

DIE PARADIESVÖGEL, IHRE HYBRIDEN UND DIE ROLLE DER SEXUELLEN SELEKTION

Nigel Crompton



Juli 2020



Inhalt

Einleitung	3
Die Familie und ihre Mitglieder	4
Paradiesvogel-Mischlinge	7
Die Phyänotypen der Hybriden	9
Mutationen oder präexistente Programme?	12
Die genetische Familie der Paradisaeidae	12
Kontinuierliche und diskontinuierliche Phylogeneese	13
Die Rolle der sexuellen Selektion	14
Zufälliger oder geplanter Ursprung?	15
Mehrfache vorteilhafte Mutationen oder präexistente genetische Programme?	16
Weibchenwahl und die Entstehung der Arten	17
Sexualdichromatismus: Unterschiede in der Färbung der Geschlechter	18
Der größere Zusammenhang	19
Wie die präexistente Vielfalt zum Vorschein kommen kann	19
Komplexe Synergie und die Neuralleiste	20
Ursprung der Vielfalt	20
Quellen	21

Das Wichtigste in Kurzform

1. Umfangreiche Hybridisierungen unter Paradiesvögeln deuten darauf hin, dass viele Arten zu einem einzigen Grundtyp gehören. Weitere Daten zu DNA-Sequenzen und zu Morphologie bestätigen, dass alle Arten zu einer einzigen genetischen Familie gehören.
2. Gemeinsame Ähnlichkeiten bei intergenerischen Hybriden im Vergleich zu den Unähnlichkeiten, die sich bei intragenerischen Hybriden zeigen, deuten darauf hin, dass sich die Familie von einem gemeinsamen Vorfahren über Mendel'sche Prozesse (Meiose und Fortpflanzungsisolation) und nicht durch eine Häufung von Mutationsereignissen entwickelt hat.
3. Der Ursprung einzigartiger Merkmale, die die verschiedenen Arten aufweisen (z.B. die exotischen Kopffedern des King of Saxony-Paradiesvogels), lässt sich am besten durch die Aktivierung präexistenter genetischer Programme erklären und nicht durch die Anhäufung multipler vorteilhafter Mutationen. Hinweise auf Kooptionen sind Belege für bereits existierende genetische Programme.
4. Sexuelle Selektion innerhalb der Familie führt nicht zu neuen Merkmalsausprägungen, Merkmalen oder Arten. Die sexuelle Selektion begünstigt (oder auch nicht) und erhält neuartige Merkmalsausprägungen, Merkmale und Arten, „erschafft“ sie aber nicht. Präexistente genetische Information, die als Programme im Genom codiert ist, führt zu neuartigen Merkmalsausprägungen, Merkmalen und Arten.

Die Paradiesvögel, ihre Hybriden und die Rolle der sexuellen Selektion

Nigel Crompton

Einleitung

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

Diese Vorstellung ist schon sehr alt. Seit der Mensch mit diesen Vögeln zu tun hat, war er sich durchaus bewusst, welches Bild diese Vögel malten, welches Drama sie aufführten. Jede treffende Beschreibung der Vögel dieser Familie, sei sie volkstümlich oder akademisch, fasziniert den Leser angesichts ihrer Schönheit und Choreografie und angesichts des von ihnen

so überzeugend porträtierten Grundmotivs, das Charme verströmt und für Begeisterung sorgt.

Biologen sind natürlich auch sehr davon angetan, dass sie sich in der Gesellschaft legendärer Kollegen befinden, wenn sie diese Vögel erforschen, wie John Gould, Charles Darwin, Alfred Russel Wallace, Lord Walter Rothschild, Ernst Mayr und Sir David Attenborough. Viele fabelhafte Bücher befassen sich mit den Paradiesvögeln und ihren Hybriden, zum Beispiel die Werke von Fuller (1995), Frith & Beehler (1998) und Laman und Scholes (2012). In Band 14 der umfassenden Vogelenzyklopädie von del Hoyo (Handbuch der Vögel dieser Welt) ist ein ganzes Kapitel den Paradisaeidae gewidmet (Frith und Frith, 2009).

Der Mensch hat immer die Farbenpracht und überwältigende Vielfalt der Gefieder dieser Vogelfamilie bewundert. (vgl. **Abb. 1**) Viele andere Vogeltaxa haben auch ein großartiges Gefieder, Fadenfedern am Kopf oder spektakuläre Schwänze, aber die Paradiesvögel scheinen alles zusammen in einem Paket bekommen zu haben. Die Exemplare vieler Arten sind knallbunt, schillernd und oft irisierend, ihre Konturfedern glänzen gelb und rot, grün und blau, purpurrot

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar (Seite 7) erklärt.

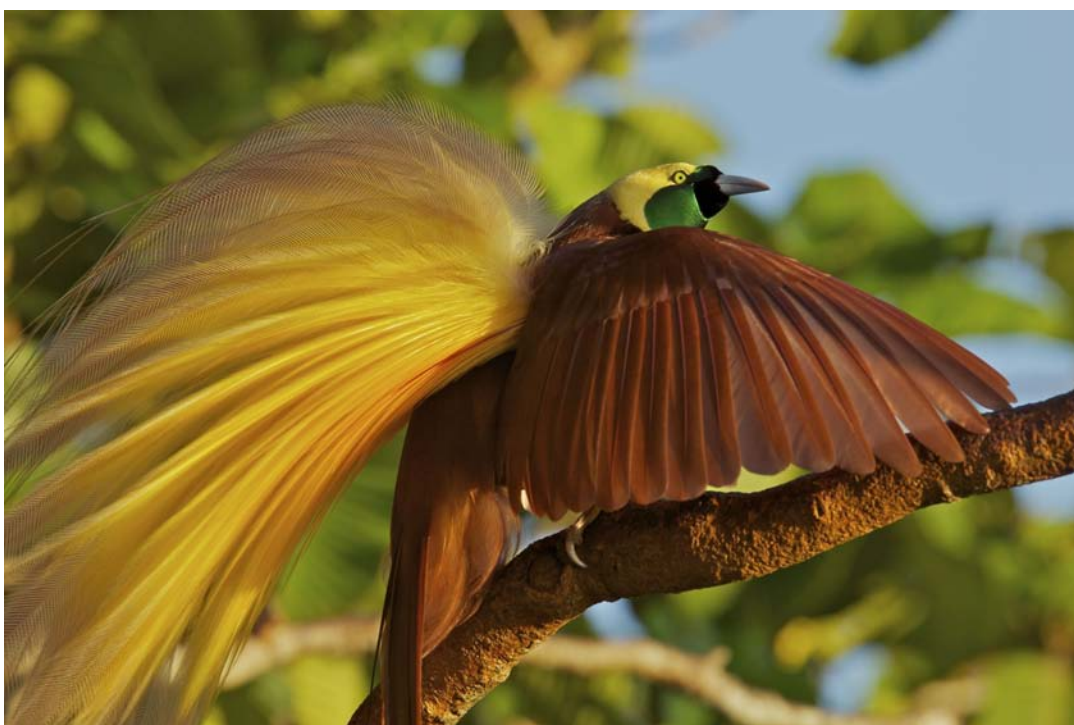


Abb. 1 Großer Paradiesvogel (*Paradisaea apoda*) (Tim LAMAN / National Geographic Creative, © naturepl.com)

Kompakt

Die Paradiesvögel (Paradisaeidae) sind eine faszinierende Familie schöner Vögel, die in Neuguinea und Nord-Ostaustralien vorkommen und außergewöhnliche Balzrituale zur Schau stellen. Zu ihrer Familie gehören 41 Arten in 16 Gattungen, die in 5 Gruppen eingeteilt werden. Die Vögel sind sexualdimorph*, wobei die Männchen eine außergewöhnliche phänotypische* Vielfalt aufweisen. Die Ähnlichkeit im Aussehen der Weibchen und ähnliche molekulare Sequenzen sind klare Indikatoren ihrer Verwandtschaft. Es sind zahlreiche Gattungshybriden bekannt; diese sind allerdings insofern ungewöhnlich, als es für sie zwar formale Beschreibungen und lateinische Namen gibt, ihre Abstammungsverhältnisse jedoch häufig auf bloßen Vermutungen basieren. Die phänotypischen Ähnlichkeiten der Hybriden, die zurück zu einem gemeinsamen Urtyp tendieren, unterstreichen, dass die Paradiesvögel zu einer einzigen genetischen Familie gehören. Schon lange wurde sexuelle Auslese als Motor der bemerkenswerten Vielfalt dieser Familie angesehen, doch ist sie ein Mechanismus, der zwar die Vielfalt der Arten erhalten kann, aber nicht in der Lage ist, ihre Vielfalt zu erzeugen. Meiotische Mechanismen, die präexistente* genetische Programme umkombinieren und auswählen können, können erklären, wie diese Vielfalt entstanden ist. Präexistente genetische Programme erklären den Ursprung der phänotypischen Merkmalsvielfalt der Paradiesvögel besser als mehrfache vorteilhafte Mutationen. Es besteht ein Zusammenhang zwischen dem ausgesprochen attraktiven Schmuckgefieder der Arten einerseits und ihrem ausgeprägten Paarungsverhalten andererseits, deren Ausprägung auf die Rolle der Neuralleiste in ihrer Entwicklung hinweist. Die enorme Vielfalt der Gefieder erweckt den Eindruck, dass die Paradiesvögel der ornithologische Inbegriff des Liebeswerbens sind.

und braun. Viele haben auffällige Steuerfedern, die übermäßig extravagant sind, wie prächtige weiße Bänder oder Federn, die zu engen Schäften gleich paarigen Drähten reduziert und – nur fürs Auge – an den Spitzen geschmückt sind. Die ikonenhafteren und spektakuläreren Arten haben wunderbare Flankenfedern, die bei der Balz wie vibrierende Farbfontänen unter ihren

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



Flügeln hervorbrechen. Viele der nur etwas weniger zaubernden Arten haben verblüffende Kämmen aus Federn oder Fadenfedern an ihrem Hinterkopf, die strahlenförmig hinter ihrem Auge hervortreten. Diese verwenden sie bei ihren atemberaubenden Darbietungen, bei denen sich die Vögel in Ballerinas zu verwandeln scheinen, die in verblüffenden Formen und Drehschwüngen herumwirbeln. All das, um das Herz der Dame zu gewinnen – und das ist erst der Anfang, es gibt noch so viel mehr. Es gibt wirklich keine Vogelfamilie, die man so richtig mit den Paradiesvögeln und ihren einzigartigen Balzdarbietungen vergleichen könnte.

