

Die Radiation der Silberschwert-Gruppe

2. Hybriden und die Geschichte der Silberschwerter

Anhand der Pflanzen der Silberschwert-Gruppe auf den Hawaii-Inseln lässt sich gut nachvollziehen, wie sich neue Arten bilden. Die Befunde lassen sich viel besser als Mendel'sche Artbildung im Sinne des Grundtypen-Konzepts statt als neodarwinistische Evolution deuten.

Nigel Crompton

Im ersten Teil (Stud. Integr. J. 29, 80–89) wurde die vielgestaltige Silberschwert-Gruppe aus der Familie der Korbblütler (Asteraceae) vorgestellt. Diese Pflanzen kommen auf den Hawaii-Inseln vor. Es handelt sich um etwa 33 Arten, die sich auf die drei Gattungen *Dubautia* (vgl. Abb. 6), *Wilkesia* (vgl. Abb. 10) und *Argyroxiphium* (vgl. Abb. 5) verteilen. Ihren Namen verdankt diese Pflanzengruppe den schwertförmigen Blättern der *Argyroxiphium*-Arten. Es wurden Daten zusammengetragen, die darauf hindeuten, dass die Vielfalt innerhalb der Silberschwerter auf prä-existente Variation zurückgeht, die durch Mendel'sche Artbildung* zur Ausprägung gekommen ist. In diesem zweiten Teil 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.

Introbild Silberschwert-Pflanze in der Mitte des Haleakala-Kraters auf der Insel Maui, Hawaii. (Jürgen Wallstabe, AdobeStock)

Kompakt

Die Silberschwert-Gruppe auf dem Hawaii-Archipel umfasst 33 Arten, zu denen Bäume, Lianen, Sträucher, Polsterpflanzen und Rosettenpflanzen gehören. Trotz dieser enormen phänotypischen* Vielfalt ist innerhalb dieser Gruppe eine Fülle von Hybriden* bekannt. Die Silberschwert-Gruppe gehört daher zu einem Grundtyp, zu dem auch noch viele Arten der kalifornischen „Tarweeds“* zu rechnen sind. Die Radiation* der Gruppe erfolgte vermutlich ausgehend von Samen zweier kalifornischer Tarweed-Arten, die mutmaßlich vom pazifischen Goldregenpfeifer nach Hawaii transportiert wurden. Die daraus hervorgegangenen Pflanzen hybridisierten und in den Nachkommen wurden genetische Programme aktiviert, durch die die verschiedenen Wuchsformen hervorgebracht wurden.

Eine Reihe von Befunden spricht dafür, dass die Artaufspaltung innerhalb der Silberschwert-Gruppe gemäß der Mendel'schen Artbildung* erfolgte, die auf prä-existenten genetischen Programmen beruht – und nicht neodarwinistisch durch Ansammeln vorteilhafter Mutationen. Hinweise für Mendel'sche Artbildung sind: die Ähnlichkeit von Hybriden mit dritten Arten, die gute Unterscheidbarkeit von Arten (die auf neuartige Kombinationen von prä-existent genetischen Programmen zurückgeführt werden kann), teils große morphologische und ökologische Divergenz (Unterschiedlichkeit) trotz geringer genetischer Divergenz und Artbildung auf kleinen Arealen.

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

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar erklärt.

Hybridisierung in der Silberschwert-Gruppe

Evolutionstheoretisch wird üblicherweise angenommen, dass neue biologische Arten dadurch entstehen, dass sich in geographisch getrennten Populationen einer Art schrittweise verschiedene vorteilhafte Mutationen anhäufen und so eine allmähliche Auseinanderentwicklung erfolgt. Dieser Vorgang verläuft eigentlich über große Zeiträume, weil vorteilhafte Mutationen selten sind und viele Generationen in der Population erforderlich sind, dass sie fixiert werden können. Nach dem auf Gregor Mendel zurückgehenden Konzept speist sich Artbildung hingegen nicht aus Mutationen, sondern aus der Aktivierung alternativer Kombinationen von Merkmalen*. Diese sind im Erbgut in Form von *präexistenten* (schon vorhandenen) *genetischen Programmen* codiert und werden an die Nachkommen weitergegeben, die vielfältiger, aber genetisch spezialisierter werden (CROMPTON 2019; 2020). Nur wenn diese neuen Arten geographisch, ökologisch oder genetisch isoliert werden, sinkt mit zunehmender Anzahl von Generationen die Wahrscheinlichkeit, dass anfangs noch kreuzbare Arten immer noch hybridisieren. Da die Unterschiede zwischen den Arten anfangs schon angelegt sind und sich nicht neu etablieren müssen, kann der Prozess der Artbildung nach diesem Konzept schnell erfolgen, sogar binnen weniger Generationen.

Unter den Mitgliedern der Silberschwert-Gruppe sind viele Hybriden* bekannt (Abb. 2).

Innerhalb der Madiinae, zu denen neben den Silberschwertern auch die kalifornischen Tar-

weeds* gehören (vgl. Teil 1), gibt es viele natürliche und künstliche Hybriden. CARR (2003) berichtet von 51 natürlichen interspezifischen und intergenerischen Madiinae-Hybriden – unter ihnen 41 aus der Silberschwert-Gruppe. Dies entspricht durchschnittlich 1,24 Hybriden je Art der Silberschwert-Abkömmlinge (41/33), aber nur 0,11 Hybriden je Tarweed-Vorfahren-Arten (10/89) (CROMPTON 2021).

