

durch mikroevolutive Prozesse herauskristallisieren, die Teilen einer bestimmten Population einen allgemeinen Fitneßgewinn einbringt. Dies stellt den bislang schnellsten nachgewiesenen Fall von Verhaltensanpassungen bei Wirbeltieren dar.

Die Änderung des Zugverhaltens stellt den bislang schnellsten nachgewiesenen Fall von Verhaltensanpassungen bei Wirbeltieren dar.

Die Untersuchung der sehr komplexen Steuerung von für das Individuum bedeutsamen Verhaltensvorgängen wie der Migration im allgemeinen und Teilzug im besonderen bedarf aber weiterer Feldforschungen und Simulationsexperimente, um noch ungeklärte grundlegende Fragen nach den dabei involvierten Mechanismen beantworten zu können.

Literatur

- BERTHOLD P (1990) Vogelzug. Darmstadt, Wiss. Buchgesellschaft.
- BERTHOLD P & TERRILL SB (1988) Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain. *Ring. & Migr.* 9, 153-159.
- BERTHOLD P, MOHR G & QUERNER U (1990) Steuerung und potentielle Evolutionsgeschwindigkeit des obligaten Teilziehverhaltens: Ergebnisse eines Zweiweg-

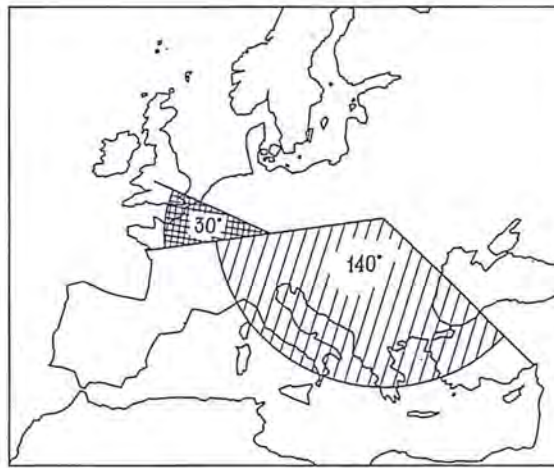


Abb. 4: Zugwinkel kontinentaler europäischer Mönchsgrasmücken. Gestrichelt: „Normaler“ Zugwinkel (nach ZINK 1973), kariert: denkbare Abweichung an der westlichen Zuggrenze, die den Vögeln das Erreichen der Britischen Inseln ermöglicht. (Nach BERTHOLD & TERRILL 1988)

- Selektionsexperimente mit der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). *J. Orn.* 131, 33-45.
- BERTHOLD P, HELBIG AJ, MOHR G & QUERNER U (1992) Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360, 668-670.
- BIEBACH H, DALLMANN M, SCHUY W & SIEBENROCK K-H (1983) Die Herbstzugrichtung von Neuntöttern (*Lanius collurio*) auf Karpathos (Griechenland). *J. Orn.* 124, 251-257.
- BUSSE P (1992) Migratory behaviour of Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) wintering in Britain and Ireland: contradictory hypotheses. *Ring & Migr.* 14, 1-2, 51-75.
- CREUTZ G (1989) Geheimnisse des Vogelzuges. N. Brehm-Büch. 75, Wittenberg.
- CURRY-LINDAHL K (1981): Bird Migration in Africa. Vol. 1-2, London, N.Y.
- LEACH IH (1981) Wintering Blackcaps in Britain and Ireland. *Bird Study* 28, 5-14.
- SCHLENKER R (1981) Verlagerung der Zugwege von Teilen der südwestdeutschen und österreichischen Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*)-Population. *Ökol. Vögel* 3, 314-318.
- ZINK G (1973) Der Zug europäischer Singvögel. Ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. Bd. 1, Möggingen, Vogelzug-Verlag.

Die Familie der Bromeliaceae — ein oder mehrere Grundtypen?