Die Familie und ihre Mitglieder

Trotz des äußerst unterschiedlichen Feder Schmucks der männlichen Paradiesvögel beweisen die zahlreichen Versuche von Systematikern, wie schwierig es ist, eine einigermaßen überzeugende taxonomische Ordnung in diese Familie zu bringen oder auch nur ihre Grenzen ungefähr zu bestimmen. In jüngster Zeit haben molekularbiologische Studien auf der Grundlage von Sequenzdaten Klarheit gebracht. Zwei exotische Vogelarten, der Glanzflöter (*Melampitta lugubris*) und der Lamprolia (*Lamprolia victoriae*), die beide als eventuelle Familienmitglieder vorgeschlagen worden waren, konnten endgültig ausgeschlossen werden (Irestedt et al., 2009). In neuerer Zeit empfahl der Ornithological Council auf Grundlage von Studien von Cracraft & Feinstein (2000), dass vier Arten, die zuvor 50 Jahre lang zu den Paradisaeidae gerechnet worden waren (Frith & Beehler, 1998), ausgeschlossen und einer anderen Gruppe zugeordnet werden – nämlich die drei Furchenvogel-Arten (Loria-Paradiesvogel, Furchenvogel und Blaulappenparadiesvogel), die ihren Schnabel sehr weit aufsperrn können, und der MacGregor-Honigfresser (*Macgregoria pulchra*) (CITES, 2015), der nun in die Familie der Honigfresser (Meliphagidae) gestellt wird. Zurzeit gehören zur Familie der Paradiesvögel 41 Arten (oder 39 je nach der Bestimmung von Unterarten) in 16 Gattungen (Gill & Donsker, 2012). Bezüglich der internen Beziehungen der Arten und Gattungen der Familie wurden im Laufe der Jahre viele Vorschläge vorgebracht (Übersicht in Nunn & Cracraft, 1996). Eine vorläufige Analyse auf der Basis von Sequenzvergleichen von drei Genen, einem mitochondrialen Gen und zwei Genen des Zellkerns, machte es möglich, eine objektive und detaillierte Stammesgeschichte zu rekonstruieren (Irestedt et al., 2011). Dadurch ergab sich für die Familie eine Unterteilung in fünf handliche Kladen („Zweige“, Gruppen A – E), auf der Stufe von Tribus oder Unterfamilie

(Tab. 1). Wenn einmal komplette Genomsequenzen zur Verfügung stehen werden, werden sich die Verwandtschaftsverhältnisse zweifellos wieder ändern, aber sehr wahrscheinlich werden diese Änderungen nur geringfügig sein.

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

Die Vögel der Kladen B-E haben viel leuchtendere Farben und exotisches Gefieder. Sie sind sexualdimorph* und polygyn (d. h. Männchen haben viele Weibchen). Klade B enthält die Gattung *Parotia* (Strahlenparadiesvögel) mit fünf Arten. Die Männchen haben leuchtend farbige Brustschilder, bunt schillernde Nackenkronen und, als unverkennbares Kennzeichen, sechs Federstrahlen hinter den Augen am Kopf, drei auf jeder Seite, die sie bei der Balz um ihre Köpfe herumswirren lassen. Klade B enthält auch den außergewöhnlichen Wimpelträger (*Pteridophora alberti*) (Abb. 3). Diese Art hat spektakuläre Fadenfedern am Hinterkopf, sogenannte Wimpel, die ganz einzigartig sind. Sie sind dreimal länger als der Vogel selbst und entlang nur einer Seite angeordnet; es handelt sich um rautenförmige Federäste, die wie silberfarbene Plastik aussehen. Die Männchen schwenken diese Wimpelfedern vor und zurück, während sie beim Balztanz auf und ab hüpfen.

Klade C ist ein Mix aus fünf Gattungen. Die Vögel sehen gedrungener aus und haben einige außergewöhnliche morphologische Kennzeichen. Der Fadenparadieshopf (*Seleucidis melanoleucus*) (Abb. 4) ist ein typisches Beispiel dafür. Seine Flankenfedern sind leuchtend gelb und bilden mit seinen anderen, zumeist dunkelpurpurroten Konturfedern einen starken Kontrast. Diese Federn drängen entlang der Flanken hinaus, sind aber auf mittlere Länge gestutzt, mit Ausnahme ihrer Kiele, die wie lange nackte Drähte herausragen. Feldstudien zeigen, dass diese Drähte an den Schnäbeln der Weibchen gerieben werden – ein weiteres, unerwartetes Element der Berührung, zusätzlich zu dem schon unglaublichen Füllhorn an Balzideen, über die diese Familie ohnehin



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

verfügt. Der Gelbschwanz-Paradieshopf und der Braunschwarz-Paradieshopf (Gattung *Drepanornis*) sind überwiegend braune Vögel mit zusätzlichen Farbtupfern, die in ihrem Federkleid aufleuchten. Sie haben großartige sichelförmige Schnäbel, mit denen sie an die Nektarquellen an der Basis langer trompetenförmiger Blüten gelangen. Dieses phänotypische Merkmal wurde bei anderen Vogelfamilien oft erforscht.

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



Klade A		
Krähenparadiesvogel	<i>lycororax pyrrhopterus</i>	Lpy
Schall-Manucodia	<i>Phonygamus keraudrenii</i>	Pke
Kräuselparadieskrähe	<i>Manucodia comrii</i>	Mco
Grünparadieskrähe	<i>Manucodia chalybatus</i>	Mch
Jobiparadieskrähe	<i>Manucodia jobiensis</i>	Mjo
Glanzparadieskrähe	<i>Manucodia ater</i>	Mat
Klade B		
Wimpelträger	<i>Pteridophora alberti</i>	PtA
Carolaparadiesvogel	<i>Parotia carolae</i>	Pca
Wahnesparadiesvogel	<i>Parotia wahnesi</i>	Pwa
Strahlenparadiesvogel	<i>Parotia sefilata</i>	Pse
Blaunacken-Paradiesvogel	<i>Parotia lawesii</i>	Pla
(Helena-Paradiesvogel)	<i>Parotia helenae</i>	Phe
Berlepschparadiesvogel	<i>Parotia berlepschi</i>	Pbe
Klade C		
Fadenparadieshopf	<i>Seleucidis melanoleucus</i>	Sme
Braunschwanz-Paradieshopf	<i>Drepanornis bruijnii</i>	Dbr
Gelbschwanz-Paradieshopf	<i>Drepanornis albertisi</i>	Dal
Bänderparadiesvogel	<i>Semioptera wallacii</i>	Swa
Victoriaparadiesvogel	<i>Ptiloris victoriae</i>	Pvi
Schildparadiesvogel	<i>Ptiloris paradiseus</i>	Ppa
(Papuaparadiesvogel)	<i>Ptiloris intercedens</i>	Pin
Prachtparadiesvogel	<i>Ptiloris magnificus</i>	Pma
Kragenparadiesvogel	<i>Lophorina superba</i>	Lsu
Klade D		
Schmalschwanz-Paradieshopf	<i>Epimachus meyeri</i>	Eme
Breitschwanz-Paradieshopf	<i>Epimachus fastuosus</i>	Efa
Langschwanzparadigalla	<i>Paradigalla carunculata</i>	PaC
Kurzschwanzparadigalla	<i>Paradigalla brevicauda</i>	PaB
Prachtparadieselster	<i>Astrapia splendissima</i>	Asp
Fächerparadieselster	<i>Astrapia nigra</i>	Ani
Blaubrust-Paradieselster	<i>Astrapia rothschildi</i>	Aro
Stehanieparadieselster	<i>Astrapia stephaniae</i>	Ast
Schmalschwanz-Paradieselster	<i>Astrapia mayeri</i>	Ama
Klade E		
Königsparadiesvogel	<i>Cinnurus regius</i>	Cre
Nacktkopf-Paradiesvogel	<i>Diphyllodes republica</i>	Dre
Sichelschwanz-Paradiesvogel	<i>Diphyllodes magnificus</i>	Dma
Blauparadiesvogel	<i>Paradisaea rudolphi</i>	PaR
Kaiserparadiesvogel	<i>Paradisaea guilielmi</i>	Pgu
Rotparadiesvogel	<i>Paradisaea rubra</i>	Pru
Lavendelparadiesvogel	<i>Paradisaea decora</i>	Pde
Kleiner Paradiesvogel	<i>Paradisaea minor</i>	Pmi
Raggiparadiesvogel	<i>Paradisaea raggiana</i>	Pra
Großer Paradiesvogel	<i>Paradisaea apoda</i>	Pap

Tab. 1 Verwandtschaftsbeziehungen der Paradiesvögel. Die 41 Arten sind auf der Grundlage von Sequenzähnlichkeiten in 5 Kladen eingeteilt (Irestedt et al., 2011). Die beiden Arten in Klammern werden von einigen Bearbeitern als Unterarten angesehen.

Die imposanten Honigfresser von Hawaii (Carduelinae) sind dafür ein ausgezeichnetes Beispiel, ebenso auch verschiedene Kolibriarten (Trochilidae). Zur Klade C gehört auch der Bänderparadiesvogel (*Semioptera wallacii*), der nach Darwins Landsmann und Mitstreiter Alfred Russel Wallace benannt ist. Aufgrund ihrer phänotypischen Merkmale wird die Art mitten in Klade C eingeordnet, sie besitzt aber einzigartige Paare schmaler weißer Standarten (kleine Armdecken), die deutlich über jeden braunen Flügel hinausragen. Der Bänderparadiesvogel hat einen schlichteren Schnabel, einen etwas abgeflachten Schädel, und die Männchen tragen einen leuchtend grünen Brustschild zur Schau. Der Rest von Klade C besteht aus vier Reifelvögeln (Gattung *Ptiloris*), die für ihre pistolenschussartigen Laute und das Hellgelb

ihrer aufgesperrten Schnäbel bekannt sind. Mit Ausnahme ihrer grünen Scheitel, Brustschilder und Schwänze sind die Männchen schwarz. Unter ihnen finden wir den Kragenparadiesvogel (*Lophorina superba*). Wenn der Balzstepptanz dieses Vogels auch nicht der farbigste ist, so ist er doch ganz erstaunlich: ein schwarz-blaues Smiley-Gesicht, das man wirklich gesehen haben muss. Das Männchen plustert seinen schwarzen, langfedrigen Umhang auf und bildet so einen Kegel, der einer veterinären Halskrause ähnelt. Davor breitet er seinen leuchtend blauen Brustschild aus (der das Lächeln darstellt) und lässt ein Paar hellblauer Scheitelflecken aufblitzen (welche die Augen darstellen). Offensichtlich sind die Weibchen dieser Art von Smileys zu begeistern.

Klade D enthält die langschwänzige *Astrapia*-Gattung, zu der auch die großartige Schmalschwanz-Paradieselster (*Astrapia mayeri*) gehört, mit ihrem Paar strahlend weißer Steuerfedern. Die fünf Arten, zumeist schwarze Vögel mit leuchtend grünem Scheitel, grünen Brustschildern oder Bäuchen und aufblitzenden Flecken mit roten Rändern, haben Weibchen, die teilweise auch solche langen Schwanzfedern haben. Auch die langschwänzigen Sichelschnäbel (Gattung *Epimachus*) gehören in diese Klade. Die Männchen verändern bei ihren Darbietungen ihr Epaulletengefieder in einer außergewöhnlichen Weise, wodurch ihr Körper eine äußerst bizarre eiförmige Kometenform annimmt. Vielleicht überrascht es etwas, dass die zwei *Paradigalla*-Arten ebenfalls zur Klade D gehören, auch wenn der Langschwanz-Paradigalla nicht besonders lange Schwanzfedern hat. Diese kleineren schwarzen Vögel haben markante gelbe Kehllappen, von denen Reste auch bei ihren Gattungshybriden beobachtet werden.

Und zu guter Letzt noch Klade E. Sie enthält die sieben Arten der Gattung *Paradisaea*, die klassischen Paradiesvögel. Die Art *Paradisaea raggiana* ist auf der Staatsflagge von Papua Neuguinea. Sie haben meist eine gelbe Krone, grüne Kehle, braune Brust und Flügel und einen braunen Schwanz. Bei ihren Balzdarbietungen in den Baumwipfeln verwandeln sich ihre herrlichen Flankenfedern in Farbfontänen. Die zwei zentralen Steuerfedern verlängern sich in lange drahtartige Schäfte, die manchmal sogar geschmückt sind. Der Blauparadiesvogel ist sogar unter diesen Schönheiten eine Ausnahme. Er hat schöne silberweiße Augenränder und verschönert seine Kopfüber-Balzdarbietung mit vibrierendem Gefieder und einem außerweltlichen Summen. Man darf seinen vielen Bewunderern nicht nachtragen, dass sie ihn als ihren Lieblingsparadiesvogel betrachten. Es ist wegen der Schönheit vieler dieser Paradiesvögel wirklich sehr schwer, einen von ihnen besonders auszuwählen. So erging

es ja auch dem trojanischen Prinzen Paris in der griechischen Mythologie, als er entscheiden sollte, welche von den drei Göttinnen die Schönste sei. Klade E enthält überraschenderweise auch die drei kleineren *Cicinnurus*-Arten (die inzwischen in zwei Gattungen aufgeteilt sind: *Cicinnurus*, den Königsparadiesvogel, und *Diphyllodes*, den Nacktkopf-Paradiesvogel und den Sichelschwanz-Paradiesvogel). Trotz ihrer Größe haben diese Vögel sicher die kesseste Farbgebung von allen. Die Haut ihrer Beine und Füße hat ein kräftiges Violett. Der Nacktkopf-Paradiesvogel hat sogar eine leuchtend blaue Krone, die statt aus Federn aus Haut besteht. Die drahtartigen Schäfte der zentralen Schwanzfedern dieser drei Arten sind betont auffällig. Bei dem leuchtend orangefarbenen Königsparadiesvogel sind sie am Ende mit zierlichen und ausgesprochen schönen grünen Spateln versehen.