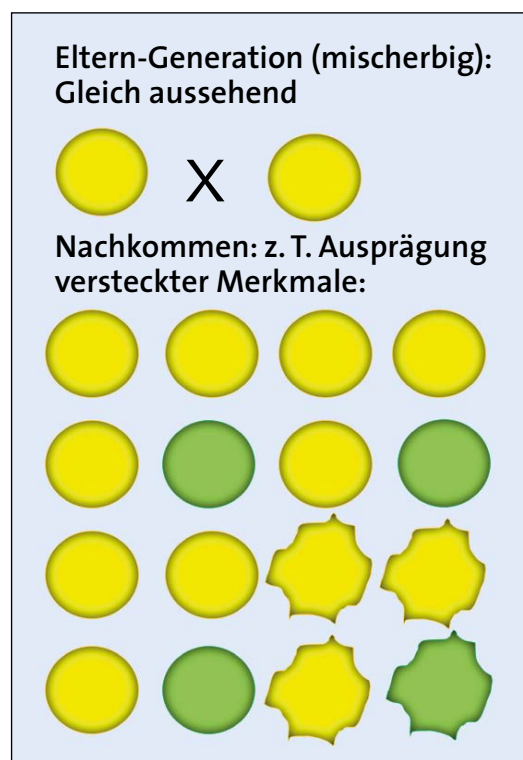
Es ist auch aufschlussreich, Unterschiede im Verhältnis von natürlichen Hybriden und Anzahl der Arten (Hybriden/Arten) zwischen den vier von LANDIS et al. (2018) anerkannten Kladen der Silberschwert-Gruppe zu beachten: Die *Wilkesia*-Gruppe hatte 0,6 Hybriden/Arten (3/5), die *Dubautia* Kaua'i+-Gruppe 2,8 Hybriden/Arten (22/8), die *Dubautia* OMH-Gruppe 4,1 Hybriden/Arten (41/10) und die *Argyroxiphium*-Gruppe 3,2 Hybriden/Arten (16/5). Diese Zahlen offenbaren eine Tendenz: Die Arten älteren Ursprungs (*Wilkesia*, *Dubautia* Kaua'i+) weisen nur halb so viele Hybriden/Arten auf wie die Arten jüngeren Ursprungs (*Dubautia* OMH, *Argyroxiphium*): 1,9 gegenüber 3,8. Dies spiegelt einen allgemeinen Trend wider: Je älter eine Art ist, desto größer ist ihre Fortpflanzungsisolation*. Ein Befund, der sich auch in der etwa zehnfachen Differenz der gemeldeten Hybridisierungsraten zwischen der Silberschwert-Gruppe und ihren kontinentalen Tarweed-Vorfahren widerspiegelt.

Die fünf Arten der Silberschwert-Gruppe, die auf mehr als einer Insel vorkommen, weisen durchschnittlich sogar 5,8 natürliche Hybriden/Arten auf. Dies ist ein hoher Wert, der auf eine Herkunft in jüngerer Zeit hindeutet. Es zeigt sich, dass nicht die Anzahl der Silberschwert-Arten je Insel der entscheidende Faktor für die Anzahl der Hybriden ist, sondern ihr Alter (CROMPTON 2021). Die Arten werden mit zunehmendem Alter immer mehr reproduktiv isoliert. Hybriden werden mit größerer Wahrscheinlichkeit zwischen Arten jüngeren Ursprungs beobachtet.

Die Arten werden mit zunehmendem Alter immer mehr reproduktiv isoliert.

Diese Beobachtung wirft Licht auf einen der genetischen Mechanismen, die hinter der adaptiven Radiation der Silberschwert-Gruppe stehen. Die Mendel'sche Artbildung beruht einerseits auf der Meiose*, durch die eine Fülle von Phänotypen mit unterschiedlichen Kombinationen von Merkmalsausprägungen hervorgebracht werden kann. Dies kann ein einfaches Beispiel aus Gregor Mendels Erbsenzucht (1866, 9f.) verdeutlichen (Abb. 1): Kreuzt man

Abb. 1 Kreuzt man hinsichtlich Farbe und Form mischerbige Erbsenpflanzen, bilden sich durch Rekombination verschiedene Kombinationen bei den Nachkommen heraus.



zwei Erbsenpflanzen mit gelben und runden Erbsen, die aber mischerbig (heterozygot) sind, so bilden sich bei den Nachkommen *neue Merkmalskombinationen* heraus: Es gibt zwar weiterhin viele Pflanzen mit gelben und runden Erbsen (die jeweils dominanten Merkmale), aber auch einige mit gelben und eckigen, einige mit grünen und runden, und sogar wenige mit grünen und eckigen Erbsen. Züchtet man diese vier Gruppen von Erbsenpflanzen reinerbig (homozygot) weiter, erhält man vier Erbsen-Sorten – in der Natur würde man dann von *Arten* sprechen, die sich in ihrer Merkmalskombination reinerbig unterscheiden. (Dies ist ein stark vereinfachtes Beispiel. Normalerweise unterscheiden sich die Arten durch mehr als nur ein Merkmal.)

Andererseits erfolgt Mendel'sche Artbildung durch Fortpflanzungsisolation, wodurch diese Phänotypen fixiert (reinerbig) werden und somit das erneute Vermischen neu entstandener Arten verhindert wird. Wenn die Mendel'sche Artbildung der Mechanismus hinter der adaptiven Radiation ist, dann ist zu erwarten, dass alte, basale Arten weniger Hybridisierung zeigen, rezente Kronenarten* dagegen mehr. Und genau das wird beobachtet.

Hybriden und der Ursprung der Arten

Hybriden weisen auf eine taxonomische* Verwandtschaft hin und sind deutliche Belege für gemeinsame Abstammung. Liefern sie Hinweise darauf, dass mehrere vorteilhafte Mutationen oder präexistente genetische Programme die Grundlage für diese exzessive adaptive Radiation sind? Abb. 2 zeigt ein Kreuzungs-Polygon von 28 Mitgliedsarten der Silberschwert-Gruppe. Es bestätigt, dass alle Arten der drei hawaiianischen Silberschwert-Gattungen innerhalb der Gruppe trotz ihrer großen phänotypischen* Divergenz genetisch sehr eng miteinander verwandt sind und zum selben Grundtyp* gehören. CARR (2003b) beschreibt sogar neun Drei-Arten-Hybriden.

Die drei Gattungen der Silberschwert-Gruppe sind auch in der Lage, mit acht Tarweed-Gattungen zu hybridisieren (CARR 2003b). Sechs weitere Tarweed-Gattungen sind ebenfalls durch Hybridisierung verbunden, jedoch nicht mit der Silberschwert-Gruppe. Es ist vernünftig anzunehmen, dass mindestens die gesamte Untertribus Madieae zu einer einzigen genetischen Familie gehören könnte.

