

Die Radiation der Silberschwert-Gruppe

1. Indizien für präexistente genetische Programme

Zur Silberschwert-Gruppe gehören 33 Pflanzenarten, die nur auf den Hawaii-Inseln vorkommen. Es handelt sich um Korbblütler, die eine spektakuläre Radiation von Bäumen, Sträuchern, Zwergsträuchern, Polster-, Matten- und Lianenpflanzen durchlaufen haben. Trotz der unterschiedlichen Wuchsformen können die verschiedenen Arten fruchtbare Mischlinge bilden. Woher kommt diese Vielfalt innerhalb dieser Gruppe? Vieles spricht dafür, dass die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen und verschiedenen Wuchsformen auf bereits existierende genetische Programme im Erbgut zurückgehen.

Nigel Crompton

Einleitung

Hawaii ist ein wunderschöner Archipel, einer der isoliertesten Orte der Welt, verloren inmitten des riesigen Pazifischen Ozeans, aber mit einer großen Fülle endemischer* Pflanzen- und Tierarten (vgl. Abb. 1). Nur durch die noch abgelegene Osterinsel in den Schatten gestellt, könnte dieser Archipel als das Ende der Erde betrachtet werden.

Die hawaiianische Inselkette ist vulkanischen Ursprungs. Dies spürt man heute noch, und der Vulkanismus wird immer wieder in den Nachrichten erwähnt (Abb. 2). Üblicherweise wer-

den Inseln am Rande der kontinentalen Kruste gebildet. Diese Kruste ist einzigartig auf unserem Planeten. Sie ist weniger dicht als die ozeanische Kruste und schwimmt daher auf ihr. Hawaii aber ist anders entstanden. Tief unter der Erdoberfläche interagiert Wasser bei enormen Temperaturen und Drücken mit den Gesteinen, ähnlich wie Salz mit Eis, und bringt diese zum Schmelzen. Da die Dichte dieser halbfesten Gesteine geringer ist, werden sie zwangsläufig immer weiter nach oben gedrückt, bis sie nahe der Oberfläche abkühlen und dort riesige Magmakammern und Gebirgsketten bilden. Oder sie laufen bis an der Oberfläche aus und bilden dort

Introbild Das Haleakala-Silberschwert (*Argyroxiphium sandwicense* subsp. *macrocephalum*); es kommt nur auf Maui in Höhenlagen zwischen 2100 und 3100 Metern vor. (Neil, Adobe-Stock)

Massen von Lavaströmen und abgelegenen ozeanischen Inseln. Einmal an der Oberfläche angekommen, kühlt die Lava schnell ab und die Pflanzenwelt fasst rasch Fuß.

Lange vor der Ankunft des Menschen hatten Pflanzen und verschiedene Tiere ihren Weg in den Hawaii-Archipel gefunden und die kahle Lava in ein wunderschönes Inselparadies verwandelt. Viele Pionierarten stellten sich als Einwanderer aus fernen kontinentalen Heimatländern heraus. Einige wenige haben außergewöhnliche Veränderungen durchgemacht; dabei wurde das latente genetische Potenzial in ihren Chromosomen abgerufen und eine Fülle neuer Arten entstand. Man spricht in solchen Fällen von „adaptiven Radiationen“ (CROMPTON 2019b; 2020a). Hawaii ist eine Schatzkammer solcher adaptiver Radiationen, die sowohl Pflanzen als auch Tiere einschließt. Eine der spektakulärsten Radiationen ist die Silberschwert-Gruppe, die von einem Paar kalifornischer Tarweeds ausging, deren Samen die Inseln erreichten (Abb. 3 zeigt ein Beispiel einer Tarweed-Art). Die Nachkommen hybridisierten* und brachten im Laufe der Zeit eine Fülle phänotypisch außerordentlich vielfältiger, aber genetisch durchweg sehr eng verwandter Nachkommen hervor.

Asteraceae, die Familie der Silberschwert-Gruppe

Die Silberschwert-Gruppe (engl. „Silversword alliance“) ist eine Gruppe von etwa 33 Arten, die sich auf die drei Gattungen, *Dubautia*, *Wilke-*



Abb. 3 *Anisocarpus scabridus*, eine nordkalifornische Tarweed-Art aus der Tribus Madieae (s. Abb. 8). Man nimmt an, dass die Silberschwert-Allianz aus einer allopolyploiden Hybride zwischen *Anisocarpus scabridus* und der ähnlich aussehenden kalifornischen Tarweed-Art *Carlquistia murii* hervorgegangen ist. (© Julie A. KIERSTEAD, CC-BY-NC 4.0)

Kompakt

Die Silberschwert-Gruppe (engl. „silversword alliance“) ist ein spektakuläres Beispiel für eine adaptive Radiation* von Pflanzen auf dem Hawaii-Archipel. Zu ihren 33 Arten gehören Bäume, Lianen, Sträucher, Polsterpflanzen und Rosettenpflanzen. Diese extreme phänotypische* Vielfalt ist jedoch mit einer minimalen genetischen Vielfalt und mit einer Fülle von Hybriden* verbunden. Die Radiation begann vermutlich, als die Samen von zwei kalifornischen „Tarweeds“* (Gattung *Madia* und nahe Verwandte) vom pazifischen Goldregenpfeifer nach Hawaii transportiert wurden. Dort hybridisierten die daraus hervorgegangenen Pflanzen, und in den Nachkommen wurden genetische Programme aktiviert, die verschiedene Abstammungslinien und eine Fülle von Nachkommenarten hervorbrachten. Verschiedene Eigenschaften und Merkmalsausprägungen* der Pflanzen werden untersucht, um festzustellen, welches Modell überzeugendere Erklärungen für den Ursprung dieser Arten liefert: das traditionelle Evolutionsmodell, das auf Genduplikation bzw. Polyploidisierung* und dem Auftreten mehrerer vorteilhafter Mutationen beruht, oder das Mendel'sche Modell, das auf präexistierenden genetischen Programmen gründet. Im ersten Teil werden die Vererbung von Merkmalsausprägungen und der Grad der Heterozygotie der Silberschwert-Gruppen untersucht. Die vorliegenden Daten lassen sich demnach besser durch das Mendel'sche Modell interpretieren.