Paradiesvogel-Mischlinge

Paradiesvogel-Mischlinge haben einen ungewöhnlichen taxonomischen Status. Fullers entzückendes Buch (1995) gibt einen Überblick über viele Einzelheiten. Dabei gab es ein zweifaches Problem: ein naturkundliches und ein akademisches. Erstens weisen die männlichen Paradiesvögel eine solche Heterogenität der Gefieder und der Formen auf, dass Hybriden (Mischlinge), selbst wenn sie Zwischenformen sind, leicht den Rang einer Art zugeteilt bekamen. Zweitens gewinnen Akademiker an Ansehen, wenn sie Arten entdecken, kaum aber, wenn sie Hybriden entdecken. Und einige bewahren ihr Ansehen, indem sie allen Vorschlägen zur Neubewertung des Status mit Geringschätzung begegnen, wenn sie nicht von „höherer Warte“ kommen. Ursprünglich wurde allen Paradiesvogelhybriden der Art-Status zuerkannt und ihnen wurden lateinische Namen zugeordnet. Wahrscheinlich war es Suchetet (1897), der als erster seine Bedenken veröffentlichte, dass vielleicht einige Arten in Wirklichkeit Hybriden sein könnten; entweder innerhalb einer Gattung (Großer Paradiesvogel, *Paradisaea apoda luptoni*) oder gattungsübergreifend (Mantou-Reifelparadiesvogel, *Craspedophora mantoui*). Sharpe (1898) aber machte sich wegen des Vorschlags über Suchetet lustig. Bald darauf beschrieb und benannte Reichenow (1901), der Direktor des Berliner Museums, den Wunderparadiesvogel (*Paradisaea mirabilis*). Er meinte, er sei eine Hybride, doch dieser Idee wurde von einigen seiner Zeitgenossen heftig widersprochen. Zuvor hatte Reichenow den Frau-Reichenow-(Maria)-Paradiesvogel (*Paradisaea maria*) nach seiner Frau benannt (Reichenow, 1894). Lord Rothschild (1910) war der Meinung, dieser

Glossar

Allel: Zustandsform bzw. Variante ein und desselben Gens.

distale → **Hybriden:** Gattungs- oder kladeübergreifende Hybriden.

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

Enhancer: kurze Gensequenz mit einer Regulationsfunktion

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

Epistasis: Gen-Wechselwirkung: Das epistatische Gen unterdrückt die Wirkung des hypostatischen Gens.

Die Epistasis kann auf dominante oder rezessive Weise erfolgen; die Epistasis ist dominant, wenn nur ein Allel des epistatischen Gens notwendig für die Unterdrückung ist, sie ist rezessiv, wenn dafür beide Gene des epistatischen Gens notwendig sind.

Hybride: Mischling aus zwei verschiedenen Arten.

mesodermal: vom mittleren Keimblatt des Embryoblasten stammend.

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

Phänotyp, phänotypisch: das Erscheinungsbild (äußeres Aussehen) betreffend

polygyn: ein Männchen hat mehrere Weibchen

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

Sexualdimorphismus: Unterschiedliches Aussehen von Männchen und Weibchen derselben Art.

könne auch eine Hybride sein. Niemand wagte es, Lord Rothschild in Frage zu stellen. Stresemann bestätigte die Idee sogar (1923). Einige Jahre später äußerte Meise (1929) die Vermutung, der Duivenbode-Reifenvogel, *Parypheporus duivenbodei*, sei auch eine Hybride. Die Zeit war reif für ein Umdenken. So schrieb Stresemann (1930) einen bemerkenswerten Fachartikel, in dem er behauptete, dass mindestens 14 Paradiesvogelarten in Wirklichkeit Hybriden seien, und in einer Textergänzung gab Lord Rothschild (1930) seine volle Zustimmung zu diesem Vorschlag. Somit haben zwar die meisten Hybriden der Paradiesvögel wissenschaftliche Namen und wissenschaftliche Beschreibungen, aber ihre Abstammung basiert nur auf Vermutungen. Sie sind mehr als reif für eine Genomsequenzierung.

In einer Familie mit 41 Arten dokumentiert die große Anzahl von 24 Hybriden (Tab. 2) den Hang der Paradiesvögelweibchen, sich auch außerhalb ihrer Art beeindrucken zu lassen. Es überrascht eigentlich nicht, dass angesichts der außerordentlichen Balzdarbietungen der Männchen auch Weibchen anderer Arten gelegentlich einen schwachen Moment haben. Nach den Berichten von Feldbiologen zeigen polygyne Männchen im Grunde keine Neigung zu bestimmten Weibchen. Und da Weibchen unterschiedlicher Arten oft recht ähnlich aussehen, gibt es für die Männchen keine Paarungsgrenzen. In ihrem Anhang über Hybriden der Paradiesvögel behaupten Frith und Beehler (1998), dass unerfahrene junge Weibchen, die an den Rand ihrer Reviere gedrängt werden, vielleicht am ehesten zu Irrtümern bei der Partnerwahl neigen.

Hybridenliste der Paradiesvögel. Der Bearbeiter und das Datum der Anerkennung dieser Vögel als Hybride und Art sind angegeben. Weitere Einzelheiten siehe Stresemann (1930), Fuller (1995) und Frith und Beehler (1998).

- 1 Lupton's bird of paradise (*Paradisaea raggiana salvadorii* x *P. apoda novaeguineae*). Beschrieben als Hybride durch Suchetet 1897, jedoch als Subspezies *Paradisaea apoda* luptoni durch Lowe 1923.
- 2 Mantou's riflebird (mutmaßlich *Ptiloris magnificus* x *Seleucidis melanoleucus*). Beschrieben als Hybride durch Suchetet 1897, jedoch als Art *Craspedophora mantoui* durch Oustalet 1891.
- 3 Wonderful bird of paradise (*Seleucidis melanoleucus* x *Paradisaea minor*). Beschrieben als Hybride durch Reichenow 1901, jedoch auch als Art *Paradisaea mirabilis* durch Reichenow 1901.
- 4 Maria's bird of paradise (mutmaßlich *Paradisaea guilielmi* x *P. raggiana augustaevictoriae*). Beschrieben als Hybride durch Rothschild 1910, jedoch als Art *Paradisaea maria* durch Reichenow 1894.
- 5 Duivenbode's riflebird (*Ptiloris magnificus intercedens* x *Lophorina superba minor*). Beschrieben als Hybride durch Meise 1929, jedoch als Art *Paryphephorus duivenbodei* durch Meyer 1890.
- 6 King of Holland's bird of paradise (*Diphyllodes magnificus* x *Cicinnurus regius*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Diphyllodes guilielmi* III durch Meyer 1875.
- 7 Lyre-tailed king bird of paradise (*Diphyllodes magnificus* x *Cicinnurus regius*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Cicinnurus lyogyrus* durch Currie 1900.
- 8 Ruys' bird of paradise (*Diphyllodes m. magnificus* x *Paradisaea m. minor*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Paradisaea ruysi* durch van Oort 1906.
- 9 Duivenbode's bird of paradise (*Paradisaea guilielmi* x *P. minor finschi*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Paradisaea duivenbodei* durch Ménégaux 1913.
- 10 Bensbach's bird of paradise (mutmaßlich *Ptiloris m. magnificus* x *Paradisaea m. minor*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Janthothorax bensbachi* durch Büttikofer 1894.
- 11 Wilhelmina's bird of paradise (mutmaßlich *Lophorina superba* x *Diphyllodes magnificus*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Lamprothorax wilhelminae* durch Meyer 1894.
- 12 Duivenbode's six-wired bird of paradise (mutmaßlich *Parotia sefilata* x *Lophorina superba*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Parotia duivenbodei* durch Rothschild 1900.
- 13 Sharpe's lobe-billed parotia (mutmaßlich *Parotia sefilata* x *Paradigalla carunculata*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Loborhamphus ptilorhis* durch Sharpe 1908.
- 14 Rothschild's lobe-billed bird of paradise (mutmaßlich *Paradigalla carunculata* x *Lophorina s. superba*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Loborhamphus nobilis* durch Rothschild 1901.
- 15 False-lobed astrapia (*Paradigalla carunculata* x *Epimachus f. fastuosus*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Pseudastrapia lobata* durch Rothschild 1907.
- 16 Astrapian sicklebill (*Astrapia nigra* x *Epimachus f. fastuosus*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Epimachus astrapioides* durch Rothschild 1897.
- 17 Elliot's bird of paradise (mutmaßlich *Astrapia nigra* x *Epimachus f. fastuosus*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Epimachus ellioti* durch Ward 1873.
- 18 Rothschild's bird of paradise (*Paradisaea apoda augustaevictoriae* x *P. minor finschi*). Beschrieben als Hybride durch Stresemann 1930, jedoch als Art *Paradisaea mixta* durch Rothschild 1921.
- 19 Captain Blood's bird of paradise (*Paradisaea raggiana salvadorii* x *P. rudolphi margaritae*). Beschrieben als Hybride seit 1948, jedoch auch als Art *Paradisaea bloodi* durch Iredale 1948.
- 20 Mysterious bird of Bobairo (mutmaßlich *Epimachus fastuosus atratus* x *Lophorina superba feminina*). Beschrieben als Hybride durch Junge 1953.
- 21 Barnes' astrapia (*Astrapia mayeri* x *A. stephaniae*). Beschrieben als Hybride durch Sims 1956, jedoch als Art *Astrarchia barnesi* durch Iredale 1948.
- 22 Gilliard's bird of paradise (*Paradisaea raggiana salvadorii* x *P. minor finschi*). Beschrieben als Hybride durch Gilliard 1961.
- 23 Schodde's bird of paradise (*Paradisaea rudolphi margaritae* x *Parotia l. lawesii*). Beschrieben als Hybride durch Schodde 1993, jedoch als Subspezies *Parotia l. lawesii* durch Bulmer 1956.
- 24 Stresemann's bird of paradise (*Lophorina superba* x *Parotia carolae*). Beschrieben als Hybride durch Frith & Frith 1996, jedoch als Subspezies *Lophorina superba pseudoparotia* durch Stresemann 1934.

Diese Autoren beschreiben auch einen Hybriden zwischen einem männlichen Braunen Sichel schnabel und einem weiblichen Seidenband-Paradiesvogel im Taronga-Zoo in Sydney, einen ungewöhnlichen Fall, weil sowohl der Vater als auch die Mutter bekannt waren.

