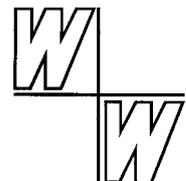


DIE PLASTIZITÄT DER LEBEWESEN: BAUSTEIN FÜR MAKROEVOLUTION?

Reinhard Junker



August 2014



Plastizität der Lebewesen: Baustein der Makroevolution?

von Reinhard Junker

Einleitung

Zu den faszinierendsten Eigenschaften der Lebewesen gehört ihre Fähigkeit, in einem erheblichen Ausmaß auf Umweltreize reagieren zu können, unter anderem um das Überleben zu sichern. Lebewesen haben phänotypische Merkmale bzw. Merkmalsausprägungen gleichsam in ihrem Erbgut in petto, auf die nur bei Bedarf zurückgegriffen wird. In manchen Fällen tritt dieser Bedarfsfall sehr selten, unter Umständen über mehrere Generationen hinweg überhaupt nicht ein. Man kann diese Situation mit einem Bergsteiger vergleichen, der in seinem Rucksack eine Reihe von Utensilien gepackt hat, die er bei den meisten Touren gar nicht benötigt, in Extremsituationen jedoch überlebenswichtig sein können.

Umweltinduzierte Änderungen von Lebewesen werden im deutschen Sprachraum klassisch als „Modifikationen“ bezeichnet und dadurch von den erblich bedingten „Mutationen“ unterschieden; im Englischen ist der Begriff „plasticity“ üblich, wohingegen mit „modifications“ sowohl Mutationen als auch Modifikationen i.e.S. gemeint sein können, was gelegentlich zu Missverständnissen führt. Im Folgenden soll der Begriff „Plastizität“ (Formbarkeit) verwendet werden.

Das Phänomen der Plastizität ist seit langem bekannt, hat aber in den letzten Jahren erheblich an Aufmerksamkeit unter den Biologen gewonnen. Im einleitenden Kapitel eines Sammelbandes über Plastizität bei Insekten stellen WHITMAN & AGRAWAL (2009, 4) fest, dass das Interesse an phänotypischer Plastizität in den letzten 20 Jahren exponentiell gewachsen sei und eine Explosion an Literatur ausgelöst habe.¹ Das ist erstaunlich und dürfte seinen Grund darin haben, dass mit der Erforschung der Plastizität der Lebewesen die Hoffnung verbunden ist, dass diese Fähigkeit einen Schlüssel zum Verständnis von Makroevolution, also der Entstehung evolutionärer Neuheiten liefert. Das wachgewordene starke Interesse an Plastizität kann demnach wohl auch als Indiz dafür gewertet werden, dass De-

fizite im neodarwinistischen Erklärungsschema gesehen werden (vgl. Kasten S. 14).

Das Thema „Plastizität“ ist ein Teilaspekt der Grundfrage, wie die genetischen Grundlagen eines Organismus mit den Umweltbedingungen zusammenwirken, um den komplexen Organismus aufzubauen (auch als „nature-nurture“-Zusammenhang bezeichnet²) und bei eventuellen Störungen am Leben zu erhalten. Dies geschieht durch „ausgeklügelte Reaktionen“ (PIGLIUCCI 2001, xvi) auf Änderungen in der Umgebung hin.

Was ist Plastizität?

Die Definitionen von „Plastizität“ sind in der Fachliteratur nicht einheitlich, wenn auch meistens der Sache nach recht ähnlich (siehe Kasten S. 3). Wir definieren „Plastizität“ wie folgt:

Plastizität („Formbarkeit“): Die Eigenschaft eines bestimmten Genotyps, *mehrere Phänotypen in Abhängigkeit von veränderlichen Umweltbedingungen oder als Reaktion auf Umweltsignale* hervorzubringen.

Plastizität bedeutet also die Fähigkeit eines Organismus, je nach Umweltreizen während der Individualentwicklung oder auch im Erwachsenenalter unterschiedliche Merkmale oder Merkmalsausprägungen ausbilden zu können, *ohne dass eine parallele Änderung des Erbguts dafür erforderlich ist*. Die Modifikation des Phänotyps kann dabei Morphologie, Physiologie, Biochemie, Verhalten oder die Ontogenese betreffen. Dabei hängen morphologische und biochemisch-physiologische Plastizität miteinander zusammen, da letztere die erstere bedingt (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 9).³ Die Plastizität der Lebewesen steht in engem Zusammenhang mit der ontogenetischen Entwicklung, da die Individualentwicklung besonders anfällig für Störungen ist, die in frühen Phasen weitreichende Folgen für die nachfolgende Entwicklung haben können.⁴ Es ist für die Organismen wichtig, Störungen durch plastische Reaktionen ausgleichen oder wenigstens mildern zu können.

Kompakt

Unter Plastizität wird die Fähigkeit von Organismen verstanden, auf der Basis desselben Genotyps* mehrere Phänotypen* als Reaktion auf Umweltreize ausbilden zu können. Plastizität kann kontinuierlich sein (man spricht dann von *Reaktionsnorm* des Merkmals) oder diskontinuierlich (*Polyphänismus*). Ein Beispiel für eine Reaktionsnorm ist die Anzahl der Roten Blutkörperchen im Blut abhängig vom Sauerstoffgehalt der Luft, ein Beispiel für einen Polyphänismus sind alternative Ausprägungen des Flügelmusters von Schmetterlingen (z. B. Sommer- und Winterform). Ein Großteil der Merkmale der Lebewesen ist plastisch; Plastizität ist ein universelles Phänomen in der belebten Welt. Plastizität beinhaltet zum einen die Fähigkeit des Organismus, auf *Störungen* (genetische oder Umwelt-Änderungen) zu reagieren, um einen bestimmten Zustand aufrechtzuerhalten oder (wieder) zu erreichen. Zum anderen ermöglicht Plastizität vorprogrammierte angepasste Reaktionen bei regelmäßig, gelegentlich oder nur ausnahmsweise auftretenden Umweltänderungen. Plastizität wird also nur bei (zum Teil seltenem) Bedarf genutzt. Plastizität ermöglicht den Organismen, Sollwerte (Ziele) zu erreichen oder beizubehalten, indem z. B. Störungen oder Änderungen durch Kompensationen ausgeglichen werden. In diesem Sinne weist Plastizität eine *teleologische Komponente* auf. Insoweit Plastizität eine auf seltene potentielle zukünftige Erfordernisse ausgerichtete Eigenschaft ist, kann sie *selektiv* nicht gleichermaßen bewertet werden wie „gewöhnliche“ Merkmale. Denn plastische Fähigkeiten werden häufig nicht ausgebildet und sind dann selektiv nicht bewertbar. Dennoch gilt es als vielfach erwiesen, dass Plastizität durch Selektion verändert werden kann (z. B. Verschiebung von Schwellenwerten,

Verringerung, Vergrößerung oder Verschiebung plastischer Reaktionsmöglichkeiten). Umweltbedingungen können Plastizität fördern oder einschränken. Das Vorhalten plastischer Reaktionsmöglichkeiten beinhaltet Kosten für den Organismus, die in die selektive Bewertung von Plastizität einfließen. Der *Ursprung* der Plastizität wird in der Fachliteratur kaum thematisiert.

Plastizität wird vielfach als *Evolutionsfaktor* diskutiert. So könnten plastische Änderungen Vorreiter nachträglicher genetischer Änderungen sein. Plastische Änderungen betreffen sofort die ganze Population in einer bestimmten Umwelt und müssen sich nicht erst über viele Generationen hinweg durchsetzen, allerdings sind sie solange reversibel, bis sie durch nachfolgende genetische Änderungen fixiert werden. Plastizität wird auch als Quelle für evolutionäre Neuheiten diskutiert: durch starke Umweltänderungen könnten plastische Merkmale ausgeprägt werden, die sonst nicht zum Vorschein kommen und zu Ansätzen für Neubildungen werden. Andererseits schützt Plastizität vor Selektion (durch plastische Änderung sonst unangepasster Merkmalsausprägungen) und kann somit einen evolutionären Wandel auch bremsen.

Eine Reihe von Befunden deutet darauf hin, dass ein *hohes* Maß an Plastizität ursprünglich ist (eine Form von Polyvalenz), während geringere Plastizität („Kanalisation“) eher eine abgeleitete, spezialisierte Situation ist. Das kann auch Artbildung begünstigen, besonders bei Polyphänismen. Dieser Aspekt ist für die Grundtypenbiologie interessant. Aus der Sicht der Schöpfungslehre kann Plastizität als teleologisches Konzept (inklusive ihrer eigenen Formbarkeit) als Ausdruck weiser Voraussicht interpretiert werden.

Mit einem Stern* versehenen Begriffe werden im Glossar S. 8 erklärt.

Man spricht auch von **Umweltsensitivität**: Die Lebewesen können in Abhängigkeit von den herrschenden Umweltbedingungen verschiedene, im Erbgut schlummernde (latente) Entwicklungsprogramme abrufen. Phänotypische Plastizität verbindet somit gleichsam die Gene mit der Umwelt (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 25⁵; s. o.); über Signalkaskaden üben bestimmte Umweltreize Einfluss darauf aus, wann und wie benötigte Teile des Erbguts genutzt werden. Damit ist auch der Themenkomplex „epigenetische Vererbung“ verknüpft, denn die plastischen Reaktionen betreffen auch epigenetische* Marker, die – wie man heute weiß – über mehrere Generationen hinweg vererbt werden können. Dadurch wird der Unterschied zwischen Genen und Umwelt weiter verwischt (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 25).⁶

Im weiteren Sinne gehören zur Plastizität der Lebewesen alle Prozesse der Differenzierung und damit der gesamten Entwicklungsbiologie. Auch Metamorphosen sind hier zu nennen: Ein und dasselbe Individuum kann als Raupe oder Larve und als ausgewachsenes Tier (Imago) sehr verschiedene Formen ausprägen. Auch die Umschaltung von normalem Blattgewebe zu Gallen (Abb. 17) unter dem Einfluss von wirtsspezifischen Stoffen ist Ausdruck erheblicher plastischer Fähigkeiten.

Das Gegenstück zur Plastizität ist „**Kanalisation**“.⁷ Damit ist eine Verringerung plastischer Möglichkeiten gemeint, die erwartet werden kann, wenn Organismen dauerhaft in einer Umgebung leben, in der Plastizität nicht (mehr) benötigt wird.

Verbreitung

Plastizität ist mehr als ein häufiges Kennzeichen von Lebewesen. Es ist eher die Regel als die Ausnahme, dass Merkmale mehr oder weniger plastisch sind (SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1998, 315⁸; SULTAN & STEARNS 2004, 304). Plastizität von Merkmalen ist ein universelles Phänomen im Organismenreich (GHALAMBOR et al. 2007, 395). Praktisch alle Organismen und Organe sind mehr oder weniger plastisch; bis zu 50 % des Genoms ermöglichen plastische Reaktionen (BELDADE et al. 2011, 1356).

Vielfalt phänotypischer Plastizität

Es gibt sehr verschiedene Arten von plastischen Reaktionen. Eine grundlegende Unterscheidung betrifft die **kontinuierliche** und die **diskontinuierliche** Plastizität.

Kontinuierliche Plastizität (= gleitende Modifikation) wird auch als **Reaktionsnorm** des Merkmals bezeichnet; gemeint ist damit, dass ein Merkmal aufgrund stufenweiser Änderung der Umweltbedingungen ebenfalls stufenweise abgewandelt werden kann. Beispiele sind erhöhte Produktion Roter Blutkörperchen in Abhängigkeit von der Höhe oder die Dicke der Hornhaut an Fingern oder auf der Fußsohle in Abhängigkeit von der mechanischen Beanspruchung (vgl. auch Abb. 11 und 13).

Diskontinuierliche (sprunghafte oder umschlagende) Plastizität wird auch als **Polyphänismus** bezeichnet. Das heißt, es werden nur zwei oder wenige diskrete Formen ausgebildet, wobei es einen Schwellenwert in einem Umweltfaktor gibt, bei dessen Über- oder Unterschreiten die eine oder andere Form ausgeprägt wird. Polyphänismen gibt es beispielsweise bei zahlreichen Faltern, etwa beim heimischen **Landkärtchen** (*Araschnia levana*) aus der Familie der Edelfalter (Nymphalidae). Diese Art bildet zwei Generationen im Jahr aus. Je nachdem, wie lange die Tage während der Raupenentwicklung sind, schlüpfen recht unterschiedlich gefärbte und gemusterte Falter. Man spricht hier von einem Saisondimorphismus (vgl. auch Abb. 3 und 4).

Manche Stimuli wie Tageslänge oder eine chemische Substanz, die zu einer plastischen Reaktion führen, sind für das Individuum nicht schädlich; man spricht in diesem Falle oft von **Schlüsselreizen** („cues“). Andere Umweltreize jedoch wie z. B. Gifte oder eine hohe Temperatur können schädigend wirken oder sogar tödlich sein, so dass eine plastische Reaktion in diesem Fällen überlebensnotwendig sein kann.⁹ Sowohl Schlüsselreize als auch Störungen können ihren Ursprung in der Umwelt oder auch im Organismus selber haben. Ein sehr ausgefallener Auslöser ist zum Beispiel der Donner, der die ersten Frühlingsstürme in der Sonora-Wüste in Mexiko begleitet. Der Donner weckt die Kaulquappen der Krötengattung *Scaphiopus* zur richtigen Zeit aus dem Winterschlaf. Leider bewirken das zur falschen Zeit auch Motorsägen – mit fatalen Folgen (GILBERT 2001).¹⁰

Verschiedene Arten von kontinuierlicher oder diskontinuierlicher Plastizität können unterschieden werden:

• **Aktive und passive Plastizität.** Mit aktiver Plastizität ist gemeint, dass ein Auslöser viele Regulationsgene und Abläufe auf verschiedenen Ebenen des Organismus aktiviert, um eine komplexe, koordinierte Änderung zu ermöglichen. Ein berühmtes Beispiel, das als erste Studie zur adaptiven phänotypischen Plastizität gilt (PIGLIUCCI 2001, 49), ist die Entwicklung eines Helm- und Schwanzstachels beim Flohkrebs *Daphnia*

„Phenotypic plasticity is the property of a given genotype to produce different phenotypes in response to distinct environmental conditions“ (PIGLIUCCI 2001, 1).

„Phenotypic plasticity is the ability of a single genotype to produce more than one alternative form of morphology, physiological state, and/or behavior in response to environmental conditions“ (WEST-EBERHARD 1989, 249).

„[P]henotypic plasticity is any change in an organism’s characteristics in response to an environmental signal“ (SCHLICHTING & SMITH 2002, 190).

„Phenotypic plasticity is defined as an organism’s ability to express different phenotypes depending on its environment“ (PRICE 2006, 2368).

„Phenotypic plasticity is the ability of an organism to express different phenotypes in response to changing environmental conditions“ (HEIL 2010, 556).

„Phenotypic plasticity is the ability of an individual organism to alter its physiology/morphology in response to changes in environmental conditions“ (SCHLICHTING 1986, 667).

„[T]he environment interacts with the developmental process and plays a role in determining the phenotype. This interaction is termed *phenotypic plasticity*, the change in the expressed phenotype of a genotype as a function of the environment“ (SCHEINER 1993, 36).

„[W]e define phenotypic plasticity as the capacity of a single genotype to exhibit a range of phenotypes in response to variation in the environment“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 5). *Dort findet sich eine ganze Sammlung von Definitionen.*

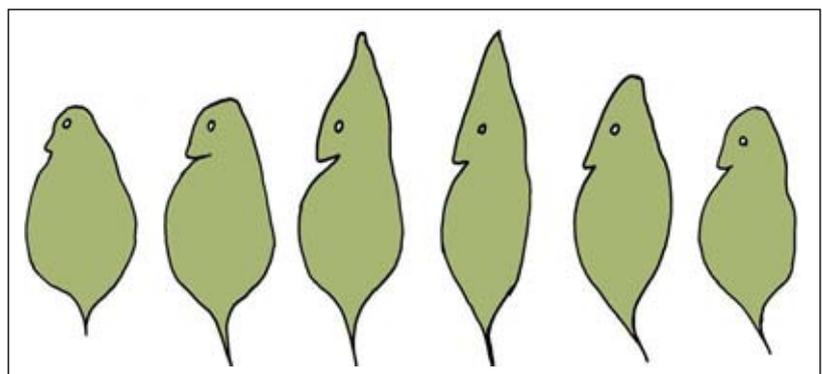
pulex (Abb. 1). Die Bildung dieser Stacheln wird durch die Anwesenheit eines Räubers ausgelöst, der sich durch Kairomone (artübergreifend wirkende Botenstoffe) im Wasser bemerkbar macht (s. u.).

Unter passiven Änderungen versteht man Änderungen, die beispielsweise auf den Mangel oder den Reichtum von Ressourcen zurückgehen wie z. B. geringe Körpergröße wegen Nahrungsmangels (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 18).¹¹ Ob solche rein passiven Änderungen überhaupt unter Plastizität gerechnet werden sollten, sei dahingestellt.

• **Antizipatorische, augenblickliche oder verzögerte Plastizität.** Einige plastische Reaktionen erfolgen gleichsam vorsorglich, indem eine zu erwartende Umweltänderung antizipiert wird. Dabei treten also phänotypische Änderungen bereits ein, *bevor* die dazu passende (z. B. stressende) Umweltänderung eintritt. Hier muss ein *Schlüsselreiz* eine spätere kritische Umweltänderung sicher vorhersagen. Beispiele sind das Eintreten in die Diapause schon bevor

Tab. 1 Einige Definitionen von „Plastizität“.

Abb. 1 Cyclomorphose beim Flohkrebs *Daphnia*. Die Entwicklung des „Helms“ (mittlere Individuen) wird durch die Anwesenheit eines Räubers ausgelöst und kann auch einfach durch bestimmte Chemikalien im Wasser provoziert werden, auch wenn der Räuber gar nicht anwesend ist. Näheres im Text.



der Winter beginnt, die Erhöhung der Aktivität von Entgiftungsenzymen von Raupen oder Reaktionen und Verhaltensänderungen auf Geruch hin, der als Warnsignal interpretiert wird, dass Fressfeinde in bedrohliche Nähe kommen könnten.¹² Augenblickliche oder direkte Plastizität liegt vor, wenn ein Auslöser unmittelbar eine Reaktion bewirkt. So besitzen einige Pflanzen plastische Abwehrmechanismen, wobei durch Raupenfraß die Produktion der Pflanzenhormone Jasmonat und Salicylat ausgelöst wird, was wiederum die Synthese von Stoffen auslöst, die für Pflanzenfresser giftig sind (GLENDINNING & SLANSKY 1995).¹³

• **Dauerhafte oder reversible und periodische Plastizität.** Die Empfänglichkeit für Reize, die eine plastische Reaktion auslösen, kann in manchen Fällen nur in einer bestimmten Zeitspanne gegeben sein. Eine plastische Änderung kann bei Wegfall des Reizes wieder zurückgenommen werden (Abb. 1).

• **Adaptive oder nicht-adaptive Plastizität.** Viele Beispiele phänotypischer Plastizität sind adaptiv, d. h. sie werden als Ergebnis vergangener Selektion interpretiert, z. B. Immunantworten, Abwehr gegen Fressfeinde oder die Fähigkeit zur Akklimatisation. Die Individuen, die eine plastische Reaktion zeigen, haben eine höhere Fitness als diejenigen, bei denen das nicht der Fall ist (PRICE et al. 2003, 1433).

In anderen Fällen wird nicht von adaptiver Plastizität ausgegangen, wenn es sich z. B. um bloße Empfindlichkeit für abiotische Faktoren handelt oder um Manipulationen von Wirten durch Parasiten oder Pathogene (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 15).¹⁴ GHALAMBOR et al. (2007, 399) beschreiben diesen Fall so, dass bei nicht-adaptiver Plastizität der umweltinduzierte Phänotyp gegenüber seinem Vorläufer eine verringerte Fitness habe oder weiter von einem neuen Anpassungsgipfel entfernt sei (gemeint ist hier das Bild von der Fitnesslandschaft).¹⁵

Damit eine plastische Reaktion adaptiv sein kann, sind mehrere Komponenten einer Reaktion notwendig: Das auslösende Signal muss erkannt und aufgenommen werden, es muss im Körper weitergeleitet und „übersetzt“ werden und letztlich bestimmte Reaktionen auslösen (SCHLICHTING & SMITH 2002, 196).¹⁶

• **Generationsübergreifende Plastizität.** Eine sehr interessante Art von Plastizität ist generationsübergreifend. Sie liegt dann vor, wenn Umweltbedingungen, denen eine Elterngeneration ausgesetzt ist, sich auf die Ausprägung von Merkmalen der Tochter- oder Enkelgeneration auswirken. Diese Art von Plastizität macht dann

Sinn, wenn die Umweltbedingungen, unter denen die Elterngeneration lebt, mit großer Wahrscheinlichkeit auf Umweltbedingungen schließen lässt, unter denen die nachfolgenden Generationen leben werden (vgl. HERMAN & SULTAN 2011; WHITMAN & AGRAWAL 2009, 33¹⁷).

Beispielsweise wachsen aus Samen der dritten Generation der einjährigen Knöterich-Art *Polygonum persicaria* in trockener Erde längere und schneller wachsende Wurzeln (HERMAN et al. 2012), wenn die Großeltern-Generation ebenfalls in trockener Erde lebte. Amerikanische Glockenblumen der Art *Campanulastrum americanum* können generationsübergreifend je nach Lichtverhältnissen von Ein- auf Zweijährigkeit umschalten (GALLOWAY & ETTERTSON 2007). Die F₃-Generation von *Arabidopsis thaliana* produzierte eine fünffach höhere Anzahl an Nachkommen, wenn die F₀- und die F₁-Generation einem Hitzestress von 30°C ausgesetzt war. Das war auch der Fall, wenn die 2. Generation diesem Stressfaktor nicht ausgesetzt war (WHITTLE et al. 2009). Sich verschlechternde Umweltbedingungen, die den nahenden Winter ankündigen, führen bei manchen Insekten dazu, dass Dauer-eier oder Diapause von Larven (Ruhestadium) produziert werden, die den Winter überstehen können (ULLER 2008, 433).

• **Spezifische oder allgemeine Plastizität.** Einige plastische Reaktionen sind bezüglich der erforderlichen Reize oder der ausgelösten Antworten sehr spezifisch; andere Auslöser und Antworten sind dagegen allgemeiner wie z.B. Temperatur oder Ernährung (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 14).

Plastizität spielt wie bereits erwähnt während der Ontogenese eine wichtige Rolle, denn Umweltreize können die Entwicklung beeinflussen, so dass der ausgewachsene Organismus optimal an die jeweilige Umwelt bzw. die Selektionsbedingungen angepasst wird. Man spricht daher auch von **Entwicklungs-Plastizität**, womit zum Ausdruck gebracht werden soll, dass Umweltreize bereits den sich entwickelnden Organismus und nicht erst das ausgewachsene Lebewesen beeinflussen (BELDADE et al. 2011, 1347f.).¹⁸ Die Fähigkeit zu plastischen Reaktionen kann sich im Laufe der Ontogenese verändern (PIGLIUCCI 2001, 139).¹⁹ Eine spezielle Form der Plastizität ist *Heterochronie*, also die zeitliche Verschiebung verschiedener ontogenetischer Abläufe wie z. B. vorzeitige Geschlechtsreife.

An dieser Stelle sei angemerkt, dass Heterochronie oft als evolutionärer Prozess angesehen wird, d. h.: Zeitliche Verschiebungen von ontogenetischen Entwicklungsvorgängen sollen aufgrund von Mutationen im Laufe der Gene-



Abb. 2 Raupen von *Nemoria arizonaria*: Die Ausbildung der Raupen als „Blütenkätzchen“ oder „Zweige“ hängt von der Menge der Gerbstoffe (Tannin) im Pflanzengewebe ab (GREENE 1989; PIGLIUCCI 2001, 148). Weiteres im Text. (Fotos: Erick GREENE, University of Montana)

rationenabfolgen neu aufgetreten sein und damit evolutionäre Änderungen verursacht haben. Doch offenbar kann es sich bei Heterochronien auch um einen Teil eines plastischen Reservoirs handeln, das in verschiedenen evolutionären Linien zu unterschiedlichen Anpassungen führen kann (PIGLIUCCI 2001, 144).²⁰

Beispiele

Eine Reihe von Beispielen wurde bereits im vorigen Abschnitt über „Vielfalt phänotypischer Plastizität“ beschrieben. Hier sollen weitere Beispiele angefügt werden, um die Vielfalt plastischer Fähigkeiten zu illustrieren.

Eine schöne Beschreibung einiger Beispiele liefern WHITMAN & AGRAWAL (2009, 2f.) zu Beginn ihres Überblickartikels über Plastizität bei Insekten, die hier in freier Übertragung und gekürzt wiedergegeben werden soll: Eine junge Raupe frisst Eichenblüten und entwickelt sich zu einem erstaunlichen „Eichen-Blütenkätzchen“ und sieht dadurch ähnlich aus wie der als „Blütenkätzchen“ bezeichnete männliche Blütenstand der Eichen (Abb. 2; *Nemoria arizonaria*). Eine andere Raupe aus demselben Gelege frisst Blätter und wird ein Zweigimitat. Eine Heuschrecke bildet starke Kiefern und Kiefermuskeln aus, weil sie sich von qualitativ minderwertiger faseriger Nahrung ernährt, eine andere entwickelt einen größeren Magen. Wieder ein anderer Grashüpfer bildet mehr Geruchssinneszellen auf seinen Antennen aus als Reaktion auf die Konfrontation mit zahlreichen chemischen Stoffen. In einer nahe gelegenen Blattlauskolonie bildet sich unterschiedlicher Nachwuchs – ungeflügelte Soldaten oder geflügelte Formen – je nachdem, ob Ameisen in der Nähe sind, die sie vor Räubern schützen, oder nicht. Ganz in der Nähe legt ein trächtiges Fliegenweibchen seine Eier auf eine neuen Wirtspflanze, weil sie den gewöhnlich bevorzugten Wirt nicht gefunden hat. Die Larven überleben und werden chemisch entsprechend geprägt, so dass sich später die Fliegen zur Begattung und Eiablage an der neuen

Pflanze orientieren. Auf demselben Baum beißt eine Raupe in ein Blatt. Die Pflanze erkennt den Speichel der Raupe, es wird eine Signalkaskade ausgelöst, die zur Bildung eines Giftstoffes in der ganzen Pflanze und zur Freisetzung eines flüchtigen Pheromons (Sexuallockstoff) führt. Dieser wird von benachbarten Pflanzen erkannt, die dadurch vor dem Pflanzenfresser gewarnt werden. Das stimuliert diese zu ihrer eigenen chemischen Abwehr. Doch die pflanzliche List bleibt nicht ohne Antwort; als Reaktion auf das Gift produziert die Raupe Magenenzyme, die das Gift unschädlich machen können. So geht es mit weiteren Beispielen weiter. In allen Fällen hat ein Individuum als Reaktion auf eine Änderung der Umweltbedingungen seine Gestalt, seine Physiologie, sein Verhalten oder seinen Lebenszyklus geändert – phänotypische Plastizität bei Reaktion und Gegenreaktion.

