

12 Zusammenfassung und Ausblick

Abbildung 10-1 faßt die Ergebnisse dieser Arbeit zusammen. Ausgewählte morphologische Apomorphien und ungefähre Altersabschätzungen sind gemeinsam mit hohen Werten aus Bootstrap-Analysen der molekularen Phylogenien (Abb. 3-10, 5-1, 6-3) an den Äste der entsprechenden Taxa vermerkt. Ranghohe Taxa der Boraginales sind ausgewiesen.

Die Boraginales (etwa 2700 Arten) umfassen die Boraginaceae *s.str.* (1500 Arten), Hydrophyllaceae *s.str.* (250 Arten), Heliotropiaceae (500 Arten), Cordiaceae (300 Arten) und Ehretiaceae (150 Arten). Eine überzeugende morphologische Apomorphie konnte für die Boraginales bislang nicht herausgearbeitet werden, doch wird deren Monophylie durch eine molekulare Analyse des ITS1 in dieser Arbeit (GOTTSCHLING *et al.* 2001) als auch durch die Verwendung anderer molekularer Marker wie *rbcL*, 18S und *atpE* (CHASE *et al.* 1993, OLMSTEAD *et al.* 1993, ALBACH *et al.* 2001, BREMER *et al.* 2002) nahegelegt. Eine vollständige Phylogenie der Boraginales kann zur Zeit noch nicht vorgelegt werden, da einerseits der Kenntnisstand der Merkmalsevolutions in dieser Gruppe noch mangelhaft ist und weiterhin nicht klar ist, wer die nächsten Verwandten der Boraginales sind. Dennoch mag die grobe Topologie eines Stammbaums, der in dieser Arbeit entwickelt wurde, dazu beitragen, Diskussionen zur Lesrichtung morphologischer Merkmalskomplexe zu führen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen ranghoher Taxa der Boraginales konnten teilweise geklärt werden. Die "Boraginaceae" *sensu* GÜRKE (1893) sind polyphyletisch, sobald die Hydrophyllaceae *s.str.* und die parasitischen Lennoaceae in der Analyse ausgeschlossen werden (GOTTSCHLING *et al.* 2001, DIANE *et al.* 2002b, GOTTSCHLING & HILGER in prep.). Das wurde bereits in früheren molekularen Arbeiten gezeigt, allerdings mit einer eingeschränkten Auswahl an Taxa (beispielsweise CHASE *et al.* 1993, FERGUSON 1999, SMITH *et al.* 2000). Die molekularen Ergebnisse unterstützen das systematische Konzept von THORNE (1983), der die nahe Verwandtschaft ranghoher Taxa der "Boraginaceae" *sensu* GÜRKE (1893), also den Boraginaceae *s.str.*, Heliotropiaceae, Cordiaceae und Ehretiaceae, mit den Hydrophyllaceae *s.str.* einerseits und den Lennoaceae andererseits erkannte. Im Gegensatz dazu hatte CRONQUIST (1988) unrecht, als er die Hydrophyllaceae *s.str.* von den restlichen Boraginales abtrennte.

Die Boraginaceae *s.str.* sind die Schwestergruppe eines Taxons, das die Hydrophyllaceae *s.str.*, Heliotropiaceae, Cordiaceae und Ehretiaceae umfaßt; das wurde mit Hilfe molekularer (GOTTSCHLING *et al.* 2001) und morphologischer Daten (DIANE *et al.* 2002b) ermittelt. Weiterhin bilden die Heliotropiaceae, Cordiaceae und Ehretiaceae aufgrund gemeinsam abgeleiteter Merkmale (vielschichtiges Endokarp, Transferzellen in der Samenschale: DIANE *et al.* 2002b) eine monophyletische Gruppe (hier als Primarily Woody Boraginales bezeichnet); auch dies wird von molekularen Untersuchungen gestützt (GOTTSCHLING *et al.* 2001). Innerhalb dieser Gruppe sind die Heliotropiaceae, Cordiaceae, und Ehretiaceae jeweils monophyletisch, und Cordiaceae (vielleicht einschließlich *Coldenia*) und Ehretiaceae (einschließlich der Lennoaceae, *Lennoa* and *Pholisma*) sind wahrscheinlich Schwestergruppen (GOTTSCHLING *et al.* 2001, DIANE *et al.* 2002a, GOTTSCHLING & HILGER in prep., GOTTSCHLING *et al.* in prep. a).

