

Drittens besteht – in evolutionstheoretischer Interpretation – eine deutliche zeitliche Lücke zwischen dem aufgrund von phylogenetischen Studien (Merkmalsanalysen) erwarteten ersten fossilen Auftreten und dem tatsächlichen Nachweis von Fossilfunden – im Falle der Schildkröten sind es je nach zugrundegelegter Phylogenie 20-40 Millionen Jahre (ZARDOYA & MEYER 2001, 195, 196). Auch dieser Befund ist verbreitet anzutreffen (vgl. STEPHAN 2002).

Und schließlich: Die markante morphologische Lücke zwischen Schildkröten und anderen Reptilien ist durch Fossilformen bislang nicht überbrückt.

Reinhard Junker

Literatur

- ROMER AS & PARSONS TS (1991) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg.
STEPHAN M (2002) Der Mensch und die geologische Zeittafel. Holzgerlingen.
ZARDOYA R & MEYER A (1998) Complete mitochondrial genome suggests diapsid affinities of turtles. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95, 14226-14231.
ZARDOYA R & MEYER A (2001) The evolutionary position of turtles revised. Naturwissenschaften 88, 193-200.

Neues zur Systematik und Evolution der Kernobstgewächse (Rosaceae: Maloideae)

Die Kernobstgewächse umfassen etwa 24-30 Gattungen mit insgesamt etwa 2000 Arten. Bekannte Vertreter sind z.B. Apfel, Birne, Eberesche, Weißdorn, Mispel und Quitte. Es sind alles Holzpflanzen, die als gemeinsames Merkmal die Apfelfrucht besitzen. Systematisch gesehen stellen sie die Unterfamilie Maloideae innerhalb der Familie der Rosaceae (= Rosengewächse) dar. Aufgrund ihrer vielfältigen Verbindungen durch Kreuzungen, ihrer Einheitlichkeit (Apfelfrucht, Chromosomenzahl $x = 17$) und ihrer guten Abgrenzung nach außen wurden sie als Beispiel für einen Grundtyp vorgestellt (KUTZELNIGG 1993).

Zu den Rosaceen gehören noch folgende Unterfamilien: Spiraeoideae (= Spierstrauchgewächse mit z.B. *Spiraea* = Spierstrauch und *Quillaja* = Seifenbaum), Rosoideae (= Rosengewächse i.e.S. mit z.B. *Rosa* = Rose, *Fragaria* = Erdbeere, *Geum* = Nel-

kenwurz) und Prunoideae (= Steinobstgewächse mit z.B. *Prunus* = Pflaume, Kirsche, Mandel usw.).

Da die Kernobstgewächse von erheblicher wirtschaftlicher Bedeutung sind, ist über diese Pflanzengruppe viel gearbeitet worden, und so wurden in den letzten Jahren auch molekularbiologische Methoden zum Einsatz gebracht, die durch Vergleich verschiedener Gene die Verwandtschaftsbeziehungen aufzuklären versuchen (EVANS & CAMPBELL 2002, CAMPBELL et al. 1995, MORGAN et al. 1994). Die Ergebnisse bestätigen die bereits aufgrund morphologischer und chemischer Charakteristika festgestellte Gleichartigkeit der Maloideengattungen ebenso wie die vergleichsweise große Verschiedenartigkeit der beiden Unterfamilien Spiraeoideae und Rosoideae.

Seit einiger Zeit wird im Hinblick auf bestimmte klassische Merkmale (z.B. der Blütenform und Ausprägung der Frucht) diskutiert, ob gewisse Vertreter der Unterfamilie der Spierstrauchgewächse (Spiraeoideae) zu den Maloideae verschoben werden sollten. Es handelt sich um einige in Amerika beheimatete Gattungen aus der Verwandtschaft der Seifenbäume (Tribus Quillajeae s.l.), nämlich *Kageneckia* (Abb. 1), *Lindleya* und *Vauquelinia*. Sie wurden traditionellerweise nicht zu den Maloideae gestellt, vor allem weil sie nicht die typische Apfelfrucht, sondern trockene Öffnungsfrüchte besitzen. Doch war aufgefallen, daß die Pflanzen eine von den übrigen Spiraeoideae ($x = 9$) abweichende Chromosomenzahl aufweisen (*Kageneckia* und *Lindleya* $x = 17$, *Vauquelinia* $x = 15$), und daß auch die Entwicklung der Fruchtblätter (Karpelle) sehr den Verhältnissen der Kernobstgewächse

Abb. 1: *Kageneckia spec.*, Vertreter einer südamerikanischen Gattung, die bisher zur Rosaceen-Unterfamilie der Spierstrauchgewächse gezählt wurde, aber vielleicht zu den Kernobstgewächsen gestellt werden muß. Man beachte die 5 Balgfrüchte, wie man sie – allerdings von Fruchtfleisch umgeben – auch beim Apfel findet. (Foto: R. C. EVANS)



nahe kommt, wenn auch das für die Apfelfrucht typische „Fruchtfleisch“ fehlt.