Beim Menschen

Auch beim Menschen ist Plastizität verbreitet. Jeder kennt das Beispiel dicker werdender Hornhaut an den Fingern, Händen und Füßen bei stärkerer mechanischer Belastung. Die innere Uhr kann nach einem Flug in eine neue Zeitzone nach einem Jetlag an die veränderten Tag-Nacht-Zeiten angepasst werden – obwohl unsere Vorfahren bis vor kurzem mit diesem Problem vermutlich nie konfrontiert waren. Ähnlich erstaunlich ist die plastische Anpassungsfähigkeit an große Höhen. Mit entsprechendem Training kann die Zahl der Roten Blutkörperchen so weit gesteigert werden, dass im Extremfall Höhen

Abb. 3 Sommerform (links) und Winterform von *Precis octavia*. (AUS WHITMAN & AGRAWAL 2009)



Abb. 4 *Bicyclus anynana* (Satyridae). Morphen in feuchter bzw. trockener Jahreszeit, wird über den Hormontiter reguliert (<http://animal.memozee.com>)



über 8.000 Meter ohne Sauerstoffmaske bewältigt werden können.

Sommer- und Winterformen bei Faltern

Das Landkärtchen wurde oben bereits als Beispiel für jahreszeitlich bedingte diskrete Morphen* (Polyphänismus) erwähnt. Solche Beispiele gibt es in größerer Zahl. So bildet der südafrikanische „Goudy Commodore“-Falter *Precis octavia* (Abb. 3) aus der Familie der Nymphalidae verschiedene Muster auf den Flügeln aus in Abhängigkeit von Feuchtigkeit oder Trockenheit (McLEOD 2007).

Ein anderes Beispiel dieser Art ist der in Ostafrika heimische Falter *Bicyclus anynana* (Familie Satyridae; Abb. 4). Die Ausbildung der unterschiedlichen Morphen in feuchter bzw. trockener Jahreszeit wird wie in vielen ähnlichen Fällen über den Hormontiter reguliert (BELDADE et al. 2011, 1349).²¹

Hörner bei Käfern

Mehrere tausend Käferarten besitzen Hörner – starre Auswüchse auf dem Kopf und dem Brustsegment (Abb. 5). Sie werden als Waffen eingesetzt und weisen häufig einen Sexualdimorphismus auf, sind also bei Männchen und Weibchen verschieden ausgebildet. Bei manchen Arten gibt es auch innerartlich unterschiedliche Ausprägungen der Hörner. So

Abb. 5 Polymorphismus in der Entwicklung der Hörner des männlichen Mistkäfers. Unterhalb einer bestimmten Käfergröße werden die Hörner nicht ausgebildet (Schwelleneffekt). (Aus STERN & EMLEN 1999; Abdruck mit freundlicher Genehmigung von D. EMLEN)



werden die Hörner bei einigen Männchen der Gattung *Onthophagus* nur ausgebildet, wenn die Körpergröße ein bestimmtes Maß überschreitet (Schwelleneffekt), darunter fehlen die Hörner ganz (STERN & EMLEN 1999) – ein typisches Beispiel für Plastizität.

Tomatenschwärmer

Der Tomatenschwärmer (*Manduca quinquemaculata*) zeigt einen Polyphänismus: Im kühleren Norden der USA sind die Raupen schwarz, was vorteilhaft in Bezug auf die Absorption von Sonnenlicht und damit von Wärme ist. Im wärmeren Süden sind die Raupen dagegen grün und dadurch besser getarnt (SUZUKI & NIJHOUT 2006).

Hummelflug

In China auf über 3.000 Meter Höhe lebende Hummeln sind in der Lage, durch Vergrößerung der Flügelschlagamplitude sich auf dünnere Luft einzustellen, und dürften in der Lage sein, die höchsten Himalaja-Gipfel zu überqueren. Das fanden DILLON & DUDLEY (2014) durch Versuche mit Hummeln in Druckkammern heraus.

Kaulquappen

Ein beliebter Organismus für Plastizitätsstudien sind Kaulquappen. In der Krötengattung *Spea* gibt es eine Art, *S. bombifrons*, die einen ausgeprägten Polyphänismus der Kaulquappen zeigt: Wenn sie sich von Süßwassergarnelen (Shrimps) ernährt, bildet sie einen dickeren und verkürzten Darm aus, der Kopf ist größer und die Physiologie des Darms wird durch Erhöhung der Zellteilungsrate verändert (karnivore Form, Abb. 6). Ernährt sich diese Art dagegen von Detritus, ist der Darm lang und dünn, der Kopf kleiner und die Zellteilung im Darm wird nicht verstärkt (omnivore Form). Eine zweite Art, *S. multiplicata*, kann sich zwar auch von Garnelen und von Detritus ernähren, ist aber nicht so plastisch wie *S. bombifrons*. Die Kaulquappen dieser Art verändern bei karnivorer Nahrung kaum ihre Darmform. Bei Konkurrenz der beiden Arten kann *S. bombifrons*, wenn ein entsprechendes Nahrungsangebot vorliegt, effektiv auf Garnelen ausweichen und



Abb. 6 Kurzlebiges Habitat von Kaulquappen von *Spea bombyfrons*. (californiaherps.com; CC BY-NC-ND 3.0). Insert: Die beiden Morphen von *Spea multiplicata*; oben die omnivore, unten die karnivore Morphe. Weiteres im Text. (Aus PFENNIG et al. 2010)



Abb. 7 Eine Arbeiterin der Ameisenart *Pheidole tepicana* kommuniziert mit einer Supersoldatin. (© Alex Wild, www.alexanderwild.com)

der Konkurrenz entgehen. Es handelt sich also um eine Konkurrenzvermeidung durch Kontrastverstärkung. Die karnivore Form ist somit in kurzlebigen Wasserstellen begünstigt, da es dort viele Garnelen gibt und ihr schnelles Wachstum zum Überleben hilft. Omnivore Kaulquappen dagegen überleben besser in langlebigeren Wasserstellen, weil sie durch das langsamere Wachstum die Metamorphose in einer besseren Konstitution erreichen.²² Dabei gibt es einen Zielkonflikt: Die Kröten, die aus schnell metamorphisierenden Kaulquappen entstehen, besitzen keine Fettreserven, welche die langsamer sich entwickelnden Formen aufbauen können. Das hat zur Folge, dass die Überlebensrate nach der Metamorphose geringer ist (GILBERT 2001, 6).²³

Kasten bei Insekten

Kastenbildung bei Insekten ist ein bekanntes Phänomen und ein Paradebeispiel für Plastizität. Ob sich Arbeiter, Soldaten oder Königinnen bilden, hängt zum Beispiel von der Ernährung ab, wobei auch Hormone und DNA-Methylierung* eine Rolle spielen (BELDADE et al. 2011, 1350).²⁴ Beispielsweise bilden nordamerikanische Wüsten-Ameisen der Gattung *Pheidole* sogenannte Supersoldatinnen mit riesigen Köpfen und Kiefern aus (Abb. 7), mit denen sie die Eingänge zum Nest blockieren, wenn sie von Wanderameisen angegriffen werden, denen die normalen Soldatinnen nicht gewachsen sind. Das Supersoldatinnen-Potential kann während des Larvenstadiums aktiviert werden, wenn zum

Glossar

Allel: Zustandsform eines Gens.
CAM: „Crassulacean Acid Metabolism“, spezieller Stoffwechsel bei einer Reihe von Pflanzen, bei dem die Aufnahme und die Fixierung von Kohlenstoffdioxid zeitlich voneinander getrennt sind.
DNA-Methylierung: Chemische Abänderung von Nukleobasen des DNA-Moleküls durch die Übertragung von Methylgruppen zu Regulationszwecken.
eliminative Selektion („purifying selection“): Beseitigung unangepasster Formen.
epigenetisch: Prozesse, die außerhalb der Gene wirken und direkt oder indirekt das Ablesen von Genen beeinflussen, z. B. Signalmoleküle.
evolutionäre Neuheit: → Innovation
Exaptation: Übernahme einer neuen Funktion in einer neuen Umgebung durch dasselbe Merkmal.
Fixierung: 100%ige Ausbreitung eines → Allels in einer Population.
Gendrift: zufällige → Fixierung neutraler oder nahezu neutraler Mutationen, Fixierung eines Allels durch zufällige, nicht selektionsgesteuerte Ausbreitung in der Population.
genetische Assimilation: Genetische Fixierung einer zuvor plastischen Änderung. D. h. Eine ursprünglich durch Umweltreize hervorgerufene Ausprägung eines Merkmals erfolgt dauerhaft, auch ohne den auslösenden Umweltreiz.
Genetische Akkommodation: Vorgang, durch den die Umweltsensitivität eines Merkmals verändert wird und diese Änderung auch durch Änderung des Erbguts fixiert wird.
Genotyp: Summe aller Erbfaktoren.

Innovation: Der Begriff wird einheitlich verwendet; in diesem Beitrag ist damit die *de novo*-Entstehung einer konstruktiven und zugleich funktionellen Neuheit gemeint; wird hier synonym mit „evolutionäre Neuheit“ und „Makroevolution“ verwendet.
Kooption: Verwendung vorhandener Gene in einem neuen Zusammenhang („Zweckentfremdung“).
Morphe: Ausprägung einer bestimmten Gestalt innerhalb einer plastischen Art.
Ontogenese: individuelle Entwicklung eines Organismus vom Keim über Jugendstadien zum erwachsenen Lebewesen.
Phänotyp: Äußeres Erscheinungsbild eines Organismus.
Plastizität: Änderungen in Organismen infolge von Umweltreizen (SCHLICHTING & SMITH 2002, 190). Wenn die umweltbedingten Modifikationen *graduell* sind, spricht man von „Reaktionsnormen“; sind die unterschiedlichen Ausprägungen dagegen *sprunghaft* verschieden, handelt es sich um einen → Polyphänismus („Vielgestaltigkeit“). Fähigkeit eines Organismus, je nach Umweltbedingungen Merkmale unterschiedlich auszuprägen.
Polyphänismus: diskontinuierliche Plastizität, Ausprägung sprunghaft verschiedener Formen innerhalb einer Art.
positive Selektion: Auslese (Beibehalten) bestimmter → Allele.
Radiation: Entstehung vieler Arten von einer oder wenigen Ausgangsformen.

richtigen Zeitpunkt die richtige Konzentration des Juvenilhormons (bzw. eines chemischen Ersatzstoffes im Experiment) und passende Nahrung verabreicht wird. Das Juvenilhormon verzögert die Umwandlung (Metamorphose) der Larve zum erwachsenen Stadium, so dass die Chitinhaut länger wachsen kann (RAJAKUMAR et al. 2012).

Generationsübergreifende Entwicklungs-Plastizität bei *Daphnia*

Der Gemeine Wasserfloh *Daphnia pulex* reagiert auf Kairomone (s. o.), die die räuberischen Larven der Fliege *Chaoborus flavicans* in die Umgebung entlassen, mit der Bildung eines Helmstachels mit einer unterschiedlichen Anzahl von Zähnen. Er verzögert außerdem die Geschlechts-

reife, um dadurch eine größere Körpergröße zu erreichen. Dadurch ist er besser vor dem Gefressenwerden geschützt. Während der Entwicklung ist *Daphnia* besonders sensitiv für die Kairomone. Die Embryonen können Helmstacheln auf mütterliche Signale hin bilden, die im Ei abgelegt werden, wenn die Mütter mit den Kairomonen in Berührung gekommen sind. Die plastische Reaktion ist generationsübergreifend; die Embryonen können aber auch selbst direkt auf die Kairomone reagieren. Wie die Reize aufgenommen und verarbeitet werden und wie daraus die Reaktionen folgen, ist im Einzelnen untersucht worden (CABEJ 2013, 226). Die volle Ausbildung der generationsübergreifenden Plastizität benötigt mehr als eine einzige Generation der Konfrontation mit den betreffenden Reizen (CABEJ 2013, 226).

Plastizität bei Pflanzen

Plastische Reaktionsmöglichkeiten sind in großer Fülle auch aus dem Pflanzenreich bekannt. Der teilweise unter Wasser lebende Wasserhahnenfuß (*Ranunculus aquatilis*) bildet recht unterschiedliche Luft- und Wasserblätter aus (Abb. 8). Erstere sind grob gelappt, letztere fein zerschlitzt, passend für das jeweilige Medium. An der Wasseroberfläche werden Übergangsblätter ausgebildet.

Je nach Umweltbedingungen (z. B. Lichtverhältnisse, Bodenbedingungen, Feuchtigkeit, verfügbare Mineralstoffe) können Pflanzen ihre Biomasse unterschiedlich auf die verschiedenen Pflanzenorgane wie Wurzeln, Blätter, Triebe oder Früchte verteilen (SULTAN 2003, 26).²⁵ Ein anderes Beispiel ist die Variation des Verhältnisses von Staubblattblüten zu Zwitterblüten bei der Nachtschattenart *Solanum hirtum* in Abhängigkeit von den äußeren Bedingungen (nach SULTAN 2003, 30, dort werden weitere Beispiele aus der Literatur beschrieben).

Viele Polsterpflanzen in den Alpen sind in der Lage, je nach Lebensbedingungen lockere oder dichte Polster zu bilden, bis hin zu halbkugeligen Polstern. Manche Arten wie das Alpen-Leinkraut (*Linaria alpina*; Abb. 9) überstehen in einem gewissen Umfang Übersättigung durch Geröll und können in solchen Fällen ihre Triebe erneut verlängern, um wieder ans Licht zu gelangen.

Beim Pfeilkraut (*Sagittaria sagittifolia*) sind die letztgebildeten Blätter bei untergetauchten Pflanzen in 1,5–2 m tiefem, langsam fließendem Wasser lang und bandartig, dagegen pfeilförmig bei Pflanzen des sehr seichten Wassers und des Landes. Ein weiteres Beispiel dieser Art ist der Wasserknöterich (*Polygonum amphibium* = *Persicaria amphibia*), den es in einer Wasserform und in einer Landform gibt. Die im Pflanzen-



Abb. 8 Wasser-, Luft und Übergangsblätter beim Wasser-Hahnenfuß (*Ranunculus aquatilis*). (Aus: Otto Wilhelm THOMÉ: Flora von Deutschland, Österreich u.d. Schweiz. Gera 1885)

reich verbreitete Erscheinung unterschiedlicher Blattformen in Anpassung an unterschiedliche Umwelten nennt man allgemein *Heterophyllie* (vgl. Abb. 8, 10 und 12).

Einige Beispiele plastischer Reaktionen infolge Konfrontation mit Feinden schildert HEIL (2010, 557). Es kann nachgewiesen werden, dass bei den plastischen Resistenz-Reaktionen das Transkriptom der Pflanzen und damit ihr morphologischer, chemischer und metabolischer Phänotyp verändert wird (HEIL 2010, 557).²⁶

Vom Spitz-Wegerich (*Plantago lanceolata*) gibt es zwei Morphen (PIGLIUCCI 2001, 149f.). Die Wiesen-Form ist in hoher Pflanzendichte ausgebildet, sie hat eine kurze Vegetationszeit, einen hohen Wuchs, wenige, aber lange Rosettenblätter

und wenige, aber lange Ähren, was insgesamt zu schneller Fruchtreife verhilft. Die Weidenform hat weniger Konkurrenz durch andere Pflanzen als die Wiesenform, ist jedoch einer Abweidung und Viehtritt ausgesetzt, dazu passend bildet sie kurze Stängel, viele kurze Rosettenblätter und viele kurze Ähren. Beide Strategien sind zwar genetisch verankert, beide Formen sind aber auch in der Lage, sich teilweise auf die jeweils andere Strategie umzustellen. Die Ausprägungen sind also teilweise plastisch, es gibt aber auch lokale Anpassungen, die durch die plastische Reaktion nicht völlig ausgeglichen werden können. Manche Pflanzen, z. B. *Chenopodium*-Arten (Knöterich), können auf salzhaltigen Böden auf Sukkulenz umschalten.



Abb. 9 Das Alpen-Leinkraut (*Linaria alpina*) kann bei Verschüttung neu mit dem Stängelwachstum einsetzen und wieder aus dem Geröll herauswachsen. (Foto: Richard WISKIN)



Abb. 10 Unterschiedlich gestaltete Licht- und Schattenblätter beim Efeu. Darüber hinaus hat der Efeu als besonders markante plastische Fähigkeiten unterschiedliche Wuchsformen (kriechend, kletternd) und er kann krautig oder holzig sein. (Aus: Carl Axel Magnus LINDMAN; <http://runeberg.org/nordflor/249.html>)



Abb. 11 Gebirgs- und Tieflandform beim Löwenzahn. Die Unterschiede können hier auch durch genetische Fixierung überlagert sein.

Abb. 12 Heterophyllie beim Geweihfarn (*Platycerium* sp.). (CC BY 3.0)

Ein schönes Beispiel sei noch einem Leserbrief entnommen: „Bei anhaltender Trockenheit kann zum Beispiel die Fichte nicht wie der Staat bei Haushaltsdefiziten ‚neue Schulden‘ machen. Sie signalisiert ihren ‚Rentnern‘, den sieben Jahre alten Nadeln, dass sie von der Wasserzufuhr abgeschaltet werden und ihre gespeicherten Nährstoffe mit Ausnahme von Bor und Kalzium remobilisiert im lebenden Transportsystem der Pflanzen, dem Phloem, als ‚Bafög‘ in die ‚Jugend‘, sprich: Blätter und Neuaustriebe, geschickt werden. Daraufhin vergilbt dieser 7. Nadeljahrgang, fällt ab und erfüllt damit die Schadensstufe 1 (10 bis 25 Prozent Nadelverlust)“ (Prof. Dr. Fritz FÜHR, Jülich, 6. Nov. 2013 in der FAZ, online unter http://wolfdoleys.blogspot.de/2013_11_21_archive.html). Weitere Beispiele werden in den Abb. 15-17 gezeigt und kurz erläutert.

Eindrucksvolle Beispiele für Plastizität bei Pflanzen sind auch **Umschaltvorgänge der Photosynthese**, z. B. bei Pflanzen, die je nach Umweltsituation von C_3 auf C_4 umschalten können (KUTZELNIGG 2008; Abb. 14). Auch das Umschalten von CAM-Stoffwechsel* auf C_3 ist nicht selten. Meist geht der CAM-Weg mit Sukkulenz einher. Aber nicht alle Sukkulenten sind CAM-Pflanzen und umgekehrt gibt es verschiedene Nicht-Sukkulenten mit CAM-Photosynthese. Die sukkulente Art *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae) ist normalerweise C_3 -Pflanze, schaltet aber bei Erhöhung des Salzgehaltes auf CAM-Photosynthese um, ebenso *Carpobrotus edulis*. Der Vorteil der CAM-Photosynthese für solche Salzpflanzen dürfte darin liegen, dass diese auch bei geringer Wasseraufnahme eine positive Photosynthese-Bilanz zeigen können. Während der Vorteil der C_4 -Pflanzen bei ho-



Das Beispiel Laichkraut (*Potamogeton*)

Die Arten des Laichkrauts (Gattung *Potamogeton*, Abb. 13) sind Tauch- oder Schwimmblattpflanzen, die am Gewässergrund verwurzelt sind. Nur die unscheinbaren Blütenstände ragen aus dem Wasser heraus. Die Blattform variiert zwischen schmal-linealisch und rundlich. Manche Arten sind sehr zart gebaut, andere recht kräftig. Hierzulande die bekannteste und häufigste Art ist das Schwimmende Laichkraut (*Potamogeton natans*). Das Laichkraut weist ein ungewöhnlich großes Ausmaß an Plastizität auf. KAPLAN (2002) führte dazu interessante Experimente durch. Er kultivierte identische Klone unter verschiedenen Umweltbedingungen und verschiedene Klone unter einheitlichen Bedingungen. Dabei zeigte sich, dass erbgleiche Formen unter verschiedenen Umweltbedingungen eine enorme Plastizität zeigten; in einigen wenigen Fällen bildete ein einziger Genotyp fast

die gesamte morphologische Vielfalt aus, die innerhalb der betreffenden Art bekannt ist. Umgekehrt waren verschiedene Genotypen in gleichen Umwelten phänotypisch ziemlich ähnlich. Weiter stellte sich heraus, dass viele Merkmale, die als arttrennend für verschiedene Varietäten oder gar verschiedene Arten gelten, in Wirklichkeit plastisch waren und genetische

Unterschiede nur vortäuschen; sie sind als Marker für die Unterscheidung von Arten daher unbrauchbar. KAPLAN (2002) schließt aus den Befunden, dass phänotypische Plastizität die Hauptquelle für die morphologische Variation innerhalb der Arten von *Potamogeton* ist und dass sie weit mehr morphologische Unterschiede beeinflusst als die genetischen Unterschiede.



Abb. 13 Das Alpen-Laichkraut (*Potamogeton alpinus*). Links vom natürlichen Standort, rechts kultivierte Form. Näheres im Text. (Aus KAPLAN 2002)

hen Lichtintensitäten zum Tragen kommt, liegt dieser bei CAM-Pflanzen vor allem bei hohen Temperaturen und Trockenheit. Typischerweise schalten CAM-Pflanzen unter nicht extremen Außenbedingungen (nämlich bei bestimmten Differenzen von Tag- und Nachttemperaturen) auf den C_3 -Weg um. Das gilt nicht für obligate CAM-Pflanzen wie die Kakteen. *Portulaca oleracea* kann von C_4 auf CAM umschalten.

Weitere Beispiele

„Die prosobranche Meeresschnecke *Vermicularia spirata* (Turritellidae), die u. a. auf den Bermudas vorkommt, weicht nach Schweimanns (1988) kaum vom Turritellidenhabitus ab, solange sie auf Matten fädiger Grünalgen (*Cladophora prolifera*) lebt, während sie beim Wachstum auf Hartsubstrat nach der Festheftung die Windungen der Schneckenschale zugunsten einer unregelmäßig verlaufenden Kalkröhre aufgibt“ (LORENZEN 1988).

„Nach Harms (1934) werden beim amphibisch lebenden Schlammpringer *Periophthalmus* bei mehrmonatiger Thyroxinbehandlung die



Abb. 14 Die auch als Aquarienpflanze bekannte Lebendgebärende Sumpfsimse (*Eleocharis vivipara*), hier in der Landform mit C_4 -Photosynthese. Die unter Wasser lebende Modifikation betreibt C_3 -Photosynthese. Foto: A. MURRAY, University of Florida/IFAS Center for Aquatic and Invasive Plants. Abdruck mit freundlicher Genehmigung

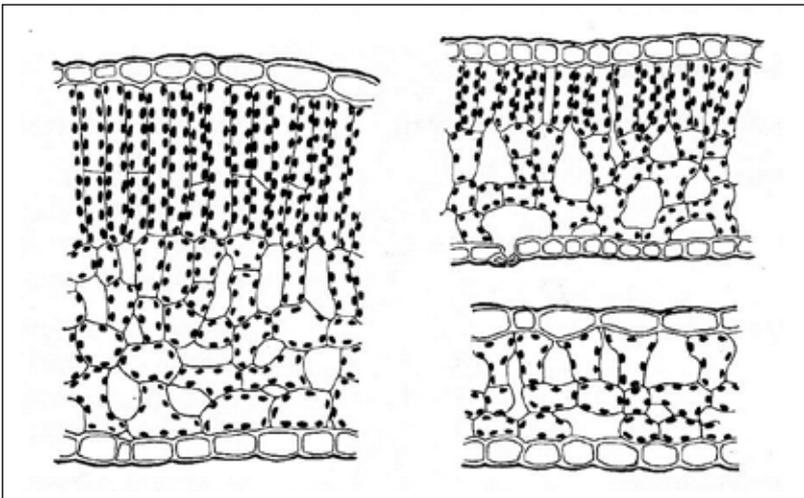


Abb. 15 Querschnitt durch ein Buchen-Laubblatt (*Fagus sylvatica*). Links: Sonnenblatt, rechts oben: Blatt mittleren Lichtgenusses, rechts unten: Schattenblatt. (Nach KIENITZ-GERLOFF)

Abb. 16 Drastische Änderung der Wuchsform und der Gestalt der Blätter bei der Zyressen-Wolfsmilch (*Euphorbia cyparissias*) infolge einer Infektion durch den Erbsenrost, einen Rostpilz (*Uromyces pisi*). Der Stängel wird dadurch unverzweigt, ist blütenlos, und die Blätter sind kürzer und dicker und weisen Rostflecken und Pusteln auf den Blattoberflächen auf. Links: Normale Wuchsform, rechts infizierte Pflanze. (Links: CC BY 2.5; rechts CC BY-SA 3.0)

Brustflossen zu beinchenartigen Extremitäten, wird die Haut dicker, werden die Kiemen verkleinert, nimmt die Luftatemfrequenz zu, wird die Abwesenheit vom Wasser länger ertragen usw.“ (LORENZEN 1988).

Wenn die lebendgebärende Eidechsenart *Pseudemoia pagenstecheri* durch Geruch die Anwesenheit von Raubschlangen wahrnimmt, werden ihre Nachkommen größer geboren und haben längere Schwänze (SHINE & DOWNES 1999).

Mehrere Säugetiere, aber auch Vögel, die in Räuber-Beute-Beziehungen stehen, bilden im Winter ein weißes Fell aus. Bekanntes Beispiel ist das Große Wiesel (Hermelin).

Einige Heuschrecken-Arten wie z. B. *Locusta migratoria* und *Schistocerca gregaria* können umschalten von solitärer (einzeln lebender) zu geselliger Lebensweise, was mit zahlreichen morphologischen, physiologischen, verhaltensbiologischen und ontogenetischen Änderungen verbunden ist (Details bei CABEJ 2013, 221; DE-

LOOF et al. 2006; BURROWS et al. 2011; Abb. 18).

Der bereits erwähnte Gemeine Flohkrebs *Daphnia pulex* kann unter Stressbedingungen von Parthenogenese (Jungfernzeugung) auf sexuelle Fortpflanzung umschalten. Es werden dann Eier produziert, die eine Diapause (Ruhephase) machen können, frost- und trockenheitsresistent sind und Jahrzehnte überdauern können (CABEJ 2013, 226).

Bei der Seescheide *Ciona intestinalis* kann durch eine einzige relativ einfache Mutation das einkammerige Herz in eine komplexeres vielkammeriges Herz umgewandelt werden, das den Herzen der meisten Wirbeltiere ähnelt (DAVIDSON et al. 2006).

Plastizität bei Verhaltensweisen

Plastische Reaktionsmöglichkeiten gibt es auch beim Verhalten. Beispielsweise üben Temperatur, Tageslänge und die Anzahl von in der Nähe befindlichen Männchen einen Einfluss auf den Gesang der Grille *Gryllus pennsylvanicus* aus (PIGLIUCCI 2001, 187). Bei der Feuerameise *Solenopsis invicta* hat das soziale Umfeld, in dem die Tiere aufwachsen, Einfluss auf die Physiologie und den Phänotyp der adulten Form (PIGLIUCCI 2001, 188). Das phototaktische Verhalten von *Daphnia magna* ist auch von der Anwesenheit von Feinden abhängig (PIGLIUCCI 2001, 190). Bienen sind in der Lage, ihr Sammelverhalten anzupassen je nachdem, wie die Landschaft strukturiert ist, in der sie unterwegs sind. Wenn es wenige optische Marker gibt, orientieren sie sich mehr an der Sonne als sonst, während sie bei ungünstigen Wetterverhältnissen auf Orientierung anhand von Markern in der Landschaft umstellen (CHITTKA & GEIGER 1995).

Nutzen der Plastizität

Die Fähigkeit zu plastischen Reaktion hat für die Lebewesen einen vielfachen Nutzen (vgl. SNELL-ROOD et al. 2010²⁷; WHITMAN & AGRAWAL 2009, 27²⁸; SCHLICHTING 2004²⁹):

- Lebewesen können in mehreren und wechselhaften Umwelten leben, wenn auf die verschiedenen Umweltbedingungen reagiert werden kann.
- Plastizität ermöglicht einen Ausgleich bzw. eine Pufferung von Fitnessnachteilen, wenn im angestammten Lebensraum im Laufe des Lebens oder im Laufe von Generationen Umweltänderungen eintreten.
- Plastizität ermöglicht bessere Überlebenschancen bei Umweltstress und ökologischen Katastrophen und verringert somit die Gefahr des Aussterbens.
- „Fitnessstärer“ (in der Fitnesslandschaft)





Abb. 17 Seidenknopfgallen auf einem Eichenblatt. Unter dem Einfluss des Eis eines Gallinsekts bildet das Blatt ganz neue Formen und Gewebetypen. (Foto: Reinhard JUNKER)

können durch plastische Anpassung überwunden werden, so dass neue Anpassungsgipfel erreicht werden können.

