Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 81 (1988)
Heft: 3

Artikel: Makroevolution aus botanisch-paläobotanischer Sicht
Autor: Mosbrugger, Volker
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-166209

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Eclogae geol. Helv.	Vol. 81	Nr. 3	Seiten 905–909	Basel, Dezember 1988

Makroevolution aus botanisch-paläobotanischer Sicht

Von VOLKER MOSBRUGGER[1])

In der Paläozoologie wird seit nunmehr fast 20 Jahren wieder intensiv über Verlauf und Mechanismen der Makroevolution[2]) diskutiert (vgl. z. B. ELDREDGE & GOULD 1972; STANLEY 1975; MAYNARD SMITH 1981; VRBA 1983). In der Botanik und der Paläobotanik dagegen wurde bis in die achtziger Jahre hinein fast einhellig die klassisch-darwinistische Auffassung vertreten, die Entwicklung von neuen Bauplänen und Bautypen verlaufe schrittweise und nach den gleichen Mechanismen wie die Mikroevolution in Form einer «additiven Typogenese».

Erst in neuester Zeit, also mit einer Zeitverzögerung gegenüber der Paläozoologie von 10 bis 15 Jahren, erscheinen nun auch in der Botanik und der Paläobotanik zunehmend Stimmen, die sich kritisch mit dem traditionellen Erklärungsmodell für die Makroevolution auseinandersetzen (vgl. etwa HILU 1983; ILTIS 1983; GOTTLIEB 1984; STIDD 1985). CRONQUIST (1987, S. 41) schreibt z. B.: "I do not suppose that major taxa arose full-blown from single macromutations, but a change from one Bauplan to another might have required relatively few mutations in regulatory genes." Und der Paläobotaniker B. M. STIDD (1987, S. 117) formuliert fast provozierend: "One purpose of this paper is to suggest that saltational evolution should be given a reconsideration."

Dass die Kritik an dem rein gradualistischen Konzept der Makroevolution in der Botanik und der Paläobotanik erst so spät formuliert wird, hängt vermutlich damit zusammen, dass sich das Problem der Baupläne und ihrer Entstehung bei den Pflanzen nicht in der Schärfe stellt wie bei den Tieren. Bedingt durch ihre überwiegend sessile Lebensweise besitzen die (höheren) Pflanzen in der Regel eine geringere morphologisch-anatomische Komplexität als Tiere (Metazoa); sie sind modular aufgebaute Organismen mit relativ geringer Integration der einzelnen Module. Dies äussert sich ausser in der «offenen Gestalt» und einer hohen Regenerationsfähigkeit auch in einer ausgeprägten Mosaikevolution der Pflanzen. Als Folge dieser vergleichsweise geringen Komplexität und der Mosaikevolution sind in der Botanik (unter Berücksichtigung der Fossilformen) viele systematische Grossgruppen durch Übergänge verbunden (so z. B. die Farne, Bärlappe, Gymnospermen), oder die verbleibende Kluft zwischen zwei «Bauplänen» ist so klein, dass es nicht schwerfällt, Übergangsformen theoretisch zu konstruieren. Ein weiterer Grund für die allgemein geringe «Unzufriedenheit» der Botaniker und der Paläobotaniker mit einem rein gradualistischen Evolutionskonzept liegt wohl in der ZIMMERMANNschen Telomtheorie begründet. Diese geht aus von einem einfachen, dichotom verzweig-

[1]) Institut für Paläontologie, Nussallee 8, D–5300 Bonn.

[2]) Der Begriff Makroevolution wird hier rein deskriptiv im Sinne der «transspezifischen Evolution» verstanden, umfasst also auch die «Megaevolution» von SIMPSON (1944) und sagt nichts aus über die vermuteten Evolutionsmechanismen.

ten Telomstand und verwendet zur Ableitung von Pflanzenorganen im wesentlichen nur die fünf Elementarprozesse Übergipfelung, Planation, Verwachsung, Inkurvation und Reduktion, die zudem beliebig kombiniert werden können (vgl. ZIMMERMANN 1965). Die Telomtheorie bietet damit ein ideales Instrumentarium, um die oben genannten Intermediärformen oder «connecting links» gedanklich so zu rekonstruieren, dass sie «funktioniert» haben könnten[3]).

