

**Aktuelle Herausforderungen
für Diversitätserfassung und Systematik:
Blütenpflanzen, Kalkige Dinoflagellaten
und Papillomviren im Vergleich**

Kumulative Habilitationsschrift
(Zusammenfassung der als
wissenschaftliche Habitationsleistung
zu bewertenden Forschungsergebnisse)

gemäß § 2 Abs. (1) Nr. 1 der Habilitationsordnung des
Fachbereichs Biologie, Chemie, Pharmazie der Freien Universität Berlin

von
Dr. rer. nat. **Marc Gottschling**
geb. 17. Juni 1971 in Berlin

Berlin, im September 2008

Inhaltsverzeichnis

I	Thematischer Gesamtzusammenhang	3
II	Aktuelle Herausforderungen für Diversitätserfassung und Systematik.....	4
II.1	Stand der Forschung in den behandelten Taxa	4
II.1.1	<i>Bourreria</i>	4
II.1.2	<i>Kalkige Dinoflagellaten</i>	6
II.1.3	<i>Papillomviren</i>	8
II.2	Probleme der Nomenklatur und Typifizierungen.....	9
II.3	Methodische Aspekte der Artabgrenzung	11
II.3.1	<i>Begriffsbestimmung</i>	11
II.3.2	<i>Variabilität innerhalb von Arten</i>	12
II.3.3	<i>Kryptische Arten</i>	14
II.4	Diversitätserfassung	14
II.5	Stammbäume und Systematik	17
II.5.1	<i>Papillomviren</i>	17
II.5.2	<i>Thoracosphaeraceae</i>	19
II.5.3	<i>Bourreria</i>	20
II.6	Ausblick.....	21
III	Kurzfassung.....	22
IV	Literatur.....	24
V	Als Habilitationsleistung zu wertende Publikationen und Abgrenzung des eigenen Anteils an gemeinschaftlich publizierten Arbeiten	31
VI	Ehrenwörtliche Erklärung	33
VII	Danksagung.....	33
VIII	Anhang I: Publikationen (Beiträge 1 bis 10).....	IX-1
IX	Anhang II: Publikationsverzeichnis Dr. Marc Gottschling.....	IX-1
IX.1	Akzeptierte und veröffentlichte Arbeiten (nummerierte Einträge erscheinen im ISI Citation Index).....	IX-1
IX2	Vorträge und weitere Kongressbeiträge (Präsentierender Autor ist unterstrichen)	IX-4

I Thematischer Gesamtzusammenhang

Die Vielfalt heute lebender Organismen kann anhand der Anzahl der Arten derzeit nicht verlässlich beziffert werden. Mindestens 1,5 Millionen Arten sind seit der Einführung der Linné'schen Systematik vor mehr als 250 Jahren formell beschrieben worden, und Schätzungen rangieren zwischen 3 und 100 Millionen rezenter Arten insgesamt (May 1992, Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2000, Magurran 2005, Dobson et al. 2008). Diese weit divergierenden Zahlen sind auch auf die unvollständige und ungleichmäßige Erfassung der Vielfalt in einzelnen Verwandtschaftskreisen zurückzuführen (Pimm et al. 1995, Mace et al. 2005, Paton et al. 2008). Für viele Organismengruppen fehlen derzeit grundlegende Daten zu Artenzahlen und Listen korrekter wissenschaftlicher Namen (also einer von Synonymen bereinigten Taxonomie). Darüber hinaus ist eine konsistente Systematik, welche die sich aus den Prozessen der Evolution ergebenden Verwandtschaftsverhältnisse widerspiegelt (siehe Abschnitt II.5), in vielen Fällen bislang nicht entwickelt worden. Die Bestandsaufnahme der Arten kleinerer Organismen, wie es einzellige Algen und Protozoen sind, ist im Vergleich zu der von Säugetieren oder Gefäßpflanzen weniger weit fortgeschritten. Ähnlich fragmentarisch ist das Wissen über Organismen, die in schwer zugänglichen Habitaten wie der Tiefsee oder den tropischen Regenwäldern leben (Grassle 1989, Kier et al. 2005, Brandt et al. 2007). Besonders unübersichtlich ist die Lage bei Bakterien und Viren, von denen man bislang nur einen verschwindend geringen Anteil ihrer Vielfalt überhaupt kennt (Weinbauer & Rassoulzadegan 2004, Breitbart & Rohwer 2005, Pedrós-Alíó 2006, Woolhouse et al. 2008).

Nach der Biodiversitäts-Konvention (<http://www.cbd.int/>) umfasst die biologische Vielfalt ('Biodiversität') die Vielfalt der Ökosysteme, die Artenvielfalt und die genetische Vielfalt innerhalb einzelner Arten (Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2000). Die Erfassung der Diversität durch die α -Taxonomie ist komplex, zumal es nach wie vor unterschiedliche Gesichtspunkte gibt, unter denen Arten charakterisiert werden ('Artkonzepte', siehe Abschnitt II.3.1). In der wissenschaftlichen Praxis muss zunächst geklärt werden, welche und wie viele Arten für ein supraspezifisches Taxon (dieser Begriff bezeichnet allgemein eine Organismengruppe, ohne die Zuweisung einer Rangstufe) bereits identifiziert wurden. Ein Arsenal unterschiedlicher Methoden dient heutzutage dem Erkennen und Beschreiben von Arten anhand einer Stichprobe von Individuen. Dazu haben sich klassischerweise Morphologie und Anatomie über Jahrhunderte bewährt. Außerdem hat die 'molekulare Wende' seit den frühen 90er Jahren des 20. Jahrhunderts und die statistische Analyse von Sequenzdaten weitere Aspekte über die Diversität von Organismen geliefert. Die unterschiedlichen methodischen Herangehensweisen können im Einzelfall zu konkurrierenden Hypothesen über den Artstatus und die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Arten führen. Es ist die vornehmliche Aufgabe des Systematikers, diese Hypothesen gegeneinander abzuwägen und sie auf ihre Plausibilität hin zu prüfen. Darauf basierend müssen die umfangreichen und teilweise voneinander abweichenden Regelwerke der unterschiedlichen Nomenklaturcodices erfüllt sein, damit Arten wissenschaftlich korrekt benannt sind (siehe Abschnitt II.2).

Es ist nicht Gegenstand dieser Arbeit zu beurteilen, ob Viren den Lebewesen zugerechnet werden sollten oder nicht. Sicherlich weisen sie nicht alle Charakteristika des Lebendigen auf (wie eine Zellmembran oder einen eigenen Stoffwechsel). In vielerlei Hinsicht aber haben Viren Eigenschaften von Parasiten (Mindell et al. 2004, Bamford et al. 2005). Da sie aus Genen bestehen, die sich in der Zeit verändern, unterliegen sie der Evolution und natürlichen Selektion. Darüber hinaus handelt es sich bei den meisten Viren trotz der verhältnismäßig geringen Komplexität nicht um Vorläufer des zellulären Lebens, sondern eher um Neukombinationen einzelner, ehemals organischer Gene (Weinbauer & Rassoulzadegan 2004). Viren sind somit polyphyletisch und folgen daher in ihrer Gesamtheit nicht dem historisch-enkaptischen System, wie es für Organismen

von der Evolutionsbiologie rekonstruiert wird (siehe Abschnitt II.5). Dennoch betreffen die Prozesse der Evolution Viren und Organismen gleichermaßen, so dass Viren gleichberechtigter Bestandteil in der Systematik sein müssen (Mindell et al. 2004).

Zentrales Thema dieser Zusammenfassung sind die vielfältigen Aspekte, die mit der Erfassung von Diversität verbunden sind, und die Entwicklung eines konsistenten biologischen Systems für unterschiedliche taxonomische Gruppierungen. Es ist nur bedingt möglich, vom Artenreichtum eines Taxons auf den eines anderen Taxons zu schließen. Letztlich muss jeder Fall einzeln untersucht werden, um verlässliche Aussagen über Artenvielfalt machen zu können (Pimm et al. 1995; siehe Abschnitt II.4). Als biologische Objekte seien hier ausgewählte Blütenpflanzen (Angiospermae, Viridiplantae: **Beitrag 1**, **Beitrag 2** und **Beitrag 3**), Kalkige Dinoflagellaten (Dinophyta, Alveolata: **Beitrag 4**, **Beitrag 5**, **Beitrag 6** und **Beitrag 7**) und Papillomviren (Papillomaviridae, Doppelsträngige DNS-Viren: **Beitrag 8**, **Beitrag 9** und **Beitrag 10**) exemplarisch miteinander verglichen. Die Gliederung dieser Rahmenschrift folgt daher nicht einer sonst üblichen taxonomischen Unterteilung, sondern richtet sich nach den aufeinander aufbauenden und wechselseitig ineinander greifenden Untersuchungsschritten der Diversitätserfassung.

II Aktuelle Herausforderungen für Diversitätserfassung und Systematik

II.1 Stand der Forschung in den behandelten Taxa

II.1.1 *Bourreria*

Bourreria P.Br. (Ehretiaceae, Boraginales) ist ein häufiges Florenelement der zentralamerikanischen Neotropis und umfasst Sträucher und Bäume mit Steinfrüchten (Gürke 1893; **Abb. 1**). Im Stammbaum der Blütenpflanzen (Angiospermae) gehören die Boraginales zu den Asteridae, wobei ihre Schwestergruppe allerdings noch nicht ermittelt werden konnte (Bremer et al. 2002, Hilu et al. 2003). Gemeinsam mit den Cordiaceae, den Heliotropiaceae und den holoparasitischen Lennoaceae bilden die Ehretiaceae die so genannten Primär Holzigen Boraginales (Gottschling 2003). Fruchtanatomische Merkmale sind traditionell von großer Bedeutung für die Systematik der Boraginales, und die 4 genannten Taxa bilden mit großer Wahrscheinlichkeit eine monophyletische Gruppe. Als Apomorphie (fortschrittliches oder abgeleitetes Merkmal der letzten gemeinsamen Stammart) gilt ein vielschichtiges Endokarp (Diane et al. 2002), das ist der aus der inneren Fruchtwand hervorgegangene, verholzte und die Samen schützende Fruchteil. Ein derartiges Endokarp ist zwar gelegentlich auch bei anderen Vertretern der Asteridae wie innerhalb der Oleaceae, der Solanaceae oder der Verbenaceae entwickelt (Rohwer 1996). Eine Homologie zu dem der Holzigen Boraginales ist aber nicht zuletzt aufgrund der entfernten Verwandtschaft dieser Taxa mehr als zweifelhaft (anderenfalls müssten viele Homologie-Hypothesen anderer Merkmale verworfen werden).

Die Früchte der Ehretiaceae haben meist (so auch bei *Bourreria*) ein vierteiliges Endokarp (**Abb. 1**), die Einzelteile werden Endokarpide (oder Pyrene) genannt. Charakteristische karpologische Merkmale von *Bourreria* sind lamellenartige Strukturen auf der Außenseite der Endokarpide, sowie ein zusätzliches steriles (Plazenta-)Fach. *Bourreria* teilt diese Merkmale mit *Hilsenbergia* Tausch ex Meisn. aus Ostafrika und Madagaskar (Miller 2003), so dass eine nahe Verwandtschaft respektive ein Schwestergruppenverhältnis beider Taxa angenommen werden kann. Die Monophylie von *Bourreria* bleibt allerdings bis zur Entdeckung einer Apomorphie ungeklärt. Entsprechende morphologisch-anatomische Daten wurden noch nicht in ausreichendem Maß erhoben. Bislang weisen lediglich die Analysen einiger Sequenzdaten (*Internal Transcribed Spacer*: ITS, *trnL*-Intron)

und eine gute statistische Unterstützung DNS-basierender Verwandtschaftshypothesen auf die mögliche Monophylie von *Bourreria* hin (Gottschling & Hilger 2001, Gottschling 2003).

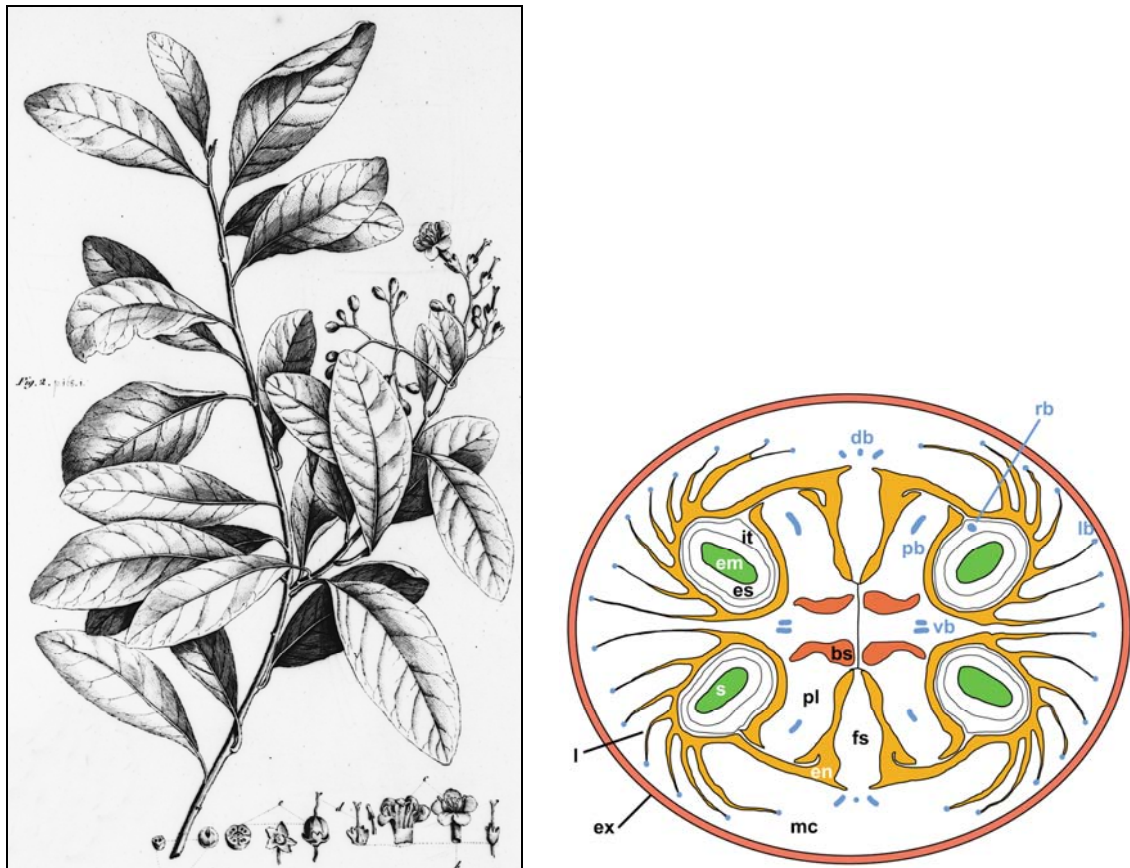


Abbildung 1: Habitus von *Bouffieria baccata* Raf. (links, Reproduktion aus Browne 1756) und schematischer Querschnitt (median orientiert) einer Frucht von *Bouffieria* (rechts, geändert nach Gottschling 2004; Abkürzungen: bs, Basalseptum; db, dorsales Leitbündel; em, Embryo; en, Endokarpid; es, Endosperm; ex, Exokarp; fs, Falsche Scheidewand; it, Integument; l, Lamelle; lb, laterales Leitbündel; mc, Mesokarp; pb, plazentales Leitbündel; pl, Plazenta; rb, Leitbündel der Raphe; s, Same; vb, ventrales Leitbündel).

Es gibt etwa 100 typifizierte Namen von *Bourreria*, doch ist derzeit völlig unklar, wie vielen abgrenzbaren Arten diese entsprechen. Der Botaniker Nikolaus Joseph Freiherr von Jacquin (1727–1817) kannte die Pflanzen aus dem Feld und hat bereits früh auf die große Variabilität und Modifikationsbreite von Merkmalen wie Blattgröße oder -indument bei Arten von *Bourreria* hingewiesen (auch in Abhängigkeit vom Habitat, also der jeweiligen Ökologie: Jacquin 1763). Dennoch wurden vermeintlich neue Arten aufgrund kleiner Unterschiede derartiger Merkmale beschrieben und von vormals bekannten Arten abgegrenzt. Darüber hinaus weist *Bourreria* weitere Probleme in der Diversitätserfassung auf, wie sie für viele andere neotropische Pflanzengruppen typisch sind. Von einigen Typus-Exemplaren ist beispielsweise die präzise Lokalität nicht bekannt. Bei der Artabgrenzung kann dies zu Fehlschlüssen führen, beispielsweise wenn nah verwandte Arten morphologisch plastisch sind. Dies gilt im Besonderen für die Aufsammlungen des Botanikers Charles Wright (1811–1885) aus Kuba, anhand derer eine Reihe von Arten beschrieben wurden. Die Zerstörung eines Teils der dafür verwendeten Holotypen während des Zweiten Weltkriegs in Berlin und die Tatsache, dass gleichwertige Typusbelege auch in anderen Herbarien nicht vorliegen, erschweren zusätzlich die Artzuordnung oder macht sie gar unmöglich.

