

Molekulare Phylogenie der Hafer-Gräser (Poaceae: Pooideae: Aveneae)

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der
Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Biowissenschaften
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von
Frau Elke Döring

Gutachter/in:

1. Prof. Dr. M. Röser, MLU Halle, Inst. f. Biologie
2. Prof. Dr. F. Albers, Uni Münster, Inst. f. Botanik und Bot. Garten
3. Dr. F. Blattner, IPK Gatersleben, Exp. Taxonomie

Halle (Saale), 21.4.2009

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	3
1 Einleitung	4
2 Material und Methoden	8
2.1 Molekularbiologische Arbeiten	8
2.1.1 Herkunft und Aufbewahrung des Pflanzenmaterials	8
2.1.2 Gewinnung und Aufbereitung der Daten	8
2.2 Phylogenetische Auswertung	10
2.2.1 Analyse der Sequenzdaten	10
3 Analyse I - Ergebnisse und Diskussion	12
3.1 Berechnungen, Indizes und Unterstützungswerte	12
3.2 PACCAD- und BEP-Clade	14
3.3 Ehrhartoideae und Bambusoideae	16
3.4 Pooideae	17
3.4.1 Basale Linien der Pooideae	18
3.4.2 'Core' Pooideae	25
4 Analyse II - Ergebnisse und Diskussion	55
4.1 Berechnungen, Indizes und Unterstützungswerte	55
<i>Poa</i> -Clade	55
<i>Avena</i> -Clade	60
5 Zusammenfassung	63
6 Literatur	66
Abbildungs- und Tabellenverzeichnis	78
Selbstständigkeitserklärung	79
Publikationen	80
Anhang	82

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde bei Prof. Dr. Martin Röser am Institut für Biologie, Bereich Geobotanik und Botanischer Garten der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und Prof. Dr. Khidir Hilu am Department of Biological Sciences der Virginia Polytechnic Institute and State University in Blacksburg, Virginia (USA) angefertigt.

Für die Überlassung des Themas und die sehr gute fachliche Betreuung der Arbeit möchte ich mich ganz herzlich bei Prof. Dr. Martin Röser bedanken. Sein wissenschaftlicher Beistand und die vielen fachkundigen Anregungen haben die Arbeit sehr unterstützt.

Bei Prof. Dr. Khidir Hilu, Dr. Michelle Parker und der gesamten Arbeitsgruppe in Virginia bedanke ich mich für die sehr freundliche Aufnahme im Labor, und die vielen, auch privaten Einblicke in einen amerikanischen (Forscher-)Alltag.

Der Graduiertenförderung des Landes Sachsen-Anhalt bin ich für die Gewährung des Stipendiums zum Dank verpflichtet.

Allen Mitarbeitern des Institutsbereiches Geobotanik und des Botanischen Gartens danke ich für ihre vielfältige Unterstützung während meiner Dissertationsarbeit.

Besonders Frau Hildebrandt und Dr. Bernhard von Hagen standen mir mit vielen hilfreichen Tipps und Tricks zur Seite, die das Arbeiten im Labor und die Auswertung der Daten sehr erleichterten. Vielen Dank dafür!

Bei meinen Mit-Doktorandinnen bzw. Diplomandinnen Bettina Heuchert, Natalia Tkach, Julia Schneider, Sylvia Söhner und Ute Wahrmund möchte ich mich für das gute und produktive Arbeitsklima im Hause bedanken. Ihr stetes Interesse am Fortschritt der Arbeit und die hilfsbereite Unterstützung hat mich die im Laufe meiner Arbeit unvermeidlich auftretenden Probleme wesentlich leichter lösen lassen.

Dr. Grit Winterfeld danke ich sehr herzlich für die stete Unterstützung und die ausdauernde Motivation in der Schreibphase. Die angenehme Arbeitsatmosphäre im Büro hat wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Für die regelmäßige Erinnerung der Hallunken, dass man an Gräsern nicht nur forschen, sondern darauf auch Ultimate Frisbee spielen kann, bin ich ebenfalls sehr dankbar.

Meiner Familie einen ganz herzlichen Dank für die Unterstützung während der gesamten Promotionszeit.

1 Einleitung

So artenreich die Familie der Gräser [Poaceae (R.Br.) Barnh.] ist, so vielfältige geographische Verbreitungen, komplexe ökologische Funktionen und umfassende wirtschaftliche Nutzungen sind mit ihr verbunden.

Die Poaceae kommen in allen terrestrischen Ökosystemen vom Äquator bis über die Polarkreise und vom Tiefland bis in die Hochgebirge vor (Tzvelev, 1989). Die Gräser bilden mit über 10.000 Arten die viertgrößte Gruppe der Blütenpflanzen (Tzvelev, 1989). Sie dominieren ganze Landstriche, wie die Steppen Eurasiens, die Pampa in Südamerika, die Prärie in Nordamerika, die Savannen in Afrika sowie die Bambuswälder Asiens. Die Poaceae dienen als Werk-, Bau- und Füllstoffe, werden zum Erosionsschutz und zur Energiegewinnung eingesetzt und zu Heil- und Genussmitteln verarbeitet. Die größte wirtschaftliche Bedeutung haben Gräser aber als Nahrungs- und Futtermittel für Mensch und Vieh. Sie stellen über 50 % der Welternährungsenergie, wobei fast 90 % durch Weizen (*Triticum* L.), Mais (*Zea* L.) und Reis (*Oryza* L.), die restlichen 10 % durch Roggen (*Secale* L.), Hafer (*Avena* L.), Gerste (*Hordeum* L.) und Hirse (z. B. *Panicum* L., *Pennisetum* Rich., *Setaria* Beauv.) geliefert werden (Deigele, 2005).

Die Ursprünge der oben genannten Gattungen sind inzwischen weitgehend bekannt. So stammen die unter dem Begriff Hirse zusammengefassten kleinfrüchtigen Gattungen aus Asien und Afrika (Lieberei & Reisdorff, 2007; Sitte et al., 2002). *Triticum*, *Hordeum* und *Secale* kommen aus dem Gebiet des fruchtbaren Halbmondes (Lieberei & Reisdorff, 2007). *Oryza* hat seinen Ursprung in China oder Indien und *Zea* in Mexiko (Lieberei & Reisdorff, 2007; White & Doebley, 1998). Nur die Herkunft von *Avena* ist nach wie vor unbekannt. Man nimmt an, dass er aus dem Eurasischen Raum als Ackerunkraut mit Weizen und Gerste nach Mitteleuropa gelangte und erst später kultiviert wurde (Lieberei & Reisdorff, 2007).

Vor rund 200 Jahren begann die intrafamiliäre Strukturierung der gesamten Gräserfamilie mit Hilfe von Unterfamilien und Triben. Bis in die 1980er Jahre wurden die morphologischen, anatomischen, embryologischen, zytologischen und immunologischen Untersuchungen hauptsächlich nach den Regeln der Phänetik (numerische Taxonomie) ausgewertet. Bei dieser Methode werden Merkmale nicht gewichtet, sondern es wird eine Gesamtähnlichkeit zwischen den Taxa errechnet (nach Wagenitz, 1996). Zwei neue Methoden erhielten Ende der 1980er, Anfang der 1990er Jahre fast zeitgleich Einzug in die Gräser-Systematik. Während die Kladistik versucht über Synapomorphien (abgeleitete Merkmale für Schwestertaxa) Stammbäume mit monophyletischen Einheiten zu konstruieren, liefern DNA-basierte Methoden eine enorme Anzahl von Merkmalen, die von ökologischen Faktoren weitgehend unbeeinflusst sind. So setzte sich die Nutzung molekularer Daten in Kombination mit kladistischen Auswertemethoden schnell durch. Vor allem die Möglichkeit der DNA-Sequenzierung spielt inzwischen eine bedeutende Rolle in der Gräser-Systematik. Nach den ersten Arbeiten an Gräsern mit *rbcL*-Sequenzen (Doebley et al., 1990; Hamby & Zimmer, 1988), folgten Untersuchungen an *rps4* (Nadot et al., 1994), *rpoC2* (Cummings et al., 1994), *ndhF* (Clark et al., 1995) und *matK* (Liang & Hilu, 1996).

Für die verschiedensten phylogenetischen Fragestellungen hat sich die *matK*-Region, erstmals von Johnson & Soltis (1994; 1995) und Steele & Vilgalys (1994) eingesetzt, als sehr aussagekräftig erwiesen. Eine Vielzahl von Untersuchungen hat die sehr hohe

Substitutionsrate im Vergleich zu anderen Genen bestätigt, ebenso die nahezu gleichmäßige Verteilung auf alle drei Codonpositionen und die fast gleiche Anzahl von Transitionen im Vergleich zu den Transversionen (vgl. Goldman et al., 2001). Wie Abbildung 1 zeigt, liegt das Gen im Intron der *tRNA^{Lys}^{UUU}* (Sugita et al., 1985). Es hat Ähnlichkeit zu mitochondrialen Maturasen (Neuhaus & Link, 1987). Das *matK*-Gen wird exprimiert (du Jardin et al., 1994), ist funktional (Barthet & Hilu, 2007; 2008) und scheint die einzige Maturase im Chloroplasten höherer Pflanzen zu sein. Sie wird für das Spleißen und Falten von Gruppe-II-Introns benötigt (Vogel et al., 1997). In der vorliegenden Arbeit wurde zusätzlich zu *matK* noch das 3'-Exon des *trnK*-Gens, das 3' *trnK*-Intron (Region zwischen *matK* und dem 3' *trnK*-Exon) und der Spacer zwischen dem 3' *trnK*-Exon und dem *psbA*-Gen untersucht.

In Angiospermen ist *matK* zwischen 1536 und 1542 Basen lang (Hilu et al., 1999). Für die Poaceae wurde eine Länge von 1523-1535 gefunden (Döring et al., 2007).



Abbildung 1: Lage des *matK*-Gens

Besonders bei sehr großen Sippen werden häufig mehrere Gattungen in Triben zusammengefasst. So ist auch die Gattung *Avena* namensgebend für eine große Gruppe von Gräsern, den Hafer-Gräsern (Aveneae). Diese Tribus umfasst 50-60 Gattungen mit ca. 1050 Arten, und wird von Clayton & Renvoize (1986) in vier Subtriben unterteilt. Als morphologisches Unterscheidungsmerkmal der Aveneae wird das relative Längenverhältnis von Hüll- zu Deckspelze und die Form und der Ansatzpunkt der Rückengranne an der Deckspelze genannt (Abbildung 2). Allerdings stellten oft dieselben Autoren fest, dass es mit diesen Merkmalen Probleme bei der morphologischen Umschreibung der Aveneae gibt, die teils Überlappungen z. B. mit der Tribus Poeae aufweisen (Clayton & Renvoize, 1986; GPWG, 2001; Hilu & Wright, 1982).

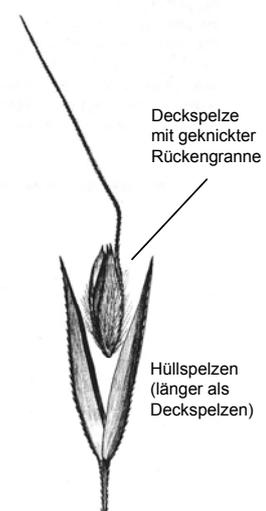


Abbildung 2: Ährchen von *Agrostis avenacea* J.F. Gmelin, nach Gould & Shaw (1983)

Das Problem der inneren Struktur und der genauen Umgrenzung der Tribus zeigt sich auch in den DNA-Sequenzanalysen. Unabhängig davon welcher DNA-Abschnitt analysiert wurde, keine der molekularen Untersuchungen zeigte im Bereich der traditionellen Aveneae eine klare Tribusumgrenzung (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Clark et al., 1995; Davis & Soreng, 1993; 2007; Döring et al., 2007; Gillespie et al., 2008; Hilu et al., 1999; Hsiao et al., 1995; 1999; Hunter et al., 2004; Mathews et al., 2000; Nadot et al., 1994; Quintanar et al., 2006; 2007; Rodionov et al., 2005; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 1998; 2000; Soreng et al., 1990; 2007). Die unklare Abgrenzung der Aveneae, besonders zu den Poeae, veranlasste einige Autoren u. a. diese beiden Triben zu vereinigen (z. B. Döring et al., 2007; GPWG, 2001; Soreng & Davis, 2000; Tzvelev, 1989). Die Tabelle 1

zeigt zusammenfassend vier verschiedene Gliederungen der Unterfamilie Pooideae Benth. Die jeweils unterschiedliche Anzahl aufgeführter Triben (7-27) verdeutlicht die sehr unterschiedliche Auffassung über die Umgrenzung der Unterfamilie (Ufam.) sowie die unterschiedliche systematische Zugehörigkeit einiger Taxa.

Tabelle 1: Triben der Ufam. Pooideae (grau hinterlegt) bzw. deren Zuordnung zu anderen Unterfamilien der Poaceae durch die entsprechenden Autoren

Triben	Clayton & Renvoize, 1986	Tzvelev, 1989	Watson & Dallwitz, 1992 onwards	GPWG, 2001
Aveneae Dumort.	Aveneae	zu Poeae	Aveneae	zu Poeae
Poeae R. Br.	Poeae	Poeae	Poeae	Poeae
Phleae Dumort.	zu Poeae, Aveneae	Phleae	zu Poeae, Aveneae, Seslerieae	zu Poeae
Hainardieae Greuter	Hainardieae	zu Poeae	zu Poeae	zu Poeae
Seslerieae W. D. J. Koch	zu Poeae	zu Phleae	Seslerieae	zu Poeae
Bromeae Dumort.	Bromeae	Bromeae	Bromeae	Bromeae
Triticeae Dumort.	Triticeae	Triticeae	Triticeae	Triticeae
Brachypodieae Harz	zu Triticeae	Brachypodieae	Brachypodieae	Brachypodieae
Brylkinieae Tateoka	Brylkinieae	Brylkinieae	zu Meliceae	Brylkinieae
Meliceae Rchb.	Meliceae	Meliceae	Meliceae	Meliceae
Ampelodesmeae (Conert) Tutin	zu Poeae	Ampelodesmeae	zu Ufam. Stipoideae Burmeist.	Ampelodesmeae
Stipeae Dumort.	Stipeae	Stipeae	zu Ufam. Stipoideae	Stipeae
Lygeae J. Presl	Lygeae	Lygeae	zu Ufam. Stipoideae	Lygeae
Nardeae Koch	Nardeae	Nardeae	zu Ufam. Stipoideae	Nardeae
Diarrheneae (Ohwi) C. S. Campb.	zu Ufam. Bambusoideae Luerss.	Diarrheneae	evtl. zu Ufam. Bambusoideae	Diarrheneae
Phaenospermateae Renvoize & Clayton	zu Ufam. Bambusoideae	Phaenospermateae	zu Ufam. Bambusoideae	Phaenospermateae
Brachyelytreae Ohwi	zu Ufam. Bambusoideae	Brachyelytreae	zu Ufam. Stipoideae	Brachyelytreae
Arundineae Dumort.	zu Ufam. Bambusoideae	Arundineae	zu Ufam. Arundinoideae Burmeist.	zu Ufam. Arundinoideae
Ehrharteae Nevski	zu Ufam. Bambusoideae	Ehrharteae	zu Ufam. Bambusoideae	zu Ufam. Ehrhartoideae Link
Oryzeae Dumort.	zu Ufam. Bambusoideae	Oryzeae	zu Ufam. Bambusoideae	zu Ufam. Ehrhartoideae
Phyllorhachideae C. E. Hubb.	zu Ufam. Bambusoideae	Phyllorhachideae	zu Ufam. Bambusoideae	zu Ufam. Ehrhartoideae
Aristideae C. E. Hubb.	zu Ufam. Arundinoideae	Aristideae	zu Ufam. Arundinoideae	zu Ufam. Aristidoideae Caro
Micraireae Pilg.	zu Ufam. Arundinoideae	Micraireae	zu Ufam. Arundinoideae	Insertae Sedis
Thysanolaeneae C. E. Hubb.	zu Ufam. Arundinoideae	Thysanolaeneae	zu Ufam. Arundinoideae	zu Ufam. Centothecoideae Soderstr.
Centothecoae Ridl.	zu Ufam. Centothecoideae	Centothecoae	zu Ufam. Centothecoideae	zu Ufam. Centothecoideae
Cynodonteae Dumort.	zu Ufam. Chloridoideae Kunth ex Beilschm.	Cynodonteae	zu Ufam. Chloridoideae	zu Ufam. Chloridoideae
Andropogoneae Dumort.	zu Ufam. Panicoideae Link	Andropogoneae	zu Ufam. Panicoideae	zu Ufam. Panicoideae
Arundinelleae Stapf	zu Ufam. Panicoideae	Arundinelleae	zu Ufam. Panicoideae	zu Ufam. Panicoideae
Isachneae Benth.	zu Ufam. Panicoideae	Isachneae	zu Ufam. Panicoideae	zu Ufam. Panicoideae
Paniceae R. Br.	zu Ufam. Panicoideae	Paniceae	zu Ufam. Panicoideae	zu Ufam. Panicoideae

Ein Ziel dieser Arbeit ist es, durch ein möglichst vollständiges „sampling“, nicht nur „repräsentativer“ Gattungen, sondern durch Einbeziehung auch seltener und „kritischer“ Taxa, die innere Struktur der Aveneae zu klären.

Zudem wurde die Gattung *Helictotrichon* mit einer besonders großen Anzahl von Arten in die Analyse eingeschlossen. Hier soll die Aufspaltung in mehrere unabhängige Taxa und deren phylogenetische Stellung im Stammbaum überprüft werden.

Neben der inneren Struktur soll auch versucht werden, die Abgrenzung zu benachbarten Triben der traditionellen Aveneae zu klären. Um diese Frage beantworten zu können, wurden neben den Aveneae auch Taxa aus den Poeae, den Hainardieae und Taxa aller anderen Triben der Unterfamilie Pooideae in die Untersuchungen einbezogen.

Eine Subtribus der Aveneae, die Duthieinae Potz. & Suda, werden von einigen Autoren weit außerhalb der Aveneae (und Poeae) in die *Stipa* L.-Verwandtschaft gestellt. Um diese Aussagen zu überprüfen, wurden zusätzlich Taxa aus dem Verwandtschaftskreis um *Stipa* in die Untersuchung eingeschlossen.

Damit verbunden wird die Frage nach der Abfolge der basalen Äste und der Abgrenzung der Unterfamilie der Pooideae Benth. im Allgemeinen verfolgt. Besonders interessant ist hier die Frage, ob die Stipeae zu den Pooideae, Bambusoideae oder zu einer eigenen Unterfamilie gehören.

Mit Hilfe der relativ großen Anzahl von Nicht-Pooideae-Taxa soll zudem möglichst die Eigenständigkeit der Ufam. Ehrhartoideae und des BEP-Clades bestätigt werden

Um die aufgeworfenen Fragen methodisch zu realisieren, wurde die *matK*-Region, bestehend aus dem *matK*-Gen, dem 3'*trnK*-Intron, dem 3'*trnK*-Exon und der Spacer-Region zum *psbA*-Gen, sequenziert und mittels Maximum-Parsimony und bayesischen Methoden ausgewertet (vgl. Abbildung 1; vgl. Hilu & Liang, 1997).