Abb. 1 Kalalau-Tal, Kaua'i, Nordwest-Hawai'i. (Foto: Nigel CROMPTON)



Abb. 2 Frische Lava im Zusammenhang mit dem Ausbruch des Vulkangrabs am Kilauea-Vulkan 2018 in Südost-Hawaii, dem größten Ausbruch seit mindestens 200 Jahren. Nach einem mäßig starken Erdbeben stürzte der alte Gipfel ein, und an der Flanke kam es zu einem Spaltenausbruch. Fast ein Kubikkilometer Lava wurde schließlich entlang der östlichen Bruchzone umverteilt und neues Land an der Südostküste Hawaiis hinzugefügt (NEAL et al. 2019). (Foto: Nigel CROMPTON)



Abb. 4 Links: Das Ahinahina, Mauna-Kea-Silberschwert (*Argyroxiphium sandwicense subsp. sandwicense*), in der Nähe des Mauna-Kea-Besucherzentrums, Big Island (auf ca. 2800 Metern Höhe). Zwei Pflanzen haben ein Wachstum mit einem Blütenstand begonnen und stehen kurz vor der Blüte. Richtung Süden zeichnet sich die Silhouette des etwas weniger hohen Mauna Loa in 20 km Entfernung im Hintergrund ab – einer Entfernung, die etwa dem halben Durchmesser von Big Island entspricht, der größten der Inseln, die mehr Land umfasst als alle anderen Inseln zusammen. Es gibt zu wenig Platz auf den Inseln, um die Ausbreitung der Silberschwert-Arten durch Mutation vernünftig zu erklären. Es ist aber kein Problem, wenn die genetische Information bereits im Erbgut der Pionier-Tarweeds vorhanden war. (Foto: Eve Keren MACLEAN, mit freundlicher Genehmigung)

Rechts: Teil des Blütenstandes von *Argyroxiphium sandwicense subsp. sandwicense* auf Big Island. Eine große blühende Pflanze kann so hoch wie ein Mensch sein. (Robert W. COFFEN, AdobeStock)



Abb. 5 *Dubautia scabra* am Kilauea Iki Kraterweg, Kilauea, Big Island. Verschiedene Pflanzenarten fungieren als Pioniere, die auf frischer Lava wachsen. Die einheimischen Hawaiianer bezeichnen die *Dubautia*-Arten üblicherweise als Na'ena'e, gelegentlich aber auch als Kupapoa. (Foto: Nigel CROMPTON)

sia und *Argyroxiphium* verteilen und auf den Hawaii-Inseln endemisch* ist (Abb. 4–6). Sie ist ein auffälliges Beispiel für eine Gruppe von Pflanzen, die eine außergewöhnliche phänotypische*Vielfalt aufweisen, zugleich aber genetisch so nah beieinander liegen, dass viele ihrer Arten Hybriden* bilden. Die Silberschwert-Gruppe gehört zu der größten bekannten Pflanzenfami-



lie, den Korbblütlern (Asteraceae), mit 32.913 benannten Arten in 1.911 Gattungen. Insgesamt umfassen die bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen) etwa 369.000 bekannte Arten, sodass die zweikeimblättrige Familie Asteraceae fast 10 % davon ausmacht. Die einzige andere Familie mit vergleichbarer Größe, die einkeimblättrigen Orchidaceae, umfasst 28.000 benannte Arten, weist jedoch viel mehr Hybriden auf. Trotz der großen Anzahl von Arten erklärt MENDEL'S (1866) Gesetz der exponentiellen Kombinationen der Merkmalsausprägungen* leicht, wie diese Fülle entstehen konnte. Eine Familie von Organismen, die nur 16 bivalente (d. h. mit jeweils zwei Merkmalsausprägungen) Merkmale* besitzt, hat das Potenzial, mehr als 65.000 Arten hervorzubringen. Eine Familie mit 20 bivalenten phänotypischen Merkmalen kann sogar mehr als eine Million verschiedene Arten hervorbringen (CROMPTON 2019a; b).

Die Familie Asteraceae (auch als Compositae bezeichnet) war bisher in 13 Unterfamilien unterteilt. Ein neuerer „Supertree“, der auf molekularen Sequenzierungsdaten basiert, ist in 43 Kladen unterteilt (FUNK et al. 2009). Sind einige dieser taxonomischen Gruppen Grundtypen oder genetische Familien? Viele Gattungen und Tribus* der Asteraceae können aufgrund der Hybridisierungsfähigkeit ihrer Arten eindeutigen Grundtypen zugeordnet werden. Die nachfolgenden Ausführungen konzentrieren sich auf die Untertribus der Madiinae und speziell auf einige Merkmale der kalifornischen Tarweeds –

vor allem aber geht es um die außergewöhnliche Gruppe der Silberschwerter und ihre bemerkenswerte adaptive Radiation.

Obwohl es sich nicht um ein exklusives Merkmal handelt, kann man Asteraceen gut an ihrem Blütenstand erkennen, der als Körbchen oder Kopf bezeichnet wird. Entsprechend wird die Familie ja auch Korbblütler genannt. Das Körbchen ist keine einzelne Blüte, sondern ein Blütenstand aus vielen winzigen Blüten, den Einzelblüten (vgl. Abb. 7). Die Körbchen können ihrerseits wieder zu zusammengesetzten Blütenständen (Köpfchenständen) vereinigt sein. In der Unterfamilie Asteroideae (oder Tubuliflorae), zu der die Silberschwert-Verwandtschaft gehört, befinden sich in der Mitte des Körbchens mehrere bis viele Röhrenblüten und bilden dort eine zentrale Scheibe (Beispiel in Abb. 7). In den meisten Fällen werden die Röhrenblüten aber noch von einem peripheren Ring von Zungenblüten umgeben, wie man es von Gänseblümchen, Margerite oder Sonnenblume kennt. Bei den Zungenblüten ist eines der fünf Kronblätter stark vergrößert und bildet die Zunge. Bei den Madiinae sind die Zungenblüten – soweit vorhanden – dreizipflig. Pflanzen ohne die zentrale Scheibe, deren Körbchen nur aus Zungenblüten (auch Strahlenblüten genannt) bestehen, bilden die Unterfamilie Cichorioideae (oder Liguliflorae). Ein bekanntes heimisches Beispiel ist der Löwenzahn (*Taraxacum*).