- Die Eroberung neuer und vielfältiger Lebensräume und damit auch größerer geographischer Gebiete ist möglich.

Erfordernisse für Plastizität

Die Fähigkeit zu plastischen Reaktionen erfordert in vielen Fällen einen erheblichen Aufwand. „Zahlreiche physiologische Mechanismen bewerkstelligen Plastizität, einschließlich Transkription, Translation, Enzyme und Hormonregulation, die lokale oder systemische Antworten auslösen“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 1³⁰). Epigenetische Faktoren wie z. B. DNA-Methylierung spielen eine große Rolle und auf höherer Ebene die Regulation durch Hormone und den Hormontiter (BELDADE et al. 2011, 1349, 1356f.).³¹ Hormone bilden die Schnittstelle zwischen der äußeren Umgebung und der genetischen Ebene der Antworten (PIGLIUCCI 2001, 109). „Hormones are the unsung heroes of the nature-nurture-field of

study“ (PIGLIUCCI 2001, 124; vgl. das Beispiel der Kaulquappen weiter oben).³² STANSBURY & MOCZEK (2013, 488) sprechen von „in hohem Maße choreographierten“ Antworten auf Umweltänderungen.³³

Damit eine plastische Reaktion erfolgen kann, muss ein relevanter Umweltreiz erkannt und in seiner Intensität gemessen werden (z. B.: Langtag- und Kurztagpflanzen); die Intensität eines Reizes wird dabei häufig über einen bestimmten Zeitraum summiert oder integriert (NIJHOUT 1999, 184).³⁴ Darüber hinaus muss häufig die Wirkung *verschiedener* Schlüsselreize verrechnet werden.³⁵ Die aufgenommenen Signale müssen weitergeleitet werden; dabei spielt das Hormonsystem oft eine wichtige Rolle (s.o.). Die eingegangenen Signale müssen ausgewertet werden und daraus müssen angepasste Reaktionen erfolgen. Bei den letzten Schritten kommt dem Zentralnervensystem besondere Bedeutung zu (CABEJ 2013). Zum Verständnis einer plastischen Reaktion gehören also Reizaufnahme, -weiterleitung und -verarbeitung, Regulationsmechanismen und deren Einflüsse auf die Entwicklung. WHITMAN & AGRAWAL (2009, 20) stellen zum erforderlichen Aufwand fest: „Zwi-



Abb. 18 Solitäre und gregarische Form von *Schistocerca gregaria*. (whyfiles.org)

Von der Synthetischen Evolutionstheorie zu neuen Ansätzen

Evolution läuft nach der Synthetischen Evolutionstheorie so ab: Nach einer Umweltänderung breitet sich ein passendes Allel* (Variante eines Gens) in der Population aus und wird schließlich fixiert*, wenn dessen Träger in der neuen Umwelt konkurrenzfähiger ist als andere Individuen der betreffenden Art. Die unterschiedlichen Allele entstanden zuvor durch ungerichtete Mutationen (erbliche Änderungen von Genen), darunter z. B. Punktmutationen (Austausche einzelner Bausteine) oder Duplikationen (Verdopplungen und damit Zuwachs von Genen). Für eine Reihe von Biologen erklärt dieses Wechselspiel von ungerichteter Mutation und Selektion der „Fittesten“ jedoch nicht die Entstehung von Neuheiten. Für sie ist nach wie vor ungeklärt, wie evolutionär Neues entsteht. Die Mitte des letzten Jahrhunderts entwickelte Synthetische Evolutionstheorie („modern synthesis“, oft auch als Neodarwinismus bezeichnet) bedürfe einer erneuten Modernisierung. Nachdem die Synthetische Evolutionstheorie Befunde aus Genetik, Populationsgenetik, Ökologie und anderen Disziplinen berücksichtigt hat, machen nun beispielsweise die Ergebnisse der Genomforschung, der Erforschung epigenetischer Zusammenhänge und der Symbiogenese-Forschung z. T. drastische Umbauten oder Ergänzungen im Theoriegebäude der Evolutionsmechanismen erforderlich. So wird postuliert, dass bereits vorhandene Gene in neuen Zusammenhängen Verwendung finden können (Kooption*) und das sogar vielfach in verschiedensten ontogenetischen Entwicklungswegen. Dadurch soll Evolution *nicht* in erster Linie durch einen *Zuwachs von Genen* erfolgen, sondern durch eine *Zunahme der Verwendung derselben Gene (Mehrfachverwendung in jeweils verschiedenen Kontexten)*.*

Oder es wird mit umfangreichem horizontalem Gentransfer gerechnet (Genübertragung von einer Art zu einer anderen außerhalb der sexuellen Fortpflanzung), durch den evolutionäre Neuheiten entstehen sollen.

Vielen neu vorgeschlagenen Mechanismen gemeinsam ist die Folgerung, dass die Bedeutung der Selektion für die Entstehung evolutionärer Neuheiten herabgestuft wird. So schreibt MÜLLER (2003, 51): „Obwohl sie [die neodarwinistische Theorie] sich auf phänotypischer Ebene mit der Veränderung existierender Teile befasst, zielt die Theorie weder auf die Erklärung des Ursprungs der Teile, noch auf die Erklärung ihrer morphologischen Organisation noch der Innovation ab. In der Welt des Neodarwinismus war der motivierende Faktor für morphologische Veränderung natürliche Selektion, die für die *Modifikation* und den *Verlust* von Teilen verantwortlich gemacht werden kann. Selektion besitzt aber *keine innovative Fähigkeit*: sie eliminiert oder erhält, was existiert. Die generativen und Ordnungsaspekte der morphologischen Evolution fehlen daher der Evolutionstheorie“ (Hervorhebungen nicht im Original). Darwin'sche Selektion wird somit zwar nicht bedeutungslos, doch können mit ihr nur Feinabstimmungen und Verluste erklärt werden – so einige Kritiker.

* Die Mechanismen einer Kooption (Wiederverwendung von Genen in neuem Zusammenhang) sind weitgehend hypothetisch, insbesondere wenn dadurch nennenswerte Änderungen erfolgen sollen bis hin zur Entstehung neuer Bauplanelemente. Dass es solche evolutionäre Mechanismen geben soll, wird indirekt durch Vergleiche verschiedener Arten erschlossen, jedoch fehlen experimentelle Belege weitgehend (allgemeine Diskussion bei JUNKER 2009a, spezielles Beispiel bei JUNKER 2011).

schen der Reizaufnahme und der Ausprägung des Phänotyps können *Dutzende von Schritten* liegen, die durch *Hunderte von Genen* und zahllose Umweltfaktoren und physiologische Faktoren beeinflusst werden“ (Hervorhebung nicht im Original). SCHLICHTING & SMITH (2002, 192) schreiben dazu: „Die Anzahl der Gene, deren Expression als Antwort auf einfache Umweltsignale hoch-

oder herunterreguliert wird, ist bemerkenswert groß. Beispielsweise beeinflussen definierte Lichtsignale, die durch einzelne Photorezeptoren wirken, die Expression von *bis zu einem Drittel aller Gene* in *Arabidopsis* (...). Abwehrreaktionen, die unter definierten Bedingungen untersucht wurden, zeigten Änderungen in der Expression von *über 2000 Genen* (...), während Trockenheit und Kältestress nachweislich die Expression von *mindestens 1300 Genen* beeinflusst“ (Hervorhebungen nicht im Original).³⁶

Angesichts solcher Zahlen verwundert es nicht, dass Details über die Grundlagen plastischer Reaktionen noch kaum bekannt sind: „At present, the precise developmental pathways underlying patterns of phenotypic plasticity are known in only a few cases“ (SULTAN & STEARNS 2005, 309).³⁷ „A complete understanding of adaptive developmental plasticity will require knowing the different sensory and regulatory mechanisms, but also how these, in turn, affect development to produce changes in phenotype that result in differences in individual fitness in natural populations. In nature, the integration of all levels of information is complicated by the fact that the developmental environment is more complex than single changing cue, the phenotype is more than one particular trait, and the selective environment presents more than one ecological challenge“ (BELDADE et al. 2011, 1357).³⁸

Plastizität und Evolution

Die Plastizität der Lebewesen wird in mehrerer Hinsicht im Zusammenhang mit Evolution diskutiert, insbesondere in Bezug auf schnelle Anpassung und Fixierung von Änderungen sowie als Variationsreservoir und mögliche Quelle für evolutionäre Neuheiten*. Evolutionstheoretisch wird spekuliert, dass plastische Unterschiede Ausgangspunkte für evolutionäre Veränderungen sein könnten. Eine Idee besagt, dass in Extremumwelten (bei Umweltstress) Extremvarianten ausgeprägt werden könnten, die durch nachfolgende genetische Fixierung infolge von Änderungen im Erbgut beibehalten werden könnten. Außerdem – so wird argumentiert – könnten sich gleichsam „im Schatten“ der Plastizität genetische Varianten ansammeln, die bei Umweltstress phänotypisch (im Erscheinungsbild) ausgeprägt werden könnten (SCHLICHTING & SMITH 2002, 203). Nicht-erbliche, plastische Modifikationen werden von einigen Forschern daher als wichtiger Schlüssel zum Verständnis von Makroevolution betrachtet. Im Folgenden wird die mögliche Rolle von Plastizität für Evolution diskutiert.

Schnelle Fixierung von Änderungen?

Nach der Synthetischen Evolutionstheorie dauert es viele Generationen, bis eine Mutation sich in einer Population vollständig ausgebreitet hat und damit fixiert ist. Falls eine Mutation stark selektionspositiv ist, geht die Fixierung relativ schnell, aber auch neutrale Mutationen können im Laufe der Zeit fixiert werden.

Plastische Änderungen, die durch einen Umweltreiz ausgelöst werden, betreffen dagegen in einer bestimmten Umwelt sofort die ganze Population und müssen sich nicht erst über viele Generationen hinweg durchsetzen.³⁹ Darauf weisen viele Autoren hin: „Im Gegensatz zur schnellen Antwort aufgrund von Plastizität kann die Wartezeit auf neue Mutationen, die für einen neuerdings begünstigten Phänotyp benötigt werden, unerschwinglich lang und die Wahrscheinlichkeit eines nachfolgenden Verlusts durch Gendrift groß sein“ (PFENNIG et al. 2010, 459f.).⁴⁰

Aus diesem Grund wird die Einbeziehung von Plastizität von manchen Forschern als Ergänzung zur mutationsgetriebenen Evolution betrachtet, und ein umfassenderes Evolutionsmodell im Vergleich zur Synthetischen Evolutionstheorie für notwendig erachtet. Denn:

- Plastizität ermöglicht mehr phänotypische Variation als Mutationen;
- Plastizität ermöglicht viel mehr *vorteilhafte* Veränderungen als Mutationen und dazu fast nur vorteilhafte Änderungen; Mutationen sind dagegen meist schädlich oder neutral und stehen anders als plastische Änderungen nicht im Zusammenhang mit der spezifischen Umwelt, in der das Lebewesen gerade lebt.⁴¹

Unter Berücksichtigung der phänotypischen Plastizität spielt die Umwelt eine doppelte Rolle: als Auslöser für die Ausprägung phänotypischer Variation und im Darwin'schen Sinne als Selektionsfaktor.⁴²

Dennoch ist der evolutionäre Nutzen diesbezüglich fraglich. Denn plastische Änderungen werden *nicht stabil* in Populationen übernommen; sie sind nicht dauerhaft. Sie können durch eine weitere Umweltänderung früher oder später wieder rückgängig gemacht werden. Eine Fixierung wäre nur möglich, wenn eine plastische Änderung im weiteren Verlauf durch Mutationen festgehalten wird, so dass die Änderungen auch dann beibehalten werden, wenn der auslösende Umweltreiz entfällt. Solche Fixierungs-Mutationen müssten sich aber genauso in der Population durchsetzen wie alle anderen und bräuchten genauso viel Zeit. Für Evolution bringt Plastizität in dieser Hinsicht nicht mehr als allenfalls eine Art vorübergehenden Startvorteil.

Plastizität als Kondensator für Variabilität und Quelle für Neues?

Die Fähigkeit der Lebewesen, Störungen verschiedener Art und aktuell nachteilige genetische Varianten durch eine plastische Reaktion abpuffern zu können (und damit in ihrer Wirkung auszuschalten oder zu mildern), hat zur Folge, dass genetische Vielfalt latent erhalten bleiben kann. Denn genetische Varianten, die aufgrund einer plastischen Reaktion phänotypisch nicht ausprägt werden, können auch nicht selektiv ausgemerzt werden (da Selektion am Phänotyp angreift). Sie sind damit vor Selektion geschützt, können erhalten bleiben und sich sogar ansammeln (aber auch durch Gendrift verloren gehen).⁴³ Die ontogenetische Entwicklung kann somit trotz Störungen normal verlaufen.

Die versteckte genetische Vielfalt könnte nun ein mögliches *Rohmaterial für evolutionäre Innovationen** (Makroevolution) bilden. Denn unter anderen Umweltbedingungen könnte das normalerweise verborgene (weil durch Plastizität in seiner Wirkung abgepufferte) Rohmaterial sich plötzlich als vorteilhaft und innovativ erweisen, wenn es in der veränderten Umwelt zur Ausprägung gelangt *und sich zugleich als vorteilhaft erweist*.⁴⁴ „Plastizität könnte genetische Variabilität vor Selektion schützen und für zukünftige Freisetzung zur Verfügung stehen“ (SCHLICHTING & SMITH 2002, 203).⁴⁵

In diesem Sinne wird argumentiert, Plastizität könne als Speicher für genetische Variabilität wirken, der irgendwann unter veränderten Umweltbedingungen das Überleben ermöglichen könnte (MOCZEK 2007; 2008, WHITMAN & AGRAWAL 2009, 27⁴⁶). Zwar sind und bleiben Mutationen letztlich die Quelle für genetische Variation, doch anders als in der traditionellen Vorstellung über Evolution können Mutationen zunächst über Jahrmillionen verborgen bleiben (weil ihre Auswirkungen durch eine plastische Reaktion verhindert wird) und somit – falls sie schädlich sind – nicht durch Selektion entfernt werden.⁴⁷

Das hypothetische Szenario kann in anderen Worten so beschrieben werden: Solange diese Puffersysteme genetische Änderungen abschirmen, können solche Änderungen sich im Erbgut ansammeln. Dadurch kann neue *kryptische (verborgene) Variation* hinzukommen. Wenn nun aber bestimmte Schwellen der verkräftbaren Umweltstörungen überschritten werden, also die Fehlerbelastung zu hoch wird, kann die kryptische Variation phänotypisch „durchbrechen“ und in Erscheinung treten, womit sie auch der Selektion ausgesetzt wird. Sollte der nunmehr „offengelegte“ Phänotyp adaptiv sein, wird er selektiv gefördert, und es kann schließlich zu

Unabhängigkeit von der Umweltänderung kommen (*genetische Assimilation*; s. u.).

Dieses hypothetische Evolutions-Szenario beschreibt MASEL (2005, 1359) wie folgt: „Diese Mechanismen haben das Potential, Evolvierbarkeit zu fördern, in dem Sinne, dass potenziell adaptive phänotypische Variation enthüllt wird zu einer Zeit, in der sie am meisten gebraucht wird. Sie agieren als ‚Kondensatoren‘. Folgen wir dieser Analogie, dann wird Variation, die allmählich durch Mutation erzeugt wird, in versteckter Form durch den Kondensator gesammelt. Wenn sie benötigt wird, kann diese Variation freigegeben werden, und die gelegentliche Freigabe verborgener Variation könnte zu evolutionären Innovationen führen.“⁴⁸

Kritik. Das beschriebene Szenario erscheint allerdings sehr unplausibel. So stellt sein Befürworter MOCZEK (2007, 301) selbst fest, dass so wie die Mehrheit der Mutationen neutral oder schädlich ist auch die große Mehrzahl der stressinduzierten neuen Phänotypen vermutlich nicht-adaptiv ist. Das ist noch freundlich formuliert, denn es ist doch sehr fraglich, dass bei der *Ansammlung* kryptischer Variation (die selektionsneutral ist, solange sie durch plastische Pufferung verborgen bleibt) Innovationen entstehen sollten. Denn aktuell sind die betreffenden Mutationen schädlich (weshalb sie abgepuffert werden und verborgen bleiben); die Annahme, dass solche Änderungen in anderen Umwelten vorteilhaft sein könnten, erscheint sehr gewagt, erst recht, dass sie sogar innovativ sein könnten.

Dazu kommt ein weiteres Problem: Ohne Selektion können eventuell passende Mutationen nicht akkumuliert werden, denn viel wahrscheinlicher ist es, dass einer potentiell nützlichen Mutation eine schädliche folgt, die – solange keine Selektion ansetzen kann – nicht ausgemerzt werden kann. Es gibt keinen empirischen Grund zur Annahme, dass die angesammelte Variation dann plötzlich insgesamt konstruktiv sein sollte, wenn sie durch einen Auslöser infolge von Umweltstress freigesetzt wird (vgl. JUNKER 2009b).

Außerdem ist die kryptische Variation, die durch Puffersysteme vor der Selektion geschützt ist, nur solange neutral, wie sie verborgen ist; sonst wäre sie ja höchstwahrscheinlich schädlich.⁴⁹ Wie sollen also durch mehrheitlich schädliche oder bestenfalls neutrale Änderungen Umprogrammierungen der Entwicklungswege in einer Weise erfolgen, dass sogar evolutionäre Innovationen auftreten, wie MASEL (2005) mutmaßt (s. o.)?⁵⁰

Es kommt noch ein drittes Problem hinzu: Die genetische Fixierung passender genetischer Akkommodationen* erfordert entsprechende Mutationen und diese müssen sich in der Population durchsetzen. Der mögliche Geschwindig-

keitsvorteil einer anfänglich schnellen plastischen Anpassung ist damit auf längere Sicht fraglich (s. o.).

Entsprechend ernüchternd fallen einige Urteile aus: MOCZEK et al. (2011) stellen fest, dass unklar sei, ob und wie Entwicklungsflexibilität (also Plastizität) evolutionäre Innovationen fördert.⁵¹ DEJONG (2005, 101) meint, dass phänotypische Plastizität als bedeutender Evolutionsmechanismus, etwa in Bezug auf Eroberung neuer Nischen, Artbildung oder Makroevolution, derzeit weder empirische noch theoretische (modellmäßige) Stützen habe.⁵²

Im 9. Kapitel seines Buches widmet sich PIGLIUCCI (2001, 197) dem Zusammenhang von Plastizität und Makroevolution und vertritt die Auffassung, dass das Konzept der phänotypischen Plastizität ein Hauptakteur bei Makroevolutionsstudien sein sollte.⁵³ Die von ihm vorgestellten Beispiele haben aber nichts mit Innovation und folglich nichts mit Makroevolution zu tun. Als „eines der verblüffendsten Beispiele mit Relevanz der phänotypischen Plastizität für Makroevolution“ erwähnt PIGLIUCCI (2001, 209f.) die temperaturabhängige Bestimmung des Geschlechts bei Reptilien und anderen Wirbeltieren und deren Zusammenhang mit der häufigeren genotypischen Geschlechtsbestimmung. Er weist darauf hin, dass die vorliegenden Befunde darauf hindeuten, dass die plastische Situation der temperaturabhängigen Bestimmung ursprünglich und genotypische Bestimmung sekundär sei.⁵⁴ Hier von Makroevolution zu sprechen ist nicht gerechtfertigt.⁵⁵

Plastizität als Konkurrent von Evolution?

In gewisser Weise bremst Plastizität mögliche evolutionäre Änderungen dadurch, dass Mutationen aufgrund der Pufferung durch eine plastische Änderung nicht der Selektion ausgesetzt werden und somit auch nicht fixiert werden können (außer sehr langwierig durch neutrale Evolution). Genetische Variation wird also durch plastische Reaktionen vor Selektion geschützt. Selektion kann nicht greifen, wenn es plastische Ausweichmöglichkeiten beim Auftreten von Mutationen oder bei Umweltstörungen gibt. So gesehen ist Plastizität ein Konkurrent von Evolution, da selektionsgetriebene Evolution ausgebremst wird (vgl. auch PRICE 2003, 1433).⁵⁶

Daraus ergibt sich eine Art Zwickmühle: Plastizität schützt einerseits vor Selektion, soll aber andererseits durch Ansammlung kryptischer Variation (s. o.) Neues ermöglichen, das irgendwann unter geeigneten Umständen selektiv vorteilhaft ist. Ob Plastizität somit eher eine

(vorübergehende, s. o.) Beschleunigung oder eine Abbremsung von Evolution bewirkt, gilt als nicht entschieden (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 36; GHALAMBOR et al. 2007, 394⁵⁷).

Plastizität und Artbildung

Polyphänismen, also die Ausbildung diskreter Morphen* in Abhängigkeit von Umweltbedingungen, könnten geeignete Ausgangssituationen für Artbildung sein und Artaufspaltungen erleichtern. Nicht umsonst wurden manche polyphene Arten zunächst fälschlicherweise als verschiedene Arten angesehen. Wenn alternative Phänotypen über viele Generationen verschiedenen Umwelten ausgesetzt sind oder verschiedene Ressourcen nutzen und sich in ihren Umweltansprüchen unterscheiden, könnten die unterschiedlichen Morphen im Laufe der Zeit genetisch fixiert werden, was schließlich auch mit genetischer Isolation und Arttrennung einhergehen könnte⁵⁸ (vgl. PFENNIG & MCGHEE 2010, 577⁵⁹; PFENNIG et al. 2010; PIGLIUCCI 2001, 211; WEST-EBERHARD 1989, 260).

Allgemeine Beurteilungen zu Plastizität und Evolution

Das evolutionäre Potential der Plastizität von Organismen scheint insgesamt gering zu sein. Experimentell belegte Hinweise darauf, dass die plastischen Reaktionsmöglichkeiten auch das Potential für Innovationen besitzen, liegen nicht vor. Das ist auch theoretisch verständlich: Die kryptischen Varianten, die gleichsam ein Nebeneffekt von Plastizität sind, können nicht ausgelesen werden, da sie ja phänotypisch gerade nicht ausgeprägt werden, so dass nur die Möglichkeit einer Fixierung durch neutrale Evolution bleibt. Dabei ist aber nicht zu erwarten, dass aufeinanderfolgende fixierte Varianten zueinander passen. Die schnelle Anpassungsfähigkeit und die schnelle Ausbreitung auf die gesamte Population durch plastische Reaktionen ist evolutionär gesehen nur ein Strohhalm, da ohne nachfolgende genetische Fixierung der plastischen Reaktion die plastische Änderung jederzeit wieder rückgängig gemacht werden kann. Und schließlich kann Plastizität mögliche evolutionäre Änderungen auch bremsen, weil viele Varianten aufgrund kompensierender plastischer Reaktionen nicht der Selektion ausgesetzt werden.

Eine ähnliche Idee eines indirekten Erwerbs ist das Konzept der Kooption oder Rekrutierung, das im Rahmen des Evo-Devo*-Ansatzes (Einführung und weiterführende Literatur bei JUNKER 2008; 2009a; b) eine wichtige Rolle spielt.

Demnach sollen solche Elemente, die heute bei einer plastischen Reaktion im Einsatz sind (wie zum Beispiel Chemosensoren für Anwesenheit von Räufern oder die Anwesenheit von sekundären Pflanzenstoffen), ursprünglich eine andere Funktion ausgeübt haben. Später hätten sie aber durch glückliche Umstände für einen Teil der plastischen Reaktion neu bzw. zusätzlich verwendet werden können (PIGLIUCCI 2001, 149).⁶⁰

Drei Stellungnahmen seien hier noch angeführt, die zum Ausdruck bringen, dass die evolutionäre Bedeutung von Plastizität unklar ist: „Obwohl allgemein anerkannt ist, dass phänotypische Plastizität eine wichtige Eigenschaft in Entwicklungssystemen ist, die dem Organismus ermöglicht, Unwägbarkeiten und Unterschiede der Umwelt zu meistern, bleibt ihre Rolle bei der adaptiven Evolution umstritten“ (FUSCO & MINELLI 2010, 548).⁶¹ „Die potentielle makroevolutionäre Rolle der Plastizität als Startpunkt für adaptive Divergenz bleibt kontrovers“ (SULTAN & STEARNS 2005, 326).⁶² „Ist Plastizität nur bei Feinabstimmungen des Phänotyps beteiligt oder ist sie ein zentraler und unersetzlicher Teil lokaler Anpassungen?“ (SULTAN & STEARNS 2005, 327).⁶³

Plastizität und Selektion

Da Plastizität eine auf potentielle zukünftige Erfordernisse ausgerichtete Eigenschaft ist, kann sie selektiv nicht gleichermaßen bewertet werden wie ein „gewöhnliches“ Merkmal. Viele Individuen einer Art benötigen ihre plastischen Möglichkeiten gar nicht, weil sie nicht mit entsprechenden stressenden Bedingungen konfrontiert werden. Eine plastische Antwort kann in verschiedenen Jahren bei verschiedenen Umweltbedingungen zudem unterschiedlich vorteilhaft oder auch nachteilig sein (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 15).⁶⁴ Plastische Reaktionen sind Fähigkeiten, die bei Bedarf abgerufen werden können, also nur *potentiell* nützlich sind.

Dennoch gilt es als erwiesen, dass Plastizität durch Selektion verändert werden kann, z.B. durch Verschiebung von Schwellenwerten, Verringerung, Vergrößerung oder Verschiebung plastischer Reaktionsmöglichkeiten. Vergleiche nahe verwandter Arten zeigen, dass von Art und zu Art das Ausmaß der Plastizität sehr unterschiedlich sein kann, woraus geschlossen werden kann, dass hier schnelle Änderungen möglich sind (PIGLIUCCI 2001, 199).⁶⁵

Verschiedene Genotypen zeigen ein unterschiedliches Ausmaß an Plastizität, an dem Selektion prinzipiell angreifen kann (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 7⁶⁶; PIGLIUCCI 2001, 67; PIGLIUCCI 2005, 481; SCHEINER 1993, 47f.; PARSONS

& ROBINSON 2006). Umweltbedingungen können Plastizität fördern oder einschränken. Das Vorhalten plastischer Reaktionsmöglichkeiten beinhaltet Kosten, die in die selektive Bewertung von Plastizität einfließen. Diese Aspekte sollen im Folgenden erläutert und Studien zur Selektion auf Plastizität vorgestellt und diskutiert werden.

Studien zur Selektion plastischer Merkmale sind aufwändig und schwierig, weil ökologische Rahmenbedingungen kaum kontrolliert reproduzierbar sind (PIGLIUCCI 2005, 482⁶⁷).

Eine besondere Herausforderung für die Selektion soll an dieser Stelle hervorgehoben werden: die Kopplung von Reiz und (späterer) Reaktion. WHITMAN & AGRAWAL (2009, 12) beschreiben das Phänomen (verknüpft mit evolutionstheoretischer Interpretation): „Viele Insekten haben eine wohldefinierte kritische Zeitspanne in ihrer Entwicklung evolviert, in welcher das Individuum sensitiv für einen induzierenden Reiz ist, und *diese kritische Zeitspanne ist lange bevor der alternative Phänotyp tatsächlich ausgebildet wird*. Die Evolution der Nutzung eines zeichenhaften Reizes erfordert eine Korrelation zwischen diesem Zeichen und den späteren Selektionsbedingungen, und dass der Organismus irgendwie in der Lage ist, dieses Zeichen als sichere Vorhersage einer *zukünftigen* Umgebung zu interpretieren und den Phänotyp entsprechend auszugestalten“ (Hervorhebung nicht im Original).⁶⁸ Hier wird die Zukunftsorientierung plastischer Reaktionen, die es für blinde, natürliche Prozesse nicht geben kann, besonders deutlich.

