

Vogelfedern und Vogelflug

2. Modelle zur Entstehung von Federn

Vogelfedern sind hochkomplexe Gebilde und nur dann flugtauglich, wenn sie passend in der Körperoberfläche verankert sind, bewegt werden können und die vielfältigen Abläufe beim Flug in Sekundenbruchteilen durch Rückkopplungsprozesse gesteuert werden. Evolutionäre Entstehungsmodelle müssen diese Synorganisation und die für die Funktionalität der Federn erforderlichen Details berücksichtigen, wenn sie realistisch sein sollen. Wie schneiden die Modelle ab?

Reinhard Junker

Einleitung

In der letzten Ausgabe von *Studium Integrale Journal* wurde ein Überblick darüber gegeben, welche Erfordernisse Federn erfüllen müssen, um flugtauglich zu sein (JUNKER 2016). Angefangen vom geeigneten „Baumaterial“ bis zur Flugsteuerung hängen die verschiedenen Aspekte eng miteinander zusammen, es liegt eine ausgeprägte *Synorganisation* vor. Die verschiedenen Ebenen müssen fein aufeinander abgestimmt sein – im Einzelnen: das Federkeratin als Baustoff, die überkreuzte Anordnung der Keratinfasern in der Wand des Federschafts und deren nahtloser Übergang in die Wände der Federäste, die detaillierten Strukturen der Federn mit Haken- und Bogenstrahlen – das alles ermöglicht Leichtbau, Robustheit und Flexibilität zugleich –, die Ver-

ankerung im Körper (Follikel), das muskuläre Geflecht an den Calami (Basen der Federschafte) sowie die dafür erforderlichen Blutgefäße, Nervenbahnen und Sinnesorgane, die die Positionen der einzelnen Federn registrieren und ans Gehirn melden, und die passenden Reaktionen darauf (Regelkreise), die Einbettung der Federn in ein hydraulisches System von Fett- und Bindegebe- webe usw.

Die Anforderungen an die Federn und ihre Steuerung sind wiederum nur ein Teil der Voraussetzungen für die Flugfähigkeit, denn es muss auch ein passendes Federkleid ausgebildet sein, weiterhin dessen koordinierte Steuerung; zahlreiche Muskelpartien sind beim Flug beteiligt; es gibt Anforderungen an den Skelettbau; die Federn bedürfen ständiger Pflege und es braucht besondere Fähigkeiten beim Starten und

Hinweis zu den Anmerkungen:

Die Anmerkungen enthalten Belegzitate und weitere Informationen; sie können als Zusatzmaterial zum Artikel unter www.si-journal.de/jg24/heft1/federentstehung.pdf heruntergeladen werden.

Landen, um nur einige Aspekte zu nennen. Und schließlich wird auch eine „Bauanleitung“ für den Aufbau der Federn während der ontogenetischen (individuellen) Entwicklung benötigt – ein sehr anspruchsvoller und komplizierter Vorgang.

Wenn eine evolutionäre Entstehung der Vogelfedern modelliert werden soll, müssen alle diese Aspekte bedacht werden. Man kann zwar argumentieren, dass die für ihre Flugtauglichkeit erforderlichen Merkmale nicht auf einen Schlag entstanden sein mussten, sofern funktionale Zwischenstufen mit anderen Funktionen als der Flugfunktion plausibel gemacht oder gar nachgewiesen werden können. Und im Rahmen evolutionärer Modellierungen ist tatsächlich bis heute umstritten, welche Erstfunktion Federn oder federartige Anhänge besaßen, bevor Federn in flugtauglicher Ausprägung entstanden sind. Doch in allen Fällen ist der Weg von solchen Vorstufen zu flugtauglichen Federn kaum kürzer als bei direkter Entstehung. (Darauf soll in einer späteren Folge dieser Artikelserie eingegangen werden.)

In evolutionären Entstehungshypothesen müssen die Mindestanforderungen an die Flugtauglichkeit von Federn in Rechnung gestellt werden und es muss jederzeit beachtet werden, dass die einzelnen Module und Ebenen (vom Baumaterial bis zum Verhalten) nicht isoliert voneinander verstanden werden und auch nicht isoliert entstanden sein können. Außerdem sind bereits die *einzelnen* Teilstrukturen und Verhaltensweisen (Feedback-Systeme) hochkomplex wie z.B. die Mauser, die nur in ihrer Gesamtheit funktional und selektierbar ist und als nichtreduzierbares Teilsystem gelten kann. Ähnliches gilt für andere Teilsysteme.

Es muss beachtet werden, dass die einzelnen Module und Ebenen nicht isoliert voneinander verstanden werden und auch nicht isoliert entstanden sein können.

Aus diesen Gründen sind Beschreibungen wie die beiden folgenden aus aktuellen Publikationen ausgesprochen unrealistisch: „Die haarartigen Strähnen [bei manchen Dinosauriern als mutmaßliche Feder-Vorstufen interpretiert] wuchsen länger und begannen sich zu verzweigen, zunächst in wenige einfache Büschel und später in ein geordnetes System von Ästen, die seitlich von einem zentralen Schaft abzweigten. So entstand der Federkiel“ (BRUSATTE 2017, 54).¹ Oder die folgende „Erklärung“: „Ihre Federplakode, wie das Bildungsgewebe bezeichnet wird, sieht zwar aus wie das entsprechende Bildungsgewebe bei Schuppen tragenden Reptilien, doch nur eine einzige Mutation lässt die embryonale Vorform

Kompakt

Hypothesen zur Entstehung der Vogelfeder müssen deren komplexe Struktur und Synorganisation im gesamten Vogelbauplan berücksichtigen. Dabei stehen die einzelnen Voraussetzungen für eine Flugfähigkeit in vielfacher Wechselwirkung über verschiedene Ebenen der Konstruktion des gesamten Organismus hinweg. In evolutionären Hypothesen muss diese Synorganisation angemessen beachtet werden. Beispielweise muss die an sich schon sehr komplexe Steuerung der Federbewegungen auf die Koordination des Flugapparates abgestimmt sein. Beides zusammen wäre dennoch wirkungslos, wenn die Federn nicht geeignet strukturiert wären und keinen geeigneten Feinbau besäßen. Es wird gezeigt, dass und warum sowohl das früher favorisierte Schuppe-zu-Feder-Modell von REGAL (1975) als auch das heute gängige Ontogenese-Modell von PRUM (1999) bei weitem nicht geeignet sind, eine evolutive Entstehung flugtauglicher Vogelfedern plausibel zu machen.