Die letzten, zusammenfassenden Darstellungen zu *Bourreria* stammen aus der Zeit vor dem Ersten Weltkrieg (Miers 1870, Schulz 1911). Beide Autoren beziehen sich nicht auf eigene Feldbeobachtungen, sondern revidierten eine Reihe von Herbar-Belegen. Dieses Material stammt überwiegend aus der Karibik, einer Region, in der nur ein relativ kleiner Teil der morphologischen Vielfalt von *Bourreria* anzutreffen ist. Nach dem Zweiten Weltkrieg wurde *Bourreria* nur regional bearbeitet (beispielsweise Kuba: Leon & Alain 1957, südliche USA: Al-Shehbaz 1991, Puerto Rico: Liogier & Martorell 1999), so dass eine umfassende Revision dieses Taxons einschließlich der Arten vom zentralamerikanischen Festland von heutigen Autoren dringend angemahnt wird (Al-Shehbaz 1991, Miller & Sirot 1997).

II.1.2 Kalkige Dinoflagellaten

Die Gruppe der überwiegend einzelligen Dinoflagellaten zeigt eine große Vielfalt hinsichtlich Morphologie, Physiologie und Ökologie (Taylor 1987, Fensome et al. 1993, Steidinger & Tangen 1996, Elbrächter 2003). Bislang sind etwa 2.000 rezente Arten beschrieben worden. Die im Plankton vorherrschende Erscheinungsform ist die meist bewegliche Theka (**Abb. 2**), die ein charakteristisches und zuweilen artspezifisches Muster von Zelluloseplatten aufweist (die so genannte Tabulation). Häufig werden aber auch kokkale, meist als Zysten bezeichnete Stadien gebildet, auf denen gelegentlich das Plattenmuster der Theka als Paratabulation erkennbar ist. Funktionell kann es sich dabei beispielsweise um vegetative Teilungszysten, Stadien zur Überdauerung von Mangelperioden oder auch um sexuell gebildete Hypnozygoten handeln (Below 1987, Fensome et al. 1993). Dinoflagellaten gehören mit den Ciliata und den Apicomplexa (= Sporozoa) zu den Alveolata und sind aufgrund von Apomorphien wie dem stetig kondensierten Chromatin und der charakteristischen, dinokonten Begeißelung als Monophylum gut begründet (Fensome et al. 1999, Leander & Keeling 2003). Es finden sich zu etwa gleichen Teilen heterotrophe und autotrophe Vertreter, so dass Arten und supraspezifische Taxa sowohl nach den Regeln des *International Code for Zoological Nomenclature* (ICZN) als auch denen des *International Code for Botanical Nomenclature* (ICBN) beschrieben wurden.

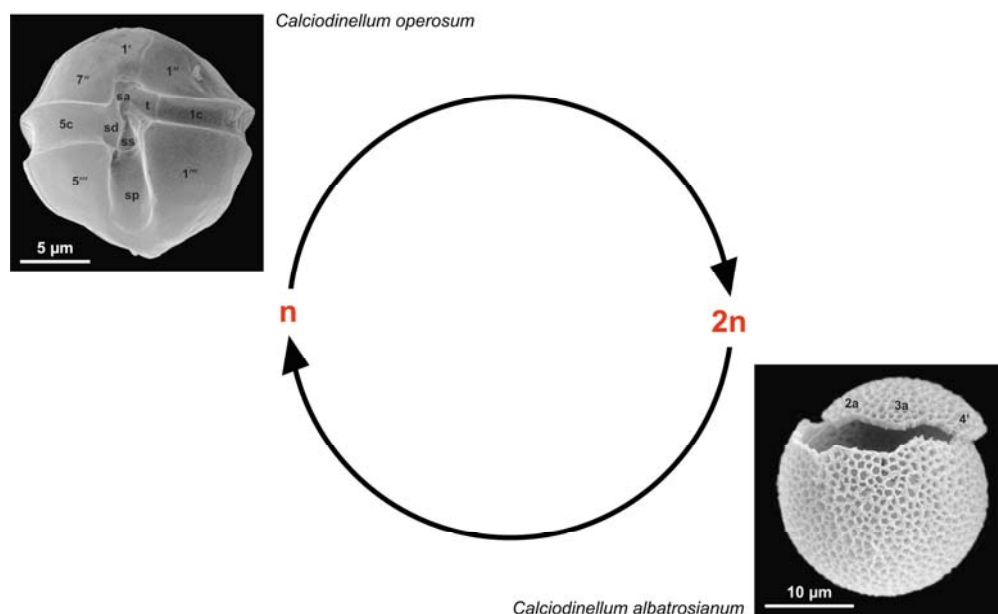


Abbildung 2: Hypothetischer Entwicklungskreislauf bei Kalkigen Dinoflagellaten (Abbildungen aus **Beitrag 4**). Oben: Theka von *Calciadinellum operosum* Deflandre, 1947; unten: Zyste von *Calciadinellum albatrosianum* (Kamptner) Janofske & Karwath (Thekaplatten und deren Equivalente, die sich teilweise auf der Zyste wieder finden, sind nach dem Kofoid Tabulationssystem: Kofoid 1909, indiziert).

Molekulare Untersuchungen klonaler Kulturen haben in den vergangenen Jahren zum Verständnis der Phylogenie von Dinoflagellaten beigetragen (Verwendung vor allem ribosomaler Sequenzen der 18S und 28S rRNS: Daugbjerg et al. 2000, Saldarriaga et al. 2004). Danach ist es möglich, dass sich die Aufnahme von Chloroplasten innerhalb der Dinoflagellaten mehrfach unabhängig vollzog (Morden & Sherwood 2002, Yoon et al. 2002), teilweise als tertiäre Endosymbiose (Delwiche 1999). Als Bestandteile der rRNS liegen die beiden ITS-Bereiche in großer Kopienzahl im eukaryotischen Genom vor. Es wird allgemein von einer konzertierten Evolution der einzelnen Kopien aufgrund von Rekombinationsmechanismen ausgegangen, doch scheint es Taxon-spezifische Abweichungen von diesem Befund zu geben. Daher äußert eine Reihe von Autoren in jüngerer Zeit prinzipielle und methodische Bedenken bezüglich der Verwendung dieser Moleküle für den Sequenzvergleich (Álvarez & Wendel 2003, Feliner & Rosselló 2007, Thornhill et al. 2007). Dennoch zählen ITS-Sequenzen in der organismischen Biologie nach wie vor zu den am weitesten verbreiteten Markern für phylogenetische Analysen relativ nah verwandter Arten und Artengruppen. Bei vielen Einzellern spielen sie außerdem für die Artabgrenzung eine große Rolle: Der ITS-Sequenzvergleich hat in den letzten Jahren Hinweise auf die Existenz morphologisch nicht unterscheidbarer, aber reproduktiv voneinander isolierter Fortpflanzungsgemeinschaften (so genannter Kryptospezies, siehe Abschnitt II.3.3) auch bei Dinoflagellaten geliefert (Litaker et al. 2003, Montresor et al. 2003, LaJeunesse 2004).

Innerhalb der Dinoflagellaten gibt es eine kleine Gruppe von etwa 30 rezenten Arten, die durch die Bildung kalkiger Strukturen während der kokkalen Entwicklungsphase charakterisiert ist und zusammenfassend als Kalkige Dinoflagellaten bezeichnet wird. Bei anderen Dinoflagellaten besteht die Zystenwand aus Dinospurin (einem Stoff, der dem unter den Embryophyta weit verbreiteten Sporopollenin ähnlich ist). Somit ist die Fähigkeit Kalk zu bilden einmalig unter den zahlreichen Arten der Alveolata und kann als apomorph angesehen werden (Wall & Dale 1968, Keupp 1991, Janofske 1992, Kohring et al. 2005). Dennoch werden die Kalkigen Dinoflagellaten aktuell in zwei als nicht näher verwandt betrachteten Gruppen auf unterschiedlichem taxonomischen Niveau systematisiert, nämlich die Calciodinelloideae (mutmaßlich mit kalkigen Hypnozygoten; Angehörige der „Peridiniales“) und die Thoracosphaerales (mit vegetativ kalkigen Zellen: Tangen et al. 1982, Fensome et al. 1993). Der Fossilbericht Kalkiger Dinoflagellaten ist umfangreich (Keupp 1991, Kohring 1993, Hildebrand-Habel & Streng 2003), so dass den relativ wenigen, bislang bekannten rezenten Vertretern etwa 260 beschriebene fossil belegte Arten gegenüberstehen (Fensome & Williams 2004, Streng et al. 2004).

Die parallele Untersuchung von nicht fossilisierungsfähigen Theken und den stabileren Zysten hat auch im Fall Kalkiger Dinoflagellaten zu einer ‚neontologischen‘ (auf der Theka-Morphologie basierend) und einer ‚paläontologischen‘ (Para-)Systematik geführt (auf der Zystenmorphologie basierend). Schlüsselmerkmal für die paläontologische Systematik ist die Ausrichtung der kristallografischen c-Achse der die Zystenwand bildenden Kristalle (Keupp 1991, Kohring 1993, Kohring et al. 2005). Vergleichbar zu den Schwierigkeiten, Arten und supraspezifische Taxa unter zwei distinkten Codices zu beschreiben, stellt die Zusammenführung neontologischer und paläontologischer Betrachtungen die zentrale Herausforderung für die Systematisierung Kalkiger Dinoflagellaten dar. In den letzten Jahren wurden eine Reihe von Zyste-Theka-Zusammenhängen erarbeitet (Lewis 1991, Montresor et al. 1997, Karwath 2000), die zur Klärung von Artabgrenzungen und Verwandtschaftsbeziehungen beitragen. Dennoch ist man nach wie vor weit von der Realisierung eines einheitlichen Systems der (Kalkigen) Dinoflagellaten entfernt, zumal die große morphologische Vielfalt der Zysten gegenüber den eher konservativen Theken-Morphologien diese Zusammenführung erschwert.

II.1.3 Papillomviren

Papillomviren (PV) infizieren die Epithelien eines breiten Spektrums von Wirbeltieren (Säugetiere und Vögel, aber auch Schildkröten) einschließlich des Menschen und zeigen eine große Vielfalt hinsichtlich der mit ihnen assoziierten Krankheiten (Van Ranst et al. 1995, zur Hausen 2002, de Villiers et al. 2004, Manire et al. 2008). Darunter finden sich gutartige Hautveränderungen wie kutane und genitale Warzen (beispielsweise *Verrucae vulgares* und *Condylomata acuminata*), aber auch maligne Entwicklungen wie der Gebärmutterhalskrebs (Gissmann & zur Hausen 1980, zur Hausen 1996, Muñoz et al. 2003). Außerdem stehen PV im Verdacht, an der Entstehung besonderer Formen des Hellen Hautkrebses beteiligt zu sein (Pfister 2003, Nindl et al. 2007a). Unter dem Tropismus versteht man in der Virologie die Wirts- oder Organspezifität eines Erregers und somit die Fähigkeit eines Virus, in ein bestimmtes Gewebe einzudringen, um dort vermehrt zu werden. Papillomviren gelten als äußerst wirts- und gewebespezifisch, und aufgrund ihres Tropismus werden kutane und mukosale PV unterschieden (de Villiers et al. 2004).

Der Aufbau und die prinzipielle Struktur des ringförmigen, episomalen Genoms der doppelsträngigen DNS-Viren sind charakteristisch und sprechen für die Monophylie aller PV. Im Vergleich zu dem von Organismen ist das Genom beachtlich klein und baut sich aus etwa 8.000 Basenpaaren auf. Es gliedert sich in eine nicht-kodierende und eine kodierende Region, die bis zu 8 Offene Leserahmen (ORF) umfasst. Die ORF werden zu unterschiedlichen Zeitpunkten während der Differenzierung der Haut exprimiert, das Genom wird daher in Frühe Gene (E1, E2, E4, E5, E6, E7) und Späte Gene (L1, L2) unterteilt (Doorbar & Raj 2007; **Abb. 3**). Statt Arten werden bei PV traditionellerweise so genannte ‚Typen‘ unterschieden. In einer weiteren Analogie entspricht das Typus-Exemplar in der organismischen Biologie einem vollständig klonierten Genom eines PV-Typen. Zurzeit sind insgesamt etwa 145 solcher Typen vollständig sequenziert worden, wobei ungefähr 100 vom Menschen stammen. Der Name eines Typs setzt sich aus den Initialen des wissenschaftlichen Wirtsnamens, ‚PV‘ sowie einer laufenden Nummer zusammen (Ausnahmen betreffen historische Namen wie *human PV-1*: HPV-1 und *bovine PV-1*: BPV-1; Bernard 2005).

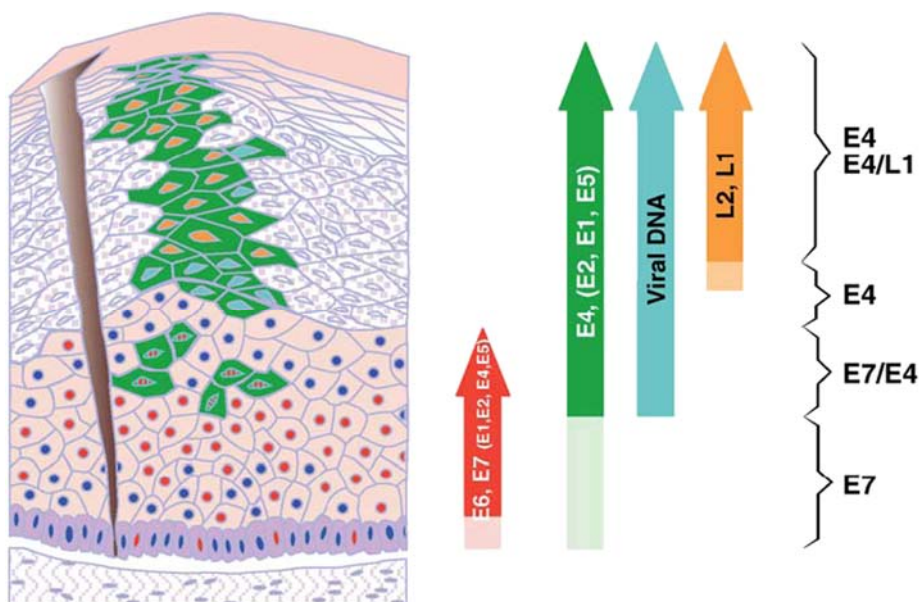


Abbildung 3: Schematisierte Entwicklung mukosaler Papillomviren in der menschlichen Schleimhaut (aus Doorbar 2005). Die Viren infizieren die Zellen der epidermalen Basalschicht, beispielsweise nach einer Mikroläsion. Beachte, dass Frühe (E1, E2, E4, E5, E6, E7) beziehungsweise Späte Gene (L1, L2) zu unterschiedlichen Zeitpunkten während der Differenzierung der Haut exprimiert werden.

Papillomviren werden aufgrund von Sequenzähnlichkeiten und ihrer viralen Eigenschaften systematisiert. Sie gliedern sich in eine Reihe von Taxa, die mit griechischen Buchstaben bezeichnet werden (de Villiers et al. 2004). Viele Typen der monophyletischen α -PV infizieren beispielsweise genitale Schleimhäute von Primaten und induzieren dort spezifische Geschlechtskrankheiten. In einigen Fällen korreliert die Monophylie eines PV-Taxons mit der Monophylie des Wirtstaxons: So kennt man beispielsweise α -, β - und γ -PV bislang ausschließlich von Primaten, λ -PV kommen auf Raubtieren vor, und Wale sind die Wirte der σ -PV. Aus diesen Gründen wird die Diversität der PV generell als Resultat von Ko-Divergenz nach der viralen Anpassung an die entsprechende Wirtsart interpretiert (Myers et al. 1994, Chan et al. 1995, Rector et al. 2007). Gegen diese Verallgemeinerung spricht allerdings beispielsweise die Polyphylie der HPV (mindestens 6 nur entfernt miteinander verwandte Taxa) und BPV (mindestens 3 nicht näher verwandte Taxa). Dieser Befund ist durch Ko-Divergenz zwischen Erreger und Wirt allein nicht zu erklären. Eine rigorose Quantifizierung der unterschiedlichen und komplexen evolutionären Prozesse ist somit für PV gegenwärtig nicht vorgenommen worden.