Die Blüten der Asteraceae sind auch deshalb ungewöhnlich, weil sie keinen Kelch mit Kelchblättern haben, stattdessen können sie einen Pappus* (eine Gruppe von Haaren, Schuppen, Grannen oder Borsten) besitzen, der zur Reifezeit gewöhnlich als Schirmchen ausgebildet ist und als Flugorgan dient. Darüber hinaus verschmelzen die Staubbeutel (aber nicht ihre Fäden) zu einem engen Schlauch (Antherenröhre), der den Griffel umhüllt, durch den der Pollen nach oben befördert wird (vgl. Abb. 7). Röhren- und Zungenblüten können zu einsamigen Früchten reifen, die als Achänen bezeichnet werden. Die Pustelblume des Löwenzahns besteht aus kugelförmig angeordneten Achänen, jede mit einem markanten Pappus, der eine Art „Fallschirm“ bildet.

Taxonomie der Asteraceae

Wie unterscheiden Spezialisten in einer riesigen Familie wie den Asteraceae oder ihrer Unterfamilie Asteroideae die einzelnen Linien? Studien zu DNA-Sequenzen – nicht aber zu den Blütenmerkmalen – deuten darauf hin, dass die Asteroideae in drei Supertribus aufgeteilt werden sollten: Helianthodae, Asterodae und



Abb. 6 *Wilkesia gymnoxiphium* in der Nähe des Randbereichs des Waimea Canyon, Kaua'i. (KarIM, CC BY-SA 3.0)

Die Aufspaltung auf der Basis von DNA-Sequenzen wird nicht durch morphologische Merkmale gestützt.

Senecionodae (ROBINSON 2004). Trotz dieser eindeutigen DNA-Trichotomie sind charakteristische morphologische* Merkmale (Apomorphien), die diese Aufspaltung unterstützen, schwer zu finden. Beispielsweise produzieren viele Helianthodae-Arten Phytomelanin in ihren Achänenzellwänden (wodurch sie sowohl gegen Insekten als auch gegen Austrocknung resistent sind), aber bei Weitem nicht alle Arten. Dies weist auf ein verbreitetes Problem der vergleichenden DNA-Sequenzierung hin, das mit einer überzogenen Gewichtung von Zahlen zu tun hat, wie z. B. die Anzahl von Merkmalsüber-



Abb. 7 Körbchen von *Dubautia arborea*. Die violetten Antherenröhren sind sehr gut zu erkennen. Sie umschließen den gelben Griffel, dessen zwei Narbenäste an der Spitze aus der Röhre herausragen. Während des Wachstums der Narbe wird der Blütenstaub an der Innenseite der Antherenröhre von kleinen Seitenhärchen des Griffels aufgenommen und hochtransportiert und dadurch langsam und dosiert der Umwelt präsentiert. Zungenblüten fehlen bei dieser Art. (Foto: Gerald D. CARR, mit freundlicher Genehmigung)

Mendel'sche Artbildung, präexistente genetische Programme und *cis*-Evolution

MENDELS Gesetz der exponentiellen Kombinationen von Merkmalsausprägungen* erklärt, wie eine große Anzahl von phänotypischen* Variationen innerhalb genetischer Familien entstehen bzw. zur Ausprägung kommen kann (CROMPTON 2019b). Wenn unterschiedliche Kombinationen von Merkmalsausprägungen in den Nachkommen fixiert werden, kann daraus eine Fülle von neuen Arten und Gattungen entstehen. Die für diese (neuen) Arten notwendige Information ist bereits vorhanden, befindet sich (z. T. latent, unterdrückt) im Erbgut der Arten und kann durch Verlust der Heterozygotie (also Verlust der Mischerbigkeit und damit Entwicklung zur Reinerbigkeit) und Transposition (springende Gene) ausgeprägt werden. Man kann von prä-

existenten genetischen Programmen sprechen.

Neue Kombinationen von homozygoten (reinerbigen) Merkmalen können erhalten bleiben und fixiert werden, wenn eine Fortpflanzungs-isolation* auftritt, wenn also Träger verschiedener Merkmalskombinationen nicht (mehr) miteinander hybridisieren*. Durch Selektion werden die geeignetsten dieser Merkmalskombinationen begünstigt, sie werden durch Selektion aber nicht erzeugt.

Neue Kombinationen von Merkmalsausprägungen spiegeln die Ausprägung zuvor schon latent vorhandener Information wider. Die Summe aller dieser Kombinationen stellt die Grenzen dar, innerhalb derer eine genetische Familie sich durch Ausprägung der angeleg-

ten Möglichkeiten entfalten kann. Diese intrafamiliäre Evolution (*cis*-Evolution) erzeugt einen separaten Abstammungsbaum des Lebens.

Cis-Evolution äußert sich durch vielfältige Aufspaltung innerhalb genetischer Familien, wodurch die latente genetische Information in verschiedensten Kombinationen ausgeprägt wird. Solche Vorgänge werden auch als *adaptive Radiation* bezeichnet. Zufällige Mutationen können zwar einen zusätzlichen Beitrag zur phänotypischen Vielfalt der Arten leisten, erweisen sich jedoch weder als notwendig noch förderlich, um die umfangreichen Merkmalsunterschiede hervorzu-bringen, die man innerhalb der genetischen Familien beobachten kann.

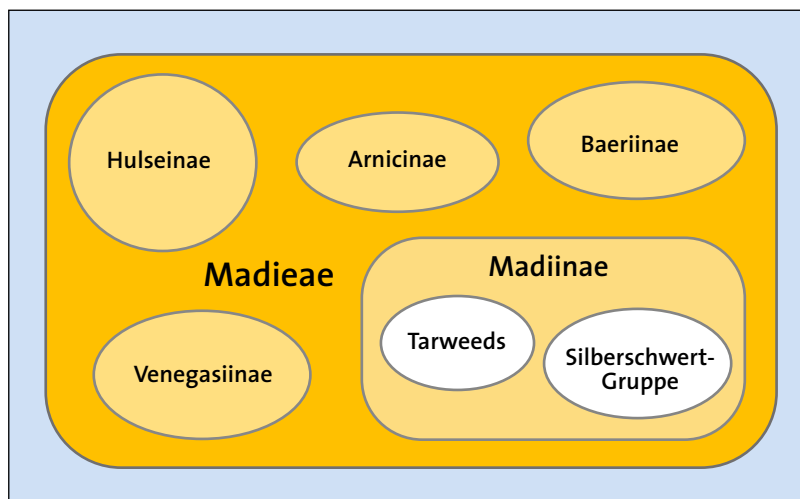
einstimmungen. Das Problem liegt hier in der modellbasierten, algorithmischen Zwangsläufigkeit. Die Algorithmen, die beim Sequenzvergleich verschiedener Arten zum Einsatz kommen, führen immer zu irgendeiner Phylogenie, aber diese wird oft nur schwach durch gemeinsame phänotypische Merkmale gestützt. Anders ausgedrückt: Die Verwandtschaftsbeziehungen, die sich aus Sequenzvergleichen ergeben, stimmen oft nicht mit morphologisch begründeten Verwandtschaftsbeziehungen überein. Aus evolutionstheoretischer Sicht resultiert daraus ein besonders schwer lösbares Problem.