Tatsächlich ist das Verhältnis Hybriden/Arten sogar noch markanter als 24/41, weil die Krähenparadiesvögel und die Manukoden, Arten aus Klade A, nicht für die Bildung von Hybriden bekannt sind. Ein primärer Grund für die Treue der Arten in Klade A ist die von diesen Vögeln praktizierte monogame Paarungsstrategie. In der Klade A sind einige Arten, aber keineswegs alle, Insel-Arten. Aufgrund geringer geographischer Überlappung könnten sich der Krähenparadies-

vogel und die Kräuselparadieskrähe möglicherweise nur mit einer einzigen anderen Art paaren. Allerdings überlappt der Lebensraum der Schall-Manukodia im Hinblick auf Geographie und Höhenlage mit dem Siedlungsgebiet von mehr Paradiesvogelarten, als dies bei irgendeiner anderen Vogelart der Fall ist, ohne dass bei ihr jemals Hybriden dokumentiert wurden. Das Verhältnis Hybriden/Arten ändert sich somit zu 24/35. Der Schildparadiesvogel, der Viktoriaparadiesvogel und der Standardwing-Paradiesvogel können auch ausgeschlossen werden, weil die ersten beiden weit südöstlich auf dem Festland von Australien und letztere Art weit nordwestlich auf der Molukken-Inselgruppe isoliert sind und dadurch eine natürliche Hybridisierung unmöglich

ist; das Verhältnis Hybriden/Arten beträgt damit sogar 24/32. Aufgrund der geographischen Verteilung und des besiedelten Höhenstufenbereichs könnten sich aber alle anderen Paradiesvögel mit mindestens einer anderen Art paaren und viele tun es auch. Stresemann (1930) veröffentlichte als erster ein Hybridisierungsschema. Sein Schüler Mayr (1945) gab ein zweites heraus (Abb. 5). Fuller veröffentlichte im Jahr 1995 das Buch „Die verlorenen Paradiesvögel“, in welchem er aufgrund neu gewonnener Kenntnisse über diese Vögel viele Gattungshybriden anerkannte, die er 16 Jahre zuvor noch bezweifelt hatte (Fuller, 1979).

Die Phänotypen der Hybriden

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

Die gattungsübergreifenden Hybriden innerhalb eines Klades sind noch faszinierender. Acht Hybriden sind anerkannt. Es sind Vögel aus den Klade C, D und E. Vier von den acht sind typische Hybriden. Die anderen vier stellen Hybridenpaare aus denselben Kreuzungen dar. Kreuzungen zwischen dem Breitschwanz-Paradieshoppf und der Fächerparadieselster brachten sowohl den Astrapia-Sichelschnabel als auch den Elliot-Vogel hervor. In ähnlicher Weise ergaben Kreuzungen zwischen dem Königparadiesvogel

Wie wurden die Hybriden entdeckt?

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

in Neuguinea. In diesem Zeitraum untersuchten und fotografierten sie alle Arten und legten dabei einen besonderen Schwerpunkt auf die wissenschaftliche Dokumentation ihres Balzverhaltens. Sie berichten nicht ein einziges Mal, dass sie eine Hybride gesehen hätten. Aber wir wissen, dass Hybriden existieren, ihre Bälge kann man sehen, sie befinden sich in verschiedenen Museen. Mayr (1945) stellte sich in der Tat die Frage, ob Hybriden häufig vorkommen. Aufgrund des Umsatzes im Gefiederhandel kam er zu einer Schätzung von 1 Hybride auf 20.000 Exemplare. Laman und Scholes (2012) berichteten, dass sie 40.000 Fotos von Paradiesvögeln geschossen hatten (fast 75 Fotos pro Expeditionstag: 39.568/544). Wenn sie durchschnittlich zwei Fotos von jedem Vogel machten, den sie zu Gesicht bekamen (höchstwahrscheinlich ist das eine zu niedrige Schätzung), dokumentierten sie etwa 20.000 Paradiesvögel. Auf der Basis der Einschätzung von Mayr würde das gerade einmal einen hybriden Vogel beinhalten.

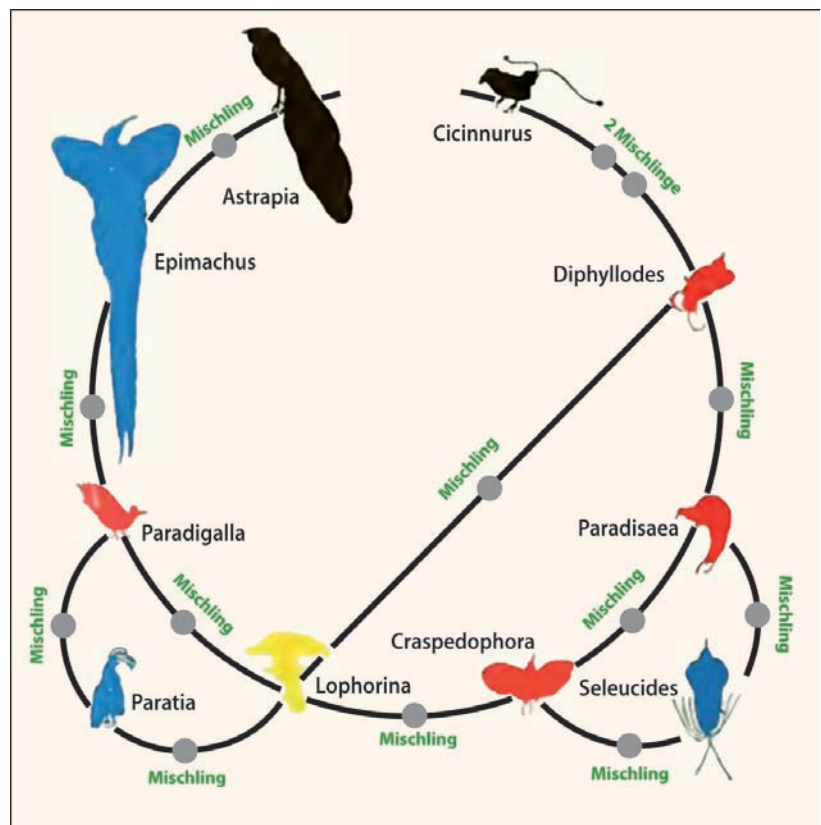


Abb. 5 MAYRS (1945) Hybridisierungsschema der Paradiesvögel-Gattungen. In dem Schema wurde die Anzahl der Kreuzungen mit anderen Gattungen farblich gekennzeichnet (schwarz: 1, blau: 2, rot: 3, gelb: 4). Die Gattung *Craspedophora* wird heute *Ptiloris* genannt. Nachdruck mit freundlicher Genehmigung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

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



und dem Sichelschwanz-Paradiesvogel sowohl den König-von-Holland-Paradiesvogel als auch den Leierschwanz-Königsparadiesvogel (**Abb. 7**).

Wie können solche Kreuzungen zwischen denselben Arten zu unterschiedlichen Hybriden führen? Das kommt bei hybriden Tieren gar nicht so selten vor. So erzeugen Pferde und Esel Hybriden. Wenn ein männlicher Esel mit einer Stute gekreuzt wird, ist das Ergebnis ein Maultier. Aber wenn die Geschlechter umgekehrt sind und ein Hengst mit einer Eselin gekreuzt wird, ist das Ergebnis ein Maulesel. Ebenso wenn ein männlicher Löwe sich mit einem Tigerweibchen kreuzt, ist das Ergebnis ein Liger, aber wenn ein männlicher Tiger sich mit einer Tigerin kreuzt, entsteht daraus ein Tigon. In beiden Fällen sehen die Hybriden eher dem männlichen Elternteil etwas ähnlicher. Stresemann (1930) vermutete genau diese Situation bezüglich der „Paare“ der hybriden Paradiesvögel. Frith und Beehler (1998) bestätigten, dass der Elliot-Vogel trotz vieler gemeinsamer Kennzeichen dem Breitschwanz-Paradieshopf ein wenig ähnlicher sieht als dem Fächerpara-

dieselster und der Astrapia-Sichelschnabel ein bisschen ähnlicher dem Fächerparadieselster. Ebenso sieht der König-von-Holland-Vogel trotz vieler Gemeinsamkeiten dem Sichelschwanz-Paradiesvogel ein bisschen ähnlicher, und der Leierschwanz-Königsparadiesvogel sieht dem Königsparadiesvogel etwas ähnlicher (**Abb. 7**). Einige intergenerische Hybriden innerhalb derselben Klade weisen gemeinsame Kennzeichen auf: einen gedrungeneren Körper und einen einfarbigen dunkelpurpurroten Phänotypen. Das ist sowohl bei den Mantou- (**Abb. 8**) als auch bei den Duivenbode-Reifel-Paradiesvogel-Hybriden deutlich zu erkennen.

Schließlich werden sieben kladenübergreifende Hybriden anerkannt. Es handelt sich um Kreuzungen zwischen Arten aus den Kladen B, C, D und E. Man kann bei diesen Kreuzungen deutlich einen Trend zu Hybriden mit gemeinsamen Kennzeichen erkennen. Wo man vielleicht bedeutende Unterschiede zwischen den verschiedenen Hybriden erwartet hat, findet man erstaunliche Ähnlichkeiten. Die meisten Hybriden neigen zu einem gedrungeneren Körperbau.

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

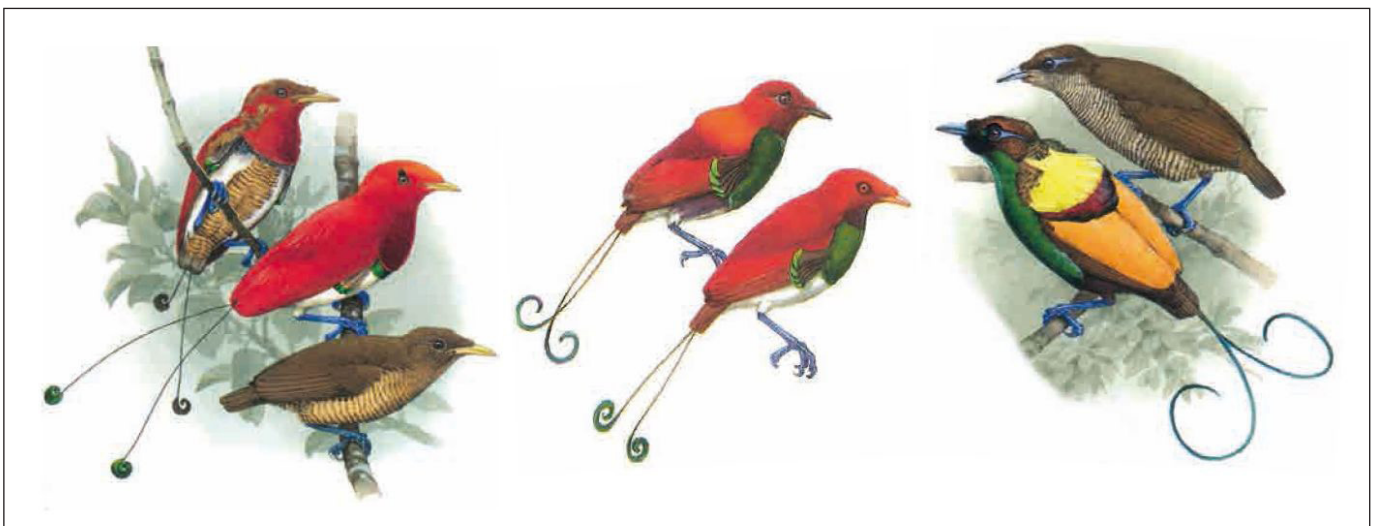




Abb. 8 Mantou-Reifelparadiesvogel (Mitte). Die Gattungshybride zwischen dem Prachtparadiesvogel (*Ptiloris magnificus*, links) und dem Fadenhopf (*Seleucidis melanoleucus*). Die Verbreitungsgebiete dieser Arten überschneiden sich sowohl geografisch als auch in der Höhenlage. (Aus FRITH & BEEHLER 1998,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