Zweifellos kann aber ein rein gradualistisches Evolutionskonzept auch in der Botanik nicht alle Phänomene befriedigend erklären. Dies liegt zum Teil sicher auch an dem extrem unvollständigen und in vieler Hinsicht verzerrenden Fossilbeleg (vgl. z. B. RAUP 1976; SADLER 1981; SCHINDEL 1982), in dem uns vor allem die typischen, dominierenden und «vitalen» Arten und weniger die kurzlebigen Übergangsformen überliefert sind. Andererseits ist es aber nicht gerechtfertigt, mit dem Argument der Lückenhaftigkeit der Fossilüberlieferung a priori alternative Evolutionskonzepte abzulehnen, die auch (morphologische) Sprünge in der Entwicklung der Organismen für möglich halten. Nachfolgend sei daher kurz auf einige Beispiele hingewiesen, die als Belege oder Indizien für klassisch-graduelle Makroevolution einerseits bzw. für eher sprunghafte Makroevolution andererseits gelten können.

Additive Typogenese

Dass in der Phylogenie der Pflanzen die schrittweise Herausbildung neuer Merkmalskomplexe eine wichtige Rolle gespielt hat, wird durch sehr viele Befunde gestützt und kann kaum bezweifelt werden. Ein eindrucksvolles Beispiel liefert die Entwicklung des Samens, die vielleicht mehrfach im Oberdevon und im Unterkarbon erfolgte (der Samen umfasst den ♀ Gametophyten [typischerweise mit jungem Embryo] mit den drei Hüllen Megasporenmembran, Megasporangienwand und Integument). Die Evolution des Samens aus den Sporangien einer isosporen Farnpflanze (bzw. Progymnosperme) erfordert gedanklich mindestens fünf Schritte: die Entwicklung von Heterosporie, die Reduktion der Megasporenzahl auf 1, die Entwicklung eines endosporischen ♀ Gametophyten, der Verbleib der Megaspore im Sporangium und die Entwicklung eines Integumentes. Tatsächlich treten alle nur erdenklichen Zwischenstadien, die in diesen Schritten gefordert werden, auf, allerdings heterobathmisch auf verschiedene Pflanzengruppen verteilt und nicht in einer durchgehenden orthoevolutiven Reihe. Besonders bemerkenswert ist die Entwicklung des Integumentes. Hier kennt man durch die Arbeiten von A. G. LONG (1959–1975) unterkarbonische Fossilformen (vgl. z. B. STEWART 1983), bei denen das Megasporangium zunächst frei liegt und lediglich von einem Kreis von Hülltelomen umstanden wird, die dann bei höher entwickelten Formen zunehmend zum Integument verwachsen. Diese schrittweise Verwachsung der Hülltelome bedeutet für das Megasporangium nicht nur einen besseren Schutz, sondern erhöht auch die Wahrscheinlichkeit der erfolgreichen Bestäubung (NIKLAS 1981). Allerdings fehlen in dieser Entwicklungsreihe die allerersten Übergangsstadien, die die graduelle Entwicklung eines von freien Hülltelomen umstandenen Megasporangiums zeigen.

---

[3]) In diesem Zusammenhang sei an den von DARWIN (1897, S. 229) selbst formulierten Test für seine Evolutionstheorie erinnert: "If it could be demonstrated that any complex organ existed, which could not possibly have been formed by numerous, successive, slight modifications, my theory would absolutely break down."

