

## Die Radiation der Silberschwert-Gruppe (Familie Asteraceae) von Hawaii und die Rolle der Polyploidie

Nigel Crompton



Juli 2021

# Inhalt

## Die Radiation der Silberschwert-Gruppe (Familie Asteraceae) von Hawaii und die Rolle der Polyploidie

kompakt .....	3
Einführung .....	3
Asteraceae, die Familie der Silberschwert-Gruppe .....	5
Taxonomie der Asteraceae .....	7
Phänotypische Merkmalsausprägungen der Silberschwert-Gruppe .....	9
Artenvielfalt innerhalb der Silberschwert-Gruppe .....	12
Hybridisierung in der Silberschwert-Gruppe .....	13
Hybriden und der Ursprung der Arten .....	15
Wie die Silberschwert-Gruppe begann .....	18
Die Radiation der Silberschwert-Gruppe .....	21
Allgemeine Aspekte der Radiation der Silberschwert-Gruppe .....	23
Eine kurze Geschichte der Silberschwert-Gruppe .....	24
Schlussfolgerungen .....	26
Quellen .....	28

### Zum Titelbild:

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

# Die Radiation der Silberschwert-Gruppe (Familie Asteraceae) von Hawaii und die Rolle der Polyploidie

## Einführung

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. Nur durch die noch abgelegene Osterinsel in den Schatten gestellt, könnte dieser Archipel als das Ende der Erde betrachtet werden. Als sich die Menschheit über die gesamte Erdoberfläche zerstreute, waren die polynesischen Inseln die letzten, die besiedelt wurden. Von diesen wurden der Hawaii-Archipel und die Osterinsel als letzte erreicht. Es waren die Polynesier mit ihrer Doppelrumpf-Plattform-Segelkanu-Technologie, die sich schließlich der Herausforderung des großartigen, scheinbar endlosen Pazifiks stellten. Von ihrer Inselbasis der Südsee aus überquerten sie nach Norden den Äquator und erreichten schließlich um 1000–1100 n. Chr. die Hawaii-Inseln und besiedelten sie (Wilmschurst et al., 2011; Athens et al., 2014; Ioannidis et al., 2020). Zuerst kamen Pioniere von den Marquesas-Inseln. Einige Jahrhunderte später überwältigten und unterwarfen die physisch größeren und aggressiven Tahitianer diese frühen Pioniere, die „Menehune“, und eliminierten sie fast vollständig. Sie wurden zum Stoff von Legenden. Wiederum einige Jahrhunderte danach kamen die ersten Europäer, zuerst im Geheimen die Spanier. Diese nannten die Inseln „Isla de Mesa, de los Monjes y Desgraciada“ (Die Tafel der Mönches und des Wichtes), aber schließlich fanden auch die Briten diese Inseln. 1778 landete Kapitän Cook bei Oahu. Er nannte den Archipel nach seinem Patron die „Sandwich-Inseln“. Dort verlor er sein Leben. Seither aber ist ein endloser Strom von Einwanderern aus zahlreichen Ländern gekommen, um auf den herrlichen, immer sommerlichen, paradiesischen Inseln zu wohnen und sie ihre Heimat zu nennen (Abb. 1). Viel zu ablegen, als dass die Briten um sie kämpfen wollten, waren sie für die aufstrebenden Vereinigten Staaten von großer strategischer Bedeutung, und 1859 wurde der Hawaii-Archipel unter teilweise dubiosen politischen Umständen als 50. und letzter Bundesstaat den Vereinigten Staaten von Amerika einverleibt. Ihre Flagge spiegelt noch immer diese jüngere Geschichte

## Kompakt

Die Silberschwert-Sippe\* (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“<sup>1</sup> (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 präexistente genetischen Programmen gründet. Die Vererbung von Merkmalsausprägungen, der Grad der Heterozygotie und die Fähigkeit zur Hybridisierung werden im Rahmen der Stammesgeschichte der Silberschwert-Gruppe untersucht. Die gut begründete Schlussfolgerung lautet, dass diese adaptive Radiation und die zu ihr gehörenden Arten auf den Inseln durch genetische Mechanismen entstanden sind, die die Mendel'sche Artbildung – Meiose\* und Fortpflanzungsisolierung\* – widerspiegeln, und dass Mutationen grundsätzlich eine unwesentliche und vor allem schädliche Rolle spielten.

wider. Sie behält die Streifen der US-Flagge bei, aber in der linken oberen Ecke sind nicht die Sterne, sondern der Union Jack der britischen Flagge zu sehen.

Die hawaiianische Inselkette ist vulkanischen Ursprungs. Dies spürt man heute noch, und der Vulkanismus wird oft in den Nachrichten erwähnt (Abb. 2). In der südöstlichen Ecke der

Mit einem Stern\* versehene Begriffe werden im Glossar erklärt.

**Abb. 1** Kalalau-Tal, Kaua'i, Nordwest-Hawaii'i. (Foto: Nigel Crompton)

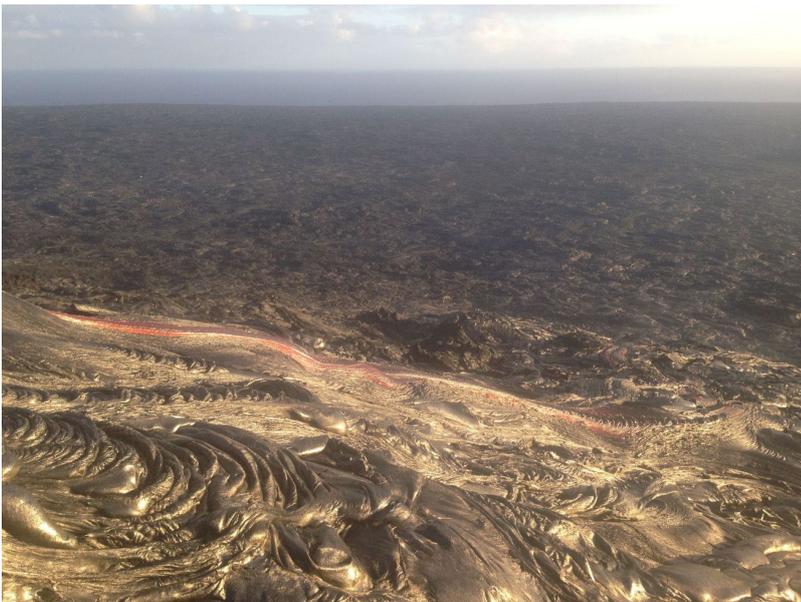


größten der acht Inseln kommt ständig neues Land hinzu. Es gibt viele geologische Debatten über die Quelle dieser Lava, und viele Einzelheiten sind erst kürzlich entdeckt worden. Die Inseln sind Teil der kontinentalen Kruste, und diese ist einzigartig auf unserem Planeten. Man vermutet, dass alle erdähnlichen inneren Planeten eine so genannte „ozeanische“ Kruste haben, aber nur die Erde hat auch eine kontinentale Kruste. Sie ist weniger dicht als die ozeanische Kruste und schwimmt daher auf ihr. 1983 veröffentlichte die populärwissenschaftliche Zeitschrift *Scientific American* eine Sonderausgabe über die Geologie der Erde. Der Artikel, in dem die kontinentale Kruste thematisiert wurde, endete mit der Klage, dass unser Mangel an Wissen „eine große Herausforderung für das Verständnis der Entstehung der Kontinente“ darstelle (Burchfiel, 1983).

Im selben Jahr schlugen Campbell und Taylor (1983) die Lösung vor: „Wasser ist wesentlich für die Bildung von Graniten, und Granit wiederum ist wesentlich für die Bildung stabiler Kontinente.“ Die Erde hat eine große Menge an Wasser unter der Oberfläche im Mantel und im Kern (Li et al., 2020). In Tiefen von 410–660 km durchläuft das Mantelgestein in der Übergangszone mineralische „Phasenwechsel“ (Lebedev et al., 2002; Fei et al., 2017; Taylor et al., 2019). Dadurch ist das Gestein in der Lage, so viel Wasser zu halten wie die gesamte Hydrosphäre der Erde, d. h. alle ihre Ozeane, Seen und Flüsse zusammen (Bercovici & Karato, 2003; Keppler, 2014; Pearson et al., 2014; Schmandt et al., 2014; Tschauner et al., 2018). Auch wenn es gegen die Intuition geht: Der Überschuss an

Wasser ist für den Vulkanismus auf unserem Planeten verantwortlich; für die einzigartige Bildung von Kontinentalkruste, für die fortschreitende Entstehung von Gebirgsketten und Inselbögen sowie für abgelegene Inseln wie Hawaii, die Osterinsel und Island (Tarbuck et al., 2014; Ni et al., 2017). 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 diese zwangsläufig immer weiter nach oben gedrückt, bis sie nahe der Oberfläche abkühlen und dort riesige Magmakammern und Gebirgsketten bilden oder bis sie an der Oberfläche auslaufen und dort Massen von Lavaströmen und ozeanischen Inseln bilden. Auf diese Weise entsteht Land, und obwohl der Prozess dem Apostel Petrus unbekannt war, schrieb er: „Die Erde hatte aus Wasser und durch Wasser Bestand“ (2. Petrus 3,5).

Nach dem plattentektonischen Konzept beginnt der Tiefenwasserkreislauf der Erde typischerweise, wenn tektonische Platten kollidieren und die schwerere ozeanische Kruste unter die leichtere kontinentale Kruste gedrückt wird. Wenn eine tektonische Platte nach unten gedrückt wird (unter die Kruste subduziert wird), setzt sie Wasser frei, so dass das umgebende Gestein schmilzt und als Magma aufsteigt (Plummer et al., 2016; Coltice et al., 2019). Helle Gebirgsketten mit granitischen Wurzelzonen bilden sich im Landesinneren entlang der kontinentalen Küsten (z. B. die Kaskadenberge und die Anden) oder Inselketten bilden sich seewärts entlang der Kontinentalküsten (z. B. die Kleinen Antillen und japanische Archipel). Abgelegene ozeanische Inseln wie Hawaii bilden jedoch eine Ausnahme. Sie liegen zu weit von den Rändern jeglicher tektonischer Platten entfernt. In diesen Fällen geht man davon aus, dass wasserbeladene ozeanische Kruste tief in den unteren Erdmantel subduziert wurde, bevor sie ihr Wasser freigesetzt hat, vielleicht sogar bis zum äußeren Kern (Townsend et al., 2016; Hasan et al., 2016; Hirose et al., 2017). Das geschmolzene Gestein (Magma) bildete dann einen aufsteigenden Diapir, der sich beim Erreichen der festen Lithosphäre sammelte, bevor er an wenigen heißen Stellen (Hotspots) durchschmolz. In diesem Fall stiegen nicht helle Granite, sondern dunkle Basalte an die Oberfläche und bildeten abgelegene Inseln und Inselketten (French & Romanovicz, 2015; Romanovicz, 2017; Lau et al., 2017). Durch diesen Prozess entstanden in der Vergangenheit, als der Erdmantel noch heißer war, andere, sogar noch größere Inseln, z. B. Puhahonu (Garcia et al., 2020). Neuere Untersuchungen bestätigen, dass es sich nicht um einen langsamen Prozess han-



**Abb. 2** Frische Lava im Zusammenhang mit dem Ausbruch des Vulkangraben am Kilauea-Vulkan 2018, 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)

delt. Magma, das ebenfalls durch einen Hotspot gebildet wurde, steigt 2,4 km pro Tag durch die Kruste unter Island auf (Mutch et al., 2019). Diese Geschwindigkeit ist noch bescheiden. In Kimberlite-Röhren steigt Magma sogar etwa 100 km pro Tag auf (Russell et al., 2012; Brett et al., 2015). 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 (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. Die Nachkommen hybridisierten und brachten im Laufe der Zeit eine Fülle phänotypisch außerordentlich vielfältiger, aber genetisch alle 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*, *Wilkesia* und *Argyroxiphium* verteilen. Es sind phänotypisch\* bemerkenswert vielfältige Pflanzen innerhalb der Familie der Korbblütler (Asteraceae), die auf den Hawaii-Inseln endemisch\* sind (Abb. 3). Es 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 Pflanzenfamilie, den Asteraceae, mit 32.913 benannten Arten in 1.911 Gattungen. Insgesamt umfassen die bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen) etwa 369.000 bekannte Arten, so dass die zweikeimblättrige Familie Asteraceae fast 9% davon umfasst. Die einzige andere Familie mit vergleichbarer Größe, die Orchidaceae, umfasst 28.000 benannte Arten, weist jedoch sehr viel mehr Hybriden auf. Trotz der großen Anzahl von Arten erklärt Mendels (1866) Gesetz der exponentiellen Kombinationen der Merkmalsausprägungen\*

## Glossar

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

**Antherenröhre:** zu einer schmalen Röhre verwachsenen Staubbeutel; die Staubfäden bleiben dabei jedoch frei.

**anzestral:** einen stammesgeschichtlichen Vorläufer betreffend

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

**Apomorphie:** abgeleitetes („höherentwickeltes“) Merkmal

**Braktee:** Hochblatt, Blatt im Bereich des Blütenstandes

**Dendrogramm:** Ähnlichkeitsbaum mit gabeliger Verzweigung

**dimorph:** es kommen zwei gestaltliche Ausprägungen vor.

**Dysploidie:** das Auftreten unterschiedlich vervielfachter Einzel-Chromosomen im haploiden einfachen Chromosomensatz der Individuen einer Art.

**Einfang von Plastidengenen:** hypothetischer evolutionärer Prozess, bei dem durch Hybridisierung verschiedener Arten und anschließende Rückkreuzungen eine Pflanze mit einer neuen genetischen Kombination aus Kern- und Chloroplasten-Erbgut entsteht.

**endemisch:** in einem begrenzten Gebiet vorkommend

**epigäisch:** oberirdisch

**Fortpflanzungsisolation:** Trennung von Populationen und Unterdrückung eines Genaustauschs.

**Gbp:** Gigabasenpaare (Milliarden Basenpaare)

**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

**homöotisch:** „gleichmachend“.

**Hybride:** Mischling.

**Kronenart:** Eine am oberen Ende des Stammbaumsstehende(d.h.jüngste)Art

**libriform:** länglich und dickwandig, mit verschmälertem Ende.

**Mbp:** Megabasenpaare (Millionen Basenpaare)

**modal:** Kombination von Merkmalsausprägungen, die bei einer Gruppe am häufigsten vorkommt.

**Meiose:** Reifeteilung, Bildung der Geschlechtszellen.

**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.

**monokarpisch:** Pflanzen, die in ihrem Lebenszyklus nur einmal blühen und fruchten (= hapaxanth)

**monomorph:** es kommt nur eine gestaltliche Ausprägung vor.

**pädomorph:** Auftreten eines Merkmals eines frühen Entwicklungsstadiums eines Vorfahren im Erwachsenenstadium eines Nachfahren.

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

**Polyloidie:** 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 Pallea genannt)

**sympatrisch:** Im gleichen geografischen Gebiet vorkommend

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

**Translokation:** Verschiebung eines Gens an eine andere Stelle des Erbguts.

**Tribus:** taxonomische Kategorie zwischen Gattung und Familie

**Turgor:** Druck der Zellflüssigkeit

**zytogenetisch:** betrifft das Teilgebiet der Genetik, das die Chromosomen untersucht.

leicht, woher diese Fülle stammt. 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 mehr als eine Million Arten hervorbringen (Crompton, 2019a; b).

Die Familie Asteraceae (auch als Compositae bezeichnet) war bisher in 13 Unterfamilien un-

**Abb. 3** 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. Rechts von ihnen sind getrocknete Reste einer der letztjährigen blühenden Pflanzen zu sehen. 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. (Foto Eve Keren MacLean, mit freundlicher Genehmigung)



terteilt. 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. Reproduktive Isolationsmechanismen sind jedoch viel zu zahlreich und wirksam, als dass sich diese separaten Grundtypen zu einem übergreifenden, erweiterten Grundtyp verbinden könnten. Morphologisch gesehen ist es nicht unvernünftig, alle Asteraceae als zu einer einzigen Familie gehörend zu behandeln. Molekulare Sequenzierungsdaten unterstützen sicherlich eine ein-

zige Phylogenie (Mandel et al., 2019). Allerdings sind die auf der Morphologie oder molekularen Sequenzierung beruhenden Daten oft kontinuierlich (d. h. ohne klare Grenzen), so dass sie für die schlüssige Definition diskreter taxonomischer Gruppen (d. h. Gruppen mit klaren Grenzen) ungeeignet sind. Solche faszinierenden Fragen sprengen den Rahmen der vorliegenden Arbeit, die sich nur mit einem Teil des Madiaceae-Tribus innerhalb der Familie der Asteraceae befasst. Er konzentriert sich auf die Untertribus der Madiinae und untersucht einige Merkmale der kalifornischen Tarweeds, vor allem aber 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 Einzelblütchen (vgl. Abb. 4). Weil es sich nicht um eine echte Blüte handelt, wird es auch als Pseudanthium (= Scheinblüte) bezeichnet. Die Körbchen können ihrerseits wieder zu zusammengesetzten Blütenständen (Köpfchenständen) vereinigt sein. In der Unterfamilie Asteroideae, 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. 4). 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 der freie Teil der Krone stark vergrößert und bildet die Zunge. Bei den Madiinae sind die Zungenblüten – soweit vorhanden – dreizipflig. Bei vielen Gattungen sind viele Einzelblütchen als „Röhrenblüten“ zu einer zentralen „Scheibe“ zusammengefügt, die von einem peripheren Ring von „Zungenblüten“ umgeben ist. Pflanzen mit einer zentralen Scheibe von Röhrenblüten, mit oder ohne Ring von Zungenblüten (wie Abb. 4), bilden die Unterfamilie der Asteroideae (oder Tubuliflorae). Pflanzen ohne die zentrale Scheibe, sondern mit Körbchen, die nur aus Zungenblüten (auch Strahlenblüten bezeichnet) bestehen, bilden die Unterfamilie Cichorioideae (oder Liguliflorae).

