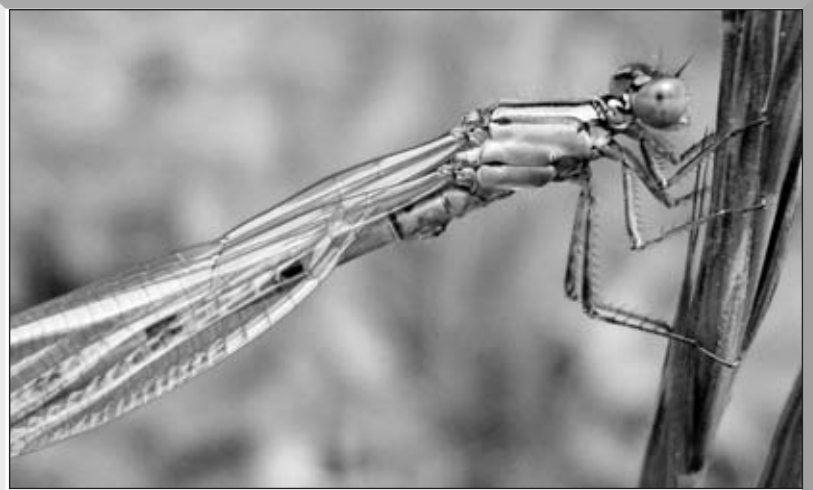


Dazu gehören neben dem Auf- und Abschlag auch Steuerbewegungen und das Zusammenlegen oder Falten der Flügel“ (HÖRNSCHEMEYER 2009). Neben den bereits genannten organismusinternen Rahmenbedingungen eines Systemumbaus („constraints“) bleibt im theoretischen System der Synthetischen Evolutionstheorie die Frage offen, welche Selektionsdrücke den postulierten Umbau steuerten. Wurde in Richtung auf die Flugfähigkeit hin selektiert, wären die o. g. Eigenschaften des Flügels relativ *kurzfristig und gleichzeitig* erforderlich gewesen, um selektionspositiv zu sein. Wurde nicht in Richtung Flugfähigkeit selektiert, bleibt zu klären, welche selektionspositive Primärfunktionen die „Vor“-flügel besaßen, bevor diese zum Fliegen genutzt wurden und wann, warum und wie der Funktionswechsel erfolgte.

Die postulierte Neuverknüpfung von Entwicklungsmodulen benötigt vielfache parallele Abstimmungen.

Ein einfacher und schneller Erwerb der Flugfähigkeit ist durch die Befunde von NIWA et al. also nicht einmal ansatzweise demonstriert. Die populäre Darstellung „But it turns out that just two genes may explain insect wings“ von Dan VERGANO (2010) in *USA Today* ist durch die Daten nicht im Entferntesten gedeckt. Die Autoren des Originalartikels sind im Gegensatz zur Darstellung bei HEMMINGER (2010) so vorsichtig, dass sie nur davon sprechen, dass die hypothetische Kombination der beteiligten Regulationsgene eine schnelle Entstehung des Flügels „erleichtert“ habe (S. 174). Macht man sich klar, was man für einen funktionsfähigen Flügel im Einzelnen benötigt, wird deutlich, dass diese „Erleichterung“ gegenüber den noch zusätzlich erforderlichen Änderungen und Innovationen auf dem Weg zum Insektenflügel nur als eine mini-



male Rahmenbedingung und nicht als Lösung des evolutionstheoretischen Problems betrachtet werden kann.

Dank: Wertvolle Hinweise erhielt ich von Winfried BORLINGHAUS, Jean-Luc MURK und Henrik ULLRICH.