Ebenso neigen sie zu einem dunkelpurpurroten Phänotypen, eine Beobachtung, die auch Stresemann (1930) vermerkt hat. Die extremen, bombastischen Züge scheinen bei den Hybriden abzunehmen. Der Wilhelmina-Vogel-Hybride verliert die langen Nackenkronenfedern des Kragenparadiesvogels und die farbliche Bandbreite des Prachtparadiesvogels. Der Wunder-Vogel-Hybride verliert die kräftigen Farben und Drähte sowohl des Kleinen Paradiesvogels als auch des Fadenhopfes. Der Bensbach-Vogel-Hybride verliert alle die leuchtend gelben und weißen Flankenfedern und die Drähte des Kleinen Paradiesvogels sowie den markanten grünen Brustschild des Prachtparadiesvogels. Der Rothschild-Lappenschnabel-Paradiesvogel-Hybride hat nur noch eine bescheidene Brust-rüsche und Nackenkronen, aber gewinnt viel an einfarbigem Dunkelpurpurrot dazu. Die Männchen des Sechsdrahtigen Duivenbode-Vogel-Hybriden weisen eine ähnliche Zunahme an Einfarbigkeit auf. Alles, was er noch von seinen Eltern übrig hat, sind seine Fadenfedern und ein ziemlich bescheidener Brustschild. Der Sharpe-Lappenschnabel-Strahlenparadiesvogel-Hybride hat in ähnlicher Weise an Ausdruck

verloren. Die sechs Nacken-Fadenfedern und der Brustschild, der gelbe Kehllappen und die verlängerten Schwanzfedern – all das ist weg. Es bleibt nur noch ein sehr bescheidener, einfarbig dunkelpurpurroter Vogel (Abb. 9). Der mysteriöse Babairo-Vogel-Hybride verkörpert diesen Rückgang. Leider fehlt bei dem einzigen bekannten Exemplar der Schwanz.

Nur zwei weibliche Hybriden werden anerkannt. Beide sind kladenübergreifende Hybriden. Eine von ihnen, der Schodde-Paradiesvogel-Hybride, zeigt Gefiedereigenschaften und Maße, die genau zwischen denen seiner Eltern liegen. Die blauen Schwungfedern und Steuerfedern des weiblichen Blauparadiesvogels scheinen das Braun der Hybride einfach verdunkelt zu haben. Der zweiten weiblichen Hybride, dem Stresemann-Paradiesvogel-Hybride, fehlt hauptsächlich ein Überaugenstreif (supercilium) und ein Wangenstreif. Die Hybride stellt vielleicht eine Kreuzung mit einer Unterart des Kragenparadiesvogels dar, bei dem diese auch fehlten. Auch hier sind Gefiedereigenschaften und Maße genau zwischen den entsprechenden Kennzeichen ihrer Eltern angeordnet. Da weibliche Paradiesvögel sehr viele Ähnlichkeiten zwischen den Arten



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

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

Mutationen oder präexistente Programme?

Die Paradiesvögel ermöglichen außergewöhnliche Einsichten in die phänotypische Vielfalt von Hybriden. Aufgrund kommerzieller Interessen für exotische Federn wurden Millionen von Vogelbälgen gründlich untersucht. Auf der Suche nach neuen Arten mit neuartigem Gefieder wurden zahlreiche Hybriden entdeckt. Es ist unwahrscheinlich, dass jemals eine ähnliche Fundgrube natürlicher Hybriden verfügbar sein wird. Was lehren sie über ihren Ursprung? Dazu gibt es zwei konkurrierende Artbildungsmodelle: mehrfache vorteilhafte Mutationen (MVM) und präexistente* genetische Programme (PGP). Die beiden Modelle beinhalten unterschiedliche Erwartungen an die phänotypische* Vielfalt, die die Hybriden zeigen. Um diese Unterschiede vollständig zu erfassen, soll zwischen proximalen Hybriden (innerhalb von Gattungen) und distalen Hybriden (gattungs- oder kladeübergreifend) unterschieden werden.

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

Paradiesvögeln verwirklicht? Es ist ganz klar zu sehen, was zu erwarten wäre, wenn neue Arten durch präexistente genetische Programme und durch Verlust von Heterozygotie entstanden sind.

Die Hybriden erzählen eine überzeugende, schlüssige Geschichte: Die verschiedenen Arten der Paradiesvögel haben trotz ihrer außerordentlich vielfältigen Ausgestaltungen einen gemeinsamen Ursprung (Darwin, 1859, Frith & Beehler, 1998). Die Vögel haben eine dramatische Artbildung durchlaufen, eine Radiation, die mit großer Wahrscheinlichkeit durch sexuelle Selektion gefördert und aufrechterhalten wurde (Frith & Beehler, 1998; Safran et al., 2016), und die zu ihrer jetzigen Heterogenität führte. Der männliche Vorfahr dieser Vögel scheint ein Individuum gewesen zu sein, das im Aussehen den Manukoden nicht unähnlich war, besonders in Bezug auf die gedrungene Form und die einheitlich dunkelpurpurrote Farbe. Die weiblichen Hybriden zeigen keine Reversion zu einem monochromen dunkelpurpurroten Gefieder. Stattdessen behalten sie ein braunes und gestreiftes Bauchgefieder bei. Das lässt darauf schließen, dass die ursprünglichen Paradiesvögel vielleicht sexualdimorph waren. Mit fortschreitender Artbildung haben die monogameren Arten vielleicht diese Unterschiede verloren und bei den polygameren Arten haben sich diese Unterschiede eventuell erheblich verstärkt, insbesondere bei den Männchen.

Die genetische Familie der Paradisaeidae

Wodurch ist die Familie der Paradiesvögel definiert? Viele heutige Biologen sehen das eukaryotische Leben als einen einzelnen Lebensbaum an – sie haben eine monoarboresale Perspektive; das heißt: Alle Lebewesen stammen von einem einzigen Vorfahren ab. Diese Ansicht ist vor allem durch die Überzeugung motiviert, dass es notwendigerweise Vorfahrenarten bis zurück zu einem frühesten gemeinsamen Urahn geben muss. Eine Alternative zu dieser Auffassung geht davon aus, dass es die Vielfalt eukaryotischen Leben nicht in einem einzigen Baum dargestellt werden kann, sondern in zahlreichen Bäumen aufgeteilt werden muss, d. h. – im Bild gesprochen – es gibt einen Wald. Bei dieser sylvanen Perspektive hat jeder Baum einen separaten Ursprung. Das sylvane Konzept unterliegt nicht dem vermeintlichen Zwang, fragwürdige gemeinsame Vorfahren zwischen den eukaryotischen Familien (*trans*-Evolution) darstellen zu müssen, umfasst aber immer noch die evolutionären Prozesse innerhalb jedes Baumes oder jeder Familie (*cis*-

Evolution). Der im Rahmen des sylvanen Konzepts arbeitende Biologe konzentriert sich zum Beispiel auf die Beantwortung folgender Fragen: Wie sind Familien definiert, wie entwickeln sich die Arten innerhalb der Familien, was bewirkt die Grenzen zwischen den Familien? Mendel lieferte Antworten auf die Fragen, wie Arten evolvieren und was deren Grenzen bewirkt, indem er die meiotischen Mechanismen der Vererbung enthüllte. Die Reifeteilung (Meiose) ist der Grund dafür, dass das eukaryotische Leben sylvan ist, also polyphyletisch (zahlreiche „Bäume des Lebens“). Denn obwohl vielfach heterozygote Gründerindividuen Ausgangspunkte für die Entstehung einer Vielzahl von Arten sein können (durch Verlust der Heterozygotie), sind diese reproduktiv von anderen genetischen Familien auf biologischer Inkompatibilitäten isoliert. Jede Familie ist ein abgeschlossener Baum und das Leben ist ein dicht besiedelter Wald.

Mayr (1969, Kapitel 5) beklagte zwar einmal: „Wie im Falle der Gattung und anderer höherer Kategorien ist es nicht möglich, eine verlässliche, nichtwillkürliche Definition der Kategorie *Familie* zu formulieren. Doch steht im Gegensatz dazu die Meiose, die eine nicht-willkürliche Grenze der Kategorie *Familie* verursacht. Dies führt zu natürlichen, praktischen und theoretischen Grenzen der Familien, die sich aus gemeinsamen Kompatibilitäten (Verträglichkeiten) ergeben. Bei der Meiose zeigt sich genomische Kompatibilität durch die Homologen-Chromosomenpaarung (Synapsis). Eine erfolgreiche Befruchtung zeigt an, dass die Genome von Samenzelle und Ei miteinander kompatibel sind (Mengerink & Vacquier, 2001), und wenn nachfolgend die Embryogenese durchlaufen wird, wird dadurch die Entwicklungskompatibilität bestätigt. Eine Familie, die durch eine unter natürlichen Bedingungen kompatible Meiose und Fruchtbarkeit gekennzeichnet ist, wird als genetische Familie bezeichnet, um sie von Familienkategorien zu unterscheiden, die auf andere Weisen charakterisiert werden.

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

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

Wenn die Kreuzbarkeit auch ein ausreichendes Mittel ist, um die Zugehörigkeit zu einer Familie zu definieren, kann die Hybridisierung innerhalb einer genetischen Familie doch durch eine Vielfalt von teilweise unüberwindlichen Züchtungsbarrieren sekundär eingeschränkt sein, und sie lässt sich natürlich auch bei ausgestorbenen, nur fossil bekannten Arten nicht anwenden. Ihre diagnostischen Möglichkeiten müssen daher durch die Kladistik ergänzt werden (Bestimmung des Verwandtschaftsgrades auf der Basis gemeinsamer abgeleiteter Merkmale). Dabei werden die Vergleiche verschiedener Arten mittlerweile vor allem anhand genomischer Sequenzierungen vorgenommen. Kladistik und die ihr zugrunde liegenden Sequenzvergleiche erfüllen Mayrs Bedingung einer „nicht-willkürlichen“ Klassifizierung allerdings nicht. Sie sind willkürlich, weil sie keine grundsätzliche Abgrenzung zwischen Taxon-Ebenen liefern, sondern nur retrospektive und veränderliche subjektive Grenzen. Sequenzvergleiche ergeben automatisch Phylogenien, selbst wenn die zugrundeliegenden Sequenzen nicht näher verwandt sind. Da die Taxonomie, insbesondere die phylogenetische Taxonomie immer mehr von Kladistik und Sequenzuntersuchungen abhängt, unterliegt sie automatisch einer gewissen Willkür. Durch umsichtigen Gebrauch der Kreuzungsfähigkeit als verlässliche Grundlage zur Bestimmung der „Familien“-Klade kann dieser Mangel einigermaßen ausgeglichen werden.