Das heute weitgehend als Standard akzeptierte Feder-Entstehungsmodell von PRUM (1999) beinhaltet mit seinen fünf Stadien sehr große Schritte, berücksichtigt zahlreiche Details gar nicht und übergeht weitgehend die relevanten Fragen, welche Änderungen *im Einzelnen* von Schritt zu Schritt erforderlich sind und welche Selektionsdrücke diese Schritte begünstigt haben könnten.

senkrecht statt flach und geneigt aus der Haut wachsen. Auf der Grundlage der ersten Filamente waren dann nur noch kleine Abwandlungen erforderlich, um immer kompliziertere Federn entstehen zu lassen“ (GLAESER et al. 2017, 189). Im Folgenden soll ein genauerer Blick auf evolutionäre Feder-Entstehungshypothesen geworfen und untersucht werden, inwieweit die notwendigen Details von Federn berücksichtigt werden.

Modelle zur Entstehung von Federn

Methodische Fragen

Fragen der methodischen Herangehensweise bei Versuchen, einmalige vergangene Abläufe zu rekonstruieren, werden in der biologischen Fachliteratur relativ selten aufgeworfen. Einer der wenigen Autoren, die sich im Rahmen von Hypothesen zur Entstehung des Vogelflugs mit methodischen Fragen etwas genauer befassen, ist Walter BOCK (1985; 2000a; b; 2001). Er fordert, dass bei Modellen über evolutionäre Abfolgen berücksichtigt werden muss, dass die Lebewesen in jedem Stadium funktionelle Ganzheiten sind, die den Umweltanforderungen und daraus resultierenden Selektionsbedingungen gerecht werden müssen.² Eine realistische evolutionäre Abfolge müsse drei Bedingungen erfüllen (BOCK 2000a, 482):

1. Die evolutionären Schritte der Änderungen von Merkmalen müssen realistisch und in der zeitlichen Abfolge passend sein.

2. Die Organismen müssen *als Ganze* bei jedem Schritt funktional sein („functional wholes“). Die hypothetischen Evolutions-Szenarien müssen somit auf einer detaillierten Analyse funktioneller und ökologischer Eigenschaften des betreffenden Gegenstands – hier der Feder – beruhen (BOCK 1985, 201³). Anders gesagt: Das Erklärungsziel –

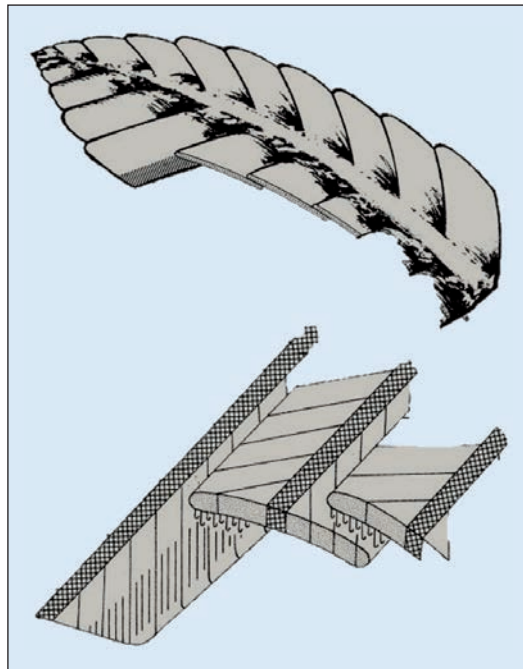


Abb. 1 REGALs Modell der Federentwicklung. Erläuterungen im Text. (Aus REGAL 1975)

Aufbau, Verankerung, Bewegung, Steuerung der Feder usw. – muss realistisch formuliert werden.

3. Die Abfolge evolutionärer Schritte muss kontinuierlich und graduell sein, ohne größere Sprünge.⁴ Neuerdings rücken zwar einige Biologen von der dritten Forderung ab und halten größere Sprünge durch Änderungen in Regulationsgenen oder durch Neuerschaltung von Genen für möglich (Evo-Devo-Ansatz; z.B. CHUONG et al. 2003, WU et al. 2004, CHEN et al. 2015), doch sind solche Überlegungen spekulativ und haben *bezüglich der Entstehung evolutiver Neuheiten* keinen Anhaltspunkt in der experimentellen Forschung (vgl. JUNKER 2009a).

Alle diese Bedingungen sind aber keine direkten Tests von Entstehungshypothesen, sondern nur Tests auf *Randbedingungen* bzw. auf *notwendige Voraussetzungen*. Es wird damit nur getestet, 1. ob empirische Befunde (wie z.B. Fossilfunde und unsere Kenntnisse über Evolutionsmechanismen)

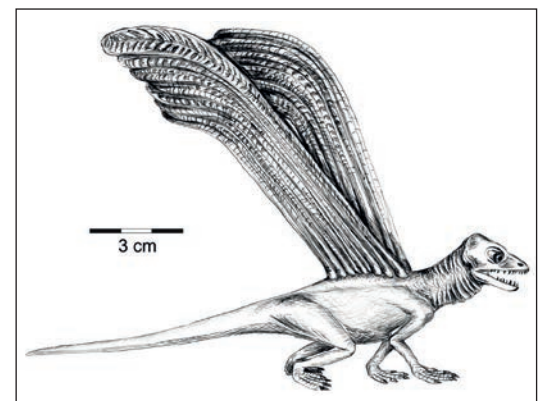
einer bestimmten Hypothese *nicht widersprechen*, und 2. ob die jeweilige Hypothese mehr *bestätigende* Befunde integrieren kann als ihre Konkurrenten (BOCK 2000b, 35; vgl. CLELAND 2001; 2002; zusammenfassend dargestellt von JUNKER 2009b).⁵ Es behält dann diejenige Hypothese die Oberhand, die die genannten Kriterien am ehesten erfüllt. Dagegen sind Tests, wie sie in der experimentellen Forschung durchgeführt werden, nicht möglich. Im experimentellen Bereich können durch Variation von Versuchsbedingungen universell gültige *gesetzmäßige* Vorgänge entdeckt und im Prinzip beliebig oft direkt getestet werden. Bei historischen Hypothesen ist das nicht möglich, da diese *einmalige* historische Vorgänge beschreiben, nicht jedoch allgemeine Gesetzmäßigkeiten. So könnte beispielsweise aus einer Erklärung der Entstehung des Fledermausfluges nicht auf die Entstehung des Vogelfluges geschlossen werden (BOCK 1985, 200), weil die Entstehung von Flügeln keiner bekannten Gesetzmäßigkeit folgt, die man auf beliebig viele Beispiele anwenden könnte.