Reinhard Junker

Literatur

- HEMMINGER H (2010) Die rasche Entstehung des Insektenflügels. <http://ag-evolutionsbiologie.de/app/download/3323624202/evolution-der-insektenfluegel.html>
- HÖRNSCHEMEYER T (2009) Evolution des Flugapparates der Insekten. <http://www.uni-goettingen.de/de/text/87297.html>
- JUNKER R (2009) Evo-Devo: Schlüssel für Makroevolution? Teil 2: Wiederverwendung, Umfunktionierung und Neuprogrammierung. *Stud. Int. J.* 16, 17-21.
- NIWA N, AKIMOTO-KATO A, NIIMI T, TOJO K, MACHIDA R & HAYASHI S (2010) Evolutionary origin of the insect wing via integration of two developmental modules. *Evol. Dev.* 12, 168-176.
- VERGANO D (2010) Insect wing evolution revealed in recycled genes. http://www.usatoday.com/tech/science/columnist/vergano/2010-03-26-wings29_ST_COLUMN_N.htm

Abb. 4: Relativ frisch geschlüpftes Weibchen der Becher-Azurjungfer (Enallagma cyathigerum). Ein einziges Libellenflügelgelenk mit der entsprechenden Muskulatur versehen ist dermaßen komplex aufgebaut, dass umfangreiche wissenschaftliche Arbeit erforderlich ist, um allein die Freiheitsgrade des möglichen Flügel-Bewegungsablaufs technisch zu verstehen, die Kraftübertragung mathematisch zu beschreiben und im Modell umzusetzen. Foto: Winfried BORLINGHAUS

Plastizität: Quelle für evolutionär Neues?

Zusammenfassung: Eines der Kennzeichen der Lebewesen ist ihre Fähigkeit, je nach Umwelteinflüssen verschiedene Merkmale oder Merkmalsausprägungen auszubilden. Diese Eigenschaft wird als Plastizität bezeichnet und es stellt sich die Frage, wie sie entstanden ist, insbesondere wenn man bedenkt, dass Plastizität eine *zukunftsorientierte* Fähigkeit ist. Lebewesen sind sozusagen in gewissen Grenzen auf manche Eventualitäten eingestellt. Zukunftsorientierung ist aus einer Designer-Perspektive leicht zu verstehen, für einen natürlichen Selektionsprozess dagegen eine Herausforderung. LEDON-RETTIG et al. (2008)

haben Experimente mit Kaulquappen durchgeführt, die je nach zur Verfügung stehender Nahrung unterschiedlich geformte Körpergestalten (sog. Morphen) ausbilden. Ein Vergleich verschiedener Gattungen gibt Hinweise auf einen möglichen Entstehungsweg von Plastizität. Diese Experimente werden vorgestellt und bewertet.

Das Phänomen und eine Idee. Eine der vielen erstaunlichen Eigenschaften der Lebewesen ist ihre Plastizität (Formbarkeit). Gemeint ist damit die Fähigkeit, je nach Umweltreizen während ihrer

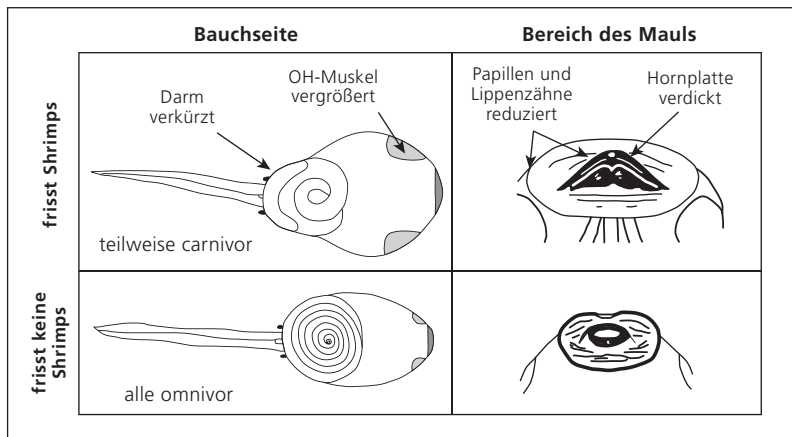


Abb. 1: Vergleich des Baus von Kaulquappen der Gattung *Spea*, die Süßwassergarnelen (Shrimps) fressen (oben) und solchen, die sich als Allesfresser ernähren (unten). (Nach PFENNIG & MURPHY 2000)