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 gewöhnlich als Flugorgan dient. Darüber hinaus verschmelzen die Staubbeutel (aber nicht ihre Fäden) zu einem engen Schlauch (Antherenröhre, oder „Synanther“ im Englischen), der den Griffel umhüllt, durch den der Pollen nach oben befördert wird (vgl. Abb. 4). Diese Antherenröhren sind für die ganze Familie der Asteraceae so charakteristisch, dass die wissenschaftlichen Studien der Korbblütler „Synantherologie“ genannt werden. Röhren- und Zungenblüten können zu einsamigen Früchten reifen, die als Achänen bezeichnet werden. Die Pusteblume des Löwenzahns besteht aus kugelförmig angeordneten Achänen, jede mit einem markanten Pappus, der eine Art „Fallschirm“ bildet. (Strasburger, 2014).



## 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 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 einem unangemessenen Glauben an Zahlen zu tun hat. Das Problem liegt hier in der modellbasierten, algorithmischen Zwangsläufigkeit. Die Algorithmen führen immer zu irgendeiner Phylogenie, aber diese wird oft nur schwach durch gemeinsame phänotypische Merkmale gestützt. Das ist ein besonders schwer lösbares Problem.

Die vergleichende Sequenzierung spaltet die Helianthodae in Gattungsgruppen (Tribus) auf, darunter die Madiaceae, aber es handelt sich um eine sehr komplexe taxonomische Gruppe. Forscher streiten darüber, ob die Madiaceae nur als eine Untertribus der Tribus Heliantheae betrachtet werden sollten, oder ob die Heliantheae und die Untertribus Madiinae innerhalb der Tribus Helenieae zusammengefasst werden sollten. Unabhängig von anatomischen Feinheiten und verwirrenden Kombinationen sich überlappender Merkmale liefern DNA-Sequenzierungsalgorithmen zwangsläufig eine Phylogenie, und wie immer harte Zahlen beenden die Diskussion. Die netzartige Natur der Artbil-

**Abb. 4** 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 Seitenhärrchen 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).

dung aufgrund von Hybridbildung kann jedoch von solchen Algorithmen oft nicht erfasst werden, da sie darauf ausgelegt sind, gabelig verzweigte Phylogenien zu erstellen. Wenn 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 die tatsächlichen Details der Radiation enthüllen oder nur modellbasierte, statistische Näherungen sind, ist eine wichtige Frage. Idealerweise sollten Sequenzdaten vieler Gene akribisch verglichen werden. Wenn DNA-Sequenzdaten darauf hinweisen, dass eine Gruppe zwar existiert, es aber unmöglich ist, ihren Arten gemeinsame (auslesbare) Merkmale (Apomorphien) zuzuordnen, gibt es keinen Grund zur Annahme, dass die natürliche Selektion der Mechanismus ist, der hinter der Existenz der betreffenden Gruppe steht. Der Verlust der Heterozygotie (Mendel'sche Artbildung) ist der wahrscheinlichere Mechanismus, der für den Ursprung der Gruppe verantwortlich ist, gerade weil sie zu abgrenzbaren Gruppen führt, dabei aber keine natürliche Selektion erfordert.

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. 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 be-

kannt, sondern nur ein anerkannter Satz von gemeinsamen Merkmalen. Dazu gehören gemeinsame chemische Sekrete und gemeinsame Blütenkopfstrukturen, wie z. B. das Vorhandensein oder Fehlen von Spreublättern (= schuppenförmige Tragblätter der Einzelblütchen). 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 Trichomformen: uniserat – eine einzige Zellsäule, meist zur Gewährleistung eines UV-Schutzes –, und biserat-drüsig – zwei oder mehr Zellsäulen, die meist die teerartige Sekrete aussondern, um Pflanzenfresser abzuwehren.

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 beide Arten von Trichomen und bei den Röhrenblüten spitz zulaufende Griffel. Dagegen haben die Mitglieder der Silberschwert-Gruppe nur uniserate Trichomen (auf den Hawaii-Inseln gibt es relativ wenige Pflanzenfresser, sodass die biserat-drüsigen Trichome nicht benötigt werden) und bei den Röhrenblüten spatelförmige Griffel (Carlquist, 1959; Baldwin, 2003b). Ein Merkmal, das die Kladen unterscheidet, aber im Feld zur Unterscheidung nicht praktikabel ist, sind Unter-

**Tab. 1** Merkmal und ihre alternativen Merkmalsausprägungen (Abkürzungen sind in Klammern angegeben).

1. **Geografisches Gebiet [Gebiet]:** Kaua'i (K), O'ahu (O), Maui (M), Big Island (H, Hawa); Maui Nui (MN), Mauna Kea (Kea), Mauna Loa (Loa), Ost (E), West (W)
2. **Karyotyp/Ökozone [Kar/Öko]:** Chromosomenzahl / trocken (Dry), nass (Wet), Moor (Bog), alpin (Lava)
3. **Pflanzenhabitus [Habit]:** Rosettenpflanze (RosPlt), Strauch (Shrub), Liane (Liana), Baum (Tree), Polsterpflanze (MatPlt)
4. **Verzweigungstyp [ÄstTyp]:** (kaudal (Caud), basal, Kriechend (Creep), terminal (Term))
5. **Form der Äste [ÄstFm]** rar, spärlich (Spa), dicht (Den); kurz (Sh), mittel (Md), lang (Lg)
6. **Blattform [BltFm]:** schwertförmig (Swo), lanzettlich (Lan), Breit (Brd); sukkulent (Suc), nicht sukkulent (NS), gezackt (Ser)
7. **Blattzustand [BltZs]:** spärlich (Spa), dicht (Den); winzig (Ti) kurz (Sh), mittel (Md), lang (Lg)
8. **Pflanzenhaare [BltHr]:** kahl (Glab), flaumhaaring (Hairy), stark behaart (Torm)
9. **Blühverhalten [Blüte]:** monokarp (Mo), polykarp (Po) / Einzelblütchen je Körbchen: <5 (Fe), 5-10 (So), 10-20 (Ma), >20 (Ab)
10. **Körbchen Farbe [Farbe]:** gelb (Y), grün (G), violett (P), weiß (W), blasse Farbe (kleine Buchstabe); die Farbe-Vierergruppe der Reihe nach zeigt: Hüllblätter, Blütenkrone, Antherenröhre und Griffel an
11. **Köpfchenstand-Typ [KS-Typ]:** Scheinquirl (Vertici), Rispe (Panicle), Doldentraube (Corymb), polychasiale Zyme (PolCym), Dolde (Umbel), Doppeltraube (BiRac), Dreifachtraube (TriRac), Dichasium (Dichas)
12. **Köpfchenstand-Status [KS-Stat]:** einfach (Sin), spärlich (Spa), dicht (Den) / klein (Sml), mittel (Md), groß (Lrg)

schiede in den Holzfasern. Tarweeds haben monomorphe\* libriforme Holzfasern, während Mitglieder der Silberschwert-Gruppe dimorphe\* libriforme\* Fasern besitzen (d. h. zwei Typen: eine kurz, breit und mehrschichtig, die anderen länger, schmal und weniger organisiert; Carlquist, 2003). Gray (1852) fügte die beiden Kladen zusammen, Keck trennte sie (1936), und Carlquist (1952) fügte sie wieder zusammen. Nach molekularen Daten gehören die Tarweeds und die Silberschwert-Gruppe zusammen, und obwohl DNA-Sequenzierungsdaten kein absoluter Beweis sind, scheinen sie hier doch brauchbar zu sein.

Taxonomen legen großen Wert auf manchmal scheinbar obskure phänotypische Merkmale, die sie zur Gruppierung von Arten in gemeinsame Taxa verwenden. Das kann überraschend sein. Schwesterarten können die gleiche obskure Form des Griffels aufweisen, aber ansonsten können die beiden Pflanzen außerordentlich unterschiedlich sein. Schwesterarten können unterschiedliche Blütenfarben haben, z. B. gelb gegenüber weiß; oder sie haben unterschiedliche Pflanzenformen, z. B. kleine, krauti-ge einjährige (einjährige, nicht verholzte) Pflanzen gegenüber großen, mehrjährigen Bäumen (mehrjährige, verholzte). Botaniker halten einige Merkmale für grundlegend und wichtig für die Klassifikation (Blütentyp, Vorhandensein oder Fehlen von spezialisierten Brakteen\*, verschiedene Pflanzensekrete). Andere Merkmale halten sie für sekundär und weniger wichtig (Blütenfarbe, sekundärer Wuchs oder „Verholzung“, Pflanzenform oder „Habitus“). Diese sekundären Merkmale beeinflussen das Aussehen einer Art erheblich, sind aber für die Frage, zu welcher Gattung oder zu welcher Tribus die Art gehört, von geringer oder keiner Bedeutung. Diese sekundären Merkmale sind unter den Mitgliedern ihrer Gattung oder ihrer Tribus unterschiedlich kombiniert und führen zu einer umfangreichen phänotypischen Vielfalt, aber die Pflanzen selbst bleiben alle eng miteinander verwandt.

## Phänotypische Merkmalsausprägung der Silberschwert-Gruppe

Die Mitglieder der Silberschwert-Gruppe zeigen eine Vielzahl von alternativen Eigenschaften. Eine Auswahl davon ist in Tab. 1 (und Tab. 2) aufgelistet. Die erste Eigenschaft, der Standort, ergibt sich aus der geographischen Herkunft innerhalb der Gruppe. Die anderen Eigenschaften resultieren direkt aus den Chromosomen und Genen. Wenn präexistente genetische Programme aktiviert werden, tauchen Ausprägungen plötzlich in den Linien auf. Ei-

nige genetische Programme tragen zu mehr als einer Ausprägung bei, was manchmal zu unerwarteten Kombinationen von Ausprägungen führen kann. „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 dem die Physiologie einer Spezies ihr Gedeihen ermöglicht. „Pflanzenhabitus“ bezieht sich auf die Wuchsform einer Pflanze, z. B. Baum, Strauch, Rosettenpflanze, Liane (verholzte Kletterpflanze). „Verzweigungstyp“ bezieht sich auf die Position entlang des Hauptstammes, wobei sich „kaudal“ auf den Hauptstamm im Allgemeinen bezieht. „Form der Äste“ bezieht sich sowohl auf die Dichte als auch auf 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. „Blühverhalten“ bezieht sich darauf, 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 Einzelblütchen je Körbchen wider. Die „Farbe des Körbchens“ bezieht sich auf die Farbe der Strukturen des Körbchens: Involucrum (Hüllblätter), Corolla (Blütenkrone), Antherenröhre und Griffel. Der „Köpfchenstand-Typ“ bezieht sich auf den Köpfchenstand, also die Anordnung der Körbchen im gesamten Blütenstand. Der grundlegende Köpfchenstandstyp ist traubig, d. h. es gibt einen zentralen Stängel mit seitlich angeordneten Köpfchen. Wenn sich die Blüten einer Traube von oben gesehen in einer Ebene ausrichten, handelt es sich um eine Dol-dentraube. Wenn einzelne Körbchen paarweise entlang des zentralen Stängels positioniert sind, handelt es sich um eine zweizählige Traube. Wenn ein Paar Einzelblüten unterhalb der Endblüte positioniert ist, handelt es sich um ein Dichasium, und wenn kurzstielige Dichasien (keine Einzelblüten) paarweise entlang des zentralen Stängels positioniert sind, handelt es sich um einen Scheinquirl (Scheinquirl) – wie bei der Minze. Wenn Einzelblüten zu dritt angeordnet sind, handelt es sich um eine dreiteilige Traube. Wenn Trauben (keine Einzelblüten) entlang des zentralen Stängels positioniert sind, handelt es sich um eine Rispe – wie bei einem Baum, und wenn Rispen (keine Einzelblüten) ansetzen, handelt es sich um ein polychasiales Zyme. Wenn viele Einzelblüten allesamt endständig positioniert und ihre Blüten halbkugel-

Name	Gebiet	Kar/Öko	Habit	ÄstTyp	ÄstFm	BltFm	BltZs	BltHr	Blüte	Farbe	KS-Typ	KS-Stat
<b>Gruppe 1 (Klade <i>Wilkesia</i>)</b>												
<i>W. gym</i>	Kauai	14/Dry	RosPlt	Caud	RarMd	SwoSuc	DenLg	Glab	Mo/Ab	GWWp	Vertici	SinLrg
<i>W. hob</i>	Kauai	14/Dry	RosPlt	Caud	SpaSh	SwoSuc	SpaMd	Glab	Po/Ab	Ggpg	Vertici	SinSml
<i>D. pal</i>	Kauai	14/Bog	Shrub	Basal	DenMd	LanNS	SpaMd	Glab	Po/Ma	PWPW	Panicle	SpaSml
<i>D. rai</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Creep	SpaMd	LanNS	SpaMd	Glab	Po/Ma	PWPW	Corym	SpaSml
<i>D. lat</i>	Kauai	14/Wet	Liana	Term	SpaLg	BrdNS	SpaMd	Glab	Po/Fe	GYPY	PolCym	SpaMd
<b>Gruppe 2 (Klade <i>Dubautia K+</i>)</b>												
<i>D. pau</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Basal	SpaMd	LanNS	SpaMd	Glab	Po/Fe	pYYY	PolCym	SpaMd
<i>D. knuK</i>	Kauai	14/Wet	Tree	Basal	DenLg	BrdNS	SpaMd	Glab	Po/Ma	PpPP	Umbel	SpaMd
<i>D. knuF</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Basal	DenLg	BrdNS	SpaMd	Glab	Po/Ma	PpPP	Panicle	SpaMd
<i>D. knuN</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Basal	DenLg	BrdNS	SpaMd	Glab	Po/Ma	PpPP	?	SpaMd
<i>D. laxL</i>	OM	14/Wet	Shrub	Caud	SpaMd	LanNS	SpaMd	Glab	Po/Fe	PYPY	PolCym	SpaMd
<i>D. laxN</i>	KO	14/Bog	Shrub	Basal	DenMd	LanNS	SpaMd	Hairy	Po/Ma	GYPY	PolCym	SpaMd
<b>Gruppe 3 (Klade <i>Dubautia K+</i>)</b>												
<i>D. mic</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Term	SpaLg	LanNS	SpaMd	Glab	Po/So	MYPY	Panicle	SpaMd
<i>D. plnP</i>	KOMH	14/Wet	Tree	Caud	SpaMd	BrdNS	SpaMd	Glab	Po/Ma	GYPY	PolCym	DenMd
<i>D. plnH</i>	KOMH	14/Wet	Shrub	Basal	SpaMd	BrdNS	SpaMd	Hairy	Po/Ma	GYPY	Panicle	SpaMd
<i>D. plnM</i>	KOMH	14/Wet	Shrub	Basal	SpaMd	BrdNS	SpaMd	Glab	Po/Ab	MYPP	PolCym	SpaLrg
<b>Gruppe 4 (Klade <i>Dubautia K+</i>)</b>												
<i>D. imb</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Basal	DenSh	LanNS	SpaMd	Glab	Po/Fe	GPPY	PolCym	SpaSml
<i>D. laeT</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Caud	SpaMd	BrdSer	DenMd	Glab	Po/So	GYYY	PolCym	SpaMd
<i>D. laeP</i>	Kauai	14/Wet	Shrub	Caud	SpaMd	BrdSer	DenSh	Glab	Po/So	GYYY	PolCym	SpaMd
<i>D. wai*</i>	Kauai	14/Bog	MatPlt	Basal	DenSh	BrdSer	DenSh	Glab	Po/So	GYPY	PolCym	DenMd
<b>Gruppe 5 (Klade <i>Dubautia OMH</i>)</b>												
<i>D. her</i>	Oahu	13/Dry	Shrub	Caud	SpaSh	LanNS	DenSh	Glab	Po/Ma	GYPY	PolCym	SpaMd
<i>D. she</i>	Oahu	13/Wet	Shrub	Term	SpaSh	LanNS	DenSh	Glab	Po/Fe	GYYY	Panicle	DenMd
<b>Gruppe 6 (Klade <i>Dubautia OMH</i>)</b>												
<i>D. men</i>	Maui	13/Dry	Shrub	Basal	DenMd	LanSuc	DenSh	Glab	Po/Ma	GYPY	PolCym	SpaSml
<i>D. pla</i>	Maui	13/Dry	Shrub	Basal	DenMd	LanNS	DenSh	Glab	Po/Ma	GYPY	BiRac	SpaMd
<i>D. ret</i>	Maui	13/Wet	Tree	Term	DenLg	LanNS	DenSh	Glab	Po/So	GYPY	BiRac	SpaMd
<b>Gruppe 7 (Klade <i>Dubautia OMH</i>)</b>												
<i>D. arb</i>	Hawa	13/Dry	Tree	Basal	DenMd	LanNS	DenMd	Glab	Po/Ab	GYPY	TriRac	SpaMd
<i>D. cilC</i>	Hawa	13/Dry	Shrub	Caud	DenSh	LanSuc	DenSh	Glab	Po/So	GYPY	BiRac	SpaMd
<i>D. cilG</i>	H. Kea	13/Dry	Shrub	Caud	DenSh	LanSuc	DenSh	Glab	Po/Fe	GYPY	Dichas	SpaMd
<i>D. scaS</i>	MN H	14/Wet	MatPlt	Creep	DenSh	LanNS	DenTi	Glab	Po/So	GWPW	Corym	DenSml
<i>D. scaL</i>	MN H	14/Lava	Shrub	Creep	DenSh	LanNS	DenNa	Glab	Po/So	GWPW	Corym	DenSml
<i>D. linH</i>	Hawa	13/Dry	Shrub	Basal	DenMd	LanNS	DenSh	Glab	Po/Fe	GYPY	Panicle	DenMd
<i>D. linL</i>	Maui	13/Dry	Shrub	Basal	DenMd	LanNS	DenSh	Glab	Po/Fe	GYPY	Panicle	DenMd
<b>Gruppe 8 (Klade <i>Argyroxiphium</i>)</b>												
<i>A. sanM</i>	Maui	14/Dry	RosPlt	Basal	RarSh	SwoSuc	DenLg	Torm	Mo/Ab	GpPP	Panicle	DenLrg
<i>A. sanS</i>	H. Kea	14/Dry	RosPlt	Basal	RarSh	SwoSuc	DenNa	Torm	Mo/Ab	GpPP	Panicle	DenLrg
<i>A. graE</i>	M, E.	14/Bog	RosPlt	Basal	RarSh	SwoNS	DenMd	Torm	Mo/Ab	GgPg	Panicle	DenMd
<i>A. graW</i>	M, W.	14/Bog	RosPlt	Basal	RarSh	SwoNS	DenMd	Torm	Mo/Ab	GgPg	Panicle	DenMd
<i>A. cal</i>	M, W.	14/Bog	RosPlt	Basal	RarSh	SwoSuc	DenLg	Torm	Mo/Ab	GPPP	Panicle	DenMd
<i>A. kau</i>	H. Loa	14/Bog	RosPlt	Basal	RarSh	SwoSuc	DenLg	Torm	Mo/Ab	GpPp	Panicle	DenLrg
<i>*Incertae sedis.</i>												
<b>Heterozygotie-Werte</b> der Kladen = Anzahl der Abweichungen von der normalen Ausprägung der Merkmale in einer Gruppe im Verhältnis zur Gesamtzahl der Arten der Gruppe: <b><i>Wilkesia</i>, 8.2</b> (= 41/5); <b><i>Dubautia K+</i>, 4.2</b> (= 59/14); <b><i>Dubautia OMH</i>, 4.2</b> (= 50/12); <b><i>Argyroxiphium</i>, 2.7</b> (= 16/6)												

**Tab. 2** Merkmale der einzelnen Arten der Silberschwert-Gruppe. Abkürzungen der Merkmale siehe **Tab. 1**; Abkürzungen der Artnamen siehe **Tab. 3**.

förmig angeordnet sind, handelt es sich um eine Dolde. Der „Köpfchenstand-Status“ bezieht sich sowohl auf die Dichte der Köpfchenstände als auch auf ihre Größe.