Plastizität ist kein „normales“ Merkmal

Plastizität ist nicht einfach ein Merkmal oder Merkmalszustand wie z. B. Fellfärbung, Form eines Schnabels oder Länge der Beine, sondern die Fähigkeit, mehrere Merkmalsausprägungen ausbilden zu können, angepasst an wechselnde Umweltbedingungen und ausgelöst durch bestimmte Umweltreize.

Plastizität bedeutet, dass in jeder Generation gewöhnlich eine größere Vielfalt von Phänotypen vorkommt, die selektiv bewertet werden können, als von Genotypen (WEST-EBERHARD 1989, 252).⁶⁹ Selektion auf eine plastische Fähigkeit erfordert also weit mehr als die Bewertung einer fixen Merkmalsausprägung, es muss Anpassungsfähigkeit in der Merkmalsausprägung über einen gewissen Zeitraum und in verschiedenen Umwelten bzw. als Reaktion auf verschiedene Reize sozusagen „in Rechnung gestellt“ werden. „In der Natur, wo Umweltbedingungen sich ständig ändern, sind Organismen herausgefordert, ihre Fitness unter uneinheitlichen Bedingungen zu maximieren“ (AULD et al. 2010, 503).⁷⁰ „Pla-

stizität als Merkmal hat besondere Eigenschaften, die die meisten anderen Merkmale nicht teilen. Die wichtigste Eigenschaft ist, dass Plastizität in einzelnen Individuen oft nicht ausgeprägt ist und bei einem einzelnen Individuum oft nicht gemessen werden kann“ (SCHEINER 2002, 890).⁷¹

Die Problematik der selektiven Bewertung von Plastizität stellt sich umso schärfer, je seltener eine plastische Fähigkeit benötigt wird. Denn Selektion kann Eventualitäten nicht „berücksichtigen“. Die Probleme für die Selektion können wie folgt zusammengefasst werden:

– Wie soll selektiv bewertet werden, dass es gut *wäre*, zwei oder mehrere Morphen (bzw. eine Spanne verschiedener Morphen) für unterschiedliche Umwelten parat zu haben, *falls* sich diese im individuellen Leben verändern?

– Selektion kann sich nicht an verschiedene Umwelten „erinnern“, in denen ein Organismus in einer bestimmten Zeitspanne gelebt hat, um die passende Modifikationsspanne zu selektieren (stabile Umwelt: kleine Spanne, labile Umwelt: große Spanne; s. u.).

– Da Plastizität eine auf *potentielle* zukünftige Erfordernisse ausgerichtete Eigenschaft ist, kann sie selektiv nicht gleichermaßen bewertet werden wie ein „gewöhnliches“ Merkmal. Denn plastische Fähigkeiten werden meistens gar nicht ausgebildet und sind dann selektiv nicht bewertbar.

Wann ist große Plastizität zu erwarten?

Es ist leicht nachvollziehbar, bei welchen Umweltbedingungen eine große Plastizitätsspanne nützlich ist und wann eine engere Spanne ausreicht und sinnvoll ist. Da Plastizität nicht „kostenlos“ ist, sondern einen erheblichen Aufwand erfordert (s. Abschnitt „Erfordernisse für Plastizität“), kann die Ideallösung nicht einfach lauten, dass viel Plastizität nicht schaden kann, jedenfalls nicht in einem Umfeld von Konkurrenz um Ressourcen. Zudem kann dauerhaft nicht genutztes genetisches Potential erfahrungsgemäß durch Verlustmutationen verloren gehen, weil sich in diesem Fall die Verluste phänotypisch nicht auswirken und dann keine stabilisierende Selektion wirken kann. Im Falle von Plastizität ist zu erwarten, dass über viele Generationen nicht genutzte plastische Möglichkeiten verloren gehen und die plastischen Reaktionsspannen dadurch verringert werden.

Aus diesen Überlegungen folgt: Wenn sich die Umweltbedingungen nicht ändern, sind fixe Phänotypen vorteilhaft; je stärker sie jedoch schwanken, desto mehr sollte Plastizität evolutionär begünstigt sein (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 32⁷²).

Selektion gegen Plastizität ist nach SCHLICHTING & SMITH (2002) zu erwarten,

- wenn Umweltänderungen selten sind,
- wenn regelmäßig vorkommende Schlüsselreize in der Umwelt fehlen,
- wenn die Umwelt sich schneller als die Reaktionszeit ändert,
- wenn ein bestimmter Phänotyp in verschiedenen Umwelten optimal ist,
- wenn die Umwelt räumlich „grobkörnig“ ist und Organismen ihren Lebensraum wählen können.

Dagegen ist Selektion auf (erhöhte) Plastizität nach SCHLICHTING & SMITH (2002), GHALAMBOR et al. (2007, 396), ULLER (2008), WHITMAN & AGRAWAL (2009, 35⁷³) und SNELL-ROOD et al. (2010, 71⁷⁴), zu erwarten,

- wenn es häufige Umweltänderungen gibt,
- wenn Schlüsselreize in der Umwelt regelmäßig vorkommen,
- wenn Umweltvariation räumlich und zeitlich „feinkörnig“ ist,
- wenn Umweltvariation zeitlich zwar „grobkörnig“ ist, es aber vorhersehbare Schlüsselreize gibt (Polyphänismus),
- wenn verschiedene Phänotypen in verschiedenen Umwelten selektiv begünstigt werden,
- wenn kein einzelner Phänotyp in allen Umwelten in seiner Fitness überlegen ist,
- wenn die Kosten für Plastizität gering sind (vgl. Abschnitt „Kosten der Plastizität“).⁷⁵

Generationsübergreifende Plastizität ist zu erwarten, wenn zeitliche und räumliche Umweltfluktuationen über mehrere Generationen hinweg erfolgen, wenn die Umweltbedingungen der nachfolgenden Generation aufgrund der Umwelt der Elterngeneration vorhersagbar sind und wenn die Kosten für das Gewinnen dieser Information – und für die passende Reaktion für Eltern- und Tochtergeneration – gering sind (ULLER 2008, 432⁷⁶).

Im Großen und Ganzen ist bezüglich Begünstigung oder Tendenz zur Einschränkung von Plastizität vieles noch nicht getestet worden, so WHITMAN & AGRAWAL (2009, 1) in ihrem Überblicksartikel.⁷⁷ Ob und wie Selektion direkt oder indirekt Plastizität fördert oder einschränkt, ist schwierig zu untersuchen und umstritten (CRISPO 2007, 2472⁷⁸; SCHEINER 2002, 891).

Studien zur Selektion von Plastizität

Dass Plastizität evolvieren kann, zeigt sich daran, dass Reaktionsnormen auf künstliche und natürliche Selektion reagieren (WHITMAN & AGRAWAL

2009, 33). „Sowohl theoretische als auch empirische Befunde, die während der letzten drei Dekaden gesammelt wurden, zeigten klar, dass Plastizität jeder Art von Merkmalen auf Selektion reagieren kann; es besteht nun keinerlei Zweifel, dass Plastizität evolvieren kann“⁷⁹ (WUND et al. 2008, 449; vgl. SCHEINER & LYMAN 1993, 41; CRISPO 2007, 2472⁸⁰).

Im Folgenden werden einzelne Studien zur Selektion von Plastizität vorgestellt.

Kaulquappen

In ihren Experimenten mit Kaulquappen (s. o.) haben LEDON-RETTIG et al. (2008) im Anschluss getestet, ob und wie Plastizität neu entstehen kann. In der Gattung *Spea* gibt es eine Art, *Spea bombifrons*, die einen ausgeprägten Polyphänismus zeigt: Stehen dieser Art Shrimps zur Ernährung zur Verfügung, bildet sie einen dickeren und verkürzten Darm aus, der Kopf ist größer und die Physiologie des Darms wird durch Erhöhung der Zellteilungsrate verändert (karnivore Form, Abb. 6, 19). Ernährt sich diese Art dagegen mit Detritus, ist der Darm lang und dünn, der Kopf kleiner und die Zellteilung im Darm wird nicht verstärkt (omnivore Form). Eine zweite Art, *Spea multiplicata*, kann sich zwar auch von Shrimps und von Detritus ernähren, ist aber nicht so plastisch wie *S. bombifrons*. Die Kaulquappen dieser Art verändern bei Ernährung durch Shrimps kaum ihre Darmform. Bei Konkurrenz der beiden Arten kann *S. bombifrons* bei entsprechendem Nahrungsangebot effektiv auf Shrimps ausweichen und der Konkurrenz entgehen – es handelt sich also eine Konkurrenzvermeidung durch Kontrastverstärkung.⁸¹ Die karnivore Form ist in kurzlebigen Wasserstellen begünstigt, da es dort viele Shrimps gibt und weil das schnelle Wachstum das Überleben ermöglicht. Omnivore Kaulquappen dagegen überleben besser in langlebigeren Wasserstellen, weil sie durch das langsamere Wachstum die Metamorphose in einer besseren Konstitution erreichen.⁸²

Der Unterschied zwischen den beiden Morphen ist im Wesentlichen zurückführbar auf eine Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachstums einiger weniger anatomischer Merkmale, die durch das Thyroidhormon vermittelt wird. Auch ohne äußere Auslöser kann eine Thyroidhormon-Gabe das Wachstum entsprechend beeinflussen; d. h. das Thyroidhormon spielt eine wesentliche Rolle, die Information von der äußeren Umwelt weiterzuleiten und eine angepasste Reaktion auszulösen (PIGLIUCCI 2001, 124f.).⁸³

LEDON-RETTIG führten Versuche aus, um herauszufinden, wie die Plastizität bei *Spea bom-*

Abb. 19 Vergleich des Baus von Kaulquappen der Gattung *Spea*, die Süßwassergarnelen (Shrimps) fressen (oben) und solchen, die sich als Allesfresser ernähren (unten). (Nach PFENNIG & MURPHY 2000)

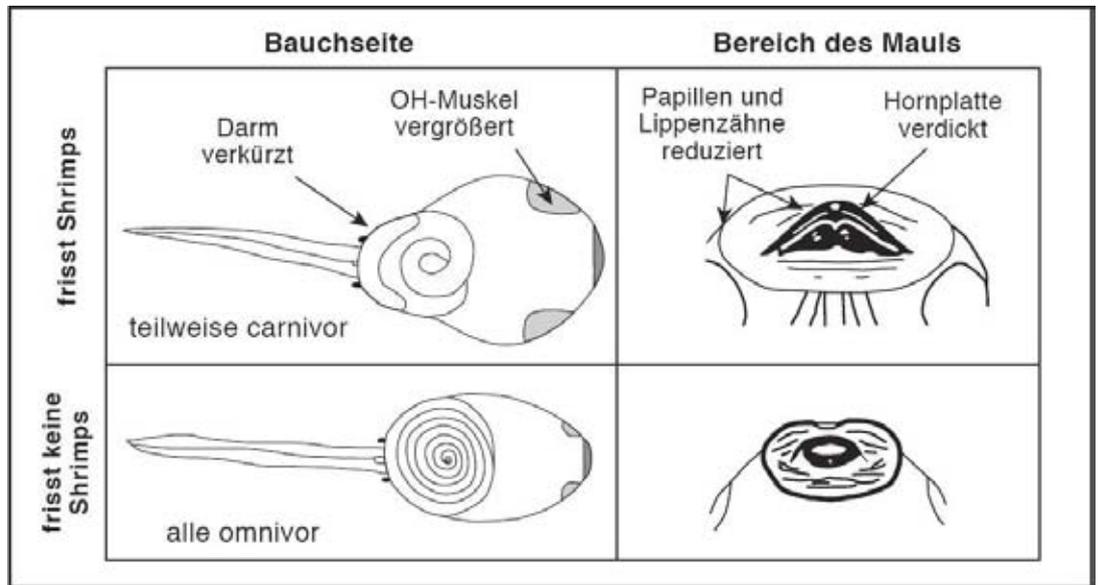
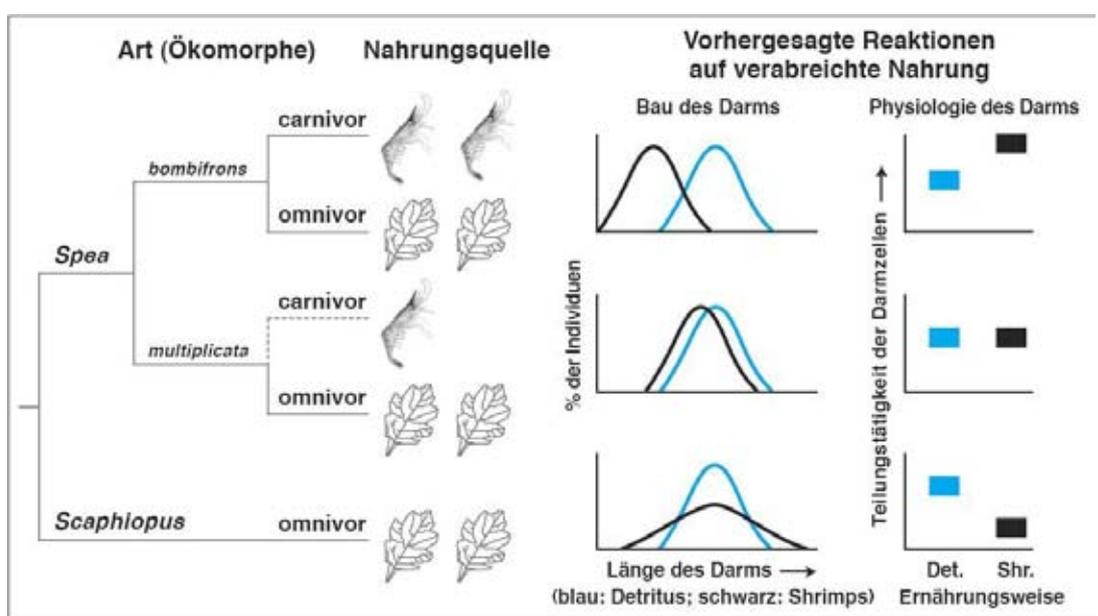


Abb. 20 Links: Cladogramm und Ernährungsweise der im Text beschriebenen Arten. Rechts: Reaktionen der Darmlänge und der Darmphysiologie bei unterschiedlicher Ernährung. Näheres im Text. (Nach LEDON-RETTIG et al. 2008)



bifrons entstanden sein könnte. Sie untersuchten die nahe verwandte Gattung *Scaphiopus*, die nach phylogenetischen Studien als Vorläufer von *Spea* angesehen wird. Diese Gattung ist omnivor, kann aber auch karnivor überleben, falls nur Shrimps als Nahrungsquelle zur Verfügung stehen. Die Forscher stellten fest, dass sich bei Anwesenheit von Shrimps die Variabilität der Ausgestaltung des Darms *in alle Richtungen* erhöht, also sowohl auf eine Weise, die zur karnivoren Morphe von *S. bombifrons* (kurzer, dicker Darm) als auch in die andere Richtung führt (Abb. 20). Der Darm zeigt also eine Plastizität, aber keinen ausgeprägten Polyphänismus wie bei *S. bombifrons*; die Plastizität ist latent bereits vorhanden und wird durch eine ungewohnte Umwelt (neues Nahrungsangebot) zur Ausprägung gebracht. Dagegen wird die Teilungstätigkeit der Darmzellen durch die Anwesenheit nicht verstärkt; dieses Merkmal ist bei *Scaphiopus* nicht plastisch.

LEDON-RETTIG interpretieren diesen Befund

so, dass der Polyphänismus bei *S. bombifrons* sich aus einer zunächst in verschiedene Richtungen sich ausprägenden Plastizität entwickelt haben dürfte. Ausgangspunkt ist also eine schon vorhandene, aber nicht angepasste Plastizität. Daraus könnte sich durch Fixierung bestimmter Ausprägungen innerhalb der Plastizitätsgrenzen der Polyphänismus von *S. bombifrons* entwickelt haben.

Auf der Basis der anfangs vorhandenen latenten Fähigkeit der Karnivorie (Plastizität) wurde demnach genetisch akkomodiert* (d. h. die Umweltsensitivität wurde verändert), um die Funktionalität zu verbessern (LEDON-RETTIG et al. 2008). Die Art *S. multiplicata*, deren Plastizität verringert ist, könnte daraus durch genetische Assimilation* entstanden sein, das heißt, eine bestimmte Ausprägung innerhalb der Plastizitätsspanne wurde (weitgehend) fixiert, wodurch die Plastizität (bzw. die Umweltsensitivität) verringert wurde (unspezifische Plastizität →

Polyphänismus → Assimilation der einen polyphenen Morphe).

Bewertung. LEDON-RETTIG et al. (2008, 317) stellen fest, dass kein bekannter Mechanismus neue Umwelten vorhersehen und entsprechende Anpassungen bereitstellen kann.⁸⁴ Dies wird in ihrem Experiment insofern bestätigt, als die plastische Veränderung des Darms von *Scaphiopus* keiner bestimmten Richtung folgt, als der neue Umweltreiz – das Angebot von Shrimps als Nahrungsquelle – auftrat. Die physiologischen Eigenschaften des Darms wurden zudem kaum verändert. In einem insgesamt engen Rahmen ist mit diesem Experiment die Entstehung eines Polyphänismus, ausgehend von einer unspezifischen Plastizität, indirekt wahrscheinlich gemacht. Die Änderung der Physiologie des Darms, nämlich die erhöhte Teilungstätigkeit der Darmzellen müsste somit nachfolgend optimiert worden sein. Woher die bei *Scaphiopus* vorhandene Plastizität des Darms kommt, wird mit diesem Experiment nicht geklärt. Diese ungerichtete Plastizität ist als Ausgangssituation vermutlich notwendig.

Die Schlussfolgerung der Autoren, dass ein Polyphänismus neu entstanden sei, steht und fällt mit der phylogenetischen Position von *Scaphiopus*, die als ursprünglich gegenüber der polyphänen Gattung *Spea* bestimmt wurde. Sollte sich durch weitere Befunde herausstellen, dass *Scaphiopus* von einer polyphänen Gattung abzuleiten ist, müsste die ungerichtete Plastizität bei *Scaphiopus* als Verlust eines Polyphänismus gewertet werden. Weitere Studien an verwandten Gattungen können die verschiedenen Deutungsmöglichkeiten stärken oder schwächen.

Tomatenschwärmer

SUZUKI & NIJHOUT (2006) berichten über die Entstehung eines Polyphänismus und damit verbunden eines Neuerwerbs von Umweltsensitivität unter Laborbedingungen beim Tabakschwärmer. Der verwandte Tomatenschwärmer (*Manduca quinquemaculata*) zeigt im Freiland einen Polyphänismus: Im kühleren Norden der USA sind die Raupen schwarz, was vorteilhaft für die Absorption von Sonnenlicht und damit Wärme ist. Im wärmeren Süden sind die Raupen dagegen grün und dadurch besser getarnt.

Die Autoren untersuchten nun die Raupe des Tabakschwärmers (*Manduca sexta*), die normalerweise immer grün ist (Abb. 21). Es existieren aber Mutanten des Tabakschwärmers mit schwarz gefärbten Raupen. Es konnte gezeigt werden, dass die Mutation zu einer Verringerung des Juvenilhormons führt, durch welches die Färbung der Haut reguliert wird. Im mutierten



Stamm kamen jedoch Raupen vor, die nach einer Hitzeshockbehandlung in einem frühen Entwicklungsstadium unterschiedliche Grünfärbungen aufwiesen. Durch weitere Züchtung mit dieser besonderen Mutante mit sonst schwarzen Raupen erzielten die Wissenschaftler nach nur 13 Generationen einen Stamm, dessen Raupen ab einer bestimmten Temperaturschwelle von 28,5 °C immer grün statt schwarz gefärbt waren. Die höhere Temperatur führte zur Produktion von mehr Juvenilhormon, in dessen Folge wieder die grüne Färbung auftritt, wie sie bei nicht-mutierten Formen auftritt. Damit war eine Entstehung einer Umweltsensitivität (hier Sensitivität auf unterschiedliche Temperatur) und folglich die Entstehung eines Polyphänismus experimentell demonstriert, ein Vorgang der auch als genetische Akkommodation* bezeichnet wird.

Die Experimente zeigen, dass es – als Vorstufe zur sichtbaren Variation der Färbung – eine unsichtbare Variation gibt, in unserem Fall die Konzentration des Juvenilhormons. Ist diese niedrig, sind die Raupen schwarz gefärbt, ist sie hoch, dann sind sie grün – erst einmal unabhängig von der Temperatur. Die Variation (viel oder wenig Juvenilhormon) kann nun beim gezüchteten (mutierten) Tabakschwärmerstamm bzw.

Abb. 21 Der Tabakschwärmer (*Manduca sexta*) besitzt das plastische Potential für unterschiedliche Färbungen (grün / schwarz) in Abhängigkeit von Entwicklungsbedingungen. (Foto: Yuichiro SUZUKI, Abdruck mit freundlicher Genehmigung)

natürlicherweise beim Tomatenschwärmer durch die Temperatur festgelegt und fixiert werden. Es zeigte sich, dass der gezüchtete polyphene Stamm des Tabakschwärmers eine mittlere Konzentration an Juvenilhormon aufweist, die nahe beim Schwellenwert für das Umschalten von „schwarz“ auf „grün“ liegt. Durch die Temperaturerhöhung kann – wie genau ist ungeklärt – die Hormonmenge über den Schwellenwert gehoben werden, mit dem Erfolg, dass die Raupen grün statt schwarz sind (PENNISI 2006). Woher allerdings das ganze System kommt, das die Temperatursensitivität ermöglicht, ist durch diese Versuche nicht gezeigt. Offenbar wurde nur die Regulation des (an sich unsichtbaren) Hormontiters verändert (SUZUKI & NIJHOUT 2006, 652).

Die Tatsache, dass der Tomatenschwärmer natürlicherweise polyphen ist, kann als Hinweis darauf gewertet werden, dass das Potential zur Umweltsensitivität ursprünglich in der Gattung *Manduca* vorhanden ist und beim Tabakschwärmer teilweise verlorengegangen war, jedoch unter Laborbedingungen wieder reaktiviert werden konnte. Damit wäre auch diese Umweltsensitivität nur ein Ausdruck der Polyvalenz der Stammform.

Kohlmeisen

NUSSEY et al. (2005) untersuchten eine niederländische Population der Kohlmeise (*Parus major*) in Bezug auf Variation in der Plastizität der Fortpflanzungszeit und konnten zeigen, dass diese Variation vererbbar ist. Über einen Zeitraum von 32 Jahren waren stark plastische Individuen aufgrund klimatischer Änderungen selektiv im Vorteil. Ein milder werdendes Frühjahr führte dazu, dass Raupen, die Beute der Kohlmeisen, früher schlüpfen, so dass es zu einem zeitlichen Versatz zwischen Brutzeit und optimalem Nahrungsangebot kam. Selektion auf erhöhte Plastizität der Brutzeit führte zu einer Verringerung dieser Diskrepanz.⁸⁵ Die Autoren kommentieren ihre Ergebnisse wie folgt: „We have shown that selection affects life history plasticity and that it can change with prevailing ecological conditions to potentially alter reaction norms in a wild population. ... However, it remains to be seen whether microevolutionary change in reaction norm shape can occur fast enough to keep up with the rapid rate of change in ecological conditions“ (NUSSEY et al. 2005, 306; vgl. BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006).⁸⁶

Weitere Beispiele von Änderungen im Timing

Verschiedene weitere Beispiele zeigen, dass rasche Klimaerwärmung sich bis in die Ebene des Erbguts niedergeschlagen hat. Diese genetischen Änderungen in den Populationen beeinflussen die Zeitpunkte wichtiger Stationen des Lebenszyklus: Start der Entwicklung, Zeitpunkt der Fortpflanzung, Zeitpunkt des Eintritts in eine Ruhephase oder Zeitpunkt einer Wanderung (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006, 1478⁸⁷). So nutzen z. B. bei Insekten nördliche Populationen längere Tageslängen als Einsatzzeichen für die Winterruhe früh im Herbst im Vergleich zu südlicheren Populationen, und jüngere Klimaerwärmungen haben zu einer genetischen Änderung in Richtung der Nutzung kürzerer Tageslängen geführt (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006, 1477⁸⁸). Beispielsweise pflanzen sich manche Rothörnchen (*Tamiasciurus hudsonicus*) in Kanada früher im Frühjahr fort als andere Artgenossen und machen sich dadurch eine frühere Produktion von Kiefernzapfen zunutze (RÉALE et al. 2003). Mitteleuropäische Mönchsgrasmücken überwintern zunehmend in Großbritannien statt in Spanien; die genetisch verschiedene britische Teilpopulation erreicht ihre Nistplätze früher und erlangt bessere Reviere und Geschlechtspartner (BEARHOP et al. 2005).⁸⁹ Auch Insekten passen sich genetisch an veränderte Zeitspannen der Jahreszeiten an (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006, 1477).⁹⁰

Bewertung der Studien in Bezug auf die Entstehung von evolutionären Innovationen

Die Experimente zur Veränderung von Plastizität zeigen, dass die beobachteten Veränderungen mikroevolutiver Natur sind und keine Schlussfolgerungen erlauben, wie evolutionäre Neuheiten entstehen. So ist die Idee, dass versteckte Plastizitätsspannen Potential für evolutionäre Neuheiten bereithalten können, durch die Änderungen in der mutmaßlichen Mikroevolution von *Scaphiopus* zu *Spea* nicht gedeckt. Das gilt auch für die Veränderungen beim Tomatenschwärmer⁹¹ und bei den anderen erwähnten Organismen. LEDON-RETTIG et al. (2008) beginnen ihren Artikel über die Kaulquappen mit dem Satz: „Eines der bedeutendsten ungelösten Probleme der Biologie ist das Verständnis, wie neue, komplexe Phänotypen entstehen, sowohl in der individuellen Entwicklung als auch in der Stammesgeschichte.“ Dieser Satz behält auch mit ihren interessanten Experimenten seine Gültigkeit.