Individualentwicklung oder auch im Erwachsenenstand unterschiedliche Merkmale ausbilden zu können, ohne dass eine Änderung des Erbguts zugrunde liegt. Ein bekanntes Beispiel ist die Verdickung der Hornhaut an den Händen von Waldarbeitern oder der Fingerkuppen bei Gitarrenspielern. Plastizität ist ein universelles Phänomen im Organismenreich; praktisch alle Organismen sind mehr oder weniger plastisch (SCHLICHTING & PIGLIUCCI 1998, 315). Man spricht in diesem Zusammenhang auch von *Umweltsensitivität*. Das heißt: Die Lebewesen können in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen verschiedene, im Erbgut „schlummernde“ (latente) Entwicklungsprogramme abrufen. Man unterscheidet kontinuierliche Plastizität (als *Reaktionsnorm* bezeichnet) und diskontinuierliche Plastizität, also Ausprägungen sprunghaft verschiedener Formen (dann als *Polyphenismus** bezeichnet). Ein Beispiel für einen Polyphenismus ist die Sommer- und Winterform des Landkärtchen-Falters, deren eine Form orange und die andere Form dunkelbraun gefärbt ist.

Das Phänomen der Plastizität ist in der Frage nach der Entstehung evolutionärer Neuheiten in mancherlei Hinsicht interessant. Evolutionstheoretisch wird spekuliert, dass plastische Unterschiede Ausgangspunkte für evolutionäre Veränderungen sein könnten. Eine Idee besagt, dass in extremen Umwelten (bei Umweltstress) möglicherweise Extremvarianten ausgeprägt werden. Wenn sie anschließend durch Mutationen genetisch fixiert werden, können diese Änderungen im Erbgut beibehalten werden. Außerdem – so wird argumentiert – könnten sich gleichsam „im Schatten“ der Plastizität genetische Varianten ansammeln, die sich bei Umweltstress phänotypisch (im Erscheinungsbild) ausprägen könnten (SCHLICHTING & SMITH 2002, 203). Nicht-erbliche, plastische Modifikationen werden von einigen Forschern daher als wichtiger Schlüssel zum Verständnis von Makroevolution betrachtet.

Andererseits ist Plastizität ein *auf Zukunft* gerichtetes Kennzeichen. Die meisten Individuen einer Art benötigen ihre plastischen Möglichkeiten

gar nicht, weil sie nicht mit entsprechenden stressenden Bedingungen konfrontiert werden. Plastizität beinhaltet Fähigkeiten, die bei Bedarf abgerufen werden können, also nur *potentiell* nützlich sind. Hier stellt sich die Frage, wie eine solche Fähigkeit evolutionär erworben werden könnte. Selektion kann nur den *aktuellen* Nutzen „bewerten“, nicht einen potentiellen.

Selektion kann ja immer nur *einen* bestimmten Zustand im Rahmen einer Modifikationsspanne bewerten. Wie soll sie bewerten, dass es gut wäre, mehrere Körpergestalten (Morphen*) für unterschiedliche Umwelten parat zu haben, falls sich diese im individuellen Leben verändern? Selektion kann sich ja auch nicht an verschiedene Umwelten erinnern, in denen ein Organismus in einer bestimmten Zeitspanne gelebt hat, um die passende Modifikationsspanne zu selektieren (stabile Umwelt: kleine Spanne, labile: große Spanne).

Aus einer Designer-Perspektive sind solche Fähigkeiten insofern leicht zu verstehen, als ein Designer die Zukunft gedanklich vorwegnehmen und seine Geschöpfe darauf einstellen kann.

Forschungen zur Entstehung von Plastizität stehen noch am Anfang. Nachfolgend soll ein Beispiel einer Studie zur Entstehung von Plastizität vorgestellt werden.