Die netzartige Natur der Artbildung aufgrund von Hybridbildung kann von solchen Algorithmen oft nicht erfasst werden, da sie darauf ausgelegt sind, gabelig verzweigte Phylogenien zu erstellen. Wenn zudem eine Pflanze aus einem nicht verwandten Taxon stammen würde, würden solche Algorithmen sie dennoch (vermutlich peripher) in der Phylogenie lokalisieren, weil irgendeine Platzierung unvermeidlich ist. Ob diese modellbasierten Algorithmen also die tatsächlichen Details der Radiation enthüllen oder nur statistische Näherungen sind, ist

schwer zu sagen. Idealerweise sollten Sequenzdaten vieler Gene akribisch verglichen werden. Wenn DNA-Sequenzdaten darauf hinweisen, dass eine Gruppe auf dieser Basis zwar existiert, es aber unmöglich ist, ihren Arten gemeinsame (auslesbare) Merkmale (Apomorphien) zuzuordnen, liegt es nahe, dass natürliche Selektion nicht der Mechanismus ist, der hinter der Existenz der betreffenden Gruppe steht. Wahrscheinlicher ist der Verlust der Heterozygotie (Mendel'sche Artbildung) für den Ursprung der Gruppe verantwortlich, gerade weil dieser Vorgang zu abgrenzbaren Gruppen führt, dabei aber keine natürliche Selektion erfordert (vgl. Kasten „Mendel'sche Artbildung“).

Die Tribus der Madieae umfasst fünf Untertribus (Madiinae, Arnicinae, Baeriinae, Hulseinae, Venegasiinae), von denen die größte, die Madiinae, zwei Kladen (Zweige) umfasst, die kontinentalen Tarweeds von Kalifornien und die Silberschwert-Gruppe von Hawaii (Abb. 8). Gibt es neben der DNA-Sequenz auch phänotypische Merkmale, die anzeigen, ob eine Art der Madieae zu den Madiinae gehört? Gegenwärtig sind keine eindeutigen derartigen Merkmale bekannt, sondern nur ein anerkannter Satz von gemeinsamen Merkmalen, die aber nicht bei jeder Art der Madiinae vorkommen. Dazu gehören gemeinsame chemische Sekrete und gemeinsame Blütenkopfstrukturen, wie z. B. das Vorhandensein oder Fehlen von Spreublättern (= schuppenförmige Tragblätter der Einzelblüten). Der Begriff „Teer“ („tar“) stammt von einer klebrigen, drüsigen, chemisch vielseitigen Flüssigkeit, die aus kleinen Drüsen freigesetzt wird (CARLQUIST 2003, Kap. 5). Diese Drüsen sind modifizierte Trichome (Haare). Die Madiinae haben besonders ausgeprägte „Teer“-Sekrete. Alle ihre Röhrenblüten haben Spreublätter und sie haben ausgeprägte Trichome sowie andere mikroskopische Merkmale. Es gibt zwei

Abb. 8 Die systematische Position der Silberschwert-Gruppe innerhalb der Tribus der Madieae.



Trichomformen: uniserat – eine einzige Zellsäule, meist zur Gewährleistung eines UV-Schutzes, und biserat-drüsig – zwei oder mehr Zellsäulen, die meist eine teerartige Substanz aussondern, um Pflanzenfresser abzuwehren.

Tarweed-Kräuter haben Zungenblüten mit jeweils einem blattartigen Hüllblatt und periphere Röhrenblüten (das sind diejenigen, die den äußersten Ring der Röhrenblüten bilden) mit jeweils einem spelzenförmigen Spreublatt*; ein Pappus fehlt gewöhnlich. Die Madiinae bestehen aus zwei Kladen (Tarweeds und die Silberschwert-Gruppe), die sich durch ihre geographische Lage – Kalifornien versus Hawaii – und auch beim Blick durch eine Lupe unterscheiden. Die kalifornischen Tarweeds haben bei den Röhrenblüten spitz zulaufende Griffel. Dagegen haben die Mitglieder der Silberschwert-Gruppe bei den Röhrenblüten spatelförmige Griffel (CARLQUIST 1959; BALDWIN 2003a). Ein Merkmal, das die Kladen unterscheidet, aber im Feld zur Unterscheidung nicht praktikabel ist, sind Unterschiede in den Holzfasern. Tarweeds haben monomorphe* libriforme* Holzfasern, während Mitglieder der Silberschwert-Gruppe dimorphe* libriforme Fasern besitzen (d. h. zwei Typen: kurz, breit und mehrschichtig versus länger, schmal und weniger organisiert; CARLQUIST 2003).

Artenvielfalt innerhalb der Silberschwert-Gruppe

Die Silberschwert-Gruppe ist eine bekannte und intensiv untersuchte adaptive Radiation von Korbblütlern auf einer abgelegenen Inselgruppe. Es handelt sich um eine junge spektakuläre Radiation von Bäumen, Sträuchern, Zwergsträuchern, Polster-, Matten- und Lianenpflanzen, die in der Lage sind, reichlich fruchtbare Hybriden zu bilden. Die Mitgliedsarten sind auf den gesamten hawaiianischen Inseln zu finden und gedeihen in einem breiten Spektrum von Lebensräumen, einige in relativ trockenen Lebensräumen, andere in sehr feuchten (das ganze Jahr über) und wieder andere in

hochgelegenen, kargen Lavafeldern. Diese umfangreiche Gruppe phänotypisch differenzierter Arten ging offenbar aus einer anzestralen* Hybride hervor. Auf der Grundlage morphologischer Kriterien und in jüngerer Zeit auf der Grundlage von DNA-Sequenzierungsstudien war es möglich, Vorfahren der Silberschwert-Gruppe sicher unter den kalifornischen Tarweed-Kräutern zu identifizieren (BALDWIN 2003b).

