene Übersetzung).

Hin und wieder wird ausdrücklich festgestellt, dass Theorien zur Entstehung des Vogelflugs nicht testbar seien. Beispielsweise äußern Burgers & Chiappe 1999, 62), dass Erklärungen der Entstehung des Fluges auf Mutmaßungen beruhen und es unwahrscheinlich sei, dass sie jemals überprüft werden können. Diesbezüglich kann man folgende Feststellung geradezu als Offenbarungseid lesen: "Unfortunately, we can never know how the different forms of animal flight began" (OSTROM 1986, 81). Wenn dem wirklich so ist, dann bedeutet das auch, dass nicht klar ist, ob es überhaupt einen evolutiven Weg gab, auch wenn Ostrom das sicher nicht zum Ausdruck bringen wollte. Padian (2001, 257, 260) nennt die Alternative zwischen Baumund Cursorialtheorie eine "unlösbare Frage", da die relevanten Vorgänge nicht fossil festgehalten werden könnten (vgl. Padian 2003, 452). Beide Theorien seien größtenteils nicht testbar, aber sie seien auch nicht falsifiziert. Doch stellt sich dann die Frage, wie sie überhaupt falsifiziert werden können. Wie werden historische Rekonstruktionen überhaupt bewertet? Einige Autoren betrachten hier die Falsifizierung als

falschen Weg; vielmehr seien in historischen Fragen bestätigende Befunde gefragt. Auf diese methodischen Fragen soll in einem eigenen Artikel eingegangen werden (s. auch JUNKER 2017, Kap. 4).

Für alle evolutionstheoretischen Modelle ist das Fehlen irgendeiner Zielorientierung evolutionärer Mechanismen und ihrer Rahmenbedingungen ein grundsätzliches Problem. Manchmal werden Szenarien beschrieben, wonach Änderungen eingetreten sein sollen, um etwas zu erreichen. Das aber würde Zielorientierung beinhalten, die nicht vorausgesetzt werden kann, solange nur natürliche Prozesse zugelassen werden. Die Probleme einer evolutiven Entstehung des Vogelfluges sind so massiv, dass es unter anderem auch aus diesem Grund Anlass gibt, an die Alternative einer Schöpfung zu denken.

#### Literatur

BOCK WJ (1985) The arboreal theory for the origin of birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds) The Beginnings of Birds. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp199–207.

BOCK WJ (1986) The arboreal origin of avian flight. Mem. Calif. Acad. Sci. 8, 57–72.

BOCK WJ & BÜHLER P (1995) Origin of birds: Feathers, flight and homoiothermy. Archaeopteryx 15, 5–13.

Bundle MW & Dial P (2003) Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR). J. Exp. Biol. 206, 4553-4564. Burgers P & Chiappe LM (1999) The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator. Nature 399, 60-62.

Caple G, Balda RP & Willis WR (1983) The physics of leaping animals and the evolution of preflight. Am. Nat. 121, 455–476.

Chatterjee S (1997) The rise of birds. Baltimore, Maryland: John Hopkins Univ. Press.

Chatterjee S & Templin RJ (2012) Palaeoecology, aerodynamics, and the origin of avian flight. In: Talent JA (ed) Earth and life. International Year of Planet Earth. Springer, pp 585–612.

Dececchi TA, Larsson HCE & Habib MB (2016) The wings before the bird: an evaluation of flapping-based locomotory hypotheses in bird antecedents. PeerJ 4:e2159; doi:10.7717/peerj.2159

DIAL KP (2003) Wing-assisted incline running and the evolution of flight. Science 299, 402–404.

DIAL KP, RANDALL RJ & DIAL TR (2006) What use is half a wing in the ecology and evolution of birds? BioScience *56*, 437–445.

Dial KP, Jackson BE & Segre P (2008) A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight. Nature 451, 985–990.

Evangelista D, Cam S, Huynh T, Kwong A, Mehrabani H, Tse K & Dudley R (2014) Shifts in stability and control effectiveness during evolution of Paraves support aerial maneuvering hypotheses for flight origins. PeerJ 2:e632; doi:10.7717/peerj.632

FALK AR, KAYETG, ZHOU Z & BURNHAM DA (2016) Laser fluorescence illuminates the soft tissue and life habits of the Early Cretaceous bird *Confuciusornis*. PLoS ONE 11(12): e0167284. doi:10.1371/journal.pone.0167284

FEDUCCIA A (2012) The riddle of the feathered dragons. New Haven & London: Yale Univ. Press.

Geist NR & Feduccia A (2000) Gravity-defying behaviors: Identifying models for protoaves. Am. Zool. 40, 664–675.

Hedenström A (1999) How birds became airborne. Trends Ecol. Evol. 14, 375–376.

Gegenargumente / Probleme Cursorialtheorie	Gegenargumente / Probleme Arborealtheorie
Bewegungen der Vorderextremitäten bei zweibeinigen Läufern alternierend, beim Flügelschlag symmetrisch	Übergang vom Gleit- zum Schlagflug ist kompliziert und aufwändig, da beide Flugarten sehr unterschiedlich sind
ausreichende Startgeschwindigkeit bei Dromaeosauriden fraglich	Übergang von Gleitflug zu Schlagflug bei keiner der vielen Tiergruppen mit Gleitern bekannt
Vorderextremitäten bei schnellen Läufern eher kurz und beim Lauf angewinkelt	Bereits Gleitflug benötigt Kontrollmechanismen
Start am anspruchsvollsten, müsste als erstes entwickelt worden sein	Landung muss von Anfang an funktionieren
Vergrößerung der Fläche der Hand und der Arme wirkt bremsend	Gleitflug ist eher ein gegenüber dem Schlagflug abgeleitetes Verhalten
Flugmembranen sind beim Laufen hinderlich	Gleit- und Segelflug kommen bei den meisten basalen Vogelgruppen nicht vor, auch nicht während der ontogenetischen Entwicklung
Körperschwerpunkt bei Läufern für den Flug ungünstig	
Körperform von zweibeinigen Läufern für Flug eher ungünstig	Körperproportionen und Form des Brustbeins bei Coelurosauriern eher ungünstig
Vierflügelige Formen passen nicht zur Cursorial- theorie	Spätere Entkopplung Hinter-/Vorderextremitäten erforderlich
Verbesserte Gehirnleistungen für Flug erforderlich, Läufer brauchen das nicht	Den meisten mutmaßlichen Vorläufern der ersten Vögel fehlten Baumanpassungen
Vergleich der Füße von Theropoden legt eher eine allmähliche Anpassung an ein Baumleben nahe	Evolutionäre Trends verlaufen bei Theropoden insgesamt nicht Richtung Baumleben
keine Modelle aus der heutigen Tierwelt	Vierflügelige Formen zu spezialisiert als Vorläufer für zweiflügelige Formen
Langbeinige Vögel unter den ältesten Arten nicht bekannt	Mesozoische Vögel mit vornehmlich Gleit- und Segelflug nicht bekannt
Selektionsfaktoren unklar oder für Flugerwerb undkontraproduktiv	Selektionsbedingungen bei Klettern, Gleiten und aktivem Flug z.T. widersprüchlich
Unklar, wie die Verhaltensänderung erworben wurde	Unklar, wie die Verhaltensänderung erworben wurde

Tab. 1 Probleme der Cursoríal- und Arborealtheorie in Gegenüberstellung. Erläuterungen dazu teilweise im Text und vollständig und ausführlicher in JUNKER (2017, Abschnitte 4.1 und 4.2).

HEILMANN G (1926) The Origin of Birds. Witherby, London. HOWGATE ME (1985) Back to the trees for Archaeopteryx in Bavaria. Nature 313, 435-436.

JUNKER R (2017) Dino-Federvieh - Zum Ursprung von Vogelfeder und Vogelflug. http://www.wort-und-wissen. de/artikel/sp/b-17-1\_feder-und-flug.pdf (26. 2. 2018)

MARTIN LD (2004) A basal archosaurian origin for birds. Acta Zool. Sin. 50, 978-990.

NORBERG UM (1985) Evolution of vertebrate flight: An aerodynamic model for the transition from gliding to active flight. Am. Nat. 126, 303-327.

NUDDS RL & DYKE GJ (2004) Forelimb posture in dinosaurs and the evolution of the avian flapping flight-stroke. Evolution 63, 994-1002.

OSTROM JH (1974) Archaeopteryx and the origin of flight. Quart. Rev. Biol. 49, 27-47.

OSTROM JH (1976) Archaeopteryx and the origin of birds. Biol. J. Linn. Soc. 8, 91-182.

OSTROM JH (1979) Bird flight: How did it begin? American Scientist 67, 46-56.

OSTROM JH (1986) The cursorial origin of avian flight. Mem. Calif. Acad. Sci. 8, 73-82.

PADIAN K (1982) Running, leaping, lifting off. The Sciences 22, 10-15.

PADIAN K (2001) Stages in the origin of bird flight: Beyond the arboreal-cursorial dichotomy. In: GAUTHIER J & GALL LF (eds) New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 255-272.

Padian K (2003) Four-winged dinosaurs, bird precursors, or neither? BioScience 53, 450-452.

PADIAN K (2016) Doing the locomotion. Nature 530, 416-417.

PADIAN K & CHIAPPE LM (1998) The origin and early evolution of birds. Biol. Rev. 73, 1-42.

PAUL GS (2002) Dinosaurs of the air: The evolution and loss of flight in dinosaurs and birds. Baltimore.

Peters DS (1985) Functional and constructive limitations in the early evolution of birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds) The beginning of birds. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 243-249.

PETERS DS (1994) Die Entstehung der Vögel. Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell? In: Morphologie & Evolution. Symposien zum 175jährigen Jubiläum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt/M, pp 403-423.

Peters DS (2002) Der undeutliche Beginn - die frühe Vogelevolution. Ornithol. Mitt. 54, 421-427.

RAYNER JMV (1988) The evolution of vertebrate flight. Biol. J. Linn. Soc. 34, 269–287.

RAYNER JMV (2001) On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. In: GAUTHIER J & GALL LF (eds) New perspectives on the origin and early evolution of birds. New Haven: Peabody Museum of Natural History, pp 363-383.

Shipman P (1998) Taking Wing: Archaeopteryx and the evolution of bird flight. New York: Simon and Schuster.

Tarsitano SF, Russell AP, Horne F, Plummer C & MILLER CHIP K (2000) On the evolution of feathers from an aerodynamic and constructional view point. Amer. Zool. 40, 676–686.

WITMER LM (2002) The debate on avian ancestry: Phylogeny, function, and fossils. In: CHIAPPE LM & WITMER LM (eds) Mesozoic birds: Above the heads of dinosaurs. Berkeley, Los Angeles, London: University California Press, pp 3–30.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Reinhard Junker, Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn; E-Mail: sq@wort-und-wissen.de



# Bestätigt die evolutionsbiologische Forschung den biblischen Bericht?

Schlangen sind in vielfacher Hinsicht einzigartige Organismen, die in zahlreichen ökologischen Nischen mit hochspezifischen Merkmalen anzutreffen sind. Die Klärung ihrer evolutionären Ursprünge, ihrer morphologischen Diversifikation\* und paläobiogeographischen Ausbreitung liegt ebenso im Dunkeln wie die zugrunde liegenden Mechanismen der erforderlichen tiefgreifenden Bauplanänderungen. Zahlreiche Konvergenzen müssen angenommen werden, um die heutigen Merkmalsverteilungen innerhalb der Schlangen plausibel zu machen. Aktuelle Befunde aus der Paläontologie und der experimentellen Embryologie sorgen für deutlich mehr Fragen an das hypothetische evolutionäre Szenario, als sie Antworten geben können.

Henrik Ullrich

Abb. oben Skelett einer Urschlange aus Bosnien-Herzegowina, Alter ca. 100 Millionen radiometrische Jahre (MrJ.). Im Naturhistorischen Museum Wien ist das Originalskelett ausgestellt. Dem Naturwissenschaftler Baron Nopcsa 1923 diente dieses Fossil als Vorbild für die erste wissenschaftliche Beschreibung von Pachyophis woodwardi. (Tommy from Arad, CC BY 2.0)

## Schlangen: beeindruckend und gefürchtet

Schlangen rufen beim Menschen ambivalente Reaktionen hervor. Nach unterschiedlichen Klassifikationskriterien werden 3000-3600 Schlangenarten unterschieden. Ihre Vielfalt hinsichtlich Größe, Färbung, Lebensräumen (Wasser, Bäume, Erdboden), Fortbewegungsweisen (kriechend, grabend, kletternd, fliegend-gleitend) und der damit verbundenen funktionellen

Sonderanpassungen ist beeindruckend und für die biologische Forschung ein kaum überschaubares Feld. Das lebensgefährliche Potenzial von Schlangen, entweder freigesetzt durch das injizierte Gift ihres Bisses oder durch ihre Kraft beim Würgen, ruft Angst und Abscheu hervor.

Kulturgeschichtlich und religionsgeschichtlich verbindet man in den vom Judentum und vom Christentum dominierten Gesellschaften mit der Schlange das Böse, die Hinterlist, die Lüge und den Tod als Abbild des Teufels. In vielen anderen Kulturen verkörpern Schlangen Götter, die u. a. als Widersacher des Lichts (Ägypten) oder des Lebens (Indien) fungieren. In China gilt die Schlange zugleich als Symbol für Klugheit, Bosheit und Hinterlist. Die alten Griechen hielten Schlangen für heilig; ihnen wurde Unsterblichkeit und Heilkraft zugesprochen (z. B. war die Schlange ein Attribut des Äskulap, des Gottes der Heilkunde in der griechischen Mythologie). Diese Zusprechungen ergeben sich aus dem Besonderen, das Schlangen umgibt: Ein kleiner, z. T. kaum wahrnehmbarer Biss, und – bei entsprechend giftigen Tieren – man stirbt. Dazu werfen die Tiere von Zeit zu Zeit die alte Haut ab und erscheinen danach wieder mit "neuer" Gestalt.

## Das biblische Zeugnis und aktuelle evolutionsbiologische Befunde

In der Bibel (1. Mose 3) wird berichtet, dass eine im Baum lebende Schlange durch den Teufel benutzt wird, um den Menschen mit Hinterlist zu täuschen, zu belügen und zum Widerstand gegen Gott anzustacheln. Die darauffolgende Tat des Ungehorsams, das Essen von der Frucht des Baumes der Erkenntnis des Guten und des Bösen, hatte tiefgreifende Konsequenzen für den Menschen (u. a. Arbeit als Last, Dornen und Disteln, Krankheit, Tod, Ausweisung aus dem Garten Eden, Trennung von Gott). Aber auch für die Schlange blieb dieses Geschehen nach dem biblischen Bericht nicht ohne Folgen.

"Und Gott, der HERR, sprach zur Schlange: Weil du das getan hast, sollst du verflucht sein unter allem Vieh und unter allen Tieren des Feldes! Auf deinem Bauch sollst du kriechen, und Staub sollst du fressen alle Tage deines Lebens! " (1. Mose 3,14)

Interessanteweise wird eine auf den ersten Blick ähnliche Geschichte der Entstehung moderner Schlangen auch im Rahmen des evolutionären Modells erzählt. Natürlich verlief diese hier in einem über viele Millionen Jahre ausgespannten Zeithorizont und wurde durch Selektion und andere noch unbekannte Mechanismen angetrieben und bestimmt: Schlangen waren einst vierbeinige Echsen, so die hypothetische Geschichte, die einen atemberaubenden evolutionären Umbildungsprozess durchliefen. HELD (2014) beschreibt in seinem Buch "How the snake lost its legs" die Entstehung der Schlangen ausgehend von landlebenden Echsen, die zunächst eine unterirdische Lebensweise als grabende Organismen annahmen, dabei mehr und mehr ihre Extremitäten rückbildeten und sekundär schlangentypische Merkmale ausbildeten (Abb. 1).

## **Kompakt**

Schlangen sind in vielfacher Hinsicht einzigartige Organismen mit hochspezifischen Merkmalen und in zahlreichen ökologischen Nischen anzutreffen. Eine dem biblischen Bericht in gewisser Hinsicht ähnliche Geschichte wird zur Entstehung moderner Schlangen im Rahmen des evolutionären Modells erzählt: Schlangen waren einst vierbeinige Echsen, die einen atemberaubenden evolutionären Umbildungsprozess durchliefen – so die hypothetische Geschichte. Die Klärung ihrer evolutionären Ursprünge, ihrer morphologischen Diversifikation und paläobiogeographischen Ausbreitung liegt jedoch ebenso im Dunkeln wie die zugrunde liegenden Mechanismen der erforderlichen tiefgreifenden Bauplanänderungen.

Der Fossilbericht erzwingt einen immer früher zu postulierenden Entstehungszeitpunkt der Schlangen (von mittlerer Kreide auf aktuell mittlerer Jura). Es fehlen Fossilien, die den hypothetischen Weg der Reduktion der Gliedmaßen und der Verlängerung der Körperachse parallel mit den Veränderungen des Schädels dokumentieren. Schlangenfossilien dokumentieren insgesamt eine größere Vielfalt an ehemals vorhandenen Formvarianten gegenüber dem heutigen Befund. Die Diskussionen in der Fachwelt zu dieser Befundkonstellation sind bis heute gekennzeichnet von extrem gegensätzlichen Positionen

Der Ansatz von Evo-Devo, über die experimentelle Aufdeckung embryonaler und molekulargenetischer Zusammenhänge bei der Bildung von Organismen die Schlüsselfragen der der Evolution zugrunde liegenden Mechanismen aufzuklären, war und ist verheißungsvoll. Er führte einerseits, wie exemplarisch bei Сони et al. (1999) und Kvon et al. (2016) gezeigt, zu faszinierenden neuen Erkenntnissen der Extremitätenentwicklung und der Multifunktionalität\* von Masterkontrollgenen\*. Im Gegensatz zu den Erwartungen der Evolutionstheoretiker verkomplizieren diese Ergebnisse jedoch andererseits die zu klärenden evolutionsbiologischen Fragestellungen, statt sie einer Lösung näherzubringen. Die hochgradigen, zeitlich und örtlich variablen Vernetzungen von der morphologisch-funktionellen Ebene bis zur molekulargenetischen Ebene stellen sich als Stolpersteine dar, um tiefgreifende Bauplanänderungen eines Organismus – wie es die hypothetische Evolution der Schlangen erfordert – zu ermöglichen.

Glaubt man einigen populärwissenschaftlichen Darstellungen, scheinen sich die entsprechenden Hypothesen in der Evolutionsbiologie durch neue Fossilfunde und erstaunliche Ergebnisse experimenteller Forschungen an Tierembryonen

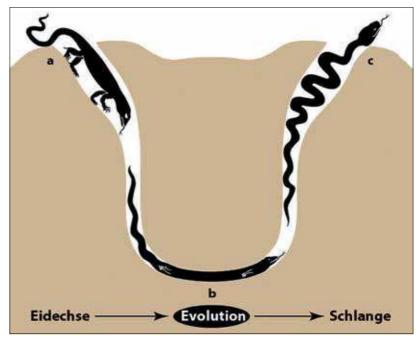


Abb. 1 Wie Schlangen ihre Beine verloren, vereinfachte Darstellung:

a Ausgangsform: eine den Waranen nahestehende Echse beginnt unterirdisch zu leben vor ca. 125 Millionen radiometrischen Jahren

**b** imaginäre Zwischenform basierend auf einem von Longrich et al. (2012) beschriebenen Fossil (Coniophis precedens, 85 Millionen radiometrische Jahre)

c Schlangen kehren zu einem Leben oberhalb der Erdoberfläche zurück und setzen ihre weitere Differenzierung fort. (Nach Held 2014, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

#### Glossar

**Diversifikation**; Verschiedenwerden innerhalb eines Formenkreises **marin**: im Meer lebend.

**Multifunktionalität**: Mehrfachnutzung, Erfüllung mehrerer Funktionen bzw. Zwecke **Masterkontrollgen**: Gen, dessen Nutzung zur Aktivierung nachgeschalteter Prozesse führt und daher zentrale regulatorische Aufgaben erfüllt.

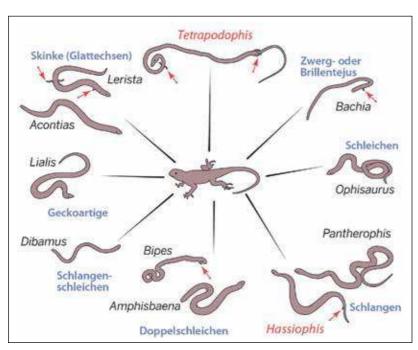
**chemosensorisch**: Wahrnehmung von Geschmacksstoffen.

bestätigt zu haben (so z. B. auf www. spektrum.de vom 20.5.2015: "So sahen die ersten Schlangen aus"). Geht man aber ins Detail, stehen diese evolutionären Hypothesen faktisch und argumentativ auf einem sehr dünnen Fundament, wie nachfolgend dargelegt wird (vgl. YI 2017).

## Stand der historischen und kausalen Evolutionsforschung zur Herkunft der Schlangen

Zu den für Schlangen typischen Merkmalen gehören der deutlich verlängerte Körper mit zahlreichen rippentragenden Wirbelkörpern im Bereich des Brust- und Bauchanteils, die Reduktion bzw. das vollständige Fehlen von vorderen und hinteren Gliedmaßen (Ausnahmen sind die als primitive Schlangen angesehenen Boas und Pythons - diese Schlangen besitzen rudimentäre Anlagen eines Beckens und hinterer Extremitäten) sowie ein extrem flexibles Schädel- und Kieferskelett und bewegliche Rippen zum Verschlingen großer Beutetiere. Bei vielen Schlangenarten finden sich spezielle Giftzähne, die charakteristisch gegabelte Zunge sowie außergewöhnliche chemosensorische\* (vomeronasale) Organe. Zusätzlich zeigen

Abb. 2 Auftreten von schlangenähnlichen Körperformen innerhalb der Schuppentiere. Hassiophis ist eine fossile Schlange mit erneuter Ausprägung von Gliedmaßen. (Nach Evans 2015, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)



fast alle Schlangen eine Reduktion des linken Lungenflügels zugunsten des weit bis über die Körpermitte reichenden rechten Lungenflügels und eine stark in Falten gelegte Speiseröhre mit anschließendem lang gestrecktem Magen. Zahlreiche Schlangen besitzen die Fähigkeit der Wahrnehmung von infraroter Strahlung. Ein besonders zu erwähnendes Organ der Schlangen – weil einzigartig im Vergleich mit den anderen Schuppenechsen konstruiert – ist das Auge.

Die Ähnlichkeiten von Schlangen mit dem Körperbauplan von Echsen bilden die Grundlage für ihre evolutionäre Ableitung von vierbeinigen Echsen. Rezente (heute lebende) Schlangen mit rudimentären Gliedmaßen und Beckenstrukturen (15 % aller Schlangenarten) werden deshalb als basale Formen (z. B. Boa, Python) und jene Vertreter (85 % aller Schlangenarten), die keine Gliedmaßen oder Spuren derselben haben, als hochspezialisierte bzw. hochentwickelte Formen angesehen (z. B. Viper, Klapperschlange, Kobra).

Einige Forscher gehen davon aus, dass innerhalb der Squamata die schlangenähnliche Körperform evolutionär mindestens 26-mal unabhängig voneinander entstanden sein muss.

Wirbeltiere mit schlangenähnlichen Körpern sind unter heute existierenden Tierklassen und im Fossilbericht keine Seltenheit. Beschränkt man sich auf die Gruppe der Amnioten, zu denen Reptilien, Vögel und Säugetiere gehören, findet sich diese Körperform allerdings nur in der Gruppe der Squamata. Das sind Schuppenkriechtiere, zu denen Eidechsen, Schlangen und Doppelblindschleichen gezählt werden.

Einige Forscher gehen davon aus, dass innerhalb der Squamata die schlangenähnliche Körperform evolutionär mindestens 26-mal unabhängig voneinander entstanden sein muss (Abb. 2).