2 Material und Methoden

2.1 Molekularbiologische Arbeiten

2.1.1 Herkunft und Aufbewahrung des Pflanzenmaterials

171 Individuen aus 120 Gattungen der Unterfamilie Pooideae, hauptsächlich aus den Triben Aveneae und Poeae, sowie Vertreter weiterer Triben und Unterfamilien, wurden in dieser Arbeit untersucht (Taxaliste inkl. der Autorennamen befindet sich im Anhang). Dabei wurde sowohl Silika-Gel getrocknetes Frischmaterial, als auch Herbarmaterial verwendet. Bei dem Pflanzenmaterial handelt es sich fast ausschließlich um Standortmaterial, welches über Samentausch, Herbarleihe und aus eigenen Aufsammlungen bezogen wurde. Frisch entnommene Blätter wurden in Teefiltertüten gesammelt und mit Silika-Gel, einem stark hygroskopischen Salz in Perlenform, getrocknet. Durch diese schnelle Trocknung des Materials wird ein enzymatischer Abbau der DNA weitestgehend verhindert (Chase & Hills, 1991). Die weitere Aufbewahrung der Proben erfolgte in luftdicht verschlossenen Kunststoffboxen die zu 1/5 mit Silika-Gel gefüllt waren.

2.1.2 Gewinnung und Aufbereitung der Daten

DNA-Isolation

Die für die molekularbiologischen Untersuchungen benötigte DNA wurde mit dem QIA DNeasy Plant DNA Extraktion Kit von QIAGEN (Hilden, Deutschland) und ab 2005 mit dem NucleoSpin[®] Plant Kit von Macherey-Nagel (Düren, Deutschland) gewonnen. Dafür wurden 1-2 cm² Blattmaterial in einer FastPrep-Kugelmühle von Qbiogene (Heidelberg, Deutschland) mit einer Keramikugel 40 Sekunden fein zermahlen und anschließend nach den Standardprotokollen extrahiert. Dabei wird die DNA aller Zellorganellen (Kern, Mitochondrien und Chloroplasten) gemeinsam isoliert. Anschließend wurde die DNA-Ausbeute und DNA-Qualität im 1,0 %igen Agarose-Gel in 0,5x TBE-Puffer (Sambrook et al., 1989) überprüft und der Rest der Extraktion in Reaktionsgefäßen bei -20 °C gelagert.

Amplifikation und Sequenzierung

Über die Amplifikation mittels Polymerase-Ketten-Reaktion (engl. PCR) wurde zunächst die für die Sequenzierreaktion benötigte Anzahl an DNA-Fragmenten gewonnen. Die von Mullis & Falcoona (1987) beschriebene Methode verläuft in den gleichen Schritten wie die DNA-Replikation im Zellkern. Durch die exponentielle Vermehrung der Fragmente ist es möglich, aus kleinsten Mengen an Ausgangsmaterial eine ausreichende Menge der benötigten DNA-Fragmente herzustellen. Für Amplifikation und Sequenzierung der Proben wurden prinzipiell die gleichen Primer verwendet (Tabelle 2). Zum Teil konnte auf schon bekannte Primersequenzen zurück gegriffen werden, zum Teil wurden neue Primer entwickelt. Die Lage der verwendeten Primer ist in Abbildung 3 dargestellt.

Tabelle 2: Benutzte Primer für Amplifizierung und Sequenzierung

Primernamen	Sequenz 5' – 3' Richtung	Referenz
7B	GAT TTA TCA/G GAT TGG GAT	Hilu et al. (1999)
9R	TAC GAG CTA AAG TTC TAG C	Hilu et al. (1999)
1210R	GTA GTT GAG AAA GAA TCGC	Hilu et al. (1999)
PO-matK 470F	CCA AAG TTT CAG AAT TTA CGC TCT ATT C	Schneider et al. (in press)
PO-matK 550F	CAC ATA TAG AAA TAC CCT ATC C	Döring et al. (2007)
PO-matK 620R	CGC AAT AAA TGC AAA GA (CT) GGA AC	Döring et al. (2007)
PO-matK 860F	CAT TAT GTT CGA TAT CAA GG	Schneider et al. (in press)
PO-matK 860R	TTT CCT TGA TAT CGA ACA TAA TG	Schneider et al. (in press)
PO-matK 1070R	CCA GCA TTT GAT TCC TTA	Schneider et al. (in press)
PO-matK 1300F	TCA GAT TGG GAT ATT CTT GAT CG	Döring et al. (2007)
PO-matK 1420R	TTA CGA GCT AAA GTT CTA GC (AG) CA	Döring et al. (2007)
PO-matK 1900F	ACA TAG GGA AAG TCG TGT GC	Schneider et al. (in press)
psbA-R	CGC GTC TCT CTA AAA TTG GAG TCA T	Johnson & Soltis (1994)
S5-1 F	ACC CTG TTC TGA CCA TAT TG	Hilu et al. (1999)
W	TAC CCT ATC CTA TCC AT	Hilu et al. (1999)

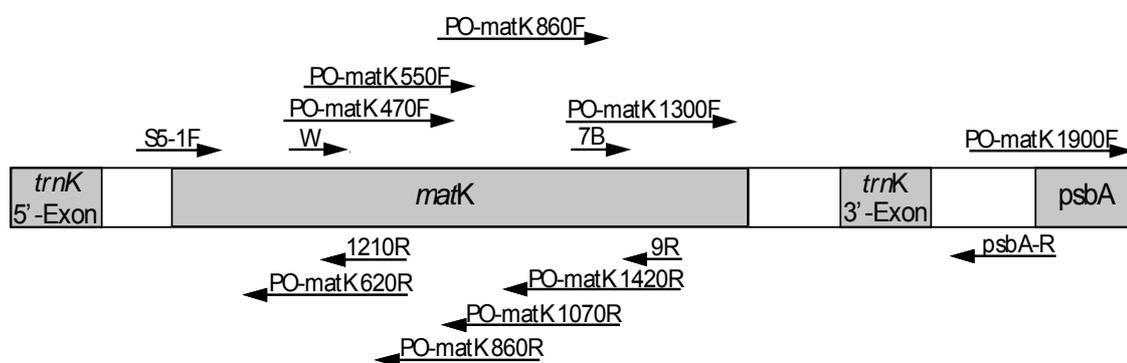


Abbildung 3: Lage der verwendeten Primer

Die Amplifikation (Reaktionsansatz und PCR-Protokoll siehe Tabelle 3) erfolgte im Mastercycler von Eppendorf (Hamburg, Deutschland) und dem MJ Research Thermal Cycler von GMI (Ramsey, Minnesota, USA) mit den Chemikalien von Qiogene (Heidelberg, Deutschland), Qiagen (Hilden, Deutschland) und Genecraft (Lüdinghausen, Deutschland).

Tabelle 3: Reaktionsansatz und PCR-Protokoll der Amplifikation

Reaktionsansatz	20,0 µl	PCR-Protokoll		
10x PCR-Puffer	2,0 µl	Denaturierung	3,0 min	94 °C
DMSO	1,0 µl	Denaturierung	0,5 min	94 °C
MgCl ₂	1,5 µl (25 mM)	Annealing	0,7 min	primer-abhängig
dNTPs	0,2 µl (10 mM)	Elongation	1,0 min	72 °C
Primer 1	1,0 µl (10 pmol/µl)	Schlußphase	10,0 min	72 °C
Primer 2	1,0 µl (10 pmol/µl)			
Taq-Polymerase	0,1 µl (5U/µl)			
DNA	1,0 µl			
WasserTri-Dest.	ad 20,0 µl			

Die Aufreinigung der Amplifikate erfolgte nach Standardprotokoll mittels Qiaquick Gel Extraktion Kit von Qiagen (Hilden, Deutschland) und ab 2005 mit dem NucleoSpin® Extract II Kit von Macherey-Nagel (Düren, Deutschland). Die DNA-Konzentration nach der Reinigung wurde im 1,0 %igen Agarose-Gel und nach ab 2005 mittels Photospektrometer von

NanoDrop (Wilmington, Delaware, USA) geprüft. In der anschließenden Sequenzierreaktion wurden beide DNA-Stränge einzeln sequenziert (sogenannte Vorwärts- und Rückwärtssequenzen). Die Sequenzierreaktion (Reaktionsansatz und PCR-Protokoll siehe Tabelle 4) wurde mit den Amplifikationsprimern und zusätzlichen internen Primern durchgeführt. Genutzt wurde der BigDye®Terminator Ready Reaction Sequenziermix (PE Applied Biosystems) und ab 2005 das DYEnamic ET Terminator Cycle Sequencing Kit von GE Healthcare (Dallas, Texas, USA).

Nach der Fällung mit 1 µl Natriumacetat/EDTA, 40 µl <96 %igem Ethanol (zusammen 30 min bei 4 °C zentrifugieren) und dem Waschen der DNA-Proben mit 150 µl 70 %igem Ethanol (20 min zentrifugieren, bei 4 °C) wurden die Proben auf einem ABI PRISM® 310 Genetic Analyzer von PE Applied Biosystems (Foster City, Kalifornien, USA) im Biozentrum der Universität (DNA-Service-Labor) Halle bzw. auf einem ABI PRISM® 377 der Virginia Bioinformatics Core Laboratory Facility von Virginia Tech (USA) und ab 2005 auf einem MegaBace 1000 von GE Healthcare (Dallas, Texas, USA) im eigenen Labor aufgetrennt.

Tabelle 4: Reaktionsansatz und PCR-Protokoll der Sequenzierung

Reaktionsansatz	10,0 µl	PCR-Protokoll		
ET DYEnamic	1,0 µl	Denaturierung	20 s	95 °C
Sequenzierpuffer	1,0 µl	Denaturierung	20 s	95 °C
Primer	0,5 µl (10 pmol/µl)	Annealing	40 s	primer-abhängig 28 Zyklen
DNA- Amplifikat	0,5-7,5µl	Elongation	60 s	60 °C
Wasser _{Tri-Dest.}	ad 10,0 µl	Schlußphase	4 min	60 °C

Die Ausgabe der Sequenzen erfolgte als sogenannte Chromatogramme. Mittels der Programme Chromas von Technelysium Pty Ltd (Tewantin, Queensland, Australien) und Sequencher 4.5 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Michigan, USA) konnten die Sequenzen am PC abgelesen und wenn nötig nacheditiert werden. Dabei wurden nicht eindeutige Positionen nach dem IUPAC-Code kodiert. Aus den Einzelsequenzen der jeweiligen Proben wurde dann eine Konsensussequenz erstellt (für *Diarrhena* wurde eine chimäre Konsensussequenz aus zwei Individuen erzeugt).

2.2 Phylogenetische Auswertung

2.2.1 Analyse der Sequenzdaten

Mit den erzeugten Konsensussequenzen wurde unter Verwendung des Programms Sequencher 4.5 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Michigan, USA) ein Alignment erstellt und manuell überprüft. Polymorphe Positionen, die bei weniger als fünf Proben auftraten, wurden noch einmal in den Chromatogrammen überprüft um eventuelle Editierfehler auszuschließen. Die Analysen wurden mit Sequenzen aus der EMBL-Datenbank ergänzt. Zudem stellte die Arbeitsgruppe von Prof. Hilu (Virginia Tech, USA) weitere, noch nicht veröffentlichte Sequenzabschnitte der *matK*-Region zur Verfügung. Diese wurden, hauptsächlich für die Taxa des PACCAD-Clades, der Bambusoideae und der Ehrhartoideae, mit den *matK*-Sequenzdaten von Hilu et al. (1999) kombiniert.

Das fertige Alignment wurde als Nexus-File exportiert. Zudem wurden die potentiell-informativen Indels binär kodiert und als 0/1-Matrix den Sequenzdaten angefügt. Mit dieser kombinierten Matrix wurde dann die Parsimony-Analyse mittels PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) und die Likelihood-Analyse in MrBayes (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) durchgeführt.

Parsimony-Analyse und Bootstrap

Bei der Stammbaumrekonstruktionen mittels Maximum-Parsimony (Farris, 1970) sucht die Methode Bäume, die mit der kleinst möglichen Anzahl von Merkmalsänderungen (Schritten) die Evolution der vorhandenen Sequenzen erklärt (Maximum-Parsimony = maximale Sparsamkeit). Die Analyse wurde als heuristische Suche mit den Parametern 'TBR branch swapping', 'RANDOM addition', '100 replications' und 'MaxTrees 10.000' durchgeführt. Aus den gefundenen kürzesten Bäumen wurde ein 'strict-consensus' Baum konstruiert, in dem alle Verzweigungen dargestellt werden, die in 100 % der kürzesten Bäume vorhanden sind. Alle anderen Verzweigungen werden als Polytomie gezeichnet. Die Werte für die Unterstützung der einzelnen Äste wurde mittels Bootstrapanalyse ermittelt, für die wiederum PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) mit den Einstellungen 'TBR branch swapping', 'RANDOM addition' und 'closest' genutzt wurde. Die Anzahl der 'MaxTrees' wurde aufgrund der begrenzten Rechenkapazität auf 2000 reduziert. Insgesamt wurden 200 Bootstrap-Replikationen durchgeführt.

Likelihood-Analyse und bayesische Werte

Im Gegensatz zur Maximum-Parsimony-Analyse, die aus den vorhandenen Sequenzdaten den sparsamsten Baum konstruiert, sucht die Likelihood-Analyse, genauer die 'posterior probability', den Baum, der mit der größten Wahrscheinlichkeit die vorhandenen Daten erklärt. Parallel zur Baumberechnung werden die bayesischen Werte ermittelt, die angeben wie wahrscheinlich die jeweilige Astverzweigungen ist. Die Analyse wurde mit vier parallel laufenden Markov-Ketten und den Parametern 'GTR- (general time reversible) Model' für die sechs möglichen Mutationen, 'invgamma' für eine unklare Verteilung der Mutationen über die Sequenz und einer Million Generationen durchgeführt. Jede hundertste Generation wurde gespeichert. Die ersten 1.000 Bäume wurden gelöscht ('burn in') und aus den übrigen Bäumen ein 'majority-rule' Baum berechnet.

Homoplasie-Werte

Um den Grad der Homoplasie des Datensatzes einschätzen zu können, wurde der 'consistency index' (CI) und 'retention index' (RI) berechnet (Farris, 1989; Kluge & Farris, 1969). Dabei wird die Anzahl der tatsächlich benötigten Merkmaländerungen ins Verhältnis zur theoretisch kleinsten erforderlichen Anzahl der Transformationen gesetzt (vgl. Swofford, 2002). Hohe CI- und RI-Werte (nahe 1) deuten auf einen Datensatz mit geringer Homoplasie hin.

3 Analyse I - Ergebnisse und Diskussion

3.1 Berechnungen, Indizes und Unterstützungswerte

Für die Klärung der Abgrenzung der Unterfamilie der Pooideae von den benachbarten Unterfamilien sowie für die phylogenetische Struktur innerhalb der Pooideae und der Tribus Aveneae, wurden 133 Taxa aus den Pooideae, Bambusoideae, Ehrhartoideae und die Gattungen *Aristida*, *Eragrostis* und *Rhynchelytrum* aus dem PACCAD-Clade (oder PACCMAD- bzw. PACMAD-Clade, vgl. Duvall et al., 2007; Sánchez-Ken et al., 2007) untersucht. Als Außengruppe wurde *Pharus* [Pharoidae (Stapf) L. G. Clark & Judz.] eingesetzt (vgl. Clark et al., 1995).

Die Berechnungsgrundlage der Analyse I bildet das Gesamtalignment der *matK*-Region mit einer Länge von 2342 Basenpaaren. Aufgrund von Alignmentproblemen wurden 61 Positionen von der Berechnung ausgeschlossen (Position 1581, 1828-1845, 2038, 2074 und 2303-2342). Zusätzlich wurden 55 Indels des Alignments binär kodiert und als 0/1-Matrix den DNA-Sequenzen angefügt. Damit standen insgesamt 320.032 Merkmale in der kombinierten Matrix für die Stammbaumanalyse zur Verfügung (2336 Matrixpositionen für 137 Taxa). Insgesamt fehlen durch Sequenzierprobleme etwa 11.000 Einzeldaten, und damit weniger als 3,4 % an der Gesamtdatenmenge (vgl. Tabelle 5).