Zur Systematisierung von PV werden bislang lediglich Sequenzinformationen des L1-Gens verwendet, da dieses Gen am höchsten konserviert ist. Auf diese Weise werden aber mehr als 75% des viralen Genoms und damit seines Informationsgehalts nicht berücksichtigt. Ferner zeigen separate Stammbaumrekonstruktionen Früher respektive Später Gene innerhalb einiger Taxa statistisch jeweils gut gestützte, aber in sich widersprechende Topologien auf. Dieses Phänomen ist sehr wahrscheinlich auf Rekombinationsereignisse in der Vergangenheit zurückzuführen (Bravo et al. 2005, Narechania et al. 2005). Eine Analyse, die nur auf Sequenzdaten des L1-Gens basiert, kann diese wichtigen Aspekte der viralen Evolution nicht adressieren. Des Weiteren besteht für die PV-Systematik Bedarf in der Verwendung moderner analytischer Methoden zur Rekonstruktion ihrer Evolution. Bis heute werden Stammbäume veröffentlicht, die mit nur wenigen, häufig sehr schlichten Methoden erstellt wurden oder keine statistische Beurteilung der Topologie aufweisen. Die Robustheit des gegenwärtigen PV-Systems ist somit unzureichend geprüft.

II.2 Probleme der Nomenklatur und Typifizierungen

Vornehmliches Ziel der Nomenklaturregeln ist die Gewährleistung der Eindeutigkeit wissenschaftlicher Namen. Sie sind notwendige Voraussetzung für reproduzierbare, weiterführende und experimentelle Fragestellungen, beispielsweise in aktualistischen Umweltrekonstruktionen oder epidemiologischen Studien. Die 5 unterschiedlichen Codices (ICBN, ICZN, *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*: ICNCP, *International Code of Nomenclature of Bacteria*: ICNB, *International Code of Virus Classification and Nomenclature*: ICVCN) weichen in ihrem Regelwerk teilweise erheblich voneinander ab. Daher gibt es (derzeit allerdings noch nicht akzeptierte) Bestrebungen, einheitliche Nomenklaturregeln für alle Lebewesen zu entwickeln (beispielsweise *BioCode*, *PhyloCode*). Für die 3 hier untersuchten Taxa besteht mitunter beachtlicher Klärungsbedarf bezüglich der Nomenklatur und der Typifizierung von Artnamen und Namen auf anderem taxonomischen Niveau. In einigen Fällen ist dies auf die unterlassene Beachtung nomenklaturischer Regeln zurückzuführen, während in anderen Fällen der Verlust von Typusmaterial die exakte Zuordnung eines Namens zu einem Taxon erschwert (diese Probleme können beispielsweise durch Neotypifizierungen behoben werden). Bei Papillomviren gibt es bislang nicht einmal verbindliche Regelungen der Namensvergabe. So ist nach der (allgemein akzeptierten) Prioritätsregel die erneute Vergabe von ‚PIPV‘ [für ein Virus auf *Procyon lotor* (L., 1758): Rector et al. 2005] nicht zulässig, da er bereits zuvor für ein Virus auf *Panthera leo persica* Meyer, 1826 vergeben wurde (Sundberg et al. 1996).

Eine entscheidende Quelle nomenklaturischer Verwirrung besteht bei vielen Einzellern in der Verwendung der Regeln des ICBN oder des ICZN, je nachdem ob ein Autor die Organismen als ‚Pflanzen‘ oder ‚Tiere‘ ansah. In Gruppen wie den Dinoflagellaten, in denen autotrophe und heterotrophe Vertreter gleichermaßen vorkommen, ist das besonders eklatant. **Beitrag 7** entstand als Folge eines Treffens fast aller schwerpunktmäßig an Kalkigen Dinoflagellaten arbeitenden Neontologen und Paläontologen in List / Sylt. Das Hauptanliegen von **Beitrag 7** war es, die dringlichsten Herausforderungen für die Systematik in einer Agenda Kalkiger Dinoflagellaten zunächst zu benennen, um in der Zukunft zielgerichtet an deren Lösung arbeiten zu können. Das Kernstück der Arbeit aus nomenklaturischer Sicht ist eine vollständige Liste von 97 Gattungsnamen, die den Kalkigen Dinoflagellaten zugeordnet werden (nach bestem Wissen im September 2008). Dabei wurde für jeden Namen die Publikation der Originalbeschreibung unter dem jeweiligen Code systematisch auf Validität geprüft, und 10 dieser Namen werden als nicht valide publiziert betrachtet.

In einigen, teilweise aber wichtigen Fällen, weichen die Einschätzungen von denen früherer Autoren ab. So wurde beispielsweise *Ensiculifera* Balech, 1967 wegen des Fehlens einer lateinischen Diagnose als unter ICBN Art. 36.2 nicht-valide publiziert angesehen (Farr et al. 1979, Fensome & Williams 2004). Der Autor Enrique Balech (1912–2007) hatte jedoch diesen Dinoflagellaten nach den Regeln des ICZN beschrieben, die auch im Fall von *Ensiculifera* vollständig befolgt wurden. Ähnlich verhält es sich mit *Pithonella* T.Lorenz, 1902 (dem ersten publizierten Namen eines Kalkigen Dinoflagellaten), für die trotz gegenteiliger Darstellung in Fensome & Williams (2004) durchaus die Typus-Art *Pithonella ovalis* (F.J.Kaufmann, 1865) angegeben wird. In ähnlicher Weise werden entgegen früherer Auffassungen nun die folgenden, weiteren 10 Namen als valide publiziert und damit als taxonomisch verwendbar angesehen: *Bonetocardiella* T.Dufour, 1968; *Cadosina* J.Wanner, 1940; *Calcisphaerula* Bonet, 1956; *Carpistomiosphaera* W.Nowak, 1968; *Colomisphaera* W.Nowak, 1968; *Committosphaera* Řehánek, 1985; *Crustocadosina* Řehánek, 1985; *Hemistomiosphaera* W.Nowak, 1968; *Parastomiosphaera* W.Nowak, 1968; *Stomiosphaera* J.Wanner, 1940.

Beitrag 2 behandelt einen besonderen nomenklaturischen Komplex bei *Bourreria*, der sich aus den Aufsammlungen von Charles Wright ergeben hat. Im Auftrag von Asa Gray (1810–1888) sammelte der Botaniker im 19. Jahrhundert vor allem auf Kuba Pflanzen, wobei die Dokumentation der Belege Ursache für Verwirrung war. Um möglichst viele vollständige Zusammenstellungen der Wright'schen Aufsammlungen verkaufen zu können, drängte Gray den Feldforscher ‚Arten nachzusammeln‘: So umfassen viele Wright-Belege heterogenes Material unter derselben Sammelnummer, das von teilweise unterschiedlichen Arten, an verschiedenen Orten und / oder zu unterschiedlichen Zeitpunkten gesammelt wurde. Dieses Verfahren war zu dieser Zeit nicht ungewöhnlich, auf diese Weise sind beispielsweise auch die Herbarien von Philippi und Hohenacker zusammengestellt worden. Howard (1988) schlug im Fall von Wright vor, in fraglichen Fällen nur Material aus den Herbarien GH und GOET zu verwenden, da aus historischen Gründen dafür am ehesten präzise Angaben beispielsweise zum Fundort gemacht wurden. Neun Artnamen und 1 Varietät von *Bourreria* sind auf Wright-Aufsammlungen typifiziert worden, und die bereits bestehenden Schwierigkeiten wurden zusätzlich durch die mutmaßliche Zerstörung von 4 Holotypen Wright'scher Herkunft im Herbarium B erschwert. Ein wichtiges Ziel der Revision von *Bourreria* war die zweifelsfreie Zuordnung von Typus-Material zu allen als valide publizierten Namen innerhalb des Taxons, und die dafür notwendig gewesenenen Aktivitäten sind in **Tabelle 1** zusammengefasst.

Tabelle 1: Siebzehn *Bouneria* zugeordnete Namen von Arten und Varietäten, die entweder nicht eindeutig typifiziert wurden oder deren Typus-Material mutmaßlich zerstört wurde (durch † gekennzeichnet) oder anderweitig verloren ging (Abkürzungen: E, Epityp; L, Lectotyp; N, Neotyp; durch Unterstreichen des jeweiligen Herbars hervorgehoben).

Artnamen	Akzeptierter Artnamen	Herbar-Beleg und dessen Niederlegung	Typus	Quelle
<i>B. badia</i> O.E.Schulz	<i>B. virgata</i> (Sw.) G.Don	Wright 3121 (†B, <u>NY</u>)	L	Beitrag 2
<i>B. exsucca</i> Jacq.	<i>B. exsucca</i> Jacq.	Zarucchi & Cuadros 3951 (<u>MO</u> 3506236)	E	Beitrag 1
<i>B. homalophylla</i> O.E.Schulz	<i>B. polyneura</i> O.E.Schulz	Wright 3125 (†B, <u>NY</u> 111129 ex B)	E	Beitrag 2
<i>B. litoralis</i> Donn.Sm	<i>B. andrieuxii</i> (DC.) Hemsl.	Pittier 2787 (<u>CR</u>)	L	Beitrag 3
<i>B. ovata</i> Miers	<i>B. baccata</i> Raf.	Clifford s.n. (<u>BM</u> 85831)	L	Beitrag 3
<i>B. ovata</i> var. <i>hirtella</i> O.E.Schulz	<i>B. baccata</i> Raf.	Ekman 6359 (<u>S</u>)	L	Beitrag 3
<i>B. pauciflora</i> O.E.Schulz	<i>B. tomentosa</i> (Lam.) G.Don	Shafer 3319 (<u>NY</u> 111134)	L	Beitrag 3
<i>B. polyneura</i> O.E.Schulz	<i>B. polyneura</i> O.E.Schulz	Wright 3125 (†B, <u>NY</u> 111136 ex B)	L	Beitrag 2
<i>B. polyneura</i> var. <i>subpilosa</i> O.E.Schulz	<i>B. polyneura</i> O.E.Schulz	Shafer 13769 (<u>P</u>)	L	Beitrag 3
<i>B. setoso-hispida</i> O.E.Schulz	<i>B. tomentosa</i> (Lam.) G.Don	Wright 3118 (†B, <u>GOET</u>)	L	Beitrag 2
<i>B. succulenta</i> var. <i>canescens</i> O.E.Schulz	<i>B. baccata</i> Raf.	Sintenis 3634 (<u>G</u>)	L	Beitrag 3
<i>B. virgata</i> var. <i>vestita</i> O.E.Schulz	<i>B. virgata</i> (Sw.) G.Don	Fuertes 122 (<u>MO</u> 706624)	L	Beitrag 3
<i>Crematomia attenuata</i> Miers	<i>B. baccata</i> Raf.	Alexander (Prior) s.n. (<u>K</u>)	L	Beitrag 2
<i>Ehretia calophylla</i> A.Rich.	<i>B. calophylla</i> (A.Rich.) Griseb.	Sagra s.n. (<u>P</u> 87554)	L	Beitrag 3
<i>Ehretia tomentosa</i> Lam.	<i>B. tomentosa</i> (Lam.) G.Don	Martin 144 (<u>P-LA</u>)	L	Beitrag 3
<i>Morelosia huanita</i> Lex.	<i>B. huanita</i> (Lex.) Hemsl.	Anonymous s.n. (<u>GH</u>)	L	Beitrag 3
<i>Rhamnus cumanensis</i> Loebl.	<i>B. cumanensis</i> (Loebl.) O.E.Schulz	Johnston 86 (<u>GH</u>)	N	Beitrag 1

II.3 Methodische Aspekte der Artabgrenzung

II.3.1 Begriffsbestimmung

Seit der durch die Arbeiten von Charles Darwin (1809–1882) ausgelösten Wende und der Erkenntnis, dass Arten in der Zeit veränderlich sind, kam es zu erheblichen konzeptuellen Schwierigkeiten mit dem Artbegriff (siehe zahlreiche Abhandlungen in Lehrbüchern wie Sudhaus & Rehlfeld 1992, Mahner & Bunge 1997, Wägele 2005, Judd et al. 2008). Gegenwärtig spielt nach wie vor der von Ernst Mayr (1904–2005) geprägte Begriff der so genannten Biologischen Art eine zentrale Rolle. Danach sind Arten Fortpflanzungsgemeinschaften, die reproduktiv voneinander isoliert sind und eine spezifische ökologische Nische bilden. Dieses Konzept ist jedoch auf Lebensformen, die keine Sexualität betreiben (und sich beispielsweise klonal oder vegetativ

vermehrten), nicht anwendbar. Ferner führt die Unterschiedlichkeit evolutionärer Prozesse der Artenbildung wie allopatrische Speziation, die bei Pflanzen häufige Hybridisierung und Polyploidisierung oder auch Rekombination bei Bakterien und Viren zu den unterschiedlichen Gesichtspunkten, unter denen Arten charakterisiert werden. Ein einzelnes Konzept ist nicht universell anwendbar und kann nicht alle Dimensionen und Phänomene von Arten zugleich erfassen. Dennoch wird in der wissenschaftlichen Praxis mit Arten (oder botanisch: Sippen, oder in der Virologie häufig: Typen) gearbeitet.

Die Vielfalt der Organismen (und ihrer Nachkommen, wie es wohl die meisten Viren sind) wird aufgrund ihrer Unterschiede wahrgenommen. Das können nach dem Konzept der auf Carl von Linné (1707–1778) zurückgehenden Morphospezies diagnostisch-morphologische Merkmale sein, aber auch Eigenschaften auf der molekularen Ebene wie beispielsweise charakteristische Sequenzmotive oder Sekundärstrukturen der DNS oder RNS. Das Erkennen von Arten erfolgt also über den Vergleich zu anderen Arten und allgemein zu ihrer Umwelt. In der Biologischen Systematik und speziell in der α -Taxonomie werden Arten beschrieben und Indizien für die Zugehörigkeit von Individuen zu Arten gesammelt. Eine jede solche Zuordnung ist aber nicht ultimativ und bleibt eine Hypothese über das biologische Verhalten der Angehörigen einer Art in freier Natur. Weitere Daten und Befunde können zu einer Neubewertung über den Status einer Art führen.

Speziations- (oder allgemeiner Divergenz-)Ereignisse tragen maßgeblich zur Diversifizierung von Organismen und Viren bei und treten in Fortpflanzungs- und klonalen Abstammungsgemeinschaften gleichermaßen auf. Speziationen sind häufig die Folge einer geografischen Separation (bei Parasiten und Pathogenen meist der ihrer Wirte). Anschließend führen unterschiedlich evolvierende Partnererkennungssysteme (oder Arterkennungsmechanismen) zur Isolation zwischen Nicht-Artenossen und verhindern die Vermischung der ehemals gemeinsamen Linie. Streng genommen ist zwar jede Zellteilung bei einzelligen Agamospezies (oder jede Reproduktion bei Viren) ein Divergenzereignis, doch bleibt aufgrund der natürlichen Selektion ein charakteristisches Merkmalsensemble auch bei ihnen für längere Zeit erhalten. Darin ähneln sie denjenigen Organismen, die die Rekombination der Gene aufgrund von Sexualität betreiben. Anderenfalls könnte keine Art von Bakterien erkannt und beschrieben werden, und der gleiche Virus-Typ könnte an einem anderen Ort und zu einer anderen Zeit nicht erneut nachgewiesen werden.

II.3.2 Variabilität innerhalb von Arten

Unter phänotypischer Variabilität versteht man bei Angehörigen derselben Fortpflanzungsgemeinschaft die individuelle Verschiedenheit (erb-)homologer Merkmale im gleichen Entwicklungsstadium. Sie ergibt sich aus den modifizierenden Einflüssen der Umwelt und der erblich bedingten oder genetischen Variabilität (die von Phänomenen wie der somaklonalen Variation zu unterscheiden ist). Genetische Variabilität, die in diesem Sinne nur bei sexuell aktiven Organismen vorkommt, fällt bei klonal oder vegetativ sich vermehrenden Lebensformen zwangsläufig weg. Die phänotypische Variabilität unterschiedlicher Merkmale schwankt erheblich, je nach dem wie stark der selektierende Druck auf ein spezifisches Merkmal wirkt. So kann die Variabilität vegetativer Merkmale (wie Blattform oder Indument) bei vielen unbeweglichen und ausdauernden Organismen groß sein, da sie eine morphologische Plastizität ermöglicht und so variierende Umweltbedingungen eines Standorts kompensiert (beispielsweise bei vielen holzigen Blütenpflanzen).