Beobachtung	vermutete ursprüngliche Situation	Quelle
Verschiebung eines Schwellenwertes bei Körperfarbe von Raupen	mittlerer Schwellenwert	SUZUKI & NIJHOUT (2008)
Größe der Hörner bei Käfern in Abhängigkeit von der Ernährung	Hörner als plastisches Merkmal	EMLÉN et al. (2007)
Direkte oder indirekte Selektion auf Plastizität		SCHEINER (2002)
Adaptiver Polyphenismus bei Kaulquappen	unspezifische Plastizität	LEDON-RETTIG et al. (2008) PFENNIG & MURPHY (2000)
<i>Parus major</i> , Zeitpunkt der Fortpflanzung infolge Klimawandels verschoben	Selektion auf Maximierung der Plastizität	NUSSEY et al. (2005)
Änderung von Reaktionsnormen in der Larvalzeit; „diverging from ancestral plasticity through genetic accommodation“	Reaktionsnorm, Plastizität. „In conclusion, plasticity for the larval period is ancestral in this system and probably in most anurans.“	GÓMEZ-MESTRE & BUCHHOLZ (2006)
<i>Anolis sagrei</i> , Hinterbeine verlängert		LOSOS et al. (2000)
<i>Daphnia</i> : Weniger Pigmentation, geringere Körpergröße, größere Fruchtbarkeit	Plastizität	LATTA et al. (2007)
Mäuse: Verschiebung der Plastizitätsspanne		GARLAND et al. (2009)
<i>Rana temporaria</i> : Variation der Plastizität	Plastizität	LIND & JOHANSSON (2007)

Kosten der Plastizität

Das Vorhalten plastischer Reaktionsmöglichkeiten beinhaltet Kosten, die in die selektive Bewertung von Plastizität einfließen. Wenn es keine Kosten und damit auch keine Grenzen für Plastizität gäbe, müsste man so genannte „Darwin'sche Monster“ erwarten, Organismen, die in der Lage sind, sich durch plastische Reaktionen an alle möglichen Umweltbedingungen anzupassen (PIGLIUCCI 2001, 174).⁹² Die Kosten fallen auch dann an, wenn die plastischen Möglichkeiten (in vielen Umwelten) gar nicht genutzt werden (SCHEINER 1993, 38). Im Abschnitt „Erfordernisse für Plastizität“ wurde bereits erwähnt, dass plastische Reaktionen einen erheblichen Aufwand erfordern: optionale Entwicklungsmöglichkeiten, Puffersysteme, System der Aufnahme und Bewertung von Sinnesreizen mit passenden Reaktionen darauf, Variationsmöglichkeiten der ontogenetischen Entwicklung und genetische Kosten⁹³ (DEWITT 1998, 466f.; DEWITT et al. 1998, 77⁹⁴). Daher ist es nicht überraschend, dass Plastizität trotz der vielen Vorteile nicht überall vorkommt und begrenzt ist (SNELL-ROOD et al. 2010, 71⁹⁵). Das Verständnis über das Verhältnis von Kosten und Nutzen plastischer Reaktionsfähigkeiten steckt jedoch noch in den Kinderschuhen und die damit verknüpften Fragen sind methodisch schwer zu behandeln (AULD et al. 2010, 503⁹⁶; DEWITT 1998, 465⁹⁷; DEWITT et al. 1998, 77; PIGLIUCCI 2005, 483). „Although the benefits of phenotypic plasticity are clear, the costs and limits that constrain its evolution are more obscure“ (DEWITT 1998, 466; vgl. DEWITT et al. 1998, 77⁹⁸; WHITMAN & AGRAWAL 2009, 15⁹⁹). Dazu kommt, dass Umweltreize, die

plastische Reaktionen auslösen, unzuverlässig sein können, was gleichsam zu Fehlalarm führen könnte (DEWITT et al. 1998, 77¹⁰⁰). DEWITT (1998, 466f.) diskutiert neun Ideen, inwiefern Plastizität kostspielig oder begrenzt sein könnte.¹⁰¹ CRISPO (2007, 2476) fasst die Kosten wie folgt zusammen: „Several costs to plasticity have been identified, including, but not limited to (1) energetic costs associated with the maintenance of sensory and regulatory mechanisms, (2) costs associated with the production of the phenotype, for example trade-offs, (3) developmental instability, and (4) genetic costs, for example linkage with disadvantageous genes, or disadvantageous pleiotropy or epistasis.“

Dass es eine Kostenseite bei der Plastizität der Lebewesen gibt, schließt ein, dass bei Nichtnutzung plastischer Möglichkeiten aufgrund des Wegfalls der Selektion auf Plastizität das Ausmaß plastischer Reaktionsmöglichkeiten verringert wird, zum Beispiel wenn ein neuer Lebensraum relativ stabil ist (PRICE et al. 2003, 1433¹⁰²). PRICE et al. (2003, 1438) argumentieren in einer Überblicksarbeit, dass ein moderates Ausmaß an Plastizität für Evolution in einer neuen Umgebung optimal ist.¹⁰³ In einer Meta-Analyse empirisch basierter Schätzungen von Kosten der Plastizität kommen VAN BUSKIRK & STEINER (2009) zum überraschenden Ergebnis, dass Fitnesskosten sowohl zugunsten als auch gegen Plastizität relativ gering seien.¹⁰⁴

Tab. 2 Beispiele experimentell nachgewiesener oder theoretisch plausibler Änderungen von Plastizität.

Ursprung der Plastizität

Zum Ursprung der Plastizität findet sich kaum Konkretes in der Fachliteratur; die meisten experimentellen Studien betreffen Änderungen vorhandener Plastizität. Eine Reihe von Beispielen und Modelle zu Änderungen von Plastizität beinhalten Ausgangssituationen mit einem großen Ausmaß von Plastizität und einer tendenziellen Verringerung im Laufe der Generationen, wie nachfolgend dargestellt wird. In „Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture“ stellt PIGLIUCCI (2001, xiv) fest, dass sein Buch nicht beantworten könne, woher Plastizität kommt.¹⁰⁵ „Wenn wir zur Frage kommen, wie irgendeine Art von Plastizität überhaupt evolvierte, werden wir zu ehrfürchtigem Schweigen gezwungen“ (PIGLIUCCI 2001, 249).¹⁰⁶ Damit bleibt der Ursprung der Plastizität im Dunkeln.

Das PRM-Modell von HUGHES (2012)

HUGHES (2012) stellt ein Modell vor, das schnelle Anpassung und Evolution auf der Basis von Plastizität (umweltbedingte Änderungsmöglichkeiten), ausmerzender („purifying“) Selektion und Gendrift verständlich machen soll („PRM-Modell“, „plasticity-relaxation-mutation mechanism“).

HUGHES gesteht *positiver* Selektion* nur eine geringe Bedeutung bei der Evolution der äußeren Gestalt (Phänotyp) zu. Unter positiver Selektion versteht HUGHES die Fixierung eines neuen oder bisher seltenen Allels durch die Wirkung von Selektion. Im ersten Teil seines Artikels weist er darauf hin, dass es nur wenige gut dokumentierte Beispiele für die Leistungsfähigkeit positiver Selektion gebe; es sei auch methodisch schwierig, positive Selektion auf molekularer Ebene nachzuweisen.

Anstelle positiver Selektion sollen phänotypische Plastizität und Änderungen in der Wirkung der *eliminativen** Selektion sowie die Gendrift* die hauptsächlichen Faktoren der phänotypischen Evolution sein (HUGHES 2012, 348).¹⁰⁷ (Durch eliminative („purifying“) Selektion werden unangepasste Formen ausgemerzt; Gendrift ist zufällige Fixierung neutraler oder nahezu neutraler Mutationen.)

Für die Entstehung neuer Anpassungen schlägt HUGHES (2012) einen sogenannten PRM-Mechanismus vor: „plasticity-relaxation-mutation mechanism“. Hinter diesem kompliziert klingenden Mechanismus verbirgt sich folgendes Konzept:¹⁰⁸

- Alle Lebewesen sind plastisch. Das ist das „P“ des PRM-Mechanismus (vgl. Abb. 22 und Kastentext).

- Lebt eine Art dauerhaft in einer relativ konstanten Umgebung, werden bestimmte plastische Fähigkeiten nicht genutzt, weil sie nicht (mehr) benötigt werden, d. h. die *ausgeprägte* Plastizität wird geringer. Das ist das „R“ des PRM-Mechanismus.

- Die Folge ist, dass durch Mutation auftretende *Verluste* (das „M“ des PRM-Mechanismus) eines Entwicklungswegs nicht mehr durch Selektion ausgemerzt werden (vgl. Abb. 22). Denn die Phänotypen*, die der eliminativen Selektion zum Opfer fallen würden, werden ohnehin nicht ausgeprägt. Im Laufe der Zeit gehen also aufgrund der Verlustmutationen nicht mehr benötigte optionale Fähigkeiten verloren und diese sind dann auch nicht mehr bei Bedarf abrufbar. Diese Mutationen können durch Gendrift* fixiert werden.

CHEVIN & BECKERMAN (2011) kritisieren an dieser Stelle, dass HUGHES' Modell mit nur zwei Varianten (Abb. 22) viel zu einfach sei; in der Regel gebe es mehrere plastische Varianten und Vernetzungen von Merkmalen. Daher könnten Verluste auch in einer neuen Umgebung kaum folgenlos bleiben, so dass es damit auch keine Phase mit verringerter Selektion gebe. Praxistests werden zeigen müssen, wie stark dieser Einwand ist.

Der PRM-Mechanismus könne – so HUGHES – leicht Fälle von explosiver adaptiver Radiation erklären (also das plötzliche Auftreten verschieden angepasster Formen einer Tier- oder Pflanzengruppe), ebenso die zunehmenden Beispiele schneller ökologischer Anpassungen (s. u.).

HUGHES räumt zwar ein, dass derzeit nicht beurteilt werden könne, ob es sich um einen *verbreiteten* Mechanismus handle, doch gebe es dafür viele Hinweise. Diese Indizien für den PRM-Mechanismus sollen weiter unten erläutert werden. Zuvor soll aber angemerkt werden, dass größere Teile des PRM-Mechanismus kein neuer Vorschlag sind (was HUGHES auch sagt). Evo-Devo-Forscher rechnen schon länger mit dieser Möglichkeit eines evolutionären Wandels (z. B. WEST-EBERHARD 2003), und die Grundidee geht bereits auf BALDWIN (1896) und WADDINGTON (1953) zurück.

Neu bei HUGHES ist jedoch, dass der letzte Schritt des von ihm beschriebenen Mechanismus *ohne Selektion* verläuft. Nötig sind nur (Verlust-) Mutationen und Gendrift (und natürlich die Plastizität als Ausgangssituation). Fixierung einer Mutation durch Gendrift bedeutet die zufällige, *nicht selektionsgesteuerte* Ausbreitung in der Population. *Positive* Selektion (s. o.) dagegen spielt in seinem Modell keine Rolle, vielmehr ist die eliminative Selektion (die Schädliches ausmerzt) verringert (HUGHES 2012, 349); insofern ist es „nicht-darwinistisch“ (ebd. 251). Die Mutatio-

nen, die nicht mehr benutzte Entwicklungswege „stilllegen“, sind faktisch neutral und ihre zufällige Ausbreitung in der Population kann mit der Neutralen Theorie der Evolution (nach KIMURA) beschrieben werden. Bei der Stilllegung können epigenetische Faktoren und Änderungen eine Rolle spielen (HUGHES 2012, 349).

Vorhersagen des PRM-Modells. Ob der PRM-Mechanismus eher die Regel oder die Ausnahme der Entstehung von Anpassungen beschreibt, könne derzeit nicht abgeschätzt werden, so HUGHES, doch er sieht eine Reihe von Vorhersagen des PRM-Modells. Im Einzelnen:

1. Häufiges Vorkommen von Exaptationen*. Dieser Begriff wurde von GOULD & VRBA (1982) eingeführt, um den Vorgang zu beschreiben, dass ein Merkmal in einer neuen Umgebung eine neue Funktion übernehmen kann (das entspricht auf der genetischen Ebene einer Kooptation*, s.o.). Viele Anpassungen bei Radiationen seien Exaptationen; diese wiederum seien aber nur möglich, wenn Organismen plastisch sind, d. h. wenn die neuen Anpassungen im Spektrum der plastischen Möglichkeiten *bereits vorhanden* waren (HUGHES 2012, 351).¹⁰⁹

2. Anpassung an einen bestimmten Lebensraum ist zu einem bedeutenden Teil ein „negatives Phänomen“ (HUGHES 2012, 351) insofern, als sie auf einen Verlust vormals größerer Anpassungsbreite nach dem PRM-Modell zurückzuführen ist. Dies verringert zukünftige Anpassungsmöglichkeiten.

3. Phänotypische Plastizität, die der Fixierung evolviert Anpassungen vorangeht, ist weit verbreitet. Für Entwicklungen in dieser Richtung bringt HUGHES einige Beispiele.

4. Genetische Schlüsselereignisse, die der Evolution phänotypischer Neuheiten zugrunde liegen, beinhalten vor allem einen Verlust anstelle eines Gewinns.

Wird die Entstehung evolutiver Neuheiten erklärt? Das PRM-Modell könnte manche Befunde besser erklären als die klassische Synthetische Evolutionstheorie, besonders schnelle Anpassungen; es eignet sich aber nicht als Erklärung von Makroevolution. Denn der durch das PRM-Modell beschriebene Vorgang ist sowohl genetisch als auch phänotypisch ausschließlich ein Verlustprozess. Die durch den PRM-Mechanismus erreichte Anpassung beruht in doppelter Hinsicht auf einem Verlust: zum einen auf Verlustmutationen (die nicht ausgemerzt werden können, weil die betroffenen ontogenetischen Entwicklungswege nicht mehr genutzt und damit nicht mehr der Selektion ausgesetzt werden) und zum anderen auf den damit einhergehenden Verlust ursprünglich möglicher Entwicklungswege (was die Plastizität und Anpassungsfähigkeit an

Weitere Details zum PRM-Modell

HUGHES (2012) erläutert das PRM-Modell mit der untenstehenden Abbildung (Abb. 22): Ein Organismus bildet in zwei verschiedenen Umwelten zwei verschiedene Phänotypen aus (= Plastizität; tatsächliche Verhältnisse sind natürlich weit vielfältiger). In der Umwelt A bilde der Organismus den Phänotyp A' aus (Beispiel: Flohkrebs mit stumpfem Helm, Abb. 1), dagegen in der Umwelt B den Phänotyp B' (Beispiel: Flohkrebs mit spitzem Helm). Je nach Umweltreizen (in A oder B) werden die betreffenden ontogenetischen Entwicklungswege zu den Phänotypen A' oder B' eingeschlagen. Weiterhin sei Phänotyp A' besser an die Umwelt A angepasst als Phänotyp B', welcher wiederum besser an die Umwelt B angepasst sei als Phänotyp A. Nun erfolge eine Veränderung dahingehend, dass nur noch Umwelt A realisiert ist, so dass dementspre-

chend nur Phänotyp A' ausgebildet wird. Wenn nun eine Mutation eintritt, durch die der Entwicklungsweg zum Phänotyp B' ausfällt, wird diese Mutation nicht nachteilig sein, da Phänotyp B' nicht benötigt wird. Diese Mutation ist damit neutral (sie wird sozusagen nicht bemerkt) und kann durch Gendrift fixiert werden. Damit ist diese Art auf den Phänotyp A' festgelegt. Dieser Vorgang wird auch als „genetische Assimilation“ bezeichnet. Was zuvor eine phänotypisch plastische Antwort (Organismus A') auf eine bestimmte Umwelt A war ist nun eine evolvierte (fixierte) Anpassung. Der PRM-Mechanismus beinhaltet also eine ursprüngliche phänotypische Plastizität, der eine Spezialisierung in eine der beiden alternativen Richtungen folgte (nämlich A'), die zur dauerhaften Ausbildung von A' führte.

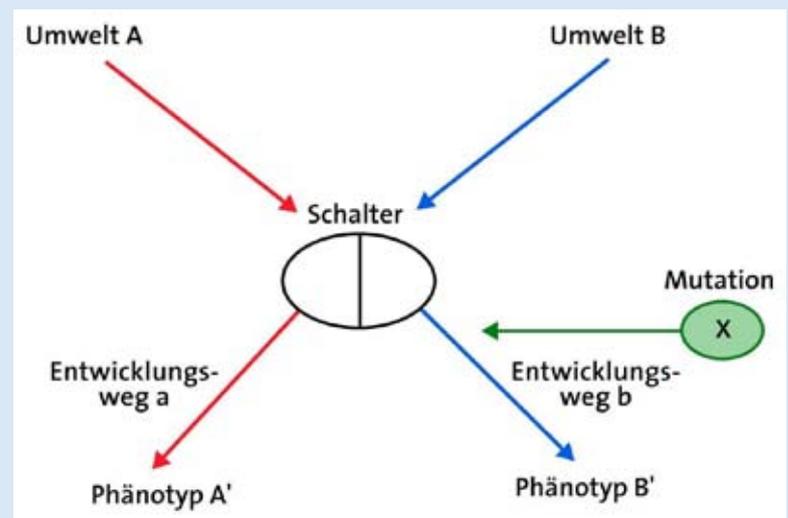


Abb. 22 Der Weg zur verringerten Plastizität und größeren Anpassung. Näheres im Text. (Nach HUGHES 2012)

verschiedene Umweltbedingungen einschränkt). CHEVIN & BECKERMAN (2011, 1) kritisieren, dass das PRM-Modell nicht Anpassungen, sondern Spezialisierungen erklären würde; man kann aber wohl sagen, dass es *engere* Anpassungen erklärt, was auf „Spezialisierung“ hinausläuft. CHEVIN & BECKERMAN meinen vermutlich, dass der *Ursprung* der betreffenden Merkmale nicht erklärt wird, womit sie Recht haben dürften.¹¹⁰

Daher muss bezweifelt werden, ob Radiationen *größerer Ausmaßes* wie etwa die Entstehung der verschiedenen Säugerordnungen durch das PRM-Modell beschrieben werden können. Denn eine solche gewaltige Radiation erfordert die Entstehung von vielen tiefgreifenden Neu-

heiten, die kaum aus einer ursprünglichen Plastizität eines gemeinsamen Vorfahren und schon gar nicht aus genetischen Verlusten hervorgegangen sein können. Denn das würde nach dem PRM-Modell bedeuten, dass der gemeinsame Vorfahr beispielsweise der heutigen Säugetiere Fledermäuse, Wale, Huftiere, Seekühe, Ameisenbären und viele andere Baupläne in sich vereinigt hätte, was sehr unrealistisch ist.

Das PRM-Modell kann die Geschwindigkeit des Erwerbs der unterschiedlichen Anpassungen gut erklären. Dagegen dürfte das PRM-Modell für Radiationen* im Rahmen eines deutlich enger abgesteckten Bauplans passend sein, etwa bei der Entstehung der Vielfalt der Buntbarsche (Cichliden) in den ostafrikanischen Seen. Beispiele von Veränderungen dieser Art bewegen sich im Rahmen dessen, was auch experimentell oder in Freilandstudien beobachtet werden kann. In solchen Fällen nachweislich *schneller* ökologischer Anpassungen (von denen mittlerweile etliche bekannt sind) erscheint das PRM-Modell gegenüber der Synthetischen Evolutionstheorie klar überlegen. Denn das PRM-Modell kann die *Geschwindigkeit* des Erwerbs der unterschiedlichen Anpassungen viel besser erklären: Die unterschiedlichen Anpassungen müssen nicht erst in einem langwierigen Prozess des seltenen Auftretens und allmählichen Fixierens von vorteilhaften Mutationen erworben werden, sondern stehen zu Beginn bereits zur Verfügung. (Vgl. dazu die sich mehrenden Beispiele von „Evolution in ökologischen Zeitskalen“; CARROLL et al. 2007, SCHOENER 2011, REZNICK & GHALAMBOR 2011.)

Woher kommt phänotypische Plastizität? Es bleibt damit immer noch die spannende Frage, woher die Plastizität der Lebewesen ursprünglich kommt (was auch CHEVIN & BECKERMAN [2011] zu Recht anmerken). HUGHES weist auf einige Befunde hin, die Plastizität als eine Art Nebeneffekt der biologischen Konstruktionen erscheinen lassen. Dazu gehört, dass phänotypische Plastizität oft beobachtet wird, wenn Organismen Bedingungen ausgesetzt werden, mit denen sie normalerweise gar nicht in Berührung kommen, z. B. bei Hitzeschocks bei Tauffliegen oder auch beim Auftreten seltener Missbildungen. Plastische Antworten auf Umweltänderungen werden auch in freier Wildbahn beobachtet als Antworten auf Umweltbedingungen, die in der Geschichte der betreffenden Art bisher höchstwahrscheinlich nie vorgekommen sind. Ein berühmtes Beispiel dafür, das HUGHES zitiert, ist die Fähigkeit mancher Meisen, mit einem Aluminiumüberzug verschlossene Milchflaschen zu öffnen. Solche Befunde geben allerdings keine Hinweise auf die Entstehung der Plastizität.

Das Plastizitäts-Anpassungs-Modell („flexible stem“ hypothesis)

Dieses Modell geht auf WEST-EBERHARD (2003) zurück (vgl. PFENNIG et al. 2010 und WUND et al. 2008) und beinhaltet folgende Elemente: 1. Die heutige Plastizität ist der Rest einer früher größeren Plastizität, 2. Das Muster der phänotypischen Divergenz in abgeleiteten Gruppen sollte das Muster der Entwicklungs-Plastizität im gemeinsamen Ahnen widerspiegeln (WUND et al. 2008).¹¹¹ Eine flexible Stammgruppe, das heißt eine Stammgruppe mit großem Ausmaß an plastischen Reaktionsmöglichkeiten liefert das „Rohmaterial“ für vielfältige Spezialisierungen an verschiedene Umweltbedingungen. Die Bezeichnung „flexible stem“-Systeme und die „flexible stem“-Hypothese stammen von WEST-EBERHARD (2003). In solchen flexiblen Systemen ermöglicht die Entwicklungs-Plastizität mehrfach unabhängig abgeleitete Populationen mit einem spezifischen Set unterschiedlicher Spezialisierungen (WUND et al. 2008, 450).¹¹²

Ein gutes Beispiel für dieses Modell liefert die Radiation des Dreistacheligen Stichlings. Deren marine Form wird als repräsentativ für die ursprüngliche Stammform angesehen, aus der sich wiederholt und parallel verschiedene charakteristische Ökotypen herauspezialisiert haben. WUND et al. (2008) untersuchten die Plastizität verschiedener Aspekte ihrer Form und Ernährungsweise in Abhängigkeit der Ernährungsmöglichkeiten. Wenn die marinen Fische in der Zucht unterschiedlich ernährt wurden, war die Plastizität des Kopfes und der Form des Maules parallel zur phänotypischen Divergenz, welche die abgeleiteten Ökotypen aufwiesen, was die „flexible stem“-Hypothese unterstützt.¹¹³ WUND et al. (2008, 460) listen weitere Beispiele von Radiationen auf, die das Modell bestätigen.¹¹⁴

Konzept der Austauschbarkeit

WHITMAN & AGRAWAL (2009, 29ff.) diskutieren das „Konzept der Austauschbarkeit“ („Concept of interchangeability“, Abb. 23), das sie als Schlüssel dafür ansehen, wie Plastizität evolvieren kann. Die Ausprägung vieler Merkmale ist genetisch *und* umweltmäßig beeinflusst. Ein Beispiel dafür ist das Farbpigment Melanin, welches das Endprodukt einer Kette von Enzymen ist, deren Sequenzen in der DNA codiert sind und somit vererbt werden. In vielen Tieren wird die Bildung und Einlagerung von Melanin jedoch auch durch die Umwelt beeinflusst, wobei kühlere Temperaturen zu einer Steigerung der Melaninproduktion führen, was den Körper dunkler macht und

dadurch bessere Wärmeabsorption ermöglicht. „Die Bildung von Melanin wird also sowohl genetisch als auch durch die Umwelt kontrolliert und diese Kontrolle ist evolutionär austauschbar: Wenn genetische Variation bezüglich des Ausmaßes an Umwelteinfluss vorliegt, kann natürliche Auslese erhöhte oder verringerte Umweltsensitivität begünstigen“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 31). Die Regulation vieler Merkmale kann durch Selektion leicht z. B. durch Änderung von Schwellenwerten, zeitliche Veränderungen in der Ontogenese oder Änderungen sensibler Phasen in der Entwicklung variiert werden. Evolutionärer Verlust von Flexibilität kann zur Kanalisierung eines Merkmals führen, wodurch ein zunächst plastisches Merkmal im Erbgut als kanalisiertes Merkmal fixiert werden kann. Als weiteres Beispiel zitieren WHITMAN & AGRAWAL (2009, 31) die Produktion von extrafloralem Nektar bei *Acacia*-Arten. Beschädigung von Blättern durch Pflanzenfresser löst die Produktion des Pflanzenhormons Jasmonsäure aus, die die Produktion von extrafloralem Nektar auslöst, welcher wiederum Tiere anlockt, die quasi als Bodyguards die Pflanzenfresser angreifen. Die *Induzierbarkeit* der Produktion von extrafloralem Nektar gilt als ursprünglich; einige *Acacia*-Arten werden jedoch *permanent* von Bodyguards geschützt. Das kommt daher, dass der Schwellenwert der Reaktion auf Jasmonsäure so niedrig geworden ist, dass dauernd extrafloraler Nektar produziert wird, weil immer eine geringe Menge von Jasmonat vorhanden ist. Die Richtung der Veränderung erfolgte also von hoher zu geringer oder letztlich fehlender Plastizität (vgl. Abb. 23). Der Austausch von Umweltkontrolle zu genetischer Kontrolle erfolgt einseitig in letztere Richtung.

Radiation der Anolis-Eidechsen in der Karibik

Dass die heute anzutreffende Plastizität nur noch der Rest einer früher größeren Plastizität sein könnte, wird auch bei den *Anolis*-Eidechsen diskutiert. Der Bahama-Anolis (*Anolis sagrei*), eine in

der Karibik heimische Eidechsenart (Abb. 24), ist Gegenstand zahlreicher Freilanduntersuchungen über Anpassungs- und Spezialisierungsvorgänge. Mehrere Studien hatten gezeigt, dass bei *A. sagrei* ein Selektionsdruck bezüglich der Beinlänge herrscht. Tiere mit längeren Beinen können auf breiteren Ästen und Baumstämmen schneller laufen, während kürzere Beine auf schmalerem Geäst vorteilhaft sind. Somit werden auf Inseln mit kleinerem Gebüsch diejenigen Eidechsen ausgelesen, die kürzere Beine haben und deshalb schneller und wendiger laufen können. Entsprechend setzen sich auf Inseln mit größeren Bäumen die Individuen mit den längeren Beinen durch. Die Länge der Hinterbeine variiert erheblich, so dass die Eidechsen mancher Arten doppelt so lange Hinterbeine haben wie Eidechsen anderer Arten (LOSOS et al. 2000).¹¹⁵

Experimente mit frisch geschlüpften Eidechsen von *A. sagrei*, denen nur breite oder schmale Äste als Lebensraum geboten wurden, zeigten, dass die Eidechsen je nach Lebensraum unterschiedlich lange Beine ausbilden, mithin also plastisch sind (Losos et al. 2000). Die Autoren kommen zum Schluss: „Unsere Ergebnisse legen die verblüffende Hypothese nahe, dass Plastizität eine wichtige Rolle in den frühen Stadien der adaptiven Evolution von *Anolis* gespielt haben dürfte“ (Losos et al. 2000, 304).¹¹⁶ Es zeigte sich nicht nur, dass die Länge der Hinterbeine ein plastisches Merkmal bei diesen Eidechsen ist, sondern dass die Plastizität zur Bildung passender Phänotypen in speziellen Umwelten führt, und zwar mehrfach unabhängig parallel auf verschiedenen Inseln.¹¹⁷ Die unterschiedlichen plastisch modifizierbaren Hinterbeinlängen von *A. sagrei* zeigen im Vergleich mit den Hinterbeinlängen anderer *Anolis*-Arten allerdings, dass die Plastizitätsspanne geringer ist als die Diversität der gesamten *Anolis*-Radiation. Dennoch halten Losos et al. (2000, 301) eine große Plastizität als Startsituation für die *Anolis*-Radiation für plausibel.¹¹⁸ Die Unterschiede zwischen den Populationen der Bahamas dürften von ursprünglicher phänotypischer Plastizität herrühren (Losos et al. 2000, 303).¹¹⁹ Plastizität wird also als Reservoir

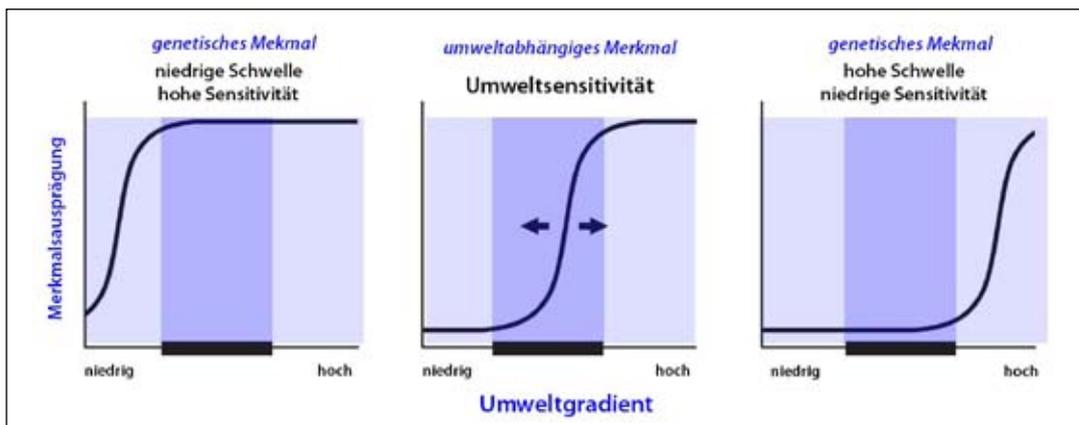


Abb. 23 Konzept der Austauschbarkeit zwischen genetischer und Umweltkontrolle im Laufe der Evolution. Der kräftig unterlegte Teil gibt jeweils die normale Spanne für einen Umweltfaktor an, der in allen Umwelten einen niedrigen Wert, links in allen einen hohen; in diesen beiden Fällen ist die Ausprägung des Merkmals genetisch festgelegt. In der Mitte ist dargestellt, dass eine Merkmalsausprägung je nach Umweltausprägung zwischen niedrig und hoch wechseln kann, womit es umweltbedingt und damit plastisch ist. Beobachtungen legen nahe, dass Veränderungen ihren Anfang vom mittleren Zustand aus nehmen. (Nach WHITMAN & AGRAWAL 2009, fig. 8)



Abb. 24 Der Bahama-Anolis (*Anolis sagrei*) auf Sanibel-Island in Lee County, Florida mit aufgeblasener Hautfalte an der Kehle. (Foto: Wikimedia Commons, © Hans HILLEWAERT)

für parallel und unabhängig auftretende Spezialisierungen angesehen.