Wenn auch viele neue Merkmalskomplexe durch schrittweise Herausbildung entstehen, so bedeutet dies nicht notwendigerweise eine gleichförmige Evolutionsgeschwindigkeit. Additive Typogenese scheint vielmehr häufig nach einem sigmoidalen Muster, entsprechend einer logistischen Wachstumskurve, zu verlaufen: Auf eine bradytelische Anfangsphase folgt eine tachytelische Phase, in der die Hauptentwicklung stattfindet und die wiederum von einem bradytelischen Entwicklungsverlauf abgeschlossen wird. Eine derartige sigmoidale Evolution wurde von WESTOLL (1949) an Lungenfischen nachgewiesen, charakterisiert aber auch die Diversitätsentwicklung mariner Organismen und der Gefässlandpflanzen im Phanerozoikum (SEPKOSKI 1981; NIKLAS et al. 1985). Für die frühen Landpflanzen haben KNOLL et al. (1984) gezeigt, dass die Entwicklung der Progymnospermopsida über die Rhyniopsida und Trimerophytopsida sowie die Entwicklung der Lycopsida über die Rhyniopsida und Zosterophyllopsida ebenfalls einem sigmoidalen Muster folgt. Und auch die Herausbildung der Baumform im Devon zeigt grundsätzlich das gleiche Bild, wobei hier der graduelle sigmoidale Entwicklungsverlauf durchaus im Sinne einer durch Anpassung und «constraints» limitierten Evolution verstanden und erklärt werden kann (MOSBRUGGER, im Druck).

Mutationen mit grossem morphogenetischem Effekt

Neben Beispielen, die auf eine normale, schrittweise Herausbildung neuer Merkmalskomplexe hinweisen, gibt es aber auch im Pflanzenreich eine Reihe von Befunden, die sich zwangloser mit einer eher sprunghaften Entwicklung erklären lassen. Sprunghafte Artbildung und damit Entstehung völlig neuer Merkmalskombinationen sind im Pflanzenreich durch Hybridisierung und anschliessende Polyploidisierung möglich und weit verbreitet (vgl. z. B. GOTTSCHALK 1976; GRANT 1981). Dennoch ist es eher unwahrscheinlich, dass der Bastardspeziation grosse Bedeutung für die Entstehung grundsätzlich neuer Organisationsmerkmale zukommt, denn Hybridarten stehen in der Regel morphologisch intermediär zwischen den Ausgangsarten (WAGNER 1983). Wichtiger erscheinen in diesem Zusammenhang Mutationen mit grossen morphogenetischen Effekten. Dass es solche Mutationen gibt, ist heute gut begründet (vgl. HILU 1983; ARTHUR 1984). Bei den Angiospermen gilt offenbar vielfach, dass qualitative Merkmale, wie zum Beispiel das Vorhandensein oder Fehlen eines Sporns, oberständige oder unterständige Fruchtknoten, trockene oder fleischige Früchte, nur durch ein Gen oder wenige Gene kontrolliert werden, während quantitative Merkmale, wie z. B. Kronengrösse, unter polygenischem Einfluss stehen (GOTTLIEB 1984).

In den meisten Fällen, in denen sprunghafte Entstehung neuer Merkmalskomplexe möglich erscheint, werden plötzliche Veränderungen des Entwicklungsprogrammes diskutiert. So ist denkbar, dass die Wurzel der Kormophyten nicht schrittweise, sondern mehr oder weniger abrupt durch Organ-Archallaxis entstand. LIGNIER (1908), einer der Väter der Telomtheorie, vermutet, dass an einem dichotom verzweigten Telomstand, wie er bei obersilurisch-unterdevonischen Psilophyten auftritt, ein Gabelast positiv geotropisch und damit zur Wurzel wurde (an der sich dann allerdings erst nach und nach die typischen Wurzelmerkmale wie Wurzelhaube und Wurzelhaare ausbildeten). Auch Heterochronie-Phänomene (zur Terminologie vgl. MCNAMARA 1986) spielten in der Phylogenie der Pflanzen sicher eine grosse Rolle, so etwa bei der Entwicklung der Angiospermen

(TAKHTAJAN 1969), der Koniferen (ROTHWELL 1982, 1985) und der komplexen, offensichtlich kleistogamen Bennettiteen-Blüte *Cycadeoidea* (STIDD 1980).

Auch die Verlagerung von Organen an untypische Stellen im Organismus kann plötzlich neue Merkmalsmuster entstehen lassen. Solche Heterotopien sind in der Rezentbotanik gut bekannt (SATTLER 1975) und können helfen, bestimmte paläobotanische Befunde zu erklären. So kennt man bei den Pteridospermen, einer Gruppe paläo- und mesozoischer Gymnospermen mit farnartiger Beblätterung, die unterschiedlichsten Formen der Samenanheftung. Die verschiedenen Samenpositionen (die Samen können etwa an der Fiederunterseite, an Stelle von Fiederchen, an verzweigten Achsen usw. stehen) lassen sich am einfachsten als Folge von Heterotopien verstehen. Entsprechendes gilt (zumindest zum Teil) auch für die unterschiedlichen Sporangieninsertionen bei Farnen.