Verfolgt man die Diskussionen in der evolutionsbiologischen Fachliteratur zur Herkunft der Schlangen, begegnet man einer großen Zahl kontrovers diskutierter und ungelöster Fragen. Offen ist z. B. ob – und wenn ja, wie häufig – Schlangen unabhängig voneinander entstanden sind oder ob sie von einer einzigen "Urschlange" abstammen, ob sie im Wasser (im Meer) oder auf dem Festland bzw. unter der Erde evolvierten. Uneinigkeit besteht hinsichtlich des Entstehungsortes (z. B. in Eurasia – heutiges Nordamerika, Grönland und ein großer Teil von Eurasien – oder in Gondwana – heutiges Südamerika, Afrika) und des Entstehungszeit-

punktes im Mesozoikum (frühe oder mittlere Kreide, mittlerer Jura) und ob sich zuerst der schlangentypische Schädel bildete oder ob die Verlängerung des Körpers mit der Reduktion der Gliedmaßen den Beginn der Evolution der Schlangen darstellte. Unabhängig davon, wie diese Fragen beantwortet werden, muss man in einem evolutionären Modell davon ausgehen, dass zusätzlich einzelne Schlangenlinien mehrfach unabhängig voneinander den Lebensraum Wasser (zurück-)erobert haben müssen. Ungeklärt ist auch, welche Linien ihre Extremitäten zunächst verloren und dann wieder neu gebildet haben (z. B. gelten Hassiophis terrasanctus und Pachyrhachis problematicus als Vertreter fossiler Linien, die sekundär ihre Gliedmaßen wieder entwickelten). Ebenso unsicher bleibt die Ökologie der frühen Schlangen, z. B. ob sie primär insektenfressend oder fleischfressend waren (vgl. dazu Reeder et al. 2015, Hsiang et al. 2015, CALDWELL et al. 2014, MARTILL et al. 2015, LEAL et al. 2016, Da Silva et al. 2018).

Wenig diskutiert und offen sind die Ursachen und Mechanismen der gewaltigen strukturellen Änderungen innerhalb des Schlangenkörpers wie die der inneren Organe (z. B. Lunge, Magen) sowie die Herkunft neuer Sinnesorgane (z. B. für die Wahrnehmung infraroter Strahlung) bzw. deren tiefgreifende Umgestaltung, insbesondere beim Auge. Beispielhaft dazu ein Zitat von Wall, der bereits 1942 über die evolutionär erforderlichen Abwandlungen am Auge der Schlangen schrieb: "... die Schlangen mussten deshalb grundsätzlich ihr Auge in jeder Hinsicht neu erfinden. Soweit wir es sagen können, ist nirgendwo in anderen Wirbeltiergruppen ähnliches wie diese außergewöhnliche Meisterleistung geschehen ..." (zitiert nach HELD 2014).

## Aktuelle fossile Befunde verkomplizieren das Bild

In argentinischen Sandsteinablagerungen, die radiometrisch auf 85 Millionen Jahre datiert sind, fand man Dinilysia patagonia, die als erster repräsentativer Vertreter der modernen Schlangen ohne Extremitäten gilt. Die etwa 2 m lange, auf dem trockenen Land lebende Schlange zeigt keinerlei Spuren eines Schultergürtels oder eines Beckens (Yı 2017). Bis zum Jahr 2015 galten als älteste Schlangenfossilien eine Reihe von Funden aus der mittleren Kreide (ca. 100 MrJ). Sie stammten hauptsächlich aus Afrika, Nordamerika, Brasilien und Europa (vgl. Abb. S. 28). Darunter fanden sich auch Fossilien, die Anteile eines Beckens und von Hinterbeinen aufwiesen und deshalb als eindrucksvolle Belege des vermuteten evolutionären Wandels zu beinlosen Formen galten (z. B. Najash rionegrina, ca. 99-94 MrJ, vgl. Apestiguia et al. 2006). Doch diese Fossilien aus der mittleren Kreide repräsentierten bereits eine morphologisch und phylogenetisch sehr heterogene Gruppe, was eine deutlich frühere Entstehung und schnelle adaptive Radiation der Schlangen nahelegte. Letztere Vermutungen, so Yi (2017), stünden auch im Einklang mit Ergebnissen der molekularen Phylogenetik (molekulare Uhren).

Caldwell et al. (2015) bewerten aufgrund der aufgeworfenen zeitlichen Diskrepanz zwischen dem Fossilbefund und den Ergebnissen der molekularen Phylogenetik mehrere umstrittene fossile Schädelreste von Echsen aus dem mittleren Jura (ca. 167 MrJ) und der unteren Kreide (ca. 155 und ca. 140 MrJ) neu. Ihrer Meinung nach weisen diese fossilen Schädel neben Merkmalen von Echsen eindeutig solche von moderneren Schlangen auf. Wenn diese Schädelreste zu ausgestorbenen Schlangen gehören, wären sie allerdings ca. 70 MrJ älter als die bis dahin anerkannten frühesten fossilen Vertreter von Schlangen. Diese Funde rissen also eine neue zeitliche Überlieferungslücke von 70 MrJ auf.

Die Fundorte der von CALDWELL et al. untersuchten fossilen Schädel befinden sich in verschiedenen Regionen des Urkontinents Laurasia (heute England, Portugal, USA-Colorado) und sie belegen eine für die Autoren unerwartete und überraschend weite biogeographische Verbreitung dieser Schlangen bereits in der unteren Kreide. Das legt wiederum den Schluss nahe, dass die Differenzierung und Radiation von Schlangen noch früher, also bereits im mittleren Jura, erfolgt sein musste, parallel zu der Herausbildung anderer Schuppenechsen auf dem zerbrechenden Urkontinent Pangäa. Die Autoren sind sich dabei sicher, dass die Entstehung des schlangentypischen Schädels als Schlüsselinnovation den Veränderungen der Körperverlängerung und der Gliedmaßenreduktion vorausging. Deshalb erwarten sie auch, dass der Fossilbericht zukünftig Übergangsformen von "... vierbeinigen Stammschlangen mit kurzem Körper und einem schlangentypischen Schädel" liefern wird.

Zu gegensätzlichen Resultaten kommen MARTILL et al., die ebenfalls im Jahr 2015 einen spektakulären und sehr umstrittenen Fossilbefund präsentierten. Das von MARTILL et al. zum ersten Mal beschriebene Fossil einer Schlange mit vier Füßen – *Tetrapodophis amplectus* (Vierfußschlange) – wird von den Autoren als "missing link" bezeichnet, weil es die evolutionäre Entstehung der Schlangen auf dem Festland über eine vierfüßige und grabende Zwischenform zweifelsfrei bestätigen würde (Abb. 3).

MARTILL et al. haben das bis dahin als "unbekanntes Fossil" klassifizierte Objekt im Bürgermeister-Müller-Museum in Solnhofen unter-

Abb. 3 Fossil von Tetrapodophis amplectus (Vierfußschlange). Die eine Seite einer Platte enthält den Körper des Fossils und den Abdruck seines Schädels, die andere Seite enthält den Schädel und den Abdruck des Körpers. (Aus Gramling 2016, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)





sucht. Das komplett erhaltene Fossil, welches aus der Crato-Formation in Brasilien (frühe Kreide, ca. 108 MrJ) stammen soll, zeigt anatomische Besonderheiten, welche die Autoren für schlangentypisch halten. Dazu zählen mehr als 150 präkaudale Wirbel (Wirbelkörper mit Rippen, die vor dem eigentlichen Schwanz liegen), 112 kaudale Wirbel (d. h. Schwanzwirbel mit kurzen, nach hinten gerichteten Wirbelkörperfortsätzen) sowie zierliche vordere und hintere Gliedmaßen mit charakteristischen Fingerformeln (2-3-3-3-3) für Hand und Fuß sowie fehlende marine\* Anpassungen. Die Autoren postulieren deshalb – entgegen CALDWELL et al. (s. o.) – die Entstehung und Diversifikation\* der Schlangen in der

## "Was dieses [Fossil] nun tatsächlich ist, da mag es so viele Meinungen geben wie Paläontologen."

frühen Kreide in Gondwana. Von da aus sollen deren Nachkommen vor dem Aufbrechen der Kontinente auch Laurasia besiedelt und ihre weitere Radiation und jeweilige regionalspezifische Diversifikation erfahren haben.

Heftige Kritik an der Gültigkeit des Fundes (insbesondere wegen des unsicheren Fundortes) und an der evolutionären Einordnung von *Tetrapodophis amplectus* als "missing link" kam von der Mehrzahl von Paläontologen auf der Konferenz der "Society of Vertebrate Paleontology" im Oktober 2016 in Salt Lake City, speziell von CALDWELL. Sie sehen in dem Fossil eher Überreste einer im Meer lebenden Eidechse (aus der Gruppe der Dolichosaurier), basierend auf dem Gegenstück der Fossilplatte, die MARTILL et al.

ihrer Meinung nach zu wenig berücksichtigt hatten (vgl. Abb. 3). In einer E-Mail an die Zeitschrift *Science* antwortet ein Co-Autor Martills auf die Kritik von Caldwell: "In Wahrheit zeigt jedes einzelne Merkmal, dass es zu einer Schlange gehört – außer einem kleinen Detail: Es hat Arme und Beine" (zitiert nach Gramling 2016).

Im Wissenschaftsjournal *Science* gibt Gram-LING (2016, 537) die aktuelle Diskussionslage wohl treffend wieder, wenn sie schreibt: "Was dieses [Fossil] nun tatsächlich ist, da mag es so viele Meinungen geben wie Paläontologen."

## Experimentelle Embryologie und EvoDevo

In den letzten drei Jahrzehnten suchten Evolutionsbiologen intensiv unter Nutzung zahlreicher Ergebnisse der experimentellen Embryologie und Genetik nach neuen Antworten auf die offenen Fragen zu den kausalen Mechanismen der Evolution (JUNKER 2008, 2009a, 2009b). Daneben finden sich in der Literatur vermehrt längst überwunden geglaubte Argumentationslinien wieder, die an das Biogenetische Grundgesetz von Ernst HAECKEL anknüpfen und in der embryonalen Abfolge von Formbildungen ein Abbild des evolutionären Entstehungsprozesses des jeweiligen Organismus sehen. So schreibt HELD (2014): "Rudimente sind die evolutionären Äquivalente von Fingerabdrücken in einem Kriminalstück. Sie offenbaren hilfreiche Schlüssel zu einer unsichtbaren Vergangenheit. Pythons sind dafür ein Beispiel, sie haben zarte Ansätze eines Beckens und eines Oberschenkels unter ihrer Haut ... Diese Relikte demonstrieren: Die Vorfahren der Schlangen hatten Beine" (Position 1723 der digitalen Auflage). HELD sieht also in den bei 15 % der Schlangen nachweisbaren Becken- und Beinanlagen Rekapitulationen eines früheren evolutionären Stadiums.

Obwohl die Kritikpunkte an den Aussagen und der Methode des Biogenetischen Grundgesetzes unverändert bestehen (Junker & Scherer 2013, Kap. V.11; Ullrich 2005), gewinnt z. B. die Hypothese, dass Schlangen im Verlauf der Evolution ursprünglich vorhandene Beine verloren und eine Vervielfachung ihrer Wirbelkörper mit entsprechender Verlängerung der Körperachse erfahren haben, neben den oben beschriebenen kontrovers diskutierten Fossilien auch Unterstützung durch die experimentelle Embryologie.

Im Mittelpunkt des Interesses zahlreicher experimenteller Untersuchungen steht der Zusammenhang zwischen Masterkontrollgenen\* und deren Einfluss auf Veränderungen der Körpergestalt. Unter Masterkontrollgenen fasst man alle Gene zusammen, denen in der Ontogenese eine zentrale regulatorische Funktion zugeschrieben wird (z. B. HOX-Gene, PAX-Gene). Diese Gene sind im gesamten Tierreich nachgewiesen worden und zeigen einen aus phylogenetischer Perspektive unerwartet hohen Grad an sequenzieller und funktioneller Ähnlichkeit. Eine bedeutende Untergruppe stellen die HOX-Gene dar. Sie sind unter anderem für die Segmentierung des Insektenkörpers oder für die Festlegung von Körperachsen, aber auch für die Ausbildung der verschiedenen Abschnitte der Wirbelsäule, für die Anzahl der Wirbelkörper oder für die örtlich und zeitlich exakte Entwicklung und Differenzierung der Extremitäten bei Wirbeltieren verantwortlich (vgl. Ullrich 2008, 2015). Vergleichende genetische Studien an diesen Masterkontrollgenen (insbesondere den HOX-Genen) zeigten u. a., dass die topographischen Aktivitätsmuster einzelner HOX-Gene sich bei Schlangen gegenüber anderen Echsen oder Säugetieren örtlich "verschoben" haben. Im Jahr 1999 konnten COHN et al. bereits nachweisen, dass bei der Python spezielle HOX-Gengruppen, HOXc6 und HOXc8, in den embryonalen Zellen entlang der gesamten embryonalen Körperachse einschließlich des Bereiches des Kopfes aktiv sind. Bei der Maus oder beim Hühnchen hingegen ist die obere Grenze der Aktivierung der HOXc8-Gene in Höhe des zukünftigen Überganges vom Hals zum Brustkorb gelegen und mit der Bildung von Rippen assoziiert. HELD (2014) schlussfolgert daraus, dass es offenbar in einer sehr kurzen Zeitspanne bei den Vorfahren der Schlangen zu einem Wandern ("shifting") der topographischen bzw. örtlichen Expressionsgrenzen bestimmter HOX-Gene in Richtung des Kopfes kam, was u. a. zum Verlust

der vorderen Extremitäten führte (sogenanntes "sudden-loss scenario"). Diese Deutung erfuhr aber einen deutlichen Dämpfer: Eine 2009 veröffentlichte Studie an Kornnattern zeigte, dass bei dieser Schlangenart die Expressionsgrenzen mit denen von Echsen oder der Maus identisch sind (WOLTERING et al. 2009) und damit das "shifting" für den Verlust von Gliedmaßen bei Schlangen allein kein Grund sein kann.

Ein Kernproblem bei der phylogenetischen Interpretation von topograpischen HOX-Genexpressionsmustern in den embryonalen Zellen für den hypothetischen Verlauf des evolutionären Wandels sieht HELD (2014) u. a. darin, dass eine nachweisbare örtliche Korrelation von Expressionsgrenzen spezifischer HOX-Gene mit der Höhe der Ausbildung embryonaler Extremitätenanlagen noch nichts darüber aussagt, ob diese HOX-Gene phylogenetisch mit der Extremitätenbildung oder deren Verlust auch tatsächlich etwas zu tun haben. Es handelt sich bis jetzt nur, so HELD, um beobachtete örtliche Korrelationen zwischen Genaktivitäten und der Ausbildung von anatomischen Strukturen, die zudem nicht universell gültig sind (s. o. bei Kornnattern).

Darüber hinaus gibt es genügend Belege für eine deutliche Plastizität der HOX-Genexpressionsmuster in eng benachbarten embryonalen Geweben. So kann es sein, dass gerade keine örtliche (topographische) Korrelation zwischen ontogenetisch nachweisbaren Expressionsgrenzen der HOX-Gene im Embryo und den durch sie beeinflussten anatomischen Strukturen vorliegt (z. B. variable Korrelation: Mesoderm der lateralen Platte als Ausgangsgewebe für die Extremitätenentwicklung; dagegen starre Korrelation: paraxiales Mesoderm als Ausgangsgewebe der Wirbelkörper- und Rippenentwicklung). Die Bedeutung dieser ontogenetischen Plastizität der HOX-Genexpression ist ein Grund dafür, dass die hypothetischen phylogenetischen Deutungen nach wie vor sehr spekulativ und widersprüchlich bleiben.

In einem anderen Ansatz, dem Verlust der Beine bei Schlangen auf die Spur zu kommen, suchten Kvon et al. (2016) nach einer genetischen Steuersequenz, dem ZRS-Masterkontrollgen (Zone of Polarizing Activity Regulatory Sequence), und dessen Funktion bei Schlangen. Diese Sequenz gehört zu den am besten erforschten Transkriptionsverstärkern bei Säugetieren und konnte nun auch bei Schlangen, wie zuvor in den meisten Genomen anderer Wirbeltiere, nachgewiesen werden. Das Masterkontrollgen ist "regelungstechnisch" oberhalb der HOX-Gen-Ebene angesiedelt und für die Entwicklung von Extremitäten bei Echsen, Fischen und Mäusen von großer Bedeutung. Die Extremitätenentwicklung basiert auf vielfältig

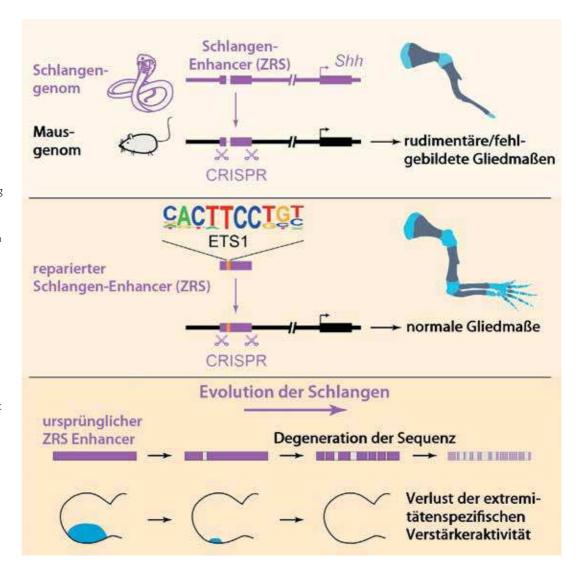
#### ■ BIOLOGIE/PALÄONTOLOGIE

Abb. 4 Experimentelle Untersuchungen mit der ZRS bei Schlangen und Mäusen. (Nach Kvon et al. 2016)

Oberer Kasten: Die Übertragung der dezimierten ZRS von Schlangen in ein Mäuseembryo führt zur deutlichen Fehlbildung der Extremitätenentwicklung bei Mäusen.

Mitterer Kasten: Mittels moderner gentechnischer Verfahren (z. B. CRISPR/Cas-Methode) Wiederherstellung der defekten bzw. inaktiven Abschnitte der ZRS-Sequenz einer Python. Diese veränderte Sequenz wird in einem Mausembryo getestet. Das Ergebnis induziert eine normale Extremitätenentwicklung in den gentechnisch veränderten Mäuseembryonen.

Unterer Kasten: Hypothese des Extremitätenverlustes bei Schlangen:
Der graduelle Verlust der Funktionalität der ZRS soll im Verlauf der Evolution der Schlangen zu einem mehr oder weniger starken Verlust der embryonalen Induktion ihrer Extremitätenentwicklung geführt haben.



vernetzten, örtlich und zeitlich regulierten Kaskaden aufeinanderfolgender Genaktivitäten (vgl. Ullrich 2008). In den embryonal angelegten Extremitätenknospen wird über die Wirkung von ZRS ein weiteres Masterkontrollgen, das shh (Sonic Hedgehog), aktiv. Dieses wiederum aktiviert andere, nachgeschaltete Kontrollgene (z. B. HOX-Gene) und die Strukturgene zur Bildung der Extremität, was schließlich in der Ausbildung der typischen Strukturen einer Extremität (z. B. Oberschenkel, Unterschenkel, Fuß und Zehen) mündet. Auffallend ist, dass bei den als primitiv bezeichneten Schlangen (Boa, Python) die Sequenzidentität des ZRS im Vergleich zu einem wichtigen regulativen Abschnitt, den man aus Mäusen kennt, ca. 88 % beträgt und bei den als höher entwickelt geltenden Schlangen (Viper, Kobra) die Identität nur noch 63 % beträgt.

In außergewöhnlichen Experimenten belegten Kvon et al. (2016) die vorhandene Restfunktionalität der ZRS-Sequenzen von Schlangen für die Extremitätenentwicklung bei Säugetieren, indem die entsprechenden ZRS-Sequenzen zunächst von einer Kobra und dann auch von einer Python in ein Mausembryo übertragen wurden.

In beiden Fällen kam es zu einer jeweils unvollständigen Extremitätenentwicklung der Maus, die bei der genutzten ZRS-Sequenz der Kobra im Mäuseembryo sehr ausgeprägt bei der der Python demgegenüber deutlich geringer ausfielen.

In einem weiteren Experiment reparierte man mittels moderner gentechnischer Verfahren (z. B. CRISPR/Cas-Methode) die im Vergleich zur Maus defekten bzw. inaktiven Abschnitte der ZRS-Sequenz einer Python. Diese veränderte Sequenz wurde dann in einem Mausembryo getestet. Das Ergebnis war die Induktion einer normalen Extremitätenentwicklung in den gentechnisch veränderten Mäuseembryonen (Abb. 4).

Die Autoren schlussfolgern aus den o.g. Ergebnissen, dass die offensichtlich degenerierte ZRS-Sequenz aus Schlangen durchweg kein Potenzial mehr hat, eine normale Extremitätenentwicklung zu ermöglichen. Weiterhin, dass der unterschiedliche Grad an Degeneration der ZRS-Sequenz in verschiedenen Schlangen zum einen mit dem Verlust, aber auch mit dem z.T. erneuten Auftreten von Extremitäten in der Evolution der Schlangen (s. o.) unmittelbar zusammenhängen könnte.

Offen lassen die Autoren, ob die Degeneration der ZRS-Sequenz die Grundlage oder Folge der o. g. postulierten Rückbildung der Extremitäten darstellt. Der Erhalt der ZRS-Sequenzen bzw. von Teilen davon spricht jedoch dafür, dass bestimmte Teile in andere genetische Netzwerke eingebunden sind und deshalb nicht völlig durch negative Selektion verschwunden sind.

In diesem Zusammenhang wird durch die Autoren eine weitere für sie ungewöhnliche Auffälligkeit beim Vergleich der Sequenzunterschiede der ZRS-Region innerhalb der Wirbeltiere hervorgehoben. Obwohl die evolutionäre Distanz (ca. 175 MrJ) zwischen Schlangen und Säugetieren viel geringer ist als die zwischen den Fleischflossern (z. B. Quastenflosser) und den Säugetieren (ca. 400 MrJ), sind die Sequenzunterschiede der ZRS-Region der Säuger gegenüber Schlangen deutlich größer als gegenüber den Quastenflossern (so auch VILLAR et al. 2016).

#### **Diskussion**

Schlangen sind morphologisch und funktionell in vielfacher Hinsicht einzigartige Organismen, die erstaunlich vielfältig in zahlreichen ökologischen Nischen mit hochspezifischen Merkmalen anzutreffen sind (vgl. Abb. 5). Ihre evolutionären Ursprünge, ihre morphologische Diversifikation und paläobiogeographische Ausbreitung liegen ebenso im Dunkeln wie die zugrunde liegenden Mechanismen der erforderlichen tiefgreifenden Bauplanänderungen. Zahlreiche Konvergenzen müssen angenommen werden, um z.B. den evolutionären Verlust der Extremitäten innerhalb der Schuppenechsen zu erfassen, und auch, um die heutige Merkmalsverteilung innerhalb der Schlangen plausibel zu machen.

Der Fossilbericht erzwingt einen immer früher zu postulierenden Entstehungszeitpunkt der Schlangen (von mittlerer Kreide auf aktuell mittlerer Jura). Es fehlen Fossilien, die den hypothetischen Weg der Reduktion der Gliedmaßen, der Verlängerung der Körperachse parallel mit den Veränderungen des Schädels dokumentieren. Auffallend ist die bei den aktuell am ältesten datierten Fossilien (Schädelreste und Halswirbelkörper aus dem Jura) hochgradig ausgeprägte morphologische Divergenz und biogeographische Verbreitung, was wiederum aus evolutionärer Sicht eine noch frühere Entstehung der

Die evolutionären Ursprünge liegen ebenso im Dunkeln wie die zugrunde liegenden Mechanismen der erforderlichen tiefgreifenden Bauplanänderungen.