Tabelle 5: Taxa mit fehlenden Daten über 230bp (= 10 %) in den Einzelsequenzen

Taxon	Summe der fehlenden Basenpositionen	Position im Alignment
<i>Amphibromus</i> sp.	629	865-1308, 2126-2303
<i>Aniselytron treutleri</i>	317	1096-1413
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	390	549-569, 1015-1294, 1778-1869
<i>Avena sativa</i>	723	1580-2303
<i>Brylkinia caudata</i>	541	1314-1855
<i>Corynephorus canescens</i>	358	518-571, 1012-1317
<i>Deschampsia danthonioides</i>	401	957-1294, 1781-1845
<i>Ehrharta longifolia</i>	684	1580-2303
<i>Gastridium ventricosum</i>	433	863-1296
<i>Graphephorum melicoideum</i>	235	533-571, 1099-1293
<i>Metcalfia mexicana</i>	760	527-1287
<i>Nassela tenuis</i>	723	1580-2303
<i>Pariana radiceflora</i>	723	1580-2303
<i>Pharus latifolius</i>	723	1580-2303
<i>Poidium uniolae</i>	400	841-1241
<i>Psathyrostachys juncea</i>	723	1580-2303
<i>Rostraria cristata</i>	474	1546-2020
<i>Simplicia bucharanii</i>	255	953-1208
<i>Zingeria biebersteiniana</i>	276	930-1206
<i>Zizania aquatica</i>	723	1580-2303

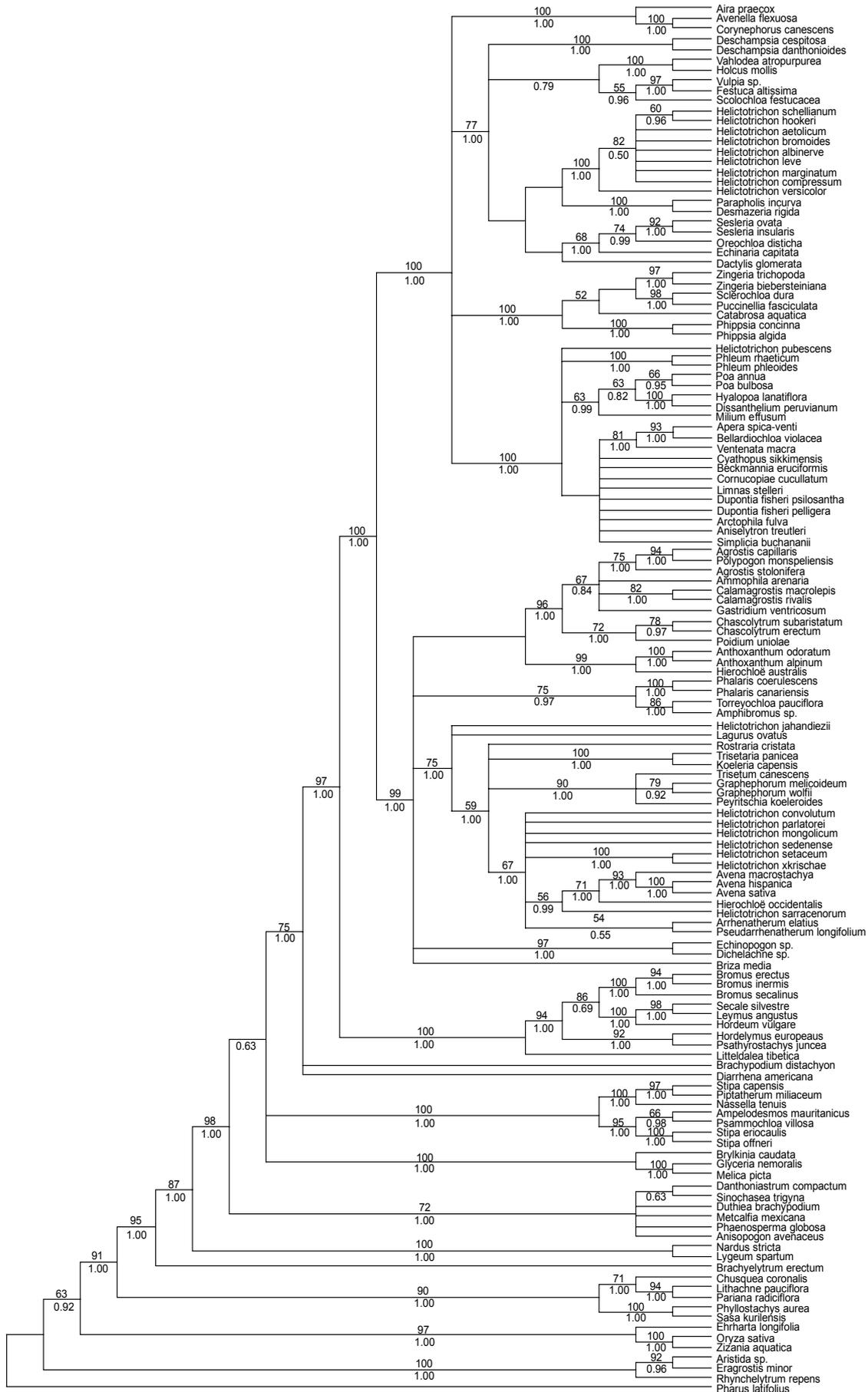


Abbildung 4: 'Strict-consensus' Baum der Maximum-Parsimony Analyse I der *matK*-Region. Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte

Bei Vergleichen der Substitutionsrate von verschiedenen Genen zeigte sich, dass *matK* eine der höchsten Substitutionsrate besitzt (Davis & Soreng, 2007; Johnson & Soltis, 1994; Liang & Hilu, 1996; Müller et al., 2006; Olmstead & Palmer, 1994; Steele & Vilgalys, 1994). In der vorliegenden Analyse I waren von den 2336 Positionen insgesamt 1011 variabel und 692 parsimony-informativ. Das entspricht einer Gesamtvariabilität von 43 % und, viel wichtiger, einem Anteil von 30 % parsimony-informativer Positionen im Gesamtdatensatz. Damit ist die *matK*-Region sehr gut geeignet, um die phylogenetischen Fragen von der Ebene der Unterfamilien bis zur inneren Struktur der Triben zu beantworten.

Mit Hilfe der Maximum-Parsimony Methode wurden 10.000 kürzeste Bäume (= Anzahl der 'Max Trees') auf einer Insel, mit einer Länge von 3045 gefunden (CI = 0,504, RI = 0,781). Aus diesen wurde ein 'strict-consensus' Baum berechnet (Abbildung 4). Ebenso wurden die nonparametrischen Unterstützungswerte (Bootstrap-Werte) für die einzelnen Stammbaumäste mittels Maximum-Parsimony ermittelt.

Um die Qualität der bayesischen Berechnungen abschätzen zu können, wird vom Programm die 'split frequency' ausgegeben. Sie gibt an, wie ähnlich die Bäume aus den zwei unabhängig voneinander laufenden Berechnungen sind. Je niedriger die 'split frequency' um so besser die Berechnung. Im Handbuch für Mr. Bayes 3.1 wird eine 'split frequency' kleiner 0,01 empfohlen (Ronquist et al., 2005). Aufgrund des großen Datensatzes und der damit verbundenen langen Rechenzeit, wurde die Berechnung auf 1 Million Generationen begrenzt. Nach diesen endete die bayesische Berechnung mit einer 'split frequency' von 0,014 und entspricht damit dem empfohlenem Wert von 0,01.

Sowohl die Bootstrap-Werte (BS) aus der Maximum-Parsimony Berechnung, als auch die 'posterior probability'-Werte (PP) der bayesischen Berechnung wurden über bzw. unter die entsprechenden Äste des 'strict-consensus' Baumes geschrieben (Abbildung 4). Beide Daten geben die statistische Unterstützung für die betreffenden Stammbaumäste wieder. Aufgrund unterschiedlicher Rechenalgorithmen sind die Werte unterschiedlich zu beurteilen. Generell sind die bayesischen Werte höher als die Bootstrap-Werte (Randle et al., 2005; Taylor & Piel, 2004). Dies liegt meist in der Wahl des Substitutionsmodells der bayesischen Berechnung begründet. Ist dieses Modell zu einfach, kommt es zu einer extremen Überbewertung, was sich in hohen PP-Unterstützungswerten widerspiegelt (Alfaro et al., 2003; Erixon et al., 2003). Deshalb wird in der folgenden Diskussion hauptsächlich auf die Bootstrap-Werte und bayesischen Werte >0.95 eingegangen.

3.2 PACCAD- und BEP-Clade

Die Ergebnisse der Analyse I der vorliegenden Arbeit zeigen das PACCAD-Clade (hier durch die Gattungen *Aristida*, *Eragrostis* und *Rhynchelytrum* beispielhaft vertreten), mit einer sehr guten Unterstützung von BS 100 und PP 1.00 als eine monophyletische Gruppe (Abbildung 4 und Abbildung 5). Das BEP-Clade ist ebenfalls monophyletisch und mit BS 63 und PP 0.92 gestützt.

Während Monophylie und Stabilität des PACCAD-Clades allgemein anerkannt sind, gibt es zum BEP-Clade widersprüchliche Aussagen (vgl. Tabelle 6).

Der in dieser Arbeit gefundene Bootstrap-Wert von 63 für das BEP-Clade entspricht fast genau dem Bootstrap-Wert des BEP-Clades in der Untersuchung der GPWG (2001) unter

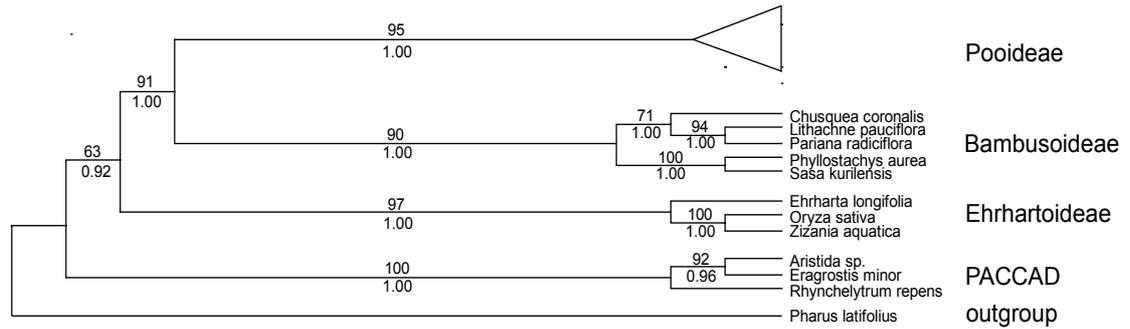


Abbildung 5: PACCAD- und BEP-Clade als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der *matK*-Region.

Tabelle 6: Übersicht über die Unterstützung des BEP-Clades in verschiedenen Analysen

Autor	Marker	BEP	Bootstrap-Werte
Untersuchungen der GPWG (2001)			
Barker et al. (1995), Doebley et al. (1990), Duvall & Morton (1996), Barker (1997)	<i>rbcl</i> (Chloroplast)	-	
Barker et al. (1999), Cummings et al. (1994)	<i>rpoC2</i> (Chloroplast)	+	56
Clark et al. (1995; 2000)	<i>ndhF</i> (Chloroplast)	+	<50
Davis & Soreng (1993), Soreng & Davis (1998)	RFLP (Chloroplast)	-	
GPWG (2001)	alle Chloroplastendaten	+	62
GPWG (2001)	alle Kerndaten	+	50
GPWG (2001)	alle molekularen Daten	+	90
GPWG (2001)	alle Daten	+	71
Hsiao et al. (1999)	ITS2 (Kern)	-	
Mason-Gamer et al. (1998)	GBSSI (Kern)	+	<50
Mathews & Sharrock (1996), Mathews et al. (2000)	<i>phyB</i> (Kern)	+	89
Soreng & Davis (1998)	Strukturelle Daten	-	
weitere Untersuchungen			
Bouchenak-Khelladi et al. (2008)	<i>rbcl</i> , <i>matK</i> und <i>trnL/F</i> (Chloroplast), Datensatz I	+	85
Bouchenak-Khelladi et al. (2008)	<i>rbcl</i> , <i>matK</i> und <i>trnL/F</i> (Chloroplast), Datensatz II	-	
Clark et al. (2000)	<i>ndhF</i> , <i>rbcl</i> (Chloroplast), <i>phyB</i> (Kern)	+	61
Davis & Soreng (2007)	<i>ndhF</i> , <i>ndhH</i> , <i>matK</i> , <i>rbcl</i> (Chloroplast), strukturelle Daten	+	(79 Jacknife)
Duvall et al. (2007)	<i>ndhF</i> , <i>rbcl</i> (Chloroplast); Maximum-Parsimony	+	65
Duvall et al. (2007)	<i>ndhF</i> , <i>rbcl</i> (Chloroplast); Neighbor-Joining	-	
Esen & Hilu (1989)	ELISA; 'average immunological cross-reactivity'	-	
Esen & Hilu (1989)	ELISA; 'Q correlation matrix'	+	ohne BS Analyse
Hamby & Zimmer (1988)	18S, 26S rDNA Regionen (Kern)	-	
Hilu & Wright (1982), Kellogg & Watson (1993)	Morphologie	-	
Hilu et al. (1999), Liang & Hilu (1996)	<i>matK</i> (Chloroplast)	-	
Hodkinson et al. (2007)	'supertree' Analyse	-	
Nadot et al. (1994)	<i>rps4</i> (Chloroplast)	-	
Zhang (2000)	<i>rp16</i> Intron (Chloroplast)	+	93

Beachtung aller molekularen Chloroplastendaten (BS 62). Ein höherer Wert, und damit eine bessere Unterstützung wurde nur mit dem Intron des plastidären *rp16* Gens (BS 93; Zhang, 2000), dem Datensatz (DS) 1 aus den plastidären Markern *rbcl*, *matK* und *trnL/F* (BS 85; Bouchenak-Khelladi et al., 2008), dem Kernmarker *phyB* (BS 89; Mathews & Sharrock, 1996; Mathews et al., 2000) und bei der Kombination aller molekularen Daten (BS 90) bzw. der gesamten Daten der GPWG (BS 71; 2001) erreicht (vgl. Tabelle 6).

Da die Ergebnisse sowohl für die Umgrenzung als auch für die Abfolge der Ufam. Ehrhartoideae, Bambusoideae und Pooideae bisher nicht eindeutig sind, sind weitere Untersuchungen für Klärung dieser relativ basalen Aufspaltung innerhalb der Gräser-Familie nötig.

3.3 Ehrhartoideae und Bambusoideae

Ehrhartoideae

Im Phylogramm der *matK*-Region bilden die Gattungen *Zizania*, *Oryza* und *Ehrharta*, nach dem PACCAD-Clade, die nächste monophyletische Einheit. Die drei Gattungen gehören zur Ufam. Ehrhartoideae und stehen als sehr gut gestützte (BS 97, PP 1.00) Schwestergruppe zu den Ufam. Bambusoideae und Pooideae. Die Schwesterstellung selbst ist schwach gestützt (BS 63, PP 0.92).

Im Gegensatz zu der vorliegenden Analyse gruppiert in der Untersuchung von Hilu et al. (1999) die Ufam. Ehrhartoideae mit dem PACCAD-Clade zusammen. Obwohl für Analyse I dieselben Sequenzen wie bei Hilu et al. (1999) genutzt wurden, ergibt sich ein anderes Bild. Allerdings haben schon Salamin et al. (2002) und Schmidt (2003) in ihren Arbeiten auf Probleme bei der Anwendung unterschiedlicher Rechenalgorithmen am Beispiel der Daten der GPWG (2001) hingewiesen. Damit, und/oder mit dem unterschiedlichen Set der weiteren untersuchten Sequenzen, könnten sich die Topologieunterschiede zwischen Hilu et al. (1999) und der vorliegenden Arbeit erklären (vgl. Hodkinson et al., 2007).

Die taxonomische Stellung der *Oryza*-Verwandtschaftsgruppe wird seit langer Zeit diskutiert. Sie wird entweder als eigene Ufam. Ehrhartoideae (Syn.: Oryzoideae Burmeist.), Teil der Bambusoideae oder der Pooideae aufgefasst (siehe Tabelle 7).

Im vorliegenden Stammbaum bilden die drei Gattungen aus der *Oryza*-Verwandtschaft (*Zizania*, *Oryza* und *Ehrharta*) eindeutig eine eigene, von den Bambusoideae und Pooideae abgetrennte Gruppe, die somit als eigenständige Unterfamilie angesehen werden kann.

Bambusoideae

Nach der Unterfamilie Ehrhartoideae zweigt die Unterfamilie Bambusoideae im Stammbaum ab. Die Taxa *Chusquea*, *Lithachne*, *Pariana*, *Phyllostachys* und *Sasa* bilden eine sehr gut gestützte monophyletische Gruppe (BS 90, PP 1.00). Diese ist mit BS 91 und PP 1.00 klar von der Unterfamilie der Pooideae abgetrennt.

Durch die unterschiedliche Auffassung bzgl. der Oryzeae, ist auch die Umgrenzung der Unterfamilie der Bambusoideae je nach Autor verschieden (vgl. Clark et al., 1995). Auch wird die phylogenetische Stellung dieser Unterfamilie innerhalb der Poaceae (basal oder abgeleitet) diskutiert (Kellogg & Watson, 1993).

In der Analyse I dieser Untersuchung sind klar zwei sehr gut unterstützte Gruppen (Ehrhartoideae und Bambusoideae) zu erkennen. Die Stellung der Bambusoideae als Schwester zu den Pooideae ist durch den hohen Bootstrap-Wert von 91 (PP 1.00) abgesichert, wohingegen die Schwesterstellung der Ehrhartoideae zu den Bambusoideae + Pooideae nur schwach unterstützt wird (BS 63, PP 0.92). Die trotz eines geringen BS-Wertes von 63 hohe 'posterior probability' von 0.92 unterstützt jedoch die Schwesterstellung der Ehrhartoideae zu den Bambusoideae + Pooideae, im Gegensatz zu einer Zuordnung der Unterfamilie zum PACCAD-Clade.

Tabelle 7: Einordnung der Oryzeae Dumort. nach Zhang (2000) mit Ergänzungen (*)

eigene Ufam. Ehrhartoideae	zur Ufam. Bambusoideae	zur Ufam. Pooideae
Bouchenak-Khelladi et al. (2008)*	Barker et al. (1995; 1999)	Cummings et al. (1994)
Clark et al. (2000; 1995)	Clayton & Renvoize (1986)	Doebley et al. (1990)
Davis & Soreng (2007)*	Clayton (1981)*	Hilu & Johnson (1991)
Duvall et al. (2007)*	Davis & Soreng (1993)	Roshevits (1946)
Duvall & Morton (1996)	GPWG (2001)*	Tzvelev (1989)
Gould & Shaw (1983)	Kellogg & Campbell (1987)	
Hamby & Zimmer (1988)	Kellogg & Watson (1993)	
Hilu & Wright (1982)	Sonderstrom & Ellis (1987)	
Hilu et al. (1999)*	Watson & Dallwitz (1992 onwards)*	
Hodkinson et al. (2007)*	Watson & Dallwitz (1992)	
Hsiao et al. (1999)*	Watson et al. (1985)	
Judziewicz & Clark (2007)*		
Liang & Hilu (1996)		
Mason-Gamer et al. (1998)*		
Mathews & Sharrock (1996)		
Mathews et al. (2000)*		
Nadot et al. (1994)		
Pilger (1954)		
Prat (1960)		
Soreng & Davis (1998)*		
Stebbins & Crampton (1961)		
Stebbins (1982)*		
Zhang (2000)		

3.4 Pooideae

Die nächste monophyletische Gruppe im Stammbaum ist wieder sehr gut unterstützt (BS 95, PP 1.00; Abbildung 4) und besteht aus Taxa der Pooideae. Die Abgrenzung und die innere Struktur dieser Unterfamilie bilden den Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit.

Die Pooideae sind krautige Pflanzen mit einem C₃-Photosyntheseweg. Sie haben eine häutige Ligula und die länglichen Blattspreiten besitzen keine Mikrohaare auf ihrer Oberfläche (außer Nardeae und Lygeae). Die Ährchen sind ein- bis mehrblütig und der Embryo ist vom poiden Typ, also ohne Mesokotyl und Skutellumspalte, aber mit Epiblast und gefaltetem Primärblatt (Clayton & Renvoize, 1986).

Seit Jahren unstrittig ist die Position der Pooideae als Schwestergruppe zum PACCAD-Clade, unabhängig davon, wie die Stellung der Ehrhartoideae und Bambusoideae ist (siehe z. B. GPWG, 2001; Hilu et al., 1999).

3.4.1 Basale Linien der Pooideae

Zu den als basale Linien angesehenen Triben gehören Ampelodesmeae, Brachyelytreae, Brachypodieae, Brylkinieae, Diarrheneae, Lygeae, Meliceae, Nardeae, Phaenospermateae und Stipeae (im Gegensatz zu den 'core Pooideae' Bromeae, Triticeae, Aveneae und Poeae; im Sinne von Davis & Soreng, 1993). In der vorliegenden Analyse bilden nur Brachyelytreae, Brachypodieae und Diarrheneae eigene monophyletische Gruppen. Von den übrigen Triben formen immer zwei eine monophyletische Einheit (Lygeae und Nardeae, Stipeae und Ampelodesmeae, Meliceae und Brylkinieae). Die Tribus Phaenospermateae gruppiert mit Taxa, die traditionell zu den Aveneae gestellt wurden (Clayton & Renvoize, 1986; Abbildung 4 und Abbildung 7).