Bestenfalls kann also gezeigt werden, dass eine bestimmte Hypothese den bekannten Daten nicht widerspricht, dass es zu ihr einige passende Daten gibt und dass sie in diesen beiden Punkten besser ist als ihre Konkurrenten. Es ist aber auch möglich, dass alle vorgeschlagenen Hypothesen durchfallen. Wie sind diesbezüglich Hypothesen zur Entstehung der Vogelfedern zu bewerten?

Federn als umgewandelte Reptilschuppen: Modell von REGAL

Aus welchen Vorstufen könnten sich Federn evolutiv entwickelt haben? Der erste Ansatz zur Erklärung evolutiver Neuheiten ist gewöhnlich, von einem „Umbau“ bisher schon vorhandener Strukturen auszugehen. Für die Vogelfeder bieten sich naheliegenderweise Reptilschuppen als Vorläuferstrukturen an. Diesen Ansatz verfolgt ein Modell, das REGAL (1975) veröffentlicht und das einige Zustimmung erfahren hat (Abb. 1). Auch wenn es heute aufgrund neuerer Erkenntnisse

Abb. 2 *Longisquama insignis*, Holotyp, isolierte längliche Strukturen (verlängerte Schuppen) auf dem Rücken (CC BY-SA 2.0) und Lebendrekonstruktion auf der Grundlage eines Skelettexemplars. Anordnung der verlängerten Rückenschuppen in Anlehnung an HAUBOLD & BUFFETAUT (1987), die *Longisquama* als Gleitflieger rekonstruieren (CC BY-SA 3.0). Die genaue Rekonstruktion der Schuppen von *Longisquama* und ihre Anordnung sind umstritten (vgl. FISCHER et al. 2007; BUCHWITZ & VOIGT 2012).



weithin als unplausibel gilt, soll es vorgestellt werden, um die Problematik evolutionärer Entstehungshypothesen zu diskutieren.

Ausgangspunkt sind nach REGALS Modell Reptilschuppen. In einem ersten Stadium sollen sich Schuppen verlängert haben und es soll zu einer dachziegelartigen Überlappung der Schuppen gekommen sein, wodurch die Haut vor zu starker Sonneneinstrahlung geschützt worden sein soll – eine Funktion, die bei heutigen Reptilien nachgewiesen werden konnte. In einem zweiten Stadium sollen sich die Schuppen mit Muskeln verbunden haben. Dadurch konnten sie bewegt werden, z.B. wäre damit ein Herunterklappen möglich, wodurch Luft eingeschlossen werden kann, was die Wärmedämmung verbessert und eine Regulierung des Wärmehaushalts unterstützt. In der weiteren Folge – so vermutet REGAL – wurden die Schuppen seitlich eingekebt. Dies bedeutete einen Schutz vor unkontrollierten Rissen und habe die Fiederung und die Flugfähigkeit eingeleitet.

Nach REGALS Modell war der erste evolvierte Federtyp eine Konturfeder, also eine flächige Feder mit zentralem Schaft; andere Federtypen sind davon evolutionär abgeleitet.

Kritik

Legt man die oben erläuterten Anforderungen an historische Hypothesen zugrunde, muss erhebliche Kritik angemeldet werden. PETERS (2001, 396) meint zwar, dass REGALS Modell „durch die sprunglosen Übergänge der Entwicklungsstadien“ besteche, „wobei für jedes Stadium die Selektionsvorteile genannt werden können“, doch ist eine solche Einschätzung abgesehen vom ersten Schritt nicht nachvollziehbar. Schuppen können zwar mit Muskeln bereits verbunden sein, doch ist eine koordinierte Steuerung der Muskelaktivität im Hinblick auf den Wärmehaushalt kein kleiner Schritt. Das erfordert ein Regelkreissystem zur Regulierung der Körpertemperatur mithilfe unterschiedlicher Stellungen der verlängerten Schuppen. Die Zerfransung der Schuppen könnte man sich dann zwar eher als graduellen Prozess vorstellen, aber der Weg zur Flugtauglichkeit ist dann noch extrem weit, denn dafür ist das System von Haken- und Bogenstrahlen unerlässlich, ebenso gleichzeitig die Bildung des Follikels mit Federmuskeln und vieles mehr. In REGALS Modell ist nicht einmal klar, welcher Selektionsdruck die Entstehung des Follikels begünstigt haben könnte.

Als weitere Kritik an REGALS Modell wird das Fehlen entsprechender Fossilformen genannt (PETERS 2001, 396) und es gibt auch nur für die erste Stufe Vorbilder in der heutigen Fauna. Unter Fossilformen wird zwar das triassische Fossil

Zwei grundlegend verschiedene Erklärungstypen

Bock (1985, 2000a, b) unterscheidet nominologisch-deduktive Erklärungen (**N-DE**) von historisch-narrativen Erklärungen (**H-NE**). N-DE nehmen auf Gesetzmäßigkeiten (gr. *nomos* = Gesetz) Bezug, aus welchen konkrete testbare Schlussfolgerungen abgeleitet (deduziert) werden. Diese werden dann durch Freilandbeobachtungen oder Laborexperimente überprüft und können ggf. falsifiziert werden. N-DE gelten universell, hängen nicht von der vergangenen Geschichte der Objekte ab, die erklärt werden sollen, und ihre Prämissen werden als generell gültig angenommen.