Die wohl bekannteste Hybride aus der Silberschwert-Gruppe findet sich im Haleakala-Nationalpark, Ost-Maui (Abb. 4). Die Kreuzung zwischen *Argyroxiphium sandwicense macrocephalum* (das „Wahrzeichen“ der Silberschwerter,

siehe Abb. 5) und *Dubautia menziesii* (siehe Abb. 6) ist deshalb so außergewöhnlich, weil die Eltern morphologisch so unterschiedlich sind. Dennoch gibt es bei beiden Arten häufig natürliche Hybriden; sie sind in den hochalpinen, öden, erodierten Lavaböden auf dem Haleakala-Gipfel endemisch*. Überraschenderweise un-

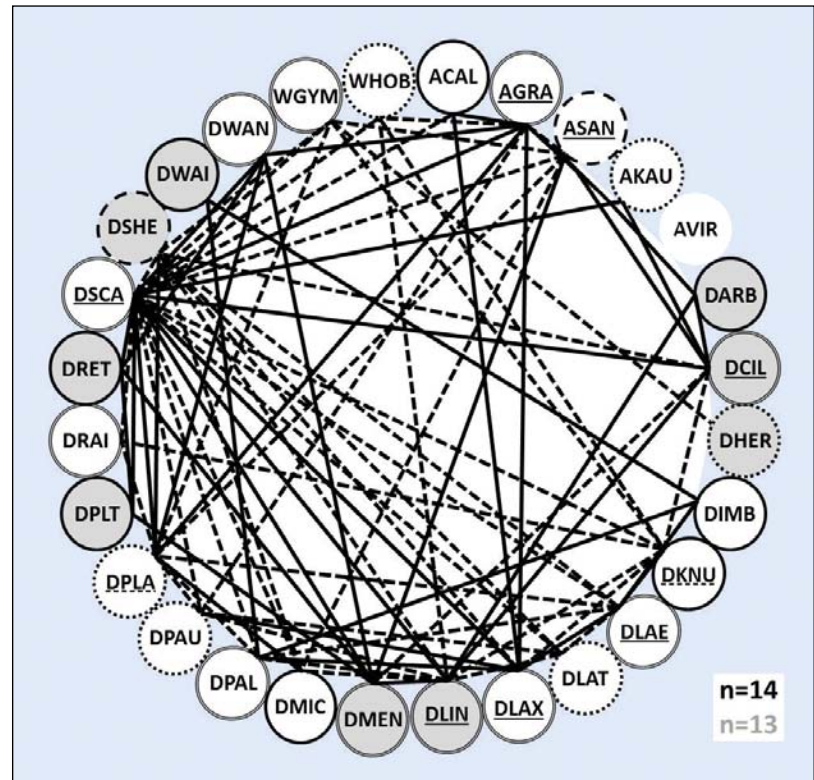


Abb. 2 Kreuzungs-Polygon von 28 Arten der Silberschwert-Gruppe (Abkürzungen siehe Online-Zusatzmaterial). Durchgezogene Linien zeigen natürlich vorkommende Hybriden an, gestrichelte Linien künstliche Hybriden. Weiße Kreise stehen für Arten mit 14 Chromosomen, schattierte für Arten mit 13 Chromosomen. Unterstrichene Arten haben zwei Unterarten, gestrichelt unterstrichene Arten haben drei Unterarten. Die Häufigkeit wird durch die Darstellung der Kreisperipherie angezeigt: durchgezogene Linie: selten; gestrichelte Linie: gefährdet; gepunktete Linie: sehr gefährdet; fehlende Linie: ausgestorben; Doppellinien: Arten, die nicht als bedroht gemeldet werden. (Nach FRIAR & ROBICHAUX 2003 und WAGNER et al. 1999)



Abb. 3 Schwarm natürlicher interspezifischer Hybriden bei *Dubautia*-Arten an einem Standort in der Waipahoehoe-Schlucht, Kohala-Halbinsel, Hawaii (Big Island), an dem die beiden betroffenen Arten vorkommen. Ein Trieb von *D. arborea* ist in der linken Ecke zu sehen, ein Trieb von *D. ciliolata* in der rechten Ecke. Triebe, die für jedes der 12 rekombinierten Individuen repräsentativ sind, überbrücken die morphologische Lücke zwischen den Elternarten. Nummeriert man die Triebe von links nach rechts mit 1–14, so ist Trieb 5 bemerkenswert ähnlich wie eine dritte Art namens *D. menziesii*. (Abbildung von Gerald D. Carr, mit freundlicher Genehmigung)

Abb. 4 Hybride aus *Argyroxiphium sandwicense* (Abb. 5) und *Dubautia menziesii* (Abb. 6). Die Hybride wird speziell gezüchtet und den Besuchern in der Besucherstation des Hauptsitzes des Parks (auf ca. 2.100 Metern Höhe, Haleakala-Nationalpark, Maui) gezeigt. (Foto: Nigel Crompton)

Abb. 5 Das Silberschwert oder Ahinahina (*Argyroxiphium sandwicense*) in der Nähe des Besucherzentrums des Haleakala-Gipfels (Höhe: ca. 3.000 Meter) auf Maui. (Foto: Nigel Crompton)



terscheiden sich auch die Karyotypen (Chromosomensätze) der Elternarten. *A. sandwicense* hat 14 Chromosomen, *D. menziesii* jedoch nur 13. Trotzdem sind die Hybriden teilweise fruchtbar (ca. 5% Samenansatz) und Rückkreuzungen bilden nicht selten einen Hybridenschwarm.

Manche Silberschwert-Arten ähneln bemerkenswerterweise Hybriden aus zwei anderen Arten. So ist die vorherrschende Morphologie der Hybriden aus *D. arborea* und *D. ciliata* im Wesentlichen identisch mit *D. menziesii*, die nur auf Maui zu finden ist (siehe Abb. 6). Die Hybriden sind voll fruchtbar und produzieren ein Spek-

trum oder einen „Schwarm“ von Hybriden (siehe Abb. 3). Die Ähnlichkeit von Hybriden mit dritten Arten spricht dafür, dass Arten durch gemeinsame Nutzung, Rekombination und Fixierung bereits existierender Allele* entstehen. Dies wiederum weist auf präexistente Variation hin und liefert eine starke Bestätigung dafür, dass die Mendel'sche Artbildung ein plausibler Mechanismus für adaptive Radiationen* ist und dass sie für die zahlreichen phänotypisch unterschiedlichen Arten in der Phylogenie der Silberschwert-Gruppe verantwortlich ist. Es ist unwahrscheinlich, dass mehrere vorteilhafte Mutationen eine Hybrid-ähnliche Art hervorbringen.

