

Die Paradiesvögel

2. Präexistente genetische Programme und die Rolle der sexuellen Selektion

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

Nigel Crompton

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

Die Paradiesvögel (Paradisaeidae) sind eine ungewöhnlich farbenfrohe und formenreiche Vogelfamilie, die in Neuguinea und Nord-Ost-australien vorkommen und außergewöhnliche Balzrituale zur Schau stellen. Die Vögel sind (meist ausgeprägt) sexualdimorph*. Trotz oft erheblicher Unterschiede unter den Männchen verschiedener Arten sprechen zahlreiche Hybri-

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

Die Rolle der sexuellen Selektion

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



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

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

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

Kompakt

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

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

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

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



Glossar

Allel: Zustandsform bzw. Variante ein und desselben Gens.

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

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

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

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

Hybride: Mischling aus zwei verschiedenen Arten.

mesodermal: vom mittleren Keimblatt des Embryoblasten stammend.

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

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

polygyn: ein Männchen hat mehrere Weibchen.

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

Sexualdimorphismus: Unterschiedliches Aussehen von Männchen und Weibchen derselben Art.

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

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

Verursachung durch glückliche Zufälle oder durch planvolles Vorgehen?

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

planvolles Vorgehen (Design). Wenn glückliche Zufälle die Ursache sind, dann wäre nicht nur *ein* Ereignis, sondern es wären viele Ereignisse (bzw. aufeinanderfolgende Schritte) notwendig. Diese Zufallsschritte spiegeln vererbte Änderungen der DNA wider; z. B. Mutationen in proteincodierenden Regionen von Genen oder in genregulierenden Regionen von Genen. Diese Ereignisse dürfen nicht (oder nur sehr wenig) schädlich sein, sonst würden sie durch die Auslese aussortiert werden. 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 DNA codiert sind. Sie steuern die Entwicklung (bzw. spielen eine besondere Rolle bei ihrer Regulation) und führen zu den beobachteten komplexen morphogenetischen und Verhaltenseigenschaften. Das ist das Modell der **präexistenten genetischen Programme (PGP)**. Welches dieser zwei Modelle bietet die vernünftigste Erklärung für die in den verschiedenen Arten der Paradiesvögel ausgeprägte Vielfalt?

Mehrfache vorteilhafte Mutationen oder präexistente genetische Programme?

Die 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



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

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

Nach dem MVM-Modell sind diese Programme auch erforderlich. Doch muss deren Vorhandensein durch zahlreiche Mutationsereignisse erklärt werden, die alle durch Zufall die Gene vieler Proteine passend verändern mussten, sodass ihre kombinierten Funktionen zusammenwirken konnten, um ein erforderliches Programm zu erzeugen. Selbst ein einziges vorteilhaftes Mutationsereignis ist schon unwahrscheinlich, doch diese ganze Fülle an vorteilhaften, aufeinander abgestimmten Mutationen ist extrem unwahrscheinlich. Es muss aber das Vorhandensein von nicht nur einem, sondern allen drei genetischen Programmen (s. o.) erklärt werden. Es gibt nur eine vernünftige Möglichkeit, wie das MVM-Modell funktionieren

könnte: Die Information müsste im Wesentlichen schon an Ort und Stelle gewesen und auf irgendeine Weise kooptiert worden sein. Kooption (Neu-Nutzbarmachung) ist ein evolutionäres Modell, nach dem genetische Ressourcen, die zur Ausprägung eines phänotypischen Merkmals benutzt werden, später *zusätzlich* verwendet, d. h. kooptiert werden, um zur Ausbildung eines *anderen* Merkmals beizutragen. Eine solche Lösung nutzt und bestätigt aber im Grunde die Stärke des PGP-Modells bzw. läuft auf dieses Modell hinaus und verschleiert gleichzeitig die große Unwahrscheinlichkeit des MVM-Modells. Denn es geht ja gerade von präexistenten Programmelementen aus.

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

Auch das Kooptionsmodell setzt präexistente genetische Programme voraus.