Studien von Hilu (2004) zeigten, dass die basalen Linien der Pooideae eine höhere Chromosomenzahl haben als die 'core' Pooideae. So sind die *Brachyelytreae* durch $x = 11$, *Nardeae* $x = 13$, *Lygeae* $x = 10$, *Meliceae* $x = 9, 10$, *Brylkinieae* $x = 10$, *Stipeae* vermutlich $x = 11$, *Ampelodesmos* $x = 12$ und *Diarrheneae* vermutlich $x = 10$ gekennzeichnet, demgegenüber die 'core' Pooideae durch $x = 7$ charakterisiert sind. Für *Anisopogon*, *Metcalfia* und *Sinohasea* ist die Chromosomenzahl unbekannt, während für *Phaenosperma* $2n = 24$ angegeben wird und nach Kammacher et al. (1973) auf $x = 12$ basiert. Für *Duthiea oligostachya* (Munro ex Aitch.) Stapf wurde von Mehra & Sharma (1977) mit $2n = 14$ angegeben, ebenso für *Danthoniastrum compactum* (Kožuharov & Petrova, 1991). Für *D. compactum* wurde die Angabe von Winterfeld (2006) auf $2n = 24$ basierend auf $x = 12$ korrigiert.

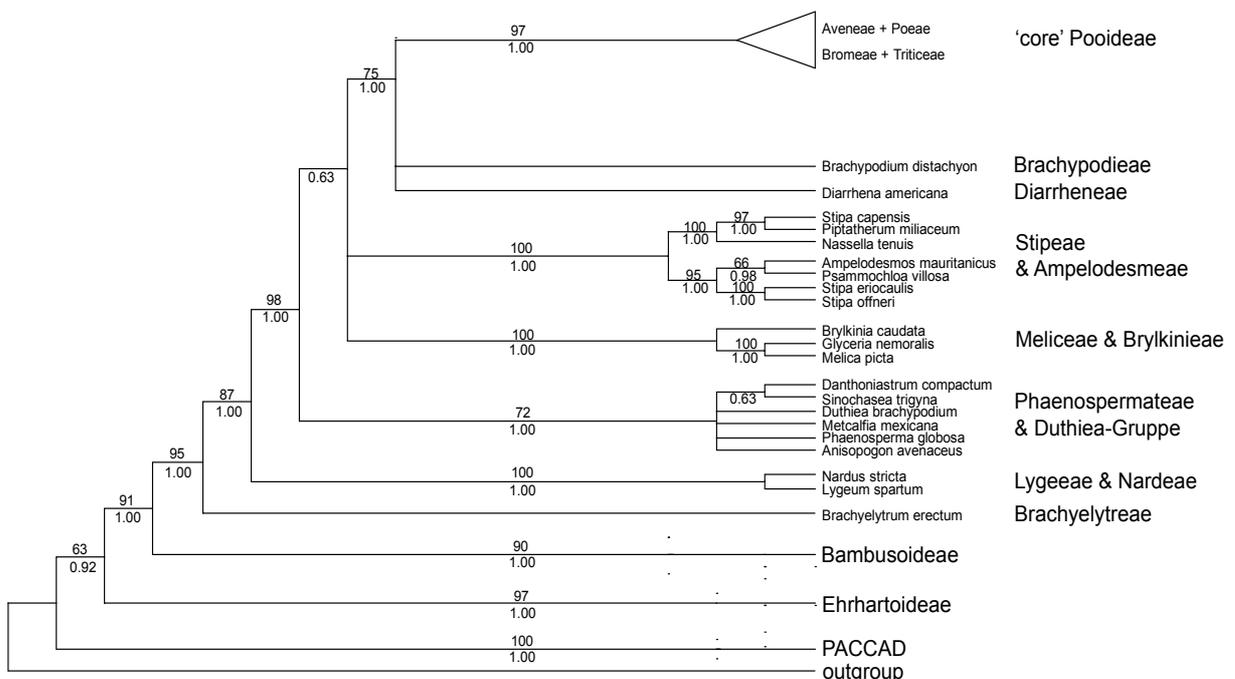


Abbildung 7: Basale Äste der Pooideae als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der *matK*-Region.

Brachyelytreae

An der Basis der Unterfamilie der Pooideae steht als Schwester zu allen anderen Taxa die Gattung *Brachyelytrum*. Die Schwesterstellung ist mit BS 95 und PP 1.00 sehr gut unterstützt.

Brachyelytrum erectum wurde lange als monotypisch für die Gattung angesehen. Inzwischen wird aber von einer Gattung mit bis zu drei Arten [*B. erectum*, *B. aristosum* (Michx.) Trel., *B. japonicum* (Hack.) Matsum. ex Honda] ausgegangen (Saarela et al., 2003). Morphologisch ist die ausdauernde Gattung durch spärliche Rispen und einblütige Ährchen mit kleinen, ungleichen Hüllspelzen gekennzeichnet. Wegen ihrem C3-Photosyntheseweg, der temperaten Verbreitung und fehlender Mikrohaare auf der Blattepidermis wurde die Gattung meist zur Unterfamilie Pooideae, und dabei entweder als eigene Tribus Brachyelytreae behandelt oder zu den Triben Poeae, Bromeae, Agrostideae Bercht. & J. Presl bzw. der Ufam. Arundinoideae gestellt. Auch wurde eine Stellung in der Nähe der Stipeae oder als eigene, unplatzierte Unterfamilie diskutiert (vgl. Campbell et al., 1986; Soreng & Davis, 1998). Andere morphologische Merkmale, wie vorhandene Adern in den Lodikulae und eine ausgebildete Skutellumspalte, waren Argumente für eine Einordnung von *Brachyelytrum* innerhalb der Bambusoideae und außerhalb der Pooideae (vgl. Campbell et al., 1986).

Verschiedene molekulare Untersuchungen unterstützen die Schwesterstellung von *Brachyelytrum* zu den Pooideae (DS 2, Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Clark et al., 1995; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Duvall et al., 2007; Hilu et al., 1999; Hsiao et al., 1999; Kellogg & Linder, 1995; Zhang, 2000). Auch bei der Kombination von morphologischen und molekularen Merkmalen wurde diese Verwandtschaft beobachtet (GPWG, 2001; Soreng & Davis, 1998; 2000).

Aufgrund der oben diskutierten Ergebnisse kann eine Eingliederung von *Brachyelytrum* in die Tribus Poeae, Bromeae, Agrostideae oder Arundinoideae ausgeschlossen werden. Die monotypische Gattung *Brachyelytrum* nimmt damit eine Stellung als eigene Tribus ein.

Lygeae und Nardeae

Als zweiter Ast an der Basis der Pooideae zweigt ein sehr gut unterstütztes clade ab (BS 100, PP 1.00). Dieses wird, als Schwesterclade zu allen übrigen Pooideae, von den Taxa *Lygeum spartum* und *Nardus stricta* gebildet (BS 87, PP 1.00). Beide Arten werden als einzige Vertreter der Tribus Lygeae bzw. Nardeae geführt.

Lygeum spartum kommt in trockenen und teilweise salzigen Tieflandsgebieten des Mittelmeerraumes vor, wohingegen *Nardus stricta* in Zentral- und Nordeuropa verbreitet ist. Dort findet man die Art hauptsächlich in Heidegebieten und auf Sandböden, seltener auch in den Dünentälern der Tieflandsküsten. Neben einer gewissen Salztoleranz verbindet auch eine Reihe morphologischer Merkmale diese beiden Taxa. So haben sie im Gegensatz zu anderen Pooideae miteinander verschmolzene Griffel, keine Lodikulae und keine oder nur sehr kleine Hüllspelzen. Wegen dieser, von anderen Pooideae abweichenden, Infloreszenzstruktur wurden beide Taxa als jeweils eigene Triben geführt (z. B. Clayton & Renvoize, 1986; GPWG, 2001; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Es gibt außerdem einige plesiomorphe Merkmale, wie die zweizelligen

Mikrohaare, die *Lygeum* und *Nardus* mit den Ufam. Bambusoideae und Arundinoideae, aber nicht mit der Ufam. Pooideae teilen (Clayton & Renvoize, 1986; Kellogg & Campbell, 1987). Die Einordnung der ungewöhnlichen Gattungen *Lygeum* und *Nardus* an die Basis der Unterfamilie Pooideae wurde schon von Arber (1928) und Clayton & Renvoize (1986) vorgeschlagen. Die basale Stellung sowie die Monophylie der Gruppe wurde durch z.T. kombinierter Analysen von Chloroplastensequenzen (*matK*, *ndhF*, *ndhH*, *rbcL*, *rpoC2*, *rps4*, *trnL/F*), Chloroplasten-RFLPs und Kernsequenzen (GBSSI, ITS, *phyB*) bestätigt (DS 2, Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Davis & Soreng, 2007; Duvall et al., 2007; Hsiao et al., 1999; Mason-Gamer et al., 1998; Mathews et al., 2000). Nur bei Kellogg & Campbell (1987) und Kellogg & Watson (1993) nahm *Lygeum* eine variable Position ein. *Nardus stricta* war in diese Untersuchung nicht mit eingeschlossen.

Aufgrund der verfügbaren morphologischen und molekularen Daten wird vorgeschlagen, beide Triben zu einer Tribus zusammenzufassen. Nach nomenklatorischer Priorität müsste diese Tribus dann *Nardeae* Koch heißen.

Phaenospermateae und *Duthiea*-Gruppe

Die dritte monophyletische Gruppe (BS 72, PP 1.00) wird von Arten gebildet, die bisher zu ganz unterschiedlichen Unterfamilien oder Triben gezählt wurden. Die monotypische Gattung *Anisopogon* (Ufam. Arundinoideae) bildet hier mit *Phaenosperma* (Ufam. Bambusoideae) und der *Duthiea*-Gruppe (*Danthoniastrum*, *Duthiea*, *Metcalfia*, *Sinochasea*; alle Ufam. Pooideae) eine nicht weiter aufgelöste Gruppe.

Die Mitglieder der gesamten Gruppe sind durch einige nicht ganz konsistente, morphologische Merkmale charakterisiert. So besitzen sie wie fast alle Pooideae, eine häutige Ligula und keine zweizelligen Mikrohaare auf der Blattoberfläche (unsicher für *Duthiea*; vgl. Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Mit Ausnahme von *Phaenosperma* sind die Deckspelzen begrannt. Bei *Danthoniastrum*, *Duthiea* und *Sinochasea* entspringt die Granne in der ausgerandeten Spitze, bei *Anisopogon* auf dem Rücken der Spelze (Sharp & Simon, 2002; Soreng & Davis, 1998). *Danthoniastrum*, *Phaenosperma* und *Anisopogon* haben drei Lodikulae. Für *Sinochasea* werden zwei oder drei und für *Duthiea* keine oder zwei angegeben (Soreng & Davis, 1998; Wu & Phillips, 2006). Alle Karyopsen haben ein langes lineares Hilum und ein festes Endosperm (unbekannt für *Sinochasea*; vgl. Watson & Dallwitz, 1992 onwards)

Phaenosperma

Die südostasiatisch verbreitete Art *Phaenosperma globosa*, einziger Vertreter der Tribus *Phaenospermateae*, wurde meist zu der Ufam. Bambusoideae gestellt, hatte aber hier eine eher isolierte Position (Campbell et al., 1986; Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Die Art besitzt einige mikromorphologische Merkmale (z. B. keine Mikrohaare, Lodikulae ohne Leitbündel, parallel angeordnete Nebenzellen an den Stomata), und Merkmale des Embryos (vorhandener Epiblast) und des Keimlings (kurzes Mesokotylinternodium), die typisch für die Pooideae sind (Kellogg & Campbell, 1987; Kellogg & Watson, 1993). Die Stellung von *Phaenosperma* in die Ufam. Pooideae ist durch die Ergebnisse von z. T. kombinierten Sequenzanalysen gestützt (DS 2, Bouchenak-Khelladi et

al., 2008; Clark et al., 1995; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Duvall et al., 2007; GPWG, 2001).

Anisopogon

Anisopogon avenaceus wurde von Clayton & Renvoize (1986) zur Ufam. Arundinoideae, Tribus Arundineae und von Watson & Dallwitz (1992 onwards) zur Unterfamilie Stipoideae gestellt. Mit letzterer hat *Anisopogon* auch einige morphologische Merkmale, wie vorhandener Epiblast, kurzes Mesokotylinternodium und fehlende Gefäßadern in den Lodikulae gemeinsam (Kellogg & Campbell, 1987; Soreng & Davis, 1998). Auch ist die Zusammensetzung der Aminosäuren im Endosperm sehr ähnlich (Yeoh & Watson, 1981; Yeoh & Watson, 1987). Vor diesem Hintergrund überrascht die Stellung von *Anisopogon* in der Nähe der Basis der Pooideae in molekularbiologischen Untersuchungen nicht (Barker et al., 1999; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Duvall et al., 2007; GPWG, 2001; Jacobs et al., 2007; Mathews et al., 2000; Soreng & Davis, 1998).

Duthiea-Gruppe

Zwei der vier Gattungen der Gruppe (*Danthoniastrum* und *Metcalfia*) wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit erstmals molekular untersucht.

Die balkanisch-kaukasisch verbreitete, möglicherweise monotypische Gattung *Danthoniastrum* (für eine evtl. zweite Arte vgl. Scholz, 1982), die große Gattung *Duthiea* aus dem Himalaja, die in Mexiko verbreitete Gattung *Metcalfia* und die monotypische Gattung *Sinochasea* aus Südwest-China wurden entweder als basale Subtribus Duthieinae in die Aveneae (Clayton & Renvoize, 1986), die Stipeae oder die Danthonieae Zotov eingegliedert (Tzvelev, 1977; Watson & Dallwitz, 1992; 1992 onwards; Wu & Phillips, 2006). *Danthoniastrum compactum* wurde in der Vergangenheit mindestens vier verschiedenen Gattungen zugeordnet (*Avena*, *Avenastrum* Jess., *Arrhenatherum* und *Helictotrichon*) bevor *Danthoniastrum* als eigenständige Gattung beschrieben wurde (Baum, 1973). Auch die *Duthiea*-Arten wurden zeitweise *Avena*, *Arrhenatherum* oder *Helictotrichon* zugeordnet (Baum, 1973). In der Flora of China werden noch *Thrixgyne* Keng und *Trivaenopsis* Candargy als Synonyme für *Duthiea* geführt (Wu & Phillips, 2006).

In der vorliegenden Arbeit sind *Danthoniastrum*, *Duthiea*, *Metcalfia* und *Sinochasea* klar von den übrigen Gattungen der Aveneae getrennt (BS 98, PP 1.00) und somit aus den Aveneae auszuschließen.

Die aufgeführten morphologischen Merkmale und die Ergebnisse der molekularen Daten untermauern die Stellung der *Duthiea*-Gruppe inkl. *Anisopogon* und *Phaenosperma* außerhalb der Aveneae und, vermutlich nahe, aber nicht innerhalb der Stipeae (Barkworth & Everett, 1987; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Schneider et al., in press). Dieses Ergebnis wird von Untersuchungen, in denen nur *Anisopogon* und *Phaenosperma* einbezogen waren, unterstützt (Catalán et al., 1997; Clark et al., 1995; Duvall et al., 2007; Mathews et al., 2000; Soreng & Davis, 1998).

Wenn sich der Status als eigene Tribus in weiteren Studien erhärten sollte, wäre der taxonomisch korrekte Name *Phaenospermateae* Renvoize & Clayton (vgl. Davis & Soreng, 2007).

Die folgenden drei monophyletischen Gruppen (Meliceae & Brylkinieae, Stipeae & Ampelodesmeae und die übrigen Pooideae) stehen im 'strict-consensus' Baum der Maximum-Parsimony Analyse in einer Trichotomie. Im 'majority-rule' Baum der bayesischen Analyse (siehe Anhang) ist die Trichotomie aufgelöst, und es zeigt sich erst eine Abspaltung der Meliceae & Brylkinieae (PP 0.63), dann der Stipeae & Ampelodesmeae (PP 0.93), gefolgt von den übrigen Pooideae.

Meliceae und Brylkinieae

Ein Ast der Trichotomie wird mit einer sehr guten Unterstützung (BS 100, PP 1.00) aus *Melica picta* und *Glyceria nemoralis* (beide Meliceae; BS 100, PP 1.00) sowie *Brylkinia caudata* (Brylkinieae) gebildet.

Brylkinia

Die Gattung *Brylkinia* wurde im Rahmen dieser Arbeit zum ersten Mal molekular untersucht. *Brylkinia caudata* besitzt einige auffällige morphologische Merkmale die sie mit den Vertretern der Meliceae teilt. Dies sind beispielsweise verwachsene Blattscheiden und teilweise verwachsene und fleischige, bei *Brylkinia* distal häutige Lodikulae. Von Tateoka (1957) und Clayton & Renvoize (1986) wurden die Lodikulae von *Brylkinia* als frei beschrieben, aber Macfarlane & Watson (1980; 1982) korrigierten diese Aussage.

In der Vergangenheit wurde *Brylkinia* entweder bei den Meliceae aufgeführt (Macfarlane, 1987; Macfarlane & Watson, 1982; Watson & Dallwitz, 1992; 1992 onwards) oder wegen ihrer ungewöhnlichen Ährchen und den Gynoeceum-Merkmalen als eigene Tribus in die Nähe der Meliceae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Decker, 1964b; Tzvelev, 1989). Nur Mejia-Saulés & Bisby (2000) haben in ihrer Analyse morphologischer Merkmale eine engere Verwandtschaft von *Brylkinia* zu *Diarrhena* und *Brachypodium* als zu den Meliceae gefunden.

Melica und *Glyceria*

Bei Untersuchungen der Meliceae, die auf morphologischen Daten basieren, bilden *Glyceria* und *Melica* (GPWG, 2001), mit *Schizachne* Hackel (Soreng & Davis, 1998), *Pleuropogon* R. Br. (Soreng & Davis, 2000) und weiteren Taxa der Meliceae (Mejia-Saulés & Bisby, 2000) immer eine monophyletische Gruppe. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stehen im Einklang mit den Resultaten früherer molekularer Untersuchungen (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Davis & Soreng, 1993; 2007; Duvall et al., 2007; GPWG, 2001; Hsiao et al., 1995; Mathews et al., 2000; Soreng et al., 1990). Eine Ausnahme bildet nur die GBSSI-Studie von Mason-Gamer et al. (1998) in der die Gattungen *Melica* und *Glyceria* nicht zusammen fallen. Dort fehlt aber eine Bootstrap-Unterstützung für eine alternative Phylogenie.

Die vorliegende Analyse unterstützt damit eine vergleichsweise enge Umschreibung der Tribus nach Clayton & Renvoize (1986) und Tzvelev (1989). Mit *Brylkinia* als Schwestergattung zu der *Glyceria/Melica*-Gruppe ist nun eine Tribus Meliceae entstanden, die um *Brylkinia* erweitert wurde.

Stipeae und Ampelodesmeae

Die Tribus Stipeae bildet mit den Gattungen *Ampelodesmos* und *Psammochloa* einen weiteren Ast der Trichotomie. Diese sehr gut unterstützte Gruppe (BS 100, PP 1.00) ist somit Teil der Ufam. Pooideae. Bemerkenswert ist, dass die Gattung *Stipa* in zwei sehr gut unterstützte Gruppen zerfällt und damit polyphyletisch ist.