Wesentlich spekulativer sind die Annahmen über die Bedeutung der sogenannten Gamoheterotopie (MEYEN 1984, 1987), einer Sonderform der Heterotopie, bei der Merkmale des einen Geschlechts auf das andere Geschlecht übertragen werden sollen. MEYEN (1984, 1987) vermutet, dass dieser Prozess eine Rolle gespielt haben könnte bei der Evolution der Cordaiten, indem der typische Zapfenbau zunächst bei den Megasporophyllständen entstand (entsprechend den Verhältnissen bei den Voynovskyaceae) und diese Konstruktion dann durch Gamoheterotopie auf die Mikrosporophyllstände übertragen wurde. Interessant ist eine weitere Spekulation MEYENS (l. c.), derzufolge aus dem Bereich der Bennettiteen durch Gamoheterotopie (Übertragung der Mikrosporophyllstruktur – etwa von *Williamsonia coronata* – auf die «Megasporophylle») zunächst ein schuppenartiges Megasporophyll mit adaxialen Samen und daraus durch Einrollung das typische Angiospermen-Fruchtblatt hätte entstehen können. Einen der Gamoheterotopie verwandten Mechanismus («catastrophic sexual transmutation») postuliert ILTIS (1983), um die Entwicklung des Kulturmais (*Zea mays* ssp. *mays)* aus der Wildform Teosinte (*Zea mays* ssp. *mexicana*) zu erklären.

Zusammenfassung

Insgesamt gibt es im Pflanzenreich gute Hinweise auf wirklich schrittweise transspezifische Evolution, auf additive Typogenese (und zwar gerade auch wenn einzelne Merkmale und nicht nur Taxa berücksichtigt werden; vgl. MAYNARD SMITH 1981). Die Evolution scheint dabei häufig sigmoidal zu verlaufen, so dass der Übergang von gradueller zu scheinbar sprunghafter Evolution fliessend werden kann. Dennoch hat vermutlich auch eine stärker sprunghafte Entwicklung, verursacht durch Mutationen mit grossen morphogenetischen Effekten, zur Entwicklung neuer Bautypen der Pflanzen beigetragen. Dies scheint vor allem bei den komplexer gebauten jüngeren Taxa der Fall zu sein, während wir gerade bei den ältesten Landpflanzen viele Beispiele für graduelle Evolution kennen.

Mutationen mit grossen morphogenetischen Effekten und «Sprungevolution» sind fossil natürlich nicht unmittelbar belegbar. Sie sollten nur dann postuliert werden, wenn ihr Mechanismus plausibel gemacht werden kann, Zwischenformen nicht bekannt sind und auch kaum funktioniert haben könnten. Die Selektion entscheidet aber in allen Fällen über die Etablierung eines neuen Taxons, sei es das Ergebnis von gradueller oder eher sprunghafter Evolution.

LITERATURVERZEICHNIS

ARTHUR, W. (1984): Mechanisms of morphological evolution. – Wiley, New York.

CRONQUIST, A. (1987): A botanical critique of cladism. – Bot. Rev. *53*, 1–52.

DARWIN, C. (1987): The origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. 6. A. (Vol. 1). – D. Appleton, New York (Reprint 1972, AMS Press, New York).

ELDREDGE, N., & GOULD, S. J. (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF, T. J. M. (Hrsg.): Models in paleobiology (S. 85–115). – Freeman, Cooper & Co., San Francisco.

GOTTLIEB, L. D. (1984): Genetics and morphological evolution in plants. – Amer. Nat. *123*, 681–709.

GOTTSCHALK, W. (1976): Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen. – G. Fischer, Stuttgart.

GRANT, V. (1981): Plant speciation. 2. A. – Columbia Univ. Press, New York.

HILU, K. W. (1983): The role of single-gene mutations in the evolution of flowering plants. – Evol. Biol. *16*, 47–122.