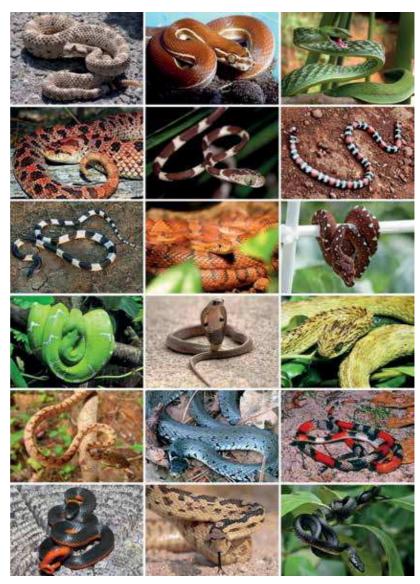


Abb. 5 Diversität innerhalb der Schlangen. Jeweils von links nach rechts:

- 1. Reihe: Horn-Klapperschlange (Crotalus cerastes), Braune Hausschlange (Lamprophis lineatus), Nasen-Peitschennatter (Ahaetulla nasuta)
- 2. Reihe: Rote Südliche Hakennasennatter (Heterodon simus), Riesennatter (Imantodes cenchoa), Südliche Korallenotter (Micrurus frontalis mesopotamicus)
- 3. Reihe: Blaue Krait (Bungarus candidus), Kornnatter (Pantherophis guttatus), (junge) Grüne Baumpython (Morelia viridis)
- 4. Reihe: Grüner Hundskopfschlinger (Corallus caninus), Indische Kobra (Naja naja), Afrikanische Viper (Atheris hispida)
- 5. Reihe: Sri-Lanka-Lanzenotter (Boiga ceylonensis), Ringelnatter (Natrix natrix), Rotbäuchige Mondnatter (Oxyrhopus trigeminus)
- 6. Reihe: Ringhalsnatter (Diadophis punctatus occidentalis), Bullennatter (Pituophis catenifer), Zischnatter (Pseustes poecilonotus) (Wikipedia, CC BY-SA 3.0)

Schlangen erfordert, als der Fossilbericht selbst aufzeigt. Wie bei anderen Tiergruppen (Vögel, Säugetiere; vgl. Junker 2017, Ullrich 2015) dokumentieren die Schlangenfossilien insgesamt eine höhere Vielfalt an ehemals vorhandenen Formvarianten (wie übrigens auch die anderen Schuppenechsen) gegenüber dem heutigen Befund. Die Diskussionen in der Fachwelt zu dieser Befundkonstellation sind nach wie vor von extrem gegensätzlichen Positionen gekennzeichnet.

Hier nicht diskutiert, aber nicht unwesentlich für die Klärung der Frage zur Herkunft der Schlangen, ist das Thema der Selektion. Wie und auf welche Weise haben die Selektionsbedingungen über ca. 50 Millionen Jahre (nach Held 2014) auf die temporär unterirdisch lebenden Schlangen Einfluss genommen? Was bewegte den einen oder die verschiedenen Schlangenvorfahren über mutmaßliche 50 Millionen Jahre eine unterirdische Lebensweise anzunehmen, um danach wieder überirdisch zu leben? Oder welche Selektionsdrücke kanalisierten den Verlust von Gliedmaßen und deren teilweise erneute Ausbildung bei Schlangen und auch den mehrfachen Wechsel des Lebensraumes (Land – Wasser)?

Die hochgradigen, zeitlich und örtlich variablen Vernetzungen über mehrere Ebenen stellen Stolpersteine dar, um tiefgreifende Bauplanänderungen eines Organismus zu ermöglichen.

Der Ansatz von EvoDevo, über die experimentelle Aufdeckung embryonaler und molekulargenetischer Zusammenhänge bei der Bildung von Organismen die Schlüsselfragen der der Evolution zugrunde liegenden Mechanismen zu beantworten, war und ist verheißungsvoll. Er führte einerseits, wie exemplarisch bei COHN et al. und Kvon et al. gezeigt, zu faszinierenden neuen Erkenntnissen. Im Gegensatz zu den Erwartungen verkomplizieren diese Ergebnisse jedoch die zu klärenden evolutionsbiologischen Fragestellungen, anstatt sie einer Lösung näherzubringen, wie im Fall der hier diskutierten genetischen Zusammenhänge eines evolutionären Extremitätenverlustes bei Schlangen gezeigt. Die hochgradigen, zeitlich und örtlich variablen Vernetzungen von der morphologisch-funktionellen Ebene bis zur molekulargenetischen Ebene stellen Stolpersteine dar, um tiefgreifende Bauplanänderungen eines Organismus - wie es die hypothetische Evolution der Schlangen erfordert – zu ermöglichen. Der Verlust von Extremitäten in ihrer eigenen Komplexität erklärt dazu nicht ansatzweise die vielen Besonderheiten, die Schlangen auszeichnen. Das reicht vom Bauplan des Körpers mit Lunge und Magen über neue Organe (z. B. Wärmesensoren, Gifte), den Geruchssinn, der über das Züngeln vermittelt wird, bis zu den vielen Einzelheiten, die Schlangen in ihren extrem unterschiedlichen Lebensräumen auszeichnen.

**Dank**: Ein herzliches Dankeschön für die geduldige fachliche und redaktionelle Unterstützung bei der Erstellung dieser Arbeit geht an Herrn Dr. Reinhard JUNKER und Herrn Dr. Niko WINKLER.

#### Literatur

- Apestiguía S & Zaher H (2006) A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. Nature 440, 1037–1040
- Caldwell MW et al. (2014) The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. Nat. Comm. 6: 5996.
- COHN MJ & TICKLE C (1999) Developmental basis of limblessness and axial patterning in Snakes. Nature 399, 474–479.
- DA SILVA FO et al. (2018) The ecological origins of snakes as revealed by skull evolution. Nat. Comm. 9:376.
- Dönges J (2015) So sahen die ersten Schlangen aus. http://www.spektrum.de/news/so-sahen-die-ersten-schlangen-aus/1347206. (letzter Aufruf 7. 2. 2018)
- Evans S (2015) Four legs too many? Science *349*, 374–375. Gramling C (2016) 'Four-legged snake' may be ancient lizard instead. Science *354*, 536–537.
- Held LH (2014) How the snake lost its legs. Cambridge. Kvon EZ et al. (2016) Progressive loss of function in a limb enhancer during snake evolution. Cell 167, 633–642.
- JUNKER R. (2008) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 1: Ausgangspunkt und Anerkennung eines ungelösten Evolutionsproblems. Stud. Integr. J. 15, 69–75.
- JUNKER R (2009a) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 2: Wiederverwendung, Umfunktionierung und Neuprogrammierung. Stud. Integr. J. 16, 17–21.
- JUNKER R (2009b) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 3: Genetische Akkommodation: Schritte zum Erwerb evolutiver Neuheiten? Stud. Integr. J. 16, 74–80.
- JUNKER R (2017) Dino-Federvieh: Zum Ursprung von Vogelfeder und Vogelflug. W+W-Special Paper B17-1, http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-17-1\_feder-und-flug.pdf. (letzter Aufruf 7. 2. 2018)
- JUNKER R & SCHERER S (2013) Evolution ein kritisches Lehrbuch, Gießen.
- LEAL F & COHN MJ (2016) Loss and re-emergence of legs in snakes by modular evolution of sonic hedgehog and HOXD enhancers. Curr. Biol. 26, 2966-2973.
- JUNKER R & ULLRICH H (2013) Erstaunliches Experiment: Flosse zu Bein umgewandelt? Stud. Integr. J. 20, 101–104.
- MARTILL DM et al. (2015) A four-legged snake from the early cretaceous of Gondwana. Science 349, 416–419.
- Reeder TW et al. (2015) Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. PLoS ONE 10(3): e0118199. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118199.
- ULIRICH H (2005) Das Ende der klassischen Homologisierung. Neue Methoden in der vergleichenden embryonalen Forschung. Stud. Integr. J. 12, 58–65.
- Ullrich H (2008) Sind Vogelflügel umgestaltete Dinosaurierhände? Stud. Int. J. 15, 18–30.
- Ullrich H (2015) Wann entstanden die modernen Säugetiere? Einsichten aus Fossilien, Molekülen und Datierungen. Stud. Integr. J. 22, 23–29.
- VILLAR D & ODOM DT (2016) Unwinding Limb Development. Cell 167, 598–600.
- Woltering JM et al. (2009) Axial patterning in snakes and caecilians: Evidence for an alternative interpretation of the Hox code. Dev. Biol. *332*, 82–89.
- Yi H (2017) How snakes came to slither. Scientific American *318:1*, 71–75.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Henrik Ullrich, Dr.-Scheider-Str. 53a, 01589 Riesa; E-Mail: ullhen.embryo@t-online.de

# Kurzbeiträge

# Die ältesten Bäume waren die komplexesten

Bäume der ausgestorbenen Pflanzengruppe der Cladoxylopsida sind schon lange bekannt. Kürzlich wurden in China Baumstümpfe dieser Gruppe entdeckt, die aufgrund besonderer Ablagerungsbedingungen sehr gut erhalten waren und neue Erkenntnisse ermöglichten. Dabei zeigte sich: Die Stämme waren komplexer gebaut als die Stämme aller anderen fossil bekannten oder heutigen Bäume. Kein Wunder, dass einer der Bearbeiter, Christopher M. Berry von der Cardiff University, die Frage stellt: "Warum waren die ältesten aller Bäume auch die kompliziertesten?"1

#### Reinhard Junker

Man könnte meinen, dass der mutmaßlich erste Wald regelrecht aus dem Boden gestampft wurde. So jedenfalls stellt sich der geologisch älteste Auftritt von Bäumen in der Fossilüberlieferung dar. Denn aus evolutionstheoretischer Sicht müsste die Entstehung von Bäumen ausgehend von krautigen Landpflanzen im Unter- bis zum oberen Mitteldevon ausgesprochen schnell verlaufen sein - vermutlich viel zu schnell für die bekannten evolutionären Mechanismen. Zudem treten sehr verschiedene Baumgestalten und Baupläne ab dem mittleren bis oberen Mitteldevon in der fossilen Überlieferung auf: Mit den Cladoxylopsida und den Progymnospermen dominierten im Mitteldevon zwei sehr verschiedene Formen die ältesten fossil bekannten Wälder, und ab dem Oberdevon gesellten sich die Bärlappbäume dazu, die einen weiteren Baumtyp mit nochmals einem ganz anderen Bauplan repräsentieren.

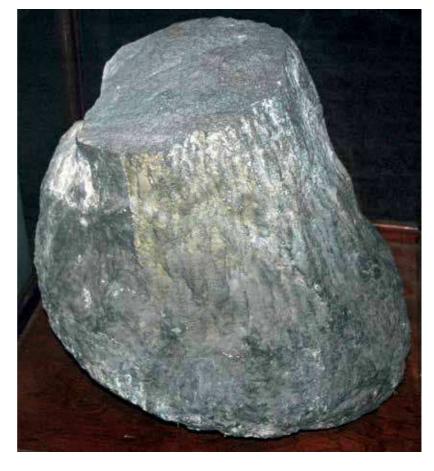
Die Cladoxylen-Bäume waren schon seit 1920 durch mächtige, stark verbreiterte, mit Sediment gefüllte hohle Stümpfe mit einem Durchmesser von bis zu einem Meter bekannt (Abb. 1). Nach dem Fundort im US-Bundesstaat New York wurde der "erste Wald" als "Gilboa-Wald" bezeichnet; es waren hunderte Baumstümpfe entdeckt worden. Vor einigen Jahren stellte sich heraus, dass der Gilboa-Wald mit der darin dominierenden Gattung Wattieza deutlich komplexer zusammengesetzt war als bis dahin angenommen, denn es wurden auch Reste strauchartiger Aneurophyten (einer Untergruppe der Progymnospermen) und von Bärlappbäumen nachgewiesen (STEIN et al. 2012).

### Neue hervorragend erhaltene Funde

Über den Aufbau der Gilboa-Bäume war bisher allerdings wenig bekannt. Erst im Jahr 2007 gelang der Nachweis, dass Äste der Formgattung<sup>2</sup>

Wattieza zu den Stümpfen der Formgattung Eospermatopteris gehören (STEIN et al. 2007). Deren Aufbau konnte nun durch hervorragend erhaltene, in China entdeckte Baumstümpfe detailliert aufgeklärt werden. Die Stümpfe wurden in Xinjiang-Schichten des unteren Oberdevon (Frasnium) Chinas entdeckt, die auf 374 Millionen radiometrische Jahre datiert wurden, und in die neue Gattung Xinicaulis gestellt (XU et al. 2017; Abb. 2). Die exzellente Erhaltung wurde durch Einbettung in glasartige Kieselerde (Silizifizierung) möglich, wodurch sogar einzelne Zellen erkennbar sind.

Abb. 1 Einer der gut erhaltenen, bereits 1920 entdeckten Stümpfe des "Gilboa-Waldes". (CC BY 2.0)



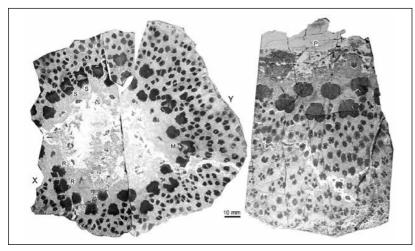


Abb. 2 Links: Querschnitt durch den schmalen Stamm von Xinicaulis lignescens; mindestens 33 Xylemstränge sind zu sehen, die einen doppelten Zylinder bilden und von denen sich einige in der Teilung befinden (S) und von denen Adventivwurzeln (R) oder Markstrahlen (M) abgehen.
Rechts: Querschnitt der äußeren Region des größeren,

70 cm breiten Stammes. (Aus Xu et al. 2017, © PNAS)

Untersucht wurden zwei Stämme von 8 bzw. 70 cm Durchmesser. Es stellte sich heraus. dass die bis ca. 12 Meter hohen Bäume das komplizierteste Holz bilden, das sowohl von fossilen als aus heute lebenden Bäumen bekannt ist – der Bauplan des Stammes unterscheidet sich markant vom Aufbau anderer Bäume. Während normalerweise das Leitsystem aus Xylem (für Wassertransport nach oben) bei den Bäumen als Zylinder ausgebildet ist, der nach außen wächst und für die Verbreiterung des Stammes sorgt, bestand der Stamm der Cladoxylen-Bäume gleichsam aus vielen einzelnen Mini-Stämmen mit jeweils eigenem Xylem und eigenen Wachstumsringen. Dieses System von Mini-Stämmen befand sich allerdings nur in den äußeren ca. 5 Zentimetern des Stammes, der ansonsten hohl war (Abb. 2). Bei dem größeren Stamm waren mehrere hundert Xylem-Stränge ausgebildet und durch Querverbindungen miteinander wie die Drähte eines Maschendrahtzauns zu einem Leitungsnetz verknüpft. Außen gingen an der Basis Adventivwurzeln ab.

### Haben die Cladoxylen-Bäume in besonderen Biotopen gelebt, die es später nicht mehr gab?

Diese ungewöhnliche und bisher unbekannte Anordnung ermöglicht auch eine Erklärung für die charakteristische knollenförmige Basis der Stämme und ihren Eiffelturm-artigen Aufbau. Die Forscher erklären diese Form damit, dass aufgrund des Drucks des eigenen Gewichts das Gewebe an der Stammbasis nach außen gedrückt und die einzelnen Stränge auseinandergerissen wurden. Dieser Vorgang verlief offenbar kontrolliert; die auseinandergerissenen Xylemstränge wurden repariert und die Lücken durch Wachstum von Parenchym ausgefüllt. Die Autoren sprechen von einem "kontrollierten Kollaps der Struktur an der sich verbreiternden Basis" (XU et al. 2017).

XU et al. (2017, 12013) stellen fest, dass es trotz der Einzigartigkeit des Wachstums doch

auch Ähnlichkeiten mit einkeimblättrigen Bäumen wie den Palmen gebe, und zwar in der Art der Bildung des Xylems in Strängen und in der Wuchsform, was als Konvergenzen interpretiert werden müsse.

# Evolutionstheoretische Betrachtungen

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Cladoxylopsida sind unklar, da Affinitäten zu verschiedenen Gruppen bestehen, die eine widerspruchsfreie Einordnung in einen Stammbaum nicht erlauben (Junker 1996, 41). Stewart & Rothwell (1993, 217) sehen in ihnen erfolglose evolutionäre Experimente. BERRY wird in Pressemeldungen zitiert, dass der Grund des Aussterbens dieser ungewöhnlichen Bäume unklar sei.3 Ein Verdrängen durch größere Arten scheint nicht plausibel, da dies in vergleichbaren Fällen auch nicht zum Aussterben geführt hat. Eher liegt der Verdacht nahe, dass das Aussterben damit zu tun hat, dass die Cladoxylen-Bäume mit ihren hohlen Stämmen in besonderen Biotopen gelebt haben, die es später nicht mehr gab.

Dass die geologisch ältesten Bäume den kompliziertesten Bau ihrer Stämme haben, kommt evolutionstheoretisch unerwartet. Verbunden mit dem – im Rahmen der Historischen Geologie – plötzlichen Auftreten von Bäumen in der Überlieferung fossiler Landpflanzen sind die Schwierigkeiten einer Einordnung im evolutionstheoretischen Modellrahmen umso größer.

### Anmerkungen

- http://www.wissenschaft.de/erde-weltall/palaeon-tologie/-/journal\_content/56/12054/20526642
- <sup>2</sup> Als Formgattungen bezeichnet man in der Paläobotanik einzelne Organe oder Organsysteme, wenn große Teile der Pflanzen fossil nicht überliefert sind.
- 3 http://www.latimes.com/science/sciencenow/ la-sci-sn-oldest-trees-forest-20171023-story.html

#### Literatur

JUNKER R (1996) Evolution früher Landplanzen. Eine kritische Diskussion fossiler Funde. Studium Integrale. Neuhausen-Stuttgart.

Stein WE, Mannolini F, VanAller Hernick L, Landing E & Berry CM (2007) Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. Nature 446, 904–907.

STEIN WE, BERRY CM, VANALLER HERNICK L & MANNO-LINI F (2012) Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. Nature 483, 78–81.

STEWART WN & ROTHWELL GW (1993) Palaeobotany and the evolution of plants. 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press.

Xu HH, Berry CM, Stein WE, Wang Y, Tang P & Fu Q (2017) Unique growth strategy in the Earth's first trees revealed in silicified fossil trunks from China. Proc. Natl. Acad. Sci. 114,12009–12014.

# Gretchenfrage der Evolution: Sind Ähnlichkeiten homolog oder konvergent?

Kann die Vielfalt der Ausprägungen der zentralen Nervensysteme über die verschiedenen Tierstämme hinweg in eine durch Evolution erklärbare Ordnung gebracht werden? Wie lassen sich die Merkmale in einen hypothetischen Stammbaum einfügen? Und welche Schlüsse werden gezogen, wenn sich die Merkmale gegen eine widerspruchsfreie Einordnung in einen Stammbaum sträuben?

Hans-Bertram Braun

Es ist bekannt, dass Verschaltungen in den Gehirnen von Vögeln und Menschen trotz deutlich unterschiedlicher Lebensweise der Träger sehr ähnlich sind (GÜNTÜRKÜN et al. 2013). Aber nicht nur innerhalb der Wirbeltiere, auch über Tierstämme hinweg gibt es Ähnlichkeiten im Zentralen Nervensystem: STRAUSFELD & HIRTH (2012) verglichen in der Wissenschaftszeitschrift Science Hirnstrukturen von Gliederfüßern (Arthropoden, z.B. Insekten oder Krebstiere) mit denen von Wirbeltieren und kamen zu dem Schluss, dass eine "tiefe Homologie" besteht, also dass die Ähnlichkeiten der Hirnstrukturen durch einen gemeinsamen Ursprung der betreffenden Tierstämme begründet sind, obwohl diese als nur sehr entfernt verwandt angesehen werden. Dies bedeutet, die Gemeinsamkeiten mussten schon bei den weit in der Vergangenheit lebenden hypothetischen letzten gemeinsamen Vorfahren vorhanden gewesen sein.

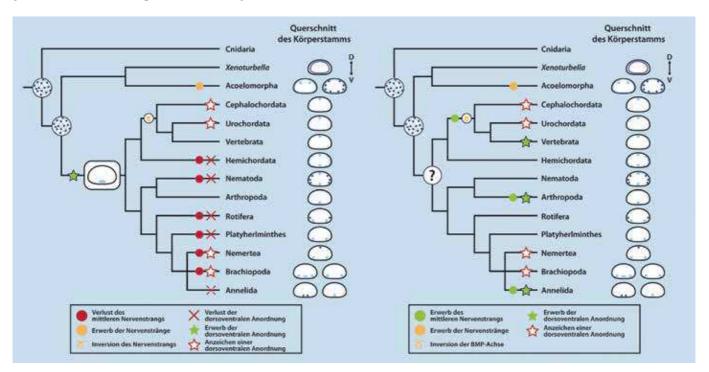
In einer neuen Veröffentlichung in Nature (Martín-Durán et al. 2017) wurde nun der generelle Bau eines Hauptbestandteils (Lage der

nervalen Hauptstränge oder Leitungsbahnen im Körper) des Nervensystems über mehrere Tierstämme hinweg verglichen. Ziel der Autoren war es, die Evolution des Merkmals "geeinter Nervenstrang" über die Tierstämme der Bilateria (zweiseitig symmetrische Tiere) hinweg zu untersuchen. Zum Vergleich: Nicht zu den Bilateria gehörende Tiere wie die Nesseltiere (z.B. Korallen) oder Quallen besitzen "lediglich" ein Nerven-Netz ohne zentralen Nervenstrang oder zentrales Gehirn.

Wie bekannt verläuft der eine zentrale Hauptnervenstrang, das Rückenmark, bei Wirbeltieren, wie der Name schon sagt, im Rücken (dorsal). Das trifft auch für die als relativ nah verwandt angesehenen einfachen Chordatiere (Cephalochordata, z.B. Lanzettfischchen) zu. Bei den sehr artenreichen Gliederfüßern, also Insekten, Krebstieren usw., liegt ein entsprechender Hauptstrang ventral, also auf der Bauchseite. Letzteres ist auch beim mit den Gliederfüßern nicht näher verwandten Stamm der Ringelwürmer (Anneliden) der Fall, zumindest bei

Abb. 1 Zwei Szenarien der evolutionären Entstehung des Nervensystems in den einzelnen Tierstämmen (Erläuterungen im Text). Links. Letzter gemeinsamer Vorfahr mit ventralem zentralisiertem Nervenstrang (d.h. Homologie zwischen z.B. Anneliden und Arthropoden, dann vielfacher Verlust). Rechts: Letzter gemeinsamer Vorfahr ohne zentralisierten Nervenstrang (danach unabhängiger Erwerb eines identischen Merkmalskomplexes, z. B. Anneliden und Arthropoden: Konvergenz. mehrfacher identischer Erwerb). Die Autoren schlagen vor, vom linken zum rechten Szenario umzusteigen. (Nach Martín-Durán et al.

2017)



# Objektive Kriterien für eine Bewertung von Ähnlichkeiten als homolog (vererbt) oder konvergent (unabhängig erworben) sind kaum möglich.

ausgewachsenen Tieren. Zwischen diesen beiden Ausprägungen gibt es dann noch eine Vielzahl weiterer Muster über die Tierstämme hinweg: Hemichordata (wie z.B. Eichelwürmer) besitzen sowohl dorsal als auch ventral einen Hauptnervenstrang (d.h. es gibt keinen eindeutigen Bauch-Rücken-Unterschied), genauso die mit ihnen nicht näher verwandten Nematoden (Fadenwürmer). Rädertierchen und Plathelminthen, wie z.B. Strudelwürmer, zeigen ventral einen Doppelstrang; und bei Brachiopoden (Armfüßern) gibt es einen ventralen Dreierstrang. Die Wissenschaftler untersuchten nicht in erster Linie die sichtbare Ausprägung, sondern es wurde besonders die zeitliche und räumliche Aktivität von Masterkontrollgenen, die wichtige Transkriptionsfaktoren codieren und für die Ausprägung des Bauch-Rücken-Unterschiedes und der Nervenstränge von Bedeutung sind, detailliert anhand von repräsentativen Vertretern mehrerer Tierstämme untersucht.

Die Autoren kommen aufgrund der beobachteten Genaktivitäten, die hier nicht im Detail dargestellt werden sollen, zu dem Schluss, dass beim angenommenen gemeinsamen Vorfahren der Bilateria nicht wie bisher angenommen ein zentraler ventraler Nervenstrang vorlag (der dann bei den Wirbeltieren zum Rücken gespiegelt wurde und in anderen Stämmen mehrfach tendenziell in Richtung der unstrukturierten Nervennetze "zurückschlug", indem zwei oder mehr Nervenstränge auftraten). Sie bewerten das topographische Muster der Genaktivitäten höher als die durch sie erzeugten morphologischen Merkmale und nehmen an, dass sich das morphologische Merkmal "einziger zentraler Nervenstrang" mehrfach unabhängig in den oben beschriebenen Tierstämmen entwickelte, während mehrfach angelegte Nervenstränge bzw. das Fehlen von Bauch-Rücken-Unterschieden in Ähnlichkeit zu den Nicht-Bilateria die ursprüngliche morphologische Ausprägung repräsentieren.