Die molekularen und morphologischen Analysen dieser Arbeiten zeichnen ein anderes evolutionäres Szenario der Boraginales mit einer anderen Leserichtung der Merkmale als bislang angenommen (beispielsweise JOHNSTON 1950, 1951, HEUBL *et al.* 1990, GOTTSCHLING 2001, GOTTSCHLING & HILGER 2001). Cordiaceae und Ehretiaceae repräsentieren nicht basale Linien, sondern gemeinsam haben sie eine abgeleitete systematische Stellung innerhalb der Boraginales. Demnach ist es plausibel, die Steinfrüchte mit einem vielschichtigen Endokarp, die nahezu überall in diesen Taxa zu finden sind, als abgeleitet anzusehen, was die nahe Verwandtschaft von Heliotropiaceae, Cordiaceae und Ehretiaceae überzeugend begründet. Ein vielschichtiges Endokarp ist zwar gelegentlich auch bei anderen Vertretern der Asteriden wie den Acanthaceae, Apocynaceae, Oleaceae, Solanaceae oder Verbenaceae (e.g.,

ROHWER 1996) entwickelt, doch kann eine Homologie zu dem der Primarily Woody Boraginales nicht angenommen werden. SVENSSON (1925) untersuchte die Embryologie einiger Vertreter der Boraginales. Auch er vermutete aufgrund seiner Ergebnisse eine nahe Verwandtschaft der Hydrophyllaceae *s.str.* mit den Heliotropiaceae, Cordiaceae und Ehretiaceae aufgrund der Ausbildung von Endospermhaustorien, die den eigentlichen Boraginaceae *s.str.* fehlen. Diese Hypothese ist ebenfalls kongruent mit den molekularen Analysen dieser Arbeit (GOTTSCHLING *et al.* 2001).

Die unsichere systematische Stellung einiger Taxa konnte teilweise geklärt werden. *Pteleocarpa* gehört zu den Gentianales und nicht zu den Boraginales (GOTTSCHLING & HILGER in prep.). Die zuvor den Hydrophyllaceae *s.str.* zugeordnete *Hydrolea* ist eine Angehörige der Solanales (beispielsweise FERGUSON 1999). Die Zugehörigkeit der Lennoaceae (*Lennoa* und *Pholisma*) zu den Ehretiaceae konnte aufgrund molekularer Untersuchungen in dieser Arbeit (GOTTSCHLING *et al.* 2001, GOTTSCHLING & HILGER in prep.) als auch anderer Arbeiten (beispielsweise SMITH *et al.* 2000) wahrscheinlich gemacht werden. Außerdem weisen die Transferzellen in der Samenschale (DIANE *et al.* 200b) als auch ein mehrschichtiges Endokarp (HALLIER 1923, YATSKIEVYCH *et al.* 1986) auf eine Stellung von *Lennoa* und *Pholisma* innerhalb der Primarily Woody Boraginales hin. *Coldenia* und *Tiquilia* sind nicht nah miteinander verwandt wie es über ein Jahrhundert hinweg angenommen wurde (beispielweise GRAY 1862). RICHARDSON (1977) erkannte dies erstmals und führte *Tiquilia* als ein Taxon unabhängig von *Coldenia* wieder ein. *Tiquilia* gehört zu den Ehretiaceae, während *Coldenia* möglicherweise eine Vertreterin der Cordiaceae ist (GOTTSCHLING & HILGER in prep.).