Um Artabgrenzungen sinnvoll durchzuführen, ist die morphologische Untersuchung der intraspezifischen Variabilität einzelner Merkmale wichtig, aber beispielsweise für Holzige Boraginales bislang nur selten detailliert untersucht worden (Miller 1989, 2003). Die Revision von *Bourreria* (**Beitrag 1** und **Beitrag 3**) war in diesem Zusammenhang eine Herausforderung, da in der Vergangenheit auch kleine morphologische Unterschiede, meist lediglich an wenigen Herbar-

Exemplaren beobachtet, zur Artabgrenzung herangezogen wurden. Die Beobachtung einer großen intraspezifischen Variabilität im Feld für quantitative Merkmale wie Wuchshöhe, Blatt-, Blüten- und Fruchtgröße erfolgte für *Bourreria* und eine Reihe weiterer Holziger Boraginales auf eigenen Forschungsreisen nach Kuba (1999), Peru (2001) und Puerto Rico (2004). Da die Verschiedenheit derartiger Merkmale von der Ökologie des jeweiligen Standorts beeinflusst erscheint, könnte ihre intraspezifische Variabilität bei Arten von *Bourreria* eher Ausdruck von Modifikation als genetischer Variabilität sein.

Zur exemplarischen Analyse der intraspezifischen Variabilität einzelner Merkmale anhand von Herbar-Belegen wurden bei *Bourreria* anfangs die wenigen in Südamerika vorkommenden Arten untersucht (**Beitrag 1**). Dort ist sicherlich nicht das Diversitätszentrum von *Bourreria*, es finden sich die 5 Arten *B. baccata*, *B. bolivarensis* Gottschling & J.S.Mill., *B. costaricensis* (Standl.) A.H.Gentry, *B. exsucca* Jacq. und *B. mollis* Standl. *Bourreria bolivarensis* und *B. exsucca* sind in Südamerika endemisch, während die anderen 3 Arten wahrscheinlich aus der Karibik (*B. baccata*) oder vom zentralamerikanischen Festland stammen (*B. costaricensis*, *B. mollis*). Die 5 Arten stammen mutmaßlich aus 3 unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen und weisen gute diagnostische Merkmale im gleichen Areal auf. Dieser ‚Test auf Sympatrie‘ macht ihre reproduktive Isolation wahrscheinlich und ermöglichte im Anschluss eine verlässliche Evaluierung der intraspezifischen Variabilität. Sie ist bei allen Arten groß, vor allem bezüglich der Größenverhältnisse einzelner Organe zueinander, aber auch Merkmale wie Blattform oder -indument sind variabel. Letztlich bestätigen diese Befunde die Untersuchungen anderer Vertreter der Ehretiaceae mit (soweit bekannt) ähnlichen ökologischen Anforderungen (an Boden, Klima, Bestäuber, Ausbreitung) wie *Ehretia* L. und *Hilsenbergia* (Miller 1989, 2003). Sie sind möglicherweise auf einen Großteil Holziger Boraginales übertragbar, die vergleichbare Lebensformen und Umweltansprüche aufweisen.

Für die Revision von *Bourreria* (**Beitrag 3**) wurden unter der Annahme ähnlicher Eigenschaften die Informationen über die intraspezifische Variabilität der Arten aus Südamerika auf die restlichen Arten übertragen. Bei der Evaluierung des Artstatus’ half in vielen Fällen wiederum der Sympatrie-Test zu klären, wie viele Arten in einem bestimmten Areal anzutreffen sind. Zumindest die zentralamerikanischen Festlandarten haben häufig gut erkennbare, diagnostische Merkmale und kommen meist in begrenzten Arealen vor. Inwieweit das auch für die karibischen Vertreter gilt, die bis auf wenige, leicht zu erkennende und in einem relativ kleinen Areal vorkommende Ausnahmen wie *B. moaensis* Britton und *B. calophylla* (A.Rich.) Griseb. bisweilen undeutliche Grenzen zueinander aufweisen, bleibt derzeit fraglich. In jedem Fall ist der Merkmalsreichtum in der Karibik deutlich ärmer als auf dem Festland, ein möglicher Hinweis darauf, dass auch die Artenanzahl dort geringer ist.

Für die Artabgrenzung einzelliger Organismen, wie es Kalkige Dinoflagellaten sind, ist die Kultivierung monoklonaler Stämme von großer Bedeutung, anhand derer die phänotypische Variabilität beispielsweise unter verschiedenen Umweltbedingungen untersucht werden kann (Meier et al. 2004). Wie bei *Bourreria* kann auch innerhalb der Kalkigen Dinoflagellaten die phänotypische Variabilität der (Morpho-)Spezies groß sein, wovon anhand der Schwesterarten *Calciodinellum operosum* (meist paratabulierte Zysten, in eher küstennahem Habitat) und *Calciodinellum albatrosianum* (meist glatte Zysten, häufig im offenen Ozean; **Abb. 2**) in **Beitrag 5** berichtet wird. Die Kombination molekularbiologischer und kulturexperimenteller Arbeiten hat gezeigt, dass in beiden Arten die Merkmalszustände Paratabulation ‚abwesend‘ oder ‚vorhanden‘ nicht exklusiv sind. Auch Individuen der Kultur GeoB*160 [*Scrippsiella trochoidea* (F. Stein) A.R.Loeb. var. *aciculifera* Montresor] weisen bezüglich Größe und Form der die Zyste aufbauenden Kristalle erhebliche Unterschiede auf. Solche Merkmale würden in der paläontologischen Systematik zur Abgrenzung auch supraspezifisch taxonomischer Einheiten herangezogen. Schließlich zeigen die Tabulationsmuster der Theka vieler Individuen in Kulturen, die Arten von *Scrippsiella* Balech ex A.R.Loeb.

zugeordnet werden, Besonderheiten, die man normalerweise in anderen Taxa der Dinoflagellaten findet. Dazu gehören beispielsweise das Vorkommen nur einer (anstatt von 2) antapikalen Theka-Platten (typisch für Angehörige der Gonyaulacales) und antapikale Stacheln, die für Arten von *Protoperidinium* Bergh charakteristisch sind. Diese Befunde illustrieren die Schwierigkeiten, die mit der morphologischen Artabgrenzung bei (Kalkigen) Dinoflagellaten einhergehen.

II.3.3 Kryptische Arten

Unter Kryptospezies versteht man morphologisch nicht unterscheidbare, aber reproduktiv voneinander isolierte Fortpflanzungsgemeinschaften. Der umfangreiche Sequenzvergleich der vergangenen Jahre vor allem des ITS-Bereichs hat eine Vielzahl derartiger Entwicklungslinien aus den unterschiedlichsten Taxa ermittelt (Bickford et al. 2007). In den exemplarischen Arbeiten zu dieser Thematik an Kalkigen Dinoflagellaten konnte auf biologisches Material der Kulturensammlung in Bremen (Universität Bremen, Fachbereich Geowissenschaften – Fachrichtung Historische Geologie/Paläontologie, Bibliothekstraße 1, D–28359 Bremen) zurückgegriffen werden (insgesamt etwa 350 Kulturen), das durch eigene Aufsammlungen erweitert wurde (**Beitrag 6**; insgesamt etwa 80 Kulturen). Im PCR-Experiment wurde bei der Untersuchung von Angehörigen Kalkiger Dinoflagellaten immer eine distinkte ITS-Bande ohne Nebenbanden erzeugt. Da die entsprechenden Elektropherogramme überwiegend sauber zu lesen waren und sich die Sequenzen in einem aus der Sekundärstruktur vorgegebenen Rahmenwerk (Gottschling & Plötner 2004) alignieren ließen, ist die Existenz von Paralogen und Pseudogenen, die die phylogenetische Analyse stören würde (Álvarez & Wendel 2003, Feliner & Rosselló 2007), wahrscheinlich von eher untergeordneter Relevanz in diesem Taxon.

Der unter II.3.2 beschriebenen morphologischen Plastizität einzelner Arten Kalkiger Dinoflagellaten steht im Sequenzvergleich der ITS-Moleküle möglicherweise eine größere Anzahl kryptischer Arten gegenüber (**Beitrag 5** und **Beitrag 6**). Dies betrifft vor allem Angehörige der *Scrippsiella trochoidea*-Artengruppe, die untereinander kaum morphologisch-diagnostisch verwertbare Merkmale aufweisen. Eine genaue Untersuchung der spezifischen Umweltansprüche und damit die Umschreibung der ökologischen Nische würden zur Charakterisierung dieser kryptischen Arten in Zukunft beitragen. Zwar ist ohne Kreuzungsexperimente mit klonalen Kulturen nicht zweifelsfrei zu klären, ob die ITS-Sequenzen intraspezifisch variabel sind oder sich tatsächlich zwischen (biologischen) Arten unterscheiden. Die reproduktive Isolation und damit ein Hinweis auf kryptische Arten sind aber aufgrund der zu beobachtenden Diskontinuität spezifischer Sequenzmotive wahrscheinlich. Vor allem die hintere Region des ITS1 mit einer interspezifisch hochdivergenten Helix-Struktur (Gottschling & Plötner 2004) könnte vergleichbar zum Etikettieren mitochondrialer DNS zur (molekularen) Bestimmung von Arten herangezogen werden (engl. *bar-coding*). Auch die Entwicklung (art-)spezifischer Sonden, wie sie in der Typisierung von Papillomviren Verwendung finden (Brule et al. 2002, Brink et al. 2005, Nindl et al. 2007b), könnte einen derartigen Zweck erfüllen.

II.4 Diversitätserfassung

Ein zentrales Anliegen der Biologie ist es, Diversität zu quantifizieren, und die Anzahl der Arten eines supraspezifischen Taxons oder eines bestimmten Areals ist ein dafür häufig verwendetes Kriterium. Die Ermittlung der Artenanzahl vielzelliger Pflanzen am Beispiel von *Bourreria* war ein wichtiges Ziel von **Beitrag 3**. Nach dem Studium von mehr als 6.000 Herbar-Belegen werden aktuell 30 Arten von *Bourreria* unterschieden, so dass etwa 70 typifizierte Taxon-Namen (zuzüglich einer Reihe homotypischer Namen) in die Synonymie verwiesen werden (**Abb. 4**): Die Diversität von *Bourreria* wurde also bislang überschätzt. Die meisten Arten kommen in einem mehr oder

weniger zusammenhängenden Verbreitungsgebiet vor (nur wenige Arten wie *B. mollis* in Zentralamerika und Panama oder einige karibische Vertreter sind disjunkt). Trotz erheblicher intraspezifischer Variabilität kann die Mehrzahl der Arten an klaren, diagnostischen Merkmalen erkannt werden. Die so umrissenen Artabgrenzungen kommen auch in einem neuen Bestimmungsschlüssel zum Ausdruck (**Beitrag 3**).

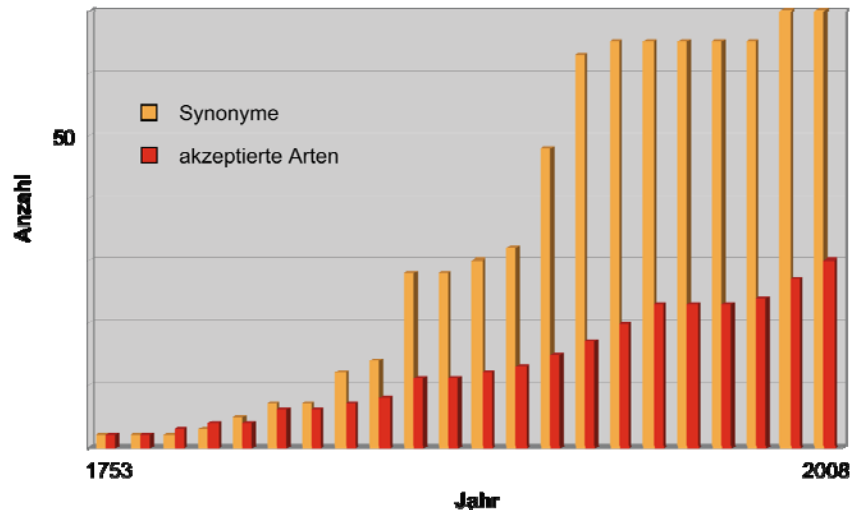


Abbildung 4: Typifizierte Namen von *Bourreria* seit 1753 (additiv), nach akzeptierten Arten (rot) und taxonomischen Synonymen (gelb) differenziert (siehe **Beitrag 3**). Beachte den verstärkten Anstieg der akzeptierten Arten in den letzten Jahren, die Diversitätserfassung erscheint derzeit nicht abgeschlossen.

Das Diversitätszentrum von *Bourreria* liegt mit etwa 15 Arten in Mexiko und nicht wie bislang angenommen in der Karibik, wo man allerdings immer noch von etwa 9 Arten ausgehen kann. Außerdem ist in Costa Rica die Diversität mit 7 Arten ebenfalls groß. Einige Arten sind mehr oder weniger eng endemisch und auf ein kleines Areal beschränkt (beispielsweise *B. moaensis* in Ost-Kuba, *B. grandicalyx* J.S.Mill. & Sirot in Costa Rica). Häufig korreliert dies mit einer Seltenheit der Aufsammlungen einer Art (beispielsweise *B. longiflora* I.M.Johnst. in West-Mexiko, *B. calophylla* in West-Kuba). Im Rahmen der Revision von *Bourreria* (**Beitrag 3**) wurden zwei neue Arten beschrieben: *Bourreria grayumii* Gottschling & J.S.Mill. ist an der Grenze zwischen Nicaragua und Costa Rica verbreitet. Sie ist die einzige Art von *Bourreria*, die vollständig mit der Kronröhre verwachsene Filamente aufweist (Gottschling & Miller 2005). *Bourreria bolivarensis* (**Beitrag 1**) ist südlich des Orinoko-Flusses in Venezuela verbreitet und unterscheidet sich von der ansonsten sehr ähnlichen *B. exsucca* durch eine deutlich kürzere Kronröhre (3 bis 6 mm respektive 15 bis 19 mm).

Die Kenntnis der Diversität von Einzellern ist im Vergleich zu vielen mehrzelligen Organismen, wie es die Gefäßpflanzen sind, gering (Pimm et al. 1995, Mace et al. 2005). So wurde auch der Artenreichtum rezenter kalkiger Dinoflagellaten im Gegensatz zu *Bourreria* bislang unterschätzt. Zum einen ist durch den ITS-Sequenzvergleich die Existenz zahlreicher kryptischer Arten plausibel (vor allem in der *Scrippsiella trochoidea*-Artengruppe), für die bislang keine morphologischen Diagnosemerkmale ermittelt wurden (**Beitrag 5** und **Beitrag 6**; siehe Abschnitt II.3.3). Zum anderen hat eine Reihe vermeintlich ausschließlich fossiler Taxa stratigrafische Reichweiten bis ins Pleistozän (*Bicarinellum* Deflandre, 1947; *Calciperidinium* Versteegh: Versteegh 1993) oder ist als Zysten sogar aus dem rezenten Benthos bekannt (beispielsweise *Follisdinellum* Versteegh, *Praecalcionellum* Keupp & Versteegh: Montresor et al. 1994, 1998; siehe auch Tabelle 1 in **Beitrag 7** und **Abb. 5**). Diese ‚Lebenden Fossilien‘ sind aber bislang selten gesammelt und vor allem zur

detaillierten Untersuchung nicht in Kultur gebracht worden. Daher hat die immer noch unzureichende Systematik Kalkiger Dinoflagellaten eine entscheidende Ursache in der ungenügenden Kenntnis der Diversität rezenter Arten (Gottschling et al. 2008).

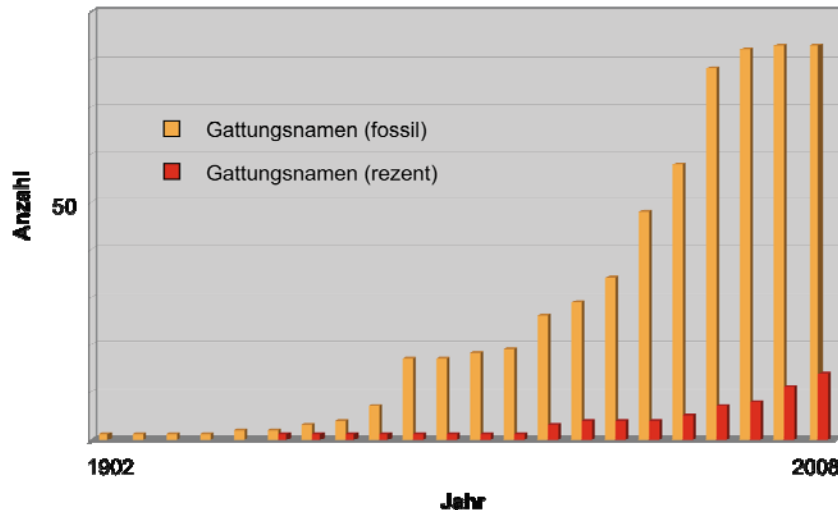


Abbildung 5: Anzahlen paläontologisch respektive neontologisch typifizierter Namen (additiv), die für Kalkige Dinoflagellaten auf Gattungsniveau seit 1902 publiziert wurden (siehe **Beitrag 7**). Die Anzahl paläontologischer Namen stagniert. Beachte aber den verstärkten Anstieg der Namen rezenter Taxa in den letzten Jahren, die Diversitätserfassung erscheint nicht abgeschlossen.