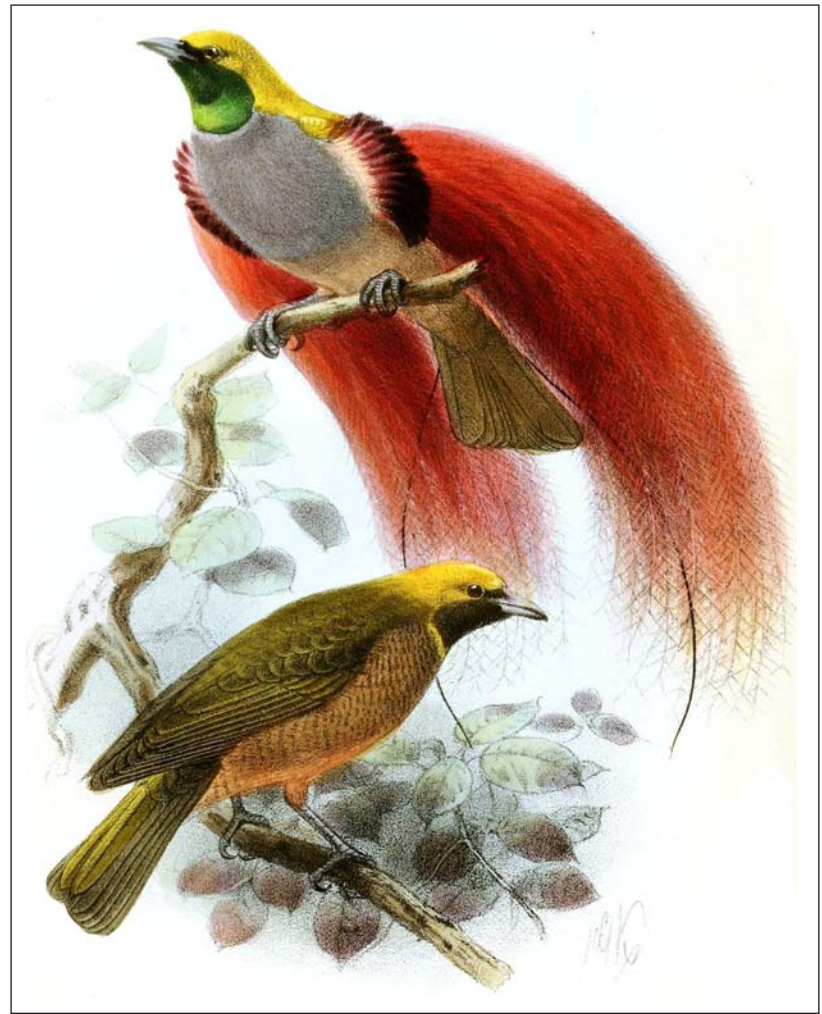
Kontinuierliche und diskontinuierliche Phylogenese

Die Paradiesvögel sind ein wunderbares Beispiel dafür, wie die drei Methoden – Hybridisierung, Kladistik, Sequenzvergleiche – einander ergänzen, wenn es darum geht, den Umfang ihrer genetischen Familie gut begründet zu diagnostizieren und zu definieren. Kladistische Untersuchungen erlauben es schon seit langem, eine Gruppe von Vögeln zu umschreiben, die gut unter das Dach der Paradiesvögel passt. Es gibt einige Vögel, die vielleicht zu dieser Gruppe gehören, aber normalerweise ausgeschlossen wurden. Und es gibt einige, die aufgenommen

rig ist, dies experimentell nachzuweisen, kann man doch die hohe Wertschätzung der Ästhetik zum Beispiel bei der Nestwahl der Laubenvögel und ebenso bei der Auswahl des Gefieders und der Darbietungen bei den Paradiesvögeln beobachten. Unabhängig davon, ob diese Vögel bewusst wahrnehmen, was sie attraktiv finden, oder nicht – wenn die Weibchen vor die Wahl gestellt werden, treffen sie jedenfalls konsequente Entscheidungen.

Vermutlich würden neue Phänotypen bevorzugt werden, wenn sich die Launen der Weibchen ändern sollten. Man hat schon seit langem argumentiert, dass sexuelle Selektion zu positiver Rückkopplung führt, die wiederum rasche Artbildung fördert. Die Paradiesvögel gelten als hervorragende Beispiele dafür. Fisher (1971) beschrieb in seinem Buch „The Genetical Theory of Natural Selection“ (Die genetische Theorie der natürlichen Auslese) diesen Prozess als Modell einer rasanten sexuellen Selektion. Fisher stellte die Theorie auf, dass die Auslese eines Weibchens zu einem selbstverstärkenden oder „rasanten“ Prozess würde, sobald es eine Vorliebe für ein bestimmtes männliches Merkmal entwickelt hat (Fisher, 1971). Es wurden auch andere Formen der sexuellen Auslese vorgeschlagen, zum Beispiel Indikatorsysteme, bei denen das gewünschte männliche Merkmal größere Tauglichkeit anzeigt („indiziert“) (Futuyma, 2013). Martin (2015) behauptete sogar, dass die Hybridisierung die Rolle der sexuellen Auslese verstärkte. Irestedt *et al.* (2009) stellten jedoch fest, dass die Artbildungsraten bei Paradiesvögeln mit denen jeder anderen Familien innerhalb der Kerngruppe der Rabenähnlichen vergleichbar sind. Sie fanden keinen Hinweis, der vermuten ließ, dass die sexuelle Auslese rasche Änderungen im sexuell wirksamen Schmuck verursacht hätte.

Die attraktive Idee der sexuellen Auslese, die auf eine Theorie Darwins zurückgeht (1871), ist in Bezug auf die Entstehung neuer Merkmale zunehmend umstritten. In Wiens' (2001) Feldübersicht wird klar über umgekehrte Trends berichtet: Kunstvolle männliche Merkmale gehen verloren, manchmal häufiger, als sie dazugewonnen werden. Und die weibliche Vorliebe wird geringer, geht ganz verloren oder stellt sich um. Wiens, der nach alternativen Erklärungen sucht, kommt zu dem Schluss: „Externe ökologische Faktoren wie das reichlich vorhandene Nahrungsangebot in Neuguinea können vielleicht erklären, warum männliche Paradiesvögel in der Lage waren, ihre promiskuitiven Paarungssysteme, ihre großartigen Gefieder und ihre kunstvollen Balzdarbietungen zu entwickeln und aufrechtzuerhalten.“ In Wirklichkeit erklären diese Beobachtungen jedoch nur, wie dieses Schmuckgefieder beibehalten wird, nicht aber, wie es entstanden ist.



Zufälliger oder geplanter Ursprung?

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

Üblicherweise werden hierbei zwei Modelle in Betracht gezogen, die auf zwei ganz unterschiedlichen Ansichten beruhen: Verursachung durch viele glückliche Zufälle und Verursachung durch planvolles Vorgehen (Design). Wenn glückliche Zufälle die Ursache sind, dann wäre nicht nur *ein* Ereignis, sondern es wären viele Ereignisse (bzw. aufeinanderfolgende Schritte) not-

Abb. 1 Sexualdimorphismus beim Schmuck-Paradiesvogel (*Paradisaea decora*). Das Männchen ist oben. (J. G. KEULEMANS, gemeinfrei)



Abb. 12 Der Nacktkopf-Paradiesvogel (*Cicinnurus respublica*). (Serhanoksay, CC BY-SA 3.0)

wendig. Diese Zufallsschritte spiegeln vererbare Änderungen der DNS wider; z.B. Mutationen in proteincodierenden Regionen von Genen oder in genregulierenden Regionen von Genen. Diese Ereignisse dürfen nicht (oder nur sehr wenig) schädlich sein, sonst würden sie durch die Auslese aussortiert worden. Außerdem sind *vielen* solcher Änderungen erforderlich. Wie Darwin (1859) schrieb: „Natürliche Auslese wirkt nur, indem SIE geringe aufeinanderfolgende Variationen zu ihrem Vorteil nutzt. SIE (Darwin personifiziert die Auslese in diesem Text – „she“ statt „it“ –, deshalb diese Schreibweise) kann niemals einen großen, abrupten Schritt machen, sondern muss sich in kurzen und sicheren, aber langsamen Schritten vorwärtsbewegen.“ Das ist das Modell der mehrfachen vorteilhaften Mutation (MVM), welches mit Genduplikationen (Verdopplung von Genen) und weiteren derartigen Prozessen einer Veränderung verbunden wäre.

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

Mehrfache vorteilhafte Mutationen oder präexistente genetische Programme?

Die Wimper des Wimperträgers (seine modifizierten Fadenfedern am Hinterkopf) bieten ein ausgezeichnetes praktisches Beispiel, mit dessen

Hilfe man die beiden Modelle bewerten kann. Diese Federn stellen wohl das Außergewöhnlichste dar, was man je bei einem Vogel gesehen hat (**Abb. 3**). Federn *an sich* entstehen während der Embryogenese aus Hautpapillen (Erhebungen) mesodermalen* Ursprungs, die in der Haut von einer epidermalen* Scheide umgeben sind. Während des Wachstums der Hautpapille wird ihr zentraler Bereich abgebaut, so dass eine zylindrische Fadenfeder entsteht. Entlang dieser Röhre bilden sich Proteingradienten (z. B. des Proteins Shh). Diese Gradienten führen dazu, dass sich auf einer Seite ein Schaft bildet; seine Fahnen bilden ein Muster aus schmalen Streifen, welche durch programmierten Zelltod entstehen und eine sich wiederholende Reihe von Federästen bilden. Proteingradientenmuster (z. B. von BMP2, BMP4 und Noggin) entlang jedes Federastes bewirken ihre Differenzierung in eine Reihe von Nebenästen, auf der einen Seite mit Häkchen (Hakenstrahlen) und auf der anderen Seite ohne Häkchen (Bogenstrahlen) (Yu *et al.*, 2002; 2004). Dieses grundlegende Muster der Federbildung dient als Basis für alle verschiedenen Federarten: Konturfedern, Daunenfedern und Fadenfedern. Zur Herstellung der einzigartigen Wimpelfedern des Wimperträgers ist nach dem PGP-Modell die Aktivierung dreier vorhandener genetischer Programme erforderlich, die (1) die zwei spezifischen Federn stark verlängern, (2) die Bildung einer Federfahne entlang der einen Seite des Schaftes dieser beiden Federn unterdrücken und (3) deren Differenzierung entlang der anderen Seite umstellen.

Mindestens drei weitere, bereits vorhandene genetische Programme sind ebenfalls erforderlich, die hier nur erwähnt werden; Programme, die die Entwicklung von Vertiefungen in den Schädelknochen des Schädels der Spezies sicherstellen, ebenso die Muskeln, die in diesen Vertiefungen sitzen, und die neuronalen Programme, die zur Betätigung dieser Muskeln erforderlich sind, damit der Vogel während der Balz die beiden massiven Federn vor und zurück schwingen kann (Frith and Frith, 1997; Frith und Beehler, 1998, Kapitel 2).

Nach dem MVM-Modell sind diese Programme auch erforderlich. Doch deren Vorhandensein muss durch zahlreiche Mutationsereignisse erklärt werden, die alle durch Zufall die Gene vieler Proteine passend verändern mussten, so dass ihre kombinierten Funktionen zusammenwirken konnten, um ein erforderliches Programm zu erzeugen. Selbst ein einziges vorteilhaftes Mutationsereignis ist schon unwahrscheinlich, doch diese ganze Fülle an vorteilhaften, aufeinander abgestimmten Mutationen ist extrem unwahrscheinlich. Es muss aber das Vorhandensein von nicht nur einem,



Abb. 13 Der Hybride (unten Mitte) aus dem Prachtparadiesvogel (*Ptiloris magnificus*, links) und dem Kleinen Paradiesvogel (*Paradisaea minor*, rechts) hat ein relativ „durchschnittliches“ Aussehen, was durch Dominanz und Epistasie erklärt werden kann, da dies zur Unterdrückung der auffälligen Merkmale führen kann. (Näheres im Text)
(AUS FRITH & BEEHLER 1998, mit freundlicher Genehmigung der Oxford University Press)

sondern allen drei (bzw. sechs) genetischen Programmen (s. o.) erklärt werden. Es gibt nur eine vernünftige Möglichkeit, wie das MVM-Modell funktionieren könnte: Die Information müsste im Wesentlichen schon an Ort und Stelle gewesen und auf irgendeine Weise kooptiert worden sein. Kooption (Neu-Nutzbarmachung) ist ein evolutionäres Modell, nach dem genetische Ressourcen, die zur Ausprägung eines phänotypischen Merkmals benutzt werden, später *zusätzlich* verwendet, d.h. kooptiert werden, um zur Ausbildung eines *anderen* Merkmals beizutragen. Eine solche Lösung nutzt und bestätigt aber im Grunde die Stärke des PGP-Modells bzw. läuft auf dieses Modell hinaus und verschleiert gleichzeitig die große Unwahrscheinlichkeit des MVM-Modells. Denn es geht ja gerade von präexisten-ten Programmelementen aus.