Abb. 6 *Dubautia menziesii* in der Besucherstation des Hauptsitzes des Parks (auf ca. 2.100 Meter Höhe), Haleakala-Nationalpark, Maui. (Foto: Nigel Crompton)



Wie die Silberschwert-Gruppe begann

Als die ersten Tarweeds die Hawaii-Inseln besiedelten und es zur adaptiven Radiation kam, führte eine Kaskade genetischer Ereignisse zu einer bemerkenswerten Folge von Artbildungsereignissen. Studien zur molekularen Phylogenie haben dazu beigetragen, diese faszinierende Geschichte von Insel zu Insel zurückzuverfolgen. Es handelt sich um ein eindrucksvolles und

lehrreiches Beispiel für Artbildung und die dahinter stehenden Mechanismen. Bemerkenswert ist die Feststellung, dass sich Mutationsergebnisse während der Radiation der Silberschwert-Gruppe als unbedeutend für die Artbildung erweisen. Mutationsergebnisse scheinen die genetischen Mechanismen nur zu begleiten, die für die Artbildung verantwortlich sind, aber nicht ursächlich zu sein. Dennoch sind Mutationsergebnisse und Chromosomenaberrationen (Abweichungen der Chromosomenanzahl) nützlich als Marker, anhand derer Abfolgen wichtiger Ereignisse erschlossen werden können. So kann man erschließen, dass die Erstbesiedlung der Hawaii-Inseln wahrscheinlich durch ein Tarweed-Paar erfolgte, dessen klebrige Achänen (Früchte) auf Vogelfedern transportiert wurden (BALDWIN et al. 1991). Der Überträger könnte sehr gut der Pazifische Goldregenpfeifer (*Pluvialis fulva*) gewesen sein (Abb. 7), der ausgedehnte Züge zwischen dem hawaiianischen Archipel und Alaska durchführt. Dieser bescheidene Anfang führte zur Silberschwert-Radiation. Das heutige Fehlen von Tarweed-Kräutern auf Hawaii lässt vermuten, dass sie von den heimischen Arten mit der Zeit verdrängt wurden.

Karyotypstudien hinsichtlich Anzahl und Bau der Chromosomen zeigen, dass zu Beginn der Radiation der Neuankömmlinge mit ziemlicher Sicherheit *Tetraploidie* (Verdopplung des Chromosomensatzes) beteiligt war, insbesondere *Allopolyploidie*, was auf die Verschmelzung zweier Arten zurückzuführen ist. Denn die Mitglieder der Silberschwert-Gruppe weisen im Vergleich zu den Tarweed-Kräutern die doppelte Anzahl von Chromosomen auf. Diese Hypothese wurde durch Proteinstudien von WITTER (1988) bestätigt, durch die er eine polyploide Genexpression der Silberschwert-Gruppe bei Isoenzymen* von vier Genen zeigen konnte. Dadurch gelang es auch, die Ursprungsart mithilfe homöotischer* *ASAP*-Gene einzugrenzen. Das sind Gene, die bei der Entwicklung der

Blütenorgane eine wichtige Rolle spielen. Demnach entstand die ursprüngliche allopolyploide Hybride wahrscheinlich durch Hybridisierung von *Anisocarpus scabridus* (mit 7 Chromosomen) und *Carlquistia muirii* (mit 8 Chromosomen) oder zweier ähnlicher Arten. Die ursprüngliche allopolyploide Hybride besaß somit wahrscheinlich 15 (7 + 8) Chromosomen. Somit muss sich ein Dysploidie*-Ereignis im Zusammenhang mit der Hybride oder ihren frühen Nachkommen ereignet haben, sodass die Anzahl der Chromosomen von 15 auf 14 reduziert wurde, die alle heutigen Arten aufweisen außer einigen Arten der Dubautia-OMH-Klade mit nur 13 Chromosomen (CROMPTON 2021). Dieser Chromosomverlust könnte die Aufhebung der Blockierung (bzw. die Aktivierung) des „Holzmoduls“ verursacht haben. Alle Arten in der Silberschwert-Gruppe zeigen Verholzung – anders als die Tarweeds. BARRIER et al. (1999) kommen zum Schluss, dass die Rekombination bereits existierender Gene und nicht die Mutation duplizierter Gene den Beginn und die anschließende Radiation der Silberschwert-Gruppe ermöglichte.

Die Rekombination bereits existierender Gene und nicht die Mutation duplizierter Gene ermöglichte den Beginn und die anschließende Radiation der Silberschwert-Gruppe.

Die Allopolyploidie hat aufgrund der Vereinigung mehrerer Chromosomensätze das Potenzial, signifikante phänotypische Neuheiten zu erzeugen, da zuvor verlorengegangene Heterozygotie (Mischerbigkeit) wiederhergestellt werden kann. Allopolyploidie bringt allerdings auch die Gefahr zusätzlich latenter (versteckter) Mutationen mit sich, was unvorteilhaft ist, weil ihre Expression (Übersetzung in Proteine) in Hybridnachkommen die Ausprägung schädlicher Phänotypen fördert.



