

Vogelfedern und Vogelflug

5. Selektion von Feder-Vorstufen – Schlüssel zur Erklärung der Entstehung von Federn?

Vogelfedern und ihre Verankerung im Körper sind äußerst kompliziert konstruiert. Nur dadurch können Federn flugtauglich und Teil des Flugapparats von Vögeln sein. Aufgrund dieser Komplexität wird evolutionstheoretisch kaum noch angenommen, dass Federvorstufen ursprünglich auf Flugfähigkeit hin selektiert worden seien. Vielmehr sollen sie anfangs andere Funktionen ausgeübt haben. Dazu gibt es zahlreiche Vorschläge, die kontrovers diskutiert werden. In allen Fällen bleibt ein großer Sprung von der hypothetischen Vorläuferfunktion bis zur Flugfunktion.

Reinhard Junker

Die bisherigen vier Teile dieser Artikelserie handelten von Bau und Feinbau der Vogelfedern und ihrer Verankerung, es wurden Modelle zu ihrer Entstehung erläutert und bewertet, fossile Funde vorgestellt, die Hinweise zur Entstehung von Federn geben könnten, und Flugentstehungstheorien besprochen. Zur Frage eines

hypothetischen evolutiven Entstehungsprozesses wurde gezeigt, dass sowohl die Modelle zur Entstehung von Federn als auch Flugentstehungsmodelle recht „grob gestrickt“ sind und kaum die zahlreichen für Federn und Flug erforderlichen Details beachten und dass sie große Schritte beinhalten, die von einer selektierbaren Fortbewegungsweise zur nächsten überwunden werden müssten.

Heute wird in evolutionstheoretischen Modellierungen kaum noch die Auffassung vertreten, dass Vogelfedern von Anfang an Teil eines Flugapparates waren. Vielmehr sollten sie zunächst andere Funktionen erfüllt haben und später für den Flug kooptiert worden sein. Es soll also Zwischenstufen mit anderer Funktion als der Flugfunktion gegeben haben. Hilft dieser Ansatz bei der Frage nach einer evolutiven Entstehung von Vogelfedern weiter?

Kompakt

In evolutionstheoretischen Modellierungen der Entstehung von Neuheiten wie Vogelfeder und Vogelflug müssen außer einem plausiblen Mechanismus auch Selektionsdrücke angegeben werden können. Welche Umwelteinflüsse (äußere Faktoren) oder konstruktiven Gegebenheiten (innere Faktoren) haben die Entstehung angetrieben? Vogelfedern müssen sehr ausgefeilt sein, um als Teil des Flugapparats geeignet zu sein. Es ist klar, dass umfangreiche Änderungen von Vorläuferstrukturen erforderlich sind, um zu flugtauglichen Federn zu gelangen, noch abgesehen davon, dass Federn nur eines von mehreren notwendigen Teilen des Flugapparats sind. Aus diesem Grund wird heute von fast niemandem mehr die Auffassung vertreten, dass Körperanhänge von mutmaßlichen Vogelvorläufern von vornherein auf Flugtauglichkeit selektiert worden seien. Vielmehr werden andere Erstfunktionen von Zwischenstationen vermutet. Dafür wurden zahlreiche Vorschläge gemacht: Thermoregulation, Hitzeschild, Schauapparat, Wasserabweisung, Fangnetz, Entsorgung, Unterstützung beim Brüten oder Vermittlung von Berührungseizen. Diese Erstfunktionen tragen jedoch allesamt allenfalls nur unwesentlich zur Lösung des Problems der evolutiven Entstehung von Federn bei. Der Hauptgrund für das Scheitern dieser Ansätze ist, dass der Sprung von der hypothetischen Erstfunktion zur Flugtauglichkeit kaum gegenüber der direkten Selektion auf Flugtauglichkeit verkleinert wird. Ein Großteil der für das Fliegen erforderlichen Einrichtungen wird für alle anderen diskutierten Zwecke nicht benötigt. Außerdem muss erklärt werden, warum und wie der Wechsel zu geänderten Selektionsbedingungen erfolgt ist statt zu einer weiteren Optimierung der hypothetischen Erstfunktion. Die Diskussion über Selektionsfaktoren, die die Entstehung von Federn angetrieben haben sollen, wird seit über einem Jahrhundert ohne überzeugendes Ergebnis und ohne Konsens geführt. Dies kann neben anderen Aspekten als Indiz gewertet werden, dass die Entstehung der Federn nur im Kontext einer Schöpfung verstanden werden kann.

Die mutmaßliche Rolle der Selektion

Evolutionäre Hypothesen müssen neben den Mechanismen und Abläufen auch plausible Selektionsfaktoren beinhalten, jedenfalls wenn es sich um darwinistische Hypothesen handelt, in denen Anpassung und Selektion wesentliche Faktoren sind. In jüngerer Zeit werden auch nicht-darwinistische Evolutionstheorien diskutiert: im Zusammenhang mit der Entstehung von Federn vor allem der Evo-Devo-Ansatz (Evoluti-

onäre Entwicklungsbiologie). Im Rahmen dieses Ansatzes wird diskutiert, dass Änderungen von Regulationsgenen sprunghaft große Auswirkungen haben könnten. Es gibt jedoch keinerlei experimentelle Belege dafür, dass auf diesem Wege konstruktive Neuheiten entstehen können – im Gegenteil: Mutationen von Regulationsgenen führen fast immer zu schweren Missbildungen (DAVIDSON 2011, 40).

Hin und wieder wird auch mit „Konstruktionszwängen“ argumentiert. Federn beinhalten jedoch mehrere Innovationen (vgl. JUNKER 2016), bauen also nicht auf Vorkonstruktionen auf, die als „Zwangsführungen“ für weitere evolutive Entwicklungen und evolutionäre Neuheiten in Anschlag gebracht werden könnten. Von einer evolutionären Kanalisierung durch Konstruktionszwänge kann bei Federn keine Rede sein.