Die Untertribus Madiinae (vgl. Abb. 8) umfasst die anzestralen Tarweed-Arten, 89 Arten in 21 Gattungen, und die davon abstammende Silberschwert-Gruppe, 33 Arten in 3 Gattungen. Die Tarweed-Arten sind von beiden die ältere Gruppe sonnenblumenähnlicher Pflanzen (vgl. Abb. 3) und untereinander relativ ähnlich, weniger auffällig und kleinwüchsiger. Sie sind immer noch, wenn auch selten, in der Lage, Hybriden zu bilden. Man findet sie in der Florenprovinz Kalifornien, einem „mediterranen“ Lebensraum, mit trockenen Sommern und feuchtkühleren Wintern. Es handelt sich meist um einjährige, kurzlebige Pflanzen. Zu den Tarweed-Arten gehören gelb und weiß blühende Pflanzen wie *Madia* (*Madia*), Spikeweed (*Centromadia*), Tidy-tips (*Layia*) (Abb. 9) und Eyelash-weed (*Blepharipappus*). Sie sind gut geeignet, um an den saisonal trockenen Standorten der Florenprovinz Kalifornien zu überleben, wo die Trockenheit 4–8 Monate lang anhalten kann. Viele Abstammungslinien und Hybriden wurden untersucht, und es zeigte sich, dass die Evolution innerhalb dieser Untertribus weniger gabelig als vielmehr vernetzt ist (Abb. 10).

Wie ist es möglich, dass eine solche Fülle an phänotypisch vielfältigen Inselarten aus derart bescheidenen kontinentalen Vorfahren entstanden ist? Das ist eine Frage, die Botaniker fasziniert hat. Sie hat Anlass zu einer Fülle von Spekulationen und Untersuchungen gegeben (CARLQUIST et al. 2003 geben einen ausgezeichneten Überblick). Die Ergebnisse unterstützen nachdrücklich ein Verständnis der Evolution auf der Grundlage der Mendel'schen Artenbildung. Integraler Bestandteil dieses Verständnisses ist die Idee, dass die für die Artbildung erforderli-

Abb. 9 Blüten der Tarweed-Arten (von links): *Centromadia fitchii* am Table Rock (Jackson County, Oregon), *Layia glandulosa* auf 1.700 m Höhe zwischen Paradise und Swall Meadows, Kalifornien, in der östlichen Sierra Nevada und *Madia elegans* in den Santa Monica Mountains in Südkalifornien. (Quellen v. l.: Dcrrsr, CC BY 4.0, Noah ELHARDT, CC BY-SA 2.5; Dianne FRISTROM, CC BY-SA 3.0)



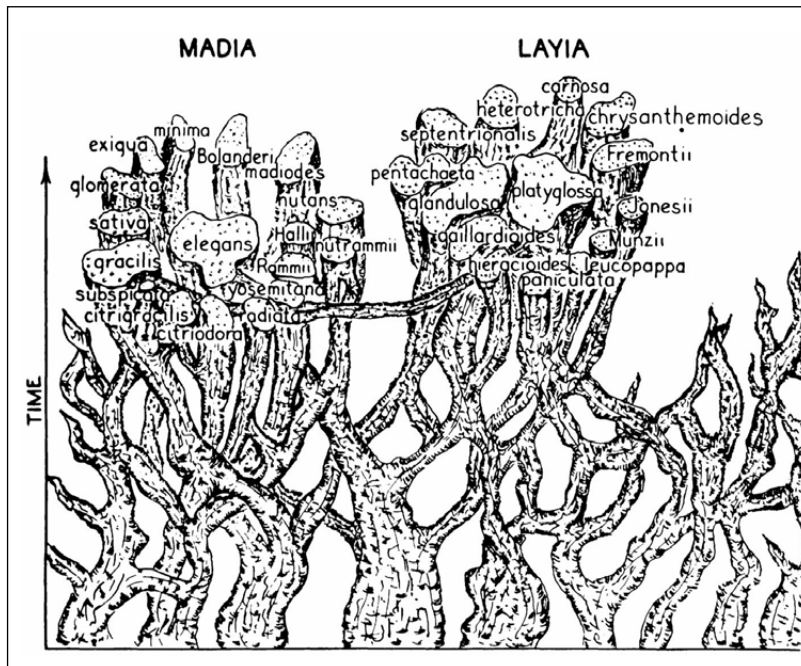


Abb. 10 Vernetzte Evolution innerhalb der Madiinae. (Aus CLAUSEN 1951)

Abb. 11 Die Iliau, *Wilkesia gymnoxiphium*. Diese Pflanze ist an den roten Hängen des Waimea Canyon, Kaua'i, sehr auffällig. Die Pflanzen sind nicht in Blüte, und typischerweise bilden sie nur einmal Blüten (monokarpisch). Oberhalb der weit über dem Boden befindlichen Blattrosetten bilden sich hoch aufragende Gesamt-Blütenstände, wenn die Pflanzen die Blühzeit erreichen. (Foto: Nigel CROMPTON)



Die für die Artbildung erforderliche genetische Information ist im Erbgut bereits vorhanden.

duum ausgeprägt und dann in allen seinen Nachkommen fixiert wird. Ein klassisches Beispiel dafür ist das Auftreten von epigäischem (oberirdischem) Holz bei allen Arten der Silberschwert-Gruppe, als krautige Tarweed-Vorfahren miteinander hybridisierten und die Hawaii-Inseln besiedelten. Manche Merkmalsausprägungen werden nur in einer einzigen Linie beobachtet. Beispiele hierfür sind parallele Blattnerven in der Gattung *Wilkesia* und die Zungenblüten in der Gattung *Argyroxiphium*.

Mutation, Transposition und meiotische Fixierung (Entstehung von Reinerbigkeit) können zum Verlust von Merkmalsausprägungen führen. Durch Hybridisierungsereignisse können in einer Abstammungslinie durch meiotische Fixierung verlorene vergangene Merkmalsausprägungen wiederhergestellt werden (das wird als Reversion bezeichnet). Es kommt vor, dass Merkmalsausprägungen in mehr als einer unabhängigen Abstammungslinie aufgrund der wiederkehrenden, aber unabhängigen Aktivierung eines latenten genetischen Programms auftreten. Zwei Beispiele sind das unabhängige Auftreten von Rosettenblättern in der *Wilkesia*- und *Argyroxiphium*-Gruppe (siehe Abb. 4 und 11) und das unabhängige Auftreten von weißen Körbchen in der *Wilkesia*-Gruppe und bei *Dubautia scabra* (siehe Abb. 5).