Ähnlich bewertet PIGLIUCCI (2001, 145) Beobachtungen bei Salamandern der Gattung *Ambystoma*: Aus evolutionärer Perspektive sei interessant, dass ähnlicher Erwerb und Verlust von Plastizität die Richtung der evolutionären Veränderung in einigen Salamander-Linien nachahme. Während *Ambystoma mexicanum* die Fähigkeit der Metamorphose eingebüßt hat und daher dauerhaft die larvale Morphologie beibehält, zeigt das Schwesterntaxon *A. tigrinum* immer noch den typischen S-förmigen ontogenetischen Verlauf.¹²⁰

Hörner bei Käfern

Weiter oben wurde die plastische Fähigkeit einiger Käferarten der Gattung *Onthophagus* erwähnt, ab einer bestimmten Körpergröße Hörner auszubilden (Abb. 5). Die meisten verwandten Formen zeigen bei diesem Merkmal jedoch keine plastische Reaktion, d. h. sie bilden Hörner immer oder gar nicht aus. EMLÉN et al. (2007, 8662) halten es aufgrund der Verteilung horntragender Arten in der Familie der Blatthornkäfer (Scarabaeidae) für gut möglich, dass

die Fähigkeit, Hörner sowohl auszubilden als auch die Ausbildung zu unterdrücken, also die plastische Fähigkeit, ursprünglich ist. Bei vielen hornlosen Gruppen kommen auch Arten mit gut ausgebildeten Hörnern vor. Heutige hornlose Arten sind demnach als *sekundär hornlos* zu betrachten. Wenn das Potential zur Hornbildung vorhanden ist und nur unterdrückt wird, kann es mit geringen Änderungen im Erbgut erneut abgerufen werden. Das könnte am leichtesten die unsystematische Verteilung horntragender Arten erklären.¹²¹ Das heißt: Die maximale Plastizität stand am Anfang.

Supersoldatinnen bei Ameisen

Ähnliches gilt für die Ausbildung von Supersoldatinnen (Abb. 7) bei verschiedenen, nicht näher verwandten Arten von Wüsten-Ameisen der Gattung *Pheidole*. RAJAKUMAR et al. (2012, 81) vermuten, dass das Entwicklungspotential für die Produktion der Supersoldatinnen im gemeinsamen Vorfahren aller *Pheidole*-Arten vorhanden war (Abb. 25). Andernfalls müsste man annehmen, dass die Supersoldatinnen-Kaste mehrfach neu evolviert sei. Wahrscheinlicher sei aber, so führen sie weiter aus, dass die Ausbildung der Supersoldatinnen-Kaste bei den meisten Arten verlorengegangen sei, während das Potential bei einigen Arten dafür erhalten blieb. Auch wird ursprünglich hohe Plastizität als wahrscheinlich angesehen. Der Vorgang der Aktivierung bzw. Reaktivierung der Supersoldatinnen ist ein Beispiel für genetische Akkommodation (RAJAKUMAR et al. 2012, 81). Darunter versteht man die Ausweitung der phänotypischen Formenvielfalt aufgrund äußerer (Extrem-)Einflüsse (hier die Entstehung der Supersoldatinnen-Kaste, z. B. durch Konfrontation mit Wanderameisen) und die nachfolgende Beibehaltung des neuen (reaktivierten) Phänotyps durch Selektion der Gene, die die Häufigkeit seiner Ausprägung positiv beeinflussen (hier Überleben der Kolonie nach einem Angriff). Damit ist jedoch keine innovative Änderung verbunden.

Weitere Beispiele

WHITMAN & AGRAWAL (2009, 24) halten die Entstehung von **Warnfärbung** bei Annahme einer ursprünglichen Plastizität für einfacher erklärbar als bei Annahme eines Neuerwerbs durch Mutation. Denn eine Mutation als Start würde das betroffene Tier für Fressfeinde auffällig machen, ohne gleich die Wirkung einer Warnfärbung zu besitzen, und wäre damit selektionsnegativ (LINDSTRÖM et al. 2001¹²²).

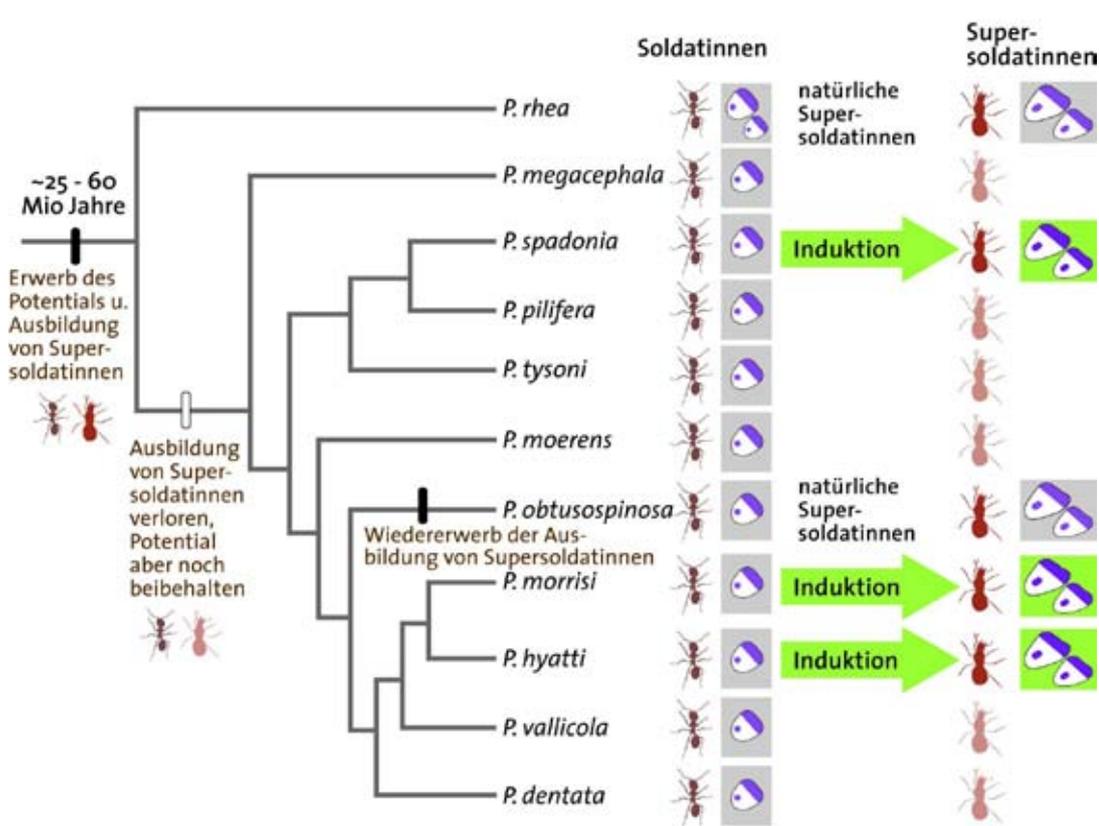


Abb. 25 Cladogramm einiger *Pheidole*-Arten. Die Arten, bei denen Supersoldatinnen regelmäßig vorkommen oder experimentell induziert werden können, befinden sich auf unterschiedlichen Ästen. (Nach RAJAKUMAR et al. 2012, vereinfacht)

GOMEZ-MESTRE & BUCHHOLZ (2006) untersuchten den Zusammenhang zwischen der Plastizität in der Larvalentwicklung, der Morphologie nach der Metamorphose und der morphologischen Diversität in **Schauelfußkröten**, einer Gruppe nahe verwandter Arten mit sehr unterschiedlichen Larvalentwicklungen. Arten mit verkürzter Larvalperiode in Anpassung an Wüstengebieten haben kürzere Schnauzen und Beine, entsprechend den innerartlichen plastischen Reaktionen. Aus ihren Befunden schließen die Autoren, dass die morphologische Diversität unter den Arten der Schauelfußkröten aufgrund korrelierter Antworten bei Selektion auf verringerte Larvalzeit in wüstenbewohnenden Arten entstanden ist, und zwar möglicherweise ausgehend von ursprünglicher Plastizität durch genetische Akkommodation (GOMEZ-MESTRE & BUCHHOLZ 2006, 19021¹²³). „Environmentally induced phenotypic differences may be translated into adaptive divergence among lineages experiencing different environmental conditions through genetic accommodation“ (GOMEZ-MESTRE & BUCHHOLZ 2006, 19021). Die Autoren halten Plastizität in der **Ontogenese von Kaulquappen** von Schauelfußkröten und Schlammtauchern (Froschlurche der Gattung *Pelodytes*) in Bezug auf verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten der Larvalstadien je nach Umweltbedingungen für ursprünglich bei vermutlich den meisten Fröschen.¹²⁴ Trotz einer Divergenzzeit von 110 Millionen radiometrischen Jahren zeigen die Schauelfußkrö-

ten und Schlammtaucher ähnliche plastische Reaktionen“ (GOMEZ-MESTRE & BUCHHOLZ 2006, 19024).

Parallelen infra- und interspezifische Plastizität

Ein interessanter Aspekt, der ebenfalls auf die Ursprünglichkeit großer Plastizität verweisen könnte, ist die Beobachtung, dass in einigen untersuchten Fällen das Ausmaß *innerartlicher* Variation durch phänotypische Plastizität einen ähnlichen Umfang aufweist wie die Variation bei verschiedenen nahe verwandten Arten (PFENNIG et al. 2010, 461).¹²⁵ Diesen Befund könnte man so deuten, dass ausgehend von einer großen Plastizität es zu unterschiedlichen Spezialisierungen bzw. Kanalisierungen in den einzelnen Linien kam. Die wiederholte Evolution *spezifischer Ökotypen* und Ähnlichkeiten vieler *adaptiver Radiationen* sind leicht durch anfängliche Plastizität erklärbar (PFENNIG et al. 2010, 464).¹²⁶ Diese Autoren schreiben weiter: „Parallele ökotypische Variation wird oft auf ähnliche Selektionsdrücke zurückgeführt. Stellt man jedoch ursprüngliche Plastizität in Rechnung, könnte damit erklärt werden, warum getrennte Populationen häufig zur selben Lösung derselben Probleme gelangen (vgl. „flexible stem“-Hypothese weiter oben). Eine adaptive Radiation läuft ab, wenn die ökologischen Bedingungen eine Diversifizierung eines ursprünglichen Taxons begünstigen, welches eine

phänotypische Plastizität ausprägt in der Art, die die adaptive Radiation kennzeichnen.“¹²⁷

Fazit

Der Ursprung der Plastizität liegt im Dunkeln. Evolutionstheoretisch kann mit HUGHES (2012) vermutet werden, dass es sich um ein Nebenprodukt handelt, das aus der Art der biologischen Konstruktionen resultiert. Diese Argumentation ist natürlich sehr vage, kann sich aber auf die Beobachtung stützen, dass eine phänotypisch plastische Reaktion oft auch dann vorkommt, wenn Organismen Bedingungen ausgesetzt werden, mit denen sie normalerweise gar nicht in Berührung kommen und dies auch nicht für die Vergangenheit angenommen werden kann. PRICE et al. (2003, 1433) meinen, dass adaptive Plastizität als Folge veränderlicher Bedingungen in früheren Umwelten verstanden werden könne¹²⁸, ohne aber etwas zu den Mechanismen des Erwerbs zu schreiben. WHITMAN & AGRAWAL (2009, 28) halten phänotypische Plastizität insofern für wahrscheinlich ursprünglich, als Umweltbedingungen sich schon immer geändert haben und alle Lebewesen durch Umweltfaktoren beeinflussbar seien.¹²⁹ „Alle Phänotypen werden als ursprünglich plastisch betrachtet. Das ist der Fall, weil entwicklungsbiologische, physiologische und Stoffwechselprozesse normalerweise sensitiv für Veränderungen von Umweltvariablen wie z.B. Temperatur, pH-Wert, Ionenkonzentration und Nahrungsangebot sind“ (NIJHOUT 2003, 9¹³⁰). Diese Feststellungen beinhalten jedoch nur eine Beschreibung des Phänomens und keine Erklärung des Ursprungs von Plastizität. Dazu kommt, dass experimentelle Studien und die vorgestellten Modelle eine große anfängliche Plastizität sowie eine Tendenz zur Verringerung der Plastizität beinhalten oder nahelegen (vgl. HUGHES 2012, WEST-EBERHARD 2003, LOSOS et al. 2000, HAIRSTON et al. 2001). BELDADE et al. (2011, 1351) sind ebenfalls der Auffassung, dass Umweltsensitivität von Entwicklungsprozessen wahrscheinlich die ursprüngliche Situation in den meisten Fällen sei.¹³¹ Ebenso ist PIGLIUCCI (2001, 214) der Meinung, dass phänotypische Plastizität als „Anfangseinstellung“ organischer Systeme betrachtet werden sollte, während das Fehlen von Plastizität somit als Ergebnis kanalisierender Selektion und als abgeleitetes, vermutlich angepasstes Stadium anzusehen sei.¹³²

Viele Experimente zeigen Verschiebungen (nicht Entstehungen) von Reaktionsnormen, und dies wird von den Forschern auch entsprechend formuliert, z. B.: „Plastizität könnte als Exaptation evolvieren, wenn eine bereits vorhandene Plastizität zu einer neuen Funktion führt

und durch einen neuen Schlüsselreiz ausgelöst wird oder in ihrer Ausprägung verschoben ist“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 29).¹³³ Eine Quelle für Plastizität könnten auch Hybridisierungen sein: „Gleichermaßen könnte Plastizität nach Hybridisierung zweier Populationen evolvieren, die beide für sich verschiedene fixierte Phänotypen ausbilden, wenn nämlich die Ausprägung der verschiedenen Phänotypen in der neuen Hybridpopulation durch die Umwelt kontrolliert wird“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 29).¹³⁴

Plastizität und Schöpfung

Plastizität ist ausgesprochen teleologisch, d. h. eine auf Zukunft gerichtete Option des Organismus, seine Fähigkeiten und Eigenschaften in unterschiedlichem Ausmaß abrufen bzw. variieren zu können. Das zeigt sich in zweierlei Hinsicht: Plastizität ermöglicht zum einen die Pufferung *eventueller zukünftiger* Störungen (genetische oder Umwelt-Änderungen) und zum anderen angepasste Reaktionen auf *eventuelle zukünftige* Umweltänderungen. Es sind Optionen, die *nur bei Bedarf* genutzt werden. Wie erläutert beinhaltet Plastizität ein sehr nützliches latentes Potential der Organismen, ermöglicht sie ihnen doch, eine große Bandbreite von Umweltbedingungen zu bewältigen und damit besser überleben zu können. Ob Plastizität *an sich* (nicht ihre Änderung) selber ein Ergebnis von Anpassung ist, kann derzeit nicht beantwortet werden. Die Hürde, die eine evolutionstheoretische Erklärung nehmen muss, besteht darin, dass Plastizität ein auf zukünftige Bedürfnisse angelegtes Potential ist: Für den Fall, dass bestimmte, *normalerweise nicht vorkommende* Umweltbedingungen auftreten, haben die Organismen etwas in der Hinterhand. Dies ist umso herausfordernder, je seltener ein Ereignis vorkommt, auf das ein Organismus mit einer plastischen Reaktion angepasst reagieren kann, und je größer der Aufwand ist, der für eine plastische Reaktion getrieben werden muss. Es sei daran erinnert, dass plastische Reaktionen oft einen erheblichen Aufwand erfordern.

Besonders interessant sind solche Leistungen von Organismen, die normalerweise überhaupt nicht gebraucht werden oder für die ein vergangener Nutzen (und damit eine früher wirksame Selektion) nicht nachgewiesen werden kann. Ein Beispiel schildern LATTA et al. (2007, 6): „An interesting aspect of our findings is that our native *Daphnia* populations, those without any history of fish exposure, are responsive to chemicals produced by fish. This observation suggests that *D. melanica* may be preadapted to fish predation, and that the genetic machinery responsible for

adaptive phenotypic plasticity in response to fish kairomone is ancestral in this species.“ Ein anderes Beispiel dafür, dass Fähigkeiten da sind, obwohl sie weder gebraucht *werden* noch gebraucht *wurden*, ist die im Abschnitt „Beispiele für Plastizität“ beschriebene Fähigkeit von Hummeln, die höchsten Himalaja-Gipfel zu überqueren. Auch bei Beispielen von einem zeitlich weiten Auseinanderliegen von Umweltreizen und passenden Reaktionen drängt sich der Gedanke an vorausschauende Planung besonders auf.

Eine Zukunftsorientierung ist blinden, natürlichen Prozessen nicht möglich und somit ein klares Indiz auf eine wie auch immer geartete geistige Verursachung. Aus der Sicht der Schöpfungslehre kann Plastizität als teleologisches Konzept (inklusive ihrer eigenen Formbarkeit) als Ausdruck weiser Voraussicht interpretiert werden, als Indiz für Planung und als ein Aspekt der Polyvalenz von Grundtypen. Denn nur eine geistbegabte Person, ein Schöpfer kann vorausschauend handeln, eine potentielle Zukunft gedanklich vorwegnehmen und das von ihm Geschaffene darauf einstellen. Ein Techniker wird zum Beispiel seinen Konstruktionen eine gewisse Robustheit zueignen, damit eventuell auftretende Störungen abgepuffert werden, etwa bei Stößen, die normalerweise gar nicht vorkommen. Ebenso kennen wir aus der Technik das Prinzip des Regelkreises, wie es z. B. bei einem Thermostaten zur Anwendung kommt. Entsprechende Einrichtungen und Fähigkeiten finden wir im Phänomen der Plastizität der Lebewesen wieder.

Da mögliche *zukünftige* Bedürfnisse durch Selektion nicht bewertet werden können, kann Plastizität evolutionär gesehen am ehesten als Nebenprodukt anderer Prozesse entstehen. Anders gesagt: Zukunftsorientierung, die auf nicht-geistigem Wege entstanden sein soll, müsste als zufälliges Nebenprodukt zukunftsblinder Prozesse entstanden sein. Ein solches Szenario ist jedoch spekulativ.

Dazu kommt, dass eine Reihe von Befunden darauf hindeutet, dass ein hohes Maß an Plastizität ursprünglich ist, während geringere Plastizität („Kanalisation“) eher eine abgeleitete, spezialisierte Situation ist. Modelle für den Aufbau von Plastizität, ausgehend von einer nicht-plastischen Ausgangssituation, liegen nach Kenntnis des Autors nicht vor.

Vorprogrammiertes epigenetisches Variationspotential? Man kann mutmaßen, dass in den Organismen ursprünglich eine vorprogrammierte verborgene Varianz morphologischer und physiologischer Eigenschaften existierte, die entsprechend der Wirkung unterschiedlicher Umweltreize durch epigenetische Steuerung variabel ausgeprägt worden ist. Dass es tatsächlich

kryptisches Variationspotential gibt, ist nachgewiesen. Dass es aber vorprogrammiert sein könnte, konstruktive Reaktionen auf Umweltstress zu ermöglichen, ist hypothetisch. Doch mit dieser Hypothese könnte vermieden werden, dass ein Zusammentreffen äußerst unwahrscheinlicher Zufälle angenommen werden muss, die durch Ansammlung kryptischer Änderungen – ausgelöst durch einen Stressfaktor – fast aus dem Nichts neue Bauplanelemente entstehen lassen sollen (vgl. Abschnitt „Plastizität und Evolution“).

Mit der Annahme einer echten Vorprogrammierung wird eine teleologische Perspektive (Zielorientierung) eingenommen und damit der Rahmen des rein naturalistischen Erklärungsansatzes und des gegenwärtig herrschenden Evolutionsparadigmas verlassen. Da es dafür, wie in diesem Beitrag ausführlich gezeigt wurde, gute empirische Gründe gibt, darf dieser Ansatz kein Tabu sein.

Dank: Ich danke Dr. Judith FEHRER, Dr. Herfried KUTZELNIGG, und Dr. Henrik ULLRICH für wertvolle Hinweise.

Literatur

- AULD JR, AGRAWAL AA & RELYEA RA (2010) Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proc. R. Soc. B* 277, 503-511.
- BALDWIN JM (1896) A new factor in evolution. *Am. Nat.* 30, 441-451, 536-553.
- BEARHOP S, FIEDLER W, FURNESS RW, VOTIER SC, WALDRON S, NEWTON J, BOWEN GJ, BERTHOLD P & FARNSWORTH K (2005) Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science* 310, 502-504.
- BELDADE P, MATEUS ARA & KELLER RA (2011) Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Mol. Ecol.* 20, 1347-1363.
- BRADSHAW WE & HOLZAPFEL CM (2006) Evolutionary response to rapid climate change. *Science* 312, 1477-1478.
- BURROWS M, ROGERS SM & OTT SR (2011) Epigenetic remodelling of brain, body and behaviour during phase change in locusts. *Neural Systems & Circuits* 2011, 1:11.
- CABEJ NR (2013) Building the most complex structures on earth. An epigenetic narrative of development and evolution of animals. Amsterdam: Elsevier.
- CARROLL SP, HENDRY AP, REZNICK DN & FOX CW (2007) Evolution on ecological time-scales. *Funct. Ecol.* 21, 387-393.
- CHEVIN LM & BECKERMAN AP (2011) From adaptation to molecular evolution. *Heredity*, doi: 10.1038/hdy.2011.96
- CHITTKA L & GEIGER K 1995 Honeybee long-distance orientation in a controlled environment. *Ethology* 99, 117-126.
- CRISPO E (2007) The Baldwin effect and genetic assimilation: Revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*

- 61, 2469–2479.
- DAVIDSON B, SHI W, BEH J, CHRISTIAEN L & LEVINE M (2006) FGF signaling delineates the cardiac progenitor field in the simple chordate, *Ciona intestinalis*. *Genes Dev.* *20*, 2728–2738.
- DE JONG G (2005) Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytol.* *166*, 101–118.
- DELOOF A, CLAEYS I, SIMONEIT G, VERLEYEN P, VANDERSMISSEN T, SAS F & HUYBRECHTS J (2006) Molecular markers of phase transition in locusts. *Insect Science* *13*, 3–12.
- DEWITT TJ (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity: Tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *J. evol. Biol.* *11*, 465–480.
- DEWITT TJ, SIH A & WILSON AS (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* *13*, 77–81.
- DILLON ME & DUDLEY R (2014) Surpassing Mt. Everest: extreme flight performance of alpine bumblebees. *Biology Letters* *10*, 20130922, doi: 10.1098/rsbl.2013.0922
- EMLEN DJ, LAVINE LC, EWEN-CAMPEN B (2007) On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *104*, 8661–8668.
- FUSCO G & MINELLI A (2010) Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Phil. Trans. R. Soc. B* *365*, 547–556.
- GALLOWAY LF & ETTERSON JR (2007) Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *Science* *318*, 1134–1136.
- GHALAMBOR CK, MCKAY JK, CARROLL SP & REZNICK DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* *21*, 394–407.
- GILBERT SF (2001) Ecological developmental biology: Developmental biology meets the real world. *Dev. Biol.* *233*, 1–12.
- GLENDINNING JI & SLANSKY Jr. F (1995) Consumption of a toxic food by caterpillars increases with dietary exposure: support for a role of induced detoxification enzymes. *J. Comp. Physiol. A* *176*, 337–345.
- GOMEZ-MESTRE I & BUCHHOLZ DR (2006) Developmental plasticity mirrors differences among taxa in spadefoot toads linking plasticity and diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *103*, 19021–19026.
- GOULD SJ & VRBA ES (1982). Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology* *8*, 4–15.
- GREENE E (1989) A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science* *243*, 643–646.
- HAIRSTON NG JR, HOLTMEIER CL, LAMPERT WL, WIEDER J, POST DM, FISCHER JM, CÁCERES CE, FOX JA & GAEDKE U (2001) Natural selection for grazer resistance to toxic cyanobacteria. *Evolution* *55*, 2203–2214.
- HEIL M (2010) Plastic defence expression in plants. *Evol. Ecol.* *24*, 555–569.
- HERMAN JJ & SULTAN SE (2011) Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Front. Plant Sci.* *2*, 102.
- HERMAN JJ, SULTAN SE, HORGAN-KOBELSKI T & RIGGS C (2012) Adaptive transgenerational plasticity in an annual plant: grandparental and parental drought stress enhance performance of seedlings in dry soil. *Integr. Comp. Biol.* *52*, 77–88. doi: 10.1093/icb/ics041
- HUGHES AL (2012) Evolution of adaptive phenotypic traits without positive Darwinian selection. *Hereditas* *108*, 347–353. (online first 2011, doi:10.1038/hdy.2011.97)
- 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 (2011) Konvergente Kooption von Pax-Genen. *Stud. Int. J.* *18*, 38–40.
- KAPLAN Z (2002) Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (Potamogetonaceae). *Folia Geobot.* *37*, 141–170.
- KOLBE JJ, LEAL M, SCHOENER TW, SPILLER DA & LOSOS JB (2012) Founder effects persist despite adaptive differentiation: a field experiment with lizards. *Science* *335*, 1086–1089.
- KUTZELNIGG H (2008) Die Evolution der C₄-Pflanzen. Ist C₄-Photosynthese 45-mal unabhängig voneinander entstanden? *Stud. Integr. J.* *15*, 3–17.
- LATTA LC, BAKELAR JW, KNAPP RA & PFRENDER ME (2007) Rapid evolution in response to introduced predators II: The contribution of adaptive plasticity. *BMC Evol. Biol.* *7*:21.
- LEDON-RETTIG CC, PFENNIG DW & NASCONE-Yoder H (2008) Ancestral variation and the potential for genetic accommodation in larval amphibians: implications for the evolution of novel feeding strategies. *Evol. Dev.* *10*, 316–325.
- LINDSTRÖM L, ALATALO RV, LYTTINEN A & MAPPES J (2001) Strong antiapostatic selection against novel rare aposematic prey. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *98*, 9181–9184.
- LORENZEN S (1988) Die Bedeutung synergetischer Modelle für das Verständnis der Makroevolution. *Eclogae Geol. Helv.* *81*, 927–933.
- LOSOS JB, JACKMAN TR, LARSON A, DE QUEIROZ K & RODRÍGUEZ-SCHETTINO L (1998) Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* *279*, 2115–2118.
- LOSOS JB, CREER DA, GLOSSIP D, GOELLNER R, HAMPTON A, ROBERTS G, HASKELL N, TAYLOR P & ETTLING J (2000) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* *54*, 301–305.
- LOSOS JB, SCHOENER TW, WARHEIT KI & CREER D (2001) Experimental studies of adaptive differentiation in Bahamian *Anolis* lizards. *Genetica* *112–113*, 399–415.
- MASEL J (2005) Evolutionary capacitance may be favored by natural selection. *Genetics* *170*, 1359–1371.
- MCLEOD L (2007) Further investigations of the effect of low temperatures on the phenotype of the adults of *Precis octavia* (Cramer) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Metamorphosis* *18*, 48–55.
- MOCZEK AP (2007) Developmental capacitance, genetic accommodation, and adaptive evolution. *Evol. Dev.* *9*, 299–305.
- MOCZEK AP (2008) On the origins of novelty in development and evolution. *BioEssays* *30*, 432–447.
- MOCZEK AP, SULTAN S, FOSTER S, LEDÓN-RETTIG C, DWORKIN I, NIJHOUT HF, ABOUHEIF E & PFENNIG DW (2011) The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proc. R. Soc. B* *278*, 2705–2713.
- MÜLLER GB (2003) Homology: The evolution of morphological organization. In: Müller GB & NEWMAN SA (eds) *origination of organismal form. Beyond the gene in developmental and evolutionary biology. Vienna Series in Theoretical Biology.* Cambridge, MA, pp 51–69.