Fragen zu Selektionsfaktoren werden in der Literatur zur Evolution des Vogelflugs öfter aufgeworfen. Beispielsweise schreiben PRUM & BRUSH (2003, 41) über ihr Federentstehungsmodell (JUNKER 2017): „Anzunehmen ist aber, dass jede der einzelnen Neuerungen, die bei dieser Evolution aufeinander aufbauten, einen eigenen Zweck erfüllt hat. Schon die allereinfachsten Röhrenfedern müssen einen Überlebensvorteil haben.“ Obwohl der ursprüngliche funktionelle Vorteil der ersten Federn ein Geheimnis bleibe, müsse die letztgültige Erklärung für den Ursprung der Feder einen Selektionsvorteil beinhalten. Das sind eigentlich triviale Aussagen, denn wenn neutrale Evolution oder Konstruktionszwänge keine Erklärung liefern, muss es notwendigerweise irgendwelche Selektionsdrücke und Selektionsvorteile gegeben haben; die Zitate machen aber deutlich, dass hier ein Problem gesehen wird.

Die meisten Biologen halten den Weg direkt zur Flugtauglichkeit für viel zu weit.

Meistens wird heute angenommen, dass Federn ursprünglich nicht auf Flugtauglichkeit selektiert wurden, denn die meisten Biologen halten den Weg *direkt* zur Flugtauglichkeit für viel zu weit. Es müssten einfach zu viele Änderungen erfolgt und Neuheiten entwickelt worden sein, damit eine anfangs einfach gebaute Integumentstruktur Teil eines Flugapparats sein kann. Folglich sollen „Protofedern“ zunächst eine andere Funktion gehabt haben. Dazu wiederum gibt es verschiedene Auffassungen, und ein Konsens zeichnet sich bis heute nicht ab, was als Symptom dafür gelten kann, dass diese Frage nicht geklärt ist. Weiter unten werden hypothetische Anfangsfunktionen zusammengestellt und diskutiert.

Widersprüchliche Selektionsdrücke

Ein generelles Problem bezüglich der Selektionsfaktoren ist, dass für verschiedene Funktionen der Federn bzw. „Vorfedern“ teilweise widersprüchliche Erfordernisse gegeben sind. Deshalb muss angenommen werden, dass es im Verlaufe der Federevolution einen oder mehrere Wechsel des Selektionsregimes gegeben hat. Beispielsweise erfordert Selektion auf Wärmedämmung andere Eigenschaften der Federn als Selektion auf Flugfähigkeit. Heutige Vögel besitzen für diese beiden Funktionen *gleichzeitig* verschiedene Federtypen. Die wärmedämmenden Daunenfedern sind als eigene „Schicht“ den Konturfedern unterlagert und entfalten ihre Wirkung bei Nässe auch nur unter dem Schutz der darüber liegenden Konturfedern; ohne diese wären sie als isolierende Schicht sogar kontraproduktiv.

Im Laufe der Federevolution müsste es einen oder mehrere Wechsel des Selektionsregimes gegeben haben.

Als weitere Beispiele für widersprüchliche Selektionsdrücke aus der Fachliteratur werden genannt:

- Für ein zweibeiniges Wirbeltier wäre es kein Vorteil, seine Vorderextremitäten auszubreiten, während es rennt. Denn für ein Flattern wäre das zwar günstig, jedoch kontraproduktiv in Bezug auf Luftwiderstand (HOMBERGER & DE SILVA 2000, 568).¹
- Es ist schwer vorstellbar, wie die Feder- und Hakenstrahlen der Konturfedern aus entsprechenden Fiederungen der Daunenfedern entstanden sein könnten oder umgekehrt, da beide für verschiedene Zwecke spezialisiert sind, im einen Fall dafür, dass sie verhaken können und dadurch einen Zusammenhalt ermöglichen, im anderen Fall, um die Federstrahlen auseinanderzuhalten (STETTENHEIM 2000, 469).²
- Es ist höchst unwahrscheinlich, dass eine Hand, die nur nach innen abgewinkelt werden kann, für Laufen oder Klettern genutzt werden kann; die Einschränkung bestimmter Handbewegungen ist dagegen sehr praktisch für das Fliegen (PETERS 2002, 350).³

Allgemein haben Modelle zur Entstehung von Federn mit dem Dilemma zu kämpfen, dass Federn, die nicht fürs Fliegen selektiert werden, sozusagen in eine falsche Richtung evolvieren, die für die Flugfähigkeit kontraproduktiv ist. Daher ist auch fraglich, ob das vor allem im Rahmen von Evo-Devo-Ansätzen beliebte Konzept der Kooption (Neuverwendung in anderem als dem bisherigen Zusammenhang) einen Erklärungsansatz bieten kann. Es wird deutlich, dass Abstimmungen des ganzen Flugsystems

Hinweis zu den

Anmerkungen: Die Anmerkungen enthalten Belegzitate; sie können als Zusatzmaterial zum Artikel unter www.si-journal.de/jg25/heft2/feder-und-flug-5.pdf heruntergeladen werden.

(angefangen vom „Material“ bis zum Verhalten) und zahlreiche andere Synorganisation erforderlich sind. Zukunftsblinde Selektion und zufällige Mutationen scheinen dafür hoffnungslos überfordert zu sein.

Im Folgenden sollen nun Vorschläge für Erstfunktionen von Federn oder „Protofedern“ zusammengestellt und kommentiert werden.

Erstfunktionen von Federn oder „Protofedern“

Flug

Die Auffassung, Federn seien direkt für Flugfähigkeit evolviert, wird von manchen Forschern im Zusammenhang mit der Baumtheorie vertreten (Entstehung des Vogelflugs ausgehend von Sturzflügen von Bäumen herab; vgl. JUNKER 2018). Als Begründung wird angeführt, dass die ganze Struktur der Konturfedern auf eine aerodynamische Funktion hin ausgebildet sei und dass andere primäre Funktionen unplausibel seien (FEDUCCIA 1996, 130; RUBEN & JONES 2000, 592; FEDUCCIA 2016, 24f.).⁴ Ähnlich hat sich bereits STEINER (1917) geäußert: „Der morphologische Bau der Vogelfeder ist derart an die Flugfunktion angepaßt, daß es eigentlich selbstverständlich sein sollte, daß nur unter Berücksichtigung dieses Hauptmomentes alle ihre Eigentümlichkeiten erklärt werden können“ (zitiert in STEPHAN 1979, 111).

