

8 Zusammenfassung

Bislang gab es keine molekularen phylogenetischen Analysen zu den Heliotropiaceae. Die aktuellsten Untersuchungen innerhalb dieser Familie erfolgten von FÖRTHNER (1998) und stützten sich auf ein intensives morphologisch-anatomisches Studium von Herbarbelegen sowie zahlreichen Aufsammlungen insbesondere innerhalb der Gattung *Heliotropium*. Er stellte für die Heliotropiaceae ein Konzept mit acht Gattungen auf und gliederte die Gattung *Heliotropium* in 19 Sektionen. Diese Gliederung stellte die Basis für meine Untersuchungen dar.

Im Rahmen dieser Doktorarbeit wurden von 66 Arten der Heliotropiaceae Sequenzen des *trnL_{UAA}* introns der plastidären und von 88 Arten der ITS1-Region der nucleären DNA angefertigt und systematisch ausgewertet. Zur Überprüfung der molekularen phylogenetischen Hypothesen erfolgten umfangreiche morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Blatt- und Samenmorphologie sowie -anatomie von insgesamt 65 Arten der Heliotropiaceae. Es wurde größter Wert darauf gelegt, das gesamte Spektrum der Heliotropiaceae zu erfassen, so daß aus allen Gattungen und Sektionen nach FÖRTHNER (1998) Arten untersucht wurden.

In Abbildung **6-10** (HILGER & DIANE submitted) werden die Ergebnisse dieser Arbeit zusammenfassend dargestellt. Ausgewählte morphologisch-anatomische Apomorphien sowie hohe Werte aus Bootstrap-Analysen der molekularen phylogenetischen Hypothesen, sind an den Ästen der entsprechenden Taxa vermerkt.

Die Ergebnisse der molekularen Analysen (DIANE *et al.* 2002a, HILGER & DIANE submitted) sind überraschend und widersprechen der traditionellen taxonomischen Definition der Gattungen *Heliotropium* und *Tournefortia* (DECANDOLLE 1845, GÜRKE 1893, JOHNSTON 1928, 1930, 1935, FÖRTHNER 1998), so dass bestehende Gattungsgrenzen neu definiert werden müssen. Weder *Heliotropium* noch *Tournefortia* sind monophyletisch.

In der molekularen Analyse teilen sich die Heliotropiaceae in zwei große Clades auf. Der erste Clade schließt, in basaler Position, die monotypische Gattung *Ixorhea* ein. *Tournefortia* Sektion *Cyphocyema* ist monophyletisch und steht in einem Schwestergruppenverhältnis zu einem Clade, der Arten von *Hilgeria*, *Schleidenia* und *Heliotropium* Sektion *Orthostachys* umfaßt. Die Arten der übrigen *Heliotropium* Sektionen, *Tournefortia* Sektion *Tournefortia* und die kleinen Gattungen *Argusia*, *Ceballosia* und *Nogalia* bilden den zweiten großen Clade.

Dieser zweite Clade zerfällt in drei Subclades. In basaler Position stehen die Arten der *Heliotropium* Sektion *Heliothamnus*, welche nur in den Anden vorkommen. In einem Schwestergruppenverhältnis stehen die *Heliotropium*-Arten der Neuen Welt inklusive *Tournefortia* Sektion *Tournefortia* zu den *Heliotropium*-Arten der Alten Welt inklusive *Argusia*, *Ceballosia* und *Nogalia*.

Neben molekularen Analysen wurden die Blattanatomie sowie die Verteilung von Blatt-Trichomtypen innerhalb der Heliotropiaceae untersucht (DIANE *et al.* submitted). Die Ergebnisse der blattanatomischen Untersuchungen stützen wie auch die Ergebnisse der Untersuchungen zur Blütenmorphologie und Samenanatomie und -morphologie (DIANE *et al.* 2002a, DIANE *et al.* 2002b) stark die molekularen phylogenetischen Hypothesen.