Wie bei vielen anderen Bakterien und Viren auch ist die Diversitätserfassung von PV aufgrund der überwiegenden medizinischen Forschung auf humane Krankheitserreger fokussiert: Mehr als 100 der etwa 145 bislang bekannten PV-Typen (Stand: Juli 2008) stammen vom Menschen (**Abb. 6** und **Abb. 7**). Darüber hinaus kennt man PV von ungefähr 40 weiteren Wirtsarten, wobei wichtige Taxa der Säugetiere wie Proboscidea und Insectivora, aber auch solche der Wirbeltiere wie Krokodile und Amphibien, bislang nicht auf das Vorkommen von PV mittels Sequenzdarstellungen hin untersucht wurden. Letztlich kann die Diversität von PV unter Tieren derzeit kaum geschätzt werden, und ihre Erfassung mag auf einem vergleichbaren Stand sein wie die der organismischen Arten vor Linné.

Die Untersuchung von Proben aus einer eigenen DNS-Bank, die in den vergangenen 2 Jahren in Kooperation mit Zoologischen Gärten und anderen Institutionen aufgebaut wurde, ermittelte in PCR-Experimenten mit degenerierten Primern mehr als 30 PV-Teilsequenzen, die von Cetacea, Carnivora, Insectivora, Xenarthra und einer Reihe weiterer Säugetiertaxa stammen. **Beitrag 10** beschreibt die Methodologie und berichtet von 3 Teilsequenzen bislang unbekannter PV. Außerdem können mit Hilfe der *rolling circle*-Amplifikation (Rector et al. 2004) vollständige PV-Genome effizient amplifiziert werden, um sie anschließend zu klonieren und zu sequenzieren. So sind (in Zusammenarbeit mit E. Schulz, Charité – Universitätsmedizin Berlin, Charitéplatz 1, D-10117 Berlin) nunmehr 10 Genome mukosaler PV von Walen isoliert worden. Eines dieser Viren, PpPV-1 aus einer Penis-Läsion von *Phocoena phocoena* (L., 1758) (Cetacea), wurde bereits sequenziert. Eine phylogenetische Analyse weist es als Angehörigen der monophyletischen α -PV aus (**Abb. 7**).

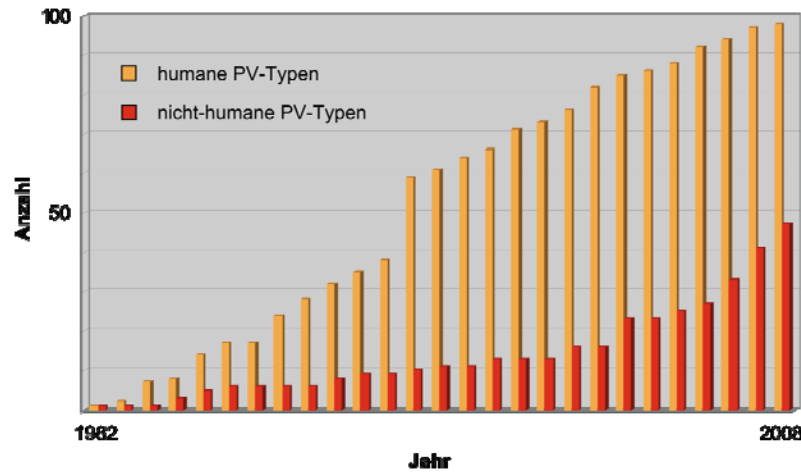


Abbildung 6: Anzahlen vollständig sequenzierter und publizierter PV-Genome seit 1982 (additiv), wobei zwischen humanen und nicht-humanen PV unterschieden wird. Beachte den verstärkten Anstieg nicht-humaner PV-Typen in den letzten Jahren, die Diversitätserfassung vor allem in diesem Bereich erscheint nicht abgeschlossen.

II.5 Stammbäume und Systematik

II.5.1 Papillomviren

Die historisch einmalig abgelaufene Evolution der Organismen und der Prozess der Speziation schafft eine hierarchische Ordnung enkaptisch organisierter Elemente. Die vielfältigen methodischen Ansätze in der Systematik versuchen, diese Ordnung anhand der Eigenschaften von Organismen zu rekonstruieren (Sudhaus 2007). In diesem Zusammenhang ist die Methode der phylogenetischen Systematik nach Willi Hennig (1913–1976) besonders hervorzuheben (Hennig 1950, 1966), die auch vielen modernen, rechnergestützten Verfahren zugrunde liegt. Stammbäume als grundlegende Werkzeuge der Evolutionsbiologie visualisieren Verwandtschaftshypothesen und ermöglichen, die Diversifizierung der Organismen zu interpretieren und zu diskutieren. Ein auf den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen basierendes System des Lebendigen hat einen hohen Erklärungswert und lässt generalisierende Aussagen über die Veränderung von Arten in Raum und Zeit zu. Erstaunlicherweise hat sich die Bedeutung eines solchen allgemeinen Bezugssystems zum Speichern und Verwenden von Information gerade auch in der medizinischen Forschung bislang nicht allgemein durchgesetzt (MacCallum 2007). Die meisten Krankheitserreger und Parasiten des Menschen haben nächste Verwandte, die Tiere infizieren oder befallen (Mahy & Brown 2000, Wolfe et al. 2007), doch sind diesbezügliche, moderne Analysen immer noch selten (Nunn 2004, Ricklefs et al. 2004). So wurde das Vorkommen von PV bei Menschen ausschließlich als ‚altes Primaten-Erbe‘ aufgrund von Ko-Divergenz erklärt (Van Ranst et al. 1995, Antonsson & Hansson 2002, Bernard et al. 2006), obwohl es topologische Ungereimtheiten zwischen den Stammbäumen der Viren und ihrer Wirte gibt.

In **Beitrag 8** und **Beitrag 9** wurden die bis dahin bekannten PV-Typen umfangreichen phylogenetischen Analysen unterzogen. Sie hatten das Ziel, die komplexen evolutionären Prozesse zu entschlüsseln, die der viralen Diversifizierung zugrunde liegen. **Beitrag 8** fokussiert auf β -PV, deren Wirte bislang ausschließlich Primaten umfassen. β -PV gliedern sich in 4 gut gestützt monophyletische Einheiten, wobei die Topologie der molekularen Stammbäume die Hypothese einer allgemeinen Ko-Divergenz widerlegt: Weder bilden HPV eine monophyletische Gruppe, noch weisen nicht-humane PV eine paraphyletische Struktur auf, die gefordert werden müsste, wenn

strikte Ko-Divergenz zwischen PV und ihren Wirten stattgefunden hätte. Vielmehr nehmen HPV mehrere Positionen im Stammbaum ein und haben unterschiedlich(st)e nahe Verwandte unter nicht-humanen PV. Eine Erklärung für diese Topologie ist die gelegentliche Aufhebung der strikten Wirtsspezifität von PV und die Infektionen über Artgrenzen hinweg. Derartige Zoonosen gelten bislang als unbedeutend für PV, obwohl sie dokumentiert sind [beispielsweise BPV auf *Equus caballus* L., 1758: Chambers et al. 2003, RhPV auf *Macaca fascicularis* (Raffles, 1821): Wood et al. 2007].

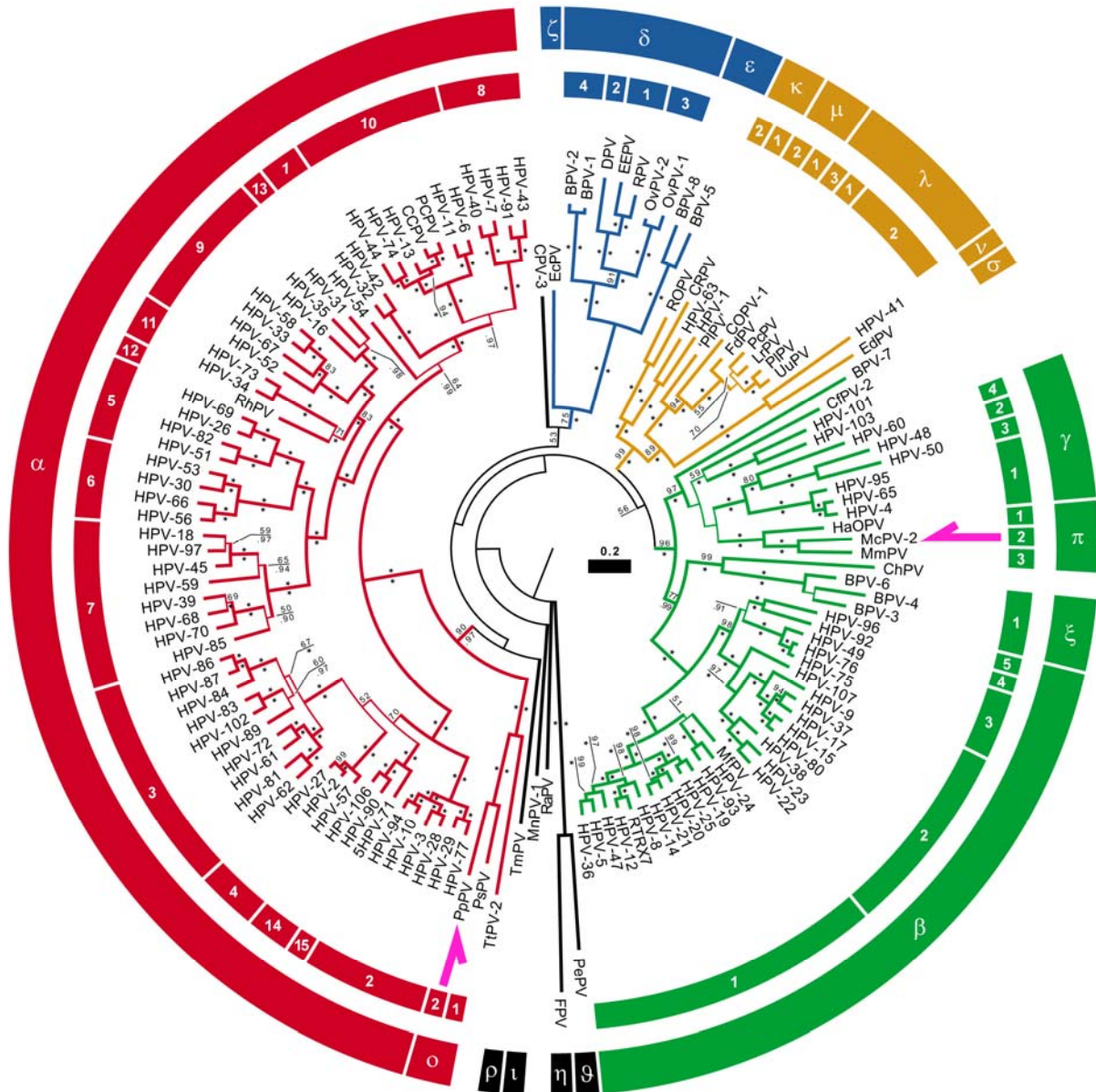


Abbildung 7. RAxML-Baum (Stamatakis 2006) aller 139 vollständig sequenzierter PV-Typen (kombinierte E1–E2–L1 Aminosäure-Sequenzanalyse; Gottschling, Stamatakis et al., unpubl.).

Traditionelle PV-Gruppierungen (de Villiers et al. 2004) sind mit griechischen Buchstaben versehen. PV-Supertaxa sind rot ($\alpha+o$), grün ($\beta+\gamma+\pi+\xi$), blau ($\delta+\varepsilon+\zeta$) und ocker ($\kappa+\lambda+\mu+\nu+\sigma$) hervorgehoben. Die Zahlen über den Ästen sind Bootstrap-Unterstützungswerte aus der ML-Analyse (1.000 Replikate, oben) und Bayesianische Wahrscheinlichkeitswerte (unten; Sterne zeigen maximale Unterstützung an). Die evolutionäre Lesrichtung ist durch die beiden PV von Vögeln (FPV, PePV) vorgegeben. Die phylogenetischen Positionen zweier PV, McPV-2 und PpPV-1, die in unserem Labor beziehungsweise dem einer kooperierenden Arbeitsgruppe (F. Rösl, Deutsches Krebsforschungszentrum, Im Neuenheimer Feld 242, D–69120 Heidelberg) sequenziert wurden, sind mit magentafarbenen Pfeilen hervorgehoben.

In **Beitrag 9** wurden Sequenzdaten der 4 Hauptgene zur Rekonstruktion der Phylogenie einer systematisch repräsentativen Auswahl aller bislang bekannten PV verwendet. Sie umfassen etwa 75% des Gesamtgenoms und mehr als 1.200 Parsimonie-informative Positionen in der Alignierung. Optimale Substitutionsmodelle wurden ermittelt und das L2-Gen als besonders anfällig für Störungen bei der bioinformatischen Verrechnung der Sequenzdaten identifiziert. In einer weiterführenden, bislang nicht publizierten Analyse wurden nicht nur eine repräsentative Stichprobe, sondern alle bekannten PV-Typen untersucht (**Abb. 7**). Kombinierte Analysen der Gene E1–E2–L1 liefern hervorragend gestützte Stammbäume, und PV gliedern sich in 4 diverse Taxa auf hohem systematischem Niveau: $\alpha+o$ -PV (bekannt von Primaten und Walen), $\beta+\gamma+\pi+\xi$ -PV (bekannt von Nagern, Paarhufern, Primaten und Raubtieren), $\delta+\varepsilon+\zeta$ -PV (bekannt von Paar- und Unpaarhufern) und $\kappa+\lambda+\mu+\nu+\sigma$ -PV (bekannt von Hasenartigen, Nagern, Primaten und Raubtieren).

Es ist nun möglich, alle bekannten PV bis auf die beiden PV von Vögeln, CPV-3, MnPV-1, RaPV und TmPV einem der 4 ‚Supertaxa‘ zuzuordnen (das entspricht etwa 96%). Angesichts einer formalen Liste von etwa 15 gleichrangigen Taxa (de Villiers et al. 2004) war das ein großer Fortschritt, der die Grundlage für eine verbesserte PV-Systematik sein kann. Aus evolutionärer Sicht führt die Sequenzanalyse zu einem komplexen Szenario für PV, deren Diversifizierung nicht durch Ko-Divergenz mit den Wirten allein vorangetrieben wird. Die molekularen Bäume bilden die Grundlage für die Vermutung, dass adaptive Radiationen durch Bildung neuer ökologischer Nischen (innerhalb einer Wirtsart) und Rekombinationen (innerhalb einer Wirtszelle) stattgefunden haben (**Beitrag 9**). Heterogene Gruppierungen nah verwandter PV beispielsweise von Mensch, Hamster, Hund und Rind im Taxon $\beta+\gamma+\pi+\xi$ -PV legen zudem die Annahme mehrfacher Zoonose-Ereignisse nahe.

II.5.2 Thoracosphaeraceae

Trotz des Potenzials für die Rekonstruktion früherer Umweltbedingungen (Vink et al. 2001, Esper et al. 2004, Zonneveld et al. 2005) ist die Systematik Kalkiger Dinoflagellaten aus einer Reihe von Gründen derzeit unbefriedigend, die in **Beitrag 7** (*Agenda Calcareous Dinoflagellates*) erörtert werden. **Beitrag 4** und Kremp et al. (2005) versuchen die Frage nach der Monophylie Kalkiger Dinoflagellaten durch die Untersuchung molekularer Sequenzdaten ribosomaler Gene und den zwischen ihnen liegenden ITS-Bereichen zu beantworten. Die Entwicklung eines Sekundärstruktur-Modells der ITS-Moleküle (Gottschling & Plötner 2004) war dabei erheblich bei der Alignierung und Analyse der Sequenzen behilflich. Die ermittelten molekularen Bäume (siehe auch **Abb. 8**) unterstützen die Hypothese nicht, dass es sich bei den Calciodinelloideae und den Thoracosphaerales um unabhängige Entwicklungslinien handelt. Vielmehr bilden die ihnen zugeordneten Arten eine monophyletische Gruppe, die allerdings auch einige (als sekundär interpretierte) nicht-verkalkte Formen wie Arten von *Enciculifera* und *Pentapharsodinium* Indel. & A.R.Loeb. einschließt. Auf diese Weise erfährt die Homologie-Hypothese bezüglich der Bildung kalkiger Strukturen bei Dinoflagellaten und der abgeleitete Charakter dieses Merkmals Unterstützung (Wall & Dale 1968, Keupp 1991, Janofske 1992). In **Beitrag 7** wird daraus der Schluss gezogen, alle Angehörigen der Calciodinelloideae und Thoracosphaerales (einschließlich ihrer nahen, nicht-verkalkten Verwandten) in einem monophyletischen Taxon zu vereinen. Der älteste, verfügbare Name für dieses Taxon ist Thoracosphaeraceae. Ein erstaunlicher Befund des Sequenzvergleichs ist die mögliche Zugehörigkeit der toxischen (‚Killer-Alge‘) *Pfiesteria* Steid. & J.M.Burkh. zu den Thoracosphaeraceae. Dies wird auch durch neuere Analysen bestätigt, die umfangreichere Sequenzdaten (teilweise auch von mitochondrialen Genen), allerdings in einer geringeren Stichprobe untersuchen (Zhang et al. 2007; **Abb. 8**).