Abb. 7 Der pazifische Goldregenpfeifer (*Pluvialis fulva*) in seinem Wintergefieder (links) (Honolulu, O'ahu). Der pazifische Goldregenpfeifer brütet im Sommer in Alaska, ausgestattet mit seinem auffälligen Brutgefieder (rechts). Er überwintert jedoch auf Inseln im gesamten Pazifik und wandert u. a. entlang der nordamerikanischen Pazifikküste, wo er das Potenzial hat, zufällig Tarweeds-Achänen zu sammeln. (Foto links: Nigel Crompton; rechts: © Alnus, CC BY-SA 3.0)

Abb. 8 *Dubautia scabra* am Kilauea-Iki-Kraterweg, Kilauea, Big Island. Verschiedene Pflanzenarten fungieren als Pioniere, die auf frischer Lava wachsen. (Foto: Nigel Crompton)



Die Radiation der Silberschwert-Gruppe

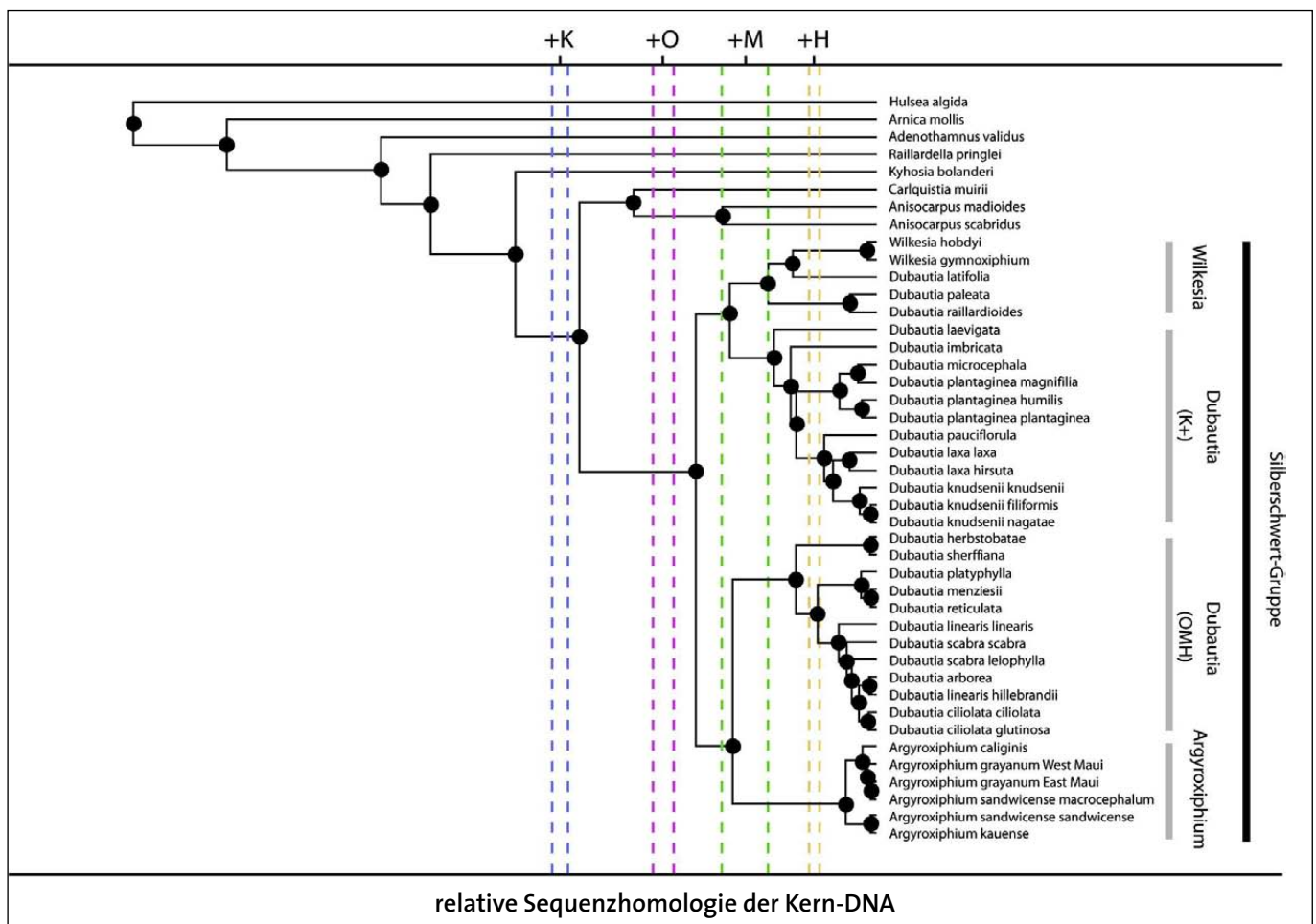
Aufgrund des Fehlens von Fossilien kann die Geschichte der Silberschwert-Gruppe nur indirekt erforscht werden. Sequenzierungsstudien von rDNA* ermöglichten auf indirektem Wege die Rekonstruktion einer wahrscheinlichen Phylogenie für die Silberschwert-Gruppe (BALDWIN & ROBICHAUX 1995; BALDWIN & SANDERSON 1998, Abb. 9). Acht Untergruppen wurden erkannt und mit einer Entfaltung der adaptiven Radiation entlang der vier großen Inselgruppen in Verbindung gebracht. Die meisten Arten in der Silberschwert-Gruppe beschränken sich geographisch auf einzelne Inseln und viele Arten auf bestimmte Orte auf diesen Inseln. Da die Standorte somit oft nur kleine Gebiete sind, bieten sie nur wenige Möglichkeiten für die An-

sammlung von vielfachen, seltenen, vorteilhaften mutierten Formen sowie für die anschließende Selektion von vorteilhaften Merkmalen. Dies spricht gegen Mutationen als Entstehungsmechanismus. Präexistente genetische Programme benötigen dagegen keine größeren Areale. Sie liefern eine schlüssige Erklärung für das Auftreten lebensfähiger neuer Merkmalsausprägungen, Merkmale und Arten selbst in Situationen mit begrenztem geographischem Gebiet.

Die Radiation der Silberschwerter ist durch umfangreiche Hybridisierung gekennzeichnet und daher eher netzartig als baumförmig.

Die Radiation der Silberschwerter ist durch umfangreiche Hybridisierung und somit durch Genaustausch zwischen unterschiedlich alten Linien gekennzeichnet. Sie ist daher eher netzartig als baumförmig, weshalb man bei der Auswertung der rDNA-Sequenzen Vorsicht walten lassen muss. Unter Berücksichtigung dieses Vorbehalts bietet die rDNA-Phylogenie auf der Grundlage von BALDWIN & SANDERSON (1998) und LANDIS et al. (2018) dennoch einen ausgezeichneten Rahmen, mit dem eine Abfolge von Artbildungsereignissen postuliert werden kann. Die auf dieser Basis erstellte Phylogenie stimmt weitgehend mit den Karyotypstudien überein.