Klaus Neuhaus, Lotzstr. 54, D-65934 Frankfurt a.M.

Übersicht über die Familie der Bromeliaceae

Zusammenfassung: Die Bromeliaceae sind eine einheitliche Pflanzenfamilie, die sich z.B. durch besondere Saugschuppen auszeichnet. Daher hat sich die Frage gestellt, ob es sich hierbei um einen Grundtyp handeln könnte. Bisher sind jedoch zwischen den Unterfamilien keine Kreuzungen bekannt und die Unterfamilien sind hinsichtlich des Frucht- und Samenbaus deutlich verschieden. Möglicherweise bilden also die drei Unterfamilien je einen Grundtyp, obwohl sich morphologische, anatomische und ökologische Merkmale stark überschneiden.

Die Bromelien, Ananasgewächse, bilden im Pflanzenreich eine relativ geschlossene Gruppe, und die meisten Bromelien lassen sich an ihrem typischen Wuchs gut erkennen. Bei der einzigen Familie innerhalb der Ordnung Bromeliales (Unterklasse Liliidae, Klasse Monocotyledoneae) handelt es sich um schmalblättrige Rosettenpflanzen der amerikanischen Tropen. Der Rosettendurchmesser kann einige mm bis zu 2m betragen. Die Blüten werden teilweise von Vögeln bestäubt und sind in der für

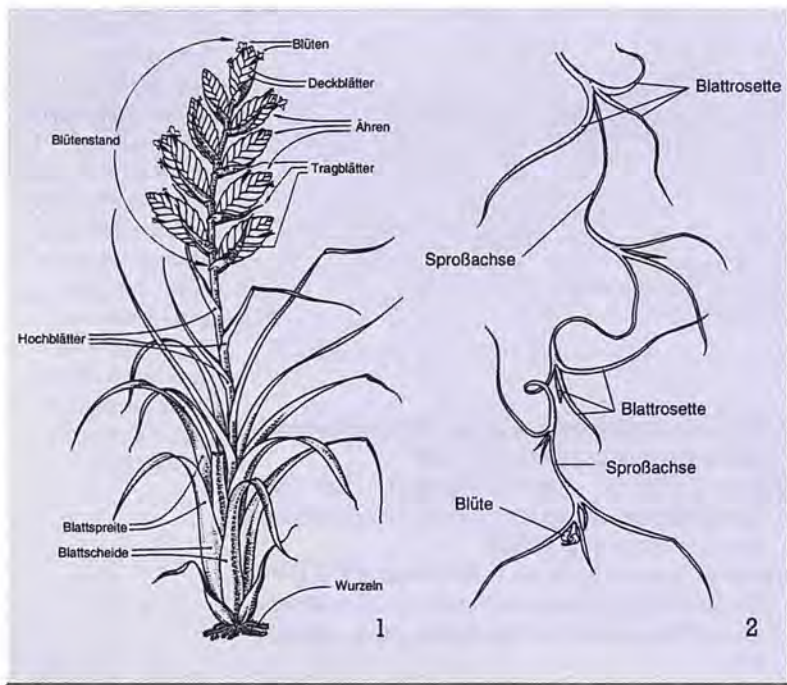


Abb. 1: Aufbau einer Bromelie am Beispiel einer *Tillandsia*. (1/3 natürliche Größe, nach LEHMANN 1986, verändert)

Abb. 2: *Tillandsia usneoides* (3/4 natürliche Größe, nach RAUH 1990, verändert)

Monocotylen typischen Dreizahl radiär aufgebaut: Auf drei Kelchblätter folgen drei Blütenblätter mit zweimal drei Staubblättern und wieder drei Fruchtblättern. Nicht selten sitzen die Blüten in Ähren und werden von Deckblättern umhüllt. (Abb. 1 zeigt einen typischen Habitus).