Tab. 2 ist eine Merkmalstabelle, in der die meisten Arten und einige Unterarten der Silberschwert-Gruppe aufgeführt sind. Die Gruppe ist darin in acht Gruppen und vier Kladen untergliedert (die Abkürzungen der Arten werden in Tabelle 3 erläutert) und es sind Einzelheiten zu den zwanzig Eigenschaften (19 sind phänotypisch) angegeben, die in Tab. 1 beschrieben sind. Verrät Tab. 2 etwas über den Ursprung dieser Arten? Arten werden durch ihre

einzigartigen Kombinationen von Merkmalsausprägungen definiert. Sie haben alle die gleichen Eigenschaften, die in Tab. 1 aufgelistet sind. Obwohl diese Anzahl begrenzt ist, ist die Kombination von Merkmalsausprägungen dennoch einzigartig für jede Art. Wären noch mehr Eigenschaften aufgelistet worden, könnten alle Arten und Unterarten auf der Grundlage ihrer Merkmalsausprägungen leicht identifiziert werden. Merkmalsausprägungen helfen jedoch nicht nur bei der Unterscheidung von Arten, sondern verleihen den Arten ihre Einzigartigkeit. Eine Pflanze ist (wie jeder Organismus) die Summe ihrer Eigenschaften. Eigenschaften,

die sich von Art zu Art unterscheiden, werden Merkmale genannt. Jedes Merkmal hat eine Reihe von alternativen Ausprägungen, die als Merkmalausprägungen bezeichnet werden. Wie in Tab. 2 zu sehen ist, werden Arten innerhalb einer Familie durch die einzigartige Kombination von Merkmalausprägungen definiert, die sie besitzen. *Cis*-Evolution unter Verwendung präexistenter genetischer Programme bedeutet, dass Merkmalausprägungen bei der Meiose aufgespalten werden und einige davon verloren gehen, aber durch Hybridisierung wiederhergestellt werden können. Die resultierenden Nachkommen weisen deshalb eine gesunde Vitalität und eine beträchtliche Vielfalt auf. *Trans*-Evolution unter Verwendung mehrerer vorteilhafter Mutationen bedeutet, dass Merkmalausprägungen oft von nachteiligen Mutationen begleitet werden (die durch Selektion schließlich eliminiert werden). Daraus folgt die Vorhersage, dass die Nachkommen 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 Mutationen basiert. Eine Fülle von vitalen Arten, die machmal 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), und sie wurde ausführlich an karibischen Anolis-Eidechsen untersucht, wo die Merkmalsverteilungen einem gleichförmigen Muster folgen, das auf allen vier großen Karibik-Inseln beobachtet wurde (Bernier und Salzburger, 2015).

Eine weitere wertvolle Einsicht, die aus Tabelle 2 gewonnen werden kann, 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 Merkmalausprägungen bei den Arten innerhalb einer Gruppe bestimmt. Jede Gruppe hat eine „typische“ oder modale\* Kombination von Merkmalausprägungen, die ihre Mitglieder normalerweise aufweisen. Wenn eine Gruppe eine geringe Heterozygotie aufweist, weisen die betreffenden Arten eine minimale Abweichung von dieser modalen Kombination der Merkmalausprägungen auf. Wenn eine Gruppe jedoch eine große Heterozygotie aufweist, werden die betreffenden Arten eine signifikante Abweichung von dieser Kombination der Merkmalausprägungen aufweisen.



**Abb. 5** Die Rosettenpflanze Ahinahina, Mauna-Kea-Silberschwert (*Argyroxiphium sandwicense* subsp. *sandwicense*), Mauna Kea, Big Island (auf ca. 2800 Meter Höhe). (Foto Eve Keren MacLean, mit freundlicher Genehmigung)

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 Arten werden höhere Werte haben, rezente Arten (Kronenarten) dagegen niedrigere. Tab. 2 zeigt, dass Gruppe 1 auf Kauai die größte Heterozygotie (Wert 8,2) und Gruppe 8 auf Maui und Hawaii (Big Island) die geringste Heterozygotie (Wert 2,7) aufweist. Dies bestätigt, dass die adaptive Radiation auf Kaua'i (der ältesten Insel) mit Arten begann, die ein signifikantes 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, eine desto größere Heterozygotie wäre dann zu erwarten. Es ist klar zu sehen, dass die Beobachtungen zur Diversität diejenige Form der Artbildung unterstützt, die sich aus den Mendel'schen Mechanismen ergibt, und nicht die andere Form, die aus mehreren vorteilhaften Mutationen resultiert.

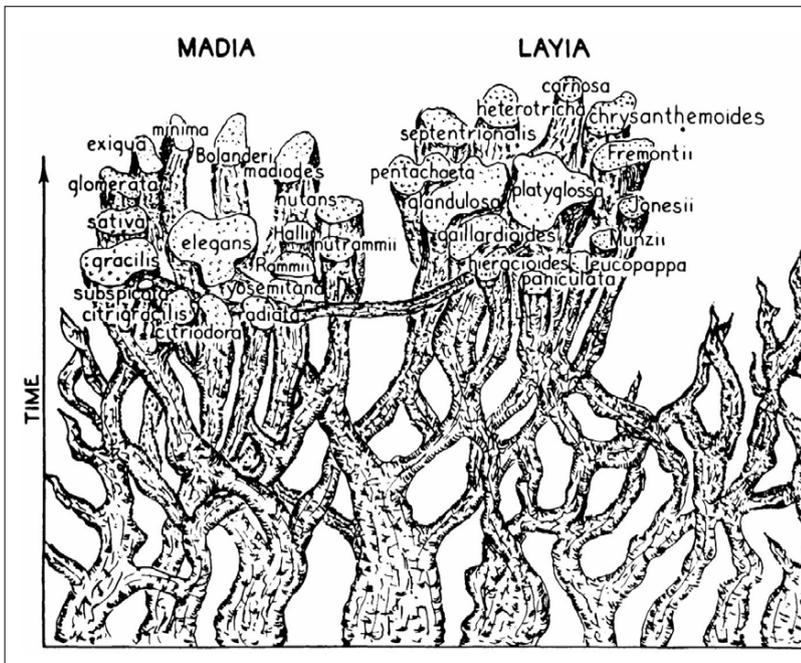


Abb. 6 Vernetzte Evolution innerhalb der Madiinae. (Aus Clausen 1951)

### 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 (siehe Titelbild). Diese umfangreiche Gruppe phänotypisch differenzierter Arten ging offenbar aus einer ancestralen\* 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. Die Untertribus Madiinae umfasst die ancestralen Tarweed-Arten, 89 Arten in 21 Gattungen, und die davon abstammende Silberschwert Gruppe, 33 Arten in 3 Gattungen. Die Tarweed-Arten sind die älteste Gruppe untereinander ähnlicher, weniger auffälliger und kleinwüchsiger, sonnenblumen-ähnlicher Pflanzen, die immer noch, wenn auch selten, in der Lage sind, Hybriden zu bilden. Man findet sie in der Florenprovinz Kalifornien, einem „mediterranen“ Lebensraum, mit trockenen Sommern und feuchtkühleren Wintern, und sie neigen dazu, einjährige, kurzlebige Pflanzen zu sein. Zu den Tarweed-Arten gehören gelb und

weiß blühende Pflanzen wie *Madia* (*Madia*), Spikeweed (*Centromadia*), Tidy-tips (*Layia*) 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. Studien zur Phylogenie innerhalb der Madiinae wurden von Babcock & Hall (1924) initiiert und später nach einer größeren zeitlichen Lücke vom fast schon legendären Botaniker-Team Clausen, Keck und Hiesey fortgesetzt (zusammengefasst in Clausen, 1951). Viele Abstammungslinien und Hybriden wurden untersucht, und die allgemeine Botschaft war, dass die Evolution innerhalb der Untertribus weniger gabelig als vielmehr vernetzt ist (siehe Abb. 6).

Wie ist es möglich, dass eine solche Fülle an phänotypisch vielfältigen Inselarten aus derart bescheidenen kontinentalen Vorfahren entstanden ist? Das ist eine Frage, die Pflanzenbiologen 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 erforderliche genetische Information bereits als präexistente genetische Programme im Genom eines Organismus kodiert ist. Alternative genetische Programme führen zu alternativen Merkmalsausprägungen. Diese Programme werden in einem latenten (rezessiven, unterdrückten) Zustand gehalten, so dass nur eine bestimmte Kombination von Merkmalsausprägungen in einer bestimmten Art ausgeprägt wird. Die Meiose kann zur Aktivierung dieser latenten Merkmalsausprägungen führen. Kombinationen von alternativen Merkmalsausprägungen erklären ohne weiteres die enorme Artenvielfalt innerhalb der verschiedenen Organismenfamilien. Evolution, die auf der alternativen Ausprägung präexistenter genetischer Programme beruht, wird als *cis*-Evolution bezeichnet, um sie von der *trans*-Evolution zu unterscheiden, bei der angenommen wird, dass durch Mutationen zuvor nicht existierende Programme entstehen, die neuartige Merkmale und schließlich neue Arten codieren (Crompton 2020b). *Cis*-Evolution findet innerhalb grundlegend verschiedener genetischer Familien statt, die auf gemeinsamen, präexistenten genetischen Programmen beruhen und deren Arten auf Meiose und Fortpflanzungsisolation zurückgehen. *Trans*-Evolution würde grundsätzlich verschiedene Familien (z. B. Pferde und Nashörner oder Menschen und Affen) aus gemeinsamen Vorfahren hervorbringen, die auf Genduplikationen und vielfachen nützlichen Mutationen beruhen.

Natürliche Selektion ist in beiden Fällen am Werk.

Wie sind innerhalb der Madiinae die einzelnen Arten entstanden? Die Madiinae sind Teil einer genetischen Familie, und man kann davon ausgehen, dass ihre Arten durch *cis*-Evolution entstanden sind, auch wenn unvorteilhafte oder modifizierte Merkmalsausprägungen infolge von Mutationen auftreten können. Eine Reihe von Merkmalsausprägungen, die als latente, bereits existierende genetische Programme im Genom der Madiinae-Ahnen codiert sind und durch die Prozesse der Meiose, der Fortpflanzungsisolation und der gelegentlichen Hybridisierung reguliert werden, erklären sowohl die verschiedenen kontinentalen Tarweed-Arten als auch die adaptive Radiation der Silberschwert-Gruppe, die auf den Hawaii-Inseln stattfand. Werden in der Silberschwert-Gruppe neue Merkmalsausprägungen beobachtet? Neue Merkmalsausprägungen aufgrund von *cis*-Evolution entstehen, wenn eine zuvor latente oder rezessive Merkmalsausprägung in einem Individuum ausgeprägt und dann in allen seinen Nachkommen fixiert wird. Eine solche Merkmalsausprägung wird als Synapomorphie bezeichnet. 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. Wenn die Merkmalsausprägung nur in einer einzigen Linie beobachtet wird, spricht man von einer Autapomorphie. Beispiele hierfür sind parallele Blattnerven in der Gattung *Wilkesia* und die Zungenblüten in der Gattung *Argyroxiphium*.

Mutation, Transposition und meiotische Fixierung können zum Verlust von Merkmalsausprägungen führen. Hybridisierungsereignisse können einer Abstammungslinie solche verloren gegangenen Merkmalsausprägungen wiederherstellen (das wird als Reversion bezeichnet). Wenn eine Merkmalsausprägung in mehr als einer unabhängigen Abstammungslinie aufgrund der wiederkehrenden, aber unabhängigen Aktivierung eines latenten genetischen Programms auftritt, wie es in der Silberschwert-Gruppe beobachtet wurde, wird dies als Homoplasie bezeichnet. Zwei Beispiele sind das unabhängige Auftreten von Rosettenblättern in der *Wilkesia*- und *Argyroxiphium*-Gruppe (siehe Abb. 5 und 16) und das unabhängige Auftreten von weißen Körbchen in der *Wilkesia*-Gruppe und bei *Dubautia scabra* (siehe Abb. 14).

Ein bemerkenswertes aktuelles Beispiel für Homoplasie, wenn auch etwas tangential, über das Powell et al. (2020) berichtet, wird bei Schildkrötenameisen beobachtet. Ihr Kopfschild-Merkmal kommt in vier Ausprägungen

vor, und das wiederholte Auftreten derselben Morphotypen in der Schildkrötenameisen-Phylogenie resultiert (höchstwahrscheinlich) aus der wiederkehrenden Aktivierung komplizierter genetischer Programme.

Dies bringt uns zu einer wichtigen Nebenbemerkung. Das Erscheinen von Rosettenblättern in der Silberschwert-Gruppe ist wahrscheinlich auf die Aktivierung eines komplizierten 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. Diese hauptsächliche Folge von Mutationen sollte nicht mit seltenen vorteilhaften Mutationen verwechselt werden. Die Behebung von Verlusten oder Schäden an genetischen Programmen durch Mutationen erfordert höchst unwahrscheinliche Rückmutationen, die 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 komplizierten genetischen Programmen.

## Hybridisierung in der Silberschwert-Gruppe

Eine der bekannteren Artdefinitionen ist die von Mayr (1942): „Arten sind Gruppen von sich tatsächlich oder potentiell kreuzenden Populationen, die reproduktiv von anderen solchen Gruppen isoliert sind.“ Sie basierte auf der Annahme, dass sich neue Arten durch die Anhäufung neuartiger Merkmalsausprägungen entwickeln, die durch mehrere vorteilhafte Mutationen entstehen. Man geht davon aus, dass dies in geographisch getrennten Gruppen zu einer immer deutlicheren Trennung neuer (aufgespaltener) Arten in einem baumartigen Muster führt, wie dies in der einzigen (ikonischen) Abbildung von Darwins Buch „On the Origin of Species“ (1859) illustriert wird. Adaptive Radiationen gelten als die bei weitem bedeutendsten Beispiele für Evolution, und sie sollten

Flaggschiffe dieser Theorie sein. Sie sollten die Vorhersagen der Evolutionstheorie nachdrücklich unterstützen.

Dagegen würde man aufgrund dieser Vorstellung von Evolution keine Beobachtungen erwarten, die auf eine umfangreiche anfängliche phänotypische Vielfalt hinweisen, die im Wesentlichen ohne oder nur mit minimaler genetischer Veränderung entsteht. Mendels Studien

(1866) und sein Gesetz der exponentiellen Kombinationen von Merkmalsausprägungen (die mit der Anzahl der zugrundeliegenden Merkmale exponentiell zunehmen) bieten jedoch ein alternatives Modell zur Evolution. Hier entwickeln sich neue Arten durch die Aktivierung alternativer Kombinationen von (oft) binären Merkmalen, die im Erbgut in Form von präexistierenden genetischen Programmen codiert sind und die an immer vielfältiger werdende Nachkommen weitergegeben werden (Crompton, 2019b; 2020a). Nur wenn diese neuen Arten geographisch, ökologisch oder genetisch isoliert werden, und auch mit zunehmender Anzahl von Generationen, sinkt die Wahrscheinlichkeit, dass anfangs noch kreuzbare Arten immer noch hybridisieren.

Was kann man nun von Hybriden unter den Mitgliedern der Silberschwert-Gruppe lernen? Liefern sie Hinweise darauf, dass mehrere vorteilhafte Mutationen oder präexistente genetische Programme die Grundlage für diese exzessive adaptive Radiation sind?