Besonders im Vergleich zum oben erwähnten Science-Artikel, der zu gegenteiligen Schlussfolgerungen kam, zeigt sich hier zum wiederholten Male, dass es schwierig bis unmöglich ist, objektive Kriterien für eine Bewertung von Ähnlichkeiten als homolog (vererbt) oder konvergent (unabhängig erworben) festzulegen. Das wird daran deutlich, dass sich die genetischen und morphologischen Merkmale der widerspruchsfreien Einordnung in einen hypothetischen Stammbaum widersetzen. Und diese Situation betrifft auch Komplexmerkmale wie hier im

Falle des Nervensystems. Die Autoren des Nature-Artikels ersetzen nun aufgrund ihrer Gewichtung von molekularen, genetischen Faktoren einen unwahrscheinlichen Stammbaum (mehrfacher Verlust oder Modifikation von ursprünglich vorhandenen Merkmalen in verschiedenen nicht näher verwandten Stämmen) durch einen nicht weniger unwahrscheinlichen Stammbaum (mehrfacher unabhängiger Erwerb von Merkmalen in nicht näher verwandten Stämmen). Die Ähnlichkeiten der morphologischen Merkmale werden in diesem Fall nicht vorrangig zum Erstellen eines Stammbaums herangezogen, sondern der Stammbaum wird aufgrund genetischer Merkmale erstellt, was hier und in vielen anderen Fällen dazu führt, dass sich die Bewertung des betrachteten Organsystems (hier des Nervenystems) als konvergent oder homolog ändert. Dabei wird die Frage nach den Mechanismen für Gewinn oder Verlust von Merkmalen nicht einmal gestreift. Sowohl Verlust als auch Erwerb müssten ja durch signifikante Selektionsvorteile und enorme Umbauten erklärt werden. Dass Selektionsfaktoren eine maßgebliche Rolle bei der Gestaltung verschiedener Baupläne der Nervensysteme gespielt haben, ist schwierig zu begründen, da die Tierstämme bis heute ungefährdet und erfolgreich in gleichen Ökosystemen koexistieren und dabei die unterschiedlichste Ausprägungen von Nervensystemen besitzen (wie z.B. Fische mit Zentralnervensystem neben Quallen ohne ein solches). Weiterhin ist vor allem ein paralleler Erwerb dieser hochkomplexen Organe aus dem "Nichts" heraus extrem unwahrscheinlich.

Unvoreingenommen betrachtet widerspricht die hier beschriebene Verteilung von Unterschieden und Ähnlichkeiten in Bezug auf den Aufbau des zentralen Nervensystems über die Tierstämme der Bilateria hinweg ganz einfach einer gemeinsamen Abstammung. Dass diese naheliegende Schlussfolgerung überhaupt nicht in Erwägung gezogen wird, sondern stattdessen lieber ein hoch spekulativer und unwahrscheinlicher Verlauf der Evolution des Nervenystems von Nature akzeptiert wird, zeigt deutlich, dass ein "Ja" zur Evolution zu einem Paradigma geworden ist, das nicht mehr in Frage gestellt werden darf, selbst wenn die objektiven Daten ihm klar widersprechen.

#### Literatur

GÜNTÜRKÜN O, WILD M, SHIMIZU T, BINGMAN VP & SHANAHAN M (2013) Large-scale network organization in the avian forebrain: a connectivity matrix and theoretical analysis. Front. Comp. Neurosci. 7, doi:10.3389/fncom.2013.00089

STRAUSFELD NJ & HIRTH F (2012) Deep homology of Arthropod central complex and vertebrate basal ganglia. Science 340, 157–161.

Martín-Durán JM, Pang K et al. (2017) Convergent evolution of bilaterian nerve cords. Nature 553, 45–50.



Der mutmaßliche Ursprung des Lebens ist den empirischen Methoden der Naturwissenschaften unzugänglich. Simulationsexperimente nehmen typischerweise nur extrem kleine Ausschnitte ins Visier und erscheinen bisher nicht wirklich überzeugend. Jüngst haben Wissenschaftler versucht, die Synthese erster RNA-Moleküle mit Hilfe entsprechender Algorithmen auf Rechnern zu modellieren.

Harald Binder

Charles DARWIN skizzierte 1871 in einem Brief an einen befreundeten Botaniker, Joseph HOOKER, das Bild eines kleinen warmen Tümpels ("warm little pond"), um seine Gedanken über einen möglichen Ursprung von Leben darzustellen - ohne den traditionell geglaubten Schöpfer zu bemühen. Dieses Bild wird bis in die Gegenwart aufgegriffen, wenn es darum geht, irgendwelche Aspekte einer denkbaren Lebensentstehung zu veranschaulichen; auch der Begriff "Ursuppe" gehört in diesen Zusammenhang.

# RNA-Polymere aus der Ursuppe?

Das Makromolekül RNA (Abb. 2) spielt in Zellen ganz verschiedene Rollen und erfüllt dabei unverzichtbare Aufgaben, z.B. bei der Informationsübertragung und bei Regulationsprozessen. Ein großer Teil der Wissenschaftler, die sich mit Modellen zur Entstehung des Lebens beschäftigen, spricht dieser langkettigen Nukleinsäure eine hohe Bedeutung bei der Entstehung des Lebens zu: Das Modell der RNA-Welt (auf RNA basierende Vorläufersysteme von Zellen) gilt derzeit – bei allen Problemen – als der aussichtsreichste Ansatz für eine Lebensentstehung ohne zielgerichtete Beeinflussungen irgendwelcher Art.Wie RNA in der Zelle gebildet und genutzt wird, lernen Studenten der Lebenswissenschaften heute im Grundstudium, und Chemiestudenten können im Labor die Bausteine der RNA synthetisieren. Wir wissen also, wie diese biologisch so bedeutsame Substanz hergestellt werden kann. Die Herausforderung für die Erforschung der RNA-Welt besteht darin, dass es dort keine Chemiker mit entsprechend ausgestatteten Laboren gibt. Die bisher vorgebrachten Ideen, wie RNA durch ungesteuerte Prozesse, d.h. ohne Einsatz von Know-how, entstanden sein könnte, sind durch bisher vorliegende Experimente nicht vertrauenswürdig belegt, da diese typischerweise

Abb. 1 Grand Prismatic Spring, eine Thermalquelle im Yellowstone National Park hier in einer Luftaufnahme, könnte als Modell für einen "kleinen warmen Tümpel" dienen. Der größte Durchmesser beträgt hier 91 m. (Wikipedia, gemeinfrei)

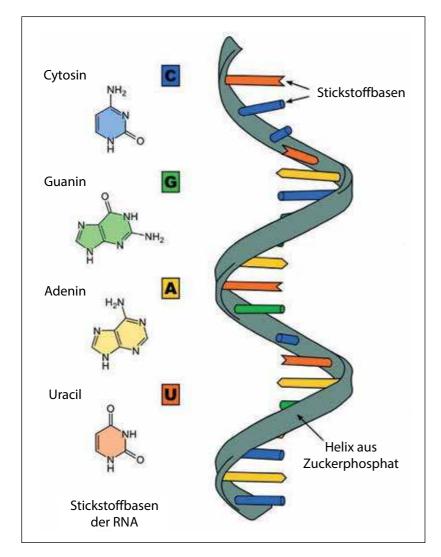
aufgrund chemischer Erfahrung konzipiert sind und entsprechend ausgeführt werden.

Naturwissenschaftler, die Prozesse zur Entstehung des Lebens auf der Erde erforschen wollen, finden für das angenommene Ereignis in der Erdgeschichte keine Daten, die sich empirisch mit dem Ursprung des Lebens verknüpfen lassen. Sie müssen Modelle formulieren, die nicht im Widerspruch zu bekannten Befunden stehen und deren Vertrauenswürdigkeit durch Verträglichkeit mit akzeptierten Erkenntnissen aufgezeigt werden muss. Experimentell ist der mutmaßliche Vorgang nicht zugänglich, Simulationsexperimente sollten weitgehend unspezifische Ausgangssituationen aufweisen, wenige Synthesestufen enthalten und extrem hohe Ausbeuten liefern.

#### **Ein Computer-Modell**

Pearce et al. (2017) haben den Versuch unternommen, durch numerische Modellierung, d.h. mit entsprechenden Algorithmen, auf dem Computer die Bildung erster RNA-Polymere zu simulieren. In Zusammenarbeit mit Astrophysikern (s.u.) setzten sie für ihr Modell Aus-

Abb. 2 Stilisierte Darstellung eines RNA-Moleküls mit den entsprechenden Stickstoffbasen. (wikipedia)



Die bisher vorgebrachten Ideen, wie RNA durch ungesteuerte Prozesse, d. h. ohne Einsatz von Know-how, entstanden sein könnte, sind durch bisher vorliegende Experimente nicht vertrauenswürdig belegt.

gangs- und Randbedingungen ein, die anhand von heutigen Befunden unter Zugrundelegung entsprechender Modelle bestimmt und von Fachleuten als plausibel angesehen werden. Auf der hypothetischen frühen Erde betrachten die Autoren für ihr Modell vor allem kleine wassergefüllte Tümpel (1-10 m Durchmesser und 1-10 m Tiefe). In diesen sollen die ersten Reaktionen zur Synthese von RNA-Makromolekülen bei gemäßigten Temperaturen ablaufen. Hier werden Referenzdaten aus ökologischen Studien von verschiedenen, weltweit verteilten Tümpeln mit Temperaturen von 20 °C bzw. 65 °C zugrunde gelegt. Die Wasserlöcher sollen ausgeprägte Änderungen des Wasserspiegels aufweisen - bis hin zum Austrocknen - aufgrund der als zyklisch angenommenen Abfolge von Phasen starken Niederschlags und Trockenheit. Ihre Größenbegrenzung ist durch Überlegungen zur Konzentration der im Wasser gelösten Stoffe begründet, denn bei großem Wasservolumen ist die Konzentration der relevanten Chemikalien so gering, dass keine Synthesereaktionen zu erwarten sind. Aus diesem Grund sprechen die Autoren hydrothermalen Tiefseequellen in einem Ur-Ozean keine Bedeutung zu (Konzentrationsproblem).

Für die Anlieferung von Stickstoffbasen (N-Heterozyklen) für die RNA-Nukleotide betrachten Pearce et al. interstellare Staubteilchen (interstellar dust particles, IDPs) und bestimmte Typen von Meteoriten. In kohligen Chondriten (Meteorite mit bis zu ca. 3 % Kohlenstoffanteil) sind analytisch Stickstoffverbindungen (darunter auch N-Heterozyklen) nachgewiesen worden. Aufgrund von Mechanismen, die die Synthese und Anreicherung von RNA-Molekülen verhindern (wie UV-Strahlung, Hydrolyse oder Versickerung), zeigen die Modelle, dass die IDPs trotz der vergleichsweise höheren Liefermenge im Vergleich zu den Fragmenten der Meteoriten keine Rolle spielen. Für die Synthese von RNA-Molekülen aus den angelieferten Stickstoffverbindungen nehmen die Autoren günstige Bedingungen zur Phosphorylierung, Nukleotidbildung (Verknüpfung mit Zucker D-Ribose) und der Bildung von RNA-Ketten durch Polymerisation der Nukleotidbausteine an (ohne die jeweiligen Probleme und Herausforderungen zu diskutieren, werden ausgewählte empirische Arbeiten zitiert). Die Autoren beziehen sich auf das RNA-Nukleotid Adenin, dessen Synthese in Simulationsexperimenten im Vergleich zu den anderen Nukleotiden leicht gelingt.

Die Modellierungen von Pearce et al. (2017) ergeben nun bei Zugrundelegung etablierter Zeitvorstellungen für die hypothetische Frühzeit der Erde (einschließlich vieler weiterer günstiger und sehr optimistischer Randbedingungen), dass RNA sehr rasch entstanden sein muss, unmittelbar nachdem die Bedingungen (wie z.B. Temperatur oder flüssiges Wasser) es zuließen. Die Autoren gehen davon aus, dass die RNA-Welt ca. 200 bis 300 Millionen Jahre, nachdem die Erde "bewohnbar" geworden sei, vorhanden war, nämlich vor über 4,17 Milliarden Jahren. Das Modell zeigt darüber hinaus,

#### RNA-Polymere müssen sehr rasch entstanden sein, da die Bausteine rasch wieder eliminiert werden.

dass RNA-Polymere sehr rasch entstanden sein müssen (innerhalb eines bis weniger Nass-Trocken-Zyklen), da sonst zerstörende Prozesse die chemischen Substanzen durch Photolyse (UV-Strahlen) und Hydrolyse (auflösende Wirkung von Wasser) sowie vor allem durch Versickerung von gelösten Stoffen eliminieren. Die genannten destruktiven Effekte betreffen sowohl die erhofften synthetisierten RNA-Polymere als auch deren Bausteine. Dadurch werden die Verbindungen weiteren Entwicklungsschritten zur RNA-Welt entzogen. In einem Kommentar begrüßt Deamer (2017) diese mathematische Studie, weil wir über die frühe Erde so wenig wissen. Positiv bewertete er auch den Mut der Autoren, sich auf Randbedingungen festzulegen, die nicht immer dem Trend der (vorwiegend chemischen) Fachkollegen folgen. Er erinnert daran, dass Simulationsexperimente zur Synthese der RNA-Bausteine durchaus Lücken aufweisen und dass die Polymerisation von Nukleotiden bisher noch nicht unter "natürlichen" Bedingungen demonstriert worden sei (hier hatten Pearce et al. (2017) Arbeiten von Deamer und Kollegen zitiert).

#### Diskussion

Zukünftige Untersuchungen werden zeigen müssen, wie belastbar die Modellierung von PEARCE et al. (2017) angesichts empirischer Befunde ist. Beim derzeitigen Kenntnisstand sollte aber auf jeden Fall auch festgehalten werden, dass selbst dann, wenn man sehr günstige

Randbedingungen für das Modell ansetzt, eine Aussage des Modells lautet, dass RNA-Bausteine (so sie vorhanden sind) rasch zu Polymeren verknüpft werden müssen, da es eine Vielzahl von effizienten Prozessen gibt, die diese eliminieren. Das Modell zeigt also, dass, selbst wenn man die chemischen Syntheseprobleme als gelöst betrachtet, für die Etablierung einer RNA-Welt nur ein kleines Zeitfenster zur Verfügung stünde. Für den hier ins Blickfeld genommenen kleinen Ausschnitt zur Lebensentstehung sind verschiedene Aspekte gar nicht problematisiert, die für die RNA-Synthese im Labor erhebliche Herausforderungen darstellen, wie z.B. die zeitliche Steuerung der Nass-Trocken-Zyklen (durch ungeregelte Größen wie Wind, Temperatur oder Regen), die mit der Vorlage bzw. der Zugabe der geeigneten Ausgangsstoffe zusammenpassen muss.

# Für die Etablierung einer RNA-Welt steht nur ein kleines Zeitfenster zur Verfügung.

Aus chemischer Perspektive erstaunen bei Veröffentlichungen zur Chemie der Lebensentstehung immer wieder die Schlussfolgerungen, die aus Simulationsexperimenten gezogen werden. Ausgehend von reinen Ausgangssubstanzen werden unter Laborbedingungen biochemisch relevante Substanzen erzeugt. Auf einer hypothetischen frühen Erde gibt es jedoch weder reine Ausgangsverbindungen noch voreingestellte, optimierte Laborbedingungen. Wenn, wie Pearce et al. (2017) annehmen, in einem kleinen warmen Tümpel durch Nass-Trocken-Zyklen begünstigt Polymerisationsreaktionen ablaufen sollten, dann ist nicht davon auszugehen, dass nur Nukleotide polymerisieren. Man muss davon ausgehen, dass sich in einer solchen Lösung eine Vielzahl reaktiver Komponenten befindet. Dies hat zur Folge, dass in einem so skizzierten Szenario nach aller chemischen Erfahrung eine völlig unübersichtliche und unbrauchbare Mixtur entsteht.

#### Literatur

Deamer D (2017) Darwin's precient guess. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, doi: 10.1073/pnas.1715433114.

Pearce BKD, Pudritz RE, Semenov D & Henning TK (2017) Origin of the RNA world: The fate of nucleobases in the warm little ponds. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, doi: 10.1073/pnas.1710339114.



Die kürzlich beschriebene Dinosaurier-Gattung *Serikornis* besaß sowohl flaumartig-büschelige als auch einfach gefiederte Körperanhänge. Die Deutung als Zwischenform, die zu Vögeln überleitet, ist dennoch problematisch. Das Merkmalsmosaik von *Serikornis* ist evolutionstheoretisch unerwartet und wesentliche Fragen zur Entstehung flugtauglicher Federn kann das Fossil nicht klären.

Reinhard Junker

**Abb. 1** Rekonstruktion von *Serikornis*. Zeichnung: Emily WILLOUGHBY. (CC BY-SA 4.0)

Die Serie interessanter Fossilfunde von Vögeln und Dinosauriern, die in die Nähe der Vögel gestellt werden, reißt nicht ab. In den letzten Jahren gab es dabei einige Überraschungen. Statt passender Bindeglieder wurden Formen entdeckt, die unerwartete Merkmalsmosaike aufwiesen, wie z.B. Yi qi (mit einer fledermausartigen Flughaut) oder Chilesaurus oder andere, deren Merkmale oder Fähigkeiten "moderner" waren als bis dahin angenommen (z.B. bei Anchiornis oder Confuciusornis).

Im Sommer den letzten Jahres wurde eine neue fossile Gattung beschrieben, die in einem wichtigen Merkmal evolutionstheoretischen Erwartungen teilweise entspricht, wenn man einen evolutionären Übergang von Dinosauriern zu Vögeln annimmt (was der Auffassung der klaren Mehrheit der Paläontologen entspricht). Die Rede ist von einem nahezu vollständig erhaltenen Exemplar der Art *Serikornis sungei* aus der Gruppe der sogenannten Paraves (Abb. 1). Die

Bezeichnung "Paraves" kann man mit "neben den Vögeln" übersetzen. Diese Gruppe umfasst eine recht bunte Mischung von zweibeinig sich fortbewegenden Gattungen aus verschiedenen Familien, deren Verwandtschaftsbeziehungen oft unklar sind und entsprechend kontrovers diskutiert werden. Entdeckt wurde die neue Gattung in der oberjurassischen Tiaojishan-Formation (Liaoning-Provinz, China), in der schon andere Gattungen der Paraves gefunden wurden, darunter mit Anchiornis auch eine vierflügelige Gattung mit eindeutig flächigen Federn; nach neueren Erkenntnissen konnte Anchiornis wahrscheinlich recht gut fliegen (WANG et al. 2017). Serikornis war etwa 60 cm groß und damit so groß wie ein Fasan, vermutlich ein Waldbewohner, der wahrscheinlich auch auf niedriges Geäst klettern konnte (wofür die Existenz stark gebogener Klauen sprechen könnte) (Lefèvre et al. 2017, 11).

Das evolutionstheoretisch interessanteste Merkmal von *Serikornis* ist der Besitz von unterschiedlich gestalteten flaumigen oder fiederigen Körperanhängen, die den ganzen Körper, auch Beine und Füße bis zu den Fußphalangen bedeckten (Lefèvre et al. 2017). Neben Regionen mit flaumartigen, unverzweigten und dünnen, büscheligen Haaren (evolutionstheoretisch als "Protofedern" bezeichnet, die man aber nicht unbedingt als "Federn" bezeichnen muss) sind an den Armen, Beinen, auf dem Rücken und am Ende des Schwanzes auch flächig-fiederige Anhänge mit zentraler Achse (Schaft) überliefert, die man als einfach gebaute Federn interpretieren kann; Serikornis war also sozusagen vierflügelig. Die Vorderflügel waren mit mehreren Lagen relativ kurzer, schlanker, symmetrischer und wenig differenzierter federartiger Anhänge besetzt (eine ähnliche Situation wie bei Anchiornis, bei dem aber wie angemerkt echte Federn ausgebildet waren). Die Autoren erwähnen auch ein großes Propatagium (Flughaut); dessen Existenz scheint aber nur indirekt erschlossen und nicht fossil nachgewiesen zu sein (LEFÈVRE et al. 2017, 7). Schwung- und Deckfedern - wenn man von "Federn" sprechen möchte – sind nicht unterscheidbar (anders als beim "Urvogel" Archaeopteryx, bei der vierflügeligen Gattung Microraptor, bei Confuciusornis und bei modernen Vögeln).

Aufgrund der sehr guten Erhaltung und der erkennbaren feinen Details kann man nach Auffassung der Beschreiber ausschließen, dass Federstrahlen (Bogen- und Hakenstrahlen) ausgebildet waren. Das System aus Federstrahlen ist zwingend notwendig für die Flugfähigkeit; sonst kann der Luft nicht genügend Widerstand entgegengesetzt werden. Vermutlich waren die Federn zudem nicht leicht und nicht steif genug, um ausreichend Schub zu erzeugen.

# Ob man von Federn oder von gefiederten Haaren sprechen will, ist Definitionssache; es fehlen wesentliche Merkmale flugtauglicher Federn.

Darüber, wie die Anhänge im Körper verankert waren, ist offenbar nichts bekannt; die Autoren äußern sich nicht dazu. Damit besteht über ein wichtiges Kennzeichen echter Federn Unklarheit. Ob man also von Federn oder von gefiederten Haaren sprechen will, ist Definitionssache; jedenfalls fehlen wesentliche Merkmale flugtauglicher Federn. Die flächigen Federn waren klein, schlank und symmetrisch (ein weiteres Kennzeichen für das Fehlen von Flugtauglichkeit).

Da die Körperanhänge also mit großer Wahrscheinlichkeit nicht für Flugzwecke genutzt werden konnten und auch die Fähigkeit zum Gleitflug wahrscheinlich nicht gegeben war – allenfalls könnten die Federn bei einem Sturzflug bremsend gewirkt haben –, stellt sich die Frage nach ihrer Funktion. Die Forscher diskutieren Isolierung (Thermoregulation) und Zurschaustellung ("display", für die Balz); erst später seien die "Federn" für den Flug kooptiert worden.

Auch der Skelettbau zeigt keine Anpassung an einen Flug und spricht für ein Leben am Boden. Insbesondere waren die Vorderextremitäten viel zu kurz für eine Flugfunktion. Die für einen Flügelschlag erforderlichen Bewegungen waren aufgrund der geraden Form von Elle und Speiche kaum möglich; die Beinmerkmale sprechen für eine Fortbewegung als Läufer (Lefèvre et al. 2017, 10f.).

#### Diskussion

Kann Serikornis als Bindeglied zwischen "noch nicht" flugfähigen befiederten Dinosauriern und Vögeln interpretiert werden? Lefèvre et al (2017, 8) sehen das – wenig überraschend – genau so. Dafür werden zwei Befunde ins Feld geführt: Die einfach gefiederten Anhänge und das stratigraphische Alter (die Position im geologischen System). Die Körperanhänge von Serikornis kommen im Vergleich zu den Körperanhängen von Gattungen mit "Dino-Flaum" (flaumige, faserige oder büschelige haarartige Anhänge) echten Federn strukturell am nächsten. Und Serikornis gehört zu den geologisch ältesten Gattungen mit "Dino-Flaum". Diese Punkte gehen an evolutionstheoretische Deutungen. Doch es gibt auch widersprechende Befunde, die im Folgenden genannt werden sollen.

#### Selektionsdrücke

Serikornis ist in einem evolutionstheoretischen Rahmen schwer einzuordnen. Die Merkmalskombination aus einfachen Federn, befiederten Beinen, kurzen Vorderextremitäten und Merkmalen, die auf ein Bodenleben hinweisen, ist evolutionstheoretisch unerwartet. Denn für einen Bodenstart eines schnellen Läufers sind befiederte Beine nachteilig; für den Baumstart passen die kurzen Vorderextremitäten und das Leben auf dem Waldboden nicht. Problematisch sind die Selektionsdrücke, ohne die evolutionstheoretische Modellierungen kaum auskommen<sup>2</sup>, und zwar in zweierlei Hinsicht: 1. Welcher Selektionsdruck könnte die Art der Befiederung bei Serikornis begünstigt haben? 2. Wie könnte es Richtung Flugfähigkeit weitergegangen sein? Für eine Schaufunktion (Balz) und Thermoregulation erscheinen die fiederigen Anhänge und die Art ihrer Anordnung auf der Körperoberfläche nicht notwendig zu sein;

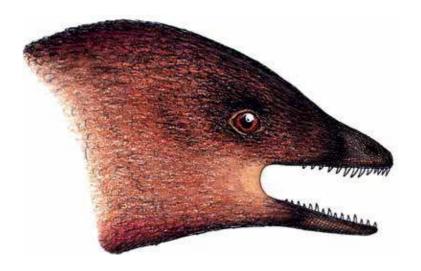


Abb. 2 Rekonstruktion des Kopfes von *Serikornis*. Bildbreite ca. 6 cm. Zeichnung: Danny CICCHETTI . (CC BY-SA 4.0)

sexuelle Selektion als Erklärung ist ein Notbehelf. Selektion auf *zukünftige* Flugfähigkeit ist nicht möglich, da auf potenziellen zukünftigen Nutzen nicht ausgelesen werden kann. *Serikornis* ist aus diesen Gründen als Startpunkt für spätere Flugfähigkeit wenig überzeugend.