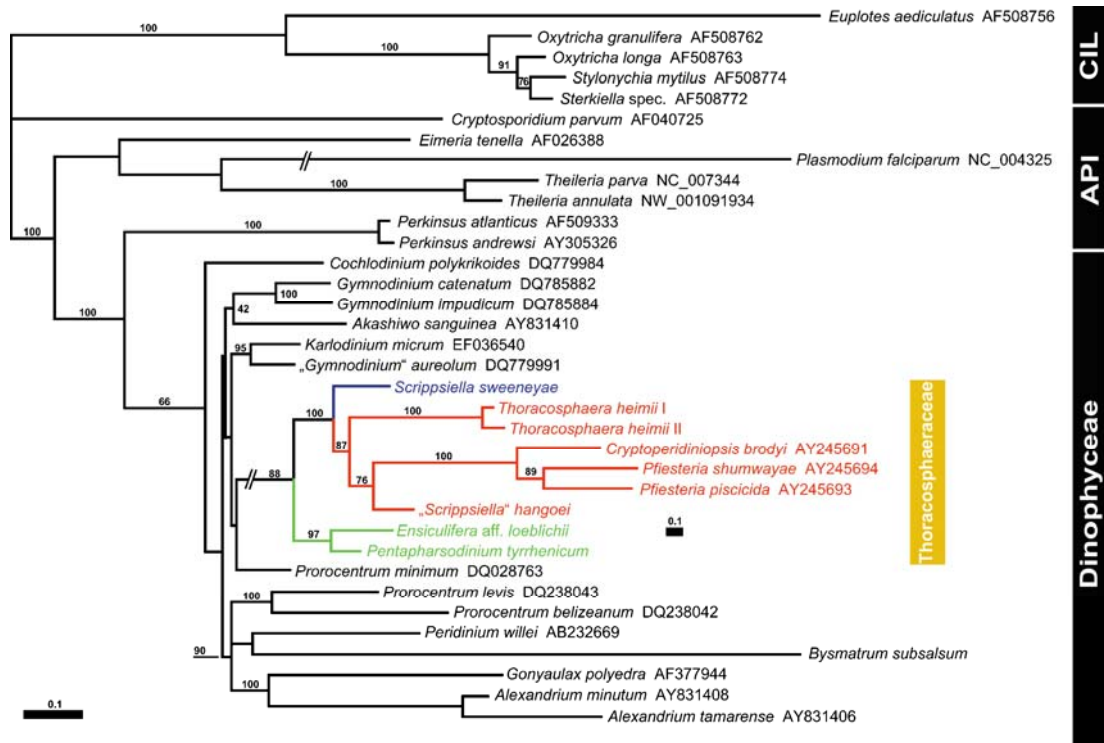


Abbildung 8: RAxML-Baum (Stamatakis 2006, Stamatakis et al. 2008) der Alveolata (Gottschling et al., unpubl.; Abkürzungen: API, Apicomplexa; CIL, Ciliata). Nicht-verlässlich alignierbare Bereiche ribosomaler Sequenzen (18S, ITS, 5.8S, D1-D3 der 28S rRNS) wurden mit GBlocks (Castresana 2002) entfernt (verbleibende Parsimonie-informative Positionen: 1.446). Sequenzen von Taxa ohne GeneBank-Akzessionsnummer sind im eigenen Labor gewonnen worden. Die Zahlen an den Ästen sind Bootstrap-Unterstützungswerte (ML Kriterium, 1.000 Replikate). Beachte die Monophylie der Thoracosphaeraceae (88 ML Bootstrap-Unterstützungswert), die 3 Artengruppen (**Beitrag 4**) sind farblich hervorgehoben (grün: E/Pe, rot: T/Pf, blau: *Scrippsiella sensu lato*). Beachte außerdem die Tatsache, dass *Bysmatrum subsalsum* (Ostenf.) M.A.Faust & Steid. [= *Scrippsiella subsalsa* (Ostenf.) Steid. & Balech] nicht zu den Thoracosphaeraceae gehört (**Beitrag 7**).

Auf der Grundlage des ribosomalen Sequenzvergleichs gliedern sich die Thoracosphaeraceae in 3 Artengruppen (**Beitrag 4, Abb. 8**), namentlich das E/Pe-Taxon (für Arten von *Ensiculifera* und *Pentapharsodinium*), das T/Pf-Taxon (einschließlich Arten von *Thoracosphaera* Kamptner und *Pfiesteria*) und *Scrippsiella sensu lato* (einschließlich Zysten-Taxa wie *Calciodinellum* Deflandre, 1947 und *Pernambugia* Janofske & Karwath). Morphologische Ansätze zum Systematisieren kalkiger Dinoflagellaten erfahren durch die molekularen Bäume teilweise Bestätigung. So finden sich (soweit bekannt) Arten mit einer apikalen Archäopyle (Keupp & Versteegh 1989, Streng et al., 2004) in den Artengruppen E/Pe und T/Pf, während größere, so genannte kombinierte Archäopylen ausschließlich bei Angehörigen von *Scrippsiella sensu lato* vorkommen. Das paläontologisch bedeutsame System, das die Orientierung der kristallografischen c-Achse der die Zystenwand aufbauenden Kristalle verwendet, kann derzeit allerdings kaum anhand molekularer Stammbäume geprüft werden, da diesbezügliche Daten für die überwiegende Mehrzahl der rezenten Arten schlichtweg fehlen (**Beitrag 7**).

II.5.3 *Bourreria*

Die Verwandtschafts-Hypothesen zu den Arten von *Bourreria* wurden aufgrund der morphologischen Untersuchungen in **Beitrag 1** und **Beitrag 3** entwickelt. Die 30 Arten gliedern sich in möglicherweise 5 Artengruppen um die wichtigen und jeweils am frühesten beschriebenen Arten *B.*

baccata, *B. exsucca*, *B. huanita* (Lex.) Hemsl., *B. microphylla* Griseb. und *B. spathulata* (Miers) Hemsl. Aus evolutionärer Sicht lassen sich viele Merkmale einzelner Arten aus einer Merkmalskombination ableiten, wie sie heute die Typus-Art von *Bourreria* aufweist, nämlich *B. baccata* (**Abb. 1**). Sie mag der Stammart von *Bourreria* recht ähnlich sehen, da viele ihrer Merkmale auch bei Vertretern der Außengruppe (*Ehretia* und andere Vertreter der Ehretiaceae) zu finden sind. Es kann angenommen werden, dass sich die anderen 4 Artengruppen aus dieser mutmaßlich paraphyletischen *B. baccata*-Artengruppe (10 Arten) ableiteten.

Das ungewöhnlichste Merkmal innerhalb von *Bourreria* sind sicherlich die charakteristischen Spaltfrüchte der *B. exsucca*-Artengruppe von 5 Arten aus Zentral- und Südamerika. Ein vergleichbares, so genanntes Schizokarp (Spaltfrucht) tritt innerhalb der gesamten Boraginales kein zweites Mal auf und spricht für die Monophylie des entsprechenden Taxons (**Beitrag 1**; Gottschling 2004). Es wurde von Miers (1870) als *Crematomia* Miers aus *Bourreria* ausgegliedert, ohne dabei den Verlust der Monophylie der verbleibenden Artengruppe zu berücksichtigen. Ein weiterer Verwandtschaftskreis um *B. huanita* (etwa 6 Arten) zeichnet sich durch das Vorhandensein einer dicht behaarten Kelch-Innenseite aus, die als Apomorphie dieser Artengruppe diskutiert wird. Außerdem scheinen 4 Arten um *B. microphylla* aus Kuba und Hispaniola nah miteinander verwandt zu sein, die sich durch einen einmalig kurzen, ungeteilten Griffel auszeichnen (nur etwa 3 mm lang). Eine vermutlich parallele Entwicklung zur Kleinblättrigkeit hat es auf dem Festland gegeben, und die *B. spathulata*-Artengruppe umfasst 5 Arten.

Innerhalb der Ehretiaceae kommen nur innerhalb von *Bourreria* Vertreter mit großen Blüten vor (10 Arten mit Kronsaum-Durchmessern von über 2 cm), sie sind jedoch vermutlich aus mehrfach unabhängigen Entwicklungen hervor gegangen (Miller & Sirot 1997). So gibt es in der *B. exsucca*-Artengruppe mit der charakteristischen Spaltfrucht sowohl normal- als auch großblütige Vertreter (3 Arten). Durch den Außengruppen-Vergleich (Mehrzahl der *Bourreria*-Arten, *Hilsenbergia*, *Ehretia* und andere Vertreter der Ehretiaceae) ist es wahrscheinlich, dass sich die großblütigen Vertreter innerhalb der *B. exsucca*-Artengruppe und unabhängig von anderen solchen Arten von *Bourreria* entwickelt haben. Ob die restlichen Arten mit großen Blüten (alle Angehörigen der *B. huanita*-Artengruppe, die mutmaßlichen Schwesterarten *B. costaricensis* und *B. grandicalyx*, sowie *B. moanensis*) näher miteinander verwandt sind, kann derzeit nicht sicher beantwortet werden. Die Frage, aufgrund welcher Dispositionen ausgerechnet bei *Bourreria* die Großblütigkeit mindestens zweimal unabhängig entstanden sein mag (möglicherweise in einer gemeinsamen Evolution mit besonderen Bestäubern), muss in zukünftigen Studien beantwortet werden.

II.6 Ausblick

Diese Rahmenschrift versucht, die Bedeutung eines kombinatorischen Ansatzes aus Morphologie, Molekularbiologie und Nomenklatur für die Systematik im Allgemeinen und am Beispiel dreier unterschiedlicher Taxa herauszuarbeiten. Die mit der Diversitätserfassung verbundenen Herausforderungen können in dieser Arbeit nicht abschließend bewältigt werden, und die hier vorgestellten Ergebnisse sind somit die Grundlage für weiterführende Forschung. Artabgrenzungen sind (wie allgemein die Monophylie eines Taxons) immer Hypothesen, die anhand unterschiedlicher methodischer Ansätze geprüft werden können. Die morphologischen Umschreibungen von aktuell 30 *Bourreria*-Arten fordern Folgeuntersuchungen regelrecht heraus, beispielsweise in der Anwendung höher auflösender molekularer Marker und natürlich ökologischer Untersuchungen. Besonders dringlich erscheint zu prüfen, ob sich der Artstatus disjunkter Populationen (beispielsweise *B. mollis* in Zentralamerika und Costa Rica) bestätigt, oder mehrere Arten unterschieden werden müssen. Die taxonomische Aufbereitung der karibischen Vertreter von *Bourreria* bleibt unbefriedigend. Vor

allen die Arten auf Kuba und Hispaniola sind morphologisch bis auf wenige Ausnahmen (*B. calophylla*, *B. moaensis*) in bestimmten Regionen nicht eindeutig voneinander abgrenzbar. Merkmale wie ein mehr oder weniger stark ausgeprägtes Indument [Differentialmerkmal der teilweise sympatrischen Arten *B. virgata* (Sw.) G.Don und *B. baccata*] sind möglicherweise eher Ausdruck von Modifikation als tatsächlich genetisch fixiert. Hier könnten molekularbiologische Ansätze, aber auch Anzuchten unter verschiedenen Umweltbedingungen im Gewächshaus, erheblich zu einer Klärung hinsichtlich der exakten Artenanzahl von *Bourreria* in der Karibik beitragen.

Während nomenklatorische Probleme bei *Bourreria* als weitestgehend gelöst angesehen werden können, besteht nach wie vor immenser Bedarf in der Klärung der Nomenklatur bei Thoracosphaeraceae. Es sind vor allem die 300 Artnamen, die einer Überprüfung auf valide Publikation unter dem jeweiligen Code unterzogen werden müssen, wie es für die Gattungsnamen bereits vorgenommen wurde. Ferner besteht der Verdacht, dass für eine Reihe von Arten Typus-Material (vor allem vieler älterer Artbeschreibungen) verloren ging, so dass derzeit kaum abgeschätzt werden kann, wie viel Aktivität bezüglich der Typifizierung von Namen in Zukunft notwendig sein wird. Die nunmehr akzeptierte Zusammenführung von Calciodinelloideae und Thoracosphaerales unter dem taxonomischen Namen Thoracosphaeraceae war ein entscheidender Schritt zur Revision dieser Organsimengruppe. Die präzise phylogenetische Position innerhalb der Dinoflagellaten ist aber nach wie vor ungeklärt, da der Vergleich ribosomaler Sequenzen bislang eine unbefriedigende Auflösung vor allem der basalen Knoten im Stammbaum erbracht hat. Es bleibt zu hoffen, dass die phylogenetischen Schlussfolgerungen durch den Einsatz alternativer (nicht-ribosomaler) Marker des Kerns oder der Mitochondrien in Zukunft substantiiert werden können.

Die vermutlich größte Herausforderung für die Diversitätserfassung besteht insofern weiter fort, als dass zahlreiche Arten noch nicht beschrieben oder ausreichend untersucht wurden. So gibt es bei Kalkigen Dinoflagellaten Hinweise auf eine Reihe ‚Lebender Fossilien‘, möglicherweise vor allem in Schelf-Regionen mit verhältnismäßig schnell wechselnden Küstenlinien. Im Interesse einer verbesserten Systematik der Thoracosphaeraceae müssen gerade diese Arten in Kultur gebracht und untersucht werden. Insbesondere defizitär ist aber die Kenntnis über die Diversität von Viren, wie es die PV sind. Unter der Annahme, dass jede der 4.500 Säugetierarten und 10.000 Vogelarten von einer Vielzahl spezifischer PV-Typen infiziert wird, kennt man derzeit weniger als 1‰ der tatsächlichen Diversität dieser Viren. Die Bedeutung beispielsweise von Zoonosen für die PV-Evolution und ein damit verbundenes, potentiell Krankheitsrisiko (dokumentiert in Schlagworten wie *emerging infectious diseases*) kann nicht eingeschätzt werden, so lange die Diversität nicht-humaner PV weitestgehend unbekannt ist. Ferner wurden die viralen Eigenschaften bislang nur von wenigen Typen detailliert untersucht; von den meisten Viren kennt man zurzeit nicht mehr als die Basenabfolge ihres Genoms. Verlässliche Aussagen über die Evolution und damit ein konsistentes phylogenetisches System dieser Viren sind mit einer derartigen Stichprobe kaum zu erhalten.

III Kurzfassung

Die Anzahl biologischer Arten und klonal vermehrter Krankheitserreger (beispielsweise Bakterien und Viren), kann derzeit nicht verlässlich ermittelt werden. Die Diversitätserfassung ist in den letzten Jahren für einzelne Organismengruppen unterschiedlich weit vorangeschritten. Gemeinsamkeiten und Unterschiede bei der Erfassung der Diversität und der Entwicklung einer konsistenten Systematik werden in dieser Rahmenschrift für ausgewählte Blütenpflanzen (*Bourreria*, Boraginales), Kalkige Dinoflagellaten (Thoracosphaeraceae, Dinophyta) und Papillomviren (Papillomaviridae: PV) herausgearbeitet. Ursachen taxonomischer Verwirrung sind unter anderem das Fehlen verbindlicher Regeln bei der Namensvergabe (bei PV), die ungenügende Beachtung der

Regelwerke nomenklaturischer Codices (vor allem bei kalkigen Dinoflagellaten, deren Vertreter nach ICBN und ICZN gleichermaßen beschrieben wurden) und im Fall von *Bourreria* eine Verkettung historischer Begebenheiten.