Innerhalb der Madiinae gibt es viele natürliche und künstliche Hybriden. Tabelle 3 zeigt eine Liste aller 33 Arten in der Silberschwert-Gruppe zusammen mit der Anzahl bekannter Hybriden. Von den 51 natürlichen interspezifischen und intergenerischen Madiinae-Hybriden, über die Carr (2003b) berichtet, stammen 41 aus der Silberschwert-Gruppe. Dies entspricht durchschnittlich 1,24 Hybriden je Art der Silberschwert-Gruppe (41/33), aber nur 0,11 Hybriden je Tarweed-Art (10/89). In der Silberschwert-Gruppe wurden keine natürlichen Hybriden mit *Wilkesia* beobachtet (obwohl über eine Reihe von künstlichen Hybriden berichtet wurde). Es ist aufschlussreich, Unterschiede im Verhältnis von natürlichen Hybriden und 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). Obwohl die Zahlen klein sind und ihre Bedeutung mit der gebotenen Vorsicht zu betrachten ist, zeigt sich, dass die Arten älteren Ursprungs (Kladen 1 und 2) nur halb so viele Hybriden/Arten aufweisen wie die Arten jüngeren Ursprungs (Kladen 3 und 4): 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.

**Tab. 3** Artenliste nach Baldwin (2003c) und aktualisiert (nach G. D. Carr, Abteilung Botanik, Universität von Hawai'i, Manoa). Gegenwärtig werden 33 Arten unterschieden, die in acht Gruppen und vier Kladen eingeteilt sind, zusätzlich einer zusätzlichen Gruppe mit drei kürzlich anerkannten Arten. Die wichtigsten Inselstandorte sind in eckigen Klammern angegeben (weitere Einzelheiten in Tab. 2). Die Anzahl der natürlichen Hybriden ist in runden Klammern angegeben (eine Anzahl pro Art sowie eine Gesamtanzahl je Gruppe). Verschiedene Unterarten sind ebenfalls aufgeführt.

<b>Klade <i>Wilkesia</i>, Gruppe 1 [Kaua'i] (3)</b>	
<i>Wilkesia gymnoxiphium</i> (o)	<i>W. gym</i>
<i>Wilkesia hobdyi</i> (o)	<i>W. hob</i>
<i>Dubautia paleata</i> (3)	<i>D. pal</i>
<i>Dubautia raillardoides</i> (o)	<i>D. rai</i>
<i>Dubautia latifolia</i> (o)	<i>D. lat</i>
<b>Klade <i>Dubautia</i> K+, Gruppe 2 [Kaua'i] (8)</b>	
<i>Dubautia pauciflora</i> (1)	<i>D. pau</i>
<i>Dubautia knudsenii knudsenii</i> (1)	<i>D. knuK</i>
<i>Dubautia knudsenii filiformis</i>	<i>D. knuF</i>
<i>Dubautia knudsenii nagatae</i>	<i>D. knuN</i>
<i>Dubautia laxa laxa</i> (6)	<i>D. laxL</i>
<i>Dubautia laxa hirsuta</i>	<i>D. laxH</i>
<b>Klade <i>Dubautia</i> K+, Gruppe 3 [Kaua'i] (6)</b>	
<i>Dubautia microcephala</i> (1)	<i>D. mic</i>
<i>Dubautia plantaginea plantaginea</i> (5)	<i>D. plaP</i>
<i>Dubautia plantaginea humilis</i>	<i>D. plaH</i>
<i>Dubautia plantaginea magnifolia</i> "Blue Hole"	<i>D. plaM</i>
<b>Klade <i>Dubautia</i> K+, Gruppe 4 [Kaua'i] (8)</b>	
<i>Dubautia imbricate</i> (3)	<i>D. imb</i>
<i>Dubautia laevigata</i> var. <i>typica</i> (3)	<i>D. laeT</i>
<i>Dubautia laevigata</i> var. <i>parvifolia</i>	<i>D. laeP</i>
<i>Dubautia waialealae</i> * (2)	<i>D. wai</i>
<b>Klade <i>Dubautia</i> OMH, Gruppe 5 [O'ahu] (1)</b>	
<i>Dubautia herbstobatae</i> (o)	<i>D. her</i>
<i>Dubautia sherffiana</i> (1)	<i>D. she</i>
<b>Klade <i>Dubautia</i> OMH, Gruppe 6 [Maui] (18)</b>	
<i>Dubautia menziesii</i> (6)	<i>D. men</i>
<i>Dubautia platyphylla</i> (3)	<i>D. plt</i>
<i>Dubautia reticulata</i> (4)	<i>D. ret</i>
<i>Dubautia waianapanapaensis</i> * (5)	<i>D. wan</i>
<b>Klade <i>Dubautia</i> OMH, Gruppe 7 [Maui] (22)</b>	
<i>Dubautia arborea</i> (3)	<i>D. arb</i>
<i>Dubautia ciliolata ciliolata</i> (5)	<i>D. cilC</i>
<i>Dubautia ciliolata glutinosa</i>	<i>D. cilG</i>
<i>Dubautia scabra scabra</i> (10)	<i>D. scaS</i>
<i>Dubautia scabra leiophylla</i>	<i>D. scaL</i>
<i>Dubautia linearis hillebrandi</i> (4)	<i>D. linH</i>
<i>Dubautia linearis linearis</i>	<i>D. linL</i>
<b>Klade <i>Argyroxiphium</i>, Gruppe 8 [Hawai'i] (16)</b>	
<i>Argyroxiphium sandwicense macrocephalum</i> (4)	<i>A. sanM</i>
<i>Argyroxiphium sandwicense sandwicense</i>	<i>A. sanS</i>
<i>Argyroxiphium grayanum East Maui</i> (6)	<i>A. graE</i>
<i>Argyroxiphium grayanum West Maui</i>	<i>A. graW</i>
<i>Argyroxiphium caliginis</i> (2)	<i>A. cal</i>
<i>Argyroxiphium kauense</i> (2)	<i>A. kau</i>
<i>Argyroxiphium virescens</i> † (2)	<i>A. vir</i>
<b>Arten, die nicht in den Kladen, Gruppen oder im Kreuzungspolygon oben eingeschlossen sind</b>	
<i>Dubautia carriei</i> ‡ [East Molokai]	
<i>Dubautia hanaulaensis</i> ‡ [West Maui]	
<i>Dubautia kalalauensis</i> ‡ [Kaua'i]	
<i>Dubautia kenwoodii</i> [Kaua'i]	
<i>Dubautia syndetica</i> [Kaua'i]	
* <i>Incertae sedis</i> ; † vermutlich ausgestorben, gefunden in Koolau Gap, East Maui; ‡ kürzlich entdeckte Art.	



300 m unterhalb des Hybridisierungsortes ist die vorherrschende Morphologie der etablierten Hybridpflanzen im Wesentlichen identisch mit einer separaten Art *D. menziesii*, die nur auf Maui zu finden ist (siehe Abb. 11). Als Asa Gray (der Vater der amerikanischen Botanik und ein enger Freund von Charles Darwin) dieser Art formell den Namen *D. menziesii* gab, verwendete er Pflanzen sowohl aus Maui als auch aus der Waipahoehoe-Schlucht, Hawai'i, als repräsentatives Material (Carr, 1985; Carr, 2003b). Landis et al. (2018) platzierten jedoch beide Elternarten phylogenetisch als Kronenarten und ihren Standort auf Hawai'i, der jüngsten der acht Inseln, was darauf hinweist, dass es sich um sehr junge Arten handelt. Dies macht den Hybrid-Ursprung von *D. menziesii* auf Maui unwahrscheinlich. Aber das Gegenteil könnte der Fall sein, und *D. arborea* und *D. cililata* könnte beide von *D. menziesii* abstammen. Offensichtlich besitzt die Hybride die genetische Information beider Elternarten. Wenn dies für eine ursprüngliche heterozygote *D. menziesii*-Population auf Maui zuträfe, könnte sie nach der Ausbreitung nach Hawai'i sowohl *D. arborea* als auch *D. cililata* hervorgebracht haben (über Meiose und Fortpflanzungsisolation, Crompton, 2019b; 2020b).

Die wohl bekannteste Hybride aus der Silberschwert-Gruppe findet sich im Haleakala-

Nationalpark, Ost-Maui. Sie werden speziell gezüchtet und im Besucherzentrum des Parks ausgestellt, siehe Abb. 9. Wild wachsende Exemplare sind weiter oben auf dem Vulkangipfel zu finden. Die Kreuzung zwischen *Argyroxiphium sandwicense macrocephalum* (das „Wahrzeichen“ der Silberschwerter, siehe Titelbild und Abb. 10) und *Dubautia menziesii* (siehe Abb. 11) ist deshalb so außergewöhnlich, weil die Eltern morphologisch so unterschiedlich sind. Beide Arten sind jedoch endemisch in den hochalpinen, öden, erodierten Lavaböden auf dem Haleakala-Gipfel; natürliche Hybriden sind dort häufig anzutreffen. Überraschenderweise unterscheiden sich auch die Karyotypen der Elternarten. *A. sandwicense* hat 14 Chromosomen, *D. menziesii* jedoch nur 13. Trotzdem sind die Hybriden teilweise fruchtbar (ca. 5% Samenansatz) und Rückkreuzungen bilden keineswegs selten einen Hybridschwarm.

Diese Hybriden erzählen eine faszinierende Geschichte. Einer der Hybriden wurde sogar ein eigener Artenname gegeben: *D. dolosa*. Eine weitere Hybride könnte zur Entstehung von *D. waianapanapaensis* geführt haben, einer separaten Art, die in Lebensräumen des Feuchtwaldes weiter östlich auf Maui zu finden ist. Dies wirft Fragen über den Ursprung verschiedener Arten auf, die auf der Insel Maui gefunden wurden. Die Hybride besitzt offensichtlich die genetische Information beider Elternarten, einen vollständigen Satz der beiden präexistenten genetischen Programme. Theoretisch könnte eine ähnlich heterozygote *D. waianapanapaensis*-Pflanze, die sich über Maui verbreitet hat, zumindest in früheren Zeiten die Vorfahren von *A. sandwicense* und *D. menziesii* hervorgebracht haben. Bei noch anderen Nachkommen wären ihre Allele fixiert worden und möglicherweise wären die heutigen *D. waianapanapaensis*-Arten hervorgebracht worden (über Meiose und Fortpflanzungsisolation, Crompton, 2020b).

Diese Arten, die Hybriden nachahmen, lenken die Aufmerksamkeit auf einen wichtigen genetischen Prozess. Es ist wahrscheinlicher, dass Arten durch gemeinsame Nutzung, Rekombination und Fixierung bereits existierender Allele entstehen und dass Arten in der Lage sind, Hybride zu erzeugen, die die Vorfahren nachahmen, als auf einem alternativen Weg, nämlich dem darwinistischen. Dieser weitgehend akzeptierten Alternative liegt die Annahme zugrunde, dass die Merkmale, die getrennte Spezies bilden, durch Zufallsmutationen neu entstehen, und dass manche ihrer Hybriden rein zufällig wie andere Arten aussehen. Hybriden liefern jedoch eine starke Bestätigung dafür, dass die Mendel'sche Artbildung ein höchst plausibler Mechanismus für adaptive Radiationen ist und dass sie für die zahlreichen, aber phänoty-



**Abb. 9** Hybride aus *Argyroxiphium sandwicense* und *Dubautia menziesii*. 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. 10** Das Silberschwert oder Ahinahina (*Argyroxiphium sandwicense* subsp. *macrocephalum*), in der Besucherstation des Hauptsitzes des Haleakala-Nationalparks, Maui (auf ca. 2100 Metern Höhe). (Foto: Nigel Crompton)

pisch unterschiedlichen Arten in der Phylogenie der Silberschwert-Gruppe verantwortlich ist. Einzelne Pflanzen mit großem Ausmaß an Heterozygotie führen zu Hybridschwärmen, die über die Meiose zu alternativen Allelkombinationen und über die Fortpflanzungsisolierung zu allmählich fixierten Merkmalskombinationen und neuen stabilen Arten führen (Crompton, 2020a). Mendel'sche Artbildung ist die wahrscheinlichste Erklärung für den Ursprung der Arten innerhalb genetischer Familien und für adaptive Radiationen.

Das Kreuzungspolygon (Abb. 7) zeigt schlüssig, dass alle drei Gattungen der Hawaiianischen Silberschwert-Arten zum selben Grundtyp gehören. Die drei Gattungen sind aber 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. Basierend auf morphologischen Merkmalen fasste Carlquist (1959) 24 Gattungen zur Subtribus der Madiinae zusammen. 17 dieser Gattungen sind durch Hybridisierung in drei Gruppen zusammengefasst (die also intern durch Hybridisierung verbunden sind; Abb. 12). Es ist vernünftig anzunehmen, dass die gesamte Untertribus zu einer einzigen genetischen Familie gehören könnte.

Trotz Mayrs beständig wiederholter Definition von Arten als „reproduktiv von anderen derartigen Gruppen isoliert“ erweisen die zahlreichen Hybriden, die bei Eukaryonten beobachtet werden – viele fruchtbar, einige nicht – diese Definition als sehr mangelhaft. Natürliche Hybridschwärme zwischen Arten der Silberschwert-Gruppe legen die Unzulänglichkeiten von Mayrs Definition offen. Auch künstliche Hybriden widersprechen diesem fehlerhaften Konzept. Carr (2003b) beschreibt neun Drei-Arten-Hybriden. Sechs davon sind Kreuzungen mit den Hybriden aus *Dubautia knudsenii* × *D. laxa*: drei interspezifische Hybriden, darunter solche mit *D. latifolia*, *D. paleata* und *D. pauciflora*, und drei intergenerische Hybriden, darunter solche mit *Argyroxiphium caliginis*, *A. grayanum* und *A. sandwicense*. Die übrigen Drei-Arten-Hybriden umfassen *D. knudsenii* × (*D. latifolia* × *D. sherffiana*), *D. laevigata* × (*D. latifolia* × *D. scabra*) und (*A. grayanum* × *A. sandwicense*) × *D. linearis*. Es wurde auch über eine Vier-Arten-Hybride berichtet (Carr, 2003b), (*D. knudsenii* × *D. laxa*) × (*D. microcephala* × *D. plantaginea*). Sie erinnert an Vier-Arten-Hybriden, die unter den Abalonen-Meeresschnecken (Crompton, 2018) vorkommen, und die Mayrs Definition auch eindeutig als nicht praktikabel erweisen.

Dieselben Untersuchungen an diesen Hybriden weisen jedoch darauf hin, dass die Wahrscheinlichkeit, dass eine Art mit einer anderen



Abb. 11 *Dubautia menziesii*, in der Besucherstation des Hauptsitzes des Parks (auf ca. 2.100 Meter Höhe), Haleakala-Nationalpark, Maui. (Foto: Nigel Crompton)

Art hybridisieren kann, umso geringer ist, je älter sie ist. Die Untertribus Madiinae stellt möglicherweise nur eine kleine Insel innerhalb einer viel größeren Familie dar (die Spitze des Eisbergs), deren Arten einst in der Lage waren, sich frei miteinander zu kreuzen. Diese Familie wäre aufgrund der Barrieren der Fortpflanzungsisolierung längst zersplittert. Es ist möglich,

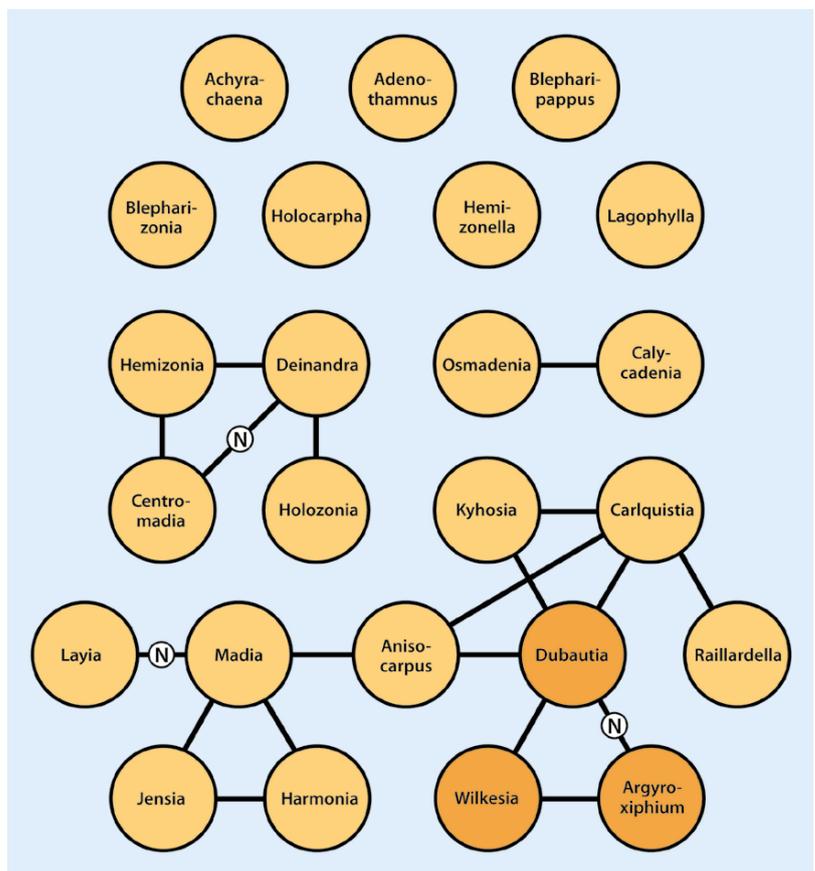


Abb. 12 Intergenerische Hybriden der Madiinae. Linien, die Gattungen verbinden, zeigen an, dass erfolgreiche künstliche Hybriden erzeugt wurden. Die mit einem „N“ gekennzeichneten Linien zeigen an, dass auch natürliche Hybriden bekannt sind. Die dunklen Kreise umfassen die drei Gattungen der Silberschwert-Gruppe. (Nach Carr, 2003b)



**Abb. 13** Pazifischer Goldregenpfeifer (*Pluvialis fulva*; von den Hawaiianern als Kōlea bezeichnet), links in seinem Wintergefieder zu einer Zeit, in der der Vogel nicht brütet (Manoa Science Park, Honolulu, O’ahu), rechts im Brutkleid. Der pazifische Goldregenpfeifer brütet in Alaska, ausgestattet mit seinem auffälligen Brutgefieder. Er überwintert jedoch auf Inseln im gesamten Pazifik und wandert sogar bis nach Neuseeland (die Maori bezeichnen ihn als Kuriri) sowie entlang der nordamerikanischen Pazifikküste, wo er das Potenzial hat, zufällig Tarweeds-Achänen zu sammeln. Es wird berichtet, dass die Kōlea ihren 4800 km langen Non-Stop-Flug zwischen Hawaii und Alaska in 3-4 Tagen absolviert (bei einer Durchschnittsgeschwindigkeit von 63 km/h) und viel weiter fliegen kann (Johnson et al., 2011). (Foto links: Nigel Crompton; rechts: © Alnus, CC BY-SA 3.0)

dass die Großfamilie aus mehreren genetischen Familien einst die gesamten Asteraceae umfasste. Wenn die Artbildung in der Familie hauptsächlich auf Mendel’sche Mechanismen zurückzuführen wäre, hätte sie rein rechnerisch lediglich 16 bivalente Merkmalen ( $2^{16} = 65.536$ ) benötigt, um ihre heutige Vielfalt von etwa 33.000 Arten zu erklären. Weitere bivalente Merkmale könnten exponentiell zu mehr Arten führen.