In einem nicht-evolutionären Deutungsrahmen entfällt die Frage nach Selektionsdrücken, die eine erstmalige Entstehung begünstigt haben könnten. Arten müssen einfach nur überlebensfähig sein, während sich die Frage nach der Überlebensfähigkeit hypothetischer Vor- oder Zwischenformen gar nicht stellt, weil diese nicht benötigt werden. Außerdem müssen nicht alle Merkmale unbedingt unter dem Zweckmäßigkeitsaspekt gesehen werden, es können auch Schönheit oder Phantasiereichtum eine Rolle spielen (hier wird wie oben angedeutet evolutionstheoretisch mit sexueller Selektion argumentiert).

#### Von Serikornis-"Federn" zu flugtauglichen Federn

Der Schritt zu flugtauglichen Federn wäre von Serikornis ausgehend immer noch enorm. Die einfache Fiederung bringt – gemessen an den zahlreichen Anforderungen für Flugtauglichkeit – gegenüber einfachen oder büscheligen Haaren kaum etwas. Zur Flugtauglichkeit gehören das ausgefeilte Bogen-/Hakenstrahlen-System, eine geeignete Verankerung im Körper mit der Fähigkeit der Federbewegung (das ist bei Serikornis unbekannt, s.o.), vielfältige Steuerungsmechanismen und vieles mehr (vgl. Junker 2016).

#### Vielfalt von Oberjura-Formen

Aus dem Oberjura stammt bekanntlich auch *Archaeopteryx*, der "moderne" Federn besaß (dessen Flugfähigkeit aber umstritten ist). Die Juraschichten, in denen er geborgen wurde, sind allerdings

stratigraphisch relativ jünger als die Schichten der chinesischen Tiaojishan-Formation; Serikornis ist stratigraphisch älter (s.o.). Aus diesen Schichten und anderen etwa gleich alten Schichten Chinas stammt eine ganze Reihe verschiedener echt befiederter Formen wie z.B. der oben erwähnte Anchiornis, die kletternden Scansoriopterygiden, die Gattung Pedopenna mit langen symmetrischen Konturfedern, die an ganzer Länge am Mittelfuß ansetzen (bei dieser Gattung sind nur die Hinterbeine fossil überliefert (XU & ZHANG 2005)), und weitere Gattungen; sie tauchen in ihrer Vielfalt recht plötzlich auf, und ihre Merkmalsmosaike können nicht ohne Weiteres in ein evolutionstheoretisches System gebracht werden. Entsprechend zeigt das von Lefèvre et al. veröffentlichte Cladogramm zahlreiche Konvergenzen bzw. Merkmalswidersprüche und es unterscheidet sich von zuvor publizierten Cladogrammen.

Vermutlich ist über die Lebensweise und die Ökologie von Serikornis wie auch von anderen fossilen Formen, die zu den Paraves gestellt werden, einfach zu wenig bekannt, um sich einen klaren Reim auf die Merkmalskombinationen dieser Gattungen machen zu können. In gewisser Hinsicht erinnert Serikornis an die flugunfähigen Kiwis, die ebenfalls einfach gefiederte Körperanhänge - Federn ohne Federstrahlen - haben, die als rückgebildet interpretiert werden. Es spricht zwar einiges dafür, dass Serikornis auf dem Waldboden lebte, doch die Beinbefiederung erscheint dafür eher hinderlich. Aber auch für ein Klettern sind Federn an den Beinen nicht förderlich. Wie hat Serikornis also gelebt? Hier muss wohl einiges offen bleiben.

### Anmerkungen

- <sup>1</sup> Chuong et al. (2003) definieren 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.
- <sup>2</sup> Evolution ohne Selektion wäre noch problematischer, weil in diesem Fall davon ausgegangen werden müsste, dass sich Voraussetzungen für die Flugfähigkeit latent zufällig entwickelt hätte, was angesichts der Fülle der dafür erforderlichen Voraussetzungen völlig unglaubhaft wäre.

#### Literatur

Chuong CM, Wu P, Zhang FC, Xu X, Yu M, WIDELITZ RB, Jiang TX & Hou L (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.

GODEFROIT P, CAU A, HU DY, ESCUILLIÉ F, WU W & DYKE G (2013a) A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. Nature 498, 359–362.

- GODEFROIT P, DEMUYNCK H, DYKE G, HU D, ESCUILLIÉ F & CLAEYS P (2013b) Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. Nat. Comm. 4:1394,1–6, doi:10.1038/ncomms2389.
- 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 (2016) Vogelfedern und Vogelflug. Was Evolutionshypothesen erklären müssten. Stud. Integr. J. 23, 75–82
- LEFÈVRE U, CAU A, CINCOTTA A, HU D, CHINSAMY A ESCUIL-LIÉ F & GODEFROIT P (2017) A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. Sci. Nat. 104:74.
- Pickrell J (2017) New feathered dinosaur had four wings but couldn't fly. https://news.nationalgeographic. com/2017/08/feathered-dinosaur-four-wings-speciesserikornis-science/
- 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,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.

# Merkmalsnetz statt Stammbaum

# Neues Vernetzungsmodell in der Paläanthropologie ähnelt Verwandtschaftsverhältnissen im Grundtyp Mensch

Eine neue Untersuchung des Schädels von Dali aus China hat eine einmalige Kombination von modernen Merkmalen im Gesichtsskelett und archaischen Merkmalen im Bereich des Hirnschädels erbracht. Auch andere Schädel früher Menschen weisen solche einmaligen Merkmalskombinationen auf. Diese Befunde deuten zusammen mit Ergebnissen genetischer Studien auf komplexe Verwandtschaftsverhältnisse des Frühmenschen hin. Die neuen Vernetzungsmodelle lösen die Stammbäume in der Paläanthropologie ab und ähneln den Verwandtschaftsverhältnissen im Grundtyp Mensch der Schöpfungslehre.

Michael Brandt

# **Einleitung**

Nach der klassischen Sicht der Evolution des modernen Homo sapiens evolvierte der früheste unbestritten echte Mensch Homo erectus vor mehr als zwei Millionen radiometrischen Jahren (rJ) in Afrika<sup>1</sup> und breitete sich vor ca. 1,9 Millionen rJ nach Eurasien aus. In Afrika soll einige Zeit vor 600.000 rJ aus Homo erectus die neue Spezies Homo heidelbergensis entstanden sein, deren älteste bekannte Überreste in Äthiopien entdeckt wurden. Vor ca. 600.000 rJ wanderte der Homo heidelbergensis aus Afrika nach Eurasien ein. Homo heidelbergensis evolvierte nach dieser Sicht in Asien in den Denisova-Menschen und in Europa in den Neandertaler vor ca. 430.000 rJ. auf ca. 900.000-125.000 Jahre radiometrisch datierte chinesische fossile Menschen mit einer Mischung von archaischen und modernen Merkmalen könnten vom Homo heidelbergensis aus Afrika abstammen.

Der moderne *Homo sapiens* entstand demnach in Afrika vor ca. 200.000 rJ und wanderte später nach Eurasien ein. Er erreichte den Mittleren Osten vor ca. 120.000-80.000 rJ, Europa vor ca. 45.000 rJ und Südostasien vor 60.000 rJ. Er er-

setzte die dort lebenden anatomisch archaischeren Menschen, wobei in ganz geringem Umfang eine Vermischung der Neuankömmlinge mit den Ursprungspopulationen stattfand.

Es gibt jedoch Befunde, die dieses Standardmodell schon bisher nicht stützten, wobei dem
Schädel von Dali eine Schlüsselrolle zukommt.
Dieser recht vollständig erhaltene Schädel wurde
1978 in China im westlichen Teil von Dali in der
Nähe des Dorfes Jiefang in der Provinz Shaanxi aus mittelpleistozänen Schichten geborgen
(Abb. 1). Gegen das Standardmodell, wonach der
moderne *Homo sapiens* ausschließlich in Afrika
entstand, sprechen darüber hinaus in erster Linie
chinesische Fossilien.

Ein Kennzeichen von Homo heidelbergensis ist eine Mischung aus anatomisch modernen und archaischen Merkmalen. Homo heidelbergensis besitzt wie auch Homo erectus massive Überaugenwülste und es fehlt ein Kinn. Er weist mit dem Besitz kleiner Zähne und einer größeren Hirnschale aber auch Ähnlichkeiten mit Homo sapiens auf. Die meisten Forscher sehen deshalb in Homo heidelbergensis eine Übergangsform zwischen Homo erectus und Homo sapiens.



Abb. 1 Der Schädel von Dali, Provinz Shaanxi, China. Der auf 258.000-268.000 Jahre radiometrisch datierte Fund weist eine einmalige Merkmalskombination aus einem mehr modernen Gesichtsschädel und einem eher archaischen Hirnschädel auf. (© Sheela Athreya, mit freundlicher Genehmigung)

Diese chinesischen Fossilien werden zwar von Forschern wie Stringer auch zum Taxon Homo heidelbergensis gestellt, weisen aber trotz einiger Ähnlichkeiten deutliche Unterschiede zum Homo heidelbergensis aus Afrika und Europa auf. So zeigt der überwiegend erhaltene Schädel aus Dali eine größere Hirnschale, ein kürzeres Gesicht und niedrigere Wangenknochen als die meisten Homo-heidelbergensis-Funde. Dieser Fund und andere chinesische zu Homo heidelbergensis gestellte Fossilien wurden von manchen Forschern als Übergangsform zwischen Homo erectus (Peking-Mensch) und dem Homo sapiens in Asien gewertet. Ein dazu passendes Ausbreitungsmodell ist als multiregionale Hypothese oder Kontinuität mit Hybridisierung (Vermischung) bekannt. Danach haben sich die vom asiatischen Homo erectus abstammenden Menschen mit aus Afrika und anderen Teilen Eurasiens eingewanderten Menschen vermischt. Ihre Nachkommen sind die Ahnen der modernen Ostasiaten.

Gegen das Modell der Kontinuität mit Hybridisierung des Ursprungs des modernen Menschen in China wird jedoch eingewendet, dass Studien chinesischer Populationen gezeigt haben, dass 97,4 % ihres Erbguts von Ahnen der modernen Menschen Afrikas und der Rest von ausgestorbenen Formen wie den Neandertalern und den Denisova-Menschen stammen.

Wu (in Qui 2016) entgegnet auf dieses Argument, dass der genetische Beitrag von archaischen Menschen in China bisher übersehen worden sein könnte, weil man von ihnen bisher keine DNA gewonnen hat. Außerdem spielen bei diesen Fragen immer auch unbekannte demografische Variablen in Raum und Zeit der einst lebenden regionalen Populationen (z. B. in China) eine Rolle.

#### Neue Studie zum Schädel von Dali

Mit einer neuen Studie haben ATHREYA & WU (2017) nicht nur eine neue Datierung des Dali-Schädels geliefert, sondern auch anhand von multivariaten Analysen der Gesichts- und Schädelmorphologie im Vergleich mit anderen mittelpleistozänen<sup>2</sup> Homo-Funden aus Asien, Afrika und Europa das Modell der Kontinuität mit Hybridisierung weiterentwickelt.

Der Dali-Schädel mit einem Alter von 258.000–268.000 rJ weist nach Athreya & Wu (2017) eine gemischte Affinität zu bekannten mittel- und spätpleistozänen Menschengruppen auf.

Das Gesichtsskelett des Dali-Schädels ist morphologisch deutlich moderner als der Hirnschädel. Es weist eine Ähnlichkeit mit dem mittelpaläolithischen frühen Homo sapiens (s.u.) auf und unterscheidet sich vom mittelpleistozänen Menschen aus Afrika und Eurasien. Der archaische Hirnschädel von Dali ist dagegen dem mittelpleistozänen Homo aus Afrika und dem östlichen Eurasien (chinesischer Homo erectus) aus dieser Zeitepoche am ähnlichsten.

Betrachtet man die Merkmale des Gesichtsund Hirnschädels zusammen, dann ist der Dali-Schädel einmalig, d.h. er ist morphologisch keinem bekannten *Homo*-Fossil vergleichbar. Am meisten ähnelt der Dali-Schädel aber den auf ca. 200.000-300.000 rJ datierten frühesten *Homosapiens*-Funden aus Nord- und Ostafrika und dem frühen *Homo sapiens* Skuhl und Qafzeh aus Israel (Athreya & Wu (2017), die ein Alter von ca. 90.000-130.000 rJ besitzen (Wood 2011).

# Eine Übergangspopulation?

Seit seiner Entdeckung wurde der Dali-Fund morphologisch als Übergangsform ("transition") zwischen *Homo erectus* und *Homo sapiens* in China gedeutet. Während Dali nicht zu Homo heidelbergensis gestellt wurde, wurden die Ähnlichkeiten mit Homo erectus und Homo sapiens in China hervorgehoben und als Teil einer Übergangslinie in China zwischen dem früh- und mittelpleistozänen Homo erectus und dem mittel- und spätpleistozänen Homo sapiens gedeutet (WU & ATHREYA 2013).

Aufgrund der neuen Analyse, der neuen Entdeckungen und der Studienergebnisse anderer Forscher haben Athreya & Wu (2017) jedoch ihre frühere Interpretation von Dali als Übergangsform revidiert. Folgende Entdeckungen und Analysen haben dazu geführt:

Erstens wurde die komplexe und heterogene Natur des chinesischen Homo erectus in China nochmals bestätigt (siehe auch Exkurs). Dies und die neuen Ergebnisse von Dali widerspiegeln nach Athreya & Wu (2017) die Tatsache, dass in China im Mittelpleistozän mehr als ein "paleodeme", also mehr als eine Population von nahe verwandten Individuen, existiert hat.

Zweitens wurden auf ca. 315.000 Jahre datierte Überreste von Schädelknochen aus Jebel Irhoud, Marokko, entdeckt. Eine zusammengesetzte Rekonstruktion dieser Fossilien zeigt - wie auch der Dali-Schädel - einen modernen Gesichtsschädel kombiniert mit einem archaischen Hirnschädel (Abb. 2). Die neuen Funde werden zu Homo sapiens gestellt. Sie weisen auf ein komplexeres Entstehungsmuster des modernen Menschen in Afrika als bisher vermutet hin (HUBLIN et al. 2017, RICHTER et al. 2017).

Drittens weisen zwei Schädel aus dem frühen Spätpleistozän (ca. 105.000-125.000 und 125.000 rJ) von Lingjing, Xuchang, ebenfalls einen Mix aus archaischen und modernen knöchernen Merkmalen einschließlich weniger typischer Neandertaler-Merkmale wie eine Fossa suprainiaca (ovaleVertiefung oberhalb einer knöchernen Leiste, die quer auf dem Hinterhauptsbein am Hinterkopf verläuft) auf. Insgesamt besitzen die beiden Schädel von Xuchang eine einmalige Morphologie unter den Funden des östlichen Eurasien. Die Autoren der 2017 publizierten Studie stellen fest, dass die beiden Schädel wahrscheinlich das Ergebnis einer "komplexen gerichteten Interaktion paläobiologischer Veränderungen und intra- und interregionaler Populationsdynamik sind" (Athreya & Wu 2017, 18).

Nach Athreya & Wu (2017) zeigen die Funde von Jebel Irhoud und Xuchang, dass in der Zeitperiode vor ca. 100.000-300.000 rJ, in die auch die Datierung des Dali-Schädels fällt, in Afrika und im östlichen Eurasien (China) verschiedene moderne Schädelmerkmale in Verbindung mit dem Homo sapiens auftraten. Die frühere Beschreibung des Dali-Schädels als einfache Übergangsform zwischen Homo erectus und Homo sapiens wird diesen Befunden



Abb. 2 Zusammengesetzte Rekonstruktion der frühesten bekannten Homo sapiens-Fossilien von Jebel Irhoud, Marokko. Vor über 300.000 rJ hatte dieser frühe *Homo sapiens* bereits ein modernes Gesicht und eine moderne Form der Zähne. Im Gegensatz zur mehr rundlichen Form beim heute lebenden Menschen ist der Hirnschädel jedoch mehr archaisch länglich konfiguriert. (CC BY-SA 2.0)

nicht gerecht. Athreya & Wu (2017) fordern eine Modifizierung des bisherigen Modells der Kontinuität mit Hybridisierung zur Erklärung der Entstehung der Morphologie der mittelspätpleistozänen Menschen in China.

### Verflochtenes Fluss-Netzwerkmodell des Genflusses

ATHREYA & Wu (2017) stellen das Modell der "Kontinuität mit Hybridisierung über ein verflochtenes Fluss-Netzwerkmodell des Genflusses" ("braided-stream network model") vor. Das bisherige Modell der Kontinuität mit Hybridisierung geht von einer kontinuierlichen Entwicklung des Menschen vom frühen zum späten Pleistozän Chinas aus. Danach gibt es

### Während der Frühzeit der Menschen (Pleistozän) fand ein Genaustausch zwischen den Bewohnern der ganzen **Erde statt.**

eine kontinuierliche Linie vom asiatischen Homo erectus zum modernen Ostasiaten. Allerdings fand in China auch eine Vermischung von Nachkommen des Homo erectus mit aus Afrika und anderen Teilen Eurasiens eingewanderten Menschen statt. Dieses Modell wurde weiter entwickelt. China stellt nun eine Region dar, die einen Strom eines verflochtenen Flusses evolutionärer Veränderungen repräsentiert, der sich über alle Gebiete der Erde erstreckt, in denen Menschen lebten.3 Athreya & Wu (2017) konkretisieren aufgrund ihrer neuen Ergebnisse dieses Modell für China noch weiter.

Im "braided-stream network model" sind die morphologischen<sup>4</sup> Veränderungen in China Fol-

### Plastizität von Homo erectus

Im Rahmen einer mikroevolutionären Geschichte des Menschen unter Einschluss des unbestritten frühesten echten Menschen *Homo erectus* ist eine neue Arbeit von ANTON & KUZAWA (2017) bedenkenswert, da die Autoren im Besonderen auf die kontrovers diskutierten Funde von Dmanisi eingehen.

Homo erectus war in Raum und Zeit sehr variabel ausgeprägt. Neue Funde von Dmanisi sprengen aber die bis dahin bekannte Variabilität dieses Frühmenschen (z.B. bestimmte Schädelmerkmale, geringe Schädelkapazität und Körpergröße). Einige Forscher vermuten deshalb, dass es sich bei diesen Funden vielleicht um eine andere Art (z.B. "Homo" habilis) oder zumindest um einen etwas primitiveren Menschen als den frühen Homo erectus aus Afrika handeln könnte (VEKUA et al. 2002, LORDKIPANIDZE et al. 2013). Die Dmanisi-Funde werden jedoch aus berechtigten Gründen üblicherweise

Homo erectus zugeordnet (siehe z.B. BRANDT 2017b, c).

ANTON & KUZAWA (2017) deuten die Dmanisi-Merkmale außerhalb des bisher bekannten Variationsbereiches von Homo erectus nicht phylogenetisch, sondern als Anpassung an eine besondere Umwelt. Es gibt nach Anton & Kuzawa (2017) eine phänotypische Plastizität als Reaktion auf bestimmte Umweltbedingungen, die über mehrere Generationen kumulieren kann. So führt eine saisonale Ressourcenknappheit zu einer verminderten Körpergröße und eine gefährliche Umwelt durch Raubtiere zu einer früheren Reife und damit geringeren Körpergröße der Menschen. Am Fundplatz Dmanisi herrschten extreme Temperaturschwankungen. Merkmale wie die kleine Statur der Menschen von Dmanisi könnten nach Anton & Kuzawa (2017) durch die dort herrschende Umwelt bedingt sein.

ge eines wechselnden Genfluss-Netzwerkes, das zum einen unter den verschiedenen regionalen Populationen Chinas und zum anderen zwischen den Bevölkerungen Chinas und denen Westeurasiens und Afrikas existierte. Es gab demnach keine isolierten evolutionären Entwicklungslinien. Der wechselnde Genfluss innerhalb Chinas und zwischen Osteurasien, Westeurasien und Afrika erklärt die Ähnlichkeiten des Hirnschädels zwischen Dali und den Menschen des mittelpleistozänen Westeurasiens.

Der Genfluss innerhalb lokaler Linien und zwischen lokalen Linien zu bestimmten Zeiten führte zu Veränderungen der Morphologie der Populationen in verschiedenen Regionen zu unterschiedlichen Zeiten in einem unterschiedlichen Ausmaß (Athreya & Wu 2017).

Dieses Entwicklungsszenario wird auch durch Studienergebnisse anderer Gebiete Eurasiens (Ackermann et al. 2016) gestützt. Genetische und morphologische Studien zeigen, dass Vermischungen zwischen verschiedenen menschlichen Linien in der Menschheitsgeschichte häufig vorkommen und nicht die Ausnahme sind (kurze Zusammenstellung siehe Brandt 2015).

# Netzwerk von *Homo erectus* und *Homo sapiens*

Die Morphologie des Dali-Schädels weist darauf hin, dass die Population, von der Dali abstammt, zum einen durch Erbgut von *Homo erectus* und Populationen aus Westeurasien beeinflusst wurde und zum anderen einen wesentlichen Beitrag zum Ursprung des frühen *Homo sapiens* in China geliefert hat. Weil *Homo erectus* und *Homo sapiens* wahrscheinlich Teil eines genetischen Netzwerkes waren, könnte *Homo erectus* einen Beitrag zum Ursprung des *Homo sapiens* geliefert haben (Athreya & Wu 2017).

Homo erectus und Homo sapiens waren wahrscheinlich über ein genetisches Netzwerk verbunden. Homo erectus könnte deshalb einen Beitrag zum Ursprung des Homo sapiens geliefert haben.

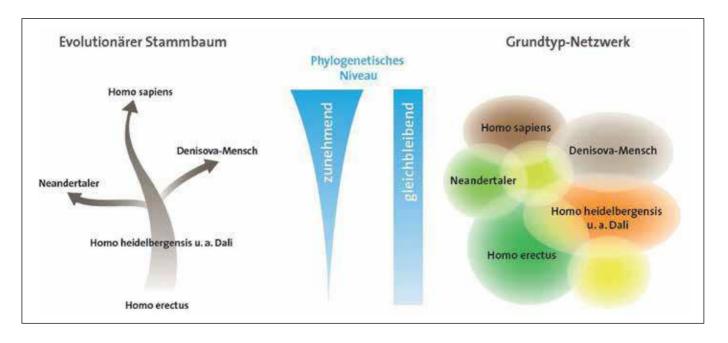
# Vernetzungsmodell und das Grundtypkonzept der Schöpfungslehre

Dali und andere fossile Menschen verfügen über ein Merkmalsmosaik, das nur ihnen eigen ist. Die Entstehung solcher Merkmalskomplexe muss erklärt werden. In einem komplexen Netzwerkmodell finden die verschiedenen Merkmalsmosaike der fossilen Menschen eine plausible Erklärung.

Im postulierten verflochtenen Fluss-Netzwerkmodell des Genflusses gab es zahlreiche Hybridisierungen zwischen den Menschen im Pleistozän weltweit, und speziell in China solche, die den unbestritten fossil frühesten echten Menschen Homo erectus mit Homo sapiens verbinden. Dieses Modell erklärt, warum viele pleistozäne Funde wie Dali taxonomisch nicht genauer zugeordnet werden können. In einem komplexen genetischen Netzwerkmodell ist die übliche Einstufung verschiedener fossiler Menschenformen in unterschiedliche makroevolutionäre Entwicklungsstufen unplausibel. Das verflochtene Fluss-Netzwerkmodell des Genflusses kommt mit seinen Konsequenzen den Vorstellungen über Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Grundtyps Mensch im Rahmen der Schöpfungslehre nahe (Abb. 3).

Komplexe verwandtschaftliche Vernetzungen sprechen gegen unterschiedliche makroevolutionäre Entwicklungsstufen der Menschen.