H-NE dagegen versuchen das vorhandene Belegmaterial durch ein mutmaßliches historisches Ablaufszenario (eine Erzählung, lat. *narratio*) zusammenzufügen, wobei solche Szenarien bekannten Gesetzmäßigkeiten nicht widersprechen dürfen (Bock 2000a, 482) und auf detaillierten Analysen funktioneller und ökologischer Eigenschaften beruhen müssen (Bock 1985, 201). Die Plausibilität von historisch-narrativen Erklärungen hängt also auch davon ab, ob und wie sie nominologisch-deduktive Aspekte (N-DE) berücksichtigen und ob sie auf einer realistischen funktionellen und ökologischen Analyse des Erklärungsgegenstandes fußen. Die Objekte der H-NE sind Singularitäten und betreffen definierte räumlich-zeitliche Positionen

(Bock 2000b, 35). H-NE beinhalten dementsprechend keine allgemeingültigen Aussagen, sondern beschreiben einmalige Ereignisse.

H-NE können abgewiesen werden, wenn die N-DE, auf die Bezug genommen wird, sich nicht bewährt haben. Zu den N-DE gehören insbesondere die experimentell nachgewiesenen Variationsmechanismen. Es gibt Hinweise darauf, dass diese begrenzt sind. Beispielsweise sind die Gen-Regulationsnetzwerke (GRN), die für die korrekte Ausbildung der Frühstadien verschiedenster Organe benötigt werden, sehr empfindlich gegen Mutationen. Änderungen der GRN führen zum Zusammenbruch des betreffenden Organs und zu schweren Missbildungen. Mutationen, die die frühe Embryogenese (und damit die Regulationsgene und -netzwerke) betreffen, könnten zwar größere Auswirkungen haben, weil sie frühe Weichenstellungen betreffen, erwiesen sich im Experiment aber durchweg als destruktiv (DAVIDSON 2011, 40).⁶ Auf der anderen Seite sind *geringe* Änderungen zwar selektierbar, ermöglichen aber nicht die Entstehung neuer Baupläne – ein Umstand, den der Genetiker John F. McDONALD (1983, 92f.) als „Großes Darwin'sches Paradoxon“ bezeichnet hat. Befunde dieser Art müssen in H-NE berücksichtigt werden.

N-DE

Gesetzmäßigkeiten
Deduktion, empirische Tests

Falsifikation im Prinzip möglich

universelle Geltung

unabhängig von vorausgegangenen Prozessen

Prämissen generell gültig

H-NE

einmaliges historisches Ablaufszenario*

Test: Kein Widerspruch zu bekannten Gesetzmäßigkeiten

Falsifikation schwierig; Verifizierung durch bestätigende Befunde

keine universelle Geltung

abhängig von vorausgegangenen Prozessen

Prämissen nicht generell gültig

* „Ablaufszenario“ ist im weitesten Sinne gemeint, nicht von vornherein als evolutives Szenario.

Longisquama (Abb. 2) als Beispiel eines Reptils mit verlängerten Schuppen genannt, aber seine Körperanhänge waren ungewöhnlich lang, für Wärmedämmung – wie in REGALS Modell vorgesehen – nicht geeignet und als Federvorstufen kaum tauglich.

Außerdem sprechen Befunde aus der Entwicklungsbiologie und neuerdings aus der Entwicklungsgenetik deutlich gegen REGALS Modell. Schuppen entstehen aus Hautfalten; Federn sind dagegen zylindrische, hohle, epidermale Anhängsel, die sich aus einem Follikel entwickeln. Nach der Bildung der Plakode verlaufen die ersten Stadien des Federwachstums

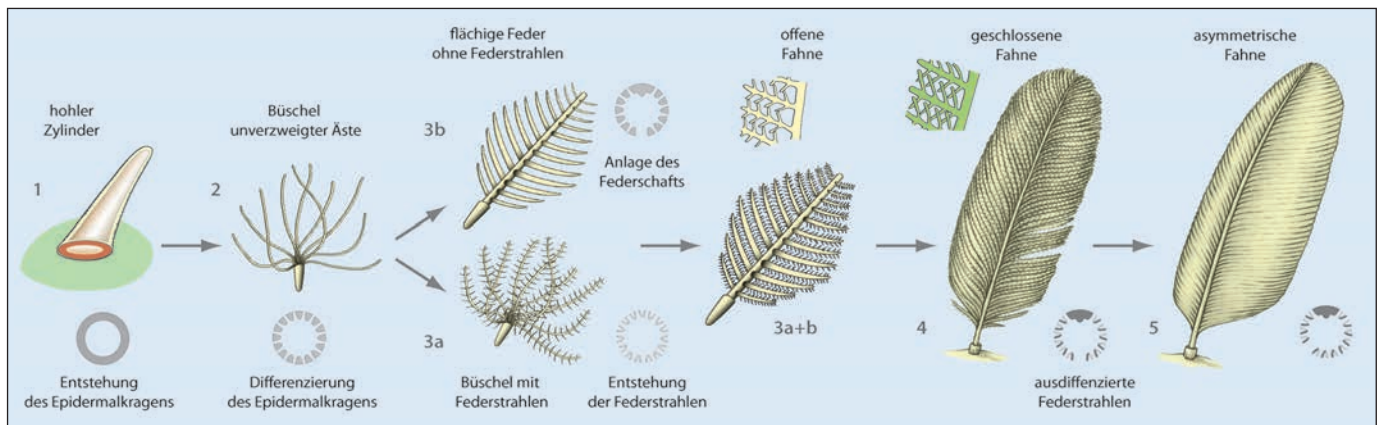


Abb. 3 PRUMS Modell der Federentwicklung. Einzelheiten im Text. (1-3 zusammengestellt nach PRUM & BRUSH 2003 und PERRICHOT et al. 2008; 4-5 von Emily WILLOUGHBY, <https://emily-willoughby.com>)