Es gibt aber auch zum Teil extreme Abweichungen vom typischen Habitus, z.B. beim bekannten „Spanischen Moos“ (*Tillandsia usneoides*), einer hängenden Tillandsie, die an Bartflechten (*Usnea*) erinnert (Abb. 2), oder *Ayensua uiapanensis*, die Schopfbäumchen bildet. Einzige Nutzpflanze ist die Ananas. Der Blätterschopf auf einer Ananasfrucht vermittelt einen guten Eindruck über die Hauptwuchsform der Bromelien.

Eine Besonderheit aller Bromeliaceae sind die Saugschuppen (Abb. 3). Es sind meist schildförmige Haare, die der Wasser- und Nährstoffaufnahme dienen. Die Unterfamilie der Tillandsioideae (s.u.) hat sehr regelmäßige Schuppen, die sich in ihrem konstanten Aufbau von denen anderer Unterfamilien unterscheiden.

Es gibt bei den Bromelien eine große Bandbreite von einerseits epiphytischen (d.h. auf anderen Pflanzen aufsitzenden, aber nicht schmarotzenden), bis andererseits normal terrestrischen (auf dem Erdboden wachsenden). Die Wurzeln von epiphytischen Arten fehlen teilweise völlig oder stellen nur noch Haftorgane dar. (Diese Gruppe wird auch als „extrem epiphytisch“ bezeichnet.) Sie nehmen Wasser und Nährsalze nur über die Saugschuppen auf, die die Wurzeln ersetzen. Aus diesem Grund sehen diese Arten mehr grau als grün aus. Sie werden immer öfter auch in Lebensmittelläden angeboten, sind aber in der trockenen Zimmerluft unserer Räume meist zum Tode verurteilt. Die vielen terrestrisch wachsenden Arten bilden dagegen normale Wurzeln aus und benötigen

eigentlich keine Saugschuppen. Trotzdem besitzen sie immer einige. Eine Zwischenform von epiphytischen zu terrestrischen Arten bilden Trichterbromelien, die ein gut entwickeltes Wurzelwerk besitzen, aber in ihren Rosetten Wasser sammeln und dies über die Saugschuppen aufnehmen. Auf Ananasblättern z.B. lassen sich die Schuppen mit einer Lupe gut erkennen.

Unterschiede der drei Unterfamilien

Die etwa 2500 Arten umfassende Familie wird in drei Unterfamilien gegliedert (SMITH et al. 1974-1979, RAUH 1990). Tab. 1 gibt eine kurze Übersicht.

Die Grenzen zwischen den Unterfamilien werden eigentlich nur an den Früchten und Samen deutlich: Bei den Tillandsioideen sind die Samen mit einer fallschirmartigen Haarkrone versehen, bei den Pitcairnioideen sind die Samen wie kleine Spänchen und geflügelt (erinnern an Birkensamen), bei den Bromelioideen entwickeln sich Beeren, und die Samen haben weder Fallschirme noch Flügel. Die anderen Unterscheidungsmerkmale, wie Blatt- und Fruchtknotenober- oder unterständig, usw. sind nicht bei allen Vertretern der Unterfamilien durchgängig anzutreffen und können daher nur bedingt für die Grenzziehung um die Unterfamilie verwendet werden.