Im Grundtypkonzept wird ein geschaffener Grundtyp mit verschiedenen Merkmalsausprägungsmöglichkeiten bzw. Merkmalskomplexen vorausgesetzt. Bei den Nachkommen des Grundtyps liegen die geschaffenen Merkmale



in verschiedenen Kombinationen und Ausprägungen, d.h. in Merkmalsmosaiken vor. Alle Veränderungen innerhalb eines Grundtyps sind somit ausschließlich mikroevolutiver Natur. Zum Grundtyp Mensch gehören alle fossilen echten Menschen wie Homo erectus und spätere Homo-Arten sowie alle heute lebenden Menschen.

Nach dem Evolutionsmodell ist Homo erectus aus nichtmenschlichen Homininen entstanden. Nach dem Grundtypkonzept gehören dagegen die mehr großaffenähnlichen fossilen Homininen Sahelanthropus, Orrorin, Ardipithecus, Kenyanthropus, Australopithecus, Paranthropus, "Homo" naledi und "Homo" habilis zu einem (oder mehreren) anderen Grundtyp(en) ohne historisch-verwandtschaftliche Beziehung zum Menschen.

# **Anmerkungen**

- <sup>1</sup> Dagegen sprechen Steinwerkzeuge aus Asien, die auf 2,5 bis 2,6 Millionen rJ datiert werden. Wer außer Homo erectus könnte sie hergestellt haben? Außerdem weisen sehr viel ältere Steinwerkzeuge aus Europa und vereinzelt auch aus Asien auf eine andere Entstehungsgeschichte der Menschheit hin (BRANDT 2017a).
- <sup>2</sup> Das Mittelpleistozän wird auf ca. 781.000-126.000 Jahre radiometrisch datiert (WOOD 2011).
- <sup>3</sup> Athreya & Wu (2017, 697-698): ,....continuous evolution within East Asia from the Early to the Late Pleistocene ... is a major source of the morphological patterns observed there. In addition, gene flow is seen as maintaining these populations as part of the same species, connecting them to each other and to those from Western Eurasia and Africa. As part of this model ... a 'river-network-like' pattern of gene flow among Pleistocene populations that would explain the Continuity with Hybridization model. This was later elaborated ... whereby China was described as a region that 'represents one stream of the intertwining river of evolutionary change that flows over all areas of the globe where human habitation occurred'."

<sup>4</sup> Athreya & Wu (2017) sprechen von "evolutionary change".

Abb. 3 Verwandtschaftsverhältnisse des Menschen nach dem phylogenetischen Modell (links) und dem Grundtypmodell.

#### Literatur

ACKERMANN RR, MACKAY A & ARNOLD ML (2016) The hybrid origin of "modern" humans. Evol. Biol. 43, 1-11. ANTÓN SC & KUZAWA CW (2017) Early Homo, plasticity and the extended evolutionary synthesis. Interface Focus 7:20170004.

ATHREYA S & WU X (2017) A multivariate assessment of the Dali hominin cranium from China: morphological affinities and implications for Pleistocene evolution in East Asia. Am. J. Phys. Anthropol. 164, 679–701.

Brandt M (2015) Wie alt ist die Menschheit? Demographie und Steinwerkzeuge mit überraschenden Befunden. 5., erw. Aufl., Holzgerlingen.

Brandt M (2017a) Wer waren die ersten Steinwerkzeughersteller in der Menschheitsgeschichte? In: Brandt M: Frühe Homininen – eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Special 1/2017, S. 129-203.

Brandt M (2017b) Frühmensch ein "Missing Link"? Die Schulter von Homo erectus. In: Brandt M: Frühe Homininen - eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Special 1/2017, S. 93-103.

Brandt M (2017c) Frühmensch Homo erectus konnte doch sprechen. In: Brandt M: Frühe Homininen - eine Bestandsaufnahme anhand fossiler und archäologischer Zeugnisse. Stud. Integr. Special 1/2017, S. 105–108.

HUBLIN J-J et al. (2017) New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of Homo sapiens. Nature 546, 289-292.

LORDKIPANIDZE D et al. (2013) A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early Homo. Science 342, 326-331.

RICHTER D et al. (2017) The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. Nature 546, 293-296.

VEKUA A et al. (2002) A new skull of early Homo from Dmanisi, Georgia. Science 297, 85-89.

Wu X & Athreya S (2013) A description of the geological context, discrete traits, and linear morphometrics of the Middle Pleistocene hominin from Dali, Shaanxi Province, China. Am. J. Phys. Anthropol. 150, 141-157.

WOOD B (ed, 2011) Wiley-Blackwell encylopedia of human evolution. Chichester.



# Schnelle parallele Anpassung nach Inselbildung

Fünfzehn Jahre nach Errichtung eines Stausees in Brasilien haben sich Geckos auf den Inseln des neu entstandenen Sees in Verhalten und Körperbau an ihre neue Umgebung angepasst. Sie fressen nun größere Beutetiere und haben dafür relativ zur Körperlänge größere Köpfe.

Daniel Vedder

Abb. 1 Der Ort des Geschehens: Lago de Serra da Mesa, Goiás / Brasilien. (Felipe VENÂNCIO - Flickr; CC BY 2.0) Im Oktober 1996 wurde im brasilianischen Bundesstaat Goiás der Stausee Serra da Mesa fertiggestellt (Abb. 1, 3). Durch die Flutung der flussaufwärts liegenden Täler entstand im Laufe der folgenden zwei Jahre das größte künstliche Wasserreservoir des Landes, wobei sich knapp 300 neue Inseln aus ehemaligen Hügelkuppen bildeten. Durch dieses Großbauprojekt änderten sich innerhalb kürzester Zeit die Lebensbedingungen auf diesen Inseln markant, da die meisten von ihnen zu klein waren, um die bisherige lokale Artenvielfalt zu erhalten.

Was für die Natur ein massiver Eingriff war, stellte jedoch für Wissenschaftler einen echten Glücksfall dar. Denn Inseln genießen in der biologischen Forschung einen hohen Stellenwert: Sie weisen nicht nur viele ökologische Besonderheiten auf, sondern eignen sich auch

durch ihre geringe Größe und Isolation gut für Untersuchungen. Die Entstehung dieser neuen Inseln mitverfolgen zu können und zu dokumentieren, wie die Natur darauf reagiert, war für Ökologen also eine einmalige Gelegenheit.

Eine Forschergruppe, die diese Gelegenheit nutzte, hat nun einen Artikel über ihre Beobachtungen veröffentlicht (ELOY DE AMORIM et al. 2017). In ihrer Studie untersuchten sie die in der Region endemische (d.h. nur dort vorkommende) Geckoart *Gymnodactylus amarali* (Abb. 2). Diese kleinen Eidechsen, die nur zwei bis fünf Zentimeter groß werden (ohne Schwanz), sind in ihrer Ernährung auf Termiten spezialisiert. Während sie die Fauna der Gegend beobachteten, hatten die Forscher entdeckt, dass auf einigen der neuen Inseln alle größeren Eidechsenarten ausgestorben waren. Somit war *G. amarali* die einzig verbleibende Art, die auf diesen Inseln noch Termiten fraß.

Aufgrund dieser neuen Situation und ausgehend von aktuellen ökologischen Theorien stellte die Arbeitsgruppe nun zwei Hypothesen auf. Die erste Hypothese besagte, dass die Geckos durch das Verschwinden der konkurrierenden Arten eine sogenannte Nischenexpansion erfahren sollten. Das würde sich dadurch bemerkbar machen, dass die Geckos auf den Inseln größere Termiten fressen würden als ihre Artgenossen auf dem Festland (unter der Annahme, dass die größeren Konkurrenten auf dem Festland den Geckos am ehesten die großen Termiten wegfressen). Die zweite Hypothese ging einen Schritt weiter und betrachtete die morphologischen Konsequenzen einer solchen Nischenexpansion. Um effizient größere Beutetiere fressen zu



Abb. 2 Der Gecko *Gymnodactylus amarali*, hydrolektrischer Damm Serra da Mesa, Goiás,Brasilien. (© Guilherme SANTORO, Universidade de Brasília)

können, brauchen die Geckos größere Köpfe. Das könnte dadurch geschehen, dass die Tiere insgesamt größer werden. Größere Körper sind jedoch mit einem höheren Energiebedarf verbunden, der den Gewinn durch die bessere Beute wieder zunichtemachen würde. Deswegen postulierten die Forscher, dass die Geckos auf den Inseln relativ zu ihrer Körpergröße größere Köpfe haben sollten als Geckos auf dem Festland.

### Insel-Geckos fressen nicht nur grö-**Bere Termiten, sondern haben auch** überproportional große Köpfe - eine Bestätigung der Vorhersagen.

Tatsächlich konnten die Forscher beide Hypothesen bestätigen. Ihre Daten zeigen sehr schön, dass die Insel-Geckos nicht nur größere Termiten fressen, sondern auch überproportional große Köpfe haben im Vergleich zu denen auf dem Festland. Diese Veränderungen erfolgten zudem nicht nur einmal, sondern auf allen fünf untersuchten Inseln - und das innerhalb von 15 Jahren.

#### Diskussion

ELOY DE AMORIM et al. liefern ein imposantes Beispiel für schnelle parallele Anpassung. Ihre Studie wurde sauber durchgeführt und erbrachte so eindeutige Daten wie nur selten in der Ökologie. Bemerkenswert ist auch die Kombination aus Verhaltensantwort und morphologischer Anpassung, die sie beobachten konnten.

Für weiterführende Studien wären zwei Fragen von Interesse. Die erste betrifft die beobachtete Nischenexpansion, die zweite den genauen Mechanismus der morphologischen Anpassung.

Nischenexpansion ist ein Konzept, das in der Ökologie schon lange diskutiert wird. Unter der ökologischen Nische einer Art versteht man die Bedingungen, unter denen diese Art vorkommt. Dabei unterscheidet man zwischen der fundamentalen und der realisierten Nische. Die fundamentale Nische sind alle abiotischen Umweltbedingungen wie Temperatur oder Niederschlag, unter denen eine Art leben könnte. Die realisierte Nische sind jene Bedingungen, unter denen sie tatsächlich vorkommt, da die meisten Arten aus Gründen wie Konkurrenzoder Räuberdruck nicht ihr volles Potenzial ausschöpfen können. Verschwinden nun aus irgendeinem Grund die Konkurrenten einer Art (wie in der vorliegenden Studie), sollten die Individuen dieser Art dadurch in der Lage sein, eine breitere Nische als bisher auszufüllen. Das bezeichnet man als Nischenexpansion.



So einleuchtend die Theorie hinter diesem Phänomen auch erscheint, so schwierig ist es jedoch, sie auf eine empirisch solide Basis zu stellen. Zwar wurde die Nischenexpansion schon oft genug beobachtet, doch mindestens genauso häufig findet man sie nicht, obwohl man sie erwarten würde. Schon in den 1970er-Jahren gab es dazu Untersuchungen an Inselvögeln (MACARTHUR et al. 1972) und später auch an Eidechsen (Losos & DE QUEIROZ 1997), sogar in derselben Region, in der die hier betrachtete Studie durchgeführt wurde (MESQUITA et al. 2007). Leider gehen ELOY DE AMORIM et

Abb. 3 Die Lage des Lago de Serra da Mesa im Inneren Brasiliens. M1, M2, M3, M4 und M5 sind die Lokalitäten auf dem Festland; 134, 135, 137, 138 und IX sind die Lokalitäten auf den untersuchten Inseln (Große Karte: CC BY-SA 3.0; Ausschnitt nach ELOY DE AMORIM et al., 2017, online-Material)

## Die Geckos sind ein imposantes Beispiel für schnelle parallele **Anpassung mit einer Kombination** aus Verhaltensantwort und gestaltlicher Änderung.

al. nicht darauf ein, warum sie in diesem Fall eine so deutliche Nischenexpansion vorfanden, während sie anderswo ausblieb. Möglicherweise hat es mit der Kürze der Zeit zu tun: Man geht davon aus, dass sich ökologische Prozesse wie die Nischenexpansion auf einer kürzeren Zeitskala abspielen und daher schneller greifen als evolutionäre Prozesse, später aber von diesen überlagert werden können. Vielleicht führte also der plötzliche und relativ rezente Eingriff des Flutens dazu, dass bislang nur ökologische Prozesse von Bedeutung waren. Das wäre eine

denkbare Erklärung, bleibt jedoch vorerst Spekulation. Außerdem spricht dagegen, dass die bisherige klare Aufteilung in ökologische und evolutionäre Zeitskalen in der Fachliteratur immer mehr in Frage gestellt wird (LALLENSACK 2018), unter anderem aufgrund von Studien mit so schneller Anpassung wie dieser.

Das bringt uns zur zweiten Frage. Eine morphologische Anpassung in nur 15 Jahren (und ebenso vielen Generationen) kommt einem evolutionären Sprint gleich. Zwar hat man so schnelle Evolution schon mehrfach anderswo beobachten können, auch bei Eidechsen (vgl. Heilig 2008; Vedder 2016). Dennoch ist unklar, inwieweit die beobachteten Körperveränderungen der Geckos auf Selektionsprozessen beruhten oder ob sie durch andere Prozesse hervorgerufen wurden, zum Beispiel durch phänotypische Plastizität. Phänotypische Plastizität ist die Fähigkeit von Lebewesen, ihre Morphologie oder Physiologie (= Phänotyp) an die momentanen Umweltbedingungen anzupassen (was ohne Änderung des Erbguts erfolgt). Das ermöglicht ihnen eine deutlich schnellere Anpassung, als es evolutionär möglich wäre. (Für eine ausführlichere Behandlung siehe JUNKER 2014.) Ähnliche Studien mit Anolis-Eidechsen mussten beispielsweise Plastizität berücksichtigen und explizit untersuchen, da sich ihre Auswirkungen zum Teil nur schwer von Folgen der natürlichen Selektion trennen lassen (Losos et al. 2001; Stuart et al. 2014). Eloy de Amorim et al. erwähnen Plastizität überhaupt nicht. Auch wenn es keine zwingenden Gründe gibt, hier einen anderen Anpassungsmechanismus als die natürliche Selektion zu vermuten, wäre eine

experimentelle Bestätigung dieser Annahme doch wünschenswert gewesen.

Trotz der noch offenen Fragen ist die vorliegende Studie ein sehr schönes Beispiel für das Zusammenspiel ökologischer und evolutionärer Dynamiken. Sie stützt nicht nur theoretische Überlegungen zur Nischenexpansion, sondern liefert einmal mehr ein eindrucksvolles Beispiel für schnelle und parallele mikroevolutive Anpassung, eventuell auf der Basis von Plastizität.

#### Literatur

ELOY DE AMORIM M, SCHOENER TW, SANTORO GRCC, LINS ACR, PIOVIA-SCOTT J & BRANDÃO RA (2017) Lizards on newly created islands independently and rapidly adapt in morphology and diet. Proc. Natl. Acad. Sci. 114, 8812–8816.

Heilig C (2008) Ruineneidechsen: Makroevolution oder Polyvalenz? Stud. Integr. J. 15, 76–88.

JUNKER R (2014). Die Plastizität der Lebewesen: Baustein für Makroevolution? W+W Special Paper B-14-2. http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-14-2-plastizitaet.pdf (Zugriff: 1. 3. 2018)

Lallensack  $\stackrel{\frown}{R}$  (2018) Evology. Nature 554, 19–21.

Losos JB & DE QUEIROZ K (1997) Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean Anolis lizards. Biol. J. Linn. Soc. *61*, 459–483.

LOSOS JB, SCHOENER TW, WARHEIT KI & CREER D (2001) Experimental studies of adaptative differentiation in Bahamian Anolis lizards. Genetica 112-113, 399–415.

MacArthur RH, Diamond JM & Karr JR (1972) Density
Compensation in Island Faunas. Ecology 53, 330–342.

Mesquita DO, Colli GR & Vitt LJ (2007) Ecological release in lizard assemblages of neotropical savannas. Oecologia 153, 185–195.

STUART YE, CAMPBELL TS, HOHENLOHE PA, REYNOLDS RG, REVELL LJ & Losos JB (2014) Rapid evolution of a native species following invasion by a congener. Science 346. 463–466.

Vedder D (2016). Invasion einer verwandten Spezies führt zu schneller Divergenz. Stud. Integr. J. 23, 55.

# Streiflichter

#### Der ganz normale Hahnenfuß mit viel Liebe zum Detail

Wer kennt ihn nicht, den im Volksmund oft als "Butterblume" bezeichneten Hahnenfuß. Viele verschiedene Arten dieser Gattung bereichern die heimische Flora; zu den besonders verbreiteten Arten gehört der Scharfe Hahnenfuß (Ranunuculus acris), den das Weidevieh wegen seiner scharf schmeckenden Blätter auf den Wiesen meist stehen lässt, oder der Kriechende Hahnenfuß (Ranunculus repens), der häufig z.B. an Wegrändern zu finden ist. Neben gelb blühenden Arten kommen auch einige Arten mit weißen Blüten vor. Weltweit sind über 500 Arten bekannt.

Der Name "Butterblume" kommt nicht von ungefähr, sehen doch die gelben Kronblätter in der Sonne aus, als wären sie mit Fett eingerieben, sie wirken wie lackiert. Was dazu führt, hat Botaniker schon lange interessiert. Bisher bekannt war, dass die Epidermis (Oberhaut) durch Carotinoide kräftig gelb gefärbt ist und sich darunter eine weiße, stärkeführende, reflektierende Schicht befindet. Wie der aufmerksame Beobachter leicht merken kann, fehlt der "Lackglanz" im inneren Teil der Kronblätter (Abb. 1); dort wird kaum UV-Licht reflektiert, was die Blüten für die UV-sichtigen Insekten gleichsam bunter macht und Saftmal-Wirkung ausübt, also Wegweiser-Funktion ermöglicht.

Forscher um Casper VAN DER Kooi von den Universitäten Groningen und Lausanne wollten es genauer wissen und sind dem Glanz der Butterblumen näher auf den Grund gegangen. Sie untersuchten die glänzenden Kronblätter verschiedener Hahnenfuß-Arten und des nahe verwandten Scharbockskrauts (Ficaria verna = Ranunculus ficaria) fotografisch und unter dem Elektronenmikroskop; zum Vergleich untersuchten sie auch die nicht glänzenden Blüten der verwandten Sumpfdotterblume (Caltha palustris). Dabei stellten sie bei ersteren eine spezielle Oberflächenstruktur fest: Die obere Epidermis ist mit nur 0,003 mm Dicke extrem dünn, sehr glatt und hyalin; sie enthält in hoher Konzentration in Öl gelöste Pigmente (Karotinoide), die blaues Licht stark absorbieren und gelbe Wellenlängen reflektieren. Unter der Epidermis befindet sich eine Luftschicht. Dies alles führt dazu, dass hier Interferenzeffekte auftreten, also Strukturfarben, wie man sie aus der Physik für sehr dünne, optisch transparente Schichten kennt, und die hier für den Glanz verantwortlich sind. Außerdem werden die nicht von der epidermalen Pigmentschicht reflektierten Lichtwellen an der Stärkeschicht gestreut und zurückreflektiert. Dadurch wird ebenfalls blaues Licht gefiltert, was den Gelbeffekt deutlich verstärkt. Der besondere Farbeffekt entsteht also durch eine geschickte Kombination von Struktur- (bzw. Interferenz-) und Pigmentfarben. Die Bestäuber erkennen durch diese Effekte die Blüten auch aus weiter Entfernung und werden so zielsicher zum Zentrum der Blüte geleitet.

So zeigen die glänzenden Blüten der Hahnenfuß-Verwandtschaft gleich mehrere Besonderheiten, die aus dem übrigen Pflanzeneich nicht bekannt sind. Das ist zum einen die Stärkeschicht, die im Zusammenwirken mit dem hohen Pigmentgehalt der Epidermis die Farbe stark intensiviert, zum anderen die extrem dünne und glatte Epidermis, die durch Interferenz für den Glanz sorgt. Auf jeden Fall ist diese Kombination aus Pigment- und Strukturfarben im gesamten Pflanzenreich einmalig – also "typisch Hahnenfuß". Strukturfarben kommen aber öfter im Tierreich vor, so bei den Schillerfarben von Vogelfedern oder Schmetterlingsflügeln - es liegen sehr ähnliche physikalische Prinzipien und passende Feinstrukturen zugrunde.

Damit Struktur- bzw. Interferenzfarben entstehen können, müssen die betreffenden Oberflächen besondere Nano-Strukturen haben, die regelmäßig angeordnet sind oder auch weniger geordnet sein können und deren Abstände etwa den Wellenlängen des Lichts entsprechen.



Abb. 1 Blüte des Wolligen Hahnenfußes (Ranunculus languinosus) mit dem auffälligen Lackglanz, der zur Blütenmitte hin von einer matteren Zone abgelöst wird. (Foto: R. JUNKER)



Hier braucht es also eine recht genaue Feinabstimmung.

Aber es kommt bei den Hahnenfußblüten noch mehr dazu: Die kelchförmigen Blüten folgen in ihrer Ausrichtung dem Stand der Sonne - eine durchaus anspruchsvolle Leistung, müssen doch ständig ein Abgleich zwischen Einstrahlwinkel und Position der Blüte und die Nachführung vorgenommen werden - ein typischer Regelkreis. Die Hohlspiegelform führt dazu, dass das Licht auf die Staub- und Fruchtblätter im Inneren der Blüte gelenkt wird, was dort die Temperatur um einige Grad gegenüber der Umgebung erhöht und damit die Entwicklungsvorgänge beschleunigt (VAN DER Kooi et al. 2017, 7). Das funktioniert sogar bei bedecktem Himmel, wenn die Blüten geschlossen werden, weil auch die Kelchblätter Licht Richtung Zentrum reflektieren.

Interessant ist noch ein weiterer Befund: Unter Zugrundelegung einer aktuell publizierten Phylogenie (Stammbaumrekonstruktion) von Ranunculus und verwandten Gattungen (inkl. Ficaria) sind die Arten mit glänzenden Kronblättern so im System verteilt, dass angenommen werden muss, dass der Glanzeffekt zur ursprünglichen Ausprägung gehört und teilweise verloren gegangen ist (VAN DER KOOI et al. 2017, 7). Wie in vielen anderen Fällen wäre demnach auch hier - entgegen gängigen Evolutionsvorstellungen – die komplexere Situation die ursprüngliche. VAN DER KOOI CJ, ELZENGA JTM, DIJKSTERHUIS J & STAVENGA DG (2017) Functional optics of glossy buttercup flowers. J. Roy. Soc. Interface, doi:10.1098/rsif.2016.0933] R. Junker

# Blüten-Halo zur Anlockung von Bestäubern vielfach konvergent

Viele Vogelfedern oder Schmetterlingsflügel begeistern durch ihre Farbenpracht. Dabei können die Farben auf unterschiedliche Weise hervorgebracht werden: durch Farbpigmente (Pigmentfarben) oder durch besondere Strukturen im Nano- bis

Abb. 1 Bei der in Südafrika vorkommenden Schönen Bärenkamille (*Ursinia speciosa*, Familie Korbblütler) ist der blaue Halo wegen dunkler Pigmente auch für das menschliche Auge sichtbar, anders als bei heller gefärbten Blüten. (Botanischer Garten der Cambridge University, CC BY-SA 3.0)

Mikrometerbereich auf Oberflächen, an denen einfallendes Licht gestreut wird. Je nach Einfallswinkel und Betrachtungsrichtung führt dies zu unterschiedlichen Farbreflexionen (Strukturfarben). Die Mischung von Pigment- und Strukturfarben kann zusätzliche Farbschattierungen hervorrufen.

Strukturfarben kommen auch auf zahlreichen Blüten vor und können eine wichtige Rolle bei der Anlockung bestäubender Insekten spielen. Bekanntlich sind Insekten in der Lage, UV-Licht optisch wahrzunehmen, und sie reagieren besonders auch auf Blautöne. Zwar sind Pflanzen kaum in der Lage, entsprechende Farbpigmente zu synthetiseren, doch hier helfen Strukturfarben aus. Viele Arten bilden leicht ungeordnete, filigrane Rillen-

strukturen in der Größe von einigen hundert Nanometern auf den inneren Bereichen ihrer Kronblätter und erzeugen auf diese Weise Strukturfarben in den von den Blütenbesuchern "gern gesehenen" Farben, mit denen Insekten angelockt werden können. Eine deutsch-britische Forschergruppe hat diesen Effekt an Blüten von zwölf Arten mit flachen Kronblättern genauer elektronenmikroskopisch untersucht (MOYROUD et al. 2017). Sie fanden heraus, dass die feinen Rillen nicht perfekt periodisch angeordnet, sondern leicht ungeordnet sind, indem sie in Breite und Abstand variieren. Doch das scheint kein Nachteil zu sein, sondern gerade die passende Reflexion des Lichts zu ermöglichen. Auf diese Weise entsteht im inneren Bereich der Blüte ein blauer bis ultravioletter Ring (Halo) aus einem relativ intensivem Streulicht, das am besten unter einem schmalen Blickwinkel von bis zu 25 Grad sichtbar ist (Abb. 1).