Es wurde daher mit Spannung erwartet, wie sich diese drei Gattungen molekularbiologisch darstellen würden. MORGAN et al. (1994) kamen nach Sequenzierung des Chloroplastengens *rbcl* zu dem Schluß, daß alle drei Gattungen tatsächlich besser zu den Maloideae als zu den Spiraeoideae zu stellen sind (und schlossen, nebenbei bemerkt, die Gattung *Quillaja* = Seifenbaum sogar ganz aus den Rosaceae aus). CAMPBELL et al. (1995) widmeten sich codierenden und nicht codierenden Regionen der ribosomalen DNA des Zellkerns von 19 Gattungen der Maloideae, von je einer Gattung der Rosoideae und Prunoideae und von den Spiraeoideae-Gattungen *Spiraea* und *Vauquelinia*, und stellten – im Einklang mit letztgenannter Arbeit – fest, daß *Vauquelinia* zusammen mit den Maloideae-Gattungen eine größere Gruppe bildet. EVANS (1999) fand heraus, daß die Unterschiede im Chloroplastengens *ndhF* bei den Kernobstgewächsen so geringfügig sind, daß sie für eine Unterscheidung der Gattungen nicht in Frage kommen, und daß ihnen die Gattungen *Vauquelinia* und *Kageneckia* (sowie *Gillenia*, vgl. unten) näher stehen als alle anderen Gattungen der Rosengewächse. Die neuesten Ergebnisse stammen von EVANS & CAMPBELL (2002). Sie sequenzierten einen größeren Abschnitt eines weiteren kerncodierten Gens, das für die stärkekorngewundene Stärke-Synthase (GBSSI) verantwortlich ist. Sie untersuchten insgesamt 32 Rosaceengattungen und stellten dabei einerseits wieder sehr enge Beziehungen der typischen Maloideengattungen fest, andererseits daß die Gattungen *Kageneckia*, *Lindleya* und *Vauquelinia* zwischen die Maloideen-Gattungen fallen und sich dadurch von den anderen Rosaceen deutlich abheben (Abb. 2).

Die verschiedenen molekularbiologischen und klassischen Befunde legen nahe, daß die Maloideae um die genannten Gattungen zu erweitern sind, und daß bei den Spiraeoideae die bisherige Gruppe der Seifenbäume (Tribus Quillajeae) ganz oder weitgehend entfällt. Da aber nicht alle Untersuchungen in dieselbe Richtung führen, bedarf es weiterer Klärung. Auf jeden Fall sollte vor dem geschilderten Hintergrund auch die Abgrenzung des Grundtyps neu überdacht werden. Weitere Klärung könnten hier Kreuzungen bringen – eine reizvolle, aber vermutlich nicht ganz einfache Aufgabe.

Die molekularbiologischen Untersuchungen von EVANS & CAMPBELL (2002) haben noch weitere für Ursprungsfragen interessante Ergebnisse erbracht. Das hängt mit der uralten Frage zusammen, ob die Kernobstgewächse mit ihrer Chromosomenzahl von $x = 17$ vielleicht auf dem Weg über Genverdopplung von anderen Rosaceen abstammen, die 7, 8 oder 9 Chromosomen haben. Von dieser Vorstellung sind zahlreiche Varianten geäußert worden. Mehr per Zufall als durch die besseren