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

Abb. 4 Der Hybride (unten Mitte) aus dem Prachtparadiesvogel (*Ptiloris magnificus*, links) und dem Kleinen Paradiesvogel (*Paradisaea minor*, rechts) hat ein relativ „durchschnittliches“ Aussehen, was durch Dominanz und 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)



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

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

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

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

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

Studien über hybride Paradiesvögel sind diesbezüglich auch ziemlich aufschlussreich. Nur eine einzige Generation ist nötig, um durch Hybridisierung einzigartige, komplexe Merkmale zu verbergen. Was können wir von

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

Der größere Zusammenhang

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

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

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

Weitere Beispiele für das PGP-Modell

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

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

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

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



Abb. 5 Zwei Männchen (Zuchtformen) des Schwertträgers *Xiphophorus helleri*. (E. SCHÜTTE, CC BY-SA 3.0)

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

Wie die präexistente Vielfalt zum Vorschein kommen kann

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

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

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

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

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

Komplexe Synergie und die Neuralleiste

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

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

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

Ursprung der Vielfalt

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

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

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

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

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

Quellen

- ANDERSSON M (1982) Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299, 818–820.
- BASOLO A (1990) Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250, 808–810.
- CROMPTON N (2017) Die Paradiesvögel. 1. Farbenpracht, Vielfalt und Einheit und ihre Hybriden. *Stud. Integr. J.* 24, 88–97.
- DARWIN C (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- DARWIN F (1911) Letter to Asa Gray dated April 3rd, 1860. *The Life and Letters of Charles Darwin*, Vol. II. D. Appleton and Co., New York and London.
- EAMES FB & SCHNEIDER RA (2005) Quail-duck chimeras reveal spatiotemporal plasticity in molecular and histogenic programs of cranial feather development. *Development* 132, 1499–1509.
- FISHER RA (1971) [1935]. *The Design of Experiments*. 9th ed. Macmillan, New York.
- HALL BK (2009) *The neural crest and neural crest cells in vertebrate development and evolution*. Springer, New York.
- IRESTEDT M, JONSSON KA, FJELDSA J, CHRISTIDIS L & ERICSON PGP (2009) An unexpectedly long history of sexual selection in birds of paradise. *BMC Evo. Biol.* 9: 235. doi:10.1186/1471-2148-9-235.
- KIRKPATRICK M & RYAN M (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350, 33–38.
- KOBAYASHI S, GOTO-YAMAMOTO N & HIROCHIKA H (2004) Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science* 304, 982.
- LAMAN T & SCHOLES E (2012) *Birds of paradise*. National Geographic, Washington, DC and Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA.
- LIN SJ, FOLEY J, et al. (2013) Topology of feather melanocyte progenitor niche allows complex patterns to emerge. *Science* 340, 1442–1445.
- MARTIN PR (2015) The paradox of the birds of paradise: persistent hybridization as a signature of historical reinforcement. *Ideas Ecol. Evol.* 8, 58–66.
- MITSUDA N, IWASE A, YAMAMOTO H, YOSHIA M, SEKI M, SHINOZAKI K & OHME-TAKAGI M (2007) NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19, 270–280.
- RYAN MJ (1985) *The Tungara frog, a study in sexual selection and communication*. University of Chicago Press.
- TRAINOR PA (2014) *Neural crest cells. Evolution, development and disease*. Academic Press, London.
- VAN'T HOF AE, CAMPAGNE P et al. (2016) The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature* 534, 102–105.
- WALLBANK RWR, BAXTER SW et al. (2016) Evolutionary novelty in a butterfly wing pattern through enhancer shuffling. *PLOS Biol.* 14(1): e1002353. doi:10.1371/journal.pbio.1002353.
- WIENS JJ (2001) Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends Ecol. Evol.* 16, 517–523.
- YU M, WU P, WIDELITZ RB & CHUONG CH (2002) The morphogenesis of feathers. *Nature* 420, 308–312.
- YU M, YUE Z et al. (2004) The developmental biology of feather follicles. *Int. J. Dev. Biol.* 48, 181–191.
- ZHANG J, NIEMINEN K, SERRA JAA & HELARIUTTA Y (2014) The formation of wood and its control. *Plant J.* 17, 56–63.

Anschrift des Verfassers:

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