Abb. 9 Phylogenie der Silberschwert-Gruppe auf der Basis von rDNA-Sequenz-Daten. (+K = Kauai, +O = Oahu, +M = Maui, +H = Hawaii/ Big Island). Für weitere Details siehe Text.



Diese weisen vier Untergruppen (Kladen) aus, zwei, die mehr „basal“ (Klade Wilkesia und Klade Dubautia K+) und zwei, die mehr „apikal“ (an der Spitze; Klade Dubautia OMH und Klade Argyroxiphium) sind. Sie spiegeln den Fortschritt der Radiation von den ältesten zu den jüngsten Inseln wider.

Bemerkenswert ist der Befund, dass es kaum möglich ist, den Kladen spezielle gemeinsame Merkmale zuzuordnen. Ihre gemeinsamen Merkmale erscheinen willkürlich verteilt, was – entsprechend Mendel'scher Artbildung – auf eine signifikante Heterozygotie (Mischerbigkeit) zu Beginn der Radiation hindeutet.

Allgemeine Aspekte der Radiation der Silberschwert-Gruppe

Die umfangreiche Phylogenie über die Evolution der Silberschwert-Gruppe gibt wenige Hinweise darauf, dass die Arten auf den verschiedenen Inseln allmählich zu anderen Arten mutiert sind. Alle Arten sind gut abgrenzbar und recht unterschiedlich. Auf der Basis einer *trans*-Evolution (also dem neodarwinistischen Standard) ist zu erwarten, dass neuartige Merkmale und Arten allmählich durch zahlreiche Mutationen in Erscheinung kommen. Da Mutationen jedoch typischerweise nachteilig sind, würden wir vernünftigerweise erwarten, dass dies vor allem zu Arten mit beeinträchtigten oder benachteiligten Phänotypen führt. Tatsächlich wird jedoch beobachtet, dass jede Insel vitale, gut unterscheidbare Arten mit einzigartigen Kombinationen von Merkmalsausprägungen beherbergt. Diese Beobachtung widerspricht dem wichtigen Grundsatz der Evolution durch Mutation, der besagt, dass „sie nie einen Sprung machen kann, sondern mit den kürzesten und langsamsten Schritten vorankommen muss“ (DARWIN 1859). Beobachtet wird jedoch das, was für die *cis*-Evolution auf der Grundlage der Mendel'schen Artbildung vorhergesagt wird. Es traten abrupt neuartige Kombinationen von präexistierenden genetischen Programmen auf, die zu zahlreichen unterschiedlichen und lebensfähigen Arten geführt haben (CROMPTON 2019).

Bemerkenswert sind weiterhin molekulare Studien zur Chloroplasten-DNA und Mikrosatelliten-DNA in den vier Unterarten von *Dubautia laxa*. Studien von MCGLAUGHLIN & FRIAR (2011) zeigen, dass der Grad der genetischen Divergenz (Unterschiedlichkeit) zwischen den Schwestertaxa (nächstverwandten Arten) gering ist, obwohl die morphologische und ökologische Divergenz groß ist. Dies ist nicht zu erwarten, wenn die Divergenz durch eine allmähliche Anhäufung von zahlreichen nützlichen Mutationen bedingt ist, aber es ist eine natürliche Fol-



Abb. 10 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 blühen und fruchten typischerweise nur einmal in ihrem Lebenszyklus. (Foto: Nigel Crompton)

ge der Mendel'schen Artbildung. Sequenzdaten aus mehreren Untersuchungen verschiedener Gene weisen eine Fülle von Konflikten zwischen verschiedenen Sequenzbäumen auf. Auch dies wäre nicht zu erwarten, wenn die Divergenz aus der allmählichen Anhäufung mehrerer vorteilhafter Mutationen resultiert. Vielmehr ergibt sich dieser Befund aus einem freien Austausch gemeinsamer Allele, wie er bei der Mendel'schen Artbildung auftritt.

Wie bereits erwähnt, brachte wahrscheinlich der pazifische Goldregenpfeifer Achänen von *Anisocarpus scabridus* und *Carlquistia muirii* (oder von nahen Verwandten) nach Hawaii mit. Die beiden Arten bildeten Hybriden mit einem bedeutenden phänotypischen* Potenzial in Form von latenten genetischen Programmen. Bei einer frühen Hybride wurde vermutlich ein latentes genetisches Programm für die Ausbildung von Holz in den oberirdischen Teilen aktiviert. Dieser Vorgang war möglicherweise mit dem Verlust eines Chromosoms verbunden (CARLQUIST 2003; s. o., Dysploidie). Dies führte zur Entstehung von Pflanzen, die im Aussehen *D. laxa* ähneln. Es wird vermutet, dass sich diese frühen Ereignisse auf Kaua'i, der ältesten Insel des Hawaii-Archipels, abgespielt haben (LANDIS et al. 2018).

Bei einer frühen Hybride wurde vermutlich ein latentes genetisches Programm für die Ausbildung von Holz in den oberirdischen Teilen aktiviert.

Auffallend ist die geringe Anzahl von Ausbreitungsereignissen zwischen den Inseln, die in der Silberschwert-Gruppe rekonstruiert wurden. Die Ausbreitung von Insel zu Insel ging mit der Besiedlung und Radiation von Arten auf den Hawaii-Inseln einher. Dennoch kommen nur fünf Arten auf mehr als einer Insel vor. Die geringe Zahl an Ausbreitungsereignissen von Insel zu Insel spricht dafür, dass die Inseln relativ jung sind. Es wäre sonst zu erwarten, dass es während Jahrmillionen eine Fülle von Ausbreitungsereignissen zwischen den Inseln gegeben hätte.