### Wie die Silberschwert-Gruppe begann

Als die ersten Tarweeds die Hawaii-Inseln besiedelten und die adaptive Radiation auslösten, führte eine Kaskade genetischer Ereignisse zu einer bemerkenswerten Folge von Artbildungsereignissen und trieb diese an. 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. Dabei wurde eine ganze Reihe adaptiver Radiationen auf Hawaii beobachtet und studiert, und es gibt keinen Grund zur Annahme, dass die genetischen Mechanismen, die die Silberschwert-Gruppe vorangetrieben haben, für diese Radiation einzigartig sind. Was man von diesen Pflanzen lernen kann, trifft wahrscheinlich auch auf andere adaptive Radiationen auf Hawaii und anderswo zu. Überraschend ist vielleicht die Feststellung, dass Mutationsereignisse während der Radiation der Silberschwert-Gruppe sich als unbedeutend erweisen. Mutationsereignisse scheinen die genetischen Mechanismen nur zu begleiten, die für die Art-

bildung verantwortlich sind, aber nicht ursächlich zu sein. Dennoch sind Mutationsereignisse und Chromosomenaberrationen nützlich als Marker, anhand derer Abfolgen wichtiger Ereignissen erschlossen werden können.

Das erste Ereignis war die Besiedlung der Inseln durch ein Tarweed-Paar. Das wahrscheinlichste Szenario ist, dass die Achänen der Tarweeds auf Vogelfedern nach Hawaii transportiert wurden (Baldwin et al., 1991). Trichome der Tarweeds scheiden eine klebrige teerartige Substanz aus, die die Verbreitung der Früchte durch Tiere begünstigt. In diesem speziellen Fall ist ein wahrscheinlicher Überträger bekannt. Es könnte sehr gut der Pazifische Goldregenpfeifer oder Kōlea (*Pluvialis fulva*) gewesen sein (einst als artgleich mit *P. dominica* als Kleiner Goldregenpfeifer angesehen), siehe Abb. 13. Das sommerliche Brutgebiet von *P. fulva* befindet sich in Alaska, aber die Vögel überwintern auf den pazifischen Inseln und entlang der gesamten kalifornischen Küste, wo Tarweeds gedeihen. Diese ausgedehnten Vogelzüge (zwischen dem hawaiianischen Archipel und Alaska benötigen sie 3-4 Tage Flug) sind eine nachvollziehbare Ursache für die Ankunft der Achäne von Tarweeds in Hawaii. Nach der Ankunft sind die Achänen ausgekeimt, die Pflanzen wuchsen auf und begannen zu blühen. Es gibt jedoch keine natürlich vorkommenden Tarweed-Kräuter auf den Hawaii-Inseln, während die Arten der Silberschwert-Gruppe nur auf Hawaii vorkommen, dort also endemisch sind (Baldwin, 2003a). Das derzeitige Fehlen von Tarweed-Kräutern auf Hawaii lässt vermuten, dass sie von den endemischen Arten verdrängt wurden. Dies mag ursprünglich die Anzahl der Pioniere niedrig gehalten haben, und diese niedrigen Zahlen könnten interspezifische Kreuzungen und das

Auftreten von Hybriden gefördert haben. Die Vitalität der Hybriden und die „Freisaltung“ der holzigen Merkmalsausprägung verschafften den Nachkommen vermutlich einen bedeutenden Vorteil, und von da an breitete sich die Silberschwert-Gruppe aus.

Welche Tarweed-Arten trugen zu diesen ersten Hybriden bei? Karyotypstudien, die die doppelte Anzahl von Chromosomen bei den Mitgliedern der Silberschwert-Gruppe im Vergleich zu den Tarweed-Kräutern zeigen, dass mit ziemlicher Sicherheit Tetraploidie, insbesondere Allopolyploidie beteiligt war, also die Verschmelzung zweier Arten. Diese Hypothese wurde durch Proteinstudien von Witter (1988) elegant bestätigt. Er belegte die polyploide Genexpression der Silberschwert-Gruppe bei Isoenzymen von vier Genen *ADH*, *PGI*, *PGM* und *TPI*. Künstliche Hybridisierungsversuche von Carr et al. (1996) und Barrier et al. (1999) zeigten, dass das *Dubautia*-Genom in der Lage ist, erfolgreich mit polyploiden Hybriden zwischen *Kyhosia bolanderi* (n=6) und *Carlquistia muirii* (n=8) sowie zwischen *Anisocarpus madioides* (n=7) und *A. scabridus* (n=7) zu hybridisieren, und dass kräftige polyploide Hybriden entstehen. Die wahrscheinliche Allopolyploidie-Abstammung der Silberschwert-Gruppe wurde auch durch Studien mit homöotischen\* Genen der Blüten bestätigt (Barrier et al., 1999; Purganan et al., 2003). Dabei handelt es sich um Gene, die die Entwicklung der vier Blütenorgane (Kelchblätter, Kronblätter, Staubblätter und Fruchtblätter) initiieren. Bei der Blütenentwicklung der Madiinae werden verschiedene homöotische Gene genutzt, darunter das *ASAP3*-Gen. Diploide Tarweed-Kräuter haben nur eine Kopie des *ASAP3*-Gens, polyploide Arten in der Silberschwert-Gruppe besitzen dagegen zwei leicht unterschiedliche Kopien des *ASAP3*-Gens, die mit „A“ und „B“ bezeichnet werden. Dass es zwei Kopien dieses Gens gibt, wurde bei den Allopolyploiden erwartet, und diese Ergebnisse bestätigen die früheren Studien von Witter.

Sequenzinformationen aus den *ASAP3*- und *ASAP1*-Genen der Tarweed-Pflanzen halfen, die Ursprungsart einzugrenzen. Homöotische *ASAP*-Gene codieren für Transkriptionsfaktoren, das sind Proteine, die für die Regulierung der Genexpression während der Entwicklung der Blütenorgane wichtig sind. Die „A“- und „B“-Formen beider Gene wurden sequenziert. Es wurde festgestellt, dass die „A“-Form von *ASAP3* der Form von *Anisocarpus scabridus* (mit 7 Chromosomen) am ähnlichsten ist. Die „B“-Form von *ASAP3* war der Form von *Carlquistia muirii* (mit 8 Chromosomen) am ähnlichsten. Ähnliche Ergebnisse wurden bei der Sequenzierung des *ASAP1*-Gens erzielt. Die allopolyploide

Ursprungs der Silberschwert-Gruppe scheint entweder ein Hybrid zwischen diesen beiden Arten oder sehr eng verwandte Pflanzen mit ähnlichen *ASAP3*- und *ASAP1*-Genen gewesen zu sein. Heute weisen Arten in der Silberschwert-Gruppe, die in der Radiation als früh oder „basal“ gelten, 14 Chromosomen auf. Die ursprüngliche allopolyploide Hybride besaß jedoch wahrscheinlich 15 (= 7 + 8) Chromosomen. Es muss sich ein Dysploidie\*-Ereignis im Zusammenhang mit der Hybride oder ihren frühen Nachkommen ereignet haben, so dass die Anzahl der Chromosomen von 15 auf 14 reduziert wurde. Zur Klärung des mit diesem Schritt verbundenen genetischen Mechanismus stellten Barrier et al. (1999) fest: „Das Vorhandensein der A- und B-Kopien in der hawaiianischen Art ist das Ergebnis einer evolutionären Vernetzung (Hybridisierung) und nicht von Duplikationen, die auf die Divergenz der nordamerikanischen Tarweeds folgte; die A- und B-Kopien werden nicht als Schwestergruppen aufgelöst, sondern als Schwestergruppen von Genen aus verschiedenen Arten oder Artengruppen der nordamerikanischen Tarweeds.“ Diese Forscher kommen zu dem Schluss, dass die Rekombination bereits existierender Gene und nicht die Mutation duplizierter Gene den Beginn und die anschließende Radiation der Silberschwert-Gruppe ermöglichte.

Nach der exzellenten Detektivarbeit zur Eingrenzung wahrscheinlicher elterlicher Spezies war das nächste große Ziel der Versuch, die ursprüngliche Hybride wiederherzustellen. Ein vielleicht zu optimistisches Ziel. Ein offensichtlicher erster Schritt war die Kreuzung von *A. scabridus* mit *C. muirii*, um zu sehen, ob die Hybride eine Radiation auslöste. Die Kreuzung wurde durchgeführt, und die Hybride erwies sich als kräftig, wenn auch mit verminderter Fruchtbarkeit. Sie war als vielversprechend für die Erzeugung einer allopolyploiden Linie angesehen worden und bestätigte die Plausibilität eines allopolyploiden Ursprungs der Silberschwert-Gruppe. Die Studien wurden jedoch nicht weiter verfolgt (Barrier et al., 1999).

Eine kritische Eigenschaft der frühen Hybriden fehlte. Das Dysploidie-Ereignis, das die Anzahl der Karyotypen auf 14 reduzierte, wurde nicht beobachtet. Der Chromosomenverlust könnte ein plausibler Faktor gewesen sein, der die Aufhebung der Blockierung (bzw. die Aktivierung) des „Holzmoduls“ verursachte. Alle Arten in der Silberschwert-Gruppe zeigen Verholzung. Der genetische Mechanismus, der die Verholzung hemmt, könnte von der Hemmung einer Reihe zusätzlicher latenter morphogenetischer Programme begleitet worden sein. Barrier und seine Kollegen (1999) kommentieren: „Das Vorhandensein zweier divergierender Ge-



**Abb. 14** *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 Kupa'aoa. Die kleinen dunklen Flecken auf den weißen Blütenkörbchen sind die Antherenröhren. (Foto: Nigel Crompton)

nome beim kolonisierenden Vorfahren der hawaiianischen Gruppe könnte den Vorfahren mit mehr genetischer Variation und größerer Fähigkeit ausgestattet haben, auf Selektion zu reagieren, als dies bei einem diploiden Vorfahren der Fall gewesen wäre.“ Die Autoren räumten ein, dass Kombinationen von bereits vorhandenen Merkmalsausprägungen für die Radiation entscheidend waren und dass „die Auswirkungen einer solch umfangreichen Rekombination auf die Diversifizierung der Silberschwert-Gruppe groß gewesen sein könnten.“

Die Rolle der Verdopplung des Genoms\* und der Polyploidie\* ist für Botaniker seit langem von Interesse. Einige haben ihr eine entscheidende, wenn auch etwas rätselhafte Rolle bei der Artbildung zugestanden. Polyploidie ist bei Tieren eher selten, bei Pflanzen jedoch recht häufig. Sie tritt typischerweise hauptsächlich durch zwei Mechanismen auf: Autopolyploidie als Folge der Duplikation des Genoms einer bestimmten Art (intraspezifisch), Allopolyploidie als Folge der Fusion von Genomen verschiedener Arten (interspezifisch). Autopolyploidie führt oft zu Organismen, die der Elterngeneration sehr ähnlich sind, allerdings sind ihre Früchte tendenziell größer. Bei ungeradzahligem Autopolyploidien scheitert die Meiose oft, was zu samenlosen Früchten führt, z. B. bei Banane, Wassermelone oder Weintrauben. Es ist hier nicht zu erwarten, dass die Polyploidie zu einer umfassenden phänotypischen Neuheit führt; es könnten jedoch latente genetische Programme aktiviert werden. Die Allopolyploidie hat jedoch das Potenzial, signifikante phänotypische Neuheiten zu erzeugen, da die Heterozygotie, die in früheren Generationen durch Fixierung von Allelen\* und durch Fortpflanzungsisolation verloren gegangen war, wiederhergestellt werden kann. Intuitiv erwartet man von Allopolyploiden mehr phänotypische Variation als von Autopolyploiden, weil Allopolyploide zusätzliche präexistente genetische Programme mit sich bringen. Sie bringen auch zusätzliche latente Mutationen mit sich, aber dies ist unvorteilhaft, weil ihre Expression in Hybridnachkommen die Ausprägung schädlicher Phänotypen fördert.

Eine kürzlich durchgeführte Studie über den Beitrag der Polyploidie zum Ursprung der Karnivorie bei Pflanzen (fleischfressende Pflanzen; Palfalvi et al., 2020) wirft Licht auf diese Diskussion. Die Karnivorie bei Pflanzen erfordert spektakuläre Eigenschaften, die eine umfangreiche genetische Programmierung voraussetzt, die für Merkmale codiert, mit denen Beute ange lockt, gefangen und verdaut werden kann (Hedrich und Neher, 2018). Trotz eines hohen Aufwandes für den Bau und die Physiologie karnivorer Pflanzen scheint diese Fähigkeit mindestens neun Mal in fünf verschiedenen Pflanzenordnungen entstanden zu sein. Sie wird in 12 Gattungen und mehr als 580 Arten beobachtet. Darwin (1875) untersuchte die Karnivorie bei Pflanzen und argumentierte, dass ihr wiederholtes Auftreten eine Konvergenz\* darstellt. In den vielen nachfolgenden Studien, einschließlich neuerer molekularer Studien, stimmen die Forscher dieser Schlussfolgerung zu. Wie entstand die genetische Information, die die Karnivorie ermöglicht? Ist sie auf mehrere vorteilhafte Mutationen oder auf bereits bestehende genetische Programme zurückzuführen? Welche Rolle spielte dabei die erbliche Polyploidie? Palfalvi und eine Gruppe von 26 Kollegen (Palfalvi et al., 2020) machten sich daran, diese Frage zu beantworten, indem sie die Genome von drei Arten fleischfressender Pflanzen, enge Verwandte in der Familie der Droseraceae (Sonnentau), sequenzierten, die verschiedene Fallen besitzen: den Sonnentau mit seinen klebrigen Haaren sowie die Venusfliegenfalle und die Wasserfalle (*Aldrovanda*) mit ihren berührungsempfindlichen Schnappfallen. Obwohl Hinweise für eine Genomverdoppelung bei einem gemeinsamen Vorfahren der Familie gefunden wurden, lieferte diese Polyploidie keine Erklärung dafür, wie die genetische Information für die Fallen entstanden ist. Eine zusätzliche Polyploidie wurde bei der Wasserfalle beobachtet, jedoch nicht bei der Venusfliegenfalle, obwohl beide bereits ähnliche Schnappfallen besitzen. Auch die Bestimmung der Genomgröße trug nichts zur Erklärung der Entstehung dieser fleischfressenden Pflanze bei. Die Genomgröße der Venusfliegenfalle beträgt 3,2 Gbp\* (ähnlich wie beim Menschen). Dagegen hatten sowohl die Wasserfalle, trotz ihrer höheren Ploidie, als auch der Sonnentau etwa zehnmal weniger DNA; 509 bzw. 290 Mbp\*. Auf der Grundlage detaillierterer