ILTIS, H. H. (1983): From teosinte to maize: The catastrophic sexual transmutation. – Science *222*, 886–894.

KNOLL, A. H., NIKLAS, K. J., GENSEL, P. G., & TIFFENY, B. H. (1984): Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants. – Paleobiology *10*, 34–47.

LIGNIER, O. (1908): Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. – C. R. Ass. franç. Avanc. Sci. *37*, 530–542.

MAYNARD SMITH, J. (1981): Macroevolution. – Nature (London) *289*, 13–14.

MCNAMARA, K. J. (1986): A guide to the nomenclature of heterochrony. – J. Paleontol. *60*, 4–13.

MEYEN, S. V. (1984): Gamoheterotopy – a probable process in the morphological evolution of higher plants. – IOP Newsl. (London) *25*, 4–5.

— (1987): Fundamentals of palaeobotany. – Chapman & Hall, London.

MOSBRUGGER, V. (im Druck): The tree habit in land plants: A functional comparison of trunk constructions with a brief introduction into the biomechanics of trees. – Springer, Heidelberg.

NIKLAS, K. J. (1981): Airflow patterns around some early seed plant ovules and cupules: Implications concerning efficiency in wind pollination. – Amer. J. Bot. *65*, 635–650.

NIKLAS, K. J., TIFFNEY, B. H., & KNOLL, A. H. (1985): Patterns in vascular land plant diversification. – Nature (London) *303*, 614–616.

RAUP, D. M. (1976): Species diversity in the Phanerozoic: A tabulation. – Paleobiology *2*, 279–288.

ROTHWELL, G. W. (1982): New interpretations of the earliest conifers. – Rev. Palaeobot. Palynol. *37*, 7–28.

— (1985): The role of comparative morphology and anatomy in interpreting the systematics of fossil gymnosperms. – Bot. Rev. *51*, 319–327.

SADLER, P. M. (1981): Sediment acculumation rates and the completeness of stratigraphic section. – J. Geol. *89*, 569–584.

SATTLER, R. (1975): Organverschiebungen und Heterotopien bei Blütenpflanzen. – Bot. Jahrb. Syst. (Stuttgart) *95*, 256–266.

SCHINDEL, D. E. (1982): Resolution analysis: A new approach to the gaps in the fossil record. – Paleobiology *8*, 340–353.

SEPKOSKI, J. (1981): A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. – Paleobiology *7*, 36–53.

SIMPSON, G. G. (1944): Tempo and mode in evolution. – Columbia Univ. Press, New York.

STANLEY, S. M. (1975): A theory of evolution above the species level. – Proc. natl. Acad. Sci. USA *72* (2), 646–650.

STEWART, W. N. (1983): Paleobotany and the evolution of plants. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.

STIDD, B. M. (1980): The neotenous origin of the pollen organ of the gymnosperm *Cycadeoidea* and the implications for the origin of higher taxa. – Paleobiology *6*, 161–167.

— (1985): Are punctuationists wrong about the modern synthesis? – Phil. Sci. *52*, 98–109.

— (1987): Telomes, theory change, and the evolution of vascular plants. – Rev. Palaeobot. Palynol. *50*, 115–126.

TAKHTAJAN, A. L. (1969): Flowering plants: Origin and dispersal. – Smithsonian Institution, Washington, D. C.

VRBA, E. S. (1983): Macroevolutionary trends: New perspectives on the roles of adaptation and incidental effect. – Science *221*, 387–389.

WAGNER, W. H. (1983): Reticulistics: The recognition of hybrids and their role in cladistics and classification. In: PLATNICK, N. I., & FUNK, V. A. (Hrsg.): Advances in Cladistics (Vol. 2, S. 63–79). – Columbia Univ. Press, New York.

WESTOLL, T. S. (1949): On the evolution of the Dipnoi. In: JEPSEN, G. L., MAYR, E., & SIMPSON, G. G. (Hrsg.): Genetics, palaeontology and evolution (S. 121–184). – Princeton Univ. Press, New Jersey.

ZIMMERMANN, W. (1965): Die Telomtheorie. – G. Fischer, Stuttgart.

Manuskript erhalten und angenommen am 23. August 1988