ganz anders als die ersten Stadien nach dem Schuppe-zu-Feder-Modell (vgl. JUNKER 2016). Auch neuere molekulare Studien unterstützen eine Homologisierung von Schuppen und Federn überhaupt nicht – außer in ganz frühen Stadien bis zur Bildung der Plakode (HARRIS et al. 2002, 173f.⁷; DI-POI & MILINKOVITCH 2016), da unterschiedliche molekulare Module aktiviert werden (PRUM 2003, 559). XU & GUO (2009, 311) stellen dazu fest: „Mehrere Modelle zum evolutionären Ursprung der Federn, die auf entwicklungsbiologischen Daten fußen, legen nahe, dass der Ursprung der Federn ein völlig innovatives Ereignis ist und dass die ersten Federn nichts mit Reptilschuppen zu tun haben“⁸ (vgl. PRUM & BRUSH 2002, 285⁹).

Federn als Neuheit: Ontogenese-Modell von PRUM

Das neuere Modell der Federentstehung von PRUM (1999) soll hier als Ontogenese-Modell bezeichnet werden, da es sich an der ontogenetischen Entwicklung orientiert. Es gilt heute weithin als Standard. In fünf Schritten soll die Entstehung flugtauglicher Federn plausibel gemacht werden. Gegenüber dem Modell von REGAL (1975) weist PRUMS Modell wesentliche Unterschiede auf:

- Die ersten Federstadien sind haarartige Federn und Dunenfedern.
- Federn sind Neubildungen und nicht mit Reptilschuppen homolog.
- Die Federevolution begann mit der Bildung des Follikels.
- PRUM merkt ausdrücklich an, dass in seinem Modell funktionelle Aspekte nicht berücksichtigt werden.

Die fünf Schritte von PRUMS Modell sind wie folgt (Abb. 3):

1. Es bildet sich eine fadenförmige Röhre, die sich in die Haut einsenkt; diese Einsenkung wird später zum Follikel. Außerdem bildet sich an der Basis der Epidermalkragens (die Bildungszone).

2. Daraus entwickelt sich eine dunenartige büschelige Feder ohne Verzweigungen. Außerdem differenziert sich der Epidermalkragen in zwei Schichten, deren äußere später zur schützenden Federscheide und deren innere zur Feder wird.

3. Das dritte Stadium stellt PRUM (1999) zweigleisig dar, d.h. er lässt offen, in welcher Reihenfolge die Änderungen auftraten. Zum einen sei es zur Bildung des Federschafts und zur Entstehung von Seitenästen und deren flächigen Anordnung gekommen, die noch nicht verhakt waren, zum anderen hätten sich an den Daunenfedern Nebenstrahlen gebildet. Die Kombination beider Veränderungen würde dann zur ersten Deckfeder mit unverbundenen Nebenstrahlen führen.

4. Im vierten Stadium bildet sich das System aus Bogen- und Hakenstrahlen, die Konturfedern waren anders als heutige Flugfedern aber symmetrisch und somit nicht flugtauglich. Dafür nötig war eine weitere Differenzierung der Vorgänge im Follikel und im Epidermalkragen (der Bildungszone), sodass entsprechend kompliziert strukturierte Säulen gebildet wurden, die zu den mit Bogen- und Hakenstrahlen versehenen Federästen wurden. Erst damit konnten die Federn der Luft Widerstand bieten.

5. Schließlich bildete sich eine Asymmetrie der Flugfeder heraus, womit aktiver Flug möglich wurde.

PRUM & BRUSH (2003, 37) betrachten es als eine Stärke ihres Modells, dass sich auch bei den heutigen Vögeln Federn aller fünf Stadien finden (vgl. auch PRUM 1999, 299¹⁰), merken allerdings an, dass es sich dabei um nachträglich vereinfachte Formen handeln dürfte, da bereits der berühmte „Urvogel“ *Archaeopteryx* komplexe Federn des Stadiums 5 besaß.

Nach dem Modell von PRUM entstanden Federn ursprünglich nicht im Kontext des Flugerwerbs (PRUM 1999, 301f.), da die Flugtauglichkeit für aktiven Flug erst im letzten Stadium erreicht wird und Gleitflug erst mit Federn des vierten Stadiums möglich ist. Daher sollen Federn zunächst andere Funktionen ausgeübt

haben: Wärmedämmung, Kommunikation (Signalgebung, „display“), Verteidigung oder Wasserabweisung (PRUM 1999, 291).

Kritik

Hält man sich vor Augen, welche strukturellen und histologischen Details bei Federn ausgebildet sein müssen, wird schnell deutlich, dass die Schritte in PRUMs Modell ausgesprochen groß sind. Viele Aspekte bleiben zudem außer Betracht, insbesondere die Details des Baus des Follikels, die Federmuskulatur u. v. a. (s. o.). Darüber hinaus sind plausible Selektionsdrücke, die kein evolutionäres Modell übergehen darf, unklar. PRUM hat im Wesentlichen einige Vorgänge während der ontogenetischen Entwicklung in eine hypothetische phylogenetische Abfolge übersetzt. Diese Übersetzung und die Existenz von Federtypen aller fünf Stufen bei heutigen Vögeln betrachtet er als Stütze für sein Modell, ebenso den Fossilbefund (wird in der nächsten Folge dieser Artikelserie behandelt), während er Fragen nach Selektionsbedingungen ausdrücklich außer Acht lässt und nicht in die Details geht. Die ontogenetischen Prozesse auf eine hypothetische phylogenetische Entwicklung zu projizieren ermöglicht allerdings keine Erklärung der erstmaligen Entstehung. Betrachten wir die einzelnen Stadien etwas eingehender.