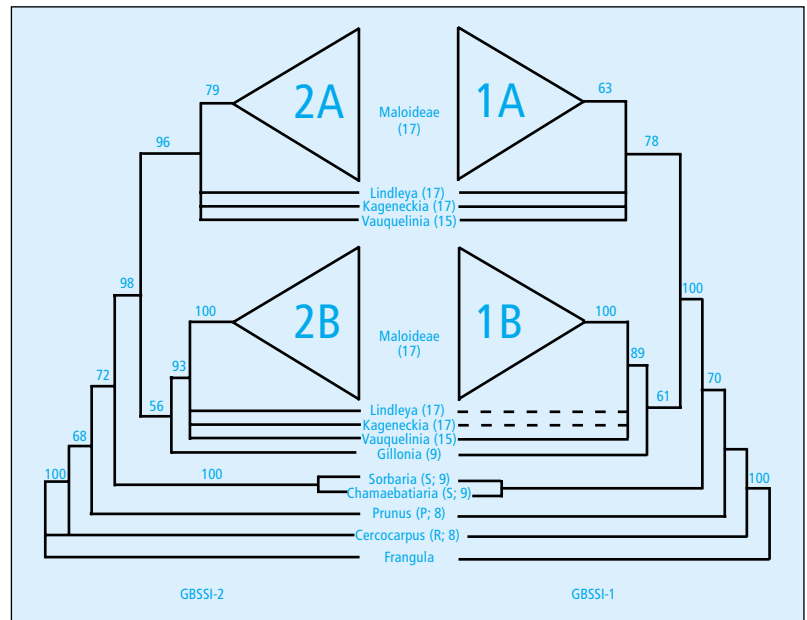


Abb. 2: Vereinfachte Darstellung des Sequenzvergleichs des Stärkesynthetasegens bei Rosaceen sowie bei *Frangula* als Außengruppe. Bei der Unterfamilie der Maloideen sowie den bisher zu den Spiraeoideen gestellten Gattungen *Lindleya*, *Kageneckia* und *Vauquelinia* ist das Gen in 4 Kopien, bei allen anderen Gattungen in 2 Kopien vorhanden. Die Maloideengattungen (jetzt inklusive *Lindleya*, *Kageneckia* und *Vauquelinia*) sowie *Gillenia* bilden ein gemeinsames Cluster. Die Spiraeoideen-Gattung *Gillenia* hat mehr Gemeinsamkeiten mit den Maloideen als mit den übrigen untersuchten Spiraeoideen. Es bedeuten: S = Spiraeoideen, P = Prunoideen, R = Rosoideen. Die Zahlen in Klammern stellen die Chromosomenzahl dar. (Nach EVANS & CAMPBELL 2002)

Argumente ist jene Hypothese am bekanntesten geworden, daß die Maloideae durch Bastardierung und Chromosomenverdopplung einer Spiraeoidee ($x = 9$) und Prunoidee ($x = 8$) entstanden seien. Doch sind, wie gesagt, sehr früh schon andere Hypothesen aufgestellt worden, die wegen gewisser Gemeinsamkeiten mit den Spiraeoideen und Unterschieden zu den anderen Unterfamilien eher eine Entstehung aus den Spiraeoideen allein annehmen.

EVANS & CAMPBELL (2002) konnten nun zeigen, daß das Genom bei allen Rosaceae sowie der Außengruppe *Frangula* (= Faulbaum) aus der Familie der Rhamnaceae, zwei, bei den Maloideae (inkl. *Kageneckia*, *Lindleya* und *Vauquelinia*) aber vier Kopien des Gens der stärkekorngewundenen Stärkesynthase (GBSSI) enthält. Die Ähnlichkeits-Analyse dieses Gens zeigt eine sehr enge Verbindung der klassischen Maloideen-Gattungen untereinander, wobei ihnen die drei neuen Gattungen relativ nahe stehen. Die übrigen Vertreter der Rosaceae sind deutlich abgerückt. Doch es gibt eine bemerkenswerte Ausnahme: Das ist die nordamerikanische Gattung *Gillenia* (auch bekannt unter dem Namen *Porteranthus*), eine krautige Pflanze, die bisher als Vertreter der Tribus Spiraeae aus der Unterfamilie der Spiraeoideae ($x = 9$) galt. Die Gattung hat zwei Kopien des GBSSI-Gens und unterscheidet sich dadurch von den Maloideae. Aber die beiden Genkopien stimmen mit zwei Genkopien der Maloideae stärker überein als mit allen

anderen Rosaceae. Außerdem konnten die Introns (nicht-codierende Abschnitte innerhalb von Genen, die generell sehr viel variabler sind als codierende Sequenzen), nur innerhalb der Maloideen plus *Gillenia* miteinander verglichen („aligned“) werden, nicht aber zwischen diesen und anderen Rosaceen, was für eine gemeinsame Abstammung von Maloideen und *Gillenia* spricht. Sie haben als weitere strukturelle Sequenzmerkmale ein längeres erstes Intron und das Fehlen des sechsten Introns gemeinsam, was schwerlich durch mehrfach unabhängige Entstehung zu erklären ist. Hinzu kommen nicht-molekulare Gemeinsamkeiten, so der Bau der Samenanlagen, Fruchtblätter und deren Verwachsungsgrad sowie das Vorkommen parasitischer Rostpilze aus der Gattung *Phragmidium*, die nur bei den Maloideen, *Vauquelinia* und *Gillenia* beobachtet wurden. Daß auch das Chloroplasten-Gen *ndhF* von *Gillenia* den Maloideen näher steht als den anderen Rosaceen, wurde oben schon erwähnt.