Die große Mehrheit der Forscher hält es dagegen für ausgeschlossen, dass Federn direkt – von Anfang an – auf Flugfähigkeit hin evolvierten und entsprechende Selektionsdrücke herrschten. PETERS (2001, 393) weist darauf hin, dass „Schwungfedern und Steuerfedern nur dann als solche tauglich“ sind, „wenn sie schon so konstruiert sind, wie wir sie kennen“; der direkte Weg dahin sei viel zu weit. Es würden daher Zwischenstationen mit anderen Funktionen benötigt.⁵

Fliegen ist energetisch extrem „teuer“, was sich auch daran zeigt, dass diese Fähigkeit bei negativer Selektion sehr schnell wegfallen kann, was zahlreiche sekundär flugunfähige Formen beweisen (WRIGHT et al. 2016). Da dies auf effizient flugfähige heutige Vögel zutrifft, stellt sich die Frage, wie eine *noch nicht* flugfähige Form diese negative Selektion überhaupt überwinden konnte, um die Flugfähigkeit zu erwerben.⁶ Dieses Problem stellt sich nicht nur für den Ansatz, dass Selektion von Anfang an auf Flugfähigkeit „zielte“, sondern generell, also auch dann, wenn man annimmt, dass Federn zuerst für andere Zwecke evolviert sind und später für Flugfähigkeit kooptiert wurden.

Thermoregulation

Eine der zahlreichen Funktionen der Federn heutiger Vögel ist Thermoregulation. Diese Funktion wird häufig als Erstfunktion in der Evolution von Federn genannt. Das ist insofern naheliegend, als zu diesem Zwecke sehr viel einfachere Strukturen genügen als flugtaugliche Konturfedern. Doch auch gegen die „Wärmedämmung zuerst“-Hypothese gibt es Einwände.

Zum Zwecke der Wärmedämmung würden Haare genügen, und für deren Verzweigung, Fiederung oder Büschelung gäbe es keinen Anlass (vgl. TARSITANO et al. 2000, 683; PETERS 2001, 397).⁷

Einfache Haare bieten Säugetieren einen effektiven Kälteschutz.

Daunenfedern sind bei heutigen Vögeln den Konturfedern unterlagert und entfalten wie erwähnt ihre wärmedämmende Wirkung nur in dieser Anordnung; und in diesem Fall ist Verzweigung der Federn auch nützlich. Ungeschützt sind Daunenfedern sogar kontraproduktiv, weil sie leicht durchnässt werden können (leichter als unverzweigte Haare) und dann ihre isolierende Wirkung verlieren (FEDUCCIA 2012, 121f.). Die Nestlingsdaunen, das Federkleid der Jungvögel, sind keine echten Daunen, sondern modifizierte Konturfedern. Sie schützen ebenfalls vor Kälte, sind im Nest aber vor Durchnässung geschützt.

Da Daunenfedern anders als Konturfedern kein komplexes hydraulisches skeleto-muskuläres System in der Haut besitzen und ein solches auch nicht brauchen (MADERSON et al. 2000, 695), müsste dieses System in der weiteren hypothetischen Evolution zu Konturfedern evolvierten – angesichts seiner Komplexität (vgl. JUNKER 2016) ein enorm großer Schritt.

Für ein ektothermes (wechselwarmes) Tier wäre ein Federkleid kontraproduktiv für den Wärmehaushalt, da die Wärme von außen abgeschirmt würde (RUBEN & JONES 2000, 590; PETERS 2001, 394). Andererseits ist Endothermie (gleichwarme Körpertemperatur) ohne Behaarung wiederum problematisch. Der Erwerb einer wärmedämmenden Körperbedeckung wird daher im Zusammenhang mit Endothermie gesehen. PETERS (1985, 244) sieht das Problem, dass Endothermie und Körperbedeckung einander bedingen, ja sich sogar nur „parallel und in einem peniblen Zusammenspiel entwickelt haben“ konnten (PETERS 2001, 394). Endothermie aber wiederum erfordert einen erheblichen anatomischen und kybernetischen Aufwand (BOCK & BÜHLER 1995, 8).

PERSONS & CURRIE (2015, 859) weisen darauf hin, dass einfache, haarartige „Federn“ nur dann für die Thermoregulation genutzt werden können, wenn sie in großer Zahl angelegt werden, um ein dichtes Kleid zu ermöglichen. Daher



Abb. 1 *Psittacosaurus* mit langen, borstenartigen Auswüchsen im Schwanzbereich. (Senckenberg-Museum, VINTHER et al. 2016, CC BY 4.0)

könne Thermoregulation nicht die Erstfunktion gewesen sein, der evolutive Schritt dahin sei zu groß gewesen.⁸

Hitzeschild

Eine weitere Funktion von Federn ist Hitzeschutz. Diese Erstfunktion wird diskutiert im Zusammenhang mit REGALS Modell (REGAL 1975), wonach Vogelfedern aus umgewandelten, zunächst verlängerten Reptilschuppen entstanden sind. Verlängerte Reptilschuppen können eine Hitzeschild-Funktion ausüben. Allerdings wäre eine weitere Evolution zur Flugtauglichkeit kaum denkbar. Denn die verlängerte Schuppe müsste zu diesem Zweck zerschlitzt werden, was keinen Selektionsvorteil bringen würde, sondern eher nachteilig wäre. Bis zur Flugtauglichkeit wären enorme Umgestaltungen erforderlich, womit fast alle Probleme bewältigt werden müssten, die auch die Flugfähigkeit-direkt-Hypothese aufwirft.