Silberschwert-Gruppe und Schöpfung

Wenn nach dem biblischen Verständnis der biologischen Vielfalt die Pflanzen und Tiere nach ihren Arten (hebr. *mîn*) geschaffen wurden, dann kann dies so verstanden werden, dass sie in taxonomischen Gruppen wie den Grundtypen, d. h. genetischen Familien, geschaffen wurden. Diese werden wahrscheinlich eine Fülle von Individuen mit großer genetischer Vielfalt umfasst haben, die kreuzbar waren. Einige erschaffene Arten werden sich zu großen Familien entwickelt haben, deren Mitglieder durch Bildung von Hybriden netzartig miteinander verbunden waren (und z. T. noch sind). Die Hybridisierung wäre normal gewesen, bis Mechanismen der Fortpflanzungsisolation die Kreuzungen

zwischen den Arten einschränkten und zur Bildung getrennter Gruppen und Arten innerhalb dieser Familien führten. Die natürliche Auslese hätte die Arten begünstigt, die wir aus der Fossilüberlieferung kennen oder die heute noch existieren. Das durch den biblischen Schöpfungsbericht motivierte Grundtypen-Modell passt gut zur adaptiven Radiation der Silberschwert-Gruppe. Es gibt starke Indizien dafür, dass ihre adaptive Radiation innerhalb der genetischen Familien nach den Mendel'schen Prinzipien und durch sein allzu oft missachtetes Gesetz der exponentiellen Kombination von Merkmalsausprägungen* vollständig verstanden werden kann (MENDEL 1866; CROMPTON 2019; 2020).

Schlussfolgerungen

Die Silberschwert-Gruppe ist eine bemerkenswerte adaptive Radiation von 33 Arten von Korbblütlern (Asteraceae) auf dem hawaiianischen Archipel. Die große Anzahl von Hybriden innerhalb der Silberschwert-Gruppe und auch Hybriden mit verschiedenen Tarweeds zeigen, dass sie zu einem einzigen Grundtyp bzw. zu einer genetischen Familie gehört. Die Gruppe bietet eine reizvolle und natürliche Möglichkeit, verschiedene Modelle der Artbildung innerhalb einer Familie zu vergleichen. Hierbei stehen sich hauptsächlich zwei Modelle gegenüber: das *neodarwinistische Modell* der Artbildung, bei dem neue Merkmalsausprägungen und neue Merkmale durch Genduplikation bzw. Polyploidisierung* und das Auftreten mehrerer vorteilhafter Mutation entstehen und sich dadurch neue Arten und neue genetische Familien bilden, und das *Mendel'sche Modell* der Artbildung, bei dem präexistente genetische Programme aktiviert werden. Dadurch entstehen neue Merkmalskombinationen und somit neue Arten innerhalb genetischer Familien. Es hat sich gezeigt, dass komplexe Merkmale bei minimaler nachteiliger Funktionalität immer noch gut angepasst sind und dass der Verlust von Funktionsmerkmalen hauptsächlich aus Mutationen resultierte. Nicht Genduplikation, wohl aber Polyploidisierung (Chromosomensatz-Vervielfachung) fördert die Artbildung, wenn sie zusätzliche präexistente genetische Programme mit sich bringt. Die vielfältigen Arten der Silberschwert-Gruppe waren von Anfang an trotz des abrupten Auftretens der verschiedenen Merkmalsausprägungen vital und voll funktionsfähig. Die älteren Arten weisen eine größere Heterozygotie (Mischerbigkeit) auf, die jüngeren eine geringere. Darüber hinaus nahm die Fähigkeit zur Hybridisierung

mit dem Alter der Art ab. Alle diese Beobachtungen favorisieren das Mendel'sche Modell gegenüber dem neodarwinistischen Modell.

Die Silberschwert-Gruppe bietet somit überwältigende Unterstützung für die Mendel'sche Artbildung als genetischen Mechanismus hinter ihrer adaptiven Radiation und ist typisch für adaptive Radiation im Allgemeinen. Mutationen spielen dabei prinzipiell eine geringfügige und vor allem schädliche Rolle (vgl. CROMPTON 2019).

Die in der Silberschwert-Gruppe beobachtete adaptive Radiation hat nach der Ankunft und der erfolgreichen Hybridisierung der ersten Pionierarten eine gewisse Zeit benötigt, bis die vielen heutigen, über die verschiedenen Inseln verteilten Arten entstanden sind. LANDIS et al. (2018) bearbeiten die Frage nach der dafür notwendigen Anzahl von Pflanzengenerationen mit modernen statistischen Methoden und mit einem Modell, das auf der üblichen Datierung mittels des konstanten radioaktiven Zerfalls beruht. Sie schätzen, dass sich die heutigen Kronenarten* mit einer Rate von etwa einer Art je Million (radiometrische) Jahre diversifiziert haben. Diese Schätzung basiert auf dem Auftreten mehrerer vorteilhafter Mutationen und auf weiteren zusätzlichen Annahmen. Ein auf Mutationen basierendes Modell erfordert eine große Anzahl seltener zufälliger Ereignisse, um neuartige Merkmale und Arten hervorzubringen. Diese sind extrem unwahrscheinlich und erfordern daher riesige Zeiträume.

Die umfangreichen zur Verfügung stehenden Daten deuten jedoch darauf hin, dass sich die Phylogenie der Silberschwert-Gruppe am besten durch ein anderes Modell erklären lässt: nicht durch mehrere vorteilhafte Mutationen, sondern durch *präexistente genetische Programme*. Die Mendel'sche Artbildung, die auf dem Verlust der Heterozygotie und dem Auftreten von Fortpflanzungsisolation beruht, führte demnach zu dieser adaptiven Radiation der Silberschwert-Gruppe, die heute auf den hawaiianischen Inseln beobachtet wird. Dieser wirkungsvolle Mechanismus der Artbildung ist demnach gleichzeitig bei verschiedenen Tochterlinien aufgetreten. Das Mendel'sche (1866) Gesetz der exponentiellen Merkmalskombinationen* besagt, dass dieser Artbildungsmechanismus in weniger als zehn Generationen zu einer umfangreichen Artenvielfalt führen kann. Allerdings müssen die alternativen Allele in den resultierenden Arten anschließend fixiert werden, was eine Fortpflanzungsisolation erfordert, was nach Laborstudien und Computermodele bis zu zehn weitere Generationen erfordert (CROMPTON 2019). Die durchschnittliche Generationszeit dieser Pflanzen beträgt etwa fünf Jahre, sodass zwanzig Generationen etwa 100 Jahre ausmachen.