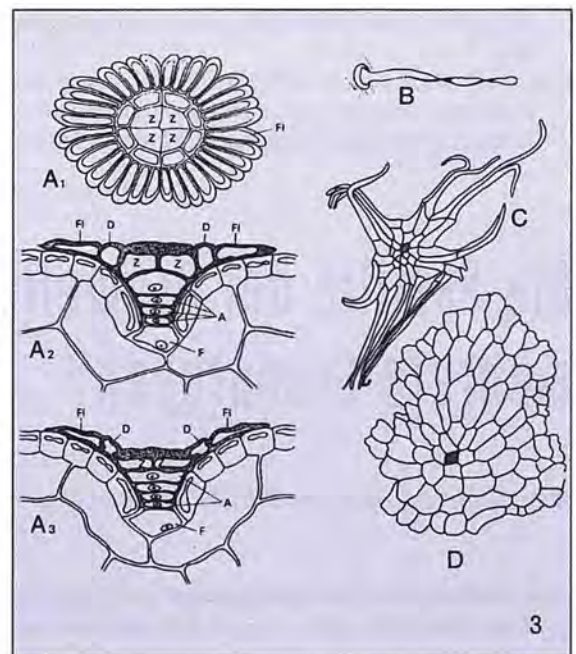


Abb. 3: Saugschuppen verschiedener Bromeliaceae: A *Vriesea spec.*, typischer Tillandsioideen-Typ B *Navia splendens*, irregulärer Typ C *Fosterella penduliflora*, unregelmäßiger Typ D *Hechtia tillandsioides*, regelmäßiger Typ A1 Schuppe in Aufsicht A2 Längsschnitt durch eine Schuppe in nassem Zustand A3 in trockenem Zustand, Z Zentral-, D Deckel-, FI Flügel-, A Wasseraufnahme-, F Fußzellen. (Schuppen A, C & D nach RAUH 1990, verändert)

Eigene Untersuchungen

Im Rahmen eines kurzen Praktikums war Gelegenheit, eine Arbeit über Bromelien bei Dr. G. ZIZKA am Frankfurter Palmengarten durchführen zu können. (Vielen Dank auch an meine Kommilitoninnen Sylvia BEUTEL und Petra SCHNITZER.) Wir versuchten einerseits herauszufinden, ob man die Gattungen anhand anatomischer Merkmale unterscheiden, andererseits ob man einen anatomischen Unterschied zwischen den Unterfamilien feststellen kann.

Es wurde aus allen im Palmengarten zur Verfügung stehenden Gattungen je ein Vertreter zur Untersuchung ausgewählt und folgende Dauerpräparate von Frischmaterial hergestellt: Querschnitte vom Blatt; Saugschuppen; oberflächenparallele Schnitte und Lackabdrücke der Oberfläche. Die Auswertung erfolgte durch eine Zeichnung des mikroskopischen Präparats und der Schuppen. Die Größenverhältnisse und andere Kriterien wurden erfaßt.

Die Unterschiede
zwischen den Unterfamilien
lassen sich sehr schwer
in Worte fassen.

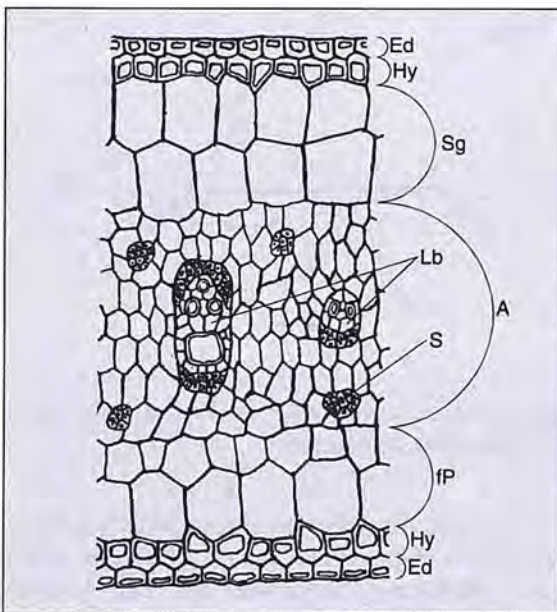


Abb. 4: Schematischer Blattquerschnitt, A Assimilationsgewebe; Gewebe, in dem die Photosynthese stattfindet; Ed Epidermis: einschichtiges Abschlußgewebe; fp farbloses Parenchym: ähnlich dem Speichergewebe, meist nicht so mächtig; Hy Hypodermis: hier: die direkt unter der Epidermis liegenden Zellschichten, die in irgendeiner Form verdickte Zellwände besitzen; Lb Leitbündel mit Sklerenchym; S Sklerenchymfaserstränge: Stränge mit Zellen, die sehr verdickte Zellwände besitzen; Sg Speichergewebe: sukkulente Zellen mit dünnen Zellwänden.