Schauapparat, Schmuck, Balz

Federn dienen vielfach auch der Kommunikation, etwa als Schauapparat und bei der Balz. Diese Funktion als Primärfunktion von Federn wird heute von vielen Bearbeitern angenommen (z.B. COWEN & LIPPS 1982; ZHANG et al. 2008, 1107; DIMOND et al. 2011; KOSCHOWITZ et al. 2014a; FOTH et al. 2015⁹; BRUSATTE 2017). Mittlerweile sind fossile Gattungen entdeckt worden, die zwar flächige Federn mit zentralem Schaft besaßen, aber höchstwahrscheinlich flugunfähig waren (z.B. *Zhenyuanlong*; LÜ & BRUSATTE 2015). Einige Gattungen hatten möglicherweise kein komplettes Federkleid (*Beipiaosaurus*, *Ornithomimus*¹⁰), sondern waren nur an einigen Körperregionen befiedert, was ebenfalls zu einer Deutung als Schmuckfunktion passen würde. Da einige dieser Gattungen zu den ältesten bekannten befiederten Formen zählen, würde diese Erklärung auch relativ gut zur mutmaßlichen Phylogenese passen (KOSCHOWITZ et al. 2014b).

Die genannten Argumente sind jedoch wenig aussagekräftig und besagen insbesondere nichts über den Modus der Entstehung flächiger Federn. Unklar sind auch die Selektionsdrücke: Warum sollten zum Zwecke der Balz oder eines Imponiergehabes überhaupt Federn erstmals entstehen? Dafür genügen mit sehr viel weniger Aufwand entsprechend gefärbte und ggf. geformte Schuppen. Federfeinstruktur, Verankerung im Körper und Beweglichkeit der Federn u.a. müssten erst noch hinzukommen, um zur Flugtauglichkeit zu gelangen.

PETERS (1985, 246) wirft ein, dass eine Schaufunktion als primärer Selektionsfaktor nur Größerwerden der Schuppen erkläre, nicht aber deren weitere Ausarbeitung. Ein Beispiel dafür könnte *Psittacosaurus* (Abb. 1) sein, der im Schwanzbereich ganz eigenartig verlängerte Anhänge besaß, die vielleicht eine Signalfunktion hatten (MAYR et al. 2002, 364). Als Federvorstufen waren diese speziellen Anhänge jedoch kaum geeignet.

Heutige Signalfedern sind spezialisiert und auf einen kleinen Bereich des Körpers beschränkt.

MAYR (2014) gibt als Argument gegen „eine Schauwirkung“ als Selektionsfaktor zur Entstehung von Federn zu bedenken, dass bei den meisten sekundär flugunfähigen Vögeln die Federn ihre Fahne verlieren, was unterstreiche, dass die Fahne für die aerodynamische Funktion evolvierte (s. o.). Bei heutigen Vögeln sind Signalfedern auf einen kleinen Bereich des Körpers beschränkt, was ebenfalls dagegen spreche, dass die anfängliche Funktion von Federn eine Signalfunktion gewesen sei. Zudem haben Schmuckfedern oft keine flächige Form, sondern bestehen aus losen Federbündeln oder aus aufwändigen Ornamentstrukturen. Und sie sind fast ausschließlich auf ein Geschlecht, meistens das Männchen, beschränkt (MAYR 2014).¹¹

Für bandartige Federn wie die PRP-Federn (proximately ribbon-like pennaceous feathers)

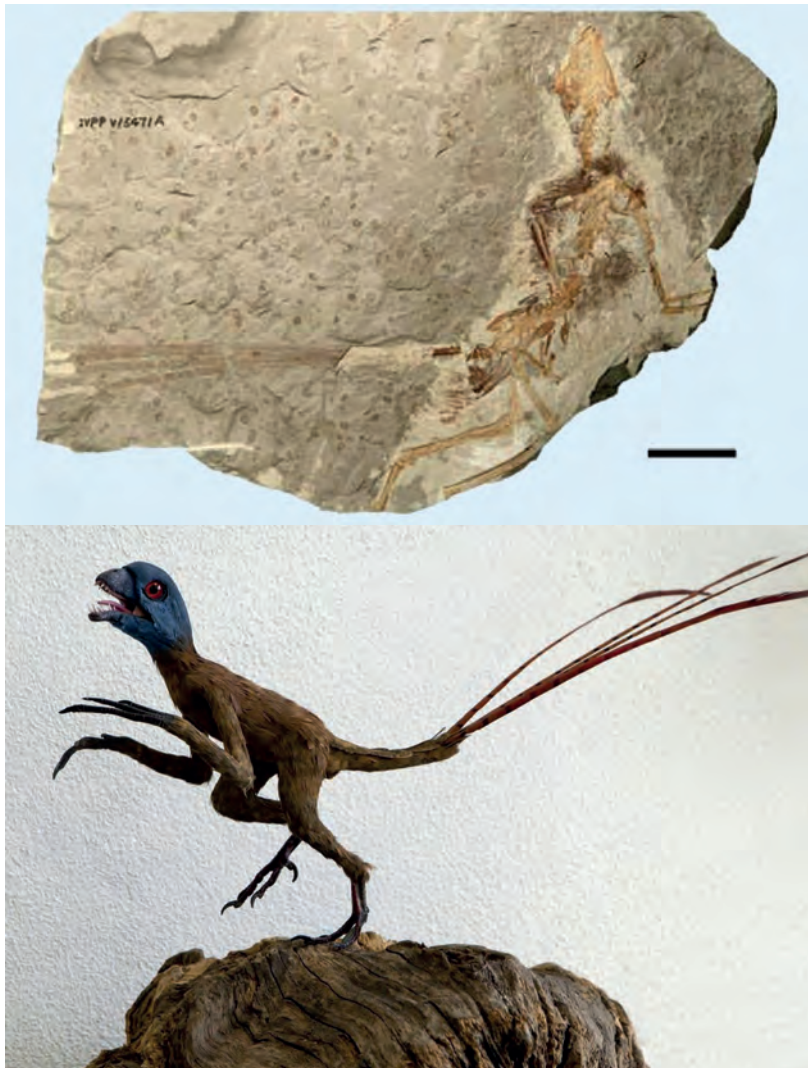


Abb. 2 Oben: *Epidexipteryx*-Fossil; die bandartigen Federn sind gut zu sehen. Balken: 5 cm (aus Xu & Guo 2009; mit freundlicher Genehmigung); unten: Rekonstruktion (Foto: LWL-Museum für Naturkunde)