Die systematische Stellung von *Codon* (vormals Hydrophyllaceae *s.str.*) und *Wellstedia* (Wellstediaceae) kann derzeit nicht ermittelt werden. Beide sind eher Vertreter der Boraginaceae *s.str.* als irgendeines anderen Taxons der Asteriden aufgrund unpublizierter molekularer Daten (*trnL_{UAA}* Intron), was für *Codon* bereits von FERGUSON (1999) wahrscheinlich gemacht wurde. Andererseits weist *Codon* den verkürzten Hairpin II mit einem konservierten Motiv im ITS1 Transkript auf (unpubliziert), was als gemeinsam abgeleitetes Merkmal von Hydrophyllaceae *s.str.*, Heliotropiaceae, Cordiaceae und Ehretiaceae interpretiert wurde (GOTTSCHLING *et al.* 2001). Demnach stünde *Codon* außerhalb der Boraginaceae *s.str.* (mit einem langen und variablen Hairpin II). Weitere Untersuchungen sind notwendig (beispielsweise der Samenschale), um diese Probleme zu lösen.

Die Phylogenie der Cordiaceae (GOTTSCHLING *et al.* in prep. a) konnte teilweise geklärt werden, wobei *Cordia* und *Varronia* als Schwestergruppen ausgewiesen sind; *Coldenia* gehört möglicherweise auch zu den Cordiaceae (vormals Ehretiaceae, GOTTSCHLING & HILGER, in prep.). *Cordia* zerfällt in drei monophyletische Gruppen, *Collococcus*, *Myxa* und *Sebestena*. Diese grobe Auflösung ist zweifellos ein Fortschritt im Angesicht von zahlreichen systematischen Konzepten zu *Cordia* (einschließlich *Varronia*). Viele dieser systematischen Konzepte beruhen auf der Überbewertung gut erkennbarer Artengruppen mit entsprechenden Apomorphien und der zwangsläufigen Vernachlässigung der meist paraphyletischen Restgruppen. Diese Vorgehensweise kann besonders gut an *Auxemma*, *Patagonula* und *Saccellium* verdeutlicht werden, die seit ihrer Erstbeschreibung als distinkt von *Cordia* geführt wurden. Sie haben zwar spezialisierte Früchte (wie es auch anderen Vertreter von *Cordia* haben wie *Cordia trichotoma* mit einer in der Frucht persistierenden Krone), doch weisen molekulare (ITS1) und morphologische Daten (Holzanatomie, Pollenmorphologie) auf eine systematische Stellung dieser Taxa innerhalb der *Sebestena* Artengruppe von *Cordia* hin (GOTTSCHLING *et al.* in prep a).

Die Ehretiaceae sind das einzige ranghohe Taxon der Boraginales, dessen Monophylie aufgrund fehlender Apomorphien zweifelhaft war. Außerdem machte die große Divergenz der Sequenzen eine molekulare Analyse mit dem ITS1 nahezu unmöglich. Die Sequenzen des weniger variablen *trnL_{UAA}* Introns weisen die folgenden monophyletischen Taxa als Angehörige eines Monophylums Ehretiaceae aus: *Bourreria*, *Ehretia* (einschließlich *Carmona*, *Rotula* und möglicherweise auch *Cortesia* anhand fruchtanatomischer Merkmale), *Halgania*, *Lennoa*, *Lepidocordia*, *Pholisma*, *Rocheportia* und *Tiquilia* (GOTTSCHLING & HILGER in prep.). Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Taxa untereinander bleiben zunächst weitestgehend ungeklärt.

Die Untersuchung von Sekundärstrukturen hat sich als nützliches Werkzeug zum Verständnis molekularer Evolution erwiesen (beispielsweise COLEMAN *et al.* 1998, GOTTSCHLING *et al.* 2001, WOLF *et al.* 2002, GOTTSCHLING & HILGER in prep.). Wenigstens zwei unabhängig voneinander entstandene Verkürzungen von Hairpins im ITS1 Transkript konnten bei Vertretern von *Heliotropium* und *Cordia* (GOTTSCHLING *et al.* 2001, DIANE *et al.* 2002a, GOTTSCHLING *et al.* in prep. a) festgestellt werden. Derartige Untersuchungen erhöhen die Anzahl struktureller Merkmale für eine phylogenetische Analyse. Die Identifikation homologer Regionen des ITS1 Transkripts hilft bei der Optimierung von Alignments und ermöglicht den Einsatz dieses Markers sogar auf höherem taxonomischen Niveau (GOTTSCHLING *et al.* 2001). Außerdem konnte die Konservierung der Sekundärstruktur des *trnL_{UAA}* Introns und damit die Homologie dieses Moleküls für Cyanobakterien, Grünalgen und den bedecktsamigen Pflanzen (CECH 1988, KUHSEL *et al.* 1990) bestätigt werden (GOTTSCHLING & HILGER in prep.). Diese Anwendungen von Sequenzdaten werden auch für andere Pflanzengruppen und andere Marker zur Optimierung der Datenverarbeitung in molekularen Arbeiten empfohlen.