	Tillandsioideae	Bromelioideae	Pitcairnioideae
Blätter	ganzrandig	meist bedornt	ganzrandig oder bedornt, zuweilen heterophyll (d.h. zwei verschiedene Blattformen)
Blüten	mm bis wenige cm	mm bis cm	ein bis mehrere cm
Fruchtknoten	oberständig	meist unterständig	ober- oder halboberständig
Frucht u. Samen	Kapselfrüchte, Samen mit fallschirmartiger Haarkrone	Beerenfrüchte, Samen ohne Flügel oder Haarkrone	Kapselfrüchte, Samen geflügelt oder geschwänzt
Wuchsort	viele Epiphyten, wenige terrestrisch	Epiphyten oder Bodenpflanzen	meist terrestrisch

Tab. 1: Anatomische Unterschiede innerhalb der Bromeliaceae

	Tillandsioideae	Bromelioideae	Pitcairnioideae
Schuppen	sehr regelmäßig und typisch (Abb. 3A)	Schuppen regelmäßig (Abb. 3D)	Schuppen regelmäßig oder unregelmäßig bis irregulär (Abb. 3B-D)
Epidermis	kaum verdickte Zellwände; untere Epidermis fast immer glatt	"doppelt", d.h. Epidermiszellen selbst klein und unscheinbar, dafür die nach innen() liegende Zellwand verdickt; untere Epidermis manchmal gewellt	Epidermis unten oft gewellt
Hypodermis	wenig verdickte Zellwände	nach außen liegende Zellwände verdickt, einschichtig	mehrere Zellagen, Zellwände allseits verdickt
Leitbündel	mit kaum sichtbaren Sklerenchym	mit Sklerenchymkappen	mit dicken Sklerenchymcheiden
Sklerenchym	keine Sklerenchymstränge im Blatt (Ausnahme: <i>Guzmania</i>)	manchmal weitere Sklerenchymstränge im Blatt	keine weiteren Sklerenchymstränge im Blatt
Parenchym	meist vorhanden	nur wenig bis nicht vorhanden	vorhanden oder nicht vorhanden, teilweise viel
Andere	Gewebe verlaufen ineinander und bilden unregelmäßige, zerteilte Bänder	klare Trennung zwischen Geweben	klare Trennung zwischen Geweben

Tab. 2: Die wichtigsten Merkmale der Unterfamilien der Bromeliaceae. (Nach RAUH 1990, verändert)

Als Ergebnis läßt sich folgendes festhalten: Es lassen sich einige Gattungen anhand anatomischer Merkmale des Blattes sicher erkennen, aber auch hier sind insgesamt keine klaren Grenzen ersichtlich, auch nicht auf dem Niveau der Unterfamilien. Nach dem Bearbeiten des Materials bekamen wir zwar einen Blick dafür, welche Pflanze zu welcher Unterfamilie gehören könnte, aber die Unterschiede lassen sich sehr schwer in Worte fassen. Tab. 2 gibt eine Zusammenfassung dessen, was sich an anatomischen Merkmalsunterschieden ergab. (Abb. 4 zeigt einen schematischen Blattquerschnitt, wobei nicht alle Strukturen bei allen Pflanzen vorkommen.)

Insgesamt läßt sich festhalten, daß sich alle Merkmale, seien sie morphologischer, anatomischer oder ökologischer Art, z.T. stark überschneiden. Nur die Beschaffenheit von Frucht und Samen eignet sich als ein gutes Unterscheidungskriterium (RAUH 1990).