bei den fossilen Gattungen *Similicaudipteryx* oder *Epidexipteryx* (Abb. 2) und die breit-fadenförmigen EBF-Federn (elongated broad filamentous feathers) bei *Beipiaosaurus* (Abb. 3) ist eine Schaufunktion zwar naheliegend, diese Federtypen sind aber ausgesprochen spezialisiert, ihre Entstehungsweise ist unbekannt und zur Klärung der Entstehung flugtauglicher Federn und der dafür nötigen Einrichtungen inklusive eines Federkleids tragen sie nichts bei.

Wasserabweisung

Die Eigenschaft der Wasserabweisung als ursprüngliche Funktion von Federn wird von DYCK (1985) vertreten. Er betrachtet Federn als homolog mit Reptilschuppen und als umstrukturierte

Abb. 3 Rekonstruktion des ca. 2 m großen *Beipiaosaurus inexpectatus* mit breit-fadenförmigen „Federn“. (Matt MARTYNIUK, CC BY-SA 3.0)



Schuppen. Die Fähigkeit der Wasserabweisung habe sich durch Bildung von Furchen auf der Schuppenoberfläche, die später zu Spalten wurden, entwickelt (DYCK 1985, 146). Die Wasserabweisung habe einige Selektionsvorteile. Bei Nässe seien die Tiere leichter als ohne diese Fähigkeit, weniger anfällig gegen Mikrobenbefall und Salzbelastung und sie bräuchten weniger Energie für das Verdunsten des Wassers (DYCK 1985, 148).

PETERS (2001, 394) hält diesen Weg der Federentstehung nicht für möglich, weil diese Funktion erst ab einer bestimmten Struktur von Federn möglich sei, die die Federn nicht von Anfang an gehabt haben können. Wie und warum daraus ein System von Bogen- und Hakenstahlen werden konnte, ist DYCK (1985, 147) selber unklar.¹² Der Selektionsvorteil ist eben erst im fertigen funktionalen Zustand gegeben, wie DYCK selber feststellt.¹³

PETERS (2001, 394) hält DYCKs Szenario auch deshalb für unglaublich, weil Federn erst durch ihre Pflege mit dem öligen Sekret aus der Bürzeldrüse wasserabweisend würden, das die Vögel mit dem Schnabel verteilen (vgl. BURCKHARDT et al. 1979, 20).¹⁴ DYCK (1985, 149) bestreitet das allerdings unter Hinweis auf einige Experimente, wonach für eine gewisse Zeit auf die Bürzeldrüse verzichtet werden könne.

Völlig unklar ist, wie aus Federn, die für Wasserabweisung optimiert wurden, flugtaugliche Federn wurden, da der Follikel und die daran anhängenden Strukturen nicht im Blickfeld sind.

Beute schlagen („Fangnetz“)

Während die bisher für die Erstfunktion vorgeschlagenen Funktionen von Federn bei heutigen Federn vorkommen, beinhalten zwei weitere Vorschläge Funktionen, die heute nicht ausgeübt werden. OSTROM (1974) schlug vor, dass die Federn im Kontext des Beuteerwerbs evolvierten (Abb. 4). Die Vorderextremitäten könnten zum Fang von Insekten eingesetzt worden sein; zu diesem Zweck seien eine Ausstattung mit Federn und die dadurch erzielte Vergrößerung der Fangfläche vorteilhaft gewesen (vgl. OSTROM 1979, 54-56).

Auch dieses Szenario ist nicht glaubhaft. Die Federn müssten schon recht gut entwickelt sein, damit sie den Beuteerwerb unterstützen konnten. Die Vorderextremitäten hätten luftdurchlässig sein müssen, um als Fangorgan genutzt werden zu können, weil die Beute sonst durch die Luftbewegung vertrieben worden wäre (BOCK 1986, 68; MARTIN 1985, 182; CHATTERJEE 1997, 153). Das aber würde Flügel für den Flug untauglich machen. Auch sonst sind die Erfordernisse fürs Fliegen ganz andere als für das Fangen; Selektion hätte nicht zur Verbesserung der Flugfähigkeit

geführt, da das Fangen dem Fliegen abträglich ist (PADIAN 1982, 13f). COWEN & LIPPS (1982, 111) halten das Modell für unbrauchbar, weil es keine Vorbilder dafür in der heutigen Tierwelt gibt, weil ein Insektennetz beim Laufen bremsend wirken würde und weil der Flügelschlag beim Fangen anders sein müsste als beim Fliegen (vgl. auch CHATTERJEE 1997, 153).

OSTROM hat die Fangnetztheorie in vielen Beiträgen vertreten, später aber aufgegeben.

Entsorgung

Eine sehr ausgefallene Idee für eine mögliche Erstfunktion von Federn publizierte REICHHOLF (1996; 2011; 2014, 184ff.). Federn sollen demnach ursprünglich eine Art Mülldeponie gewesen sein und dazu gedient haben, überschüssige Eiweiße mitsamt ihren schwefelhaltigen Bestandteilen sowie giftige Farbstoffe aufzunehmen. „Die Feder ist ein Produkt des Stoffwechsels, und zwar entstanden aus Eiweißbestandteilen, die Schwefel enthalten. Würden die, wie bei Säugetieren, im Körper abgebaut werden müssen, entstünde giftiger Schwefelwasserstoff“ (REICHHOLF 2011). Die Abfallprodukte entstünden bei Vögeln wegen ihrer hohen Stoffwechselintensität in so großen Mengen, dass eine besondere Entsorgung nötig wurde und anders als bei Säugetieren die Ausscheidung nicht ausreichte. REICHHOLF (1996, 29) weist darauf hin, dass bei der Mauser die Mehrzahl der Federn in gutem Zustand ist und auch diese gemausert werden; das spreche dafür, dass die Mauser auch eine Rolle bei der Entsorgung spiele.