Die Diversität von *Bourreria* wurde aufgrund der Überbewertung intraspezifisch variabler Merkmale zunächst überschätzt. Nach einer umfassenden Revision stehen den etwa 100 typifizierten Namen für Arten und Varietäten nunmehr 30 akzeptierte Arten von *Bourreria* gegenüber. Die Arten *B. bolivarensis* aus Südamerika und *B. grayumii* aus Mittelamerika sind im Rahmen der Revision neu beschrieben worden. Eine Reihe weiterer Namen musste epi-, lecto- oder neotypifiziert werden, um taxonomisch korrekt verwendet werden zu können. Die 30 Arten von *Bourreria* gliedern sich möglicherweise in 5 Artengruppen um die wichtigen und jeweils am frühesten beschriebenen Arten *B. baccata*, *B. exsucca*, *B. huanita*, *B. microphylla* und *B. spathulata*.

Die Diversität rezenter kalkiger Dinoflagellaten wurde bislang unterschätzt. Zum einen hat man aufgrund des Sequenzvergleichs ribosomaler ITS-Moleküle Hinweise auf morphologisch nicht unterscheidbare, aber reproduktiv isolierte (so genannte kryptische) Arten. Darüber hinaus kennt man eine Reihe auf Fossilien typifizierte Taxa, die stratigrafische Reichweiten bis ins Pleistozän haben oder als Zysten sogar aus dem rezenten Benthos bekannt sind; sie sind für moderne morphologische und molekulare Analysen noch nicht in Kultur gebracht wurden. Die beiden Taxa Calciodinelloideae und Thoracosphaerales wurden unter dem einen taxonomischen Namen Thoracophaeaceae vereinigt. Es gliedert sich nach phylogenetischen Sequenzanalysen in 3 Artengruppen, die nur teilweise mit traditionellen neontologischen und paläontologischen Ansätzen des Systematisierens korrespondieren.

Es ist derzeit nicht abzuschätzen, wie groß die Diversität von PV ist. Ob tatsächlich jede Landwirbeltierart mit mehr als 100 spezifischen PV-Typen infiziert ist, wie es vom Menschen bekannt ist, muss noch erforscht werden. Aufgrund phylogenetischer Analysen von Aminosäure-Sequenzen lassen sich 4 diverse Taxa von PV auf hohem systematischem Niveau unterscheiden, deren Angehörige jeweils ein breites Spektrum an Wirten infizieren. Diese Auflösung kann in Zukunft einen Beitrag für eine verbesserte Systematik dieser bedeutenden Krankheitserreger leisten. Die Rekonstruktion ihrer Stammesgeschichte legt die Vermutung nahe, dass die Diversifizierung von PV durch vielfältige evolutionäre Prozesse entstanden ist. Diese sind Ko-Divergenz mit den Wirten, Zoonosen, adaptive Radiationen (auf einem Wirt) und Rekombinationen (innerhalb einer Wirtszelle).

Der Stand der Diversitätserfassung ist auch aufgrund der methodischen Herangehensweisen in den 3 untersuchten Gruppen unterschiedlich. Während mehrzellige, terrestrische Organismen wie es die meisten Blütenpflanzen sind, seit über 250 Jahren anhand ihrer Morphologie systematisiert werden, können kleinere Lebensformen erst seit der Entwicklung verbesserter Mikroskopiertechniken detailliert untersucht werden. Schließlich hat der Einsatz molekularer Analysemethoden und die statistische Analyse von Sequenzdaten zu einer erweiterten Betrachtung über die Diversität von Organismen beigetragen. Im Besonderen gilt dies für klonal vermehrte Lebensformen. Verlässliche Zahlen über den Artenreichtum von Taxa und den in spezifischen Arealen lassen sich für die Biologische Systematik nur in der Untersuchung des Einzelfalls ermitteln.

IV Literatur

- Al-Shehbaz IA (1991) The genera of Boraginaceae in the Southeastern United States. *J Arnold Arbor Suppl Ser 1*: 1–64.
- Álvarez I & Wendel JF (2003) Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molec Phylogenet Evol* **29**: 417–34.
- Antonsson A & Hansson BG (2002) Healthy skin of many animal species harbors papillomaviruses which are closely related to their human counterparts. *J Virol* **76**: 12537–42.
- Bamford DH, Grimes JM & Stuart DI (2005) What does structure tell us about virus evolution? *Curr Opin Struc Biol* **15**: 655–63.
- Below R (1987) Evolution und Systematik von Dinoflagellaten-Zysten aus der Ordnung Peridiniales. I. Allgemeine Grundlagen und Subfamilie Rhaetogonyaulacoideae (Familie Peridiniaceae). *Palaeontographica, Abt B, Paläophytol* **205**: 1–164.
- Bernard H-U (2005) The clinical importance of the nomenclature, evolution and taxonomy of human papillomaviruses. *J Clin Virol* **32**: 1–6.
- Bernard H-U, CallejaMacias IE & Dunn ST (2006) Genome variation of human papillomavirus types: Phylogenetic and medical implications. *Int J Cancer* **118**: 1071–6.
- Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, Ingram KK & Das I (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol Evol* **22**: 148–55.
- Brandt A, Gooday AJ, Brandao SN, Brix S, Brökeland W, Cedhagen T, Choudhury M, Cornelius N, Danis B, De Mesel I, Diaz RJ, Gillan DC, Ebbe B, Howe JA, Janussen D, Kaiser S, Linse K, Malyutina M, Pawlowski J, Raupach M & Vanreusel A (2007) First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern Ocean deep sea. *Nature* **447**: 307–11.
- Bravo IG, Crusius K & Alonso Á (2005) The E5 protein of the human papillomavirus type 16 modulates composition and dynamics of membrane lipids in keratinocytes. *Arch Virol* **150**: 231–46.
- Breitbart M & Rohwer F (2005) Here a virus, there a virus, everywhere the same virus? *Trends Microbiol* **13**: 278–84.
- Bremer B, Bremer K, Heidari N, Erixon P, Olmstead RG, Anderberg AA, Källersjö M & Barkhordarian E (2002) Phylogenetics of asterids based on 3 coding and 3 non-coding chloroplast DNA markers and the utility of non-coding DNA at higher taxonomic levels. *Molec Phylogenet Evol* **24**: 274–301.
- Brink AATP, Lloveras B, Nindl I, Heideman D, Kramer D, Pol R, Fuente M, Meijer CJLM & Snijders PJF (2005) Development of a general primer PCR and reverse line blotting system for the detection of beta and gamma cutaneous human papillomaviruses (BGC-PCR). *J Clin Microbiol* **43**: 5581–7.
- Browne P (1756) *The Civil and Natural History of Jamaica*. London: Gray's-Inn.
- Brule AJCvd, Pol R, Fransen-Daalmeijer N, Schouls LM, Meijer CJLM & Snijders PJF (2002) GP5+/6+ PCR followed by reverse line blot analysis enables rapid and high-throughput identification of human papillomavirus genotypes. *J Clin Microbiol* **40**: 779–87.
- Castresana J (2002) *Gblocks. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis, Version 0.91b*. Barcelona: Institute of Molecular Biology.

- Chambers G, Ellsmore VA, O'Brien PM, Reid SWJ, Love S, Campo MS & Nasir L (2003) Association of bovine papillomavirus with the equine sarcoid. *J Gen Virol* **84**: 1055–62.
- Chan S-Y, Delius H, Halpern AL & Bernard H-U (1995) Analysis of genomic sequences of 95 papillomavirus types: Uniting typing, phylogeny, and taxonomy. *J Virol* **69**: 3074–83.
- Daugbjerg N, Hansen G, Larsen J & Moestrup Ø (2000) Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia* **39**: 302–17.
- de Villiers E-M, Fauquet C, Broker TR, Bernard H-U & zur Hausen H (2004) Classification of papillomaviruses. *Virology* **324**: 17–27.
- Delwiche CF (1999) Tracing the thread of plastid diversity through the tapestry of life. *Amer Naturalist* **154**: S164–77.
- Diane N, Hilger HH & Gottschling M (2002) Transfer cells in the seeds of Boraginales. *Bot J Linn Soc* **140**: 155–64.
- Dobson A, Lafferty KD, Kuris AM, Hechinger RF & Jetz W (2008) Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *Proc Natl Acad Sci USA* **105**: 11482–9.
- Doorbar J (2005) The papillomavirus life cycle. *J Clin Virol* **32**: 7–15.
- Doorbar J & Raj K (2007) Biology of papillomavirus replication in infected epithelium. *Future Virol* **2**: 573–86.
- Elbrächter M (2003) Dinophyte reproduction: Progress and conflicts. *J Phycol* **39**: 629–32.
- Esper O, Versteegh GJM, Zonneveld KAF & Willems H (2004) A palynological reconstruction of the Agulhas Retroflection (South Atlantic Ocean) during the Late Quaternary. *Global Planet Change* **41**: 31–62.
- Farr ER, Leussink JA & Stafleu FA (1979) Index nominum genericorum (plantarum). *Regnum Veg* **100–102**: 1–1896.
- Feliner GN & Rosselló JA (2007) Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants. *Molec Phylogenet Evol* **44**: 911–9.
- Fensome RA, Saldarriaga JF & Taylor FJRM (1999) Dinoflagellate phylogeny revisited: Reconciling morphological and molecular based phylogenies. *Grana* **38**: 66–80.
- Fensome RA, Taylor FJR, Norris G, Sarjeant WAS, Wharton DI & Williams GL (1993) A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology, Spec Publ Numb* **7**: 1–245.
- Fensome RA & Williams GL (2004) *The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates: 2004 Edition*. College Park, TX: American Association of Stratigraphic Palynologists.
- Gissmann L & zur Hausen H (1980) Partial characterization of viral DNA from human genital warts (Condylomata acuminata). *Int J Cancer* **25**: 605–9.
- Gottschling M (2003) *Phylogenetic analysis of selected Boraginales*. Berlin: Freie Universität Berlin (PhD thesis).
- Gottschling M (2004) Floral ontogeny in *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales). *Flora* **199**: 409–23.
- Gottschling M & Hilger HH (2001) Phylogenetic analysis and character evolution of *Ehretia* and *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales) and their allies based on ITS1 sequences. *Bot Jahrb Syst* **123**: 249–68.
- Gottschling M & Miller JS (2005) A new species of *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales) from Costa Rica. *Novon* **15**: 425–8.

- Gottschling M & Plötnner J (2004) Secondary structure models of the nuclear internal transcribed spacer regions and 5.8S rRNA in Calciodinelloideae (Peridiniaceae) and other dinoflagellates. *Nucleic Acids Res* **32**: 307–15.
- Gottschling M, Renner SS, Meier KJS, Willems H & Keupp H (2008) Timing deep divergence events in calcareous dinoflagellates. *J Phycol* **44**: 429–38.
- Grassle JF (1989) Species-diversity in deep-sea communities. *Trends Ecol Evol* **4**: 12–5.
- Gürke M (1893) Borruginaceae. In *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (pp. 71–131), Engler A & Prantl K (eds). Leipzig: Engelmann.
- Hennig W (1950) *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag.
- Hennig W (1966) *Phylogenetic systematics*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Hildebrand-Habel T & Streng M (2003) Calcareous dinoflagellate associations and Maastrichtian-Tertiary climatic change in a high-latitude core (ODP Hole 689B, Maud Rise, Weddell Sea). *Palaeogeogr Paleoclimatol Palaeoecol* **197**: 293–321.
- Hilu KW, Borsch T, Muller K, Soltis DE, Soltis PS, Savolainen V, Chase MW, Powell MP, Alice LA, Evans R, Sauquet H, Neinhuis C, Slotta TAB, Rohwer JG, Campbell CS & Chatrou LW (2003) Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *Amer J Bot* **90**: 1758–76.
- Howard RA (1988) *Charles Wright in Cuba, 1856–1867*. Alexandria, VA: Chadwyck-Healey.
- Jacquin NJ (1763) *Selectarum stirpium americanarum historia in qua ad Linnæanum systema determinatæ*. Wien: Krausiana.
- Janofske D (1992) Kalkiges Nannoplankton, insbesondere Kalkige Dinoflagellaten-Zysten der alpinen Ober-Trias: Taxonomie, Biostratigraphie und Bedeutung für die Phylogenie der Peridiniales. *Berlin Geowiss Abh (E)* **4**: 1–53.
- Judd WS, Nickrent DL, Robertson KR, Abbott JR, Campbell CS, Carlswald BS, Donoghue MJ & Kellogg EA (2008) *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Karwath B (2000) Ecological studies on living and fossil calcareous dinoflagellates of the equatorial and tropical Atlantic Ocean. *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen* **152**: 1–175.
- Keupp H (1991) Fossil calcareous dinoflagellate cysts. In *Calcareous Algae and Stromatolites* (pp. 267–86), Riding R (ed). Berlin: Springer.
- Keupp H & Versteegh GJM (1989) Ein neues systematisches Konzept für kalkige Dinoflagellaten-Zysten der Subfamilie Orthopithonelloideae Keupp 1987. *Berlin Geowiss Abh (A)* **106**: 207–19.
- Kier G, Mutke J, Dinerstein E, Ricketts TH, Kuper W, Kreft H & Barthlott W (2005) Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *J Biogeogr* **32**: 1107–16.
- Kofoed CA (1909) On *Peridinium steinii* Jörgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae. *Arch Protistenk* **16**: 25–47.
- Kohring R (1993) Kalkdinoflagellaten aus dem Mittel- und Obereozän von Jütland (Dänemark) und dem Pariser Becken (Frankreich) im Vergleich mit anderen Tertiär-Vorkommen. *Berlin Geowiss Abh (E)* **6**: 1–164.

- Kohring R, Gottschling M & Keupp H (2005) Examples for character traits and palaeoecological significance of calcareous dinoflagellates. *Paläontol Z* **79**: 79–91.
- Kremp A, Elbrächter M, Schweikert M, Wolny JL & Gottschling M (2005) *Woloszynskia halophila* (Biecheler) comb. nov.: A bloom-forming cold-water dinoflagellate co-occurring with *Scrippsiella hangoei* (Dinophyceae) in the Baltic Sea. *J Phycol* **41**: 629–42.
- LaJeunesse TC (2004) "Species" radiations of symbiotic dinoflagellates in the Atlantic and Indo-Pacific since the Miocene-Pliocene transition. *Mol Biol Evol* **22**: 570–81.
- Leander BS & Keeling PJ (2003) Morphostasis in alveolate evolution. *Trends Ecol Evol* **18**: 395–402.
- Leon H & Alain H (1957) *Flora de Cuba*. La Habana: Museo de Historia Natural "de la Salle".
- Lewis J (1991) Cyst-theca relationships in *Scrippsiella* (Dinophyceae) and related orthoperidinoid genera. *Bot Mar* **34**: 91–106.
- Liogier HA & Martorell LF (1999) *Flora of Puerto Rico and adjacent islands. A systematic synopsis*. San Juan: Universidad de Puerto Rico.
- Litaker RW, Vandersea MW, Kibler SR, Reece KS, Stokes NA, Steidinger KA, Millie DF, Bendis BJ, Pigg RJ & Tester PA (2003) Identification of *Pfiesteria piscida* (Dinophyceae) and *Pfiesteria*-like organisms using Internal Transcribed Spacer-specific PCR assays. *J Phycol* **39**: 754–61.
- MacCallum CJ (2007) Does medicine without evolution make sense? *PLoS Biol* **5**: e112.
- Mace G, Masundire H, Baillie J, Ricketts T, Brooks T, Hoffmann M, Stuart S, Balmford A, Purvis A, Reyers B, Wang J, Revenga C, Kennedy E, Naeem S, Alkemade R, Allnutt T, Bakarr M, Bond W, Chanson J, Cox N, Fonseca G, Hilton-Taylor C, Loucks C, Rodrigues A, Sechrest W, Stattersfield A, Rensburg BJv, Whiteman C, Abell R, Cokeliss Z, Lamoreux J, Pereira HM, Thönnell J & Williams P (2005) *Ecosystems and human well-being: Current state and trends*. Washington, DC: Island Press.
- Magurran AE (2005) Biological diversity. *Curr Biol* **15**: R116–8.
- Mahner M & Bunge MA (1997) *Foundations of biophilosophy*. Berlin: Springer.
- Mahy BW & Brown CC (2000) Emerging zoonoses: Crossing the species barrier. *Rev Sci Tech* **19**: 33–40.
- Manire CA, Stacy BA, Kinsel MJ, Daniel HT, Anderson ET, Wellehan Jr. JF (2008) Proliferative Dermatitis in a loggerhead turtle, *Caretta caretta*, and a green turtle, *Chelonia mydas*, associated with novel papillomaviruses. *Vet Microbiol* **130**: 227–37.
- May RM (1992) How many species inhabit the earth? *Sci Amer* **267**: 42–8.
- Meier KJS, Höll C & Willems H (2004) Effect of temperature on culture growth and cyst production in the calcareous dinoflagellates *Calciodinellum albatrosianum*, *Leonella granifera* and *Pernambugia tuberosa*. *Micropaleontology* **50**: 93–106.
- Miers J (1870) *Contributions to botany*. London: Williams & Norgate.
- Miller JS (1989) A revision of the New World species of *Ehretia* (Boraginaceae). *Ann Missouri Bot Gard* **76**: 1050–76.
- Miller JS (2003) Classification of Boraginaceae subfam. Ehretioideae: resurrection of the genus *Hilsenbergia* Tausch ex Meisn. *Adansonia, ser. 3* **25**: 151–89.
- Miller JS & Sirot B (1997) A new species of *Bourreria* (Boraginaceae) from Costa Rica. *Novon* **7**: 395–7.