Stadium 1: Die Entstehung des Follikels, also die Einsenkung einer röhrenförmigen Feder-Vorstruktur in die Haut, ist im PRUM'schen Modell ein Schlüsselereignis der Federentstehung (PETERS 2001, 396). Doch die Entstehung des Follikels mit eingesenkter hohler Röhre erfordert einen enormen Sprung. Die Einsenkung macht nur Sinn, wenn die darin befindliche Röhre bewegt werden kann; dafür werden Muskeln, Sehnen, Innervierung, Sinnesorgane usw. benötigt – wie oben kurz zusammengefasst (vgl. JUNKER 2016) –, zwar nicht unbedingt genau in der heutigen ausgeklügelten Form, aber ohne ein Mindestmaß an Vernetzung und Abstimmung der verschiedenen Strukturen ist keine Funktionalität zu gewährleisten und somit keine Selektion möglich. Eine Modellierung einer Evolution des Follikels ohne Beachtung dieses Zusammenhangs lässt also wesentliche Details und wichtige Zusammenhänge außer Acht und kann daher nicht überzeugen.

Unklar sind auch die Selektionsdrücke, die zur Einsenkung und zur hohlen Röhre geführt haben könnten; hier wird manchmal mit zukünftigem Nutzen, also teleologisch, argumentiert, was für evolutionäre Hypothesen allerdings tabu ist (vgl. Kasten). Wie erwähnt berücksichtigt PRUM in seinem Modell funktionelle Aspekte erstaunlicherweise gar nicht – das ist deswegen

Unzulässige Zielorientierung in evolutionären Hypothesen

Die Selektionsdrücke, die zur Einsenkung und zur hohlen Röhre geführt haben könnten (Stadium 1 in PRUMs Modell), sind unklar. „Schon die allereinfachsten Röhrenfedern müssen einen Überlebensvorteil bedeutet haben“, stellen PRUM & BRUSH (2003, 41) fest, ohne dazu konkrete Überlegungen anzustellen. Worin aber bestand dieser Überlebensvorteil? Auf die Frage, warum der Follikel evolvierte, gibt PRUM (1999, 300) nur die vage Antwort, dass der Follikel durch Selektion auf dessen komplexes und nicht-determiniertes Entwicklungspotenzial entstanden sein könnte.¹¹ Die zylindrische Form des Follikels sei praktisch bzw. nützlich für die nachfolgende Evolution: „Rather, subsequent developmental novelties led to the evolution of an astoundingly complex diversity of structures that can be grown from a single cylindrical organ.“ Das klingt verdächtig zielorientiert – für natürliche Evolutionsmechanismen jedoch ein Tabu.¹²

PETERS (2001, 397) meint, es gebe „einen recht naheliegenden Grund für die Follikelentstehung: die Muskeln, die die Federn und ihre Vorläufer bewegen. Die Arbeit der Muskeln kann sich auf die Feder viel effektiver auswirken, wenn die Muskeln an einem in die Haut versenkten Hebel angreifen können“ (PETERS 2001, 397). Auch das ist in die Zukunft gedacht, und PETERS kritisiert das auch. Ein späterer Nutzen kann in evolutionären Modellen nicht berücksichtigt werden, denn nur geistbegabte Wesen können Zukünftiges vorausschauen und ihr Handeln entsprechend darauf einrichten. Die röhrenförmige Struktur und der grundsätzliche Federaufbau sollen für

die weitere Evolution zweckmäßig gewesen sein, meint auch PRUM (2005, 573ff).¹³ „In summary, the tubular organization of the feather germ provides multiple anatomical axes over which differentiation can occur, resulting in a tremendous potential for morphological innovation“ (PRUM 2005, 574). Diese Differenzierung erfolgt aber erst in der Zukunft, noch nicht im Stadium 1.

Man kann also feststellen, dass die Federkonstruktion mit Follikel zweckmäßig eingerichtet ist, um eine große Variationsmöglichkeit von Federtypen zu ermöglichen. Wenn PRUM (2005, 574) die Frage „Warum röhrenförmig?“ aufwirft, darf eine naturwissenschaftliche Antwort sich aber nur auf Vergangenes beziehen, aus dem der gegenwärtige Zustand hergeleitet werden kann. Damit tut sich PRUM offensichtlich schwer. Die Konstruktion erscheint gleichsam geschickt eingefädelt und vorteilhaft im Hinblick auf weitere Entwicklungsmöglichkeiten, wenn PRUM (2005, 575) weiter schreibt: „Hierarchy of modules – either morphological or developmental nestedness of morphological entities – can create additional opportunities for phenotypic complexity, diversity, and morphological innovation.“ Und: „The inherent tubularity of the feather germ was the initial morphological innovation that created inherent opportunities for differentiation over multiple spatial axes and fostered the evolution of subsequent innovation“ (PRUM 2005, 578). Auch diese Formulierungen implizieren einen zukünftigen Nutzen im Hinblick auf weitere Evolutionsmöglichkeiten.

verwunderlich, weil Fragen der Funktion in der Biologie im Allgemeinen und der Selektionsdrücke bei evolutionären Hypothesen im Besonderen wesentlich sind.

Fossil sind Follikel nicht eindeutig überliefert; das fossile Material liefert hierzu keinen schlüssigen Befund. Nicht gesichert ist auch, ob wenigstens manche fossile haarartige Strukturen, die als Protofedern und Belege für Stadium 1 interpretiert werden, hohl waren.

Stadium 2: Neu hinzu kommen bei diesem Stadium das Auftreten von ganzen Büscheln hohler Haare und die Differenzierung des Epidermalkragens in zwei Schichten. Gegenüber Stadium 1 erscheinen die Neuerungen weniger umfangreich als die Neuerungen, die für Stadium 1 erforderlich sind. Doch auch die Bildung einer Schutzhülle ist ein ganz neues Element und macht erst Sinn, wenn es etwas

Schützenswertes im Inneren gibt, und das ist hier eine sich darin entwickelnde komplexe Feder, die es in Stadium 2 aber noch gar nicht gibt; ein hohles Filament des Stadiums 2 ist dagegen kaum schutzbedürftig.