Doch der Wimpelträger braucht noch mehr. Auch der Rest des einzigartigen, reichen Gefieders will erklärt sein. Die ausgewogene, attraktive Anordnung des Gefieders, die koordinierte Regelung von Tausenden von häufig individuellen Federpigmentierungsmustern ist ein erstaunlich komplexes Kennzeichen der Vögel. Die Aktivierung präexisten-ter genetischer Programme kann die definierte Verteilung der Melanozyten in bestimmten Federn und auf bestimmten Federsträngen gut erklären (Lin *et al.*, 2013).

Das MVM-Modell ist überhaupt nicht geeignet, den Ursprung komplexer Gefiedermuster zu erklären, wie man sie bei den verschiedenen Paradiesvogelarten beobachtet, es sei denn, es greift auf eine Lösung auf der Grundlage der Kooption

zurück. Mit anderen Worten: Wiederum wird die Verwendung von präexisten-ten genetischen Programmen vorausgesetzt.

Weibchenwahl und die Entstehung der Arten

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

Die Erforschung der molekularen Neurobiologie dieser angeborenen Verhaltensformen steckt noch in den Kinderschuhen, man weiß ein bisschen über die Vokalisierung (Lautbildung) der Vögel (Whitnax *et al.*, 2014). PGP-Modelle liefern eine logische und vernünftige Erklärung für das Vorhandensein all dieser unterschiedlichen Merkmale. Das MVM-Modell dagegen ist eine höchst unwahrscheinliche Erklärung. Die Anforderungen, die ein solch komplexes, gut integriertes Verhalten beider Geschlechter an das MVM-Modell stellt, sind im Grunde unerfüllbar.

Weibchenwahl: Beispiele für das PGP-Modell

Weibliche Fische der Gattung *Xiphophorus* (Schwertträger, Abb. 14) zeigen eine ähnlich exotische Präferenz. Kurzschwänzige Schwertträger ziehen männliche Artgenossen mit künstlich verlängerten Schwertschwänzen vor, welche in Wirklichkeit nur die Männchen anderer Schwertschwanzarten besitzen (Basolo, 1990).

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

unabhängig davon, was in der Natur vorkommt (Ryan, 1985). Für Ryan & Rand lag die Schlussfolgerung nahe, dass die weibliche Vorliebe schon in dem gemeinsamen Vorfahren der Froscharten vorhanden war (persönliche Korrespondenz, die bei Kirkpatrick & Ryan, 1991, zitiert wird). Andersson (1982) kam auch zu dem Schluss, dass die einfachste Erklärung für seine Beobachtungen bei den Widahvögeln der gemeinsame Vorfahre sei.

Alle diese Ergebnisse sprechen für ein PGP-Modell, bei dem die Weibchen bei ihrer Wahl auf vorhandene genetische Information zurückgreifen. Ein MVM-Modell, bei dem durch die Wahl der Weibchen zahlreiche zufällige Mutationen ausgewählt werden, ist sehr unwahrscheinlich.



Abb. 14 Zwei Männchen (Zuchtformen) des Schwertträgers *Xiphophorus helleri*. (E. SCHÜTTE, CC BY-SA 3.0)

Die Wahlentscheidungen des Weibchens sind so spezifisch und komplex, dass jede Abweichung beim Männchen sich fast immer als nachteilig erweisen würde. Solche Szenarien wie ausgeprägte Selektivität, gefolgt von unerklärlichen Änderungen bei der Auswahl und zufällige Vernetzung mit attraktiven männlichen Neuheiten, wiederum gefolgt von intensiver Selektivität, folgen einem extrem ausgeprägten Wunschdenken. Wieder einmal kann das MVM-Modell nur gerettet werden, wenn man auf Kooption präexistenter genetischer Programme zurückgreift. Paradiesvögel sind ein schlagkräftiges Argument für PGP und planvolles Vorgehen (Design).

Die Rolle des weiblichen Wahlverhaltens ist auch in anderer Hinsicht aufschlussreich. Wenn bei der Balz eine Anzahl von Weibchen anwesend ist, neigen sie nach Aussage vieler Feldforscher dazu, dasselbe Männchen auszuwählen. Das lässt vermuten, dass das weibliche Auswahlverhalten

angeboren ist: Nur der Beste ist gerade gut genug. Biologische Experimente bei verschiedenen Arten bestätigen diese Beobachtung. Weibliche langschwänzige Widahvögel (*Euplectes progné*) geben den Männchen mit den längsten Schwänzen den Vorzug, selbst wenn diese unnatürlich lang sind (Andersson, 1982). Diese Studien zeigen, dass Weibchen nicht durch die Selektion darauf „abgestimmt“ werden, die Schwanzlängen von realen Männchen zu bevorzugen, die zuvor in ihrem Erfahrungsbereich aufgetaucht sein könnten, sondern schon so vorprogrammiert sind, dass sie die Männchen mit den längsten Schwänzen vorziehen, selbst wenn sie unnatürlich groß sind.

Wie oben bereits erwähnt wissen Fachleute die Stärke des PGP-Modells zu schätzen und erkennen, dass das MVM sehr unwahrscheinlich ist.

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

Sexualdichromatismus: Unterschiede in der Färbung der Geschlechter

Eine kürzlich von Gazda et al. (2020) durchgeführte Studie über Sexualdichromatismus bei Kanarienvögeln zeigt überzeugend, dass Merkmale, die mit sexueller Selektion verknüpft sind, auf

präexistente genetische Programme zurückzuführen sind und nicht auf mehrere vorteilhafte Mutationen. Kanarienvögel (*Serius canaria*) sind sexuell monochromatisch, d. h. Männchen und Weibchen haben gleiche Körperfarben bzw. -zeichnungen. Eine Schwesterart, der Rote Zeisig (*Spinus cucullatus*), ist jedoch sexuell dichromatisch. Beide Arten gehören zum gleichen Grundtyp, und Gazda et al. haben erfolgreich eine dichromatische Hybride erzeugt, die sie mit Kanarienvögeln rückgekreuzt haben, die sorgfältig auf Dichromatismus selektiert wurden. Mit jeder aufeinanderfolgenden Rückkreuzung wurde immer mehr vom Erbgut auf die Kanarienvögel übertragen, bis sie einen dichromatischen „Mosaik“-Kanarienvogel erzeugt hatten. Sie verglichen die DNA der Mosaik-Kanarienvögel mit der von gewöhnlichen Kanarienvögeln, um zu sehen, welches Segment für das dichromatische Merkmalsausprägung codierte. Sie fanden ein einziges verursachendes Gen, *BCO2*, das nach Mendel'scher Art und Weise segregiert. Sein Proteinprodukt, β -Carotin-Oxygenase 2, spaltet Pigmentmoleküle (Carotinoide). Wenn es in Federfollikeln weiblicher Vögel überexprimiert wird, führt es zu Pigmentmangel und zu ihrem eintönigen Gefieder. Gazda et al. spekulierten, dass diese durch das Vorhandensein von auf Östrogen reagierenden regulatorischen Elementen im *BCO2*-Gen verursacht sein könnte.

Die Kanarienvogelstudie zum Sexualdimorphismus ist ein exzellentes Beispiel. Die sexuelle Selektion verschafft der Art keine neuen Merkmalsausprägungen oder Merkmale, die den sexuellen Dichromatismus erklären können. Der hier aufgetretene Sexualdimorphismus resultiert aus dem Verbergen oder Verdecken phänotypischer Merkmale beim Weibchen. Dieses Beispiel bestätigt, dass zunächst komplexe phänotypische Information vorhanden sein muss. Die Vögel besitzen präexistente genetische Programme, die vollständig für die auffällige Färbung der Männchen verantwortlich sind und die eine absolut notwendige Voraussetzung für den Sexualdimorphismus sind. Diese bereits vorhandene Information wird bei den modifiziert, so dass sie latent wird, was ihrem eintönigen Gefieder und zum Sexualdichromatismus führt. Gazda et al. vermuten, dass der Dichromatismus eine selektive Überexpression von östrogensensitiven Enhancern* im *BCO2*-Gen in den Federfollikeln erfordert. Diese sehr spezifische Veränderung ist keine Erklärung dafür, wie Gefiederfarben und -muster entstanden sind, sondern nur dafür, wie sie im Weiblichen selektiv unterdrückt werden könnten. Schon in der Vorgehensweise ihrer Studie nehmen Gazda et al. logischerweise ein bereits existierendes genetisches Programm beim Roten Zeisig an, und zwar ein solches,

das sie auf Kanarienvögel übertragen konnten. Die Alternative, der Versuch, den sexuellen Dichromatismus mit Hilfe von Mutagenen in die Existenz zu mutieren, hätte Millionen von toten oder beeinträchtigten Kanarienvögeln zur Folge gehabt. Die logische Quelle für komplexe phänotypische Merkmalsausprägungen wie der Sexualdichromatismus zeigen, liegt nicht in mehreren vorteilhaften Mutationen, sondern in präexistenten genetischen Programmen.

Der größere Zusammenhang

Wie kann eine Familie wie die Paradiesvögel solch eine Überfülle an phänotypischer Vielfalt aufweisen und doch aus einer Gruppe von Arten mit präzise definierten Phänotypen bestehen? Das ist ein Problem, das Mendel elegant gelöst hat. Durch das Vorhandensein von alternativen Allelen* für jedes Gen sorgt Rekombination dafür, dass mit der Zunahme der Anzahl der vorhandenen Gene ein exponentieller Anstieg von sofort funktionellen und beständigen möglichen Phänotypen durch verschiedenste Kombinationsmöglichkeiten einhergeht. Das wurde vor kurzem bei Schmetterlingen bestätigt (Wallbank et al., 2016). Die Rezessivität vieler Allele erklärt wie die Informationen verborgener Merkmale in den Nachfahren der heterozygoten Kreuzungen zur Ausprägung kommen. Je größer die Anzahl der beteiligten Gene, desto vielfältiger sind die Phänotypen – sowohl in Bezug auf die Anzahl als auch auf die Komplexität. Theoretisch können nur zwanzig variable Gene eine Million verschiedene Phänotypen hervorbringen, die sich jeweils in zwanzig Merkmalen unterscheiden. Eine sehr reichliche Artbildung lässt sich durch diesen Mechanismus leicht erklären.

Wie die präexistente Vielfalt zum Vorschein kommen kann

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

Der zweite Mechanismus betrifft die Epistasie*, die auch Gen-Wechselwirkung genannt wird. Das epistatische Gen unterdrückt das hypostatische Gen. Wenn beide Allele des epistatischen Gens rezessiv sind, wird die Unterdrückung aufgehoben und die Merkmale des hypostati-

schen Gens kommen zum Vorschein. Wenn das hypostatische Gen ein Hauptregulator eines prä-existenten genetischen Programms ist, wird ein bestimmtes phänotypisches Merkmal verborgen bleiben, solange dieses Gen epistatisch unterdrückt ist, und zur Ausprägung kommen, wenn es freigegeben ist. Zum Beispiel können einfache krautartige Pflanzenarten „schlafende“ verholzte Phänotypen ausbilden, wenn Suppressoren (unterdrückende Regulationsgene) inaktiviert sind (Mitsuda *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2014).