Alle diese Befunde werten die Autoren als starke Indizien dafür, daß die Maloideae durch Polyploidie (= Chromosomenverdopplung) aus *Gillenia*-ähnlichen Pflanzen (bzw. deren Vorfahren) hervorgegangen sind, wobei dann später eines der Chromosomen verloren ging ($9 + 9 - 1 = 17$). Dabei müßten größere morphologische Veränderungen erfolgt sein, da *Gillenia* krautig ist und ihr die typische Apfelfrucht fehlt. Von den konkurrierenden Hypothesen zur Abstammung der Maloideen können EVANS & CAMPBELL (2002) also die sog. „wide-hybridization hypothesis“ ausschließen, nach der diese Pflanzengruppe durch Bastardierung und Polyploidisierung fernstehender Arten (etwa einer Prunoidee und einer Rosoidee) entstanden wäre, und plädieren für eine Abstammung von sehr nahe verwandten Arten.

Die Ergebnisse sind auch für die Grundtypforschung von Interesse, selbst wenn bisher nur ein Gen von vielen betrachtet wurde. Da aber Vorgänge dieser Art, also die Entstehung neuer Sippen durch Auto- oder Allopolyploidie, von mikroevolutiven Prozessen bekannt sind, könnte eine Herkunft der Unterfamilie Maloideae von einem bisher der Unterfamilie Spiraeoideae zugeordneten Vertreter durchaus denkbar sein. Hinweise zur Klärung dieser Hypothese und zu der Frage, ob *Gillenia* zum Grundtyp der Maloideae zu rechnen ist, könnten auch hier entsprechende Kreuzungen liefern. Dabei wären natürlich auch Kreuzungen zwischen *Gillenia* einerseits und den Gattungen *Kageneckia*, *Lindleya* und *Vauquelinia* andererseits aufschlußreich.

Herfried Kutzelnigg

Literatur

- CAMPBELL CS, DONOGHUE MJ, BALDWIN GB & WOJCIECHOWSKI MF (1995) Phylogenetic relationships in Maloideae (Rosaceae): evidence from sequences of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA and its congruence with morphology. *Amer. J. Bot.* 82, 903-918.
- EVANS RC (1999) Molecular, morphological, and ontogenetic evaluation of relationships and evolution in the Rosaceae. Ph.D. thesis, Botany Department, University of Toronto.
- EVANS RC & CAMPBELL CS (2002) The origin of the apple subfamily (Maloideae; Rosaceae) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes. *Amer. J. Bot.* 89, 1478-1484.
- KUTZELNIGG H (1993) Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Gattungen und Arten der Kernobstgewächse (Rosaceae, Unterfamilie Maloideae). In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 113-127.
- MORGAN DR, SOLTIS DE & ROBERTSON KR (1994) Systematic and evolutionary implications of *rbcl* sequence variation in Rosaceae. *Amer. J. Bot.* 81, 890-903.

„Evo-Devo“: Bisher keine Lösung für Makroevolution

Neuer Trend in Richtung mikroevolutive Forschung

Seit etwas über einem Jahrzehnt hat sich durch die Entdeckung von sogenannten Genschaltern (Homoöboxgene) ein neues biologisches Arbeitsfeld entwickelt, das Evolutions- und Entwicklungsbiologie vereinigt: Evolution & Development, kurz „evo-devo“ genannt. Die seit DARWIN immer wieder gestellte Frage, ob Evolution in Sprüngen – vielleicht durch plötzliche, große genetische Veränderungen – abläuft oder durch graduelle Anhäufung kleiner genetischer Unterschiede, schien sich endlich der Bearbeitung zu stellen. Die Existenz von ähnlichen „Schalter-Genen“ in der ontogenetischen

(individuellen) Entwicklung, die in den unterschiedlichsten Organismen gefunden wurden, schien nahelegen, daß die Baupläne der Organismen wesentlich konservierter waren als man zuvor angenommen hatte. Es schien Hoffnung zu bestehen, daß durch geringfügige Änderungen bei den Schaltergenen makroevolutionäre Schritte möglich sein könnten. Würde Makroevolution nun endlich erklär- und mechanistisch nachvollziehbar werden? Oder würde es sich (wieder) nach Abebben der ersten Euphorie und dem Eintritt in gründliche Detailarbeit herausstellen, daß sich auch diese