- NIJHOUT HK (1999) Control mechanisms of polyphenic development in insects. *Bioscience* 49, 181–192.
- NIJHOUT HF (2003) Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evol. Dev.* 5, 9–18.
- NUSSEY DH, POSTMA E, GIENAPP P & VISSER ME (2005) Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310, 304–306.
- PARSONS KJ & ROBINSON BW (2006) Replicated evolution of integrated plastic responses during early adaptive divergence. *Evolution* 60, 801–813.
- PFENNIG DW & MCGEE M (2010) Resource polyphenism increases species richness: a test of the hypothesis. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 577–591.
- PFENNIG DW & MURPHY PJ (2000) Character displacement in polyphenic tadpoles. *Evolution* 54, 1738–1749.
- PFENNIG D, WUND MA, SNELL-ROOD EC, CRUIKSHANK T, SCHLICHTING CD & MOCZEK AP (2010) Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 25, 459–467.
- PIGLIUCCI M (2001) Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture. Baltimore and London.
- PIGLIUCCI M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 20, 481–486.
- PRICE TD (2006) Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. *J. Exp. Biol.* 209, 2368–2376.
- PRICE TD, QVARNSTRÖM A & IRWIN DE (2003) The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270, 1433–1440.
- RAJAKUMAR R, SAN MAURO D, DIJKSTRA MB, HUANG MH, WHEELER DE, HIOU-TIM F, KHILA A, COURNOYEA M & ABOUHEIF E (2012) Ancestral developmental potential facilitates parallel evolution in ants. *Science* 335, 79–82.
- RÉALE D, BERTEAUX D, MCADAM AG & BOUTIN S (2003) Lifetime selection on heritable life-history traits in a natural population of red squirrels. *Evolution* 57, 2416–2423.
- REZNICK DN & GHALAMBOR CK (2001) The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* 112–113, 183–198.
- SCHEINER SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24, 35–68.
- SCHEINER SM (2002) Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *J. Evol. Biol.* 15, 889–898.
- SCHEINER SM & LYMAN RH (1991) The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *J. evol. Biol.* 4, 23–50.
- SCHLICHTING CD (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17, 667–693.
- SCHLICHTING CD (2004) The role of phenotypic plasticity in diversification. In: DEWITT TJ & SCHEINER SM (2004) Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches. Oxford Univ. Press, S. 191–206.
- SCHLICHTING CD & PIGLIUCCI M (1998) Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland, Mass.
- SCHLICHTING CD & SMITH H (2002) Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evol. Ecol.* 16, 189–211.
- SCHOENER TW (2011) The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological Dynamics. *Science* 331, 426–429.
- SHINE R & DOWNES SJ (1999) Can pregnant lizards adjust their offspring phenotypes to environmental conditions? *Oecologia* 119, 1–8.
- SNELL-ROOD EC, VAN DYKEN DJ, CRUIKSHANK T, WADE MJ & MOCZEK AP (2010) Toward a population genetic framework of developmental evolution: the costs, limits, and consequences of phenotypic plasticity. *BioEssays* 32, 71–81.
- STANSBURY MS & MOCZEK AP (2013) The evolvability of arthropods. In: MINELLI A et al. (eds.) Arthropod biology and evolution. Berlin, Heidelberg, S. 479–493.
- STERN DL & EMLEN DJ (1999) The developmental basis for allometry in insects. *Development* 126, 1091–1101.
- SULTAN SE (2003) Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evol. Dev.* 5, 25–33.
- SULTAN SE & STEARNS SC (2005) Environmentally contingent variation: Phenotypic plasticity and norms of reaction. In: HALLGRÍMSSON A & HALL BK (eds) Variation. Amsterdam: Elsevier, pp 303–332.
- SUZUKI Y & NIJHOUT F (2006) Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science* 311, 650–652.
- PIGLIUCCI M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 20, 481–486.
- ULLER T (2008) Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends Ecol. Evol.* 23, 432–438.
- VAN BUSKIRK J & STEINER UK (2009) The fitness costs of developmental canalization and plasticity. *J. evol. Biol.* 22, 852–860.
- VEDDER D (2012) Gründereffekt bei Eidechsen: Ein Freilandexperiment auf Inseln. *Stud. Integr. J.* 19, 107–109.
- WADDINGTON CH (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7, 118–126.
- WEST-EBERHARD MJ (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20, 249–278.
- WEST-EBERHARD MJ (2003) Developmental Plasticity and Evolution. Oxford.
- WHITMAN DW & AGRAWAL AA (2009) What is Phenotypic Plasticity and Why is it important? In: WHITMAN DW & ANANTHAKRISHNAN TN (eds) Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences. Science Publishers.
- WHITTLE C, OTTO S, JOHNSTON M & KROCHKO J (2009) Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *Botany* 87, 650–657.
- WUND MW, BAKER JA, CLANCY B, GOLUB JL & FOSTER SA (2008) A test of the „flexible stem“ model of evolution: Ancestral plasticity, genetic accommodation, and morphological divergence in the Threespine Stickleback radiation. *Am. Nat.* 172, 449–462.

Anmerkungen und Originalzitate

Blau gesetzte Fußnoten sind Originalzitate, die keine zusätzlichen Informationen beinhalten.

¹ „Interest in phenotypic plasticity has grown exponentially in the last 20 years, igniting an explosion of literature.“ (4)

² „How do *nature* (genetics) and *nurture* (environment) interact to yield the plants, animals, and of course human beings that we see around us?“ (PIGLIUCCI 2001, xiii)

³ „However, because virtually all phenotypic traits result from underlying biochemical-physiological processes, virtually all phenotypic plasticity represents (or results from) altered physiology“ (W&A 9).

⁴ „Development is particularly susceptible to deviating perturbations, with manifold downstream consequences,

and this is why plasticity theory is closely tied to development“ (W&A 10).

⁵ „Under phenotypic plasticity, nature cannot be separated from nurture“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 25).

⁶ „Epigenetic inheritance further blurs genes and environment“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 25).

⁷ „Phenotypic plasticity is often considered the opposite of canalization“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 22).

⁸ „It is the rule rather than the exception for *traits* to exhibit some, or even substantial, environmental modifications“ (SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1998, 315).

⁹ „Cues tend to be non-harmful stimuli (i.e., photoperiod or a predator-released chemical) that do not harm the individual directly, whereas stimuli, themselves, are often harmful selective agents (toxin, high temperature)“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 12).

¹⁰ „The spadefoot toad *Scaphiopus* has a remarkable strategy for coping with a particularly harsh environment. The toads are called out from hibernation by the thunder that accompanies the first spring storm in the Sonoran desert“ (GILBERT 2001).

¹¹ „Many environment-induced phenotypic changes are active in that the response involves multiple regulatory genes and processes acting at different hierarchies to produce a complex, coordinated change. ... In contrast to active plasticity, other environmentally induced phenotypic alterations appear to be simple susceptibilities to physical or chemical environmental stresses. ... Small size resulting from poor nutrition is perhaps the classic example of passive plasticity“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 18).

¹² „...the odor can be perceived *before* the predator is close enough to attack. Female voles react to the predator's odor by suppressing breeding behavior, regardless of their age. The females 'actively avoided copulations under high predation risk,' and therefore 'breeding suppression is mediated by a change in female mating behavior“ (PIGLIUCCI 2001, 194).

¹³ „Some plastic responses are anticipatory, in that individuals initiate phenotypic change before the appearance of a harmful (or beneficial) environmental factor. Examples include diapause induction before the onset of winter, and detoxification induction in caterpillars. Some plants exhibit defense plasticity whereby caterpillar feeding induces the production of the plant hormones jasmonate and salicylate, which, in turn, triggers synthesis of anti-herbivore toxins (Chapter 7) ... Anticipatory and responsive plasticities are sometimes termed *cued plasticity* and *direct plasticity*, respectively“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 17).

¹⁴ „Many examples of phenotypic plasticity are clearly adaptive (i.e., beneficial as the result of past selection), such as some immune responses, antipredator defenses, acclimatizations, diapause, life-history shifts, dispersals, etc. (...). Other plasticities are non-adaptive. These include many *susceptibilities* to abiotic factors, and manipulations of hosts by parasites and pathogens“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 15).

¹⁵ „By nonadaptive we mean that compared to the ancestral phenotype, the environmentally induced phenotype in the new environment has on average reduced fitness or is further away from the new adaptive peak“ (GHALAMBOR et al. 2007, 399).

¹⁶ „In order for plasticity to be adaptive, there are several key components of an infrastructure for plastic response: signal reception, signal transduction, signal translation, and the resulting product(s)“ (196).

¹⁷ „Transgenerational plasticity should evolve when parent's environment predicts that of the offspring“

(WHITMAN & AGRAWAL 2009, 33).

¹⁸ „... the environment also plays an instructive role in producing variation during development. External environmental cues can influence developmental rates and / or trajectories and lead to the production of distinct phenotypes from the same genotype. This can result in a better match between adult phenotype and selective environment and thus represents a potential solution to problems posed by environmental fluctuation. The phenomenon is called adaptive **developmental plasticity**“ (BELDADE et al. 2011, 1347). „The term **developmental plasticity** will be used to refer to those cases where the environmentally induced variation is the product of changes in pre-adult development“ (BELDADE et al. 2011, 1348).

¹⁹ Man spricht auch von „*ontogenetic contingency*“, wenn die plastische Reaktion von der vorausgegangenen ontogenetischen Entwicklung abhängig ist bzw. nur während bestimmter Phasen der Ontogenese erfolgt (PIGLIUCCI 2001, 151), in letzterem Fall kann man auch von einem Plastizitätsfenster („window for plasticity“) sprechen (PIGLIUCCI 2001, 153).

²⁰ „Strathmann et al. (1992) studied the effect of food supply and the development of sea urchin larvae. They exposed larvae in the laboratory and in the field to different amounts of food and observed heterochronic shifts owing to alterations in the timing of development of larval and juvenile structures. Most interestingly, they noted that the direction of these plastic shifts paralleled morphological and ecological changes across closely related species in evolutionary time“ (PIGLIUCCI 2001, 144).

²¹ „In sub-Saharan Africa, larvae that develop during the wet season produce adults with conspicuous wing patterns that include large marginal eyespots, while those that develop during the dry season produce adults with dull brown colours and very small eyespots. ... Like many polyphenisms, eyespot plasticity is related to the regulation of steroid hormones. Pupal titres of ecdysone and 20-hydroxyecdysone peak earlier at the higher temperatures that lead to the production of large eyespots.“ (BELDADE et al. 2011, 1349).

²² „The time of metamorphosis is controlled by the pond. If the pond does not dry out, development continues at its normal rate, and the alga-eating tadpoles eventually develop into juvenile spadefoot toads. However, if the pond is drying, overcrowding occurs, and some of the tadpoles embark on an alternative developmental pathway. They develop a wider mouth and more powerful jaw muscles which enable them to eat, among other things, other *Scaphiopus* tadpoles (...). These carnivorous tadpoles metamorphose quickly, albeit into a smaller version of the juvenile spadefoot toad. The signal for this accelerated metamorphosis appears to be the change in water volume“ (GILBERT 2001, 6).

²³ „The trade-off is that the toads generated by fast-metamorphosing tadpoles lack the fat reserves of those toads produced from the more slowly growing tadpoles, and their survival rate after metamorphosis is not as high as that of those toads developing from slower growing larvae“ (GILBERT 2001, 6).

²⁴ „Studies of molecular mechanisms underpinning caste determination are starting to provide an integrated picture of how nutrition triggers the differentiation of alternative adult phenotypes, including through the effects of hormones and DNA methylation on gene expression. ... The general model from hormonal studies posits that a rich larval diet results in elevated JH titres; above a certain threshold these cause individuals to develop into queens, and below into workers“ (BELDADE et al. 2011, 1350).

²⁵ „One environmentally labile and ecologically important aspect of plant development is the proportion of biomass allocated to functionally distinct tissues such as roots, leaves, stems, and reproductive structures. ... For example, in response to reduced light availability, genetically identical plants of *P. persicaria* sharply increased the proportion of their tissue allocated to leaves. ... A second ecologically important aspect of allocational plasticity in plants is increased biomass allocation to root tissue in response to limited soil resources, such as water or mineral nutrients. ... Once again, however, plants of the more environmentally tolerant *P. persicaria* expressed greater allocational plasticity, in this case increasing root allocation significantly more in the dry soil treatment „ (SULTAN 2003, 26).

²⁶ „In summary, resistance expression significantly alters a plant's transcriptome and, thus, its morphological, chemical and metabolic phenotype“ (HEIL 2010, 557).

²⁷ „Adaptive phenotypic plasticity allows organisms to cope with a range of environments varying over space and time. Phenotypic plasticity is favored in fluctuating environments because it reduces variance in fitness from one generation to the next and results in high geometric mean fitness. Furthermore, phenotypic plasticity allows a population to invade multiple, disparate ecological niches, thus extending the geographic range and decreasing the probability of extinction caused by habitat loss or environmental stochasticity“ (SNELL-ROOD et al. 2010, 71).

²⁸ „Because it can increase fitness in multiple environments, phenotypic plasticity widens niche breadth and geographic range, and may aid dispersal and colonization ... and evolutionary transitions. ... Plastic species should be able to survive ecological catastrophes and avoid extinctions, ... Plasticity may foster adaptive evolution by allowing genotypes to jump maladaptive valleys to reach fitness peaks in adaptive landscapes. ... It may also protect hidden genetic diversity from elimination, allowing that stored diversity to be exposed under specific conditions. ... Phenotypic plasticity may serve a similar role by both shielding genetic diversity, and by producing organic novelty that can then be incorporated into the genome via genetic assimilation“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 27).

²⁹ „Its greatest contribution appears to be in promoting the occupation of new niches by means of the production of phenotypic alternatives, paving the way for genetic differentiation. Another key role may be to shield genetic diversity from the discerning eye of selection. Finally, it may enhance the long-term survival of taxa, via species selection“ (SCHLICHTING 2004, 191).

³⁰ „Numerous physiological mechanisms accomplish plasticity, including transcription, translation, enzyme, and hormonal regulation, producing local or systemic responses“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 1). „Es benötigt den Erwerb von komplizierten genetischen Kontrollelementen, die die Umweltbedingungen messen und selektiv verschiedene Gengruppen in Abhängigkeit von diesen Bedingungen aktiviert“ (übersetzt aus: MYERS PZ (2006) Evolution of a polyphenism. http://scienceblogs.com/pharyngula/2006/02/evolution_of_a_polyphenism.php (Zugriff 7. 2. 2014)

³¹ „In fact, a hormonal regulation has been characterized for most, if not all, well-described examples of developmental plasticity“ (BELDADE et al. 2011, 1356). „It has been demonstrated that DNA methylation plays a key role in mediating many cases of environmentally induced phenotypic variation“ (1357). „In many cases, the same hormone influences multiple developmental decisions and different traits during the development of one same organism; ... The environmental cues can induce changes

in titres and / or dynamics of hormone production, and the hormones can then affect gene expression“ (BELDADE et al. 2011, 1356).

Ein Beispiel: In sub-Saharan Africa, larvae that develop during the wet season produce adults with conspicuous wing patterns that include large marginal eyespots, while those that develop during the dry season produce adults with dull brown colours and very small eyespots. ... phenotypes. Like many polyphenisms, eyespot plasticity is related to the regulation of steroid hormones. Pupal titres of ecdysone and 20-hydroxyecdysone peak earlier at the higher temperatures that lead to the production of large eyespots“ (BELDADE et al. 2011, 1349).

³² „1. They shape the organism in response the genetic programming (G-component). 2. They carry the information from environmental receptors, which triggers the genotypic-specific reactions we call phenotypic plasticity (E-component)“ (PIGLIUCCI 2001, 124).

³³ „On the other extreme are highly choreographed responses to environmental changes such as nutrition-dependent modification of growth and reproduction, physiological responses to temperature shock or oxygen deprivation, caste formation, seasonal migration, learning, and many more. ... From minimizing fluctuations in blood sugar levels in the face of nutritional variation to the maintenance of proper scaling relationships of body parts during growth, organisms flexibly adjust a vast array of plastic processes on some levels of biological organization to ensure phenotypic constancy on others „ (STANSBURY & MOCZEK 2013, 488).

³⁴ „A single day of shortened photoperiod or lowered temperature is typically not enough to induce a polyphenic switch. Some kind of summation or integration of the environmental signal evidently occurs during the sensitive period“ (NIJHOUT 1999, 184).

³⁵ Ein Beispiel dafür ist die Reaktion des Krebses *Daphnia* auf verschiedene Umweltreize: „The overall scenario, therefore, suggests a complex interaction among predator presence, food availability, population dynamics, and maternal effects to shape the selection pressures on reaction norms for predator avoidance in this crustacean“ (PIGLIUCCI 2001, 168).

PIGLIUCCI (2001, 172) spricht von „plasticity integration“ und beschreibt einen Effekt, den er als „Bradshaw-Sultan-effect“ bezeichnet: „... a situation in which across-environment stability of a given phenotypic trait (e. g., fitness) is achieved because of marked plasticity in another trait (e. g., ability to produce different leaves under different conditions)“. Ein Beispiel dafür ist die Knöterich-Art *Polygonum persicaria*: Gestresste Pflanzen mit wenig Licht produzieren nicht weniger Masse in den Sämlingen, sondern es wird beim Perikarp eingespart. „As expected, low light availability has forced the plant to 'cut' fruit biomass. However, instead of decreasing the more crucial seed provisioning, the mother plant had reduced the less important outer shell. While this still affects the seed's germination behavior, and possibly the seed's longevity in the soil, it does not significantly affect offspring survival and establishment, *definitely a smart strategy for a brainless organism*. What we are observing here is a situation in which plasticity for one trait leads to homeostasis for a fitness-related character. To put it as Sultan did: 'This response by parent plants evidently constitutes functional homeostasis: adaptive constancy of phenotypic traits central to fitness, achieved by plasticity in developmentally related traits.'“ (PIGLIUCCI 2001, 173; Hervorhebung nicht im Original). (Originalarbeit darüber: Sultan SE (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot. Neerland.* 44, 363-383.)

³⁶ „The number of genes whose expression is up- or downregulated in response to simple environmental signals is remarkably large. For example, defined light signals that operate through single photoreceptors affect the expression of *up to one-third of all genes in Arabidopsis* (...). Defense responses investigated under defined conditions demonstrated changes in the expression of *more than 2000 genes* (...) whereas drought and cold stress have been shown to affect the expression of *at least 1300 genes*“ (SCHLICHTING & SMITH 2002, 192; Hervorhebungen nicht im Original). Vgl. auch DEWITT (1998, 467): „The facultative nature of plastic development requires that a genome encode accessory developmental pathways and associated buffering systems, sensory systems to guide development, and perhaps other developmental components.“

³⁷ „Detailed understanding of biochemical pathways and mechanisms exists for pathogen-induced plasticity in vertebrates and plants (Frost 1999, DeFranco 2007, Chapter 7), beetle horns (Emlen et al. 2007, Chapter 3), butterfly polyphenisms (Chapter 9), body size and allometry (Emlen and Allen 2004, Shingleton et al. 2007, Chapters 10, 13), wing polyphenisms (Chapter 14), some acclimations (Chapter 16), stress proteins (Chapter 17), and social castes (Page and Amdam 2007). For adaptive, coordinated phenotypic plasticity, the process involves cue recognition, stimulus transduction, and complex effector systems“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 20).

³⁸ Die Komplexität der Regulation allgemein und plastischer Reaktionen im Besonderen macht beispielhaft dieses Zitat deutlich: „For example, in *Drosophila* whether or not a gene will be expressed, is determined by the binding of from 1 to 20 transcription factors to the control region. Some transcription factors bind only to the control regions of only a few genes, but many bind to those of hundreds of genes. Some may even bind to a considerable fraction of the whole genome“ (SULTAN & STEARNS 2005, 320).

³⁹ „... a single environmental factor may alter the phenotypes of an entire population, providing natural selection with access to perhaps thousands of environmentally altered individuals, as opposed to a single mutant individual“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 23).

⁴⁰ „In contrast to the rapid response produced by plasticity, if the production of newly favored phenotypes requires new mutations, the waiting time for such mutations can be prohibitively long and the probability of subsequent loss through drift can be high“ (PFENNIG et al. 2010, 459f.).

⁴¹ „In addition, mutations generally arise randomly with no correlation to specific environments, whereas new environmentally induced phenotypes are both directional and highly correlated with the specific new environment, allowing new environments to immediately produce and select among new phenotypes“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 23).

⁴² „With phenotypic plasticity, the environment plays a dual role in evolution: it both creates phenotypic variation and selects among that variation. This is a major change in how we view evolution“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 23). „And, because the environment in which an individual develops determines its phenotype, the environment also assumes a greater role in evolution, and may, in fact, produce more viable phenotypic variation than do mutations (West-Eberhard 2003, 2005). This is because mutations are not only rare, but usually deleterious. In contrast, a single environmental factor may alter the phenotypes of an entire population, providing natural selection with access to perhaps thousands of

environmentally altered individuals, as opposed to a single mutant individual“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 23).

⁴³ Diese Pufferung der Lebewesen gegen genetische und umweltinduzierte Variationen und Störungen wird auch als „developmental capacitance“, was mit „Aufnahmefähigkeit“ oder „Belastbarkeit der Entwicklung“ übersetzt werden könnte. Gemeint ist, dass die ontogenetische Entwicklung ein gewisses Maß an Störungen von außen (Umwelt) und von Fehlern im Erbgut durch Korrektursysteme ausgleichen und damit abpuffern und verkraften kann. Diese an sich störenden Variationen im Erbgut sind damit vor Selektion geschützt, weil ihre Auswirkungen sozusagen ausgefiltert werden und nicht in Erscheinung treten. Sie machen sich also nicht im Phänotyp bemerkbar (MOCZEK 2008, MASEL 2005).

⁴⁴ „Most organisms contain large amounts of ‘non-functional’ genetic material in their genomes. These genes are normally repressed, via genetic canalization. However, extreme environmental or biochemical conditions may disrupt such inhibition, allowing expression of these hidden genes (releasing hidden phenotypes), while reducing expression of others, leading to novel phenotypes“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 29).

⁴⁵ „Plasticity may shield genetic variability from selection, available for release in the future“ (SCHLICHTING & SMITH 2002, 203).

⁴⁶ „It may also protect hidden genetic diversity from elimination, allowing that stored diversity to be exposed under specific conditions. ... Phenotypic plasticity may serve a similar role by both shielding genetic diversity, and by producing organic novelty that can then be incorporated into the genome via genetic assimilation „ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 27).

⁴⁷ „The ultimate origin of such genetic variation is mutation. Hence, phenotypic plasticity is a consequence of mutational evolution. However, there is a fundamental difference between traditional mutational evolution and evolution via phenotypic plasticity. The mutations that produce specific plastic responses may remain hidden from the phenotype (or at least to that specific trait state) for millions of years“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 35). „In general, mutations have little evolutionary impact until they are exposed in the phenotype“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 36).

⁴⁸ „These mechanisms have the potential to promote evolvability, in the sense of revealing potentially adaptive phenotypic variation at a time when it might most needed. They act as ‘capacitors.’ Following this analogy, variation gradually produced by mutation is stored in a hidden form by the capacitor. When needed, this variation can be released, and the occasional revelation of latent variation may lead to evolutionary innovations.“ (MASEL 2005, 1359)

⁴⁹ Die Schäden beim Ausfall von Hsp90 sprechen diesbezüglich eine klare Sprache. Hsp90 ist ein Chaperon, das heißt es sorgt für korrekte Faltung von Proteinen; viele dieser Proteine haben Aufgaben in der Signalübertragung wichtiger Entwicklungswege. Es puffert gegen umweltbedingte Fehler ab, z. B. wenn ein temperaturabhängiger Fehler in der Proteinfaltung auftritt. Ebenfalls sorgt es dafür, dass trotz genetischer Variation die Faltung korrekt erfolgt (stiller Polymorphismus). Entsprechend sorgt der Ausfall von Hsp90 für viele, z. T. schwere Schäden, da die Fehler und Störungen nicht mehr korrigiert werden. Dadurch wird die kryptische genetische Variation „offenbar“. Homozygote Mutationen von Hsp90 sind letal und können daher nicht in der Population fixiert werden.

⁵⁰ Man müsste, wie MOCZEK (2008, 443) schreibt, auf das Zusammentreffen zweier glücklicher Zufälle hoffen:

1. Durch Zufall ändert eine bestimmte Umweltstörung die Entwicklung so, dass sie einen angepassten Phänotyp produziert. 2. Durch Zufall wird kryptische genetische Variation freigegeben, deren Selektion den neuerlichen adaptiven Phänotyp stabilisieren könnte. Dann könnte Evolution durch genetische Akkommodation geschehen und umweltinduzierte phänotypische Variation vererbbar machen (MOCZEK 2008, 443, „durch Zufall“ ist auch im Original hervorgehoben). Schon der erste Zufall ist extrem unglaublich. MOCZEK (2008, 443) schreibt selbst: „Eine offene Frage bleibt, wie oft das wirklich in der Natur vorkommt und ob es an sich in der Lage ist, die Sorte von bedeutenden neuen Eigenschaften hervorzu- bringen, deren Ursprung wir zu erklären versuchen.“ Das Problem besteht, wie MASEL (2005, 1359) bemerkt, darin, dass alle Kosten eines Ansammelns kryptischer, potentiell innovativer Variation sofort getragen werden müssen, während die (nur eventuell gegebenen) Vorteile in der Zukunft liegen. Zukunftsorientierung aber gibt es in der Evolution nicht. (Aus JUNKER 2009b, 80)

⁵¹ „Longstanding theory suggests that developmental plasticity, the ability of an individual to modify its development in response to environmental conditions, might facilitate the evolution of novel traits. Yet whether and how such developmental flexibility promotes innovations that persist over evolutionary time remains unclear“ (MOCZEK et al. (2011).