Die eine Gruppe (BS 100, PP 1.00) wird von der mediterran verbreiteten ein- bzw. zweijährigen *Stipa capensis*, mit der mediterran-turanisch verbreiteten *Pipthaterum miliaceum* (BS 97, PP 1.00) und der südamerikanischen *Nassella tenuis* (beide ausdauernd) gebildet. In der zweiten Gruppe (BS 95, PP 1.00) stehen die untersuchten ausdauernden *Stipa*-Arten, *S. eriocalis* aus Südosteuropa und *S. offneri* aus der Mediterraneis (BS 100, PP 1.00), die die Schwestergruppe zu der mediterran verbreiteten Art *Ampelodesmos mauritanicus* und dem in der Mongolei und Nordchina endemischen Steppen- und Dünengras *Psammochloa villosa* sind (BS 66, PP 0.98).

Ampelodesmos

Die Gattung *Ampelodesmos* wurde wegen ihrer ungewöhnlichen Kombination von morphologischen Eigenschaften, die entweder typisch für *Stipeae* oder *Poeae* sind, lange als nicht einzuordnende Gattung betrachtet. Soreng & Davis (2000: 71) diskutierten sogar eine mögliche intertribale Hybridisierung. Aufgrund dieser Merkmale wurde die Gattung von Barkworth & Everett (1987) aus den *Stipeae* ausgeschlossen. Clayton & Renvoize (1986) sahen sie als basales Mitglied der *Poeae* an. Andere Autoren (Barkworth, 2007; GPWG, 2001; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992; 1992 onwards) betrachteten das Taxon als monotypische Tribus *Ampelodesmeae*. Allerdings bemerkte schon Decker (1964a) die große Ähnlichkeit von *Ampelodesmos* und *Stipa* und diskutierte den Zusammenschluss der beiden Gattungen in einer gemeinsamen Tribus.

Die jetzige Stellung innerhalb der *Stipeae* stimmt mit den Ergebnissen von früheren molekularen Studien von Chloroplasten RFLPs und Sequenzdaten von ribosomaler (ITS, GBSSI) und plastidärer DNA (*matK*, *ndhF*, *ndhH*, *rbcL* und *trnL/F*) überein (DS 2, Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Davis & Soreng, 1993; 2007; Duvall et al., 2007; GPWG, 2001; Hsiao et al., 1999; Soreng & Davis, 1998; 2000). Die Schwestergruppenbeziehung von *Ampelodesmos* und *Psammochloa* ist durch einen geringen Bootstrap-Wert (BS 66), aber eine hohe 'posterior probability' (0.98) gestützt. Zudem liegen beide Gattungen innerhalb des sehr gut unterstützten clades der *Stipeae*. Als Ergebnis dieser Untersuchungen muss *Ampelodesmos* als neues Mitglied der Tribus *Stipeae* angesehen werden.

Die Aussagen früherer Studien, die hauptsächlich strukturelle Merkmale nutzten um die *Stipeae* zu anderen Ufam. als zu den *Pooideae* zu stellen oder sie sogar als selbständige Unterfamilie *Stipoideae* zu betrachten (z. B. Baum, 1987; Watson & Dallwitz, 1992 onwards), sind durch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung widerlegt.

Charakteristische Merkmale für die *Stipeae* (inkl. *Ampelodesmeae*) sind drei Lodikulae pro Blüte bei gleichzeitiger Einblütigkeit der Ährchen. Eine Ausnahme bildet hier nur *Ampelodesmos mauritanicus* mit vielblütigen Ährchen. Mit dem Ausschluss der grannenlosen Gattung *Milium* aus den *Stipeae*, welcher schon von Soreng & Davis (2000) angeregt und von der vorliegenden Analyse bestätigt wurde, und der Beobachtung von (leicht abbrechenden) Grannen bei *Psammochloa* (Macfarlane & Watson, 1980) ist die

Tribus Stipeae (inkl. Ampelodesmeae) jetzt eindeutig durch begrante Deckspelzen charakterisiert.

Der dritte Ast der Trichotomie aus Meliceae + Brylkinieae, Stipeae + Ampelodesmeae und den übrigen Pooideae ist selbst eine Trichotomie, bestehend aus den Triben Diarrheneae, Brachypodieae und den 'core' Pooideae.

Im Gegensatz zum 'majority-rule' Baum der bayesischen Analyse, ist die Trichotomie im 'strict-consensus' Baum der Bootstrap-Analyse mit guten bis sehr guten Unterstützungswerten aufgelöst (BS 97, 75, 97).

Diarrheneae

Die Schwesterstellung von *Diarrhena americana* zu den Brachypodieae, Bromeae + Triticeae und Aveneae + Poeae wird mit einem Bootstrap-Wert von 97 sehr gut unterstützt, auch wenn sie im 'strict-consensus' Baum nicht aufgelöst ist.

Durch einige morphologische Merkmale der Gattung *Diarrhena*, wie der bambusoide Embryo und die Struktur der Lodikulae und Karyopsen, sahen sich manche Autoren veranlasst, die monotypische Tribus Diarrheneae zu der Ufam. Bambusoideae zu stellen (z. B. Clayton & Renvoize, 1986; Kellogg & Watson, 1993; Macfarlane & Watson, 1980; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Neben den Ähnlichkeiten zu den Bambusoideae wurden gleichzeitig aber auch Gemeinsamkeiten mit Taxa der Ufam. Pooideae bemerkt, und deshalb *Diarrhena* von anderen Autoren nahe zu oder sogar innerhalb der Pooideae gestellt (z. B. Hilu & Wright, 1982; Kellogg & Campbell, 1987). Die Ergebnisse der letztgenannten morphologischen Untersuchungen wurden später durch molekulare Studien an Kern- und Chloroplasten-DNA bestätigt. Diese zeigten *Diarrhena* immer innerhalb der Pooideae, wenn auch an verschiedenen Stellen im Stammbaum.

So stand *Diarrhena* entweder als Schwester zur Tribus Stipeae (Neighbor-Joining Analyse), bzw. zu allen Pooideae (Maximum-Parsimony Analyse; Hsiao et al., 1999), als Schwester zu *Brachypodium*, den Meliceae und den 'core' Pooideae (Davis & Soreng, 1993; Soreng & Davis, 2000), als Schwester zu *Brachypodium* und den 'core' Pooideae (DS 2, Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Davis & Soreng, 2007; GPWG, 2001; Schneider et al., in press) oder als Schwester nur zu den 'core' Pooideae (Catalán et al., 1997; Clark et al., 1995; Duvall et al., 2007; Mathews et al., 2000; Soreng & Davis, 1998).

Aufgrund der letztgenannten Ergebnisse aus den Analysen kombinierter Datensätze und den, mit guten bis sehr guten Bootstrap-Werten unterstützten Ergebnissen dieser Arbeit, wird eine Einordnung von *Diarrhena americana* in eine eigene Tribus als Schwester zu den Brachypodieae und den 'core' Pooideae vorgeschlagen.

Brachypodieae

Ein weiterer Ast der Trichotomie des 'strict-consensus' Baumes wird von *Brachypodium distachyon* gebildet. Die Unterstützung für die Schwesterstellung zu den Bromeae + Triticeae und Aveneae + Poeae ist mit BS 75 gut.

Die Gattung *Brachypodium* teilt einige morphologische Merkmale mit den Bromeae und Triticeae. Dies sind die langgestreckte Karyopse, an der Spitze behaarte Ovarien und einfache, runde Stärkekörner (Catalán et al., 1995; Clayton & Renvoize, 1986; Schippmann, 1991; Tateoka, 1962). Aufgrund dieser Merkmale stellen einige Autoren *Brachypodium* in die Nähe der Triticeae (u. a. Clayton & Renvoize, 1986; Hilu & Wright, 1982). Andere Merkmale, wie die allgemeine Chromosomenzahl von $x = 9$ ('core' Pooideae meist $x = 7$) und kürzeren Chromosomen als bei den Bromeae und Triticeae, sprechen für die Abtrennung als eigene Tribus (vgl. GPWG, 2001; Hilu et al., 1999; Schippmann, 1991).

Die molekularen Untersuchungen zeigen ebenfalls kein eindeutiges Bild bezüglich der Stellung von *Brachypodium* in der Ufam. Pooideae. In ersten Untersuchungen an Chloroplasten RFLPs bzw. aus der Kombination von Chloroplasten RFLPs und strukturellen Daten ist *Brachypodium* entweder Schwester zu den Meliceae (Davis & Soreng, 1993; Soreng & Davis, 1998; 2000) oder nur zu den Bromeae + Triticeae (Soreng et al., 1990). Auf Grund dieser Ergebnisse wurde *Brachypodium* zu der Tribus Triticeae (vgl. Clayton & Renvoize, 1986), einer Supertribus Triticodae T. D. Macfarl. (Macfarlane, 1987; Macfarlane & Watson, 1982; Watson & Dallwitz, 1992; 1992 onwards) oder sehr nahe der Meliceae zugeordnet. Spätere umfangreichere molekular-systematische Analysen sahen *Brachypodium* entweder als Schwester zu *Diarrhena* und den 'core' Pooideae (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; GPWG, 2001; Mathews et al., 2000) oder als Schwester nur zu den 'core' Pooideae (Catalán & Olmstead, 2000; Catalán et al., 1995; 1997; Davis & Soreng, 2007; Duvall et al., 2007; GPWG, 2001; Hilu et al., 1999; Hsiao et al., 1994; 1995; Hsiao et al., 1999; Shi et al., 1993; Soreng et al., 2007).

Damit bestätigen die Ergebnisse der Analyse I der vorliegenden Arbeit (Brachypodieae als Schwester zu den 'core' Pooideae) die meisten molekularen Arbeiten. Die Abtrennung der Gattung *Brachypodium* zu einer eigenständigen monotypischen Tribus Brachypodieae wird damit bestätigt.

3.4.2 'Core' Pooideae

Die Triben Bromeae + Triticeae und Aveneae + Poeae bilden zwei sehr gut getrennte Schwestergruppen (BS 97, PP 1.00; Abbildung 8). Diese vier Triben werden oft als 'core' Pooideae bezeichnet (im Sinne von Davis & Soreng, 1993). Beide Schwestergruppen sind monophyletisch und ebenfalls sehr gut unterstützt (BS 100, PP 1.00; BS 99, PP 1.00).

Der Komplex aus Bromeae + Triticeae und Aveneae + Poeae ist nach dem Ausschluss der Gattungen *Ampelodesmos* (jetzt Stipeae), *Danthoniastrum*, *Duthiea*, *Metcalfia* und *Sinochasea* (jetzt Phaenospermateae) in der Regel durch eine Basischromosomenzahl von $x = 7$ und „große“ Chromosomen gekennzeichnet. Abweichungen in der Basischromosomenzahl wurden u. a. bei *Anthoxanthum* ($x = 5$), *Antinoria* ($x = 9$), *Catabrosa* ($x = 10$), *Deschampsia* ($x = 7, 13, 14$), *Milium* ($x = 4, 5, 7, 9$), *Periballia* ($x = 4, 7, 9$), *Trisetum*

($x = 6, 7$) und *Zingeria* ($x = 2$) gefunden (vgl. Winterfeld, 2006). Die meist zwei Lodikulae sind häutig und nicht verwachsen. Eine Ausnahme von der Regel bilden die Gattungen *Alopecurus*, *Ammochloa*, *Cornucopiae* und *Rhizocephalus*, welche keine Lodikulae besitzen.

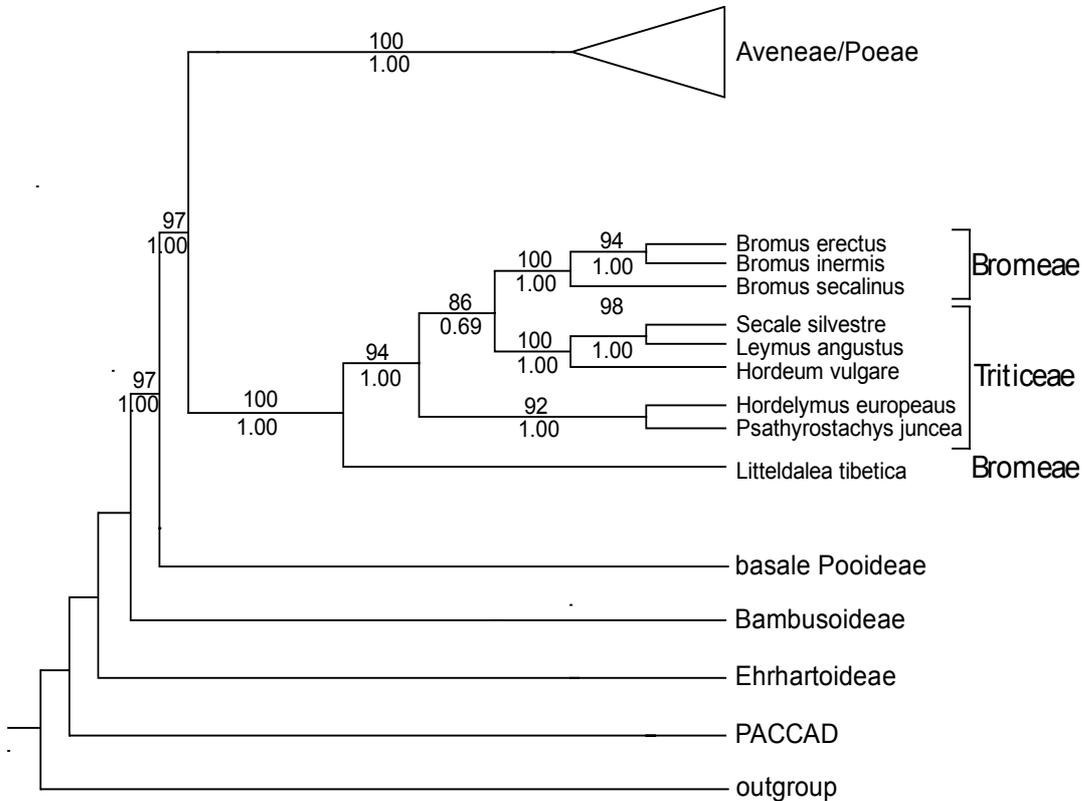


Abbildung 8: Triben Bromeae und Triticeae als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der *matK*-Region.

Bromeae und Triticeae

Der Komplex aus den traditionellen Bromeae und Triticeae (Blattner, 2004; Clayton & Renvoize, 1986) bildet eine sehr gut gestützte monophyletische Einheit (BS 100, PP 1.00; Abbildung 4 und Abbildung 8).

Von ihrem Schwesterkomplex den Aveneae/Poeae unterscheiden sich die Bromeae/Triticeae unter anderem durch das fehlende Mesokotyl bei den Keimlingen (Abbildung 9-3; Harberd, 1972; Hoshikawa, 1969), den runden, nicht zusammengesetzten Stärkekörnern im Endosperm (Abbildung 10-1; Tateoka, 1962) und den terminalen und nicht internen Glucoseresten im Speicherstoff Fruktan (Bonnett et al., 1997).

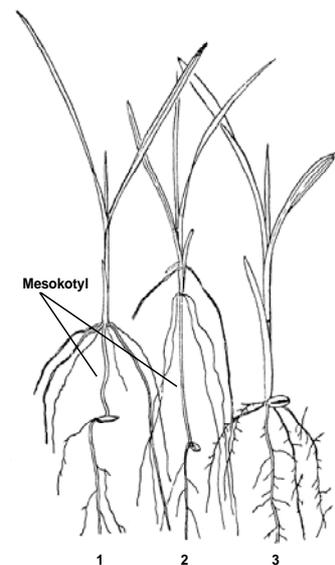


Abbildung 9: Keimlinge von (1) *Festuca extremiorientalis* Ohwi, (2) *Poa annua* L., (3) *Triticum aestivum* L. (ohne Mesokotyl); nach Hoshikawa (1969)

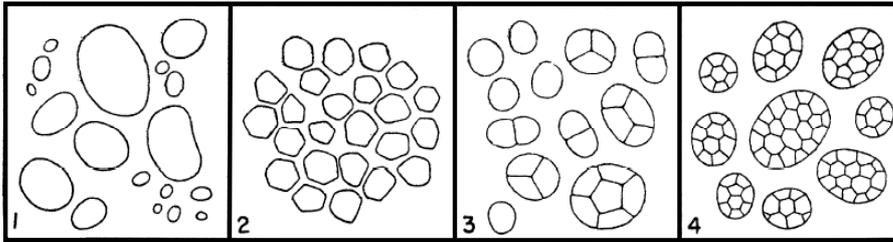


Abbildung 10: Form der Stärkekörner in (1) *Agropyron tuskusiense* Ohwi, (2) *Panicum cladestinum* L., (3) *Perotis indica* O. Ktze und (4) *Festuca rubra* L.; nach Tateoka (1962)

Littledalea

Als erster Ast dieses Komplexes zweigt die Gattung *Littledalea* ab. Sie ist somit Schwester zu den übrigen Bromeae und Triticeae.

Die monotypische *Littledalea* ist eine mehrjährige zentralasiatisch verbreitete Gattung. Sie wurde in der Vergangenheit entweder zu den Bromeae (z. B. Clayton & Renvoize, 1986; Tzvelev, 1989) oder den Poeae gestellt (Macfarlane & Watson, 1980; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Schon Smith (1970) sah in *Littledalea* eine Gattung, die eine ursprünglichere Stellung im Verhältnis zu der von ihm untersuchten Gattung *Bromus* hat. Ein Merkmal, das *Littledalea* von den Bromeae abtrennt sind die haarigen Anhängsel an der Spitze der Fruchtknoten. Diese sind bei den Bromeae ausgebildet, nicht aber bei *Littledalea* (Watson & Dallwitz, 1992; 1992 onwards). Neue morphologische Untersuchungen (Schneider et al., in press) bestätigen die anhängsellosen Fruchtknoten bei *Littledalea*. Schneider et al. (in press) untersuchte zudem die Ansatzstelle der Narben bei *Littledalea* im Vergleich zu den Bromeae (*Boissiera* Hochst. & Steud., *Bromus*). Bei letzteren entspringen die Narben auf beiden Seiten unterhalb der Spitze des Fruchtknotens, währenddessen *Littledalea* durch einen Ansatz der Narben direkt an der Spitze des Fruchtknotens gekennzeichnet ist. Weitere Unterschiede zwischen *Littledalea* und den Bromeae sind die zweispaltig und nicht mehrfach gezähnte Spitze der Spelzen und die auch im oberen Bereich nicht verwachsen Laubblätter bei *Littledalea* (vgl. Clayton & Renvoize, 1986; Shou-Liang & Phillips, 2006; Tzvelev, 1989). Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführte *matK*-Sequenzanalyse bestätigt die Ergebnisse aller in der letzten Zeit durchgeführten Untersuchungen. *Littledalea* steht dabei ausnahmslos als Schwester zu allen anderen untersuchten Bromeae und Triticeae (Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng et al., 2007).