Wie Säugetiere zeigen, ist für eine Wärmedämmung ein Fell aus einfachen Haaren effektiv. „Weshalb also entwickelten Vögel nicht einfach eine Hülle aus Haaren und membranartige Flügel wie Fledermäuse und Flugsaurier?“ fragen PROCTOR & LYNCH (1993, 88).¹⁴ Die Verzweigung bringt keinen weiteren Vorteil. Im Gegenteil: Büschelige Haare können leichter benetzt werden und verlieren dadurch ihre isolierende Wirkung (FEDUCCIA et al. 2005, 147; FEDUCCIA 2012, 121f.). Eine Körperbedeckung nur mit Daunenfedern bei ausgewachsenen Tieren ist daher unangepasst und kann sich selektiv nicht durchsetzen. Daunenfedern kommen folglich als evolutive Vorstufe von flugtauglichen Federn kaum in Frage, denn sie sind nur dann effektiv, wenn sie wie bei heutigen Vögeln unter wasserabweisenden Deckfedern liegen, bzw. bei Jungtieren, die von den Muttertieren geschützt werden. Eine Wärmedämmung macht zudem nur Sinn, wenn das Tier endotherm (gleichwarm) ist. Endothermie wiederum erfordert einen erheblichen strukturellen und regulativen Aufwand (BOCK 1985, 203; 1986, 61; BOCK & BÜHLER 1995, 8).

Stadium 3: Zum Erreichen dieses Stadiums sind mehrere Schritte erforderlich. Neu sind die Herausbildung einer zentralen Achse (Rachis bzw. Federschaft) und die Anordnung der bisher als Büschel gebildeten fadenförmigen Federn als symmetrische Federäste. Außerdem bilden sich die Federstrahlen, also die Seitenäste der Federäste, die aber noch nicht miteinander verhaken. Welche Veränderung zuerst erfolgt, bleibt in PRUMs Modell wie erwähnt offen. Auch hier bleiben wesentliche Fragen in Bezug auf eine evolutionäre Entstehung ohne Antwort. Die Entwicklung einer Rachis mit dicht angeordneten zweireihigen Federästen, ausgehend von einem Büschel erfordert erhebliche „Umbaumaßnahmen“, insbesondere angesichts der komplizierten ontogenetischen Prozesse während der Federbildung. Die einzelnen Äste mussten nicht nur in die zweireihige Form, sondern auch in eine Ebene gebracht werden. Wie dieser Umbau in einem graduellen oder auch sprunghaften Evolutionsprozess erfolgen konnte, ist unklar.

Stadium 4 und 5: Neu ist beim vierten Stadium das System der Haken- und Bogenstrahlen. Auch dieses System unterscheidet sich in seinen strukturellen Details erheblich vom hypothetischen Vorläuferstadium 3 und es ist nicht ersichtlich, wie es kleinschrittig erreicht werden kann. Es weist erst dann eine neue Funktionalität und damit einen Selektionsvorteil auf, wenn

es ziemlich ausgeklügelt gebaut ist. Das Öffnen und Schließen des „Reißverschlusses“ erfordert nicht nur passende Strukturen, sondern auch geeignete Materialeigenschaften wie z.B. ein passendes Ausmaß der Flexibilität der Haken. Dazu kommt, dass das Bogen- und Hakenstrahlensystem einerseits nur für die Flugfähigkeit benötigt wird, andererseits dafür zugleich auch die asymmetrische Form der Feder ausgebildet

Die Entwicklung einer Rachis mit dicht angeordneten zweireihigen Federästen erfordert erhebliche „Umbaumaßnahmen“.

sein muss (Stadium 5). Beide Stadien müssten also in einem einzigen evolutionären Schritt erreicht werden, was sehr unplausibel ist. Eine Rückbildung hin zu symmetrischen Federn ist dagegen sehr viel einfacher und wird bei vielen sekundär flugunfähigen Vögeln (z.B. auf Inseln) beobachtet.

Weitere Aspekte. Das Federevolutionsmodell von PRUM orientiert sich an der Ontogenese heutiger Federn. Die Reihenfolge des ontogenetischen Auftretens von Federtypen ist jedoch umgekehrt wie die Reihenfolge der mutmaßlichen Evolution nach dem PRUM'schen Modell: In der Ontogenese erscheinen zuerst die Konturfedern, erst danach die Pelzdunen und noch später die Fadenfedern (STEPHAN 1979, 112). Im Detail eignen sich die ontogenetischen Abläufe der Federbildung ohnehin nicht als Abbild hypothetischer phylogenetischer Prozesse, weil viele Stadien als Evolutionsstadien keinen Sinn machen und die komplexen ontogenetischen Vorgänge kaum ein Vor- oder Abbild von evolutionären Stadien sein können. Interessanterweise werden die einfacheren Federformen heutiger Federn als sekundär abgeleitet und vereinfacht angesehen und können nicht als Belege dafür herangezogen werden, dass evolutionär primitive Federn über diese Stadien verlaufen sind (PRUM & BRUSH 2002, 275).¹⁵

Fazit

Die vorgeschlagenen Modelle beinhalten nur sehr grobe Abfolgen; die Sprünge von Stadium zu Stadium sind zum Teil erheblich. Viele relevante Aspekte wie die Federmuskulatur, deren Innervierung und Versorgung, die Tätigkeit der Sensoren und die damit gekoppelte Steuerung, Feedbackmechanismen, Gehirnleistungen usw. werden nicht oder nicht angemessen berücksichtigt.

Die Selektionsdrücke sind unklar, vage oder werden gar nicht thematisiert; das Ausblenden

Die Modelle übergehen die Details, die Selektionsdrücke sind unklar und Testmöglichkeiten sind nur indirekt und vage.

funktioneller Aspekte in PRUMS Modell ist biologisch unrealistisch. Die Modelle selber sind nur indirekt testbar; getestet werden können nur notwendige Voraussetzungen und Randbedingungen für einzelne Stadien der hypothetischen Federentstehung. Zu den Randbedingungen von Entstehungshypothesen gehört auch, dass es keinen Widerspruch zu bekannten Mechanismen gibt (s. Kasten „Erklärungstypen“). Bedenkt man an dieser Stelle, dass die Sprünge von Stadium zu Stadium meist sehr groß sind und Abstimmungen verschiedener Aspekte der Gesamtorganisation des Vogel-Organismus erfordern, wird klar, dass das Wechselspiel aus ungerichteter, nicht zukunftsorientierter Zulieferung (Mutationen) und in jeder Generation erfolgreicher Auslese überfordert ist, solche Sprünge in der von BOCK (s.o.) geforderten Weise zu bewältigen. Insgesamt erscheinen die Federentstehungsmodelle, auch das derzeit favorisierte Ontogenese-Modell, nicht geeignet, eine evolutive Entstehung der Vogelfedern plausibel zu machen.