Dies bringt uns zu einer wichtigen Nebenbemerkung. Das Erscheinen von Rosettenblättern in der Silberschwert-Gruppe ist wahrscheinlich auf die Aktivierung eines komplexen genetischen Programms zurückzuführen. Das Erscheinen weißer Körbchen ist jedoch ein Beweis für das Fehlen von Pflanzenpigmenten, wahrscheinlich das Ergebnis einer Mutation. Sind Mutationen also doch auch vorteilhaft? Die hauptsächliche Folge von Mutationen ist der Verlust oder die Schädigung von genetischen Programmen, d. h. die Erosion von Merkmalsinformationen (BEHE 2019). Jeder Fachmann auf dem Gebiet der Mutationsforschung wird bestätigen, dass Mutationen genau das bewirken. Dieser hauptsächlichen Folge von Mutationen stehen nur selten vorteilhafte Mutationen gegenüber. Die Behebung von Verlusten oder Schäden an genetischen Programmen durch Mutationen erfordert höchst unwahrscheinliche Rückmutationen, die aber immer noch um Größenordnungen wahrscheinlicher sind als Mutationen zur Entstehung neuartiger Merkmale oder neuartiger (nicht-trivialer) Arten. Mutationen werden von den meisten Evolutionstheoretikern als Quelle phänotypischer

Komplexität und Schönheit in der Natur betrachtet. Es wird jedoch beobachtet, dass Mutationen in überwältigender Mehrheit schädlich und nur als Nebeneffekt, und auch dann nur selten, vorteilhaft sein können. Nicht-triviale Merkmale resultieren dagegen aus komplexen genetischen Programmen.

Phänotypische Merkmalsausprägungen der Silberschwert-Gruppe

Die Mitglieder der Silberschwert-Gruppe zeigen eine Vielzahl von alternativen Eigenschaften. Eine Auswahl davon ist in Tab. 1 aufgelistet. „Geografisches Gebiet“ bezieht sich auf die Insel, auf der die Arten vorkommen, gelegentlich zwei oder mehr. Beim „Karyotyp“ geht es um die Chromosomenzahl, bei „Ökozone“ um die vorherrschende Lebensgemeinschaft, in der die Physiologie einer Spezies ihr Gedeihen ermöglicht. „Pflanzenhabitus“ bezieht sich auf die Wuchsform einer Pflanze, z. B. Baum, Strauch, Rosettenpflanze, Liane (verholzte Kletterpflanze); „Verzweigungstyp“ auf die Position entlang des Hauptstammes, wobei sich „kaudal“ auf den Hauptstamm im Allgemeinen bezieht. „Form der Äste“ betrifft sowohl die Dichte als auch die Länge der Äste. Bei der Blattform geht es sowohl um die Form des Blattes als auch um weitere Details wie z. B. Blattdicke oder Ausbildung des Blattrandes. Der „Blattzustand“ bezieht sich sowohl auf die Blattdichte als auch auf die Blattgröße. „Pflanzenhaare“ bezieht sich auf die Trichom-Dichte; kahl (ohne Haare), flaumhaarig oder dicht behaart. Bei „Blühverhalten“ geht es darum, wie oft eine Art während ihres Lebens Blüten produziert und Achänen bildet; monokarpisch bedeutet einmal, polykarpisch bedeutet mehr als einmal. Die Kopfgröße spiegelt die Anzahl der Blüten je Körbchen wider. Die „Farbe des Körbchens“ bezieht sich auf die Far-

be der Strukturen des Körbchens: Involucrum (Hüllblätter), Corolla (Blütenkrone), Antherenröhre und Griffel. Der „Köpfchenstand-Typ“ bezieht sich auf die Anordnung der Körbchen im gesamten Blütenstand. Der „Köpfchenstand-Status“ schließlich bezieht sich sowohl auf die Dichte der Köpfchenstände als auch auf ihre Größe.

Die Silberschwert-Gruppe kann anhand dieser Merkmale in acht Gruppen und vier Kladen untergliedert werden (detaillierte Auflistung im Online-Zusatzmaterial). Die einzelnen Arten der acht Gruppen werden durch ihre einzigartigen Kombinationen von Merkmalsausprägungen definiert. Es handelt sich dabei um die Eigenschaften, die in Tab. 1 aufgelistet sind. Obwohl diese Anzahl begrenzt ist, ist die Kombination von Merkmalsausprägungen dennoch einzigartig für jede Art. Die Merkmalsausprägungen helfen jedoch nicht nur bei der Unterscheidung von Arten, sondern verleihen den Arten auch ihre Einzigartigkeit.

Präexistente Merkmalsausprägungen

Eine Pflanze ist (wie jeder Organismus) die Summe ihrer Merkmale. Jedes Merkmal wiederum hat eine Reihe von alternativen Ausprägungen, die als Merkmalsausprägungen bezeichnet werden und die sich von Art zu Art unterscheiden. Arten innerhalb einer Familie werden durch die einzigartige Kombination von Merkmalsausprägungen definiert, die sie besitzen.

Man kann davon ausgehen, dass diese Merkmalsausprägungen als präexistente genetische Programme (teils latent) in der Silberschwert-Gruppe codiert waren. Bei der Meiose* werden die Merkmalsausprägungen aufgespalten. Dabei können einige davon verloren gehen, aber durch Hybridisierung auch wiederhergestellt werden. Solche Vorgänge kann man als *cis*-Evolution bezeichnen (vgl. Kasten). Die resultieren-

Tab. 1 Alternative Merkmalsausprägungen

1. **Geografisches Gebiet:** Kaua'i, O'ahu, Maui, Hawai'i, Osten, Westen
2. **Karyotyp/Ökozone:** Chromosomenzahl / trocken, nass, Moor, alpin
3. **Pflanzenhabitus:** Baum, Strauch, Rosettenpflanze, Polsterpflanze, kriechend, Liane
4. **Verzweigungstyp:** basal, kaudal, terminal (am oberen Ende), kriechend, kurz
5. **Form / Länge der Äste:** spärlich, dicht / kurz, mittel, lang
6. **Blattform / Ausprägung:** breit, lanzettlich, schwertförmig / nicht sukkulent, sukkulent, gezackt
7. **Blattzustand / Blattgröße:** spärlich, dicht / winzig, schmal
8. **Pflanzenhaare:** kahl, flaumhaarig, stärker behaart
9. **Blühverhalten:** monokarp (einmalige Blütenbildung), polykarp (mehrmalige Blütenbildung)
10. **Farbe / Größe Körbchen:** weiß, gelb, violett / klein, mittel, groß
11. **Köpfchenstand-Typ:** Schirmtraube, zweifache Traube, dichasial, Scheinquirl, Typ dreifache Traube, Rispe, polychasiale Zyme, Dolde
12. **Köpfchenstand-Status / Größe:** einfach, spärlich, dicht / klein, mittel, groß

Glossar

Adaptive Radiation: Entstehung vieler unterschiedlich angepasster Arten aus einer Stammform.