Zusammenfassend ergibt sich für die Heliotropiaceae ein neues Gattungskonzept. Es werden insgesamt fünf Gattungen vorgeschlagen und beschrieben (DIANE *et al.* in press a, HILGER & DIANE submitted):

1. ***Ixorhea***: *I. tschudiana* steht nach den molekularen Analysen basal im ersten Clade. Diese aberrante Art ist morphologisch-anatomisch hauptsächlich über Apomorphien charakterisiert. Die Gattung *Ixorhea* bleibt bestehen.
2. ***Myriopus***: Diese Gattung umfasst die *Tournefortia* Arten, die von JOHNSTON (1930) in *Tournefortia* Sektion *Cyphocyema* zusammengefasst wurden. Entsprechend der molekularen Analysen steht *Myriopus* im ersten Clade in einem Schwestergruppenverhältnis zur Gattung *Euploca*. Hinsichtlich der Blatt-, Samen- und Blütenmorphologie und -anatomie unterscheiden sich die Arten dieser Gattung deutlich von den Arten der *Tournefortia* Sektion *Tournefortia*. Das Schwestergruppenverhältnis von *Myriopus* und *Euploca* wird dagegen durch zahlreiche gemeinsame Apomorphien gestützt.
3. ***Euploca***: Die Gattung *Euploca* setzt sich aus den Arten der *Heliotropium* Sektion *Orthostachys* sowie den Gattungen *Schleidenia* und *Hilgeria* zusammen. Sie bildet entsprechend der molekularen Analysen im ersten Clade die Schwestergruppe zur Gattung *Myriopus*. *Euploca* ist mit der Gattung *Heliotropium*, von der sie sich in vielen morphologisch-anatomischen Merkmalen deutlich unterscheidet, nicht näher verwandt.
4. ***Heliotropium***: Die Gattung umfaßt aufgrund der molekularen Untersuchungen derzeit alle Arten aus dem zweiten Clade mit Ausnahme den Arten der *Tournefortia* Sektion *Tournefortia*. Die ehemals von *Heliotropium* ausgegliederten Arten der Gattungen

Argusia, *Ceballosia* und *Nogalia* werden wieder eingezogen. Morphologisch-anatomisch sind sie deutlich charakterisiert. Unter dieser Definition ist die Gattung *Heliotropium* paraphyletisch, da sie nicht die Arten der *Tournefortia* Sektion *Tournefortia* einschließt.

5. ***Tournefortia***: Die Gattung *Tournefortia* beinhaltet die Arten der von JOHNSTON (1930) beschriebenen *Tournefortia* Sektion *Tournefortia*. Diese Arten clustern jedoch mit den *Heliotropium*-Arten der Neuen Welt, und sind -sowohl durch die Ergebnisse der molekularen Analysen, als auch durch morphologisch-anatomische Untersuchungen gestützt- sehr nahe miteinander verwandt. Die Arten der Sektion *Tournefortia* müßten demnach in die Gattung *Heliotropium* integriert werden.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der „*Heliotropium*“ Arten der Neuen Welt zueinander konnten jedoch im Rahmen dieser Doktorarbeit noch nicht befriedigend geklärt werden. Hierfür muss zunächst eine Revision dieser Gruppe ausschließlich tropischer Arten erfolgen. Daher bleibt die Gattung *Tournefortia*, bis neuere Erkenntnisse hierzu vorliegen, erhalten.

Des weiteren konnte im Rahmen dieser Doktorarbeit aufgezeigt werden, dass die Sekundärstruktur eines Sequenzabschnittes phylogenetisch wichtige Informationen beinhaltet. Die Kenntnis der Sekundärstruktur trägt zur deutlichen Verbesserung der Qualität des Alignment bei. Da die Sekundärstruktur eines Sequenzabschnittes konservierter ist als die bloße Basen-Sequenz, ist es auch mit hochauflösenden Markern wie ITS1 möglich, phylogenetische Stammbäume auf höherem systematischen Niveau zu erstellen. Dies konnte am Beispiel der Boraginales gezeigt werden (GOTTSCHLING *et al.* 2002).

Im Rahmen der Untersuchung zur Samenanatomie der Boraginales (DIANE *et al.* 2002b) wurde dargelegt, dass Transferzellen in der Samenschale und die Endokarpstruktur wichtige gemeinsame abgeleitete Merkmale der Heliotropiaceae, Cordiaceae, Ehretiaceae und Lennoaceae darstellen und molekulare Stammbaumhypothesen der Boraginales stark stützen.

Für die Heliotropiaceae wurde die Funktionsweise der Transferzellen in der Samenschale experimentell ermittelt (DIANE *et al.* 2002b).

Zusammenfassend stellt diese Forschungsarbeit eine neue Herangehensweise an systematisch-taxonomische Fragestellungen innerhalb der Heliotropiaceae vor, und unterstreicht die Notwendigkeit der Kombination molekular-phylogenetischer Analysen in Verbindung mit morphologisch-anatomischen Untersuchungen.