Das Experiment. Ein interessantes Experiment zur Entstehung von Plastizität haben LEDON-RETTIG et al. (2008) bei Kaulquappen durchgeführt. In der Gattung *Spea* gibt es eine Art, *S. bombifrons*, die einen ausgeprägten Polyphenismus zeigt: Wenn sie sich von Süßwassergarnelen (Shrimps) ernährt, bildet sie einen dickeren und verkürzten Darm aus, der Kopf ist größer und die Physiologie des Darms wird durch Erhöhung der Zellteilungsrate verändert (carnivore Form, Abb. 1). Ernährt sich diese Art dagegen mit Detritus, ist der Darm lang und dünn, der Kopf kleiner und die Zellteilung im Darm wird nicht verstärkt (omnivore Form). Eine zweite Art, *S. multiplicata*, kann sich zwar auch von Garnelen und von Detritus ernähren, ist aber nicht so plastisch wie *S. bombifrons*. Die Kaulquappen dieser Art verändern bei carnivorer Nahrung kaum ihre Darmform. Bei Konkurrenz der beiden Arten kann *S. bombifrons*, wenn ein entsprechendes Nahrungsangebot vorliegt, effektiv auf Garnelen ausweichen und der Konkurrenz entgehen. Es handelt sich also um eine Konkurrenzvermeidung durch Kontrastverstärkung. Die carnivore Form ist somit in kurzlebigen Wasserstellen begünstigt, da es dort viele Garnelen gibt und ihr schnelles Wachstum zum Überleben hilft. Omnivore Kaulquappen dagegen überleben besser in langlebigeren Wasserstellen, weil sie durch das langsamere Wachstum die Metamorphose in einer besseren Konstitution erreichen.

LEDON-RETTIG et al. führten Versuche aus, um herauszufinden, wie die Plastizität bei *S. bombifrons*

entstanden sein könnte. Sie untersuchten die nahe verwandte Gattung *Scaphiopus*, die nach phylogenetischen Studien als Vorläufer von *Spea* angesehen wird. Diese Gattung ist omnivor, kann aber auch carnivor überleben, falls nur Garnelen als Nahrungsquelle zur Verfügung stehen. Die Forscher stellten fest, dass sich bei Anwesenheit von Garnelen die Variabilität der Darm-Ausgestaltung *in alle Richtungen* erhöht, also sowohl auf eine Weise, die zur carnivoren Morphe von *S. bombifrons* (kurzer, dicker Darm) als auch in die andere Richtung führt (Abb. 2). Der Darm zeigt also eine Plastizität, aber keinen ausgeprägten Polyphenismus wie bei *S. bombifrons*; die Plastizität ist latent bereits vorhanden und wird durch eine ungewohnte Umwelt (neues Nahrungsangebot) zur Ausprägung gebracht. Dagegen wird die Teilungstätigkeit der Darmzellen durch die Anwesenheit nicht verstärkt; dieses Merkmal ist bei *Scaphiopus* nicht plastisch.

LEDON-RETTIG et al. interpretieren diesen Befund so, dass der Polyphenismus bei *S. bombifrons* sich aus einer zunächst in verschiedene Richtungen sich ausprägenden Plastizität entwickelt haben dürfte. Ausgangspunkt ist also eine schon vorhandene, aber nur allgemeine Plastizität. Daraus könnte sich durch Fixierung bestimmter Ausprägungen innerhalb der Plastizitätsgrenzen der Polyphenismus von *S. bombifrons* entwickelt haben.

Man kann also folgendes Szenario vermuten: Zunächst ist eine latente (verborgene) Fähigkeit zur Carnivorie vorhanden; das Merkmal „Art der Nahrungsaufnahme“ ist also plastisch. Auf dieser Basis erfolgte eine genetische Akkommodation*, d. h. die Umweltsensitivität wurde verändert, wodurch die angebotene Nahrung (Garnelen) besser genutzt werden kann (LEDON-RETTIG et al. 2008). Die Art *S. multiplicata*, deren Plastizität verringert

Glossar

Genetische Akkommodation: Vorgang, durch den die Umweltsensitivität eines Merkmals verändert wird und diese Änderung auch durch Änderung des Erbguts fixiert wird.

Plastizität: Änderungen in Organismen infolge von Umweltreizen (SCHLICHTING & SMITH 2002, 190). Wenn die umweltbedingten Modifikationen *graduell* sind, spricht man von „Reaktionsnormen“; sind die un-

terschiedlichen Ausprägungen dagegen *sprunghaft* verschieden, handelt es sich um einen Polyphenismus („Vielfaltsgestaltigkeit“).

Polyphenismus: diskontinuierliche Plastizität, Ausprägung sprunghaft verschiedener Formen innerhalb einer Art.