Antherenröhre: Zu einer schmalen Röhre verwachsene Staubbeutel; die Staubfäden bleiben dabei jedoch frei.

anzestral: Einen stammesgeschichtlichen Vorläufer betreffend

Art (im Mendel'schen Sinne): Gruppe, die sich reinerbig durch eine einzigartige Kombination von Merkmalsausprägungen auszeichnet.

Braktee: Hochblatt, Blatt im Bereich des Blütenstandes

dimorph: Es kommen zwei gestaltliche Ausprägungen vor.

endemisch: In einem begrenzten Gebiet vorkommend

Fortpflanzungsisolation: Trennung von Populationen und Unterdrückung eines Genaustauschs.

Genom: Gesamtheit des Erbguts eines Individuums.

Gesetz der exponentiellen Kombination von Merkmalsausprägungen: Mit der linearen Zunahme der Anzahl der Merkmale steigt die Anzahl der Merkmalskombinationen exponentiell.

heterozygot: Mischerbig; zwei Allele desselben Gens eines Individuums sind verschieden

Hybride: Mischling.

libriform: Länglich und dickwandig, mit verschmälertem Ende.

Meiose: Reifeteilung, Bildung der Geschlechtszellen.

Merkmal: Bestimmtes Kennzeichen des Phänotyps, entspricht einem Gen (oder mehreren). Beispiel: Das Merkmal „Blü-

tenfarbe“ (nicht: die tatsächlich ausgeprägte Farbe selbst).

Merkmalsausprägung: Spezifische phänotypische Ausprägung eines Merkmals, oft entsprechend einem bestimmten → Allel eines Gens. Beispiel: Verschiedene Farben einer Blüte.

modal: Kombination von Merkmalen, die bei einer Art am häufigsten vorkommt.

monomorph: Es kommt nur eine gestaltliche Ausprägung vor.

morphologisch: Die äußere Gestalt betreffend.

Pappus: Gruppe von Haaren, Schuppen, Grannen oder Borsten

phänotypisch: Äußere Erscheinungsform (→ Morphologie, Anatomie, Physiologie) betreffend.

Polyploidie: Vervielfachung (meist Verdopplung) des gesamten Erbguts.

Radiation: → adaptive Radiation

rRNA: Ribosomale RNA

Spreublatt: Stark reduziertes → Tragblatt, in dessen Achsel die Einzelblüten eines Blütenkörbchens sitzen (auch Palea genannt)

Tarweeds: Der Begriff „Tarweeds“ könnte zwar als „Teerkräuter“ übersetzt werden; im Deutschen wird dieser Begriff aber bereits für einige Sommerwurz-Arten (Gattung *Orobanche*) verwendet. Daher wird im Text die Bezeichnung „Tarweeds“ genutzt.

Tragblatt: Ein Blatt, das in seiner Blattachsel einen Seitenspross trägt.

Tribus: Taxonomische Kategorie zwischen Gattung und Familie

Turgor: Druck der Zellflüssigkeit

Je älter die Klade, desto größer die Mischerbigkeit – eine Bestätigung von Mendels Modell.

den Nachkommen weisen eine gesunde Vitalität und eine beträchtliche Vielfalt auf. Dagegen soll eine Folge mehrerer vorteilhafter Mutationen als *trans*-Evolution bezeichnet werden. Das Mutationsgeschehen hat jedoch zur Folge, dass Merkmalsausprägungen oft von nachteiligen Mutationen begleitet werden (die durch Selektion schließlich eliminiert werden). Daraus folgt die Vorhersage, dass die Nachkommen durch *trans*-Evolution Defekte und eine verminderte Vitalität aufweisen.

Die in der Silberschwert-Gruppe beobachtete Artenvielfalt erfüllt die Vorhersagen der *cis*-Evolution und der Mendel'schen Artbildung trotz gelegentlichen Auftretens von Missbildungen weit besser als die Vorhersagen der *trans*-Evolution, die auf mehreren vorteilhaften Mu-

tationen basiert, die aber von negativen Mutationen begleitet werden. Eine Fülle von vitalen Arten, die manchmal gemeinsame Merkmale aufweisen, ist ein allgemeines Kennzeichen adaptiver Radiationen (CROMPTON 2019b; 2020b). Besonders bekannt ist diese Situation bei den Buntbarschen der großen Seen Afrikas (JOYCE et al. 2005). Sie wurde auch intensiv an karibischen *Anolis*-Eidechsen untersucht, wo die Merkmalsverteilungen einem gleichförmigen Muster folgen, das auf allen vier großen Karibik-Inseln beobachtet wurde (BERNER & SALZBURGER 2015).

Eine weitere wertvolle Einsicht bezieht sich darauf, wie sich Arten im Laufe der Zeit in Bezug auf ihr Potenzial für phänotypische Variation verändern können. Dieses Potenzial wird als Heterozygotie*-Wert abgeschätzt. Er ist ein indirektes Maß für die genetische Vielfalt und wird durch das Ausmaß alternativer Merkmalsausprägungen bei den Arten innerhalb einer Gruppe bestimmt. Jede Gruppe hat eine „typische“ oder modale* Kombination von Merkmalsausprägungen, die ihre Mitglieder normalerweise aufweisen. Wenn eine Gruppe eine geringe Heterozygotie aufweist, weisen die betreffenden Arten eine entsprechend geringe Abweichung von dieser modalen Kombination der Merkmalsausprägungen auf. Wenn eine Gruppe jedoch eine große Heterozygotie aufweist, werden die betreffenden Arten eine signifikante Abweichung von dieser Kombination der Merkmalsausprägungen aufweisen.