Das Grundtypen-Konzept und seine Anwendung auf die Bromeliaceae

Letztlich sind alle systematischen Einteilungen, auch des gesamten Pflanzenreiches, auf subjektiven Merkmalen aufgebaut. Welches morphologische Merkmal wird wie gewertet? Wann ist etwas so verschieden (bzw. ähnlich), daß es in eine andere (bzw. dieselbe) Kategorie eingeordnet wird? Bis heute ist unklar, wie man Arten, und in weiterer Konsequenz die höheren taxonomischen Einheiten, definieren soll. Ein sicheres Kriterium für die Zugehörigkeit zweier Formen zu einer systematischen Einheit könnte die Kreuzbarkeit sein. Dieses Kriterium erscheint wichtig, weil maternales und paternales Erbgut sehr ähnlich sein müssen, wenn eine Kreuzung stattfinden soll. Es wird von SCHERER (1993) im Grundtypenkonzept aufgegriffen: „Zwei Arten gehören zu einem Grundtyp, wenn sie miteinander kreuzbar sind oder über eine dritte Art kreuzungsmäßig miteinander verbunden sind.“ Bisher sind erst einige wenige Grundtypen untersucht worden. Es zeigt sich aber, daß meist eine der niedrigeren systematischen Einheiten (Familie, Unterfamilie, Gattung) mit dem Grundtyp übereinstimmt.

Da die Bromeliaceae so einheitlich sind, war meine ursprüngliche Idee, ob sie nicht der taxonomischen Kategorie eines Grundtyps entsprechen könnten. Zur Abgrenzung des Grundtyps sind Berichte über Kreuzungen sehr hilfreich. Die amerikanische Bromeliengesellschaft erfaßt und registriert alle bekanntgewordenen Kreuzungen. BEADLE (1991) hat in einer Liste alle sicher erfolgten Kreuzungen zusammengestellt. (Hier finden sich auch alle weiteren Literaturangaben zu Kreuzungen.) Die Liste wurde durch BASKERVILLE (1994) bis zum Juni 1994 fortgeführt. Nach Sichtung der Literatur über Kreuzungen könnte es sich bei den Bromelien um drei Grundtypen auf dem Niveau der Unterfamilien handeln: Tillandsioideae, Brome-

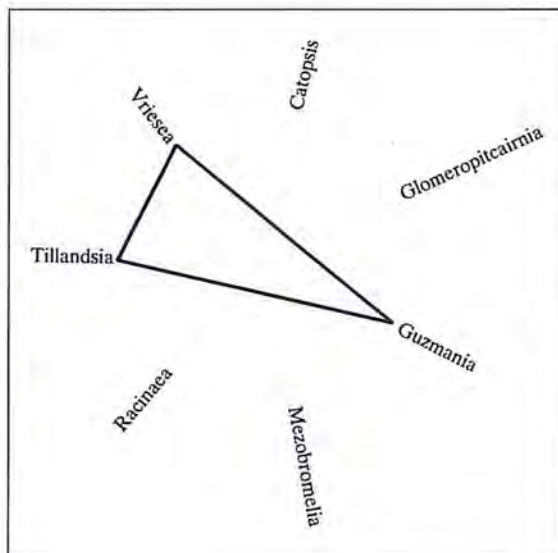


Abb. 5: Kreuzungspolygon für die Tillandsioideen. (Nach BASKERVILLE 1994, BEADLE 1991, EHLERS 1994)