REICHHOLFS Idee zur Entsorgung ist originell, aber in Bezug auf die Entstehung späterer Flugtauglichkeit ist sie ohne jeden Erklärungswert, da weder die filigrane Struktur noch die Verankerung und Beweglichkeit der Federn auch nur ansatzweise erklärt werden. Für die Entsorgungsfunktion ist nicht einmal erforderlich, dass die gleichsam als Mülleimer dienenden Anhänge speziell strukturiert sein müssten. Es ist daher verständlich, dass REICHHOLFS Idee in der Diskussion um die Entstehung der Vogelfeder nie eine nennenswerte Rolle gespielt hat. Wenn die Mauser wirklich auch eine Rolle für die Entsorgung spielt, wäre dies ein weiteres Indiz für die Synorganisation und die komplexen Zusammenhänge verschiedenster Aspekte beim Vogelbauplan.

Unterstützung beim Brüten

Als Erstfunktion von Federn vermuten HOPP & ORSEN (2004) eine Unterstützung beim Brüten. Schon kurze Körperanhänge hätten hierfür einen Selektionsvorteil geboten und sie hätten zur

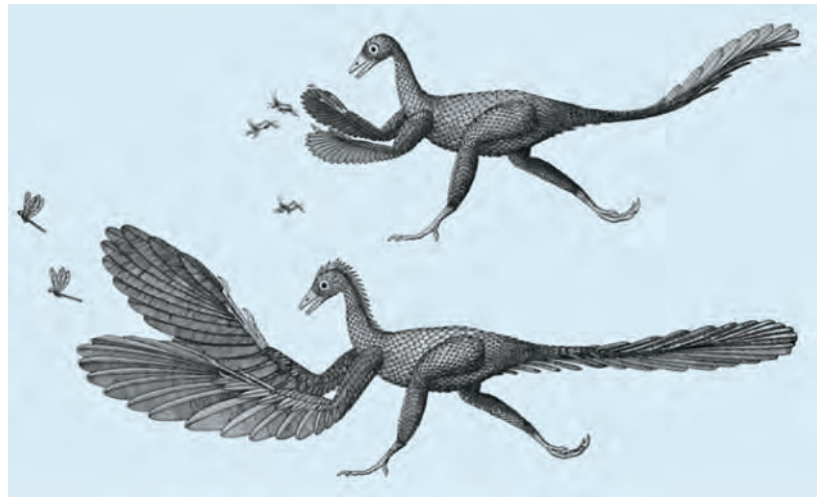


Abb. 4 Vom Insektenfangnetz zum Flügel? (Aus OSTROM 1979; mit freundlicher Genehmigung)

Verbesserung des Brütens schrittweise länger und komplexer werden können. Dabei seien auch ein Schaft und flächige Form entstanden, ebenso ihre Bewegungsfähigkeit, die die optimale Positionierung der Federn beim Brüten ermöglicht habe. Die Asymmetrie sei entstanden, weil kürzere Unterseiten der Federn in der Brutposition sinnvoll gewesen seien. Auch die Fähigkeit zum Einklappen der Vorderextremitäten sei auf diese Weise entstanden. All das sei später für den Flug kooptiert worden.

Der Schaft sei entstanden, damit die Federn in die passenden Positionen beim Brüten gebracht werden konnten (HOPP & ORSEN 2004, 241). Das Bogen-/Hakenstrahlen-System habe den Federn Stabilität verliehen, die nötig ist aufgrund von Beanspruchung und Beschädigung z.B. durch Nestbaumaterial.

Die Idee von HOPP & ORSEN (2004) ist zweifellos originell, aber gleichermaßen spekulativ und nicht prüfbar. Die Autoren verweisen auf Nester von Oviraptoriden als fossile Belege (Abb. 5), doch das ist kein klarer Beleg, zumal bei den betreffenden Oviraptoriden keine Federn entdeckt wurden (HOPP & ORSEN 2004, 236).¹⁵ Die Annahme, das Bogen-/Hakenstrahlensystem sei entstanden, um Beschädigungen zu vermeiden, ist weit hergeholt und unwahrscheinlich, da dieser Effekt auf einfachere Weise erreicht werden könnte, und es ist vom Ziel einer späteren Kooption für den Flug her gedacht, was für eine evolutionstheoretische Erklärung tabu ist. Ähnliches gilt für die Entstehung des Schafts.

Taktile Borsten

PERSONS & CURRIE (2015) schlagen vor, dass die Erstfunktion von Federn die Vermittlung von Berührungsreizen durch Borsten war. Borsten mussten zu diesem Zweck weder dicht stehen noch besonders lang gewesen sein. Borsten seien hypothetischen ersten Federstrukturen ähnlicher als Daunenfedern.¹⁶ Ein einfacher Beginn wäre

Ratlosigkeit auf einem Symposium

Die Teilnehmer eines Symposiums wurden im Rahmen einer Diskussionsrunde gefragt, wie ihrer Meinung nach die ursprüngliche Feder aussah. Die von MADERSON et al. (2000, 704f.) dokumentierten Antworten sind durchweg ausweichend und vage oder drücken Unkenntnis aus: „Probably there were all kinds of feathers right away when they first appeared, ...“ (HOMBERGER). „I choose not to reveal my ignorance“ (FARLOW). „I do not think there was an original kind of feather. In fact, I think maybe what we had happen [sic!] was hundreds, maybe thousands of phenotypes, and out of those we had the selection of some very highly

sophisticated, very highly specialized kind of structures. I think the original feathers were probably the whole landscape of them“ (PORTER). „I choose to demonstrate my ignorance. ... I can tell you what I do not think it will look like“ (SUMIDA). „[I]t depends where you look on the body. ... So the issue is not what was the original morphology of a feather, because there was no single, individual morphology, but the potential to produce a whole series of morphologies with some constraints“ (BRUSH). „It is a very difficult question to comment upon. ... ‘I don’t know, you tell me.’“ (TARSITANO).

damit denkbar. Einfache Borstenfedern gebe es auch bei heutigen Vögeln. Diese werden allerdings als rückgebildete Federn interpretiert; die Autoren halten diese Deutung jedoch nicht für zwingend. Der Übergang zur Thermoregulationsfunktion habe vonstattengehen können, sobald genügend Tasthaare sich entwickelt hätten (PERSONS & CURRIE 2015, 860). Der dafür notwendige Selektionsdruck würde jedoch in eine ganz andere „Richtung“ weisen als die Sinnesfunktion. Wie erfolgte der Übergang?