Wenn die adaptive Radiation in der Silberschwert-Gruppe aus Mendel'scher Artbildung resultiert, wird die Heterozygotie mit der Zeit abnehmen (CROMPTON 2019b; 2020a). Alte, basale, noch allelreiche Arten werden höhere Werte haben, rezente Arten (Kronenarten) dagegen niedrigere (nach wiederholter Fortpflanzungsisolation und Allelfixierung).

Tab. 2 zeigt, dass Klade Wilkesia auf Kaua'i (Abb. 12) die größte Heterozygotie (Wert 8,2) und Klade *Argyroxiphium* auf Maui (Introbild) und Hawaii (Big Island, Abb. 4) die geringste Heterozygotie (Wert 2,7) aufweist. Dies bestätigt, dass die adaptive Radiation auf Kaua'i (der ältesten Insel) mit Arten begann, die ein signifi-

Wilkesia	8,2 (= 41/5)
Dubautia K+	4,2 (= 59/14)
Dubautia OMH	4,2 (= 50/12)
<i>Argyroxiphium</i>	2,7 (= 16/6)

Tab. 2 Heterozygotie-Werte der vier Kladen = Anzahl der Abweichungen von der normalen Ausprägung der Merkmale in einer Klade im Verhältnis zur Gesamtzahl der Arten der Kladen.

kantes Potenzial für phänotypische Variation hatten (hochgradig heterozygot). Seither ist die Radiation bis nach Maui und Hawaii (die jüngsten Inseln) fortgeschritten, und neuere Arten zeigen ein vermindertes Potenzial für phänotypische Variation (wenig heterozygot). Dieser Rückgang der Heterozygotie ist zu erwarten, wenn der genetische Mechanismus, der die Artbildung verursacht, in der von MENDEL beschriebenen Form als Folge der Meiose erfolgt (CROMPTON 2019b; 2020a). Wenn Arten dagegen durch mehrere vorteilhafte Mutationen entstanden sind, würden im Laufe der Zeit immer mehr Arten durch immer mehr Mutationsereignisse entstehen. Je größer die Zahl der Mutationsereignisse ist, desto größer ist die zu erwartende Heterozygotie. Es ist klar zu sehen, dass die Beobachtungen zur Diversität diejenige Form der Artbildung unterstützen, die sich aus den Mendel'schen Mechanismen ergibt, und nicht die andere Form, die aus mehreren vorteilhaften Mutationen resultiert.

Fazit und Ausblick

Die bisher vorgestellten Daten zur Formenvielfalt der Silberschwerter legt eine Artbildung nach dem Mendel'schen Modell nahe. Das bedeutet, dass sie auf präexistenten Variationsprogrammen beruht. Im zweiten Teil in der nächsten Ausgabe von *Studium Integrale Journal* wird ein Überblick über Hybriden unter den Silberschwertern gegeben und es wird diskutiert, welche Schlussfolgerungen aus ihren Merkmalen in Bezug auf die Entstehungsweise der Silberschwert-Arten gezogen werden können. Außerdem geht es auf Spurensuche, wie die Artbildung dieser formenreichen Gruppe begonnen hat und wie ihre Radiation verlaufen sein könnte.

Literatur

- BALDWIN BG (2003a) Natural history of the continental tarweeds and the Hawaiian Silversword Alliance (Asteraceae-Madiinae). In: CARLQUIST S, BALDWIN BG & CARR GD (eds) *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 1–16.
- BALDWIN BG (2003b) A phylogenetic perspective on the origin and evolution of Madiinae. In: CARLQUIST S, BALDWIN BG & CARR GD (eds) *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 1–16.
- BEHE M (2019) *Darwin Devolves*. Harper Collins, New York.
- BERNER D & SALZBURGER W (2015) The genomics of organismal diversification by adaptive radiations. *Trends Genet.* 31, 491–499.
- CARLQUIST S (1959) Studies on Madiinae: anatomy, cytology, and evolutionary relationships. *Aliso* 4, 171–236.



Abb. 12 *Wilkesia*-Feld am Kukui-Pfad, Waimea Canyon. (Foto: Nigel CROMPTON)

- CARLQUIST S (2003) Wood anatomy of Madiinae in relation to ecological diversification. In: CARLQUIST S, BALDWIN BG & CARR GD (eds) *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 129–144.
- CARLQUIST S, BALDWIN BG & CARR GD (eds, 2003) *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA.
- CLAUSEN J (1951) *Stages in the evolution of plant species*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- CROMPTON N (2019a) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 1. Woher kommt die Artenvielfalt? *Stud. Integr. J.* 26, 86–92.
- CROMPTON N (2019b) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. Special Paper, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-19-3_mendel.pdf.
- CROMPTON N (2020a) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 2. Latente Information und präexistente genetische Programme. *Stud. Integr. J.* 27, 12–19.
- CROMPTON N (2020b) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 3. Fortpflanzungsisolierung und adaptive Radiationen. *Stud. Integr. J.* 27, 78–87.
- FUNK VA, SUSANNA A, STEUSSY TF & ROBINSON H (2009) Classification of Compositae. In: FUNK VA, SUSANNA A, STEUSSY TF & BAYER R (eds) *Systematics, evolution and biogeography of the Compositae*. Int. Assoc. Plant Taxon., Vienna, pp 171–189.
- JOYCE DA, LUNT DH, BILLS R, TURNER GF, KATONGO C, DUFTNER N, STURMBAUER C & SEEHAUSEN O (2005) An extant cichlid fish radiation emerged in an extinct Pleistocene lake. *Nature* 435, 90–94.
- MAYR E (1942) *Systematics and the origin of species*. Columbia University, New York.
- MENDEL JG (1866) Versuche ueber Pflanzenhybriden. *Verh. Naturforsch. Verein Brünn* 4, 3–47.
- NEAL CA, BRANTLEY SR et al. (2019) The 2018 rift eruption and summit collapse of Kilauea Volcano. *Science* 363, 367–373.
- ROBINSON H (2004) New supertribes, Helianthodae and Senecionodae, for the subfamily Asteroideae (Asteraceae). *Phytologia* 86, 116–120.

Anschrift des Verfassers:

Nigel Crompton, SG Wort und Wissen,
Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn;
E-Mail: nigel.crompton@cornerstone.edu

Eine ausführlichere Version dieses Artikels findet sich unter https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-21-3_silberschwert.pdf