20 | STUDIUM INTEGRALE SPECIAL PAPER

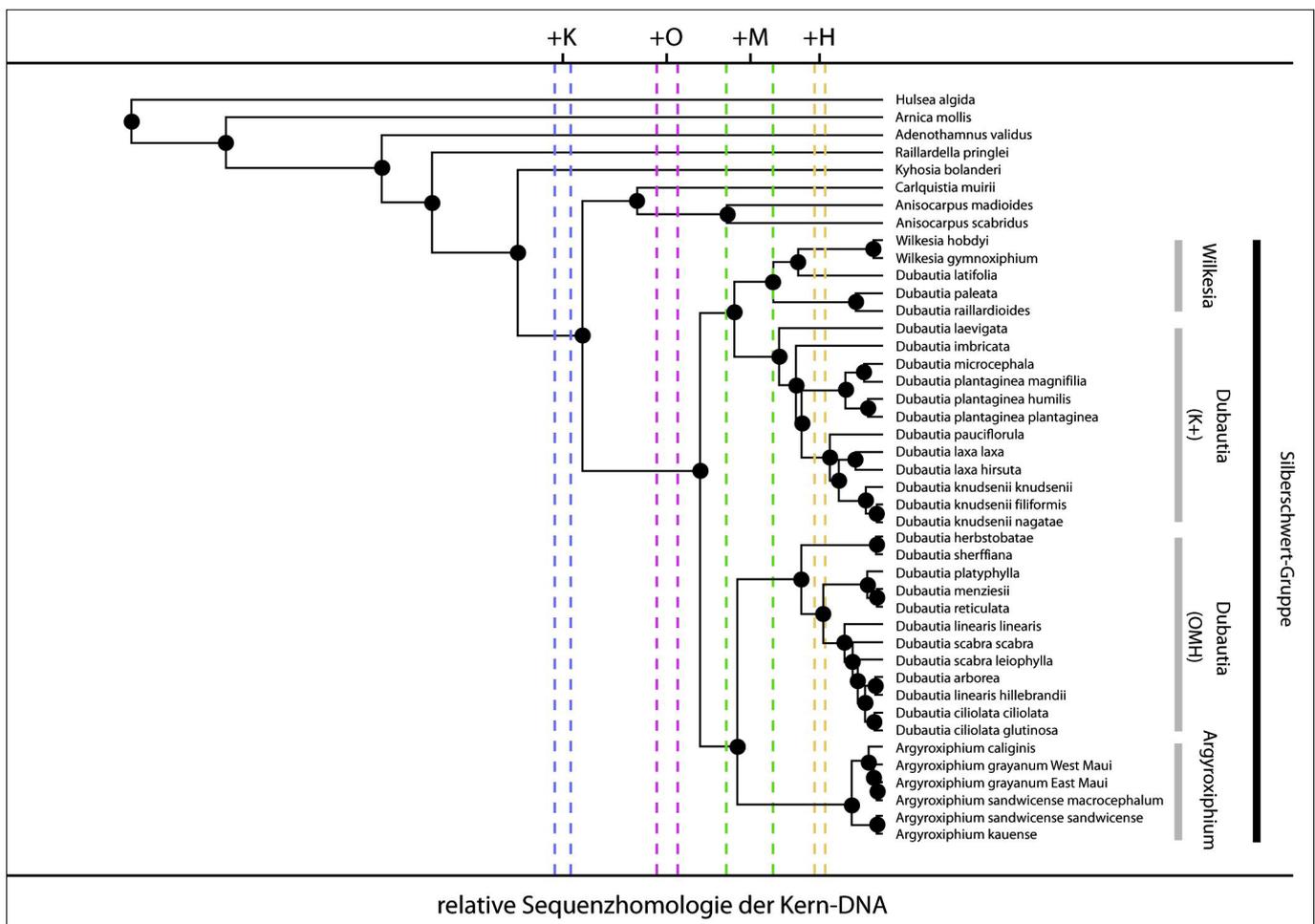
Studien des gemeinsamen genetischen Materials dieser Pflanzen kamen Palfalvi und seine Kollegen zu der erhellenden Schlussfolgerung, dass „das genetische Material, das den fleischfressenden Pflanzen zugrunde liegt, in den meisten nicht fleischfressenden Pflanzen vorhanden ist“. Mit anderen Worten, die meisten Pflanzen verfügen bereits über viele der notwendigen Gene, und „der Weg zur Karnivorie bei Pflanzen scheint für alle Pflanzen offen zu sein“ (Hedrich, 2020). Die Autoren kommen zu dem eindeutigen Schluss, dass die phänotypischen Mechanismen der Karnivorie auf präexistente genetische Programme zurückzuführen sind (vgl. Kutzelnigg [2008] mit ähnlicher Schlussfolgerung über C4-Pflanzen). Die Polyploidie brachte keine neuen genetischen Programme hervor, obwohl sie möglicherweise die Nutzung dieser bereits bestehenden Programme unterstützt hat.

## Die Radiation der Silberschwert-Gruppe

Die Untersuchung mutmaßlicher nachfolgender Artbildungsereignisse und der Entwicklung der Abstammungslinien erforderte Sequenzierungsstudien von rDNA\*, intern transkribierten Spacer-Regionen der ribosomalen DNA des Zellkerns (Baldwin und Robishaux, 1995;

Baldwin und Sanderson, 1998). Dies ermöglichte die Rekonstruktion einer wahrscheinlichen Phylogenie für die Silberschwert-Gruppe (Abb. 15). Acht „Gruppen“ wurden erkannt und mit einer Entfaltung der adaptiven Radiation entlang der vier großen Inselgruppen in Verbindung gebracht (siehe Tab. 1). Die meisten Arten in der Silberschwert-Gruppe beschränken sich auf einzelne Inseln und viele auf bestimmte Orte auf diesen Inseln. Nur vier der 26 Arten von *Dubautia* kommen auf mehreren Inseln vor. Alleine *D. plantaginea* kommt auf allen sechs Hauptinseln vor: Kaua'i, O'ahu, Molokai, Lanai, Maui und Hawai'i. *D. scabra* kommt auf Molokai, Lanai, Maui und Hawai'i vor, und *D. linearis* auf Lanai, Maui und Hawai'i. *D. scabra* ist eine häufige Art, die auf unfruchtbaren Lavaböden vorkommt (siehe Abb. 14). *D. laxa* kommt auf Kaua'i, O'ahu und Maui vor. Seine vier Unterarten sind jedoch geografisch noch begrenzt: *D. l. bryanii* wurde nur auf O'ahu gefunden; *D. l. hirsuta* auf Kaua'i, O'ahu und Lanai; *D. l. laxa* auf O'ahu, Molokai und Maui, und *D. l. pseudoplantaginea* auf O'ahu. Nur eine der sieben *Argyroxiphium*-Arten kommt auf zwei Inseln vor und bildet zwei Unterarten aus. *A. s. macrocephalum* (siehe Titelbild und Abb. 10) wird auf Haleakala, Maui, und *A. s. sandwicense* (siehe Abb. 3 und 5) auf Mauna Kea, Hawai'i, gefunden. Diese Inselstandorte sind nicht ausgedehnt, oft handelt

Abb. 15 Phylogenie der Silberschwert-Gruppe auf der Basis von rDNA-Sequenzdaten. Für weitere Details siehe Text.





**Abb. 16** 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 monokarpisch. Oberhalb der weit über dem Boden befindlichen Blattrosetten bilden sich hoch aufragende Gesamt-Blütenstände, wenn die Pflanzen die Blühzeit erreichen. (Foto: Nigel Crompton)

es sich nur um eine Seite oder eine kleine Region eines Vulkans. Die Standorte sind nur kleine Gebiete und bieten daher wenige Möglichkeiten für die Ansammlung von vielfachen, seltenen, vorteilhaften mutierten Formen und für die anschließende Selektion von vorteilhaften Merkmalsausprägungen (Abb. 3). Dies spricht gegen Mutationen als Entstehungsmechanismus. Präexistente genetische Programme benötigen dagegen keine größeren Areale. Sie liefern eine schlüssige Erklärung für das Auftreten dynamischer neuer Merkmalsausprägungen, Merkmale und Arten selbst in Situationen mit begrenztem geographischem Gebiet.

Aufgrund des Fehlens von Fossilien kann die Geschichte der Silberschwert-Gruppe nur indirekt erforscht werden. rDNA-Sequenzierung war ein logischer Weg, dieses Problem zu lösen. Die netzartige Natur der Radiation aufgrund der umfangreichen Hybridisierung spricht jedoch für Vorsicht bei diesem Ansatz. Hybriden kommen bei der Silberschwert-Gruppe verbreitet vor und führen zu einem Genaustausch zwischen Linien mit sowohl alten als auch neuen Sequenzen. Diese Situation kompromittiert Schlussfolgerungen, die aus den Sequenzdaten gezogen werden. Unter Berücksichtigung dieses Vorbehalts aber bietet die rDNA-Phylogenie auf der Grundlage von Baldwin & Sanderson (1998) und Landis et al. (2018) einen ausgezeichneten Rahmen, von dem aus man beginnen kann (siehe Abb. 15). Auf der Grundlage dieser Daten kann eine vernünftige Abfolge von Artbildungsereignissen postuliert werden.

Es wurden auch Chloroplasten-DNA-Sequenzen untersucht. Die rDNA-Daten wurden den Chloroplasten-DNA-Daten vorgezogen, da sich später herausstellte, dass sie im Widerspruch zu Studien über chromosomale Umorganisationen stehen (Carr, 2003). Die Chloroplasten-DNA-Sequenzdaten stimmten weder

mit den Daten über chromosomale Umorganisationen noch mit den rDNA-Sequenzdaten überein, wahrscheinlich weil die Chloroplasten-DNA von einem ungewöhnlichen genetischen Prozess betroffen ist, der mit Hybridisierungsereignissen verbunden ist, dem Einfang von Plastidengen<sup>\*</sup>. Die Verwendung ausschließlich von rDNA-Sequenzdaten beseitigte jeden potenziellen Konflikt. Trotz verschiedener Bedenken erscheint die Phylogenie vernünftig und stimmt weitgehend mit den Karyotypstudien überein. Es werden vier Gruppen (Kladen) erkannt, zwei die mehr „basal“ und zwei die mehr „apikal“ (an der Spitze) sind: der *Wilkesia*-Typ, der *Dubautia* K+-Typ, der *Dubautia* OMH-Typ und der *Argyroxiphium*-Typ. Diese spiegeln den Fortschritt der Radiation von den ältesten zu den jüngsten Inseln wider.

Die *Wilkesia*-Gruppe umfasst sowohl *Wilkesia*-Arten (einschließlich dem „Iliau“, *Wilkesia gymnoxiphium*, Abb. 16) als auch drei *Dubautia*-Arten: *D. paleata*, *D. raillardoides* und *D. latifolia*. Tab. 2 zeigt sie als Gruppe 1. Alle fünf Arten kommen ausschließlich auf Kaua'i, der ältesten Insel, vor. Sie weisen keine speziellen gemeinsamen Merkmale auf. Ihre gemeinsamen Merkmale erscheinen willkürlich verteilt, was auf eine signifikante Heterozygotie zu Beginn der Radiation hindeutet. Diese Gruppe weist die größte Heterozygotie auf, Tab. 2 zeigt einen Wert von 8,2. Die *Wilkesia*-Gruppe besiedelt zudem die älteste Insel. Beide Tatsachen sprechen dafür, dass es sich bei dieser Gruppe um die älteste oder basale handelt, wie in Abb. 15 angedeutet. Obwohl *Wilkesia*-Pflanzen oberflächlich *Argyroxiphium*-Pflanzen mit holzigem Stängel ähneln, fallen die beiden Gattungen in recht getrennte Untergruppen (siehe Abb. 15). Die Gattung *Dubautia* K+ umfasst acht *Dubautia*-Arten (zwei Arten bilden Paare von Unterarten und zwei Arten bilden Drillinge von Unterarten). Tab. 2 zeigt sie in den Gruppen 2, 3 und 4. Die meisten Arten kommen ausschließlich auf Kaua'i vor, was darauf hinweist, dass die Gruppe alt und wahrscheinlich am basalsten ist. *D. plantanginea* und *D. laxa* kommen auch auf einigen der jüngeren Inseln vor. Es gibt Hinweise darauf, dass *D. laxa* wesentlich zur adaptiven Radiation der Silberschwert-Gruppe auf dem gesamten Archipel beigetragen haben könnte. Insbesondere weisen die Arten dieser Gruppe keine speziellen gemeinsamen Merkmale auf. Sie teilen gemeinsame Merkmale relativ willkürlich. Tabelle 2 zeigt einen Heterozygotie-Wert von 4,2, der deutlich unter dem der *Wilkesia*-Gruppe liegt. Mit Ausnahme des Fehlens von Rosettenpflanzen und des Fehlens weißer Körbchen gibt es kein eigentliches Alleinstellungsmerkmal, das die beiden Gattungen spezifisch unterscheidet.

Die *Dubautia* OMH-Gruppe umfasst neun Arten (drei Arten umfassen Paare von Unterarten). Tabelle 2 zeigt sie in den Gruppen 5, 6 und 7. Alle sind *Dubautia*-Arten, alle kommen ausschließlich auf den „jüngeren Inseln“ (d. h. nicht auf Kaua'i) vor und fast alle besitzen 13 Chromosomen. Sie wurden früher als eigene Gattung behandelt und bilden die Sektion Railliardia. Gruppe 5 besteht aus zwei Arten; *D. herbstobatae* und *D. sherffiana*, die ausschließlich auf O'ahu vorkommen. Gruppe 6 besteht aus drei Arten: *D. platyphylla*, *D. menziesii* und *D. reticulata*, die ausschließlich auf Maui vorkommen. Gruppe 7 umfasst die übrigen vier *Dubautia*-Arten. Die Unterart *D. linearis linearis* ist auf Maui zu finden. Die Unterarten *D. scabra scabra* und *D. s. leiophylla* sind sowohl auf Maui als auch auf Hawai'i (Big Island) anzutreffen. Die Unterart *D. l. hilderbrandii*, die beiden Unterarten *D. ciliolata ciliolata* und *D. c. glutinosa* sowie die Art *D. arborea* kommen ausschließlich auf Hawai'i vor. Innerhalb dieser Gruppe sind die Arten tendenziell relativ homogen, mit Ausnahme von *D. scabra* mit ihren weißblütigen Körbchen und 14 Chromosomen. Tabelle 2 gibt einen Heterozygotie-Wert von 4,2 an. Der Wert ist aufgrund von *D. scabra* und der Vielfalt der Blütenstände überhöht.

Die *Argyroxiphium*-Gruppe umfasst die vier *Argyroxiphium*-Arten (zwei Arten haben Unterartenpaare). Tab. 2 zeigt sie in Gruppe 8. Drei Arten sind auf der Insel Maui zu finden. Dazu gehören das „Wahrzeichen“ der Silberschwert, *A. sandwicense macrocephalum* (das „Silverword“) mit den beiden Unterarten *A. grayanum* (das Grünschwert, Abb. 17), und *A. caliginis* sowohl auf Ost-Maui als auch auf West-Maui. Zwei Arten, *A. kauense* und die Unterart *A. s. sandwicense* (siehe Abb. 3 und 5), kommen auf Hawaii vor. Sie alle haben ein gemeinsames Merkmal: Es handelt sich um Rosettenpflanzen. Allerdings besitzt auch *Wilkesia* dieses Merkmal. Der monokarpe Samenansatz ist innerhalb der Gattung kein absolut eindeutiges Merkmal, denn *A. grayanum* ist nur fakultativ monokarp. Die Arten scheinen nur wenige spezielle Merkmale gemeinsam zu haben. Tabelle 2 gibt einen Heterozygotie-Wert von 3 an. Dieser Wert ist der kleinste, und die Gruppe besiedelt die jüngsten Inseln. Beides spricht dafür, dass es sich um eine rezente Kronengruppe handelt.

## Allgemeine Aspekte der Radiation der Silberschwert-Gruppe

Was sagt diese umfangreiche und gut dokumentierte Phylogenie über die Evolution der Silberschwert-Gruppe aus? Vor allem gibt es überraschend wenige Hinweise darauf, dass die



Abb. 17 Das Grünschwert (*Argyroxiphium grayanum*); Hosmer Grove, Haleakala-Nationalpark, Maui. (Foto: Nigel Crompton)

Arten auf den verschiedenen Inseln allmählich zu anderen Arten mutiert sind. Die Arten sind alle unabhängig voneinander, und sie sind immer 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 die Arten beeinträchtigte oder benachteiligte Phänotypen aufweisen. 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 neuartige Kombinationen von präexistenten genetischen Programmen auf, die zu zahlreichen unterschiedlichen und lebensfähigen Arten geführt haben (Crompton, 2019).

Zytogenetische\* Studien werfen ein zusätzliches Licht auf die adaptive Radiation der Silberschwert-Gruppe (Carr, 2003a). *Dubautia*-Pflanzen mit  $n=14$  Chromosomen sind aufgrund von einer oder zwei Translokationsunterschieden\* in vier Genomtypen aufgeteilt. Karyotyp 1 umfasst die gesamte *Dubautia* K+-Klade mit Ausnahme von *D. laevigata* und möglicherweise *D. imbricata* aus Gruppe 4. Karyotyp 2 wird in *D. paleata* (Gruppe 1) und Karyotyp 3 in *D. laevigata* (Gruppe 4) beobachtet. Der Karyotyp 4 kommt bei *D. scabra* vor. Ein fünfter Karyotyp wird im Rest der *Dubautia* OMH-

Gruppe auf O‘ahu, Maui und Hawai‘i (einer neueren Gruppe) beobachtet, die alle n=13 Chromosomen mit Ausnahme von *D. scabra* aufweisen. Wichtig ist, dass *D. scabra* seinen Karyotyp (n=14, Karyotyp 4) mit *D. latifolia* teilt, das molekular am nächsten an *Wilkesia* liegt und mit ziemlicher Sicherheit ein alter Genomtyp ist. Aufgrund seiner Zytogenetik und geographischen Verbreitung könnte *D. scabra* einen bezüglich des Ursprungs strategisch relativ wichtigen Platz innerhalb der *Dubautia*-Phylogenie einnehmen. Außer in den oben genannten Typen unterscheidet sich das *Wilkesia*-Genom von allen getesteten *Dubautia*-Genomen auch durch zwei Translokationen. Die Genome von *Argyroxiphium*, *A. sandwicense* und *A. grayanum*, unterscheiden sich von allen getesteten *Dubautia*-Genomen ebenfalls durch mindestens zwei Translokationen. *A. grayanum* und *A. s. sandwicense* unterscheiden sich voneinander durch eine einzige Translokation, und *A. grayanum* und *W. hobbeyi* unterscheiden sich durch 2-3 Translokationen (Carr, 2003a).