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

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

Komplexe Synergie und die Neuralleiste

Bei den Paradiesvögeln stellt die Verbindung zwischen dem Gefieder, der Balzausstattung und dem Verhalten der Männchen und den Vorlieben der Weibchen eine komplexe Synergie dar. Diese Synergie könnte zwar rein theoretisch auf eine komplexe Art und Weise zufällig entstanden sein. Das PGP-Modell ermöglicht jedoch eine elegantere, harmonischere Erklärung, insbesondere wenn diese Synergie unter der Kontrolle einer einzigen Struktur steht. Eine solche Struktur könnte die Neuralleiste* sein. Diese embryonale Struktur bringt eine ganze Reihe von phänotypisch markanten Körpermerkmalen hervor. Aus ihr entwickeln sich drei Komplexe: das Pigment-

system, das periphere Nervensystem (PNS) und der vordere Kopf (Hall, 2009; Trainor, 2014).

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

Ursprung der Vielfalt

Wo hat die phänotypische Vielfalt ihren Ursprung? Es gibt wie oben erläutert zwei Möglichkeiten, die üblicherweise diskutiert werden: mehrfache vorteilhafte Mutationen (MVM) oder präexistente genetische Programme (PGP). Die erstere weist auf den Zufall in der Natur hin, die zweite auf Plan (Design) und Kunstfertigkeit. Die Paradiesvogelforscher Laman & Scholes (2012) erinnern uns daran, dass Darwin über die Schwanzfeder des Pfaus schrieb: „Wenn ich sie betrachte, wird mir schlecht!“ (Darwin, 1911). Sie meinten, dass ihm wohl die verschwenderische Schönheit der Federn zu schaffen machte. Warum sollte so etwas Schönes wie eine Pfaufeder Darwin Bauchgrimmen verursachen? Ist es nicht wahrscheinlicher, dass ihm der Versuch, ein schwieriges Evolutionsproblem zu lösen, Kopfschmerzen bereitete? Könnte es sein, dass Darwin angesichts der Schönheit der Feder Gewissensbisse hatte? Hier hatte er einen eindeutigen Beweis für Design, für eine kunstfertige Ausführung. Sein Argument der sexuellen Auslese ist als Erklärung für den Ursprung der phänotypischen Vielfalt bei den Paradiesvögeln unzureichend. Das Konzept der sexuellen Auslese

bestätigt wie oben dargestellt die Stärke des PGP-Modells, verschleiert aber gleichzeitig die große Unwahrscheinlichkeit des MVM-Modells. Nur wenn die Schönheit tatsächlich schon vorhanden ist, kann die sexuelle Auslese auf sie einwirken.

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

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

Quellen

Andersson, M. (1982) Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299, 818–820.
 Barker, F.K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J. and Cracraft, J. (2004) Phylogeny and diversification of the largest avian radiation, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 11040–11045.
 Basolo, A. (1990) Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250, 808–810.
 Beresford, P., Barker, F.K., Ryan, P.G. and Crowe, T.M. (2005)

African endemics span the tree of songbirds (Passeri): molecular systematics of several evolutionary ‘enigmas’. *Proc. R. Soc. B* 272, 849–858.
 CITES (2015) Revised nomenclature for four species of birds-of-paradise (Paradisaeidae). AC28 Doc. XX.
 Cracraft, J. and Feinstein, J. (2000) What is not a bird of paradise? Molecular and morphological evidence places *Macgregoria* in the Meliphagidae and the Cnemophilinae near the base of the corvoid tree. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 233–241.
 Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* John Murray, London.
 Darwin, C. (1871) *The descent of man and selection in relation to sex.* John Murray, London.
 Darwin, F. (1911) Letter to Asa Gray dated April 3rd, 1860. *The Life and Letters of Charles Darwin, Vol. II.* D. Appleton and Co., New York and London.
 Eames, F.B. and Schneider, R.A. (2005) Quail-duck chimeras reveal spatiotemporal plasticity in molecular and histogenic programs of cranial feather development. *Development* 132, 1499–1509.
 Fisher, R.A. (1971) [1935]. *The Design of Experiments* (9th ed.). Macmillan, New York, New York.
 Frith, C.B. and Beehler, B.M. (1998) *The Birds of Paradise.* Oxford: Oxford University Press.
 Frith, C.B. and Frith, D.W. (1997) Courtship and Mating of the King of Saxony Bird of Paradise *Pteridophora alberti* in New Guinea with Comment on their Taxonomic Significance. *EMU* 97, 185–193.
 Frith, C.B., and Frith, D. (2009) The Paradisaeidae. In: *Handbook of the Birds of the World, Volume 14, Bush-shrikes to Old World Sparrows*; eds. Del Hoyo, J., Elliot, A. and Christie, D.A.; Lynx Edicions Pubs., Barcelona, Spain.
 Fuller, E. (1979) Hybridisation amongst the Paradisaeidae. *Bull. Br. Ornith. Club* 99, 145–152.
 Fuller, E. (1995) *The lost birds of paradise.* Swan Hill press, Shrewsbury, UK.
 Gazda, M.A., Araujo, P.M., Lopes, R.J., Toomey, M.B., Andrade, P., Afonso, S., Marques, C., Nunes, L., Pereira, P., Trigo, S., Hill, G.E., Corbo, J.C. and Carneiro, M. (2020) A genetic mechanism for sexual dichromatism. *Science* 368, 1270–1274.
 Gill, F. and Donsker, D. (2012) IOC World Bird Names (v 3.2) <http://www.worldbirdnames.org>.
 Hall, B.K. (2009) *The neural crest and neural crest cells in vertebrate development and evolution.* Springer, New York, New York.
 Irestedt, M., Jonsson, K.A., Fjeldsa, J., Christidis, L. and Ericson, P.G.P. (2009) An unexpectedly long history of sexual selection in birds of paradise. *BMC Evo. Biol.* 9: 235. doi:10.1186/1471-2148-9-235.
 Jonsson, K.A., Fabre, P.-H., Ricklefs, R.E. and Fjeldsa, J. (2011) Major global radiation or corvoid birds originated in the proto-Papuan archipelago. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 2328–2333.
 Kirkpatrick, M. and Ryan, M. (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350, 33–38.
 Kobayashi, S., Goto-Yamamoto, N. and Hirochika, H. (2004) Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science* 304, 982.
 Laman, T. and Scholes, E. (2012) *Birds of paradise.* National Geographic, Washington, DC and Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA.
 Le Douarin, N.M. and Dupin, E. (2014) The neural crest, a fourth germ layer of the vertebrate embryo: significance in chordate evolution. In: Trainor, P.A., ed. *Neural crest cells. Evolution, development and disease*; Academic Press, London; pp 3–26.
 Lin, S.J., Foley, J., Jiang, T.X., Yeh, C.Y., Foley, A., Man, C.M., Huang, Y.C., Cheng, H.C., Chen, C.F., Reeder, B., Jee, S.H., Widelitz, R.B. and Chuong, C.M. (2013) Topology of feather melanocyte progenitor niche allows complex patterns to emerge. *Science* 340, 1442–1445.
 Mayr, E. (1945) *Birds of Paradise.* Natural History, 54, 264–276
 Mayr, E. (1969) *Principles of Systematic Zoology.* McGraw-

- Hill book company, New York, New York; p 94.
- Marsh, F.L. (1941) *Fundamental biology*. Lincoln, Nebraska.
- Martin, P.R. (2015) The paradox of the birds of paradise: persistent hybridization as a signature of historical reinforcement. *Ideas Ecol. Evo.* 8, 58–66.
- Meise, W. (1929) Verzeichnis der Typen des Staatlichen Museums für Tierkunde in Dresden. 2 Teil., Vögel 1. Abhandlung und Berichte der Museum für Tierkunde und Volkkunde, 17, p 6.
- Mengerink, K.J. and Vacquier, V.D. (2001) Glycobiology of sperm-egg interactions in deuterostomes. *Glycobiology* 11, 37R–43R.
- Mitsuda, N., Iwase, A., Yamamoto, H., Yoshia, M., Seki, M., Shinozaki, K. and Ohme-Takagi, M. (2007) NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19, 270–280.
- Reichenow, A. (1894) *Paradisea maria* n. sp. Ornithologische Monatsberichte 2, 22–23.
- Reichenow, A. (1901) Ein merkwürdiger Paradiesvogel. Ornithologische Monatsberichte 9, 185–186.
- Rothschild, Lord, W. (1910) Exhibition of *Parotia carolae meeki* subsp. n. Bulletin of the British Ornithologists' Club, 27, 35–36.
- Rothschild, Lord, W. (1930) Notes on the preceding article of Dr. Stresemann. *Novitates Zoologicae* 36, 16–17.
- Ryan, M.J. (1985) *The Tungara frog, a study in sexual selection and communication*. University of Chicago Press, Chicago.
- Safran, R.J., Vortman, Y., Jenkins, B.R., Hubbard, J.K., Wilkins, M.R., Bradley, R.J. and Lotem, A. (2016) The maintenance of phenotypic divergence through sexual selection: an experimental study in Barn swallows *Hirundo nisitica*. *Evolution*, doi: 10.1111/evo.13014.
- Scherer, S. (1993) Basic types of life. In: Scherer, S., ed. *Typen des Lebens*; Pascal Verlag, Berlin, Germany; pp 11–30.
- Sharpe, R.B. (1891–1898) *Monograph of the Paradisaeidae, or birds of paradise, and Ptilonorhynchidae, or bower birds*. H. Sotheran, London.
- Sibley, C.G. and Ahlquist, J.E. (1990) *Phylogeny and classification of birds*. New Haven: Yale University Press.
- Stresemann, E. (1930) Welche Paradiesvogelarten der Literatur sind hybriden Ursprungs? *Novitates Zoologicae* 36, 6–15.
- Stresemann, E. (1923) Dr. Burger's ornithologische Ausbeute in Stromgebiet des Sepik. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vogelwelt Neuguineas. *Archiv für Naturgeschichte* 89 (7), p 40.
- Suchetet, A. (1897) *Des hybrids a l'état sauvage*. Regne animal, premier volume. Classe des Oiseaux; Bailliere et Fils, Paris; pp 413–421.
- Trainor, P.A. (2104) Neural crest cells. *Evolution, development and disease*. Academic Press, London.
- Van't Hof, A.E., Campagne, P., Rigden, D.J., Yung, C.J., Lingley, J., Quail, M.A., Hall, N., Darby, A.C. and Saccheri, I.J. (2016) The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature* 534, 102–105.
- Wallbank, R.W.R., Baxter, S.W., Pardo-Diaz, C., Hanly, J.J., Martin, S.H., Mallet, J., Dasmahapatra, K.K., Salazar, C., Joron, M., Nadeau, N., McMillan, W.O. and Jiggins, C.D. (2016) Evolutionary novelty in a butterfly wing pattern through enhancer shuffling. *PLOS Biol.* 14(1): e1002353. Doi:10.1371/journal.pbio.1002353.
- Whitney, O., Pfenning, A.R., Howard, J.T., Blatti, C.A., Liu, F., Ward, J.M., Wang, R., Audet, J.-N., Kellis, M., Mukherjee, S., Sinha, S., Hartemink, A.J., West, A.E. and Jarvis, E.D. (2014) Core and region-enriched networks of behaviorally regulated genes and the singing genome. *Science* 346, 1334.
- Wiens, J.J. (2001) Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends Ecol. Evol.* 16, 517–523.
- Yu, M., Wu, P., Widelitz, R.B., and Chuong, C.-H. (2002) The morphogenesis of feathers. *Nature* 420, 308–312.
- Yu, M., Yue, Z., Wu, P., Wu, D.-Y., Mayer, J.-A., Medina, M., Widelitz, R.B., Jiang, T.-X. and Chuong, C.-M. (2004) The developmental biology of feather follicles. *Int. J. Dev. Biol.* 48, 181–191.
- Zhang, J., Nieminen, K., Serra, J.A.A., and Helariutta, Y. (2014) The formation of wood and its control. *Plant J.* 17, 56–63.