Die Wissenschaftler setzten künstliche Blüten mit und ohne Haloeffekt ein und konnten damit zeigen, dass die als Versuchstiere eingesetzten Hummeln nach entsprechendem kurzem Training nur auf Blüten mit dem durch Strukturfarben erzeugten Halo flogen, während Blütenmuster mit flacher Oberfläche ohne blau-ultraviolettes Streulicht trotz Einfärbung mit Farbpigmenten verschmäht wurden.

Die untersuchten Blüten stammen von Arten unterschiedlicher systematischer Zugehörigkeit aus allen größeren Gruppen der bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen). Dabei zeigte sich, dass Größe, Höhe und Anordnung der Nanostrukturen auf den Blüten stark variieren, aber letztlich denselben Streulichteffekt verursachen. Nicht eine ganz bestimmte Größe und Anordnung ist für den Schillerglanz entscheidend, sondern der Grad der Unordnung und die Art der Variation der Höhe und Abstände der Nanostrukturen. Die Autoren folgern daraus, dass die optischen Eigenschaft des winkelabhängigen Streulichts vielfach unabhängig, also konvergent entstanden sind, denn insgesamt sind Blüten mit ungeordneten Nanostrukturen selten und werden bei Arten, die als

stammesgeschichtlich ursprünglich angesehen werden, nicht angetroffen. Das konvergente Auftreten ist erstaunlich, denn die strukturellen Anforderungen für die Erzeugung von Strukturfarben sind anspruchsvoll. "Die Entwicklungsbiologie dieser Strukturen ist ein wirkliches Geheimnis", wird Beverley J. GLO-VER, eine der an den Untersuchungen beteiligten Forscherinnen, zitiert (https://www.sciencedaily.com/ releases/2017/10/171018132826. htm). Je anspruchsvoller eine Struktur, desto unwahrscheinlicher ihre Entstehung durch ungerichtete natürliche Mutations- und Auslesevorgänge; das gilt erst recht bei mehrfach unabhängiger Entstehung.

[MOYROUD E, WENZEL T et al. (2017) Disorder in convergent floral nanostructures enhances signalling to bees. Nature 550, 469-474.] R. Junker

#### Schnelle Mikroevolution im Garten

Änderungen der Form bzw. Länge von Vogelschnäbeln aufgrund veränderter Selektionsbedingungen sind schon länger bekannt und durch Langzeitstudien dokumentiert. Viele Untersuchungen dazu gibt es bei den berühmten Darwinfinken der Galápagos-Inseln (z.B. Abzhanov et al. 2004, Lamichhaney et al. 2016). Doch diesbezüglich gilt durchaus das Motto "Warum denn in die Ferne schweifen, wenn das Gute liegt so nah?" Denn Veränderungen von Schnäbeln aufgrund veränderter Umweltbedingungen wurden auch in Europa beobachtet. Darüber berichten Wissenschaftler um Mirte Bosse vom Niederländischen Institut für Ökologie in Wageningen (Bosse et al. 2017). Sie verglichen in einer Langzeitstudie Kohlmeisen (Parus major) aus Wytham in England mit Artgenossen zweier Lokalitäten in den Niederlanden und führten dazu umfangreiche Genomvergleiche mit Blutproben von über 2300 Vögeln durch. Die Ergebnisse verglichen sie mit den ökologischen Bedingungen, unter denen die Vögel lebten. Auf diese Weise wollten die Forscher herausfinden, welche Gene unter Selektionsdruck stehen und welchen Zusammenhang diese Gene mit der Schnabelform haben.

Es zeigte sich, dass u.a. besonders eine bestimmte Variante des Collagen-Gens COL4A5 bei den britischen Meisen deutlich häufiger vorkommt als bei den Meisen in den Niederlanden und dass dieses Gen im Zusammenhang mit längeren Schnäbeln steht und ihren Trägern in England einen größeren Fortpflanzungserfolg ermöglicht. Allerdings konnten die Forscher keine auffälligen Unterschiede in den natürlichen



Abb. 1 Kohlmeise aus Lancashire. Meisen aus Großbritannien haben längere Schnäbel als ihre Artgenossen in anderen europäischen Ländern. (© Francis C. FRANKLIN / CC-BY-SA-3.0)

Nahrungsquellen finden, die den Vögeln in England und den Niederlanden zur Verfügung stehen, die den Unterschied in den Schnabelgrößen verständlich machen könnten. Anders als in den Niederlanden gibt es in England jedoch eine lange Tradition der Vogelfütterung. In Großbritannien wird etwa doppelt so viel Vogelfutter verfüttert als andernorts und in über der Hälfte der Gärten gibt es Futterstellen für die Meisen. Die Kohlmeisen mit den längeren Schnäbeln sind auch tatsächlich häufiger in den Gärten anzutreffen, in denen sie vom Menschen gefüttert werden. Möglicherweise hilft der längere Schnabel, besser an die Samen in den Futterbehältern

heranzukommen. Die Forscher sind sich allerdings nicht ganz sicher, ob das wirklich der entscheidende Umweltfaktor ist, der die Verlängerung der Schnäbel begünstigt hat, halten es aber für naheliegend.

Bei den Genen, die im Zusammenhang mit der Veränderung der Schnäbel stehen, handelt es sich um Gene, die beim Menschen die Gesichtsform beeinflussen, und es gibt auch Übereinstimmungen der veränderten Gene mit jenen, die für die Vielfalt der Schnabelform bei den Darwinfinken (s.o.) verantwortlich sind.

Die Untersuchung umfasste Museumsmaterial von bis zu 70 Jahren zurück und Beobachtun-

gen im Freiland. Die Änderungen erfolgten hauptsächlich ab den 1970er-Jahren. Das sei eine "wirklich kurze Zeitspanne für eine derartige Veränderung", wird der Mitautor der Studie, John Slate von der University of Sheffield, zitiert (http://www.scinexx.de/wissenaktuell-22017-2017-10-20.html). Dieser Befund bei Kohlmeisen legt wie bereits viele andere nahe oder ist zumindest mit der Vorstellung kompatibel, dass den Arten ein Variationspotenzial innewohnt, das eine Anpassung an veränderte Umweltbedingungen innerhalb kurzer Zeit ermöglicht.

[ABZHANOV A, PROTAS M, GRANT BR, GRANT PR & TABIN CJ (2004) Bmp4 and morphological variation of beaks in Darwin's finches. Science 305, 1462–1465 • BOSSE M, SPURGIN LG et al. (2017) Recent natural selection causes adaptive evolution of an avian polygenic trait. Science 358, 365–368 • LAMICHHANEY S, HAN F et al. (2016) A beak size locus in Darwin's finches facilitated character displacement during a drought. Science 352, 470–474.] R. Junker



Abb. 1 Das Vogelskelett aus der Grube Messel mit Bürzeldrüse (markiert). (© Sven Traenkner/Senckenberg)

Abb. 2 Die chemische Analyse der in der Bürzeldrüse konservierten Bestandteile förderte alte Fette zutage, mit dem der Vogel sein Gefieder pflegte. (© Sonja Wedmann/Senckenberg)

### Fossiles Pflegemittel für Vogelgefieder

Typischerweise benutzen Vögel ein öliges Sekret aus der Bürzeldrüse (Glandula uropygialis), um ihr Gefieder zu pflegen. Die Bürzeldrüse ist eine Hautdrüse, die sich oberhalb der Schwanzwurzel befindet, von dort nehmen Vögel die fettige Substanz mit dem Schnabel oder den Beinen auf und verteilen sie auf dem Federkleid. An den sehr gut erhaltenen fossilen Überresten eines Vogels hat ein internationales Team von Wissenschaftlern, an dem auch Mitarbeiter des Senckenberg-Forschungsinstituts beteiligt waren, Proben aus dem Bereich der Bürzeldrüse untersucht (O'REILLY et al. 2017; Abb. 1 und 2). Das Fossil stammt aus der Grube Messel, einem UNESCO Weltkulturerbe, und konnte bisher noch nicht genau bestimmt und zugeordnet werden. Der Ölschiefer der Fossillagerstätte wird von Geologen ins Eozän eingeordnet und sein radiometrisches Alter mit ca. 48 Millionen Jahren angegeben.

An der Position, an der im Fossil die Bürzeldrüse zu erwarten ist, konnten die Wissenschaftler einige Mikrogramm einer wachsartigen Substanz gewinnen, die sie analytisch untersucht und zur Kontrolle mit Proben aus fossilen Federn und dem umgebenden Ölschiefer verglichen haben. Außerdem zogen sie neben den fossilen Proben auch das Bürzeldrüsensekret von Vertretern heute lebender Vögel – Amsel, Ente und Specht – zu Vergleichen heran.

Die massenspektrometrischen Analysen zeigten zunächst, dass in allen drei fossilen Proben Gemische aus Kohlenwasserstoffverbindungen enthalten sind, die aus 8 bis 30 C-Atomen bestehen. Darüber hinaus konnten die Autoren zeigen, dass sich die Zusammensetzung der drei Proben unterscheidet. Dies bedeutet, dass im Bereich der Bürzeldrüse des fossilen Vogels ein anderes Kohlenwasserstoffgemisch vorliegt als im umgebenden Ölschiefer oder in den Federn.

Der Vergleich mit Sekreten aus Bürzeldrüsen heute lebender Vögel ergab Hinweise darauf, dass die ursprünglichen langkettigen Kohlenwasserstoffe (Fettsäuren und Fettalkohole) unter den Ablagerungsbedingungen verändert wurden (Diagenese), aber weitgehend frei von Verunreinigung geblieben sind. Als Grund für Letzteres führen die Autoren an, dass die Bürzeldrüsensekrete auch antibakteriell wirken

und so das Wachstum von Bakterien im Bereich der Bürzeldrüse in der Frühphase der Fossilisation eingeschränkt gewesen sein könnte.

Mit dieser Untersuchung gelang es erstmals, die Bürzeldrüse anhand der chemischen Analyse der darin gebildeten Sekrete bzw. anhand ihrer durch Diagenese umgewandelten Komponenten in Vogelfossilien nachzuweisen. Die Autoren vermuten, dass für die außerordentlich gute Erhaltung niedrige Temperaturen und geringer Druck verantwortlich sind. Sie gehen davon aus, dass die ursprüngliche Zusammensetzung der Fette aus der Bürzeldrüse anhand der gewonnenen Daten rekonstruierbar ist und im vorliegenden Fall von Fettsäuren und Fettalkoholen mit Kettenlängen von 22 bis 28 C-Atomen dominiert wurden.

Die Analysedaten sind aufgrund der geringen Probenmengen nicht so zuverlässig abgesichert, wie das wünschenswert wäre. Sollten diese Daten aber durch weitere Untersuchungen bestätigt werden, dann erhebt sich aufgrund der spezifischen Erhaltung mit Dringlichkeit die Frage nach einem Erhaltungsmechanismus, der die Sekretkomponenten über die angegebene lange Zeit konserviert. Ähnlich wie bei der Erhaltung von Geweberesten und Eiweißfragmenten in Dinosaurierfossilien ist die Frage nach dem zugrundliegenden

Mechanismus bisher offen. Eine Verkürzung der Erhaltungsdauer stellt eine Denkmöglichkeit dar, das Problem zu verringern.

O'REILLY, SUMMONS R, MAYR G & VINTHER J (2017) Preservation of uropygial gland lipids in a 48-million-year-old bird. Proc. R. Soc. B 284 doi: 10.1098/rspb.2017.1050] H. Binder

### ■ Der "erste" Archaeopteryx war gar keiner

Die Überraschungen über neue Befunde bei Fossilien, die zu Urvögeln oder taxonomisch nahestehenden Dinosauriern gestellt werden, reißen nicht ab. Zwei Biologen der LMU München unterzogen das nur unvollständig erhaltene in den Niederlanden aufbewahrte Haarlem-Exemplar des "Urvogels" Archaeopteryx einer genaueren Analyse. Sie kamen zum Schluss, dass es keines der diagnostischen (einzigartigen) Merkmale mit Archaeopteryx teilt, sondern einige Proportionen und Merkmale mit der Gattung Anchiornis gemeinsam hat, die zu den Paraves gestellt wird. Die Paraves gelten als den Vögeln sehr nahe stehend und waren teilweise auch mit echten Federn ausgestattet, werden aber nicht als Vögel klassifiziert. Das Fossil wurde zu Ehren des Wirbeltierpaläontologen und Dinosaurierforschers John Ostrom in die neue Gattung Ostromia gestellt und der ebenfalls neu aufgestellten

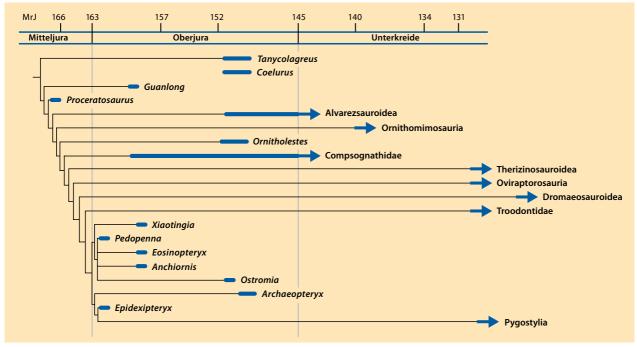


Abb. 1 Cladogramm der Theropoden. Es zeigt, dass unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen eine sehr schnelle Entstehung der verschiedenen Linien und zahlreiche lange Geisterlinien angenommen werden müssen. MrJ = Millionen radiometrische Jahre. (Nach Fотн et al. 2017)

Familie Anchiornithidae zugeordnet. Das Haarlem-Exemplar war als erstes *Archaeopteryx*-Fossil im Jahr 1857 entdeckt worden, lange aber als Flugsaurier fehlinterpretiert und erst im Jahr 1970 als Theropode erkannt worden. Wie alle *Archaeopteryx*-Fossilien stammt es aus den fränkischen Solnhofener Plattenkalken. Durch die Neuklassifikation liegt damit erstmals ein Fund der Paraves außerhalb Ostasiens vor.

Die Autoren nahmen auch eine Analyse der geographischen und stratigraphischen Verteilung der Coelurosaurier vor. Coelurosaurier sind eine Untergruppe der Theropoden, zu denen auch die Vögel gerechnet werden. Dabei kommen sie zu bemerkenswerten Ergebnissen: Die derzeit vorliegenden Fossilfunde und ihre geographische Verteilung führen zur Annahme, dass die Coelurosaurier-Untergruppe der Maniraptoren ("Handräuber") eine "explosive Radiation" erfahren hätten, die vermutlich im Mitteljura in Ostasien stattfand. Das von Foth & Rauhut (2017) veröffentlichte Cladogramm zeigt darüber hinaus, dass für einen Großteil der Coelurosaurier lange Geisterlinien angenommen werden müssen (Abb. 1). Das heißt: Es muss





**Abb.** 1 Der Trilobit *Schmidtiellus reetae* und seine Kopfregion (unten). (Aus Schoemenan et al. 2017, CC BY-NC-ND)

unter evolutionstheoretischen Voraussetzungen angenommen werden, dass viele Linien während 20-30 und z. T. noch mehr Millionen Jahren ihrer anzunehmenden Existenz keine Fossilien hinterlassen haben, während von anderen Linien aus vergleichbaren geologischen Schichten fossile Reste überliefert sind. Eine solche Situation ist evolutionstheoretisch und in einem Langzeitrahmen problematisch.

Weiter interpretieren die beiden Autoren die Befunde so, dass es im Oberen Jura eine rasche geographische Ausbreitung der verschiedenen Gruppen auch nach Europa gegeben haben müsse, was möglicherweise durch die geringe Körpergröße und die teilweise Flugfähigkeit erleichtert gewesen sei. Erstaunlicherweise nehmen sie außerdem an, dass die Flugfähigkeit mehrfach unabhängig entstanden sein könnte. Diese Annahme ist mittlerweile zwar nicht mehr ganz neu und wird durch die mosaikartige Merkmalsverteilung der unterschiedlichen Gattungen unterstützt, widerspricht aber früher explizit formulierten evolutionstheoretischen Prognosen. Alles in allem ist das von Foth & Rauhut gezeichnete Bild nur mit vielen Zusatzhypothesen in einen evolutionären Rahmen einpassbar.

[FOTH C & RAUHUT OWM (2017) Re-evaluation of the Haarlem *Archaeopteryx* and the radiation of maniraptoran theropod dinosaurs. BMC Evol. Biol. 17 (1), doi:10.1186/s12862-017-1076-y] *R. Junker* 

# Komplexaugen: Komplex von Anfang an

In den ältesten Schichten des Unterkambriums und – evolutionstheoretisch – somit an der Basis der "kambrischen Explosion" wurden bei einem Trilobiten erstmals zellulär erhaltene Komplexaugen entdeckt. Sie zeigen im Wesentlichen den gleichen grundsätzlichen Aufbau eines Komplexauges wie bei Augen heutiger Bienen oder Libellen.

Die Entstehung von Augen ist eines der Lieblingsbeispiele von Evolutionstheoretikern, mit denen sie zeigen möchten, dass mittlerweile im Wesentlichen verstanden sei, wie ein komplexes Organ schrittweise

evolutiv entstehen konnte. Auch in der Wikipedia wird dieser Eindruck vermittelt. Er entspricht jedoch in keiner Weise den Tatsachen. Die Aneinanderreihung von sechs unterschiedlich komplexen Augentypen werden der Komplexität dessen, was evolutionstheoretisch durch blinde Prozesse erklärt werden müsste, in keiner Weise gerecht (ULLRICH et al. 2006). Augenserien, mit denen eine evolutive Entstehung plausibel gemacht werden soll, entsprechen zudem nicht einmal hypothetischen stammesgeschichtlichen Abfolgen konkreter Organismen, sondern sind theoretische Modellreihen. Zudem müsste aufgrund der sehr unsystematischen Verteilung von Augentypen im Tierreich im Rahmen evolutionstheoretischer Modellbildungen angenommen werden, dass etwa der Linsenaugen-Typ, wie ihn z.B. Wirbeltiere besitzen, vielfach unabhängig aus einfacheren Augentypen entstanden sein müsste (Jonasova & Kozмik 2008, fig. 1). Ähnliches gilt auch für andere Augentypen.

Weniger bekannt scheint zu sein, dass auch der Fossilbericht eine Evolution komplexer Augen nicht unterstützt - im Gegenteil: Sowohl Linsenaugen des Kameratyps als auch Komplexaugen (Facettenaugen) sind unter den ältesten vielzelligen Tieren der "kambrischen Explosion" anzutreffen. Der räuberisch lebende Anomalocaris aus dem Unterkambrium besaß sogar Facettenaugen, die zu den größten und bestauflösenden bekannten Facettenaugen gehören und diesbezüglich nur von den Komplexaugen einiger Libellen übertrumpft werden (PATERSON et al. 2011).

Bislang konnte man anhand der fossilen Erhaltung der kambrischen Fossilien allerdings nur die äußere Struktur von Komplexaugen untersuchen. Ein neuer hervorragend erhaltener Fund mit zellulär erhaltenen Augenstrukturen erlaubt nun aber auch Einblicke in den inneren Feinbau eines Trilobiten-Auges. Die Zoologin Brigitte Schoenemann von der Universität Köln und ihre Kollegen beschreiben die Details eines Komplexauges des Trilobiten Schmidtiellus reetae, der in den untersten Schichten des unteren Kam-

briums in Estland gefunden wurde. Trilobiten sind eine im Kambrium weit verbreitete Gruppe der Gliederfüßer. Die fossilen Augen zeigen, dass ihr Aufbau im Wesentlichen dem Bau heutiger sogenannter Appositionsaugen wie z.B. von Bienen oder Libellen entspricht. Bei Appositionsaugen ist jedes Einzelauge (Ommatidium) durch Pigmente von seinen Nachbaraugen abgeschirmt. Es fehlt bei Schmidtiellus allerdings die Linse, was jedoch durch einen besonderen Bau der Einzelaugen ausgeglichen wird, sodass nach Abschätzung der Wissenschaftler die Lichtstärke des Auges nicht geringer war als bei vergleichbaren heutigen Einzelaugen. "There is an elegant physical solution, however, of how to develop a quality image of modern type" (Schoenemann et al. 2017, 1); "So, in total, the system of the trilobite S. reetae is in a state similar to modern aquatic arthropods, even without a lens" (Schoenemann et al. 2017, 5).

Das Auge besteht aus etwa 100 Einzelaugen, die im Vergleich zu heutigen Formen relativ weit auseinander stehen. Jedes Ommatidium bestand wie in modernen Facettenaugen aus acht Sinneszellen: ein zentrales Lichtleiterstäbchen (Rhabdom) und sieben sich darum gruppierende Elemente. Der Fund zeige, dass "hochentwickelte (,sophisticated') Augen schon zu Beginn des Fossilberichts höherer Organismen existierten", stellen die Wissenschaftler fest (Schoenemann et al. 2017, 1).

Mit nur etwa 100 "Pixeln" war die Sehleistung freilich gering, doch ermöglichte die Anordnung der ca. 1 x 0,5 cm großen Augen ein breites Sichtfeld nach vorne und zur Seite, innerhalb dessen Bewegungen und Helligkeitsverteilungen wahrgenommen werden konnten. Doch wie erwähnt sind aus dem Unterkambrium auch ausgesprochen hochauflösende Komplexaugen bekannt; SCHOENE-MANN et al. (2017, 5) weisen selbst auf einen weiteren baltischen Trilobiten, Holmia kjerulfi, hin, der in nur wenig jünger datierten Schichten gefunden wurde und hochauflösende Augen mit dicht gepackten Einzelaugen besaß, eine Konstellation, die den

Augen heutiger Libellen vergleich-

SCHOENEMANN et al. (2017, 1) merken an, dass der Ursprung der Trilobiten insgesamt unklar sei. Der fossile Nachweis von Facettenaugen, deren Grundaufbau im Wesentlichen "modern" ist, in den ältesten kambrischen Schichten entspricht ziemlich dem Gegenteil dessen, was evolutionstheoretisch zu erwarten wäre. [Jonasova K & Kozmik Z (2008) Eye evolution: Lens and cornea as an upgrade of animal visual system. Sem. Cell Dev. Biol. 19, 71-81 • PATERSON RJ, GARCÍA-BELLIDO DC, LEE MSY, BROCK GA, JAGO JB & EDGE-COMBE GD (2011) Acute vision in the giant Cambrian predator Anomalocaris and the origin of compound eyes. Nature 480, 237-240 • Schoenemann B, Pärnaste H & CLARKSON ENK (2017) Structure and function of a compound eye, more than half a billion years old. Proc. Natl. Acad. Sci. 114, 13489-13494 • Ullrich H, Winkler N & Junker R (2006) Zankapfel Auge. Ein Paradebeispiel für "Intelligent Design" in der Kritik. Stud. Integr. J. 13, 3–14.] R. Junker

### Winzige Pfauenspinne kann mikroskopische Regenbogen erzeugen

Pfauenspinnen (Maratus) gehören zu den Springspinnen und sie zeigen wie die Vögel, auf die ihr Name hinweist, ein auffälliges Farbspiel. Die irisierenden Farben der langen Schwanzfedern, die der Pfau zur Werbung bei Hennen einsetzt, weisen Pfauenspinnen an ihrem

Hinterleib auf. Sie nutzen sie mit tänzerischen Bewegungen zum selben Zweck, der Werbung um Spinnenweibchen. Bei einigen australischen Vertretern der Pfauenspinnen ist das gesamte sichtbare Spektrum, also alle Regenbogenfarben, abhängig vom Betrachtungswinkel zu beobachten. Irisierende Farbmuster von Oberflächen im Pflanzen- und Tierreich zeigen oft nur einen kleinen Ausschnitt des sichtbaren Spektrums.