Die Zeitabschätzungen lassen die Entstehung aller ranghohen Taxa der Boraginales spätestens in der mittleren Kreide vermuten (GOTTSCHLING *et al.*, subm.). Das ist älter als bislang angenommen (WIKSTRÖM *et al.* 2001). Dennoch scheint Kontinentalverschiebung als Separationsereignis – wenn überhaupt – eine geringe Rolle bei der Entstehung der heutigen Verbreitungsmuster von Heliotropiaceae, Cordiaceae und Ehretiaceae gespielt zu haben. Das wurde auch für eine Reihe von anderen Taxa der Bedecktsamigen Pflanzen gezeigt (beispielsweise SUH *et al.* 1993, XIANG *et al.* 2000, RENNER *et al.* 2000). Die Untersuchungen an den Primarily Woody Boraginales haben insofern Bedeutung, als daß Daten zu tropischen, holzigen Pflanzengruppen sehr spärlich sind (beispielsweise RENNER & MEYER 2001, MALCOMBER 2002). Die meisten Disjunktionen können innerhalb der Boraginales mit Fernausbreitung aufgrund des Potentials der attraktiven Steinfrüchte für Endozoochorie erklärt werden. Drei große Problemkomplexe stehen im Zusammenhang mit derartigen Zeitabschätzungen: Inkonstanz von Substitutionsraten (die molekulare Uhr ist nicht linear), zweifelhafte systematische Stellungen von Stammlinienvertretern und die Ungenauigkeit absoluter Datierungen; doch wird die Präzision derartiger Zeitabschätzungen mit der derzeit noch sehr spärlichen Kenntnis über molekulare Evolution (verschiedener Genome, verschiedener Marker) anwachsen.

Während der letzten Jahre hat der Einsatz molekularer Methoden in der Arbeitsgruppe von Hartmut H. HILGER (Freie Universität Berlin) viele neue Einsichten in die Evolution der Boraginales gebracht (beispielsweise BÖHLE *et al.* 1996, BÖHLE & HILGER 1997, GOTTSCHLING *et al.* 2001, DIANE *et al.* 2002a, GOTTSCHLING & HILGER in prep.), doch fehlt bislang eine zusammenhängende phylogenetische Analyse der Boraginales aufgrund morphologischer Daten. Viele Einzeluntersuchungen an Blüte und Frucht (unter besonderer Berücksichtigung der Ontogenie, HILGER 1985) wurden an den Boraginaceae *s.str.*, Heliotropiaceae und Hydrophyllaceae *s.str.* (beispielsweise SEIBERT 1978, HILGER 1985, 1987, 1992, HOFMANN 1994, 1999) durchgeführt. Literaturdaten (beispielsweise PITOT 1939a, b, FULVIO 1965, YATSKIEVYCH *et al.* 1986), vorläufige (GOTTSCHLING 2001, GOTTSCHLING & HILGER 2001) und unpublizierte Untersuchungen an Blüte und Frucht weisen auf einen Merkmalsreichtum generativer Organe bei Cordiaceae und Ehretiaceae hin. Als nächster Schritt sollten diese Daten in direktem Vergleich mit den molekularen Ergebnissen kompiliert und phylogenetisch ausgewertet werden. Ich hoffe, ich konnte mit dieser Arbeit einen Beitrag dazu leisten, die Untersuchungen zur Phylogenie der Boraginales am Institut für Biologie – Systematische Botanik und Pflanzengeographie – weiterzuführen.