Kritisch anzumerken ist auch, dass eine Sinnesfunktion eine erhebliche evolutive Neuheit darstellt, da eine solche Funktion gleichzeitig Reizaufnahme (mittels an der Basis sitzenden Mechanorezeptoren), Reizübersetzung und -weiterleitung sowie die Fähigkeit zu passenden Reaktionen erfordert (ein Regelkreissystem). Das zu erreichen ist kein kleiner Schritt, auch wenn mutmaßlich schon auf vorhandene Tastsinnessysteme zurückgegriffen werden konnte.

Abb. 5 Mehrfach wurden Nester von Dinosauriern gefunden. Funde von auf ihren Nestern sitzenden Oviraptoren (A; B Kopf eines Tieres) lieferten Hinweise auf schnelle, gewaltsame Verschüttung. Selbst in den Eiern wurden Embryonen fossilisiert (C). (Nach NORELL et al. 1994; PAUL in WEISHAMPEL 1995 und NORELL et al. 1995, mit freundlicher Genehmigung, © American Association for the Advancement of Science)



Fossile Belege für das Vorkommen von Tasthaaren bei Dinosauriern fehlen laut PERSONS & CURRIE (2015, 861), doch meinen sie, dass sie schwer nachweisbar seien (was allerdings angesichts der häufigen Erhaltung von Dino-Flaum bezweifelt werden kann).

Schlussfolgerungen

Bis auf wenige Ausnahmen sind die Wissenschaftler der Auffassung, dass Federn nicht von Anfang an auf Flugfähigkeit selektiert wurden, sondern zunächst eine andere Funktion erfüllten und später für Flugzwecke kooptiert wurden. Über die mögliche Erstfunktion (und damit zusammenhängend anfängliche Selektionsdrücke) gibt es verschiedene Auffassungen, ein Konsens ist nicht in Sicht und Fossilien ermöglichen dazu keine Klärung. „Early fossil feathers also fail to provide relevant information“ (XU & GUO 2009, 312). So resümiert CHIAPPE (2009, 252), dass wir schlussendlich die ursprüngliche Funktion einfach nicht kennen, aber immerhin könne man die Flugfähigkeit als Erstfunktion ausschließen.¹⁷ SHIPMAN (1998, 159) stellt fest, dass jeder Aspekt bei jedem Argument auch als Gegenargument gebracht werden könne; die Sachlage sei unbefriedigend.¹⁸

Die Begründungen für alle Vorschläge sind relativ vage und gehen kaum oder überhaupt nicht in die Details. Letztlich wird mit dem Umweg über eine andere Erstfunktion von Federn als die der Flugtauglichkeit nicht viel gewonnen. Der Grund dafür ist, dass ein Großteil der für das Fliegen erforderlichen Einrichtungen (vgl. JUNKER 2016) für alle anderen diskutierten Zwecke nicht benötigt wird. Hinzu kommt bei der Kooptions-Hypothese noch die Schwierigkeit, dass ein Wechsel des Selektionsregimes angenommen werden muss, da die Selektion auf die Erstfunktion einer Weiterentwicklung Richtung Flugtauglichkeit abträglich ist.

„Feathers are a little too perfect – that’s the problem.“ (Proctor & Lynch)

PROCTOR & LYNCH (1993, 88) bringen das Problem treffend auf den Punkt: „Ironischerweise sind Vögel so gut an ihre Lebensweise in der Luft angepasst, dass nur wenige Spuren ihrer Evolution zurückgeblieben sind, die uns zeigen, wie ihre vielen Anpassungen an das Fliegen evolviert sind. ... Federn sind ein bisschen zu perfekt – das ist das Problem.“

In einem nicht-evolutionären Deutungsrahmen entfällt die Frage nach Selektionsdrücken, die eine erstmalige Entstehung von Federn oder deren mutmaßlichen Vorstufen begünstigt

haben könnten. Arten müssen zwar überlebensfähig sein, nicht aber hypothetische Vor- oder Zwischenformen, weil diese nicht benötigt werden. Außerdem müssen nicht alle Merkmale unbedingt unter dem Zweckmäßigkeitsaspekt gesehen werden, es können auch Schönheit oder Phantasieerichtum eine Rolle spielen. Das nachhaltige Scheitern in der Suche nach einer testbaren und nachweislich plausiblen Antwort auf die Frage nach evolutionären Mechanismen der Federentstehung ist ein Indiz dafür, dass an der falschen Stelle gesucht wird. Schließlich wird diese Diskussion schon mehr als ein Jahrhundert lang geführt. Die Hürden für eine evolutionäre Erklärung sind zudem sehr viel höher geworden als früher, weil heute viel mehr ausgeklügelte Details des Feinbaus der Federn bekannt sind, die auf vielfache Abstimmungen hinweisen. Damit sind natürliche Mechanismen nach allem, was wir aus der Empirie wissen, überfordert.