Molekulare Studien zur Chloroplasten-DNA und Mikrosatelliten-DNA in den vier Unterarten von *Dubautia laxa*, bei denen es speziell um die Rolle der geographischen Isolation bei der Produktion von Diversität ging, deuten auf eine entscheidende Rolle dieser Art bei der adaptiven Radiation der Silberschwert-Gruppe hin (McGlaughlin & Friar, 2011). Die Autoren erörtern zwei wichtige Erkenntnisse aus ihren molekularen Studien, die eindeutig die *cis*-Evolution und präexistente genetische Programme gegenüber der *trans*-Evolution und zahlreichen vorteilhaften Mutationen favorisieren. Der erste Befund ist, dass der Grad der genetischen Divergenz zwischen den Schwestertaxa gering ist, obwohl die sichtbare morphologische und ökologische Divergenz groß war. Dies ist nicht zu erwarten, wenn die Divergenz durch eine allmähliche Anhäufung von zahlreichen nützlichen Mutationen bedingt ist, aber es ist eine natürliche Folge der Mendel’schen Artbildung. Das zweite Ergebnis sind Sequenzdaten aus mehreren Untersuchungen verschiedener Gene, die besonders geeignet sein sollten, Beziehungen innerhalb der Radiation aufzudecken, aber stattdessen zu einer Fülle von Konflikten zwischen verschiedenen Sequenzbäumen führten. Welcher spezifische Sequenzbaum „wirklich repräsentativ für die jüngste Evolutionsgeschichte“ ist, kann daher nur willkürlich festgelegt werden. Dies wäre aber nicht zu erwarten, wenn die Divergenz aus der allmählichen Anhäufung mehrerer vorteilhafter Mutationen resultiert. Vielmehr ergibt sich auch dieser Befunde natürlich aus einem freien Austausch gemeinsamer Allele, wie er bei der Mendel’schen Artbildung auftritt.

Mit Hilfe von nuklearen Mikrosatelliten- und Chloroplasten-DNA-Sequenzdaten wurde die Phylogeographie der Ausbreitung auf viele Inseln von *D. laxa* ermittelt. *D. laxa* hat vier Subspezies. *D. l. hirsuta* hat ihren Ursprung auf Kaua‘i und breitete sich von dort nach O‘ahu aus. Sie verbreitete sich über die ganze Insel und etablierte Populationen in den Bergketten von Wai‘anae und Ko‘olau. Von O‘ahu aus erreichte sie Lanai. Es scheint, dass ein einziges Ereignis der Ausbreitung durch Achäne für jedes dieser Kolonisationsereignisse ausreichend war.

*D. l. laxa* scheint ihren Ursprung auf O‘ahu zu haben. Diese Unterart hat ihre Chloroplasten-DNA auf O‘ahu von einer unbekanntem Quelle durch Einfang von Plastidengenen\* aufgenommen. Sein Ursprung und der Einfang von Plastidengenen könnten auf dasselbe Ereignis zurückzuführen sein (Hybridisierung?). Nachdem es auf O‘ahu divergiert ist, breitete es sich auf Molokai und Maui aus. Es ist möglich, dass mehr als ein Ausbreitungsereignis mit diesen Besiedlungen verbunden war. Das Ausbreitungsszenario folgt der logischen „Progressionsregel für die Insel-Biogeographie“ (Funk & Wagner, 1995), wobei die Arten allmählich von älteren Inseln zu jüngeren wandern. Ausbreitung durch Achänen von Insel zu Insel erwies sich als selten, wie bereits für die Silberschwert-Gruppe im Allgemeinen festgestellt wurde (Baldwin & Robichaux, 1995). Die Ausbreitung von *D. laxa* war besonders bedeutsam, da sie bestätigte, dass bereits vorhandene DNA von einer Art an die nächste weitergegeben wird. Chloroplasten-DNA von *D. l. laxa* wurde an alle *Dubautia*-Arten auf den jüngeren Inseln (auch als Railliardia-Klade bezeichnet) weitergegeben, darunter *D. herbstobatae*, *D. sherffiana*, *D. platyphylla*, *D. menziesii*, *D. reticulata*, *D. linearis*, *D. scabra*, *D. arborea*, *D. ciliolata* (McGlaughlin & Friar, 2011).

## Eine kurze Geschichte der Silberschwert-Gruppe

Die hawaiianischen Ureinwohner unterscheiden in der Silberschwert-Gruppe drei Typen, die mit den drei in der heutigen Taxonomie anerkannten Gattungen korrelieren: Na‘ena‘e = *Dubautia*, Iliau = *Wilkesia* und Ahinahina = *Argyroxiphium*. Wie war die evolutionäre Abfolge dieser Gattungen (und ihrer Arten) und woher stammen sie? Aller Wahrscheinlichkeit nach brachte der pazifische Goldregenpfeifer (siehe Abb. 13) Achänen von *Anisocarpus scabridus* und *Carlquistia muirii* (oder von nahen Verwandten) mit, die Hybriden bildeten, die ein bedeutendes

phänotypisches Potenzial in Form von latenten genetischen Programmen besaßen. Bei einer frühen Hybride wurde ein latentes genetisches Programm für die Ausbildung von Holz in den oberirdischen Teilen mit libriformen\* Fasern in zwei verschiedenen Ausprägungen aktiviert. Dieser Vorgang war möglicherweise mit dem Verlust eines Chromosoms verbunden (Carlquist, 2003). Dies führte zur Entstehung von Pflanzen, die im Aussehen *D. laxa* ähneln und möglicherweise sogar eine Unterart von *D. laxa* darstellen. Auf diese Weise entstand die Gattung Na'ena'e (*Dubautia*). Studien zur Phylogenie von Landis et al. (2018) deuten darauf hin, dass die Tarweed-Linie direkt von Nordamerika aus Kaua'i besiedelte und in der Folge die adaptive Radiation der Silberschwert-Gruppe einleitete, die wir heute beobachten.

Kaua'i ist die älteste Insel des Hawaii-Archipels, und es wird vermutet, dass sich diese frühen Ereignisse dort abgespielt haben (Landis et al., 2018). Warum also geschahen die frühesten Ereignisse auf Kaua'i, einer der heute existierenden Inseln, und nicht auf einer der vielen schon früher existenten vulkanischen Inseln? Statische Modelle des radioaktiven Zerfalls, wonach die Zerfallsrate konstant ist, deuten darauf hin, dass die Hawaii-Emperor-Inselkette mindestens 16-Mal länger existiert hat als der Hawaii-Archipel, der zuletzt entstand. Meiji Seamount datiert auf ~82 Myr (ry = radiometrische Jahre). Vulkanische Inseln, von denen einige sogar noch größer als Hawai'i sind, standen für adaptive Radiationen zur Verfügung (Garcia et al., 2020). Warum also Kaua'i? Nach nicht-statischen radioaktiven Zerfallsmodellen (wonach die Zerfallsrate nicht konstant ist) hat sich die Inselkette jedoch schnell gebildet und die heutige Inselbewegung ist demnach ein übriggebliebener Rest. Demzufolge war Kaua'i die erste prominente Insel, die genügend Zeit bot, um den Beginn der adaptiven Radiation aufzunehmen. Eine Beobachtung, die das Modell des nicht-statischen Zerfalls und ein junges Alter der Hawaii-Inseln unterstützt, ist die geringe Anzahl von Ausbreitungsereignissen zwischen den Inseln, die in der Silberschwert-Gruppe beobachtet 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 ist zu erwarten, dass es während Jahrtausenden eine Fülle von Ausbreitungsereignissen zwischen den Inseln gegeben hätte.

Phylogenien, die auf der Mendel'schen Artbildung basieren, sind komplexer als solche, die auf Abfolgen von Mutationsereignissen beru-

hen. Im Gegensatz zu einem einfach verzweigten oder sich gabelnden Baum ist jeder Knoten anfänglichnetzartig durch Segregations- und Hybridisierungsereignisse mit anderen Knoten verbunden. Letztendlich führt die Fortpflanzungsisolierung zur Fixierung einer (oder mehreren) Linien. Es wird erwartet, dass sich diese netzartigen Verbindungen im Laufe der Zeit vereinfachen, wenn die genetische Heterozygotie abnimmt. Beginnend mit *D. laxa* mit großen Exemplare wird der Ursprung der Iliau (*Wilkesia*)-Gattung klar, wenn bei einer Pionierhybride ein latentes genetisches Programm für Blattrosetten und monokarpisches\* Blühverhalten aktiviert wurde. Wurde anschließend auf Maui dasselbe latente genetische Modul für Blattrosetten und monokarpisches Blühverhalten aktiviert und gleichzeitig ein latentes genetisches Programm für die Ausbildung von Zungenblüten aktiviert, wird auch der Ursprung der Gattung Ahinahina (*Argyroxiphium*) klar.

Die basalen Klade *Wilkesia*- und *Dubautia* K+ befinden sich fast ausschließlich auf Kaua'i, der ältesten Insel des Archipels, die die größte Anzahl von Arten der Silberschwert-Gruppe beherbergt. Beides spricht dafür, dass hier die Radiation ihren Ursprung hat. Nur zwei ihrer Arten kommen auch auf jüngeren Inseln vor: *D. laxa* und *D. plantaginea*, die als Kronenart angesehen wird. *D. laxa* zeigt eine Fülle von Phänotypen. Diese Unterart zeigt grüne und violette Körbchen, basale und kaudale Astansätze (kurze und hohe Wuchsform) sowie kahle und behaarte Blätter. Darüber hinaus scheint sie ihre Chloroplasten-DNA an alle Mitglieder der *Dubautia* OMH-Gruppe weitergegeben zu haben (McGlaughlin & Friar, 2011). Es scheint möglich, dass *D. laxa* eine basale Art für die gesamte Radiation gewesen sein könnte. Als solche wäre sie Vorfahre aller vier Gruppen (siehe Abb. 15, Landis et al., 2018).

Die *Wilkesia*-Gruppe ist ungewöhnlich, weil ihre Arten weiße Körbchen haben, eine Apomorphie. Die einzige Ausnahme ist *D. latifolia* mit gelben Körbchen. Sie ist die einzige Liane in der Gruppe, hat gegenständige Blätter und steht *Wilkesia* in der Abfolge im Dendrogramm\* am nächsten. Die beiden anderen *Dubautia*-Arten in der Gruppe sind *D. paleata* mit sowohl gegenständigen Blättern als auch Blättern in Dreier-Wirteln und *D. raillardioides* mit Blättern in Dreier-Wirteln. Das abrupte Auftreten von zwei Merkmalen bei *W. gymnoxiphium*, die an anderer Stelle in der Gruppe auftreten – monokarpische Pflanzen und endständige Blattrosetten – spricht klar für die Aktivierung latent vorhandener genetischer Programme.

Die verbleibende Art, *W. hobyi*, wird als pädomorphe\* oder „Sämlings“-Form von *W. gymnoxiphium* betrachtet (Carlquist, 2003). Die

## Silberschwert-Gruppe und Schöpfung

Steht die in der Silberschwert-Gruppe beobachtete Vielfalt notwendigerweise im Widerspruch zu irgendeiner relevanten Lehre aus der Heiligen Schrift? Wenn nach dem biblischen Verständnis der biologischen Vielfalt die Pflanzen und Tiere nach ihren Arten geschaffen wurden, dann kann dies so verstanden werden, dass sie in taxonomischen Gruppen wie den Grundtypen, d. h. genetischen Familien, geschaffen wurden. Diese mögen eine Fülle von Individuen umfasst haben, die möglicherweise das Spektrum der Vielfalt, mit dem wir heute vertraut sind, übersteigt. Es scheint sehr wahrscheinlich, dass Organismen, die zur gleichen Art oder genetischen Familie gehörten, reproduktiv kompatibel gewesen wären und reichlich Hybriden entstanden wären. Einige Arten werden sich zu großen Familien entwickelt haben, deren Mitglieder durch Bildung von Hybriden netzartig miteinander verbunden waren. Die Hybridisierung wäre normal gewesen, bis Mechanismen der Fortpflanzungsisolierung, die Kreuzungen zwischen den Geschlechtern und zwischen den Arten einschränken, zur Bildung getrennter Gruppen und Arten innerhalb dieser Familien geführt hätten. Die natürliche Auslese hätte die Arten begünstigt, die wir aus der Fossilüberlieferung kennen oder die heute noch existieren. Steht die in der Silberschwert-Gruppe beobachtete adaptive Radiation also im Konflikt mit der Heiligen Schrift? Nein, im Gegenteil, sie stimmt mit einem biblischen Verständnis von der Vielfalt des Lebens überein. Die Silberschwert-Gruppe deutet darauf hin, dass adaptive Radiationen innerhalb genetischer Familien nach den Mendel'schen Prinzipien und durch sein allzuoft missachtetes Gesetz der exponentiellen Kombination von Merkmalsausprägungen\* vollständig verstanden werden kann (Mendel, 1866; Crompton, 2019a; b; 2020a).

beiden *Wilkesia*-Arten weisen auch parallele Blattnerven auf, was für Dikotyle sehr ungewöhnlich ist, vermutlich durch Aktivierung eines latenten genetischen Programms. Die einzige andere Art in der Gruppe der Silberschwert-Arten mit weißen Körbchen, *D. scabra* (siehe Abb. 14), ist sowohl geografisch abgelegen als auch entfernt verwandt in der *Dubautia* OMH-Gruppe. Das abrupte wiederholte Auftreten und dienicht aufeinanderfolgende Kombination komplexer phänotypischer Merkmale innerhalb der verschiedenen Gattungen spricht stark für Artbildungsmechanismen, die auf Mendel'schen Prinzipien und präexistenten genetischen Programmen beruhen und nicht auf höchst unwahrscheinlichen Szenarien phänotypisch wiederkehrender, mehrfach auftretender vorteilhafter Mutationen.

*D. laxa* scheint auf Kaua'i Spreublatt-Körbchen (bei dem alle Blüten ein Spreublatt\* haben) an einige wenige verstreute Arten (*D. paleata*, *D. laevigata* und *D. kalalauensis*) weitergegeben zu haben. Keine andere Art weist dieses Merkmal auf. Die *Dubautia* K+-Gruppe ist wahrscheinlich aus *D. laxa* oder einer ähnlichen Vorfahrenart entstanden und hat sich dann auf die Insel Kaua'i ausgebreitet. Alle Arten auf der Insel haben 14 Chromosomen. Man beobachtet eine Verschiebung von violetten zu grünen Hüllblättern und eine Verschiebung zu den modalen\* Köpfchen von *Dubautia*, d. h. grüne Hüllblätter, gelbe Kronröhre, violette Staubbeutel und gelbe Griffel (vgl. Abb. 4).

rDNA-Sequenzdaten weisen darauf hin, dass die *Dubautia* K+-Gruppe drei Untergruppen umfasst, die Gruppen 2-4. Aufgrund des um-

fangreichen Hybridisierungspotenzials sind zusätzliche Kernsequenzdaten erforderlich, um dies zu bestätigen. Dennoch hat zumindest Gruppe 4 ein Genom, das sich von den beiden anderen unterscheidet (Carr, 2003a). In ähnlicher Weise weisen rDNA-Sequenzdaten darauf hin, dass die *Dubautia* OMH-Gruppe drei Untergruppen umfasst, einschließlich der auf jüngeren Inseln vorkommenden Arten, die *D. laxa*-Chloroplasten-DNA besitzen, nur 13 Chromosomen haben und modale *Dubautia*-Köpfchen besitzen (außer *D. scabra* mit 14 Chromosomen und weißen Blütenkronen). Obwohl das Inselalter dafür spricht, dass sich diese drei Gruppen in der Abfolge Gruppe 5 auf O'ahu, Gruppe 6 auf Maui und Gruppe 7 auf Maui Nui und Hawai'i entwickelt haben, deuten Untersuchungen der Genome und der Chromosomenpaarung darauf hin, dass die gesamte Gruppe von *D. scabra* oder einer ähnlichen Vorfahrenart abstammen könnte. Die Genome von *D. scabra* und *D. latifolia* sind identisch (Carr, 2003a). Vielleicht gab es einmal eine *D. scabra* mit gelben Körbchen auf O'ahu, die von einer *D. latifolia*-Hybride abstammt und die *Dubautia* OMH-Gruppe gezeugt hat.

Die *Argyroxiphium*-Gruppe mit ihren 14 Chromosomen auf Maui und Hawai'i könnte von *D. laxa* abstammen. Warum es zu einer abrupten Aktivierung latenter genetischer Programme für epigäische\* Blattrosetten, monokarpische Samenkörner und ancestrale\* Zungenblüten kam, ist unklar, aber eine für die Gruppe einzigartige Chromosomentranslokation (Carr, 2003a) könnte mit diesem Ereignis zusammenhängen. rDNA-Sequenzdaten weisen darauf hin, dass *Argyroxiphium*-Arten auf Maui enger untereinander verwandt sind als mit den Arten auf Hawai'i. Eine mögliche Phylogenie beginnt mit *A. grayanum* auf Maui, aus der *A. sandwicense macrocephalum*, *A. caliginis* und *A. virscens* (heute ausgestorben) hervorgegangen sind. Obwohl derzeit nicht auf der Insel Hawai'i zu finden, könnte *A. grayanum* kurzzeitig eingedrungen sein und sowohl *A. s. sandwicense* als auch *A. kauense* hervorgebracht haben. Es werden zusätzliche Daten zur Sequenzierung der Kern-DNA benötigt, um genauere Einzelheiten zu bestätigen.

## 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 genetischer Familie gehört. Sie bietet eine reizvolle und natürliche Möglichkeit, verschiedene Modelle der Artbildung innerhalb einer Familie zu vergleichen. Hauptsächlich zwei Modelle stehen sich einander gegenüber: das traditionelle 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 und dadurch neue Merkmalskombinationen und somit neue Arten innerhalb genetischer Familien entstehen. Es hat sich gezeigt, dass komplexe Merkmale bei minimaler nachteiliger Funktionalität gut angepasst sind und dass hauptsächlich der Verlust von Funktionsmerkmalen aus Mutationen resultierte. Nicht Genduplikation, aber wohl Polyploidisierung fördert die Artbildung, wenn sie zusätzliche präexistente genetische Programme aktivieren. Die Vielzahl der Arten war von Anfang an trotz des abrupten Auftretens der verschiedenen Merkmalsausprägungen vital und voll funktionsfähig. Die älteren Arten weisen eine größere Heterozygotie auf und die neueren Arten eine geringere Heterozygotie. Es wurde eine Fülle von Hybriden beobachtet, was Mayrs Artdefinition in Frage stellt. Darüber hinaus nahm die Fähigkeit zur Hybridisierung mit dem Alter der Art ab. Alle diese Beobachtungen favorisieren das Mendel'sche Modell gegenüber dem traditionellen Modell.