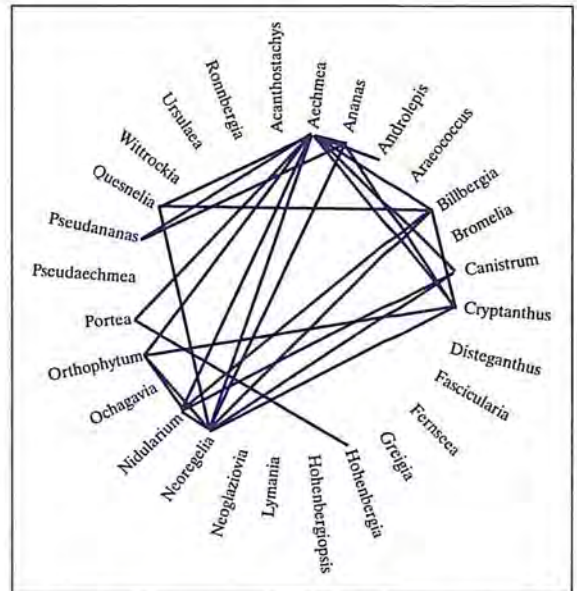


Abb. 6: Kreuzungspolygon für die Bromelioideen. (Nach BASKERVILLE 1994, BAENSCH & BAENSCH 1994, BEADLE 1991)

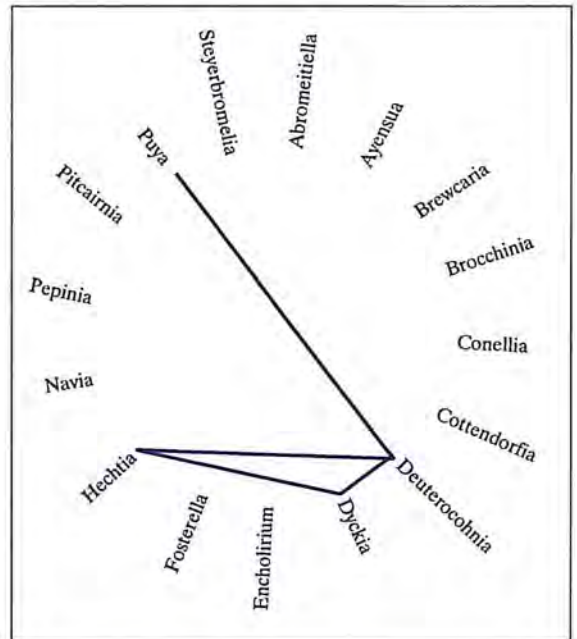


Abb. 7: Kreuzungspolygon für die Pitcairnioideen. (Nach BASKERVILLE 1994, BEADLE 1991).

liodeae und Pitcairnioideae, denn zwischen ihnen sind keine Kreuzungen bekanntgeworden (RAUH pers. Mitteilung), innerhalb der Unterfamilien jedoch relativ viele (Abb. 5-7). Entweder hat noch niemand Kreuzungen zwischen Unterfamilien probiert, oder aber es sind tatsächlich keine gelungen. Leider sind von weniger als 50% aller Gattungen überhaupt gattungsübergreifende Hybriden bekannt. Kreuzungen innerhalb einer Gattung sind kein Problem; unter Züchtern ist bekannt, daß Gattungskreuzungen leicht möglich sind.

Primäres Ziel für die Zukunft ist es herauszufinden, ob alle Gattungen einer Unterfamilie miteinander

gekreuzt werden können. Möglicherweise verbergen sich in der heterogenen Gruppe der Pitcairnoideae weitere Grundtypen. Schließlich müssen Kreuzungen zwischen den Unterfamilien untersucht werden. Selbst ein Fehlschlagen aller Kreuzungsbemühungen wäre allerdings noch kein Beweis für tatsächliche Existenz von verschiedenen Grundtypen. Ergänzende Untersuchungen müßten hinzukommen.