Literatur

- BOCK WJ (1986) The arboreal origin of avian flight. Mem. Calif. Acad. Sci. 8, 57-72.
- BOCK WJ & BÜHLER P (1995) Origin of birds: Feathers, flight and homiothermy. *Archaeopteryx* 15, 5-13.
- BRUSATTE S (2017) Taking wing. *Sci. Am.* 316, 48-55.
- BURCKHARDT C, FÖLSCH DW & SCHEIFELE U (1979) Das Gefieder des Huhnes. *Animal Management / Tierhaltung* Volume 9.
- CHATTERJEE S (1997) The rise of birds. Baltimore, Maryland: John Hopkins Univ. Press.
- CHIAPPE LM (2009) Downsized dinosaurs: The evolutionary transition to modern birds. *Evo. Edu. Outreach* 2, 248-256.
- COWEN R & LIPPS JH (1982) An adaptive scenario for the origin of birds and of flight in birds. Proc. Third North Amer. Paleontol. Convention 1, 109-112. Montreal, Canada, August 5-7, 1982.
- DAVIDSON EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. *Dev. Biol.* 357, 35-40.
- DIMOND CC, CABIN RJ & BROOKS JS (2011) Feathers, dinosaurs, and behavioral cues: defining the visual display hypothesis for the adaptive function of feathers in non-avian theropods. *Bios* 82, 58-63.
- DYCK J (1985) The evolution of feathers. *Zool. Scripta* 14, 137-154.
- FEDUCCIA A (1996) The origin and evolution of birds. Yale University Press, New Haven.
- FEDUCCIA A (2012) The riddle of the feathered dragons. New Haven & London: Yale Univ. Press.
- FEDUCCIA A (2016) FANTASY VS REALITY: A Critique of Smith et al.'s Bird Origins. *Open Ornithol. J.* 9, 14-38.
- FOTH C, RAUHUT O & TISCHLINGER H (2015) Als die Federn fliegen lernten. *Spektr. Wiss.* 4/2105, 28-33.
- HOMBERGER DG & DE SILVA KN (2000) Functional microanatomy of the feather-bearing integument: implications for the evolution of birds and avian flight. *Amer. Zool.* 40, 553-574.
- HOPP TP & ORSEN MJ (2004) Dinosaur brooding behavior and the origin of flight feathers. In: CURRIE PJ, KOPPELHUS EB, SHUGAR MA & WRIGHT JL (eds) Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds. Bloomington: Indiana University Press, pp. 234-250.
- JUNKER R (2016) Vogelfedern und Vogelflug. 1. Was Evolutionshypothesen erklären müssten. *Stud. Integr. J.* 23, 75-82.
- JUNKER R (2017) Vogelfedern und Vogelflug. 2. Modelle zur Entstehung von Federn. *Stud. Integr. J.* 24, 4-11.
- JUNKER R (2018) Vogelfedern und Vogelflug. 4. Modelle zur Entstehung des Vogelflugs. *Stud. Integr. J.* 25, 20-27.
- KOSCHOWITZ MC, FISCHER C & SANDER M (2014a) Beyond the rainbow. *Science* 346, 416-418.
- KOSCHOWITZ MC, LAMBERTZ M, FISCHER C & SANDER PM (2014b) On the origin of feathers. Reply. *Science* 346, 1466-1467.
- LÜ J & BRUSATTE SL (2015) A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Sci. Rep.* 5:11775.
- MADERSON PFA, HOMBERGER D et al. (2000) Symposium on evolutionary origin of feathers: Panel discussion. *Amer. Zool.* 40, 695-706.
- MARTIN LD (1985) The relationship of *Archaeopteryx* to other birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFFER P (Hg) The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 177-183.
- MAYR G (2014) On the origin of feathers. *Science* 346, 1466.
- MAYR G, PETERS DS, PŁODOWSKI G & VOGEL O (2002) Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften* 89, 361-365.
- OSTROM JH (1974) *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Quart. Rev. Biol.* 49, 27-47.
- OSTROM JH (1979) Bird flight: How did it begin? *American Scientist* 67, 46-56.
- PADIAN K (1982) Running, leaping, lifting off. *The Sciences* 22, 10-15.
- PERSONS WS & CURRIE PJ (2015) Bristles before down: A new perspective on the functional origin of feathers. *Evolution* 69, 857-862.
- PETERS DS (1985) Functional and constructive limitations in the early evolution of birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFFER P (eds) The beginnings of birds. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums, pp 243-249.
- PETERS DS (2001) Probleme der frühen Vogelevolution. I. Die Sache mit den Federn. *Nat. Mus.* 131, 387-401.
- PETERS DS (2002) Anagenesis of early birds reconsidered. *Senckenbergiana lethaea* 82, 347-354.
- PROCTOR NS & LYNCH PJ (1993) Manual of ornithology. Avian structure & function. Yale Univ. Press.
- PRUM RO & BRUSH AH (2003) Zuerst kam die Feder. *Spektr. Wiss.* 10/03, 32-41.
- REGAL PJ (1975) The evolutionary origin of feathers. *Quart. Rev. Biol.* 50, 35-66.
- REICHHOLF JH (1996) Die Feder, die Mauser und der Ursprung der Vögel. Eine neuere Sicht zur Evolution der Vögel. *Archaeopteryx* 14, 27-38.
- REICHHOLF JH (2011) Der Ursprung der Schönheit: Darwins größtes Dilemma. München.
- REICHHOLF JH (2014) Ornith. Das Leben der Vögel. München.
- RUBEN JA & JONES TD (2000) Selective factors associated with the origin of fur and feathers. *Amer. Zool.* 40, 585-596.
- SHIPMAN P (1998) Taking Wing: *Archaeopteryx* and the evolution of bird flight. New York: Simon and Schuster.
- STEPHAN B (1979) Urvögel. Wittenberg-Lutherstadt.
- STETTENHEIM PR (2000) The integumentary morphology of modern birds – an overview. *Amer. Zool.* 40, 461-477.
- TARSITANO SF et al. (2000) On the evolution of feathers from an aerodynamic and constructional view point. *Amer. Zool.* 40, 676-686.
- WRIGHT NA, STEADMAN DW & WITT CC (2016) Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 4765-4770.
- XU X & GUO Y (2009) The origin and early evolution of feathers: Insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica* 47, 311-329.
- ZHANG F, ZHOU Z, XU X, WANG X & SULLIVAN C (2008) A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455, 1105-1108.

Anschrift des Verfassers:

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