- Mindell DP, Rest JS & Villarreal LP (2004) Viruses and the tree of life. In *Assembling the tree of life* (pp. 107–18), Cracraft J & Donoghue MJ (eds). New York: Oxford University Press.
- Montresor M, Janofske D & Willems H (1997) The cyst-theca relationship in *Calciodinellum operosum* emend. (Peridiniales, Dinophyceae) and a new approach for the study of calcareous cysts. *J Phycol* **33**: 122–31.
- Montresor M, Montesarchio E, Marino D & Zingone A (1994) Calcareous dinoflagellate cysts in marine sediments of the Gulf of Naples (Mediterranean Sea). *Rev Palaeobot Palyno* **84**: 45–56.
- Montresor M, Sgroso S, Procaccini G & Kooistra WHCF (2003) Intraspecific diversity in *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae): Evidence for cryptic species. *Phycologia* **42**: 56–70.
- Montresor M, Zingone A & Sarno D (1998) Dinoflagellate cyst production at a coastal Mediterranean site. *J Plankton Res* **20**: 2291–312.
- Morden CW & Sherwood AR (2002) Continued evolutionary surprises among dinoflagellates. *P Natl Acad Sci USA* **99**: 11558–60.
- Muñoz N, Bosch FX, de Sanjose S, Herrero R, Castellsague X, Shah KV, Snijders PJF & Meijer CJLM (2003) Epidemiologic classification of human papillomavirus types associated with cervical cancer. *N Engl J Med* **348**: 518–27.
- Myers G, Bernard H-U & Delius H (1994) Human papillomaviruses 1994. A compilation and analysis of nucleic and amino acid sequences. Los Alamos, NM: Los Alamos National Laboratory.
- Narechania A, Chen Z, DeSalle R & Burk RD (2005) Phylogenetic incongruence among oncogenic genital alpha human papillomaviruses. *J Virol* **79**: 15503–10.
- Nindl I, Gottschling M & Stockfleth E (2007a) Human papillomaviruses and non-melanoma skin cancer: Basic virology and clinical manifestations. *Dis Markers* **23**, 247–59.
- Nindl I, Köhler A, Gottschling M, Forschner T, Lehmann MD, Meijer CJLM, Snijders PJF & Stockfleth E (2007b) Extension of typing of a general-primer-PCR reverse line blotting system to detect all 25 cutaneous beta human papillomaviruses. *J Virol Methods* **146**: 1–4.
- Nunn CL (2004) Parasites and the evolutionary diversification of primate clades. *Amer Naturalist* **164** (Suppl 5): S90–103.
- Paton AJ, Brummitt N, Govaerts R, Harman K, Hinchcliffe S, Allkin B & Lughadha EN (2008) Towards Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation: A working list of all known plant species—progress and prospects. *Taxon* **57**: 602–11.
- Pedrós-Alió C (2006) Marine microbial diversity: Can it be determined? *Trends Microbiol* **14**: 257–23.
- Pfister H (2003) Chapter 8: Human papillomavirus and skin cancer. *J Natl Cancer Inst Monogr*: 52–6.
- Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL & Brooks TM (1995) The future of biodiversity. *Science* **269**: 347–50.
- Rector A, Lemey P, Tachezy R, Mostmans S, Ghim S-J, Van Doorslaer K, Roelke M, Bush M, Montali RJ, Joslin J, Burk RD, Jenson AB, Sundberg JP, Shapiro B & Van Ranst M (2007) Ancient papillomavirus-host co-speciation in Felidae. *Genome Biol* **8**: R57.
- Rector A, Tachezy R & Van Ranst M (2004) A sequence-independent strategy for detection and cloning of circular DNA virus genomes by using multiply primed rolling-circle amplification. *J Virol* **78**: 4993–8.

- Rector A, Van Doorslaer K, Bertelsen M, Barker IK, Olberg RA, Lemey P, Sundberg JP & Van Ranst M (2005) Isolation and cloning of the raccoon (*Procyon lotor*) papillomavirus type 1 by using degenerate papillomavirus-specific primers. *J Gen Virol* **86**: 2029–33.
- Ricklefs RE, Fallon SM & Bermingham E (2004) Evolutionary relationships, cospeciation, and host switching in avian malaria parasites. *Syst Biol* **53**: 111–9.
- Rohwer JG (1996) Die Frucht- und Samenstrukturen der Oleaceae. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. *Biblioth Bot* **148**: 1–177.
- Saldarriaga JF, Taylor FJRM, Cavalier-Smith T, Menden-Deuerd S & Keeling PJ (2004) Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. *Eur J Protistol* **40**: 85–111.
- Schulz OE (1911) III. Beureria Jacq. In *Symbolae antillanae seu fundamenta florum indiae occidentalis* (pp. 45–71), Urban I (ed). Leipzig: Bornträger.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2000) *Sustaining life on earth: How the Convention on Biological Diversity promotes nature and human well-being*. Montreal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Stamatakis A (2006) RAxML–VI–HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* **22**: 2688–90.
- Stamatakis A, Hoover P & Rougemont J (2008) A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web-servers. *Syst Biol* **57**: 758–71.
- Steidinger KA & Tangen K (1996) 3. Dinoflagellates. In *Identifying marine diatoms and dinoflagellates* (pp. 387–583), Tomas CR (ed). San Diego, CA: Academic Press.
- Streng M, Hildebrand-Habel T & Willems H (2004) A proposed classification of archeopyle types in calcareous dinoflagellate cysts. *J Paleontol* **78**: 456–83.
- Sudhaus W (2007) Die Notwendigkeit morphologischer Analysen zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte. *Species, Phylogeny and Evolution* **1**: 17–32.
- Sudhaus W & Rehlfeld K (1992) Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Stuttgart: Fischer.
- Sundberg JP, Montali RJ, Bush M, Phillips LG, O'Brien SJ, Jenson AB, Burk RD & Van Ranst M (1996) Papillomavirus-associated focal oral hyperplasia in wild and captive Asian lions (*Panthera leo persica*). *J Zoo Wildlife Med* **27**: 61–70.
- Tangen K, Brand LE, Blackwelder PL & Guillard RRL (1982) *Thoracosphaera heimii* (Lohmann) Kamptner is a dinophyte: Observations on its morphology and life cycle. *Mar Micropaleontology* **7**: 193–212.
- Taylor FJRM (1987) *The biology of dinoflagellates*. Oxford: Blackwell.
- Thornhill DJ, LaJeunesse TC & Santos SR (2007) Measuring rDNA diversity in eukaryotic microbial systems: how intragenomic variation, pseudogenes, and PCR artifacts confound biodiversity estimates. *Mol Ecol* **16**: 5326–40.
- Van Ranst M, Kaplan JB, Sundberg JP & Burk RD (1995) Molecular evolution of papillomaviruses. In *Molecular basis of virus evolution* (pp. 455–76), Gibbs A, Calisher CH & García-Arenal F (eds). Cambridge: Cambridge University Press.
- Versteegh GJM (1993) New Pliocene and Pleistocene calcareous dinoflagellate cysts from southern Italy and Crete. *Rev Palaeobot Palyno* **78**: 353–80.

- Vink A, Rühlemann C, Zonneveld KAF, Mulitza S, Hüls M & Willems H (2001) Shifts in the position of the North Equatorial Current and rapid productivity changes in the western Tropical Atlantic during the last glacial. *Paleoceanography* **16**: 479–90.
- Wägele J-W (2005) Foundations of phylogenetic systematics. München: Pfeil.
- Wall D & Dale B (1968) Quaternary calcareous dinoflagellates (Calciodinellidae) and their natural affinities. *J Paleontol* **42**: 1395–408.
- Weinbauer MG & Rassoulzadegan F (2004) Are viruses driving microbial diversification and diversity? *Environ Microbiol* **6**: 1–11.
- Wolfe ND, Dunavan CP & Diamond J (2007) Origins of major human infectious diseases. *Nature* **447**: 279–83.
- Wood CE, Chen Z, Cline JM, Miller BE & Burk RD (2007) Characterization and experimental transmission of an oncogenic papillomavirus in female macaques. *J Virol* **81**: 6339–45.
- Woolhouse ME, Howey R, Gaunt E, Reilly L, Chase-Topping M & Savill N (2008) Temporal trends in the discovery of human viruses. *Proc Roy Soc London, Ser B, Biol Sci* **275**: 2111–5.
- Yoon HS, Hackett JD & Bhattacharya D (2002) A single origin of the peridinin- and fucoxanthin-containing plastids in dinoflagellates through tertiary endosymbiosis. *P Natl Acad Sci USA* **99**: 11724–9.
- Zhang H, Bhattacharya D & Lin S (2007) A three-gene dinoflagellate phylogeny suggests monophyly of prorocentrales and a basal position for *Amphidinium* and *Heterocapsa*. *J Mol Evol* **65**: 463–74.
- Zonneveld KAF, Meier KJS, Esper O, Siggelkow D, Wendler I & Willems H (2005) The (palaeo-) environmental significance of modern calcareous dinoflagellate cysts: A review. *Paläontol Z* **79**: 61–77.
- zur Hausen H (1996) Papillomavirus infections – a major cause of human cancers. *Biochim Biophys Acta* **1288**: F55–78.
- zur Hausen H (2002) Papillomaviruses and cancer: From basic studies to clinical application. *Nat Rev Cancer* **2**: 342–50.

V Als Habilitationsleistung zu wertende Publikationen und Abgrenzung des eigenen Anteils an gemeinschaftlich publizierten Arbeiten

1. GOTTSCHLING M & JS MILLER (2007): A revision of *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales) in South America. *Ann MO Bot Gard* **94**: 734–744.
Eigener Anteil: Belege-Analyse (80%), Datenbank-Eingabe (80%), Manuskripterstellung (70%), Diagnosen (80%).
2. GOTTSCHLING M & JS MILLER (2007): Typification of *Bourreria* names (Ehretiaceae, Boraginales) based on specimens collected by Charles Wright in Cuba. *Taxon* **56**: 237–242.
Eigener Anteil: Belege-Analyse (90%), Manuskripterstellung (70%).
3. GOTTSCHLING M & JS MILLER (geplanter Einreichungstermin: November 2008): A taxonomic revision of *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales).
Eigener Anteil: Belege-Analyse (80%), Datenbank-Erfassung (80%), Diagnosen (80%), Blüten- und Fruchtpräparationen für Zeichnungen und Abbildungen (100%), Manuskripterstellung (70%).
4. GOTTSCHLING M, H KEUPP, J PLÖTNER, R KNOP, H WILLEMS & M KIRSCH (2005): Phylogeny of calcareous dinoflagellates as inferred from ITS and ribosomal sequence data. *Mol Phylogenet Evol* **36**: 444–455.
Eigener Anteil: Sequenz-Analyse (100%), morphologische Analyse (80%), Abbildungen (100%), Manuskripterstellung (75%).
5. GOTTSCHLING M, R KNOP, J PLÖTNER, M KIRSCH, H WILLEMS & H KEUPP (2005): A molecular phylogeny of *Scrippsiella sensu lato* (Calciodinellaceae, Dinophyta) with interpretations on morphology and distribution. *Eur J Phycol* **40**: 207–220.
Eigener Anteil: Sequenz-Analyse (100%), morphologische Analyse (80%), Abbildungen (100%), Manuskripterstellung (80%).
6. GOTTSCHLING M & M KIRSCH (unveröffentlichtes Manuskript): Annotated list of Scandinavian calcareous dinoflagellates collected in fall 2003.
Eigener Anteil: Aufsammlung kalkiger Dinoflagellaten (100%), Sequenz-Analyse (100%), morphologische Analyse (75%), Abbildungen (100%), Manuskripterstellung (90%).
7. ELBRÄCHTER M, M GOTTSCHLING, T HILDEBRAND-HABEL, H KEUPP, R KOHRING, J LEWIS, KJS MEIER, M MONTRESOR, M STRENG, GJM VERSTEEGH, H WILLEMS & KAF ZONNEVELD (in press): Establishing an Agenda for Calcareous Dinoflagellates Research (Thoracosphaeraceae, Dinophyceae) including a nomenclatural synopsis of generic names. *Taxon* **57**: 1289–1303.
Eigener Anteil: Manuskripterstellung (25%), taxonomische Listen (25%).

8. GOTTSCHLING M, A KÖHLER, E STOCKFLETH & I NINDL (2007): Phylogenetic analysis of beta-papillomaviruses as inferred from nucleotide and amino acid sequence data. *Mol Phylogenet Evol* **42**: 213–222.

Eigener Anteil: Sequenz-Analyse (100%), Abbildungen (100%), Manuskripterstellung (80%).

9. GOTTSCHLING M, A STAMATAKIS, I NINDL, E STOCKFLETH, Á ALONSO & IG BRAVO (2007): Multiple evolutionary mechanisms drive papillomavirus diversification. *Mol Biol Evol* **24**: 1242–1258.

Eigener Anteil: Sequenz-Analysen (50%), Abbildungen (100%), Manuskripterstellung (50%).

10. GOTTSCHLING M, G WIBBELT, U WITTSTATT, E STOCKFLETH & I NINDL (2008): Novel papillomavirus isolates from *Erinaceus europaeus* (Erinaceidae, Insectivora) and the Cervidae (Artiodactyla), *Cervus timorensis* and *Pudu puda*, and phylogenetic analysis of partial sequence data. *Virus Genes* **36**: 281–287.

Eigener Anteil: Laborarbeiten zur Isolierung und Sequenz-Gewinnung (100%), Sequenz-Analyse (100%), Abbildungen (100%), Manuskripterstellung (80%).

VI Ehrenwörtliche Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass mir die Habilitationsordnung des Fachbereiches Biologie, Chemie, Pharmazie der Freien Universität Berlin vom 7. Juni 2000 bekannt ist. Außerdem erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus anderen Quellen direkt oder indirekt übernommenen Daten und Konzepte sind unter Angabe der Quellen gekennzeichnet. An der inhaltlich-materiellen Erstellung dieser Arbeit waren keine Personen beteiligt. Die Arbeit wurde bisher weder im In- noch Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt. Ich erkläre schließlich, dass ich in keine abgeschlossenen oder schwebenden Habilitationsverfahren involviert bin.

Ich versichere, mit bestem Wissen die reine Wahrheit gesagt und nichts verschwiegen zu haben.

Berlin,

VII Danksagung

Mein besonderer Dank gilt meinen Mentoren, Prof. Dr. Hartmut H. Hilger (Berlin) und PD Dr. Ingo Nindl (Heidelberg), die mein Habilitationsvorhaben uneingeschränkt unterstützt und mir zahlreiche, wertvolle wissenschaftliche Anregungen dafür gegeben haben. Im Besonderen bin ich für das Vertrauen dankbar, das sie in mich gesetzt haben und das die Grundlage für die eigenständige Durchführung meiner Projekte war.

Ich danke folgenden Personen für die kritische Durchsicht dieser Rahmenschrift: Prof. Dr. Thomas Borsch (Berlin), Jun.-Prof. Dr. Ignacio G. Bravo (Münster), Dr. Malte Elbrächter (List / Sylt), Prof. Dr. Hartmut H. Hilger (Berlin), Prof. Dr. Helmut Keupp (Berlin), Dr. Anja Köhler (Berlin), PD Dr. Ingo Nindl (Heidelberg), Prof. Dr. Walter Sudhaus (Berlin), Dipl.-Biol. Philip Wahl (Berlin) und PD Dr. Maximilian Weigend (Berlin). Prof. Dr. Wolfram Sterry (Berlin) und Prof. Dr. Eggert Stockfleth (Berlin) danke ich für das Interesse an meiner Arbeit und ihre Unterstützung während meiner Beschäftigung an der Charité – Universitätsmedizin Berlin.

Meiner Familie danke ich für Geduld und die umfangreiche Zeit, die sie mir für meine wissenschaftliche Arbeit eingeräumt hat. Dieser Dank gilt im Besonderen meiner Mutter, Frau Dr. Gisela Gottschling-Grüner, und meiner lieben Frau, Stephanie Gottschling.