Morphe: Ausprägung einer bestimmten Gestalt innerhalb einer plastischen Art.

ist, könnte daraus durch genetische Assimilation entstanden sein. Das heißt, eine bestimmte Ausprägung innerhalb der Plastizitätsspanne wurde (weitgehend) fixiert, wodurch die Plastizität (bzw. die Umweltsensitivität) verringert wurde. Also kurz zusammengefasst (vgl. Abb. 2): Unspezifische Plastizität (wie bei *Scaphiopus*) → Polyphenismus (wie bei *Spea bombifrons*) → Assimilation der einen polyphenen Morphe (wie bei *S. multiplicata*).

Bewertung. LEDON-RETTIG et al. (2008) stellen fest, dass kein bekannter Mechanismus neue Umwelten vorhersehen und entsprechende Anpassungen bereitstellen kann. Dies wird in ihrem Experiment insofern bestätigt, als die plastische Veränderung des Darms von *Scaphiopus* in keine bestimmte Richtung ging, als der neue Umweltreiz „das Angebot von Garnelen als Nahrungsquelle“ auftrat. Die physiologischen Eigenschaften des Darms wurden in dieser vermuteten Vorläuferart zudem kaum verändert. In einem insgesamt engen Rahmen ist mit diesem Experiment die Entstehung eines Polyphenismus, ausgehend von einer unspezifischen Plastizität, wahrscheinlich gemacht. Die Änderung der

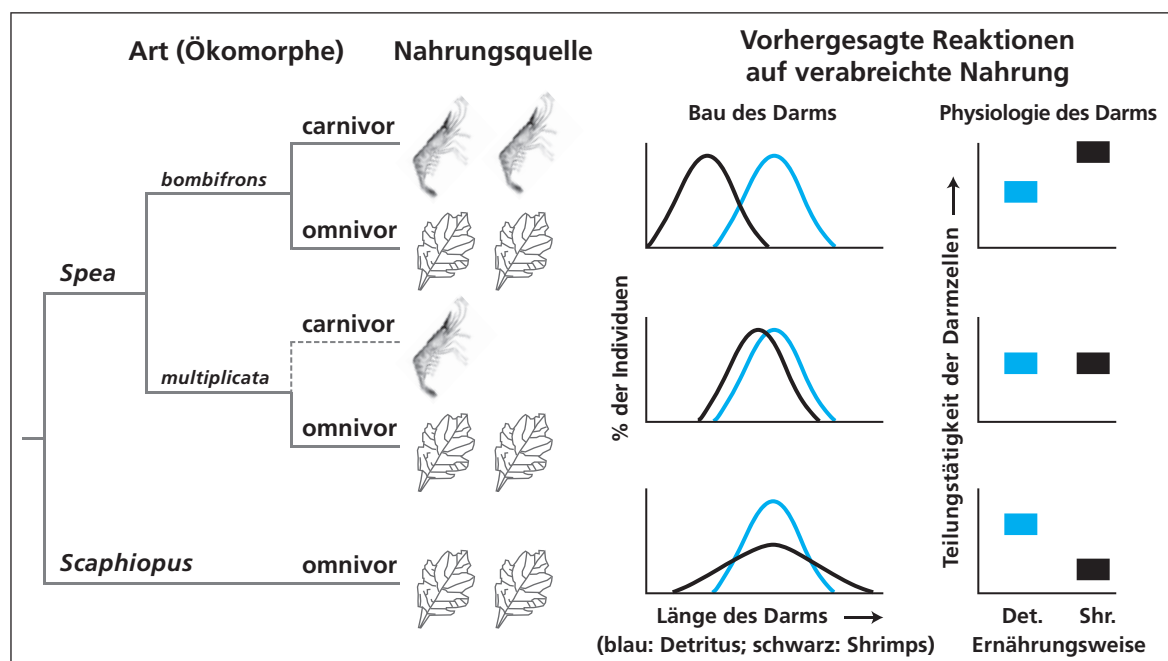


Abb. 2: Links: Cladogramm und Ernährungsweise der im Text beschriebenen Arten. Rechts: Reaktionen der Darmlänge und der Darmphysiologie bei unterschiedlicher Ernährung. Näheres im Text. (Nach LEDON-RETTIG et al. 2008)

Physiologie des Darms, nämlich die erhöhte Teilungstätigkeit der Darmzellen, müsste somit nachfolgend optimiert worden sein. Woher die bei *Scaphiopus* vorhandene Plastizität des Darms kommt, wird mit diesem Experiment nicht geklärt. Eine ungerichtete Plastizität ist als Ausgangssituation vermutlich notwendig.