Eine wichtige Testmöglichkeit für eine Evolution der Vogelfedern ist der Fossilbericht. Diesem widmen wir uns in der nächsten Folge dieser Artikelserie.

Literatur

- BOCK WJ (1985) The arboreal theory for the origin of birds. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds) *The Beginnings of Birds*. Eichstätt: Freunde Jura-Museums, pp199-207.
- BOCK WJ (1986) The arboreal origin of avian flight. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 57-72.
- BOCK WJ (2000a) Explanatory history of the origin of feathers. *Amer. Zool.* 40, 478-485.
- BOCK WJ (2000b) Explanations in a historical science. In: PETERS DS & WEINGARTEN M (Hg) *Organisms, Genes and Evolution*. Stuttgart, S. 33-42.
- BOCK WJ (2001) Explanations in systematics. In: WILLIAMS DM & FOREY PL (eds) *Milestones in Systematics*. CRC Press, Boca Raton, S.49-56.
- BOCK WJ & BÜHLER P (1995) Origin of birds: Feathers, flight and homoiothermy. *Archaeopteryx* 15, 5-13.
- BRUSATTE S (2017) Taking wing. *Sci. Am.* 316, 48-55.
- BUCHWITZ M & VOIGT S (2012) The dorsal appendages of the Triassic reptile *Longisquama insignis*: Reconsideration of a controversial integument type. *Palaont. Z.* 86, 313-331.
- CHEN CF, FOLEY J, TANG PC, LI A, JIANG TX, WU P, WIDELITZ RB & CHUONG CM (2015) Development, regeneration, and evolution of feathers. *Ann. Rev. Anim. Biosci.* 3, 169-195.
- CHUONG CM, WU P, ZHANG FC, XU X, YU M, WIDELITZ RB, JIANG TX & HOU L (2003) Adaptation to the sky: Defining the feather with integument fossils from Mesozoic China and experimental evidence from molecular laboratories. *J. Exp. Zool.* 298B, 42-56.
- CLELAND CE (2001) Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology* 29, 987-990.
- CLELAND CE (2002) Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. *Phil. Sci.* 69, 474-496.
- DAVIDSON EH (2011) Evolutionary bioscience as regulatory systems biology. *Dev. Biol.* 357, 35-40.
- DI-POI N & MILINKOVITCH MC (2016) The anatomical placode in reptile scale morphogenesis indicates shared ancestry among skin appendages in amniotes. *Sci. Adv.* 2016; 2: e1600708.
- FEDUCCIA A (2012) *The riddle of the feathered dragons*. New Haven & London: Yale Univ. Press.
- FEDUCCIA A, LINGHAM-SOLIAR T & HINCHLIFFE JR (2005) Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence. *J. Morphol.* 266, 125-166.
- FISCHER J, BUCHWITZ M, VOIGT S & KOGAN I (2007) Lebensbilder von *Longisquama insignis* SHAROV, 1970 (Diapsida, Eureptilia) – eine wissenschaftshistorische Betrachtung. *Hallesches Jahrb. Geowiss. Beiheft* 23, 141-144.
- GLAESER G, PAULUS HF & NACHTIGALL W (2017) *Die Evolution des Fliegens*. Heidelberg, Springer.
- HARRIS MP, FALLON JF & PRUM RO (2002) Shh-Bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. *J. Exp. Zool.* 294, 160-176.
- HAUBOLD H & BUFFETAUT E (1987) A new interpretation of *Longisquama insignis*, an enigmatic reptile from the Upper Triassic of Central Asia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Sér. 2*, 305, 65-70.
- JUNKER R (2009a) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 2: Wiederverwendung, Umfunktionierung und Neuprogrammierung. *Stud. Integr. J.* 16, 17-21.
- JUNKER R (2009b) Methodologie der Naturgeschichtsforschung. Internetartikel. <http://www.wort-und-wissen.de/fachgruppen/wt/naturgeschichtsforschung.pdf>
- JUNKER R (2016) Vogelfedern und Vogelflug. Was Evolutionshypothesen erklären müssten. *Stud. Integr. J.* 23, 75-82.
- MCDONALD JF (1983) The molecular basis of adaptation: A critical review of relevant ideas and observations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14, 77-102.
- PETERS DS (2001) Probleme der frühen Vogelevolution. I. Die Sache mit den Federn. *Nat. Mus.* 131, 387-401.
- PERRICHOT V, MARION L, NÉRAUDEAU D, VULLO & TAFFOREAU P (2008) The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proc. R. Soc.* 275B, 1197-1202.
- PROCTOR NS & LYNCH PJ (1993) *Manual of ornithology. Avian structure & function*. Yale Univ. Press.
- PRUM RO (1999) Development and evolutionary origin of feathers. *J. Exp. Zool.* 285, 291-306.
- PRUM RO (2003) Are current critiques of the theropod origin of birds science? Rebuttal to Feduccia (2002). *The Auk* 120, 550-561.
- PRUM RO (2005) Evolution of the morphological innovations of feathers. *J. Exp. Zool.* 304B, 570-579.
- PRUM RO & BRUSH AH (2002) The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quart. Rev. Biol.* 77, 261-295.
- 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.
- STEPHAN B (1979) *Urvögel*. Wittenberg-Lutherstadt.
- WU P, HOU L, PLIKUS M, HUGHES M, SCHEINET J, SUKSAWEANG S, WIDELITZ RB, JIANG TX & CHUONG CM (2004) Evo-Devo of amniote integuments and appendages. *Int. J. Dev. Biol.* 48, 248-267.
- XU X & GUO Y (2009) The origin and early evolution of feathers: Insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica* 47, 311-329.

Anschrift des Verfassers:

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