Forscher vor Ort unterstützen diese Ergebnisse und auch ihre Interpretation. Die Silberschwert-Gruppe bietet 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, 2019b).

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. Das hätte zahlreiche Pflanzengenerationen erfordert. Die Frage ist, wie viele Generationen? Wie viel Zeit muss verstrichen sein, damit die gesamte heute beobachtete Biodiversität der Silberschwert-Gruppe ausgebildet sein konnte? Landis und seine Kollegen (2018) bearbeiten diese Frage mit modernen statistischen Methoden und mit einem Modell, das auf der üblichen Datierung mittels des statischen radioaktiven Zerfalls beruht (s. o.). Sie

schätzen, dass sich die heutigen Kronenarten mit einer Rate von etwa einer Art je Million (radio-metrische) Jahre diversifiziert haben. Diese Schätzung ist 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 logischerweise riesige Zeiträume.

Die umfangreichen Daten, die zur Verfügung stehen und in diesem Aufsatz besprochen werden, 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 Asteraceae-Arten, 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 Kombination von Merkmalsausprägungen besagt, dass dieser Artbildungsmechanismus in weniger als 10 Generationen zu einer umfangreichen Artenvielfalt führen kann. Allerdings müssen die alternativen Allele in den resultierenden Arten fixiert werden, was eine Fortpflanzungsisolation erfordert, was, wie Laborstudien und Computermodelle zeigen, bis zu zehn weitere Generationen erfordert (Crompton, 2019). Die durchschnittliche Generationszeit dieser Pflanzen beträgt etwa fünf Jahre, so dass 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.

## Quellen

- Athens, S.J., Rieth, T.M. and Dye, T.S. (2014) A paleo-environmental and archaeological model-based age estimate for the colonization of Hawai'i. *Am. Antiq.* 79, 144–155.
- Babcock, E.B. and Hall, H.M. (1924) *Hemizonia congesta*: a genetic, ecologic, and taxonomic study of the hayfield tarweeds. *Uni. California Publications in Botany* 13, 15–100.
- Baldwin, B.G. (2003a) Natural history of the continental tarweeds and the Hawaiian Silversword Alliance (Asteraceae-Madiinae). In: Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 1–16.
- Baldwin, B.G. (2003b) Characteristics and diversity of Madiinae. In: Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 17–52.
- Baldwin, B.G. (2003c) A phylogenetic perspective on the origin and evolution of Madiinae. In: Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 193–228.
- Baldwin, B.G., Kyhos, D.W., Dvorako, J. and Carr, G.D. (1991) Chloroplast DNA evidence for a North American origin of the Hawaiian Silversword Alliance (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 88, 1840–1843.
- Baldwin, B.G. and Robichaux, R.H. (1995) Historical biogeography and ecology of the Hawaiian Silversword Alliance (Asteraceae). *New molecular phylogenetic perspectives*. In: Wagner, W.L. and Funk, V.A. (eds.), *Hawaiian biogeography: evolution on a hot spot archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp 259–287.
- Baldwin, B.G. and Sanderson, M.J. (1998) Age and rate of diversification of the Hawaiian Silversword Alliance (Compositae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 9402–9406.
- Barrier, M., Baldwin, B.G., Robichaux, R.H. and Purrugganan, M.D. (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.
- Behe, M. (2019) *Darwin Devolves*. Harper Collins, New York, New York.
- Bercovici, D. and Karato, S.-I. (2003) Whole-mantle convection and the transition-zone water filter. *Nature* 425, 39–44.
- Berber, D. and Salzburger, W. (2015) The genomics of organismal diversification by adaptive radiations. *Trends Genet.* 31, 491–499.
- Brett, R.C., Russell, J.K., Andrews, G.D.M. and Jones, T.J. (2015) The ascent of kimberlite: Insights from olivine. *Earth Planet. Sci. Lett.* 424, 119–131.
- Burchfiel, B.C. (1983) The continental crust. *Sci. Am.* 249, 130–142.
- Campbell, I.H. and Taylor, S.R. (1983) No water, no granites – no oceans, no continents. *Geophys. Res. Lett.* 10, 1061–1064.
- Carlquist, S. (1959) Studies on Madiinae: anatomy, cytology, and evolutionary relationships. *Aliso* 4, 171–236.
- Carlquist, S. (2003) Wood anatomy of Madiinae in relation to ecological diversification. In: Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 129–144.
- Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (2003) Eds. *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA.
- Carr, G.D. (1985) Monograph of the Hawaiian Madiinae (Asteraceae): *Argyroxiphium*, *Dubautia*, and *Wilkesia*. *Allertonia* 4, 1–123.
- Carr, G.D. (2003a) Chromosome evolution in Madiinae. In: Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 53–78.
- Carr, G.D. (2003b) Hybridization in Madiinae. In: Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 79–104.
- Carr, G.D., Baldwin, B.G. and Kyhos, D.W. (1996) Cytogenetic implications of artificial hybrids between the Hawaiian Silversword Alliance and North American tarweeds (Asteraceae: Heliantheae-Madiinae). *Am. J. Bot.* 83, 653–660.
- Clausen, J. (1951) *Stages in the evolution of plant species*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Coltice, N., Husson, L., Faccenna, C. and Arnoult, M. (2019) What drives tectonic plates? *Sci. Adv.* 5: eaax4295.
- Crompton, N. (2018) Die genetische Familie der Halio-tidae – Hybridisierung, Fortpflanzungsisolierung und sympatrisch Artbildung. [http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-18-2\\_Halioidae.pdf](http://www.wort-und-wissen.de/artikel/sp/b-18-2_Halioidae.pdf)
- Crompton, N. (2019a) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 1. Woher kommt die Artenvielfalt? *Stud. Intergr. J.* 26, 86–92.
- Crompton, N. (2019b) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. Internetartikel, [https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-19-3\\_mendel.pdf](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. Intergr. J.* 27, 12–19.
- Crompton, N. (2020b) Mendel'sche Artbildung und die Entstehung der Arten. 3. Fortpflanzungsisolierung und adaptive Radiationen. *Stud. Intergr. J.* 27, 78–87.
- Crompton, N. (2020) Die Paradiesvögel, ihre Hybriden und die Rolle der sexuellen Selektion. Internetartikel, [https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-20-4\\_paradiesvoegel.pdf](https://www.wort-und-wissen.org/wp-content/uploads/b-20-4_paradiesvoegel.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. (Many modern versions are available).
- Darwin, C. (1875) *Insectivorous plants*. John Murray, London.
- Fei, H., Yamazaki, D., Sakurai, M., Miyajima, N., Ohfujii, H., Katsura, T. and Yamamoto, T. (2017) A nearly water-saturated mantle transition zone inferred from mineral viscosity. *Sci. Adv.* 3:e1603024
- French, S.W. and Romanowicz, B. (2015) Broad plumes rooted at the base of Earth's mantle beneath major hotspots. *Nature* 525, 95–99.
- Friar, E.A. and Robichaux, R.H. (2003) Conservation Genetics of the Silversword Alliance. In: Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 183–192.
- Friar, E.A., Prince, L.M., Cruse-Sanders, J.M., McLaughlin, M.E., Butterworth, C.A. and Baldwin, B.G. (2008) Hybrid origin and genomic mosaicism of *Dubautia scabra* (Hawaiian Silversword Alliance; Asteraceae, Madiinae). *Syst. Bot.* 33, 589–597.
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. and Robinson, H. (2009) Classification of Compositae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. and Bayer, R. (eds.), *Systematics, evolution and biogeography of the Compositae*. *Int. Assoc. Plant Taxon., Vienna.*, pp 171–189.
- Funk, V.A. and Wagner, W.L. (1995) Biogeographic pattern in the Hawaiian Islands. In: Wagner, W.L. and Funk, V.A. (eds.), *Hawaiian biogeography: evolu-*

- tion on a hot spot archipelago. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp 379–419.
- Garcia, M.O., Tree, J.P., Wessel, P. and Smith, J.R. (2020) Puhahonu: Earth's biggest and hottest shield volcano. *Earth and Planetary Science Letters*, 542, 116296. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2020.116296>
- Hassan, R., Mueller, R.D., Gurnis, M., Williams, S.E. and Flament, N. (2016) A rapid burst of hotspot motion through the interaction of tectonics and deep mantle flow. *Nature* 533, 239–242.
- Hedrich, R. and Neher, E. (2018) Venus flytrap: how an excitable, carnivorous plant works. *Trends in plant science* 23, 220–234.
- Hedrich, R. (2020) Green hunters' origins revealed. *Science* 368, 689.
- Hirose, K., Sinmyo, R. and Hernlund, J. (2017) Perovskite in Earth's deep interior. *Science*, 358, 734–738.
- Ioannidis, A.G., Blanco-Portillo, J., Sandoval, K., Hagelberg, E., Miquel-Poblete, J.F., Víctor Moreno-Mayar, J.V., Rodríguez-Rodríguez, J.E., Quinto-Cortés, C.D., Auckland, K., Parks, T., Robson, K., Hill, A.V.S., Avila-Arcos, M.C., Sockell, A., Homburger, J.R., Wojcik, G.L., Barnes, K.C., Herrera, L., Berríos, S., Acuña, M., Llop, E., Eng, C., Huntsman, S., Burchard, E.G., Gignoux, C.R., Cifuentes, L., Verdugo, R.A., Moraga, M., Mentzer, A.J., Bustamante, C.D. and Moreno-Estrada, A. (2020) Native American gene flow into Polynesia predating Easter Island settlement. *Nature* 583, 572–577.
- Johnson, O.W., Fielding, L., Fox, J.W., Gold, R.S., Goodwill, R.H. & Johnson, P.M. (2011). Tracking the migrations of Pacific Golden-Plovers (*Pluvialis fulva*) between Hawaii and Alaska: New insight on flight performance, breeding ground destinations, and nesting from birds carrying light level geolocators. *Wader Study Group Bull.* 118, 26–31.
- Joyce, D.A., Lunt, D. h., Bills, R., Turner, G.F., Katongo, C., Duftner, N., Sturmhuber, C. and Seehausen, O. (2005) An extant cichlid fish radiation emerged in an extinct Pleistocene lake. *Nature* 435, 90–94.
- Keppler, H. (2014) Earth's deep water reservoir. *Nature* 507, 174–175.
- Kutzelnigg, H. (2008) Die Evolution der C4-Pflanzen. Ist C4-Photosynthese 45-mal unabhängig voneinander entstanden? *Stud. Integr. J.* 15, 3–17.
- Landis, M.J., Freyman, W.A. and Baldwin, B.G. (2018) Retracing the Hawaiian Silversword radiation despite phylogenetic, biogeographic, and paleogeographic uncertainty. *bioRxiv preprint first posted online Apr. 17, 2018*; doi: <http://dx.doi.org/10.1101/301887>.
- Lau, H.C.P., Mitrova, J.X., Davis, J.L., Tromp, J., Yang, H.-Y. and Al-Attar, D (2017) Tidal tomography constrains Earth's deep-mantle buoyancy. *Nature* 551, 321–326.
- Lebedev, S., Chevrot, S. and van der Hilst, R.D. (2002) Seismic evidence for olivine phase changes at the 410- and 660-kilometer discontinuities. *Science* 296, 1300–1302.
- Li, Y., Voadlo, L., Sun, T. and Bradholt, J.P. (2020) The Earth's core as a reservoir of water. *Nature Geosci.* 13, 453–458.
- Mandel, J.R., Dikow, R.B., Siniscalchi, C.M., Thapa, R., Watson, L.E. and Funk, V.A. (2019) A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersal and explosive diversification throughout the history of Asteraceae. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 14083–14088.
- Mayr, E. (1942) Systematics and the origin of species. Columbia University, New York, New York.
- McGlaughlin, M.E. and Friar, E.A. (2011) Evolutionary diversification and geographical isolation in *Dubautia laxa* (Asteraceae), a widespread member of the Hawaiian Silversword Alliance. *Ann. Bot.* 107, 357–370.
- Mendel, J.G. (1866) Versuche ueber Pflanzenhybriden. *Verh. Naturforsch. Vereins Bruenn* 4, 3–47.
- Mutch, E.J., Maclennan, J., Shorttle, O., Edmonds, M. and Rudge, J.F. (2019) Rapid transcrustal magma movement under Iceland. *Nature Geosci.* 12, 569–574.
- Neal, C.A., Brantley, S.R., Antolik, L., Babb, J.L., Burgess, M., Calles, K., Cappos, M., Chang, J.C., Conway, S., Desmither, L., Dotray, P., Elias, T., Fukunaga, P., Fuke, S., Johanson, A., Kamibayashi, K., Kauahikaua, J., Lee, R.L., Pekalib, S., Miklius, A., Million, W., Moniz, C.J., Nadeau, P.A., Okubo, P., Parcheta, C., Patrick, M.R., Shiro, B., Swanson, D.A., Tollett, W., Trusdell, F., Younger, E.F., Zoeller, M.H., Montgomery-Brown, E.K., Anderson, K.R., Poland, M.P., Ball, J.L., Bard, J., Coombs, M., Dieterich, H.R., Kern, C., Thelen, W.A., Cervelli, P.F., Orr, T., Houghton, B.H., Gansecki, C., Hazlett, R., Lundgren, P., Diefenbach, A.K., Lerner, A.H., Waite, G., Kelly, P., Clor, L., Werner, C., Mulliken, K., Fisher, G. and Damby, D. (2019). The 2018 rift eruption and summit collapse of Kilauea Volcano. *Science* 363, 367–373.
- Ni, H., Zheng, Y.-F., Mao, Z., Wang, Q., Chen, R.-X. and Zhang, L. (2017) Distribution, cycling and impact of water in the Earth's interior. *Natl. Sci. Rev.* 4, 879–891.
- Palfalvi, G., Hackl, T., Terhoeven, N., Shibata, T.K., Hishiyama, T., Ankenbrand, M., Becker, D., Forts-er, F., Freund, M., Iosip, A., Kreuzer, I., Saul, F., Kamida, C., Fukushima, K., Shigenobu, S., Tamada, Y., Adamec, L., Hoshi, Y., Ueda, K., Winkelmann, T., Fuchs, J., Schubert, I., Schwacke, R., Al-Rasheid, K., Schultz, J., Hasebe, M. and Hedrich, R. (2020) Genomes of the Venus flytrap and close relatives unveil the roots of plant carnivory. *Current Biology* 30, 2312–2320.
- Pearson, D.G., Brenker, F.E., Nestola, F., McNeill, J., Nasdala, L., Hutchinson, M.T., Mateev, S., Mather, K., Silversmit, G., Schmitz, S., Vekemans, B. and Vince, L. (2014) *Nature* 507.221–224.
- Plummer, C.C., Carlson, D. h. and Hammersley, L. (2016) *Physical Geology*, 15<sup>th</sup> ed. ISBN 978-0-07809610-5, McGraw-Hill Education, New York.
- Powell, S., Price, S.L. and Kronauer, D.J.C. (2020) Trait evolution is reversible, repeatable, and decoupled in the soldier caste of turtle ants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 6608–6615.
- Purugganan, M.D., Remington, D.L. and Robichaux, R.H. (2003) Molecular evolution of regulatory genes in the Silversword Alliance. In, Carlquist, S., Baldwin, B.G. and Carr, G.D. (eds.), *Tarweeds and Silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press; St. Louis, Missouri, USA, pp 171–182.
- Romanowicz, B (2017) The buoyancy of Earth's deep mantle. *Nature* 551, 308–309.
- Russell, J.K., Porritt, L.A., Lavallee, Y. and Dingwell, D.B. (2012) Kimberlite ascent by assimilation-fuelled buoyancy. *Nature* 481, 352–356.
- Schmandt, B., Jacobsen, S.D., Becker, T.W., Liu, Z. and Dueker, K.G. (2014) Dehydration melting at the top of the lower mantle. *Science* 344, 1265–1268.
- Strasburger, E. (2014) *Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*. 37. vollst. überarb. u. akt. Aufl. von J.W. Kadereit, C. Körner, B. Kost, U. Sonnwald. Springer-Spektrum, Berlin.
- Tarback, E.J., Lutgens, F.K. and Tasa, D.G. (2014) *Geology: an introduction to physical geology*, 11<sup>th</sup> Ed. Pearson Education, Inc., New York, New York.
- Taylor, G., Thompson, D.A., Cornwell, D. and Rost, S. (2019) Interaction of the Cyrus/Tethys slab with the mantle transition zone below Anatolia. *Geophys. J. Int.* 216, 1665–1674.
- Townsend, J.P., Tsuchiya, J., Bina, C.R. and Jacobsen, S.D. (2016) Water partitioning between bridgmanite and postperovskite in the lowermost mantle. *Earth Planet. Sci Lett.* 454, 20–27.
- Tschauner, O., Huang, S., Greenberg, E., Prakapenka, V.B., Ma, C., Rossman, G.R., Shen, A.H., Zhang, D., Newville, M., Lanzirrotti, A. and Tait, K. (2018)

- Ice-VII inclusions in diamonds: evidence for aqueous fluid in Earth's deep mantle. *Science* *359*, 1136–1139.
- Wagner, W.L., Bruegmann, M.M., Herbst, D.M., and Lau, Q.C. (1999) Hawaiian vascular plants at risk. *Occasional Papers of the Bishop Museum*. *60*, 1–58.
- Wilmshurst, J.A., Hunt, T.L, Lipo, C.P. and Anderson, A.J. (2011) High-precision radiocarbon dating shows recent and rapid initial human colonization of East Polynesia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* *108*, 1815–1820.
- Witter, M.S. (1988) Duplicate expression of biochemical gene markers in the Hawaiian Silversword Alliance (Madiinae: Compositae). *Biochem. Syst. Ecol.* *16*, 381–392.