Hordelymus und *Psathyrostachys*

Als weitere Gruppe zweigen *Hordelymus* + *Psathyrostachys* (BS 92, PP 1.00; beide Triticeae; Abbildung 8) ab. Sie sind somit Schwester zu allen übrigen Bromeae/Triticeae. Bisher wurde *Hordelymus* nur von Bouchenak-Khelladi et al. (2008) für eine umfangreichere Gräserphylogenie untersucht. Zu beachten ist, dass sein Datensatz 2 viele fehlende Daten aufweist, und der Stammbaum damit nur geringe Unterstützungswerte aufweist. So steht in der Arbeit von Bouchenak-Khelladi et al. (2008) *Hordelymus* als Schwester zu *Leymus* (BS <50, PP 99) und beide Gattungen mit weiteren Triticeae in einer Polytomie (BS <50, PP 51). Im Gegensatz dazu ist *Hordelymus* in der vorliegenden Arbeit mit sehr guter Unterstützung (BS 92, PP 1.00) Schwester zu *Psathyrostachys*.

Psathyrostachys wurde schon in mehrere Untersuchungen mit einbezogen, war aber nur in der *ndhF*-Studie von Catalán et al. (1997) und bei der alleinigen Betrachtung der Chloroplastenmarker bei Seberg & Petersen (2007) Schwester zu allen übrigen Bromeae und Triticeae. In allen weiteren Untersuchungen ist *Psathyrostachys* ein Mitglied der Triticeae (z. B. Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Hsiao et al., 1995; 1999; Liu et al., 2008; Mason-Gamer, 2005; Mason-Gamer & Kellogg, 2000; Petersen & Seberg, 1997; 2002; 2008).

Secale, *Leymus*, *Hordeum* und *Bromus*

Die übrigen Triticeae (*Secale*, *Leymus*, *Hordeum*) und Bromeae (*Bromus erectus*, *B. inermis*, *B. secalinus*) bilden eine monophyletische Gruppe (BS 86, PP 0.69; Abbildung 8). Beide Schwestergruppen (übrige Triticeae, Bromeae) sind maximal unterstützt (jeweils BS 100, PP 1.00). Durch die Behaarung an den Lodikulae (Triticeae behaart, Bromeae kahl) lassen sie sich morphologisch gut unterscheiden. Die vorliegende *matK*-Analyse bestätigt die Ergebnisse sämtlicher molekularer Untersuchungen der letzten Jahre. Diese zeigen die Bromeae als Schwester zu den Triticeae (z. B. Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Davis & Soreng, 1993; 2007; Döring et al., 2007; GPWG, 2001; Hilu et al., 1999; Hsiao et al., 1995; 1999; Mathews et al., 2000; Nadot et al., 1994; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 1998; 2000; Soreng et al., 1990; 2007).

Durch den Ausschluss von *Littledalea* aus den Bromeae und der Paraphylie der Triticeae, wird vorgeschlagen die Bromeae, Triticeae und die Gattung *Littledalea* zu einer Tribus Triticeae zusammenzufassen. Dieser würde dann aus den drei Subtriben (Littledaleinae Röser nom. ined., Brominae Dumort. und Hordeinae Dumort.) bestehen.

Aveneae und Poeae

Die letzte Gruppe des Stammbaums wird fast ausschließlich aus Taxa der Triben Aveneae und Poeae gebildet. Zusätzlich befinden sich die Gattungen *Milium* (Tribus Stipeae), *Parapholis* (Hainardieae), *Sesleria*, *Oreochloa* und *Echinaria* (Seslerieae) innerhalb des Aveneae/Poeae-Komplexes (zur traditionellen Einteilung der Triben vgl. Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992; 1992 onwards). Die mit BS 100 und PP 1.00 maximal unterstützte Monophylie des Aveneae/Poeae-Komplexes ist in Einklang mit den Ergebnissen früherer molekularer Studien unabhängig vom untersuchten DNA-Abschnitt und der Anzahl und Auswahl der Taxa (Abbildung 4; DS 1, Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Clark et al., 1995; Davis & Soreng, 1993; 2007; Döring et al., 2007; Hilu et al., 1999; Hsiao et al., 1995; 1999; Hunter et al., 2004; Mathews et al., 2000; Nadot et al., 1994; Quintanar et al., 2006; 2007; Rodionov et al., 2005; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 1998; 2000; Soreng et al., 1990; 2007).

Der oben beschriebene Komplex spaltet sich in zwei sehr gut unterstützte Schwesterclades (BS 100, PP 1.00; BS 99, PP 1.00; Abbildung 4). Die Aufteilung der Taxa auf die beiden clades folgt keiner bislang bekannten systematischen Anordnung. In beiden clades finden sich sowohl Taxa aus der Tribus Aveneae als auch der Poeae.

Schon in der Vergangenheit waren Probleme bei der morphologischen Umschreibung der zwei Triben aufgefallen. Bei angeblich typischen Unterscheidungsmerkmalen gab es oft Überlappungen zwischen beiden Triben. So zum Beispiel bei dem relativen Längenverhältnis von Hüll- zu Deckspelze oder beim Ansatzpunkt und der Form der Rückengranne an der Deckspelze (Abbildung 2; z. B. Clayton & Renvoize, 1986; Hilu & Wright, 1982; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards).

Die beiden in dieser Arbeit gefundenen clades stimmen mit den Ergebnissen der Untersuchungen an Chloroplasten-DNA überein (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007). Bei der Analyse von Kern-DNA wurde die Aufspaltung des Komplexes in diese zwei clades nicht gefunden. Vielmehr zeigt sich dort eine graduelle Abfolge von drei (Schneider et al., in press) bzw. mehreren kleineren clades (Quintanar et al., 2007). Solche inkongruenten Phylogenien, sogar innerhalb eines Genoms wurde schon früher beschrieben (z. B. Kellogg et al., 1996; Koch et al., 2001; Liu et al., 2006; Mason-Gamer & Kellogg, 1996; Petersen & Seberg, 1997; Petersen et al., 2004; Stace, 2007). Folglich ist nicht eindeutig geklärt ob die mittels Chloroplasten-DNA gefundene Aufspaltung die wirkliche Phylogenie/Evolution des Aveneae/Poeae Komplexes widerspiegelt oder nur die Evolution auf der Ebene der Chloroplasten. Das gefundene Muster könnte also entweder durch intertribale Hybridisierung zwischen einzelnen Taxa der beiden Triben Aveneae und Poeae und/oder durch eine Introgression eines Poeae-Chloroplasten in einigen Aveneae (oder umgekehrt) herrühren (Harris & Ingram, 1991; Quintanar et al., 2007; Soreng & Davis, 2000). Falls sich die Ur-Aveneae/Poeae sehr schnell verändert haben, die genomische Fixierung in diesen Linien aber nur langsam erfolgte, könnte der Effekt des 'lineage sorting' ebenfalls eine Rolle spielen (Catalán et al., 2004).

Da die eben beschriebenen, häufig auch zusammen auftretenden Effekte schwer zu trennen sind (Catalán et al., 2004; Kellogg et al., 1996), muss sowohl die parallele Evolution von morphologischen Merkmalen (Konvergenz), als auch die Hybridisierung und Introgression von „fremden“ Chloroplasten als Ursache der inkongruenten Taxonomie (traditionelle Einteilung aufgrund morphologischer Merkmale versus molekularer Stammbaum aufgrund von Chloroplasten-DNA) als mögliche Erklärung in Betracht gezogen werden. Allerdings werden auch die Phylogenien der nukleären ITS Analyse von Quintanar et al. (2007) und Schneider et al. (in press) nicht durch die typischen morphologischen Merkmale für die Trennung der Aveneae und Poeae gestützt. Hier können nur weitere Analysen helfen, die Herkunft von Taxa und einen eventuellen horizontalen Gentransfer zu erkennen. Auf diese Weise könnte die evolutionäre Geschichte dieses Komplexes enträtselt werden.

Da Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse die Aufrechterhaltung von zwei separaten Triben (Aveneae und Poeae) nicht gerechtfertigt ist, sollte bis zur Klärung der taxonomischen Frage, in Anlehnung an frühere Autoren, diese beiden Gruppen unter der Tribus Poeae zusammengefasst werden (z. B. Döring et al., 2007; GPWG, 2001; Soreng & Davis, 2000; Tzvelev, 1989). Zum besseren Verständnis wird im Folgenden das clade mit der Gattung *Avena* als Avena-Clade und das clade mit den Taxa aus der Gattung *Poa* als Poa-Clade bezeichnet.

Poa-Clade

Das *Poa*-Clade (BS 100, PP 1.00) wird hauptsächlich von Taxa aus den traditionellen Poaceae gebildet. Dazu kommen einige Aveneae (*Aira*, *Alopecurus*, *Aniselytron*, *Apera*, *Avenella*, *Beckmannia*, *Corynephorus*, *Deschampsia*, *Helictotrichon*, *Holcus*, *Limnas*, *Phleum*, *Vahlodea*, *Ventenata* und *Zingeria*), sowie *Milium* (Stipeae), *Parapholis* (Hainardieae) und *Echinaria*, *Oreochloa* und *Sesleria* (Seslerieae). Das clade spaltete sich in zwei größere und zwei kleinere Linien auf, die in einer Polytomie stehen. Die Linien werden im Folgenden für eine bessere Übersicht mit 1 bis 4 bezeichnet (Abbildung 11).

Poa-Clade, Linie 1 - *Aira*, *Avenella* und *Corynephorus*

Die kleinste Linie ist maximal gestützt (BS 100, PP 1.00) und wird ausschließlich aus traditionellen Aveneae gebildet. *Aira praecox* ist Schwester zu *Corynephorus canescens* + *Avenella flexuosa* [Syn. *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin].

Schon Albers & Butzin (1977) stellen die drei Gattungen zusammen mit *Airopsis* Desv. (nicht untersucht), *Vahlodea* (2B), *Antinoria* und *Periballia* (für beide siehe Analyse II) in die Subtribus Airinae Fr. Auch bei Clayton & Renvoize (1986) stehen die drei Gattung eng beieinander. Allerdings stellen sie *Avenella* (mit *Vahlodea*) noch zu *Deschampsia*, während Albers & Butzin (1977) *Deschampsia* getrennt von *Avenella* und *Vahlodea* zusammen mit *Aristavena* F. Albers & F. Butzin in die Subtribus Aristaveninae F. Albers & F. Butzin stellen.

Aufgrund der Ergebnisse morphologischer, karyologischer und molekularbiologischer Untersuchungen ist eine Trennung der Gattungen *Vahlodea*, *Avenella* und *Deschampsia* sinnvoll. Auf morphologischer Ebene werden als Unterscheidungsmerkmal zwischen, und z. T. auch innerhalb der drei Gattungen die Form der Zähnchen an den Deckspelzen und die Länge der Ährchenachse zwischen den Blüten genutzt (Chiapella, 2007; Heinrichsmeier, 2005). Zudem ist *Avenella flexuosa* mit $2n = 28$ und einem tetraploiden Chromosomensatz von der diploiden *Vahlodea atropurpurea* (Syn. *D. atropurpurea* Scheele; $2n = 14$) und der polyploiden *Deschampsia cespitosa* ($2n = 26, 39, 52$) verschieden (vgl. Chiapella, 2007).

Die meisten molekularbiologischen Arbeiten unterstützen nicht nur die Abtrennung der Gattungen *Avenella* (und *Vahlodea*) von *Deschampsia*, sondern auch die in der vorliegenden Arbeit gefundenen Verwandtschaftsverhältnisse von *Avenella* mit *Corynephorus* und *Aira*. In der *trnT/F*-Analyse von Quintanar (2007) ist *Aira cupaniana* Guss. Schwester zu *Corynephorus canescens* und *Deschampsia maderensis* (Hackel & Bornm.) Buschm., *D. flexuosa* (Syn. *Avenella flexuosa*) + *Periballia involuocrata* Janka. Die Linie ist mit BS 100 dort ebenfalls sehr gut unterstützt, wohingegen die Unterstützung in der ITS-Analyse nur noch BS 60 beträgt. Andere Autoren (Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng et al., 2007) bezogen in ihre Untersuchungen nur *Avenella* und *Aira* ein, die dann jeweils eine sehr gute Unterstützung in der plastidären, aber keine Unterstützung in der nukleären Analyse haben (Schneider et al., in press). Im Gegensatz dazu gruppiert bei Chiapella (2007) *Aira caryophyllea* L. sowohl im *trnL/F*- als auch im ITS-Baum mit *Avenella flexuosa* zusammen (BS 96 bzw. 95).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und der oben aufgeführten Untersuchungen unterstützen die enge Verwandtschaft von *Aira*, *Avenella* und *Corynephorus*, sowie die unabhängige taxonomische Stellung von *Avenella flexuosa* von der Gattung *Deschampsia*. Besonders deutlich wird das bei der weiteren Betrachtung der Polytomie.

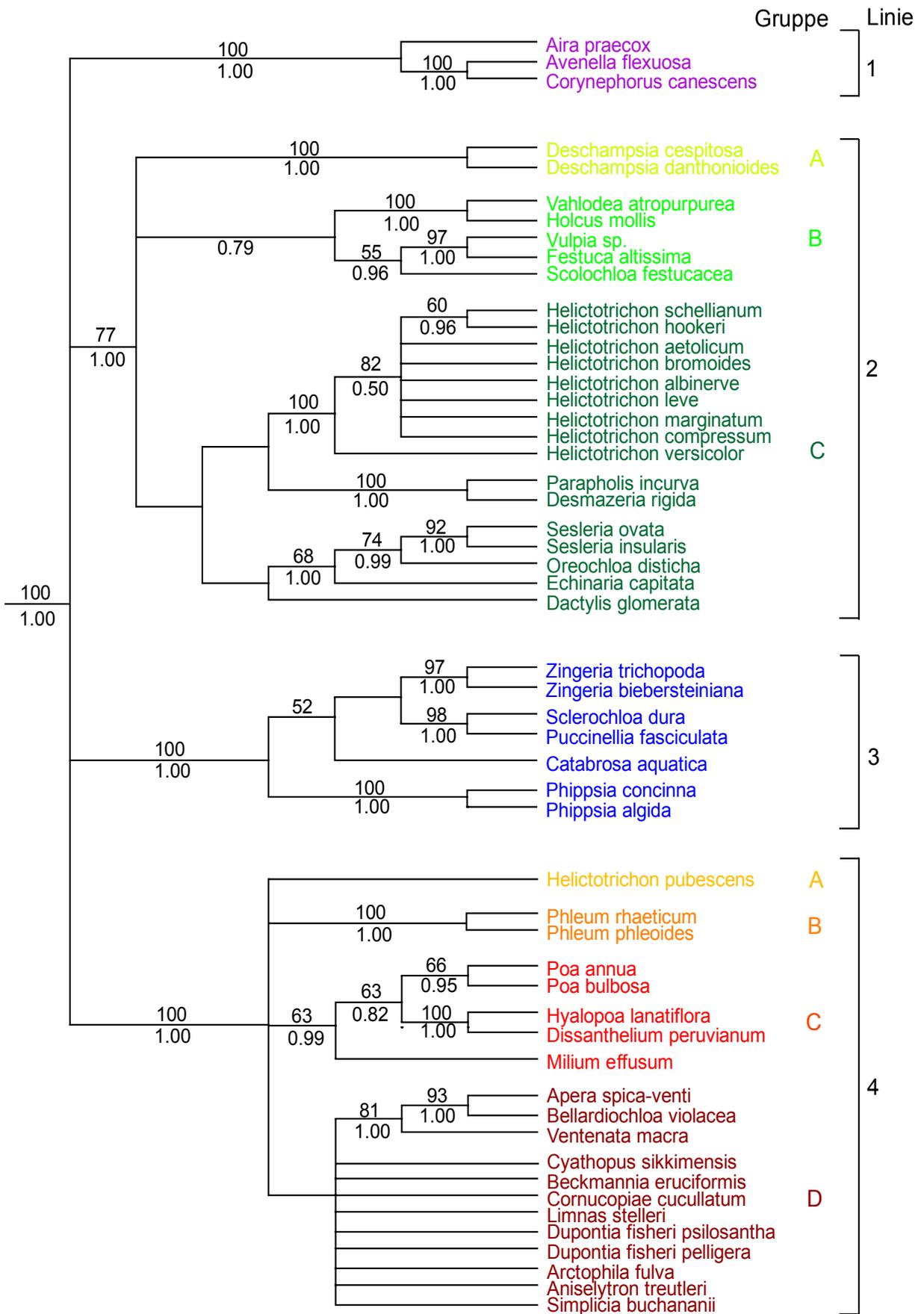


Abbildung 11: *Poa*-Clade (Gruppen farbig unterschieden) als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der *matK*-Region. Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte.

Poa-Clade, Linie 2 - *Deschampsia*, *Vahlodea*, *Holcus*, *Helictotrichon*, *Poeae* und *Seslerieae*

Die Arten *Deschampsia cespitosa* und *D. danthonioides* (Syn.: *D. calycina* J.Presl & C.Presl) bilden mit Vertretern der *Poeae* (*Dactylis*, *Desmazeria*, *Echinaria*, *Festuca*, *Parapholis*, *Scolochloa*, *Vulpia*), *Seslerieae* (*Sesleria*, *Oreochloa*, *Echiniaria*) und weiteren *Aveneae* (*Helictotrichon*, *Vahlodea*, *Holcus*) eine zweite, gut gestützte Linie (BS 77, PP 1.00). Neben der ersten Gruppe (2A), die von *Deschampsia cespitosa* und *D. danthonioides* (beides *Aveneae*) gebildet wird, gibt es noch zwei weitere Gruppen (2B, 2C) in Linie 2. Alle drei Gruppen (2A-C) bilden eine Trichotomie.

Poa-Clade, Linie 2, Gruppe 2A - *Deschampsia*

Die Linie 2 ist mit BS 77 (PP 1.00) gut unterstützt und klar von der Linie 1, und somit von der Gattung *Avenella* abgetrennt.

Diese voneinander unabhängige Stellung von *Deschampsia cespitosa* und *Avenella flexuosa* (Syn. *D. flexuosa*) wurde auch von anderen Autoren gefunden (Chiapella, 2007; Davis & Soreng, 2007; Garcia-Suarez et al., 1997; Hunter et al., 2004; Soreng et al., 2007; Souto et al., 2006). In den meisten molekularbiologischen Untersuchungen steht die Gattung *Deschampsia* innerhalb eines clades mit *Poa* (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng et al., 2007). Nur bei Hsiao et al. (1995) fällt *D. cespitosa* mit der Gattung *Avena* in ein clade [bei Soreng & Davis (2000) und Soreng et al. (1990) lag eine Fehlbestimmung von *Deschampsia* vor (Davis & Soreng, 2007)]. Chiapella (2007) stellt in seiner Untersuchung an der Gattung *Deschampsia* fest, dass *Deschampsia cespitosa* offensichtlich nicht monophyletisch ist. Vielmehr teilt sich die Art in der ITS-Analyse in eine nordhemisphärische und eine südhemisphärische Gruppe. Während die Proben von Catalán et al. (1997), Davis & Soreng (2007), Döring et al. (2007), Schneider et al. (in press) und Soreng et al. (2007) alle eindeutig von der nördlichen Hemisphäre stammen (USA, Deutschland), ist die Herkunft des Materials für die Untersuchungen von Hsiao et al. (1995) nur mit USDA bzw. EMBL Nummern angegeben.