Darüber hinaus ist die große Anzahl von Hybriden, die innerhalb der Silberschwert-Gruppe beobachtet werden, ein starkes Argument für eine jüngere Radiation. Wären die Inseln Millionen Jahre alt, würden die dort existierenden Arten Hunderttausende, ja sogar Millionen von Generationen hinter sich gebracht haben, und eine Hybridisierung zwischen derart alten, voneinander abweichenden Arten würde mit jeder Generation immer unwahrscheinlicher. Dennoch bilden die Arten alle leicht Hybriden. Dies unterstützt die Interpretation, dass die Radiation der Silberschwert-Gruppe und damit auch die Inseln relativ jung sind. Für die adaptive Radiation der Silberschwert-Gruppe werden keine Millionen von Jahren benötigt. Sie brauchte höchstens Jahrhunderte. Die reizvolle, wenn auch leider allzu zerbrechliche biologische Vielfalt auf Hawaii ist ganz klar mit einem jungen Alter des Archipels vereinbar.

Literatur

- BALDWIN BG, KYHOS DW, DVORAKO J & CARR GD (1991) Chloroplast DNA evidence for a North American origin of the Hawaiian Silversword Alliance (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 1840–1843.
- BALDWIN BG & ROBICHAUX RH (1995) Historical biogeography and ecology of the Hawaiian Silversword Alliance (Asteraceae). New molecular phylogenetic perspectives. In: WAGNER WL & FUNK VA (eds) *Hawaiian biogeography: evolution on a hot spot archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp 259–287.
- BALDWIN BG & SANDERSON MJ (1998) Age and rate of diversification of the Hawaiian Silversword Alliance (Compositae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 9402–9406.
- BARRIER M, BALDWIN BG, ROBICHAUX RH & PURUGANAN MD (1999) Interspecific hybrid ancestry of a plant adaptive radiation: allopolyploidy of the Hawaiian Silversword Alliance (Asteraceae) inferred from floral homeotic gene duplications. *Mol. Biol. Evol.* 16, 1105–1113.
- 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.
- CARR GD (2003b) Hybridization in 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 79–104.
- CROMPTON N (2019) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. Internetartikel, https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-19-3_mendel.pdf.
- CROMPTON N (2020) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 2. Latente Information und präexistente genetische Programme. *Stud. Integr. J.* 27, 12–19.
- CROMPTON N (2021) Die Radiation der Silberschwert-Gruppe (Familie Asteraceae) von Hawaii und die Rolle der Polyploidie. https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-21-3_silberschwert.pdf.
- DARWIN C (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.

Glossar

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

Allel: Zustandsform eines bestimmten Gens. Bei → Heterozygotie liegen zwei verschiedene Allele eines Gens vor.

Dyploidie: Chromosomverlust nach Polyploidisierung.

endemisch: in einem begrenzten Gebiet vorkommend.

Fortpflanzungsisoliation: Trennung von Populationen und Unterdrückung eines Genaustauschs.

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

Grundtyp: Ein Grundtyp umfasst alle biologischen Arten, die direkt oder indirekt miteinander kreuzbar sind, wobei der Mischling nicht fruchtbar sein muss.

heterozygot: mischerbig; zwei Allele desselben Gens eines Individuums sind verschieden.

homöotisch: „gleichmachend“; Gene, deren Mutationen zur teilweisen oder vollständigen Umwandlung von Strukturen führen.

Hybride: Mischling.

Isoenzyme: Proteine verschiedener Aminosäuresequenz, aber mit gleicher Funktion.

Kronenart: Eine am oberen Ende des Stammbaums stehende (d. h. jüngste) Art.

Meiose: Reifeteilung, Bildung der Geschlechtszellen.

Mendel'sche Artbildung: Artbildung,

die einerseits auf → Meiose beruht, durch die eine Fülle von Phänotypen mit unterschiedlichen Kombinationen von Merkmalsausprägungen hervorgerufen werden kann, und andererseits durch Fortpflanzungsisoliation erfolgt, wodurch diese Phänotypen fixiert werden. Die Vielfalt der Phänotypen beruht nach diesem Konzept auf präexistenter Variation wie z. B. Mischerbigkeit, Epistasie (Form der Genunterdrückung) oder springenden Genen (transponierbare Elemente).

Merkmal: Bestimmtes Kennzeichen des Phänotyps, entspricht einem Gen (oder mehreren). Beispiel: Das Merkmal „Blütenfarbe“ (nicht: die tatsächlich ausgeprägte Farbe selbst).

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

phänotypisch: äußere Erscheinungsform (Morphologie, Anatomie, Physiologie) betreffend.

Polyploidie: Vervielfachung (meist Verdopplung) des gesamten Erbguts.

Radiation: → adaptive Radiation.

rDNA: ribosomale DNA.

Tarweeds: Arten der Madiinae, die auf dem amerikanischen Festland vorkommen. Madiinae auf Hawaii gehören zur Silberschwert-Gruppe.

taxonomisch: die Klassifikation bzw. Ordnung der Lebewesen betreffend.

Tribus: taxonomische Kategorie zwischen Gattung und Familie.

FRIAR EA & ROBICHAUX RH (2003) Conservation Genetics of the Silversword Alliance. 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 183–192.

LANDIS MJ, FREYMAN WA & BALDWIN BG (2018) Retracing the Hawaiian Silversword radiation despite phylogenetic, biogeographic, and paleogeographic uncertainty. *bioRxiv preprint* vom 17.04.2018; doi: <http://dx.doi.org/10.1101/301887>.

MCGLAUGHLIN ME & FRIAR EA (2011) Evolutionary diversification and geographical isolation in *Dubautia laxa* (Asteraceae), a widespread member of the Hawaiian Silversword Alliance. *Ann. Bot.* 107, 357–370.

MENDEL JG (1866) Versuche ueber Pflanzenhybriden. *Verh. Naturforsch. Vereins Bruenn* 4, 3–47.

WAGNER WL, BRUEGMANN MM, HERBST DM & LAU QC (1999) Hawaiian vascular plants at risk. *Occasional Papers of the Bishop Museum*. 60, 1–58.

WITTER MS (1988) Duplicate expression of biochemical gene markers in the Hawaiian Silversword Alliance (Madiinae: Compositae). *Biochem. Syst. Ecol.* 16, 381–392.

Anschrift des Verfassers:

Nigel Crompton, SG Wort und Wissen,

Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn;

E-Mail: nigel.crompton@cornerstone.edu