Literatur

- BASKERVILLE E (1994) Cultivar / Grex Registrations for 1991 – June 1994. J. Bromeliad Soc. 5 (44), 214-219.
- BAENSCH U & BAENSCH U (1994) Blühende Bromelien. Tropic Beauty Publishers, Nassau / Bahamas.
- BEADLE DA (1991) A preliminary listing of all known cultivar and grex names for the Bromeliaceae. Bromeliad Society Inc., Los Angeles.
- DAHLGREN RMT, CLIFFORD HT & YEO PF (1985) The families of the Monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy. Berlin, Heidelberg, New York.
- EHLERS R (1994) Änderung in der Nomenklatur: Es gibt eine neue Gattung *Racinaea*. Bromelie 1, 14-16.
- LEHMANN H (1986) Bestimmungsschlüssel für die Gattung Tillandsia. Deutsche Bromelien Gesellschaft, Frankfurt a. M.
- RAUH W (1990) Bromelien. Tillandsien und andere kulturliebende Bromelien. Stuttgart.
- SCHERER S (Hg, 1993) Typen des Lebens. Berlin.
- SMITH LB & DOWNS RJ (1974-79) Flora Neotropica Monograph. No 13-14, 1-3: Bromeliaceae. (Bd. Tillandsioideae 1977, Pitcairnoideae 1974, Bromelioideae 1979) New York.

Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution – ein Zirkelschluß?

Reinhard Junker, Sommerhalde 10, D-72270 Baisersbronn

Zusammenfassung: Die Organismen weisen ein hierarchisch abgestuftes Ähnlichkeitsmuster auf. Diese Ähnlichkeitshierarchie wird gewöhnlich nicht allein durch funktionelle Erfordernisse erklärt, sondern darauf zurückgeführt, daß es evolutionäre Kanalisierungen beim Organismenwandel gab. Sie sollen zu homologen Strukturen geführt haben. Seit DARWIN werden Homologien durch gemeinsame Abstammung gedeutet. Die Interpretation von homologen Ähnlichkeiten als Indizien evolutionärer Kanalisierung ist jedoch nur theoriegeleitet, also nur unter der Vorgabe der Evolutionstheorie, möglich. Daraus folgt, daß es den „Homologiebeweis“ der Evolution nicht gibt.

Ähnlichkeit ist ein grundlegendes Phänomen im Bereich des Lebendigen und findet sich auf morphologischer, physiologischer, biochemischer, genetischer oder embryologischer Ebene. Der Vergleich der Organismen deckt eine abgestufte Ähnlichkeit auf, die es erlaubt, die Lebewesen in einer hierarchischen Weise taxonomisch zu ordnen. Das ist kein selbstverständlicher Befund, denn es wäre prinzipiell denkbar, daß die Ähnlichkeitsmuster der Organismen ohne Ordnungsmöglichkeiten auftreten und taxonomische Gruppierungen gar nicht durchführbar sind.

Die Tatsache, daß Lebewesen in hierarchischen Systemen taxonomisch geordnet werden können, wird evolutionstheoretisch durch einen allgemei-

nen Abstammungsprozeß erklärt. Vielfach werden die (homologen) Ähnlichkeiten der Lebewesen sogar als Hauptindiz für die Evolutionstheorie gewertet, insbesondere in Lehr- und Schulbüchern.¹ In diesem Beitrag soll vor diesem Hintergrund der Frage nachgegangen werden, ob das Ähnlichkeitsmuster der Organismen als unabhängiger Beweis für die postulierte Abstammungsverwandtschaft aller Lebewesen gelten kann.

Ursachen für Ähnlichkeit

„Zufall“

Ähnlichkeiten zwischen Lebewesen können verschiedene Ursachen haben (Abb. 1). Es besteht die Möglichkeit, daß Ähnlichkeiten zufällig sind (z. B. spezielle Übereinstimmungen bei sogenannten „Doppelgängern“). Die Deutung durch „Zufall“ erklärt jedoch nichts, denn sie besagt, daß eine konkrete Ursache nicht gefunden wurde. Die außerordentlich weit verbreitete Existenz von Ordnungsmustern bei Lebewesen läßt jedoch systematische Ursachen dafür sehr plausibel erscheinen. Mit „Zufall“ zu „erklären“ würde bedeuten, daß diese Ursachen unbekannt sind oder gar nicht existieren sollen.

Analogien

Als zweite Ursache für Ähnlichkeiten kommen funktionelle Erfordernisse in Frage. Beispielsweise