⁵² „Phenotypic plasticity as a major mechanism for evolution – such as, invading new niches, speciation or macroevolution – has, at present, neither empirical nor model support“ (DE JONG 2005, 101).

⁵³ „primary player in macroevolutionary studies“ (PIGLIUCCI 2001, 197).

⁵⁴ „Perhaps one of the most intriguing examples of the macroevolutionary relevance of phenotypic plasticity is provided by temperature-dependent sex determination (TSD) in reptiles and other vertebrates and its relationship with the more common genotypic sex determination (GSD)...As for its macroevolutionary significance, Crews (1994) reviewed the evidence supporting the possibility that TSD may actually have been the ancestral condition in vertebrate evolution and that genotypic sex determination evolved later in several groups. Currently, TSD is found among the most ancient reptiles (e. g., turtles), as well as within derived groups such as snakes, lizards, and especially crocodylians (the closest relatives to birds)“ (PIGLIUCCI 2001, 209f.).

Als weiteres Beispiel für die Rolle der phänotypischen Plastizität bei Makroevolution bringt PIGLIUCCI (2001, 210) Viviparie: „He [ein Bearbeiter] found that a higher temperature has a positive effect on the hatchlings' morphology, behavior, and running speed. This example illustrates how plasticity can provide previously unforeseen alternative explanations for the evolution of novel phenotypes and/or life histories. Genotype-environment interactions may have played a much more fundamental role in macroevolution than has been assumed in the past.“ Auch hier wird von großer Plastizität ausgegangen, während der Übergang zu Viviparie nicht belegt und auch nicht theoretisch modelliert ist, sondern vergleichend erschlossen wird (dabei muss Evolution aber bereits vorausgesetzt werden).

⁵⁵ Dasselbe gilt für die Ausführungen von WEST-EBERHARD (1989) über Makroevolution. Die von ihr zitierten Beispiele betreffen in keinem Fall Entstehung von evolutionär Neuem, vielmehr wird nur angemerkt, dass die plastischen Unterschiede sozusagen makroevolu- tive Ausmaße haben: „...Alternative phenotypes that show a macroevolutionary degree of divergence by the above

definition have been discovered in a variety of taxa,...“ (WEST-EBERHARD (1989, 268). Evolutionstheoretisch stellt sich aber vor allem die Frage, woher die plastischen Unterschiede kommen, nicht um die Beschreibung des Istzustandes.

⁵⁶ „High levels of plasticity may increase the probability of population persistence but reduce the likelihood of genetic change, because the plastic response itself places the population close to a peak“ (PRICE et al. 2003, 1433).

⁵⁷ „The role of phenotypic plasticity in evolution has historically been a contentious issue because of debate over whether plasticity shields genotypes from selection or generates novel opportunities for selection to act“ (GHALAMBOR et al. 2007, 394). Ähnlich FUSCO & MINELLI (2010, 548): „... there is no general agreement on whether plasticity can drive the evolution of novel traits and promote taxonomic diversity, or on whether it has more often the effect of accelerating or retarding evolutionary change.“

BELDADE et al. (2011, 1353) schreiben: „The relevance of developmental plasticity to adaptive evolution is receiving increasing attention, despite the fact that developmental plasticity is characterized by phenotypic changes without changes in gene sequence, while adaptive evolution is specifically characterized by changes in allele frequencies. Phenotypic plasticity was often seen as being irrelevant or even a hindrance to adaptive evolution (...): (i) irrelevant because the raw material for evolution by natural selection is heritable phenotypic variation, and not environmentally induced phenotypes not transmitted from parents to progeny; and (ii) a hindrance because plasticity can shield genetic variation from natural selection.“

⁵⁸ So dürfte es bei der klassischen Löwenzahn-Modifikation Flachland / Hochgebirge sein, denn Gebirgsformen sind z. B. oft genetisch fixiert und würden im Flachland auch nicht größer werden.

⁵⁹ „Evolutionary biologists have long speculated that polyphenism—where a single genome produces alternative phenotypes in response to different environmental stimuli—facilitates speciation, especially when these alternative phenotypes differ in resource or habitat use, i.e. resource polyphenism“ (PFENNIG & MCGHEE 2010, 577).

⁶⁰ „Of course, it is always possible, indeed likely, that the *elements* now constituting the plastic response (e. g., chemical sensors of predator presence or of tannins) did evolve for different reasons and at one time had a different function (Ganfornina and Sanchez 1999). However, they must have been co-opted long ago, in order to ensure the sophisticated trigger-response mechanisms that we have discussed“ (PIGLIUCCI 2001, 149).

⁶¹ „Although it is generally acknowledged that phenotypic plasticity is an important property of developmental systems, that allows the organism to cope with environmental unpredictability and/or heterogeneity, its role in adaptive evolution remains contentious“ (FUSCO & MINELLI 2010, 548).

⁶² „The potential macroevolutionary role of plasticity as a starting point for adaptive divergence remains controversial“ (SULTAN & STEARNS 2005, 326).

⁶³ „Is plasticity only involved in fine-tuning the phenotype, or is it a central and essential part of local adaptation?“ (SULTAN & STEARNS 2005, 327)

⁶⁴ A particular plastic response may be highly advantageous in one season and detrimental in the the next“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 15).

⁶⁵ „Examples of interspecific comparisons of plastic responses show that indeed plasticity can evolve quite rapidly, since it can be very different in closely related

species“ (PIGLIUCCI 2001, 199).

⁶⁶ „The fact that each Genotype shows a different response (non-parallel reaction norms) represents genotype \times environment interaction ($V_{G \times E}$), indicating genetic variation in plasticity itself, upon which natural selection can act to alter the shape and variance of the species' reaction norm“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 7).

⁶⁷ „Again, there are good logistical reasons for avoiding studying the effects of selection on plasticity, given the large size of such experiments, as well as the difficulty of replicating ecologically plausible environmental conditions in a controlled fashion“ (PIGLIUCCI 2005, 482).

⁶⁸ „Many insects have evolved a well-defined critical period in development when the individual is sensitive to inducing stimuli, and this critical period occurs long before the alternative phenotype actually develops. Evolution of the use of a token stimulus requires a correlation between the token and the selective environment and that the organism is somehow able to use the token to accurately predict the future environment and match its phenotype accordingly“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 12).

⁶⁹ Plasticity „means that per generation there will usually be a greater variety of phenotypes available to selection than there are genotypes“ (WEST-EBERHARD 1989, 252).

⁷⁰ „In nature, where environmental conditions are perpetually variable, organisms face the challenge of maximizing fitness under heterogeneous conditions“ (AULD et al. 2010, 503).

⁷¹ „Plasticity as a trait has special properties not shared by most other traits. The most important property is that plasticity is often not expressed by or measurable on a single individual“ (SCHEINER 2002, 890).

⁷² „If environments were unchanging, then fixed phenotypes would be favored. But, because environments are constantly changing, plasticity is often favored“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 32).

⁷³ „In sum, plasticity evolution is favored by environmental variation, strong differential selection in alternative environments, cues that accurately signal environmental change, high fitness benefits and low costs to plasticity, and heritable genetic variance for plasticity“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 35).

⁷⁴ „Adaptive phenotypic plasticity allows organisms to cope with a range of environments varying over space and time. Phenotypic plasticity is favored in fluctuating environments because it reduces variance in fitness from one generation to the next and results in high geometric mean fitness. Furthermore, phenotypic plasticity allows a population to invade multiple, disparate ecological niches, thus extending the geographic range and decreasing the probability of extinction caused by habitat loss or environmental stochasticity. Despite its benefits, plasticity is neither ubiquitous nor infinite, leading biologists to search for the costs and limits that constrain the evolution and development of plasticity“ (SNELL-ROOD et al. 2010, 71).

⁷⁵ WHITMAN & AGRAWAL (2009, 34f.) weisen auf weitere Zusammenhänge mit dem Ausmaß der Plastizität hin: *K*-Strategen (Arten mit langlebigen Individuen, die wenige Nachkommen haben) sollten eher viel Plastizität haben im Vergleich zu *r*-Strategen. Polygene quantitative Merkmale sollten plastischer sein als Merkmale, die von einem einzigen Genort abhängen. Schnelle, reversible Plastizität im Verhalten und in der Physiologie sollten evolvieren, wenn die Umweltbedingungen sich schnell „hin und zurück“ ändern und wenn die Lebensspanne sehr viel länger ist als unterschiedliche Phasen der Um-

weltbedingungen.

⁷⁶ „Applied to the context of parental effects, this suggests that parentally induced plasticity is favored when (i) there is temporal or spatial fluctuation in environments across generations, (ii) offspring environmental conditions are predictable from the parental environmental conditions or the parental phenotype and (iii) the cost of obtaining information and responding appropriately is low for both parents and offspring“ (ULLER 2008).

⁷⁷ „Plasticity is thought to be evolutionarily favored under specific conditions, yet many theoretical predictions about benefits, costs, and selection on plasticity remain untested“, (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 1).

⁷⁸ „Via (1993a,b) argues that plasticity itself would not be selected upon, but rather subject to indirect selection via selection on the most extreme trait values representing the upper limits of the plastic response. Scheiner and Lyman (1989) and Schlichting and Pigliucci (1993) on the other hand, propose that selection can occur directly on plasticity, if plasticity increases the matching between the environmental conditions and the corresponding optimal phenotype“ (CRISPO 2007, 2472).

⁷⁹ „Both theoretical and empirical evidence amassed over the past 3 decades has clearly demonstrated that plasticity of virtually any type of trait can respond to selection; thus, it is now beyond doubt that plasticity can evolve“ (WUND et al. 2008, 449).

⁸⁰ „Several empirical examples indicate that plasticity increases after selection under new environmental conditions“ (CRISPO 2007, 2472).

⁸¹ Hypothese, dass Kontrastverstärkung (character displacement) evolviert, um Nahrungskonkurrenz zu minimieren. „Depending on their diet, individuals of both species develop into either a small-headed omnivore morph, which feeds mostly on detritus, or a large-headed carnivore morph, which specializes on shrimp. ... These results therefore demonstrate that selection to minimize competition for food can cause character displacement. They also suggest that both character displacement and phenotypic plasticity may mediate competitive interactions between species“ (PFENNIG & MURPHY 2000, 1738).

⁸² „**Carnivores** are favored in highly **ephemeral pools**, where shrimp are most abundant and where the carnivore's rapid growth and development increase the chance that tadpoles will metamorphose before the pond dries (Pfennig 1990, 1992a). **Omnivores**, conversely, are favored in **longer lasting pools**, because they tend to achieve metamorphosis in better condition (Pfennig 1992a)“ (PFENNIG & MURPHY 2000, 1739).

⁸³ „In other words, the thyroid hormone may be responsible for carrying the information from the external environment and triggering the adaptive response based on the genetic makeup of the individual“ (PIGLIUCCI 2001, 125). Ein ähnliches Beispiel ist der an anderer Stelle erwähnte Falter *Bicyclus anynana* (PIGLIUCCI 2001, 125).

⁸⁴ „Because no known mechanism can generate adaptive variation in anticipation of a novel environmental stimulus, such phenotypic variation should be random with respect to its adaptive value in the inducing environment“ (LEDON-RETTIG et al. 2008, 317).

⁸⁵ „We present evidence from a Dutch population of great tits (*Parus major*) for variation in individual plasticity in the timing of reproduction, and we show that this variation is heritable. Selection favoring highly plastic individuals has intensified over a 32-year period. This temporal trend is concurrent with climate change causing a mismatch between the breeding times of the birds and their caterpillar prey. Continued selection on plasticity can act to alleviate this mismatch“ (NUSSEY et

al. 2005, 304).

⁸⁶ „European great tits (birds) depend on caterpillars to feed their young. With earlier springs, the caterpillars have been maturing earlier, before the tit chicks hatch, leading to a decline in lifetime reproductive success of the birds. Among the tits, there is genetic variation in the ability to adjust egg-laying date. The individual birds most able to modify the timing of egg laying in response to the earlier springs are the ones that maintain the greatest lifetime reproductive success“ (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006).

⁸⁷ „As these examples show, the effects of rapid climate warming have penetrated to the level of the gene in a diverse group of organisms. These genetic changes in populations affect the timing of major life history events: when to develop, when to reproduce, when to enter dormancy, and when to migrate“ (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006, 1478).

⁸⁸ „At least within insect species, northern populations use longer day lengths to cue the initiation of dormancy earlier in the fall than do southern populations, and recent climate warming has resulted in a genetic shift toward the use of shorter, more southern day lengths“ (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006, 1477).

⁸⁹ „For example, Canadian red squirrels are reproducing earlier in the spring, thereby capitalizing on earlier spruce cone production. Blackcaps (birds) in central Europe have been increasingly overwintering in Britain rather than Iberia; the genetically distinct British subpopulation arrives earlier at the nesting grounds and thus obtains superior territories or mates“ (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006).

⁹⁰ „Insects are also adapting to recent, longer growing seasons. In European, North American, and Australian populations of fruit flies, the frequencies of different alleles and of chromosomal inversions have been shifting toward the frequencies of more southern populations. With longer growing seasons, populations of North American mosquitoes that live in pitcher plants have shown a genetic shift toward the use of shorter, more southern day lengths to cue the initiation of larval dormancy“ (BRADSHAW & HOLZAPFEL 2006, 1477).

⁹¹ Die Behauptung von MYERS (2006) in einem Internetartikel (MYERS PZ (2006) Evolution of a polyphenism. http://scienceblogs.com/pharyngula/2006/02/evolution_of_a_polyphenism.php), man habe beim Tomatenschwärmer direkt die Evolution eines „komplexen, polygenischen, polyphenen Merkmals“ durch genetische Assimilation und Akkommodation im Labor beobachtet, ist durch die experimentellen Daten nicht gedeckt, wenn damit die *de novo*-Entstehung gemeint sein sollte.

⁹² „If there were no cost or limitation to plasticity, then one would expect the evolution of a *Darwinian monster*, an organism able to perfectly adapt by plasticity to any and all environmental conditions“ (PIGLIUCCI 2001, 174).

⁹³ z. B. „linkage of plasticity genes with genes conferring low fitness“ (DEWITT 1998, 467).

⁹⁴ „The most commonly discussed cost is that of maintaining the sensory and regulatory machinery needed for plasticity, which may require energy and material expenses“ (DEWITT et al. 1998, 77).

⁹⁵ „Despite its benefits, plasticity is neither ubiquitous nor infinite, leading biologists to search for the costs and limits that constrain the evolution and development of plasticity“ (SNELL-ROOD et al. 2010, 71).

⁹⁶ „... our understanding of the limits of plasticity, and how they may be underlain by the costs of plasticity, is still in its infancy“ (AULD et al. 2010, 503).

⁹⁷ „The benefit of plasticity can be reduced if facultative development is associated with energetic costs,

developmental instability, or an impaired developmental range“ (DEWITT 1998, 465).

⁹⁸ „Despite the current interest in costs and limits of plasticity, several lines of reasoning suggest that they might be difficult to demonstrate“ (DEWITT et al. 1998, 77).

⁹⁹ „Plasticities are under conflicting selective pressures (Sih 2004) and carry numerous costs and tradeoffs (DeWitt et al. 1998, Fordyce 2001, Chapters 3, 7, 10, 11, 12, 14), and some have argued that it is nearly impossible to ever know their total cost/benefit ratios“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 15).

¹⁰⁰ A frequently considered limit to the benefit of plasticity is that the environmental cues guiding plastic development can be unreliable“ (DEWITT et al. 1998, 77).

¹⁰¹ „(C1) maintenance costs of the sensory and regulatory mechanisms that produce plasticity; (C2) production costs of inducible phenotypes in excess of costs paid by fixed genotypes to produce the same phenotype; (C3) information acquisition costs obtained during environmental sampling; (C4) developmental instability costs that result if plastic development is more variable than fixed development; and (C5) genetic costs such as linkage of plasticity genes with genes conferring low fitness. ... „(L1) *information reliability limits* associated with imperfect correlations between the cue that triggers plasticity and the true state of the environment; (L2) *lag time limits* where there is a delay in sensing and responding to environmental information; (L3) *developmental range limits* which occurs if plastic development is incapable of producing extreme phenotypes that are possible through fixed development; and (L4) an *epiphenotype problem*, where add-on phenotypes may be less effective than developing the phenotype during early ontogeny“ (DEWITT 1998, 466f.).

¹⁰² „A cost implies that in a constant environment, where there is no selection to maintain plasticity, it will be lost. ... Thus, exploitation of new habitats may be associated with a loss of plasticity and the evolution of specialization“ (PRICE et al. 2003, 1433).

¹⁰³ „In this review, we have argued that moderate amounts of (adaptive) plasticity are optimal for evolution in novel environments“ (1438).

¹⁰⁴ „Our meta-analysis of all empirical estimates of plasticity costs revealed that, surprisingly, fitness costs were relatively mild and acted about equally often in favour of and against plasticity“ (VAN BUSKIRK & STEINER 2009, 857).

¹⁰⁵ „... we do not yet have a good understanding of how traits and plasticities come into being in the first place. ... It is one (relatively easy) thing to understand how something can be altered by natural selection and historical accidents once it is in place, but much more difficult to produce a testable theory of how the necessary genetic machinery for a character or plasticity emerged in the distant past“ (PIGLIUCCI 2001, 242).

¹⁰⁶ „One can argue that the deep mysteries of evolutionary biology lie outside of what most evolutionary biologist actually do in their daily research. ... We have a wealth of information on genetic variation for plasticity in natural populations, and we even think we can predict the future evolution of plasticity thousands of generations into the future by using quantitative genetic models. However when it comes to the question of how any form of plasticity evolved to begin with, we are forced into reverent silence“ (PIGLIUCCI 2001, 249). WEST-EBERHARD schreibt (1989, 150): „The discussion emphasizes how plasticity influences the course of evolution, not how plasticity itself evolves.“

¹⁰⁷ „I conclude that the phenomenon of positive selec-

tion may be of relatively minor importance in phenotypic evolution. Instead, phenotypic plasticity and changes in the direction and nature of purifying selection, combined with the chance fixation of neutral or nearly neutral mutations, are proposed to be the major factors in the evolution of adaptive phenotypes“ (HUGHES 2012, 348).

¹⁰⁸ „This mechanism involves ancestral phenotypic plasticity followed by specialization in one alternative environment and thus the permanent expression of one alternative phenotype. Once this specialization occurs, purifying selection on the molecular basis of other phenotypes is relaxed. Finally, mutations that permanently eliminate the pathways leading to alternative phenotypes can be fixed by genetic drift“ (HUGHES 2012, 347).

¹⁰⁹ „Moreover, several recent studies have provided evidence that successful radiations in the evolutionary past have been due to traits present in the ancestors before the radiation“ (HUGHES 2012, 351).

¹¹⁰ Sie kritisieren am PRM-Modell außerdem, dass danach Homogenisierung der Umwelt (das gleichförmiger Werden) öfter vorkomme als Heterogenisierung. Doch das behauptet HUGHES nicht. Sein Modell gilt nur für Fälle einer Homogenisierung der Umwelt. Ob im Falle einer Heterogenisierung Plastizität zunimmt und wenn ja wie, ist eine eigene Frage, die HUGHES nicht behandelt.

¹¹¹ „A key prediction of this ‘flexible stem’ model of adaptive radiation is that patterns of phenotypic divergence in derived groups should mirror patterns of developmental plasticity in their common ancestor“ (WUND et al. 2008).

¹¹² „West-Eberhard (2003) has termed such radiations „flexible stem“ systems, in which the developmental plasticity of an ancestral stem group repeatedly generates independently derived populations belonging to a specific set of ecotypes“ (WUND et al. 2008, 450). „West-Eberhard (2003) has proposed the ‘flexible stem’ model of adaptive evolution, whereby the evolution of derived ecotypes is contingent on the form of developmental plasticity expressed by the ancestor in response to novel conditions. This model is founded on a long-standing hypothesis regarding the role of plasticity in constraining subsequent adaptive evolution“ (WUND et al. 2008, 455f.).

¹¹³ „The threespine stickleback radiation provides an excellent opportunity to test this prediction because the marine form is representative of the ancestral stem group, which has repeatedly given rise to several characteristic ecotypes. We examined plasticity of several aspects of shape and trophic morphology in response to diets characteristic of either the derived benthic ecotype or the limnetic ecotype. When marine fish were reared on alternative diets, plasticity of head and mouth shape paralleled phenotypic divergence between the derived ecotypes, supporting the flexible stem model“ (WUND et al. 2008, 449).

¹¹⁴ „Evidence from other radiations also indicates a potential role for the influence of plasticity on subsequent patterns of divergence“ (WUND et al. 2008, 460).

¹¹⁵ Kürzlich wurden zufällig zusammengestellte Pärchen von einer Insel mit größeren Gehölzen auf sieben durch Hurrikans verwüsteten Inseln ausgesetzt und es konnte gezeigt werden, dass der Gründereffekt wirksam war. Das heißt: Trotz ähnlicher Selektionsbedingungen auf den sieben Inseln (Gehölze mit dünnen Ästen) gab es Unterschiede im Ausmaß der Anpassungen der Beine und Füße (KOLBE et al. 2012; vgl. VEDDER 2012 und frühere Versuche von LOSOS et al. 2001). Die Größe nahm nach einigen Generationen erwartungsgemäß ab, aber die Größenabnahme war unterschiedlich. Je nach der Häufigkeit des Vorkommens unterschiedlicher

Astdicken zeigen sich wiederholt und unabhängig auf verschiedenen Inseln verschiedene Anpassungen bzw. Spezialisierungen der Beine und Füße der Eidechsen.

¹¹⁶ „Consequently, our results suggest the intriguing hypothesis that plasticity may play an important role in the early stages of anole adaptive evolution“ (LOSOS et al. 2000, 304).

¹¹⁷ Losos et al. (1998) untersuchten sechs unterschiedlich spezialisierte ökologische Rassen („ecomorphs“) der von *Anolis*, die auf vier Inseln der Großen Antillen leben. Auf allen Inseln gibt es entsprechende Lebensräume, an welche die untersuchten Rassen angepasst sind. Aus mitochondrialen DNA-Sequenzen konnte geschlossen werden, dass die ähnlichen Eidechsenrassen sich unabhängig auf den einzelnen Inseln entwickelt hatten und sich nicht von einem gemeinsamen Vorfahren ausgehend auf die Inseln verbreitet hatten. Die ökologischen Rassen bildeten nämlich meistens keine monophyletischen Gruppen. Die Abfolgen, wie diese speziellen Anpassungen erworben wurden, erwiesen sich dagegen als unterschiedlich.

¹¹⁸ „These results indicate that not only is hindlimb length a plastic trait in these lizards, but that this plasticity leads to the production of phenotypes appropriate to particular environments. Comparison to hindlimb lengths of other *Anolis* species indicates that the range of plasticity is limited compared to the diversity shown throughout the anole radiation. Nonetheless, this plasticity potentially could have played an important role in the early stages of the Caribbean anole radiation“ (Losos et al. 2000, 301). Losos et al. (2000, 303) weiter; „Consequently, differences in hindlimb length among anole species are substantially greater than differences produced by plasticity and thus almost surely represent genetic differences.“

¹¹⁹ „Most immediately, these findings suggest that a substantial component of the differences observed among Bahamian populations, both natural (Losos et al. 1994) and introduced (Losos et al. 1997), may result from phenotypic plasticity“ (Losos et al. 2000, 303).

¹²⁰ „What is interesting from an evolutionary point of view is that similar gains or losses of plasticity mimic the direction of evolutionary change in some lineages of salamanders. Thus, whereas *Ambystoma mexicanum* has lost the capacity to achieve metamorphosis, thereby permanently retaining its larval morphology, its sister taxon *A. tigrinum* still displays the typical S-shaped ontogenetic trajectory“ (PIGLIUCCI 2001, 145).

¹²¹ „This alternative view of early horn evolution raises the exciting possibility that all descendant scarabs inherited the developmental capacity both to produce and to suppress horns. Extant species lacking horns, in this case, would be secondarily hornless. If true, it might take only relatively subtle genetic modifications to their development to reverse the suppression of horn growth, perhaps accounting for the ‘irregular’ appearances of horned taxa nested within clades of otherwise hornless scarabs. It also could account for the surprising occurrence of mutant horned individuals, which sporadically appear within hornless taxa“ (EMLEN et al. 2007, 8662).

¹²² „How did conspicuousness evolve, if it simultaneously increased the likelihood of an inexperienced predator to detect the prey and presumably kill it? ... Our results underscore the problems of initial evolution of rare conspicuous morphs“ (LINDSTRÖM et al. 2001, 9181).

¹²³ „Thus, morphological diversity across these species appears to have evolved as a correlated response to selection for a reduced larval period in desert-dwelling species, possibly diverging from ancestral plasticity through genetic accommodation“ (GOMEZ-MESTRE &

BUCHHOLZ 2006, 19021).

¹²⁴ „In conclusion, plasticity for the larval period is ancestral in this system and probably in most anurans. Selection for accelerated larval periods operated through continued aridification of the environment in the New World spadefoot toads, and a genetic response to selection must have occurred so that, even if brought under identical environmental conditions, reaction norms show divergence across species occupying different environments“ (GOMEZ-MESTRE & BUCHHOLZ 2006, 19025).

¹²⁵ „... empirical studies find that phenotypic plasticity produces intraspecific variation that parallels interspecific variation within the same clade“ (PFENNIG et al. 2010, 461). è Dort werden 5 Studien genannt è **anschauen** !
¹²⁶ „... This model of evolution can help explain the repeated evolution of specific ecotypes and the replicate nature of many adaptive radiations“ (PFENNIG et al. 2010, 464)

¹²⁷ „Parallel ecotypic variation is often ascribed to similar selective pressures acting on separate populations. However, considering the contribution of ancestral plasticity could explain why isolated derivatives repeatedly evolve the same solutions to the same problems. According to the ‘flexible stem’ hypothesis, an adaptive radiation arises when ecological circumstances favor diversification in an ancestral taxon that expresses phenotypic plasticity in the types of traits that characterize the adaptive radiation“ (PFENNIG et al. 2010, 464).

¹²⁸ „It may have evolved as a consequence of variable conditions experienced in the ancestral environment“ (PRICE et al. 2003, 1433).

¹²⁹ „Phenotypic plasticity is probably ancestral, in the sense that environments have always changed and all living things are susceptible to abiotic and biotic factors. ... One hypothetical pathway for the evolution of adaptive plasticity is through susceptibility“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 28f.).

¹³⁰ „All phenotypes are believed to be primitively plastic. This is because developmental, physiological, and metabolic processes are normally sensitive to environmental variables such as temperature, pH, ionic strength, and nutrients“ (NIJHOUT 2003, 9).

¹³¹ „Environmental sensitivity of developmental processes is probably the ancestral condition in most cases, with selection then working for the ability to buffer environmental effects“ (BELDADE et al. 2011, 1351).

¹³² „Phenotypic plasticity should probably be considered the default state of organic systems ... Any lack of plasticity (homeostasis) is then to be considered the result of canalizing selection and as the derived, presumably adaptive, state“ (PIGLIUCCI 2001, 214).

¹³³ „For example, plasticity could evolve as an exaptation, when a previously existing plasticity comes to serve a new function, is induced by a different cue, or is shifted in its expression“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 29).

¹³⁴ „Likewise, plasticity could evolve after hybridization of two populations, each of which has evolved different fixed phenotypes, if expression of the different phenotypes in the new hybrid population now becomes environmentally controlled“ (WHITMAN & AGRAWAL 2009, 29)