„Eines der bedeutendsten ungelösten Probleme der Biologie ist das Verständnis, wie neue, komplexe Phänotypen entstehen, sowohl in der individuellen Entwicklung als auch in der Stammesgeschichte.“

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

oder schwächen.

Das Beispiel der Plastizität des Baus und der Physiologie des Darms der Kaulquappen ist nicht geeignet, die Entstehung neuer Strukturen plausibel zu machen. Die Idee, dass versteckte Plastizitätsspannen Potential für evolutionäre Neuheiten bereithalten können, ist durch die Änderungen in der mutmaßlichen Mikroevolution von *Scaphiopus* zu *Spea* nicht gedeckt. LEDON-RETTIG et al. (2008) beginnen ihren Artikel mit dem Satz: „Eines der bedeutendsten ungelösten Probleme der Biologie ist das Verständnis, wie neue, komplexe Phänotypen entstehen, sowohl in der individuellen Entwicklung als auch in der Stammesgeschichte.“ Dieser Satz behält auch trotz ihrer interessanten Experimenten seine Gültigkeit.

Reinhard Junker

Literatur

- LEDON-RETTIG CC, PFENNIG DW & NASCONE-YODER H (2008) Ancestral variation and the potential for genetic accommodation in larval amphibians: implications for the evolution of novel feeding strategies. *Evol. Dev.* 10, 316-325.
- PFENNIG DW & MURPHY PJ (2000) Character displacement in polyphenic tadpoles. *Evolution* 54, 1738-1749.
- SCHLICHTING CD & PIGLIUCCI M (1998) Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland, Mass.
- SCHLICHTING CD & SMITH H (2002) Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evol. Ecol.* 16, 189-211.

Waisengene — was Lebewesen unterscheidet

Zusammenfassung: In allen bisher untersuchten Lebewesen finden sich Gene, ca. 10-20% des gesamten Genbestands, die nur in diesen oder höchstens in nahe verwandten Arten vorkommen: Waisengene oder „taxonomisch begrenzt vorkommende Gene“. Neben unterschiedlichen hypothetischen „Neuverdrahtung“ von Steuerungsgenen scheinen insbesondere die Waisengene den Unterschied zwischen den einzelnen Lebewesen auszumachen. Ihre Entstehung im Laufe der Evolution ist allerdings offen.

Der Genbestand für die wichtigsten Funktionen der Lebewesen, die Zellen mit Zellkernen haben, ist bei allen Arten mehr oder weniger gleich. Ein bekanntes Beispiel ist ein wichtiger Regulator für die Entwicklung von Augen, *pax*, der zwischen Mäusen und Fliegen austauschbar ist. Auch Hox-Gene treten in nahezu jedem Lebewesen, von Quallen bis Menschen auf und werden für die Entwicklungssteuerung der Körperachsen und -abschnitte benötigt, während der Organismus heranwächst. Aber auch Strukturen oder Stoffwechselwege finden sich

mit jeweils vergleichbaren Genen in jedem Organismus wieder. Wenn nun dieser grundlegende Genbestand so ähnlich ist, worin unterscheiden sich dann eigentlich Wurm und Mensch? Eine Theorie besagt, dass die Steuerungsgene in den jeweiligen Organismen im Laufe der Evolution immer wieder „neu verdrahtet“ wurden – allerdings ein hypothetischer, wenn nicht gar spekulativer Prozess (Diskussion bei JUNKER 2009). KHALTURIN und Mitarbeiter (2009) stellen nun eine weitere, ihrer Meinung nach ergänzende Hypothese vor: In jedem bislang komplett sequenzierten Organismus finden sich etwa 10-20% Gene, die man sonst in keiner weiteren Art oder Familie findet – Waisengene. Könnte es nicht sein, so fragen die Forscher, dass hier ein weiterer Schlüssel für die Unterschiedlichkeit der Organismen liegt?

Der Begriff „Waisengen“ wird jedoch vielleicht vorschnell vergeben; es könnte ja sein, dass durch neue Forschungen vergleichbare Gene in weiteren Organismen gefunden werden. In der Tat haben enger verwandte Arten (Familien) oft einen gemein-