Die evtl. unterschiedlichen Herkünfte (nördliche bzw. südliche Hemisphäre) und die Verwendung verschiedener Marker könnte eine Erklärung für die unterschiedliche Gruppierung von *Deschampsia cespitosa* (*Poa*- oder *Avena*-Clade) sein.

Poa-Clade, Linie 2, Gruppe 2B - *Vahlodea*, *Holcus*, *Scolochloa*, *Vulpia* und *Festuca*

Die zweite Gruppe ist mit einem BS <50 und PP 0.79 sehr gering gestützt. Maximale Unterstützungswerte (BS 100, PP 1.00) hingegen haben *Vahlodea* + *Holcus* (beide *Aveneae*). Sie stehen als Schwester zu der wieder schwach gestützten Gruppe (BS 55, PP 0.96) aus *Scolochloa* und *Vulpia* + *Festuca* (alle *Poeae*). Die Unterstützungswerte für *Vulpia* + *Festuca* sind demgegenüber wieder sehr gut (BS 97, PP 1.00; Abbildung 11).

Vahlodea und *Holcus*

Die im südlichen Eurasien verbreitete Gattungen *Holcus* und die monotypische und zirkumartisch verbreitete Gattung *Vahlodea* (beide *Aveneae*) sind sehr gut unterstützte Schwestertaxa (BS 100, PP 1.00).

Wegen der 2-3 blütigen Ährchen wurde *Vahlodea atropurpurea* oft zur Gattung *Deschampsia* gestellt. Wie oben diskutiert, ist diese Stellung aber nicht mehr haltbar und *Vahlodea* sollte als eigenständige Gattung geführt werden. Auch wenn die Eigenständigkeit der Gattung *Holcus* von *Deschampsia* anerkannt ist, wird eine enge Verwandtschaft zwischen den beiden Gattungen angenommen (Clayton & Renvoize, 1986).

Die vorliegende Analyse der *matK*-Region stützt die Ergebnisse früherer Untersuchungen und bestätigen die Eigenständigkeit der Gattungen *Vahlodea* und *Holcus* gegenüber *Deschampsia* ebenso wie ihre enge Verwandtschaft zueinander (Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007). Durch die geringe Auflösung bzw. Unterstützungswerte der Linie 1 des *Poa*-Clades, lassen sich die Verwandtschaftsverhältnisse der drei Gattungen zueinander nicht abschließend klären.

Vulpia, *Festuca* und *Scolochloa*

Die nahe Verwandtschaft von *Vulpia* und *Festuca* (BS 97, PP 1.00) ist schon seit Linnaeus anerkannt und seitdem von vielen Untersuchungen bestätigt worden (vgl. Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Soreng et al., 2007; Torrecilla et al., 2004). Mit *xFestulpia* Melderis ex Stace & R. Cotton gibt es auch einen beschriebenen Hybriden zwischen den beiden Gattungen *Vulpia* und *Festuca* (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Molekulare Untersuchungen zeigen, dass schmalblättrige *Festuca*-Arten enger mit der Gattung *Vulpia* als mit den breitblättrigen *Festuca*-Arten verwandt sind (Bulinska-Radomska & Lester, 1988; Catalán et al., 2004; 2007; Charmet et al., 1997; Inda et al., 2008; Torrecilla et al., 2004).

Während die monotypische Gattung *Scolochloa* in der vorliegenden Arbeit Schwester zu *Festuca* und *Vulpia* ist (BS 55, PP 0.96), hat sie im ITS-Baum bei Quintanar (2007) eine basale Stellung zu den gesamten 'Aveneae core lineages' allerdings nur im 'majority-rule' Baum der bayesischen Analyse und ohne Bootstrap Unterstützung. Bei Soreng & Davis (2000) hingegen ist sie Schwester zu einer der beiden Gruppen innerhalb des dortigen *Poa*-Clades (ohne BS-Werte).

Die enge Verwandtschaft von *Vulpia* und *Festuca* ist sehr gut durch morphologische und molekulare Untersuchungen gestützt, wohingegen die phylogenetische Stellung von *Scolochloa* unsicher bleibt. In allen Analysen, auch in der vorliegenden, steht *Scolochloa* entweder in einer Polytomie oder an nur schwach bis gar nicht gestützten Ästen. Für eine abgesichertere Aussage sind weitere Untersuchungen mit *Scolochloa* nötig.

Poa-Clade, Linie 2, Gruppe 2C - *Helictotrichon*, *Parapholis*, *Desmazeria*, *Dactylis* und *Seslerieae*

Die dritte Gruppe spaltet sich in eine Gruppe mit *Helictotrichon* (Aveneae), *Parapholis* (Hainardieae) und *Desmazeria* (Poeae) sowie eine Gruppe mit *Echinaria*, *Oreochloa*, *Sesleria* (alle *Seslerieae*) und *Dactylis* (Poeae). Beide Gruppen sind weder durch BS-, noch durch PP-Werte gestützt (Abbildung 11). In der größeren Gruppe sind *Parapholis* + *Desmazeria* (BS 100, PP 1.00) Schwester zu neun Taxa der Gattung *Helictotrichon*, wobei die Schwesterstellung von *Parapholis* + *Desmazeria* zu *Helictotrichon* nicht gestützt ist. In der kleineren Gruppe klustern die beiden *Sesleria*-Arten (BS 92, PP 1.00) mit *Oreochloa*

disticha (BS 74, PP 0.99). Diese drei Gattungen sind Schwester zu *Echinaria capitata* (BS 68, PP 1.00). Das basale Taxon dieser Gruppe ist *Dactylis glomerata* (ohne Unterstützung).

Helictotrichon subg. *Pratavenastrum*

Alle neun untersuchten Taxa von *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* (Vierh.) Holub stehen in einer maximal gestützten monophyletischen Gruppe (BS 100, PP 1.00). Nach dem Abzweigen von *H. versicolor* stehen die übrigen Taxa in einer Polytomie (BS 82, PP 0.50). Einzig *H. schellianum* und *H. hookeri* klustern darin noch weiter zusammen (BS 60, PP 0.96).

Helictotrichon subg. *Pratavenastrum* ist morphologisch gut durch die lanzettlichen Lodikulae mit zusätzlichen Seitenzipfeln gekennzeichnet (Röser, 1989). Umfangreiche karyologische Untersuchungen von Winterfeld (2006) bestätigen die Monophylie der Untergattung *Pratavenastrum* und eine klare Abtrennung gegenüber den anderen Untergattungen von *Helictotrichon* (vgl. Linie 3 *Poa*-Clade; Linie 3 *Avena*-Clade). Alle Vertreter von *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* haben eine eurasisch-nordafrikanische Verbreitung. Zudem sind *H. hookeri* in Nordamerika und *H. schellianum* in den asiatischen Steppen verbreitet (Winterfeld, 2006).

Verschiedene molekularbiologische Untersuchungen zeigen ebenfalls eine Aufspaltung der Gattung *Helictotrichon* in mindestens drei unabhängige Untergruppen (Döring et al., 2007; Grebenstein et al., 1998; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007), wobei *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* immer in relativer Nähe zu *Deschampsia* und *Holcus* steht. So kann diese Position im Stammbaum trotz niedriger oder fehlender Unterstützungswerte als relativ sicher angesehen werden.

Parapholis und *Desmazeria*

Die Schwestergruppe zu *H.* subg. *Pratavenastrum* bilden die beiden Taxa *Parapholis incurva* (Hainardieae) und *Desmazeria rigida* (Poeae). Während die Schwesterstellung von *H.* subg. *Pratavenastrum* und *Parapholis* + *Desmazeria* nicht unterstützt ist, erweist sich die enge Verwandtschaft von *Parapholis* und *Desmazeria* mit BS 100 und PP 1.00 als maximal gestützt. Beiden Gattungen gemein ist die anuelle Lebensform, die mediterrane Verbreitung und Ährchen, die einzeln an einer gegliederten und zerbrechlichen Achse angeordnet sind (Conert, 2000; Soreng & Davis, 2000).

Parapholis wurde von Clayton & Renvoize (1986) in die Tribus Hainardieae gestellt. Watson & Dallwitz (1992; 1992 onwards) und Tzvelev (1989) gruppieren die Gattung in den Poeae. Die Position von *Desmazeria* innerhalb der Tribus Poeae ist unstrittig (Clayton & Renvoize, 1986; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Bei molekularbiologischen Untersuchungen von Soreng & Davis (2000) und Soreng et al. (2007) sind *Parapholis* und *Hainardia* Greuter (*Hainardia* nur Soreng & Davis, 2000; beide Hainardieae) Schwester zu *Desmazeria* und stehen innerhalb eines clades mit *Poa*. In der *trnL/F*-Studie von Catalán et al. (2004) finden sich die untersuchten Hainardieae (*Parapholis* und *Monerma* P.Beauv., Syn. *Hainardia*,) in der Nähe von *Sesleria* (*Helictotrichon* und *Desmazeria* nicht untersucht). Bei Bouchenak-Khelladi et al. (DS 1; 2008) ist *Parapholis* Schwester zu *Catapodium* Link und steht ebenfalls innerhalb des clades mit *Poa*. In der Analyse von Davis & Soreng (2007) steht *Parapholis* basal zu den beiden Gattungen *Desmazeria* und *Cutandia* Willk. (alle Poeae).

Auch die vorliegende Untersuchung bestätigt die Position von *Parapholis* innerhalb der Aveneae/Poeae und nicht als separate Tribus. Aufgrund der angeführten Ergebnisse ist eine separate Tribus Hainardieae nicht zu halten, und die Mitglieder dieser Tribus sollten in den Aveneae/Poeae-Komplex eingegliedert werden.

Dactylis

Molekulare Untersuchungen an *Dactylis* haben entweder eine Beziehung zu einer Gruppe um *Festuca* (Charmet et al., 1997; Hunter et al., 2004; ITS, Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press), *Holcus* und *Avenula* (Dumort.) Dumort. (Syn. *Helictotrichon*; Soreng & Davis, 2000), *Ammochloa* Boiss. (*trnT/F*; Quintanar et al., 2007), *Parapholis* und *Desmazeria* (Davis & Soreng, 2007; Soreng et al., 2007), den Seslerieae (vorliegende Arbeit) oder eine Stellung in einer größeren Polytomie (Bouchenak-Khelladi et al., 2008) gezeigt. Da die Unterstützung für alle Verwandtschaftsverhältnisse immer relativ gering war, kann die sichere Einordnung der Gattung *Dactylis* im Moment noch nicht erfolgen.

Sesleria, *Oreochloa* und *Echinaria* (Seslerieae)

Während Clayton & Renvoize (1986) *Sesleria*, *Oreochloa* und *Echinaria* zu den Poeae und Tzvelev (1989) zu den Phleeae stellten, etablierten Watson & Dallwitz (1992 onwards) eine eigene Tribus Seslerieae.

Molekulare Untersuchungen können eine Abtrennung der Seslerieae innerhalb der Pooideae nicht bestätigen. Bei Untersuchungen an Chloroplasten-DNA standen die Vertreter der Seslerieae immer in einem clade mit *Poa* (oder anderen Poeae) zusammen (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 2004; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007). Im Gegensatz dazu standen bei Untersuchungen an Kern-DNA die Seslerieae immer in einem clade mit *Avena*. Eine Erklärung für das Vorhandensein eines pooiden Chloroplasten und eines avenoiden Kerns könnten frühere Hybridisierungen zwischen Vertretern der beiden clades - *Avena* und *Poa* - sein (siehe oben; Quintanar et al., 2007; Soreng & Davis, 2000).

Wie für *Parapholis* (und die Hainardieae) gilt auch für die Gattungen *Sesleria*, *Oreochloa* und *Echinaria* (alle Seslerieae), dass eine eigene Tribus Seslerieae nicht aufrecht zu erhalten ist. Die Gattungen sollten vielmehr in den Aveneae/Poeae-Komplex mit eingegliedert werden.

Poa-Clade, Linie 3 - *Zingeria*, *Sclerochloa*, *Puccinellia*, *Catabrosa* und *Phippsia*

In Linie 3 sind *Zingeria trichopoda* + *Z. biebersteiniana* (Aveneae; BS 97, PP 1.00), Schwester zu *Sclerochloa dura* + *Puccinellia fasciculata* (Poeae; BS 98, PP 1.00). Die Schwesterstellung der beiden clades ist nicht gestützt. Schwach gestützt (BS 52, PP <0.50) ist die Schwesterstellung von *Catabrosa aquatica* (Poeae) zu den vier oben genannten Taxa. *Phippsia concinna* + *P. algida* (Poeae) bilden hingegen eine maximal gestützte Gruppe (BS 100, PP 1.00), die ebenfalls mit maximaler Unterstützung Schwester zu *Catabrosa* + (*Zingeria* + (*Sclerochloa* + *Puccinellia*)) ist (Abbildung 11).

Zingeria

Clayton & Renvoize (1986) und Watson & Dallwitz (1992 onwards) stellen *Zingeria* zu den Aveneae. Molekulare Untersuchungen zeigen aber eine Stellung innerhalb eines clades mit *Poa* (Döring et al., 2007; Gillespie et al., 2008; Quintanar et al., 2007; Rodionov et al., 2005; Schneider et al., in press). Während die Basischromosomenzahl für die 'core' Pooideae mit $x = 7$ angegeben wird, ist die Gattung *Zingeria* durch ihre extrem kleine Chromosomenzahl von $x = 2$ gekennzeichnet. Für *Z. trichopoda* ($2n = 8$) wird eine allopolyploide Herkunft angenommen. Dabei ist *Z. beibersteiniana* ($2n = 4$) als ein Donor identifiziert worden. Als zweiter Donor wurde eine Zeit lang *Colpodium versicolor* (Steven) Woronow (Poeae; hier nicht untersucht) mit $2n = 4$ diskutiert, was aber nicht bestätigt werden konnte (Kotseruba et al., 2003; 2005). *Zingeria* und *Colpodium* Trin. sind sowohl in der ITS- als auch in der ITS/*matK*-Analyse jeweils mit maximaler Unterstützung (BS 100, PP 1.00) Schwestertaxa (Gillespie et al., 2008; Schneider et al., in press). Zudem ist beiden Gattungen ein 9 bp langes Indel im *matK*-Gen gemein.

Einer engen Verwandtschaft von *Zingeria* und *Milium*, wie von Clayton & Renvoize (1986) aufgrund der Ähnlichkeiten in der Ährchenstruktur postuliert, wird von den molekularen Untersuchungen nicht gestützt. Diese sehen die Gattung *Zingeria* mit sehr guter Unterstützung im *Poa*-Clade und dort bei *Sclerochloa*, *Puccinellia*, *Phippsia* und *Catabrosa*.

Sclerochloa und *Puccinellia*

Die Schwesterstellung von *Sclerochloa* und *Puccinellia* (BS 98, PP 1.00) wurde von allen bisherigen molekularen Untersuchungen bestätigt (DS 2, Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 2004; Choo et al., 1994; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007). Beide Gattungen verbindet u. a. eine 71 bp lange Deletion in der *trnL/F* Region (Catalán et al., 2004).

Choo et al. (1994) diskutiert aufgrund der Hybridgattung *xPucciphippsia* Tzvelev eine Eingliederung der Gattung *Phippsia* zu *Puccinellia*. Dadurch würde *Puccinellia* paraphyletisch werden. Erst bei einem Einschluss von *Sclerochloa* würde bei Choo et al. (1994) wieder eine monophyletische Einheit entstehen. In der vorliegenden *matK*-Analyse müssten *Catabrosa* und *Zingeria* ebenfalls zu einer erweiterten Gattung *Puccinellia* gestellt werden. Dies erscheint allein auf der Grundlage eines Gattungshybriden (*xPucciphippsia*) nicht sinnvoll.

Catabrosa

Basal zu den drei bisher beschriebenen Gattungen steht *Catabrosa aquatica*.

Von Watson & Dallwitz (1992 onwards), Gould & Shaw (1983) und Thomasson (1986) wurde *Catabrosa* zu den Meliceae gestellt. Clayton & Renvoize (1986) ordneten die Gattung in die Poeae ein, und stellten Ähnlichkeiten mit *Colpodium* fest. Eine engere Verwandtschaft von *Catabrosa* und *Glyceria* (Meliceae) schlossen Clayton & Renvoize (1986) hingegen aus.

In molekularbiologischen Analysen war *Catabrosa* entweder Schwester zu *Puccinellia* + *Sclerochloa* (Davis & Soreng, 2007; ITS, Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press), nur zu *Puccinellia* (*trnT/F*; Quintanar et al., 2007) bzw. nur zu *Sclerochloa* (Gillespie et al., 2008). Bei Soreng & Davis (2000) ist *Catabrosa* Schwester zu *Phippsia* und in der

Untersuchung von Choo et al. (1994) steht *Catabrosa* in eine Polytomie mit der Außengruppe und *Phippsia* + (*Puccinellia* + *Sclerochloa*).

Alle molekularen Untersuchungen stützen die enge Verwandtschaft von *Catabrosa* zu *Phippsia*, *Sclerochloa*, *Puccinellia* und *Zingeria*, während die Verwandtschaft von *Catabrosa* und *Colpodium* nach den Ergebnissen von Schneider et al. (in press) als nicht so besonders eng erscheint. Damit ist *Catabrosa* sicher ein Mitglied der Poeae und nicht der Meliceae.

Phippsia

Phippsia concinna und *P. algida* sind beide typische Vertreter der arktischen Region. Untersuchungen von Aares et al. (2000) in Nordeuropa haben eine klare Trennung der beiden Arten ohne Hybridisierungsereignisse gezeigt. Nachgewiesene Hybridisierungen gibt es aber auf Spitzbergen zwischen *Puccinellia vahliana* (Liebm.) Scribn. & Merr. und *Phippsia*, vermutlich *P. algida* (Steen et al., 2004). Der von Choo et al. (1994) angedachten Zusammenfassung von *Puccinellia* und *Phippsia* zu einer Gattung steht die daraus resultierende Polyphylye oder eine sehr weite Auffassung dieser neuen Gattung entgegen (siehe bei *Puccinellia*).

Die taxonomische Position von *Phippsia* innerhalb der Poeae, und dort bei *Puccinellia*, *Sclerochloa*, *Catabrosa* und *Zingeria*, ist immer wieder sowohl morphologisch als auch molekularbiologisch bestätigt worden (Clayton & Renvoize, 1986; Döring et al., 2007; Gillespie et al., 2008; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Die vorliegende Arbeit bestätigt diese Ergebnisse in vollem Umfang.

Poa-Clade Linie 4 - Aveneae, Poeae und Stipeae

In dieser Linie sind 20 Taxa aus den Aveneae, Poeae und Stipeae vereint. Erstmals wurden die Gattungen *Cornucopiae*, *Cyathopus*, *Hyalopoa*, *Limnas* und *Simplicia* für eine plastidäre Phylogenie molekularbiologisch untersucht.