Wie ein internati-

onales Forscherteam um Matthew Shawkey jetzt durch mikroskopische und spektroskopische Untersuchungen gezeigt hat, können die beiden winzigen (nur ca. 2,5 mm großen) Pfauenspinnen Maratus robinsoni und M. chrysomelas die irisierenden Farben durch Lichtbrechung an mikroskopisch kleinen (bis zu 40 x 10 μm² großen) Schuppen hervorrufen, die ihren Hinterleib bedecken (HSIUNG et al. 2018). Die Autoren fanden jeweils zwei verschiedene Typen von Schuppen: In bestimmten Arealen des Hinterleibs einen Typs sind die einzelnen Schuppen unregelmäßig angeordnet und samtig, sie verursachen schwarze Bereiche, die den farblichen Kontrast auf dem Hinterleib verstärken. Die Felder mit den irisierenden Regenbogenfarben sind durch regelmäßiger angeordnete Schuppen gekennzeichnet, die sich an die Oberfläche anschmiegen. Der zweite Schuppentyp weist parallele Gitterstrukturen auf, wie bei einem optischen Gitter. Die Schuppen zeigen bei M. robinsoni im Querschnitt ein tragflächenartig gewölbtes, asymmetrisches Profil, wobei die Abstände der Gitterstrukturen auf beiden Seiten unterschiedlich sind. Die besondere Gitterstruktur der Schuppen führt zu einer Streuung des gesamten sichtbaren Spektrums, sodass dieses bereits auf geringe Distanz vollständig in Spektralbereiche zerlegt ist. Auf mikroskopisch kleinem Raum wird Licht spektral



Abb. 1 Pfauenspinne Maratus robinsoni (© Jürgen Отто)

zerlegt, sodass man sagen kann, dass an den Schuppen auf dem Hinterleib dieser Pfauenspinnen die kleinsten bisher bekannten Regenbögen hervorgerufen werden.

Aufgrund der mikroskopischen Befunde stellten HSIUNG et al. die Hypothese auf, dass das extreme winkelabhängige Schillern der Regenbogenfarben auf der Wechselwirkung des Lichts mit dem Nanogitter auf den mikroskopisch kleinen tragflächenartig gewölbten Schuppen beruht. Um diese Vorstellung zu prüfen, stellten die Autoren verschiedene Modelle mit optischen Gittern her (flache Gitter, Gitter auf Prismen und Gitter auf tragflächenartigen Profilen) und simulierten daran die reflektierten Spektren in Abhängigkeit vom Blickwinkel. Diese Simulationen bestätigen, dass sowohl das Profil, auf dem die Gitterstruktur aufgebracht ist, als auch die Gitterabmessungen, wie sie bei den Pfauenspinnen gefunden wurden, erforderlich sind, um den beschriebenen Schillereffekt des gesamten sichtbaren Spektrums hervorzubringen. HSIUNG et al. heben zusammenfassend hervor, dass die innovative Kombination der regelmäßigen Gitterstruktur auf einer tragflächenartig gewölbten Schuppe das auffällige Schillern verursacht.

Die irisierenden Schuppen am Hinterleib von *M. robinsoni* und *M. chrysomelas* stellen das erste Beispiel in der Natur dar, in dem schillernde Regenbogenfarben als Signal genutzt werden (wobei die biologische Funktion des Signals im Detail noch nachzuweisen ist).

Da Licht auch in der Technik ein hohes Potenzial hat, z.B. in der Kommunikation, Sensorik, Sicherheitstechnik und in anderen Bereichen, sehen die Autoren in dem bei Pfauenspinnen entdeckten System der irisierenden Regenbogenfarben eine Inspiration für die Entwicklung kleinster lichtstreuender Bausteine mit extrem hoher Auflösung. Damit ist ein weiteres Kapitel der Bionik aufgeschlagen, in dem Entdeckungen in der Natur richtungweisend genutzt werden können, um technische Entwicklungen voranzutreiben.

Einen Eindruck dieses faszinierenden Farbspiels kann man sich

im Internet verschaffen: https:// youtube/eGS4JdewROU. Bei youtube sind noch weitere eindrucksvolle Pfauenspinnen dokumentiert.

Einer der Autoren sagte in einem Gespräch: "Selbst mit High-End-Fertigungstechniken konnten wir die genauen Strukturen nicht reproduzieren. Ich frage mich, wie die Spinnen diese fantastischen strukturellen Muster überhaupt entwickeln konnten." (Bild der Wissenschaft online vom 4.1.2018: http://www.wissenschaft.de/web/wissenschaft.de/leben-umwelt/natur/-/journal\_content/56/12054/22009003/Schillerndes-Naturpatent-mit-Potenzial)

[HSIUNG B-K, SIDDIQUE RH, STAVENGA DG, OTTO JC, ALLEN MC, LIU Y, LUY-F, DEHEYEN DD, SHAWKEY MD & BLACKLEDGE TA (2018) Rainbow peacock spiders inspire miniature super-iridescence optics. Nat. Comm.; doi: 10.1038/s41467-017-02451-x] H. Binder

### Asymmetrien des menschlichen Gehirns finden sich nicht beim Schimpansen

Welchen Zusammenhang gibt es zwischen dem Aufbau des menschlichen Gehirns und der Fähigkeit des Menschen, sprechen zu können? Liefern die bekannten Asymmetrien von Hirnfurchen und Hirnwindungen bezüglich ihrer Größe und Lage beim Vergleich der rechten mit der linken Hemisphäre beim Menschen oder beim Vergleich mit der Situation bei Schimpansen tatsächlich belastbare Antworten? Seit mehr als 100 Jahren werden diese Hirnasymmetrien intensiv und kontrovers diskutiert, ohne dass eine Klärung ihrer funktionellen Bedeutung erreicht werden konnte (vgl. dazu Brandt 2000). Nicht zuletzt war es die Unterschiedlichkeit der methodischen Ansätze und die Nichtvergleichbarkeit ihrer Ergebnisse, welche die Bewertung von Hirnasymmetrien beim Menschen und Schimpansen erschwerten. Forscher um X. Li von der University of Edinburgh wollten diesen verwirrenden Zustand beenden, indem sie mit einer standardisierten und auf alle Primaten übertragbaren Metho-

dik die Frage der Hirnasymmetrien und ihrer funktionellen Bedeutung erneut aufgriffen (LI et al. 2018). Die Forscher um X. Li nutzen digitalisierte 3D-Bilddaten von Gehirnen von 223 Menschen und von 70 Schimpansen, die mit spezialisierten Verfahren der Magnetresonanztomographie erstellt und mit mehreren statistischen Verfahren analysiert wurden. Die Ergebnisse waren in ihrer Deutlichkeit für die Forscher überraschend. Die bekannten Asymmetrien zwischen der rechten und linken Hirnoberfläche bei Menschen wurden bestätigt. Besonders auffällig waren dabei die Differenzen im Bereich des Frontallappens, des Temporallappens und des Okzipitallappens. Ebenso ließ sich als Besonderheit nachweisen, dass der linke vordere Temporallappen und Anteile der überlagernden linken temporalen Furche im Vergleich mit rechts mehr nach außen verlagert sind und die linke Sylvi'sche Fissur eine verstärkte Rechtsdrehung gegenüber ihrem Verlauf rechts zeigt. Keine dieser bei beiden menschlichen Geschlechtern analog nachweisbaren morpho-geometrischen Asymmetrien der menschlichen Gehirnareale, die u.a. große Bedeutung für die Sprachfähigkeit und das Sprachverständnis haben, konnte bei Schimpansen in dieser Signifikanz nachgewiesen werden. Einen geschlechtsspezifischen Unterschied bei Menschen fanden die Forscher im Bereich einer Oberflächenstruktur des Frontalhirns, die in unmittelbarer topographischer Nähe zur Riechbahn an der Schädelbasis verläuft. Die gesamte räumliche Ausdehnung der Hirnhemisphären zeigt ebenfalls Unterschiede zwischen Menschen und Schimpansen. Während die beiden Hemisphären des Schimpansengehirns in jeder der drei Dimensionen des Raumes gleich groß sind, ist die linke Hemisphäre im menschlichen Gehirn länger und weniger hoch, aber gleich breit im Vergleich zur rechten. Die Ergebnisse dieser Studie heben nach N. ROBERTS, Co-Autor der Studie, "... eine besondere, subtile Eigenschaft des menschlichen Gehirns hervor, die uns

Abbildung online nicht verfügbar

von unseren engsten Primaten-Cousins unterscheidet und die sich schnell entwickelt haben könnte". Völlig offen bleibt für die Autoren jedoch – das war auch nicht Ziel ihrer Arbeit – wie diese Unterschiede im Verlauf der Evolution des Menschen zustande gekommen sind.

Die Arbeit belegt eindrucksvoll und methodisch sicherer als vorangegangene Studien die großen morphologischen Unterschiede des Aufbaus und der Struktur der Großhirnrinde zwischen Menschen und Schimpansen, die nach Ansicht der Autoren im engem Zusammenhang mit dem einzigartigen menschlichen Vermögen stehen, sprechen zu können. Das "Mehr" an biologischem Detailwissen liefert aber nicht automatisch ein "Mehr" an Verständnis für die hypothetische evolutionäre Rekonstruktion der Entstehung dieser Hirnstrukturen, ihrer Asymmetrien und der daran gekoppelten funktionellen Eigenschaften. Im Gegenteil, sie stellen eine solche Erklärung vor noch größere Rätsel.

[BRANDT M (2000) Gehirn—Sprache—Artefakte. Studium Integrale. Neuhausen-Stuttgart LI X, CROW TJ, HOPKINS WD, GONG Q & ROBERTS NS (2018) Human torque is not present in chimpanzee brain. NeuroImage 165, 285—293, doi:10.1016/j.neuroimage.2017.10.017 https://www.sciencedaily.com/releases/2017/11/171115115011.htm (letzter Aufruf 10. 1. 2018)] H. Ullrich

#### Woher kommt das Wasser auf der Erde?

Diese Frage beantwortete MERKL (2017) kürzlich mit einer "etwas anderen Hypothese". Demnach könnte das Wasser auf der Erde (Abb. 1) ein Produkt der Sonne gewesen sein: Unter der Voraussetzung eines mehrpoligen (multipolaren) Magnetfeldes in der "Frühphase" der Erde hätte ein starker Sonnenwind ungeschützt in die mutmaßliche "Kohlendioxid-Uratmosphäre" eindringen und die Kohlendioxidmoleküle (CO<sub>2</sub>) aufspalten können. Aus den frei werdenden Sauerstoffatomen (O) und den Wasserstoffionen (H+) des Sonnenwindes hätte sich dann Wasser (H2O) bilden können, das als Regen zu Boden fiel.

Die Hypothese MERKLS (2017) unterscheidet sich deutlich von den

Abb. 1 Innerartliche und zwischenartliche Asymmetrien der Hirnoberfläche des links-rechts positionierten Gehirns. 1. Reihe: linke Gehirnoberfläche von oben, 2. Reihe: linke Gehirnoberfläche von außen (lateral), 3. Reihe: linke Gehirnoberfläche von unten, 4.Reihe: linke Gehirnoberfläche von innen (paramedian). In den Spalten 1 und 4 sind die Regionen mit signifikanten zwischenartlichen Positionsasymmetrien bei Menschen und bei Schimpansen dargestellt, mit blauen Farben sind Linksabweichungen, mit rötlichen-gelben Farben Rechtsabweichungen dargestellt. Spalte 2 und Spalte 3 zeigen innerartliche regionale Unterschiede bei Menschen beim Vergleich der linken mit der rechten Gehirnoberfläche, die mit Hilfe unterschiedlicher statistischer Tests erstellt wurden. (Details siehe Li et al. 2018; Bild: NeuroscienceNews.com)

bestehenden Theorien über die Herkunft des Wassers auf der Erde. Denn viele Geowissenschaftler sind der Ansicht, dass das Wasser von "innen" kam, aus bestimmten Mineralien des Erdinneren, zum Beispiel Ringwoodit (PEARSON et al. 2014, KOTULLA 2016). Ein Großteil der Astronomen dagegen vertritt die Vorstellung, dass das Wasser von "außen" kam, durch Einschläge von "wasserreichen" Kometen, Meteoriten und Asteoriden.

Das heutige bipolare (stabförmige) Magnetfeld der Erde habe laut MERKL (2017) erst entstehen können, nachdem sich – nach einer langen Phase der Abkühlung – ein fester innerer und ein flüssiger äußerer Magnetkern gebildet hatten. Das soll vor weniger als "einer Milliarde Jahren" (oberstes Präkambrium) geschehen sein; zuvor sei das Magnetfeld multipolarer Natur gewesen.

Wie lange es gedauert haben könnte, gemäß der "Sonnenwind-Hypothese" die Wassermasse der heutigen Ozeane zu erzeugen, zeigt MERKL (2017) anhand einer beispielhaften Berechnung. Ausgehend von heutigen Durchschnittswerten des Sonnenwindes, insbesondere der Geschwindigkeit und Teilchendichte, sowie weiterer Parameter und Annahmen errechnet er zunächst eine produzierte Wassermenge von 1,6 x 1010 kg Wasser pro Jahr bzw.  $1,6 \times 10^{18} \text{ kg pro } 100 \text{ Millionen}$ Jahre. Zusätzlich nimmt er an, dass der Sonnenwind der Sonne in ihrer "Frühphase" – wie bei den "jungen, sonnenähnlichen Sternen in unserer kosmischen Nachbarschaft" - 1000fach stärker war als heute. Das ergibt 1,6 x 10<sup>21</sup> kg Wasser in 100 Millionen Jahren. Diese Menge entspricht der Wassermasse der heutige Ozeane: 1,4 x 10<sup>21</sup> kg. Die Berechnung soll zeigen, so Merkl (2017), " (...) dass das auf der Erde vorhandene Wasser tatsächlich in einem vernünftigen Zeitraum durch den Sonnenwind erzeugt werden konnte."

Des Weiteren werden Problemfelder wie die unterschiedlichen Deuterium/Wasserstoff-Verhältnisse für Sonnenwind, Kometen und Erde sowie Kohlenstoffmenge und Kohlenstoffkreislauf erklärt und diskutiert. "Den Beweis für diese Hypothese" – insbesondere ob der oben skizzierte physikochemische Mechanismus so funktioniert haben könnte – "sollten die Astronomen in extrasolaren Planetensystemen

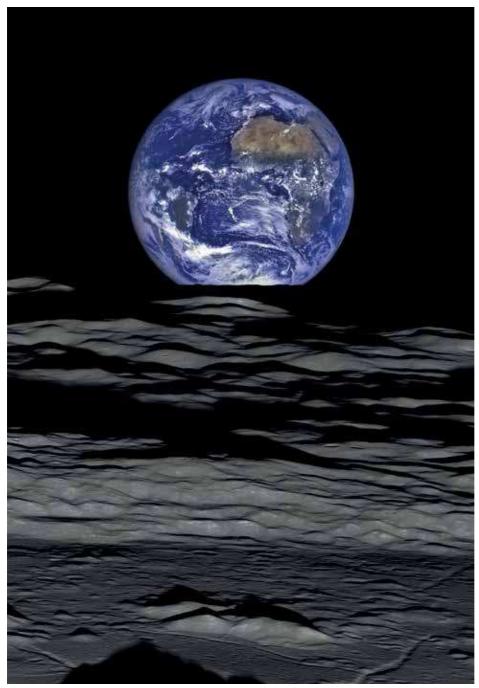


Abb. 1 Die Erde heute. Kontrastreich: der dunkelgraue, unbelebte Erdtrabant und der blaue Planet Erde, voller Leben. Credit/Foto: NASA/Kamera-Wissenschaftsteam des Lunar Reconnaissance Orbiter (LRO), 12. 10. 2015.

suchen (...)": nämlich Planeten, die größer sind als die Erde und die ein schützendes bipolares Magnetfeld noch nicht entwickelt haben.

Interessant ist, dass MERKL (2017) quasi einen zweckorientierten Entwicklungsprozess darlegt: So sei die Wasseranreicherung auf der Erde durch den "Sonnenwind-Prozess" eine wesentlich effizientere und schnellere Art gewesen als der Beschuss durch Kometen. Auch Formulierungen wie "Viele Geowissenschaftler glauben" und "glauben die Geophysiker" sind bemerkenswert.

Insgesamt ist Merkls (2017) Hypothese wie auch die oben genannten Theorien eingebunden in die konventionelle Vorstellung einer langandauernden kosmischen Evolution.

Grenzüberschreitung. Es gibt nur eine Quelle überhaupt, die zur Herkunft des Wassers auf der Erde eine verlässliche Aussage enthält – die Bibel. Demnach ist die Erde samt Wasser von Gott, dem Schöpfer, erschaffen worden; "Am Anfang schuf Gott Himmel und Erde. (...) und der Geist Gottes schwebte über dem Wasser" (Gen 1, 1-2). Am

dritten Schöpfungstag sammelte Gott das Wasser zu einem Meer; er sprach und es geschah: "Und Gott sprach: Es sammle sich das Wasser unter dem Himmel an einem Ort, dass man das Trockene sehe. Und es geschah so. Und Gott nannte das Trockene Erde, und die Sammlung von Wasser nannte er Meer" (Gen 1, 10-11). Die Sonne und alle anderen Himmelskörper werden von Gott am vierten Schöpfungstag erschaffen (gemacht), erst nach der Erschaffung der Erde. Im letzten Buch der Bibel, der Offenbarung ("Enthüllung"), heißt es in einem prophetischen Wort über die Zukunft der Erde und des Meeres: "Und ich sah einen neuen Himmel und eine neue Erde: denn der erste Himmel und die erste Erde sind vergangen, und das Meer ist nicht mehr" (Offb 21, 1).

Das "verlässlich" (s.o.) bezieht sich auf den Schöpfer selbst; nur der Schöpfer alleine ist Zeuge seiner Schöpfungsakte, die er dem Menschen mitgeteilt hat. Und mit ihm der Mitschöpfer Jesus Christus: "(…) es ist alles durch ihn und zu ihm geschaffen" (Kol 1,16).

[KOTULLA M (2016) Ringwoodit: Gigantische Wasserreservoire in großer Tiefe? Stud. Intergr. J. 23, 48–52 • MERKL H (2017) Wasser der Erde – ein Produkt der Sonne? Eine Hypothese über die Herkunft des Wassers auf der Erde. Z. Dt. Ges. Geowiss. 168, 211–216 • PEARSON DG et al. (2014) Hydrous mantle transition zone indicated by ringwoodite included within diamond. Nature 507, 221–224 • Bibelzitate: Deutsche Bibelgesellschaft (2016) Die Bibel. Lutherübersetzung, revidiert 2017.] M. Kotulla

#### Gottesanbeterinnen können auch 3D sehen – aber anders

Die Wahrnehmung einer Szenerie mit zwei Augen, die einen bestimmten Abstand voneinander aufweisen, ermöglicht räumliches Sehen. Dazu müssen die von den Sehzellen ausgehenden Nervenimpulse durch das zentrale Nervensystem entsprechend verarbeitet werden. Das bedeutet, dass der Abstand verschiedener Objekte vom Betrachter durch die beiden sich leicht voneinander unterscheidenden Bilder zuverlässig abgeschätzt werden kann. Die Fähigkeit zu räumlichem Sehen auf der Grundlage dieses

Prinzips ist beim Menschen und bei Wirbeltieren nachgewiesen. Durch Versuche, diese Art räumlichen Sehens für technische Systeme wie z.B. Roboter nutzbar zu machen, wurde deutlich, dass zur Verarbeitung der beiden – sich permanent ändernden – Bildinformationen ein enormer Rechenaufwand erforderlich ist.

Man war schon länger davon ausgegangen, dass Insekten ebenfalls Entfernungen ermitteln können über die Beziehung der Winkel, unter denen sie ein Objekt mit ihren beiden Augen wahrnehmen. Ein Hinweis darauf waren zunächst Beobachtungen, dass einäugige Jäger wie z.B. Libellen kaum Beute fangen konnten. Rossel (1983) montierte zwischen dem fixierten Kopf einer Gottesanbeterin (Familie Mantidae) und einer Fliege Prismen vor jedem Auge der Jägerin (Abb. 1). Durch die damit manipulierten Winkel, unter denen die Fangschrecke die Beute sah und infolgedessen deren Entfernung entsprechend anders einschätzte, konnte er deren binokulare Stereopsis nachweisen, also die auf zwei Augen basierende Fähigkeit räumlich zu sehen.

Am Neurowissenschaftlichen Institut der Universität Newcastle, UK, werden in der Arbeitsgruppe von Jenny READ verschiedenste Aspekte des räumlichen Sehens und die entsprechenden neuronalen Grundlagen untersucht. Nityananda et al. haben für Gottesanbeterinnen ein 3D-Kino erdacht und entwickelt. Dazu verpassten sie ihnen eine 3D-Brille mit zwei unterschiedlich gefärbten Gläsern. Sie klebten mit Bienenwachs zwei unterschiedlich gefärbte Glasstückehen vor die Augen und montierten die Tiere anschließend vor einem Bildschirm. Damit konnten der Mantide durch Bildpunkte, die jeweils nur für ein Auge erkennbar waren, Objekte gezeigt werden, deren Licht in unterschiedlichen Winkeln auf das jeweilige Auge fiel. Die Wissenschaftler konnten anhand der Jagdaktivität zeigen, dass die Gottesanbeterin tatsächlich Stereosehen zur Bestimmung der Entfernung nutzt (NITYANANDA et al. 2016).

Jüngst hat dasselbe Autorenteam die von ihnen entwickelte Versuchsanordnung des 3D-Kinos für Mantiden genutzt, um den Mechanismus des Stereosehens bei diesen Insekten genauer zu studieren. Hintergrund war die Frage, ob das räumliche Sehen bei diesen Insekten nach einem ähnlichen Prinzip funktioniert wie bei uns Menschen. also durch Vergleich von komplexen Bildern, die sich für jedes Auge leicht voneinander unterscheiden. Die Untersuchung zeigte, dass die Mantiden die Bildbereiche aussuchen, an denen sich die Helligkeit änderte. Sie konnten in einem abstrakten Muster aus Bildpunkten, von denen die Mehrzahl statisch unverändert blieb, auf sich ändernde Bildpunkte reagieren, abschätzen, ob sich das simulierte "Objekt" annäherte, und darauf mit Fangbewegungen reagieren. Dies gelang den Versuchstieren, selbst wenn das Hintergrundmuster, das beiden Augen angeboten wurde, jeweils unterschiedlich war und nur die sich "bewegenden" Bildpunkte, d.h. die entsprechenden Helligkeitsänderungen, einander entsprachen. Jedes Auge sah also ein anderes Gesamtbild, aber die Änderungen einzelner Bildpunkte darin passten zusammen und die Gottesanbeterin hat das im Gegensatz zu menschlichen Probanden erkannt und entsprechend darauf reagiert.

Das räumliche Sehvermögen von Mensch und Gottesanbeterin basiert also auf unterschiedlichen Mechanismen, wobei sich das Insekt im Gegensatz zum Menschen auf die Änderungen konzentriert und



**Abb.1** Eine Gottesanbeterin mit 3D-Brille. (Aus NITYANANDA et al. 2018, CC BY 4.0)

nicht das gesamte Bild neuronal verarbeitet, das jeweils auf ein Auge fällt. Diese Konzentration und Reduktion der Sinnesdaten vermindert die erforderliche Leistung für die Informationsverarbeitung, im übertragenen Sinne die Rechenleistung, die das Neuronalsystem des Insekts leisten muss. Insofern eröffnet diese Beobachtung für den Bau von Robotern, die sich optisch eigenständig orientieren, Perspektiven, den Rechenaufwand für die notwendige Stereopsis deutlich zu verringern. Damit können Ingenieure in der Bionik wieder einmal davon profitieren, dass die Welt, wie wir sie wahrnehmen, für viele Herausforderungen überraschende Lösungen aufweist. Wieder eine Beobachtung, die zum Staunen Anlass gibt und als Hinweis auf den Einfallsreichtum und die Genialität eines Schöpfers gewertet werden kann.

[NITYANANDA V, BISSIANNA G, TARAWNEH G & READ J (2016) Small or far away: size and distance perception in the praying mantis. Phil. Trans. R. Soc. 371B:20150262 • NITYANANDA V, TARAWNEH G, HENRIKSEN S, UMETON D, SIMMONS A & READ JCA (2018) A novel form of stereo vision in the praying mantis. Curr. Biol. 28, 588–593 • ROSSEL S (1983) Binocular stereopsis in an insect. Nature 302, 821–822] H. Binder