Die Linie 4 ist mit BS 100 und PP 1.00 maximal unterstützt. Die Auflösung innerhalb der Linie ist gering. Vier Gruppen (4A-D) stehen hier in einer Polytomie (Abbildung 11). *Helictotrichon pubescens* bildet eine eigene Gruppe (4A). *Phleum rhaeticum* und *P. phleoides* bilden eine weitere Gruppe, die sehr gut unterstützt ist (4B; BS 100, PP 1.00). In der dritten Gruppe (4C; BS 63, PP 0.99) steht *Milium effusum* basal zu den beiden Schwesterclades *Hyalopoa* + *Dissanthelium* und *Poa annua* + *P. bulbosa*. In der Gruppe 4D stehen die übrigen 12 Taxa zusammen (BS <50, PP <0.50). Von ihnen bilden nur *Ventenata* + (*Apera* + *Bellardiachloa*) einen gemeinsamen Ast, alle anderen Taxa stehen in einer großen Polytomie.

Poa-Clade, Linie 4, Gruppe 4A - *Helictotrichon* subg. *Pubavenastrum*

Helictotrichon pubescens bildet in der Linie 4 des *Poa*-Clades eine eigene Gruppe. Die Art ist als monotypischer Vertreter der Untergattung *Pubavenastrum* (Vierh.) Holub, im Stammbaum klar von allen anderen Taxa der Gattung *Helictotrichon* abgetrennt (vgl. *Poa*-Clade 2C; *Avena*-Clade 3A, 3F; Abbildung 11).

Morphologisch kann *H. pubescens* durch die kahlen Kiele der Vorspelze und die gestutzten und an einer Seite unregelmäßig gekerbten Lodikulae von den anderen *Helictotrichon*-Taxa unterschieden werden (Röser, 1989). Ebenso ist *H. pubescens* toleranter gegenüber saisonalen Überschwemmungen als andere Taxa der Gattung *Helictotrichon* (Röser, 1996).

Helictotrichon pubescens ist chromosomenmorphologisch zudem durch auffällig große Satelliten und dem Vorkommen von 5S rDNA in den Satellitenchromosomen charakterisiert (Winterfeld, 2006).

Molekulare Untersuchungen an der gesamten, offenbar polyphyletischen Gattung *Helictotrichon* zeigen subg. *Pubavenastrum* als Schwester zu subg. *Pratavenastrum* und entfernter zu *H.* subg. *Helictotrichon* und *H.* subg. *Tricholemma* Röser (Greibenstein et al., 1998; Röser et al., 2001; Soreng & Davis, 2000; Winterfeld et al., in prep.). Banfi & Galasso (2005) nehmen in der Checkliste für Italien eine Umbenennung von *Helictotrichon pubescens* in *Homalotrichon pubescens* Banfi, Galasso & Bracchi, gen. nov. vor. Auch die Analyse der *matK*-Region bestätigt eine Abtrennung von *H. pubescens* sowohl von *H.* subg. *Pratavenastrum* als auch von subgg. *Helictotrichon* und *Tricholemma*. Fraglich erscheint eine Umbenennung einzelner Taxa ohne eine vollständige Revision der gesamten Gattung *Helictotrichon*.

Poa-Clade, Linie 4, Gruppe 4B - *Phleum*

In der nächsten Gruppe der Linie 4 stehen *Phleum rhaeticum* und *P. phleoides* (BS 100, PP 1.00; Abbildung 11). Die Gattung *Phleum* wird traditionell zu den Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Tzvelev (1989) ordnete sie in die Tribus Phleae ein.

In allen molekularen Untersuchungen gruppiert die Gattung *Phleum* in einem clade mit *Poa* (DS 2, Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Hilu et al., 1999; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007), und wie in der vorliegenden *matK*-Analyse darin enger mit *Beckmannia*, *Bellardiachloa*, *DuPontia*, *Milium*, *Poa* (Davis & Soreng, 2007; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007). bzw. mit den Gattungen *Alopecurus* (siehe Analyse II), *Avenula* (Syn. *Helictotrichon*), *Dissanthelium*, *Milium*, *Poa* und *Ventenata* (*trnT/F*, Quintanar et al., 2007).

Die grannenlosen Deckspelzen charakterisieren *Phleum* zudem nicht als typische traditionelle Aveneae (Clayton & Renvoize, 1986).

Poa-Clade, Linie 4, Gruppe 4C - *Milium*, *Dissanthelium*, *Hyalopoa* und *Poa*

In der dritten Gruppe (BS 63, PP 0.99) steht *Milium effusum* basal zu den beiden Schwesterclades *Hyalopoa* + *Dissanthelium* (BS 100, PP 1.00) und *Poa annua* + *P. bulbosa* (BS 66, PP 0.95). Die Verwandtschaft der beiden genannten Schwesterclades ist mit BS 63 und PP 0.82 nur schwach gestützt (Abbildung 11).

Milium

Die Gattung *Milium* wurde in der Vergangenheit entweder zu den Stipeae (Clayton & Renvoize, 1986; Pilger, 1954) oder den Aveneae bzw. Poeae gestellt (Macfarlane & Watson, 1980; 1982; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Barkworth und Everett (1987) schließen *Milium* aus den Stipeae aus, jedoch ohne weitere taxonomische Vorschläge zu machen. Für eine Einordnung innerhalb der Stipeae sprachen die verhärtete Deckspelze und die einblütigen grannenlosen Ährchen. Für eine Stellung innerhalb des Aveneae/Poeae-Komplexes die zwei Lodikulae und die relativ großen Chromosomen.

Die Position der Gattung *Milium* außerhalb der Stipeae und innerhalb des Aveneae/Poeae-Komplexes wird durch die vorliegende Arbeit, und die Ergebnisse weiterer molekularer

Studien gestützt (Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Gillespie et al., 2008; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007).

Dissanthelium, *Hyalopoa* und *Poa*

Dissanthelium ist in den Hochgebirgen von Mittel- und Südamerika verbreitet. Die Gattung wird von Watson & Dallwitz (1992 onwards) zu den Poeae und von Clayton & Renvoize (1986) zu den Aveneae gestellt. Sie weisen darauf hin, dass die Gattung durch ihre kurzen Hüllspelzen auch irrtümlich für eine nicht voll entwickelte *Poa*-Art gehalten werden könnte.

Alle molekularbiologischen Untersuchungen bestätigen die von Clayton & Renvoize (1986) noch als irrtümlich angesehene Verwandtschaft von *Poa* und *Dissanthelium* (Gillespie et al., 2007; 2008; Gillespie & Soreng, 2005; Quintanar et al., 2007). Teilweise werden Taxa von *Dissanthelium* inzwischen sogar in die Gattung *Poa* gestellt (Gillespie et al., 2007; 2008; Gillespie & Soreng, 2005).

Hyalopoa wurde von Clayton & Renvoize (1986) zu *Colpodium* (Poeae) gestellt und für *Colpodium* eine enge Verwandtschaft zur *Arctophila/Dupontia*-Gruppe angeführt. Auch bei Watson & Dallwitz (1992 onwards) findet sich der Hinweis auf eine engere Verwandtschaft von *Hyalopoa* und *Colpodium* (beide hier zu Tribus Poeae). In der Untersuchung von Schneider et al. (in press) gruppiert aber weder *Hyalopoa* mit *Colpodium* (für *Colpodium* vgl. Linie 3), noch konnte eine besonders enge Verwandtschaft von *Colpodium* mit *Arctophila* und *Dupontia* festgestellt werden. In der ITS-Analyse von Gillespie et al. (2008) steht *Hyalopoa* mit *Paracolpidium* (Tzvelev) Tzvelev und *Catabrosella* (Tzvelev) Tzvelev als Schwester zu *Catabrosa*. *Paracolpidium* und *Catabrosella* wurden wie *Hyalopoa* von Clayton & Renvoize (1986) zu *Colpodium* gestellt, was die vermeintliche Verwandtschaft von *Hyalopoa* und *Colpodium* erklären würde.

Aus der Gattung *Poa* wurden für diese Arbeit die beiden Taxa *P. annua* und *P. bulbosa* untersucht. Sie stehen beide im BAPO-Clade der Gattung (Gillespie et al., 2007). Die Umgrenzung dieser größten Gattung der gesamten Gräser-Familie und deren innere Struktur ist noch immer nicht vollständig geklärt. Ein Ausschluss von *Bellardiochloa violacea* (*Poa violacea* Bellardi; 4D) aus der Gattung *Poa* konnte mit der vorliegenden Arbeit bestätigt werden. Inwiefern *Dissanthelium* - und dann auch *Hyalopoa* – zur Gattung *Poa* gehören kann hier nicht weiter verifiziert werden. Dazu müssten erheblich mehr Taxa aus weiteren clades der Gattung *Poa* untersucht werden. Bis dahin erscheint die Aufrechterhaltung dreier getrennter Gattungen *Poa*, *Hyalopoa* und *Dissanthelium* sinnvoll.

Poa-Clade, Linie 4, Gruppe 4D - Aveneae, *Arctophila*, *Bellardiochloa* und *Dupontia*

Die letzte Gruppe der Linie 4 wird von 11 Gattungen gebildet. *Apera* ist hier mit sehr guter Unterstützung Schwester zu *Bellardiochloa* (BS 93, PP 1.00). *Ventenata macra* steht mit guter Unterstützung (BS 81, PP 1.00) basal zu den ersten beiden Gattungen. Die übrigen Taxa (*Aniselytron*, *Arctophila*, *Beckmannia*, *Cornucopiae*, *Cyathopus*, *Dupontia fisheri* subsp. *psilosantha* und *pelligera*, *Limnas* und *Simplicia*) bilden mit dem oben beschriebenen Kluster eine Polytomie (Abbildung 11).

Apera, *Bellardiochloa* und *Ventenata*

Apera wurde traditionell in die Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Neben der Analyse der *matK*-Region von Döring et al. (2007)

wurde von dieser Gattung bisher nur die *trnT/F*-Region durch Quintanar et al. (2007) und Gillespie et al. (2008) untersucht. Im 'majority-rule' Baum der *trnT/F*-Region von Quintanar et al. (2007) ist *Apera* Schwester zu *Ventenata* (BS 71, PP 0.98; *Bellardiochloa* wurde nicht untersucht) und beiden Gattungen stehen dann in einer größeren Polytomie mit *Alopecurus*, *Beckmannia* und *Cinna* L. Bei Gillespie et al. (2008) und Döring et al. (2007) ist *Apera* Schwester zu *Bellardiochloa* und beide sind Schwester zu *Ventenata*. Alle Untersuchungen bestätigen damit die sehr nahe Verwandtschaft von *Apera*, *Ventenata* und *Bellardiochloa* (wenn untersucht).

Die in den Hochgebirgen Eurasiens verbreitete Gattung *Bellardiochloa* wurde von Clayton & Renvoize (1986) noch zu *Poa* gestellt. Andere Autoren trennten sie als eigenständige Gattung ab (Davis & Soreng, 2007; Gillespie et al., 2008; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 1990; 2007; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Auch in der vorliegenden Arbeit klustern die Vertreter der Gattung *Poa* (*P. annua*, *P. bulbosa*) in einem anderem Ast der Linie 4 als *Bellardiochloa*. Die Gattung ist somit klar von *Poa* getrennt.

Die Gattung *Ventenata* wurde zu den Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Sie soll nach Clayton & Renvoize (1986) über *V. blanchei* Boiss. (nicht untersucht) mit *Trisetaria* verbunden sein. Dieser Annahme widersprechen die Ergebnisse der vorliegenden *matK*-Analyse und weitere molekulare Untersuchungen (Döring et al., 2007; Gillespie et al., 2008; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press). Hier steht *Ventenata* immer im *Poa*-Clade und *Trisetaria* im *Avena*-Clade.

Cyathopus

Die monotypische Gattung *Cyathopus* ist in asiatischen Wäldern verbreitet und durch das Fehlen einer Granne als untypische Aveneae gekennzeichnet (Clayton & Renvoize, 1986). Watson & Dallwitz (1992 onwards) merken an, dass ohne eine bessere Datengrundlage nicht einmal die Position innerhalb der Ufam. Pooideae als gesichert angenommen werden kann. Die Analyse der *matK*-Region ist die erste molekularbiologische Untersuchung an *Cyathopus*. Sie zeigt die Gattung klar als Mitglied des *Poa*-Clades und damit als Mitglied der Ufam. Pooideae, aber nicht der Tribus Aveneae.

Beckmannia

Die Gattung wurde allgemein zu den Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Zudem bemerkten Clayton & Renvoize (1986) eine Ähnlichkeit mit *Phleum*, auch wenn sie die Infloreszenz von *Beckmannia* als ungewöhnlich für die Aveneae bezeichneten.

Molekulare Untersuchungen von Gillespie et al. (2007; 2008) und Davis & Soreng (2007) zeigen *Beckmannia*, ebenso wie in der vorliegenden *matK*-Analyse, in einem clade mit *Arctophila*, *Dupontia*, *Bellardiochloa*, *Alopecurus* (siehe Analyse II), *Poa* subg. *Andinae* Nicora (nicht untersucht, aus *Poa* ausgeschlossen; siehe Gillespie et al., 2007) und *Arctagrostis* (nicht untersucht). In einer weiteren Umgrenzung zu der oben genannten Polytomie stehen dann noch die Gattungen *Milium*, *Phleum* und *Poa*. Die Untersuchung von Soreng & Davis (2000) und Soreng et al. (2007) zeigt *Beckmannia* ebenfalls mit *Alopecurus*, *Milium* und *Phleum* in einer Polytomie. Bei Quintanar et al. (2007) stehen neben *Alopecurus* und *Beckmannia* noch *Apera*, *Ventenata* und *Cinna*. Auch wenn die genaue Position von *Beckmannia* in keiner Untersuchung aufgrund der geringen Auflösung festzustellen war, ist

die nahe Verwandtschaft insbesondere zu *Arctophila*, *Dupontia* und *Bellardiochloa* auch mit der vorliegenden *matK*-Analyse bestätigt worden.

Cornucopiae

Die ostmediterran verbreiteten Gattung *Cornucopiae* wurde sowohl von Clayton & Renvoize (1986) als auch von Watson & Dallwitz (1992 onwards) zu den Aveneae gestellt. Ihre Ährchen werden als *Alopecurus*-ähnlich beschrieben (Clayton & Renvoize, 1986).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde *Cornucopiae* zum ersten Mal molekularbiologisch untersucht. Die Zuordnung zu den Aveneae wurde nicht bestätigt, da die Gattung eindeutig im *Poa*-Clade steht und zu einer möglichen engeren Verwandtschaft von *Cornucopiae* und *Alopecurus* zu rechnen ist (vgl. Analyse II).

Limnas

Die kleine und sibirisch verbreitete Gattung *Limnas* wird von Clayton & Renvoize (1986) als sehr ähnlich zur oben erwähnte Gattung *Alopecurus* beschrieben (vgl. Analyse II). Die vorliegende Untersuchung ist die ersten molekulare Analyse an dieser Gattung überhaupt. Die Einordnung in die Aveneae (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards) ist allerdings nicht zu halten, die Gattung steht im *Poa*-Clade.

Dupontia und *Arctophila*

Die arktisch verbreitete *Dupontia* steht ebenfalls in der beschriebenen Polytomie. Die Gattung ist morphologisch relativ variabel, aber vermutlich monotypisch. Als Gattungsursprung wird eine Hybridisierung zwischen einer *Arctophila*-Art und einem Taxon aus dem *Deschampsia cespitosa*-Komplex oder einer *Poa*-Art diskutiert (vgl. Brysting et al., 2003; 2004). Bekannt sind weiterhin rezente Hybridisierungen von *Dupontia* mit *Arctophila*, *Poa* und *Puccinellia* (Cayouette & Darbyshire, 1993; Darbyshire et al., 1992; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). In allen bisherigen molekularen Untersuchungen steht die Gattung *Dupontia* sehr nahe bei *Arctophila* (wenn untersucht) oder in einem größeren Cluster u. a. mit *Poa*, *Bellardiochloa*, *Phleum* und *Milium* (Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Gillespie et al., 2008; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007). Damit wurde die Einordnung von *Dupontia* in die Tribus Poeae (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards) bestätigt.

Eine ebenfalls monotypische und arktisch verbreitete Gattung ist *Arctophila*. Auch wenn sie in der vorliegenden *matK*-Analyse nur in einer Polytomie steht, ist ihre enge Verwandtschaft zu *Dupontia* durch ökologische, morphologische und molekulare Analysen bestätigt worden (Brysting et al., 2004; Clayton & Renvoize, 1986; Döring et al., 2007; Gillespie & Soreng, 2005; Gillespie et al., 2008; Schneider et al., in press).

Aniselytron und *Simplicia*

Die nur aus zwei Arten bestehende Gattung *Aniselytron* ist in südostasiatischen Bergregionen verbreitet. Sie wird in die Tribus Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Der Verwandtschaftsgrad von *Aniselytron* und *Calamagrostis* wurde immer wieder kontrovers diskutiert. Entweder wird *Aniselytron* als Untergattung von *Calamagrostis* oder als eigenständige Gattung geführt. In allen Floren des Verbreitungsgebietes (außer Butan) ist *Aniselytron* aber als eigenständige Gattung

anerkannt (vgl. Ma et al., 2005). Ma et al. (2005) fand bei blattanatomischen Untersuchungen keine Differenzierungsmerkmale zwischen *Calamagrostis* und *Deyeuxia* P. Beauv., aber klar trennende Merkmale für *Aniselytron* von den beiden zuvor genannten Gattungen. Korthof & Veldkamp (1984) merkten in ihrer Revision von *Aniselytron* an, dass die Gattung morphologische Ähnlichkeiten zu *Deyeuxia*, *Poa*, *Agrostis* und *Simplicia* hat.

In der molekular-systematischen Untersuchung von Soreng et al. (2007) steht *Aniselytron* in einer Polytomie mit *Bellardiochloa* + *Alopecurus* und *Poa andina* Trin. und weitere Verwandte (*Calamagrostis* und *Deyeuxia* nicht untersucht). Die Nähe von *Aniselytron* zu *Poa* und *Simplicia* kann mit der vorliegenden *matK*-Analyse bestätigt werden (*Deyeuxia* wurde nicht untersucht), während die Nähe von *Aniselytron* (*Poa*-Clade) zu *Calamagrostis* (*Avena*-Clade) nicht bestätigt werden kann. Auch die Einordnung in die Aveneae wird nicht bestätigt, die Gattung steht im *Poa*-Clade.

Die Gattung *Simplicia* besteht ebenfalls aus zwei Arten, *S. buchananii* und *S. laxa* Kirk. Beide Arten sind endemisch für Neuseeland und zudem sehr selten (Johnson, 1995). Clayton & Renvoize (1986) ordneten die Gattung in die Aveneae ein und stellen morphologische Ähnlichkeiten zwischen *Simplicia* und *Calamagrostis*, *Poa* und den Oryzeae fest. Watson & Dallwitz (1992 onwards) wiesen *Simplicia* den Poeae zu. Nach Zotov (1971) hat die Gattung die größte morphologische Ähnlichkeit mit *Aulacolepis* Hackel (Syn. *Aniselytron*) und *Arctagrostis*. Die vorliegende Untersuchung der *matK*-Region bestätigen die Einordnung der Gattung in die Poeae und hier in die Nähe von *Poa*, *Beckmannia* und *DuPontia*. Eine engere Verwandtschaft zu *Calamagrostis* oder den Oryzeae erscheint damit als unwahrscheinlich.

Avena-Clade

Im *Avena*-Clade finden sich hauptsächlich Taxa der traditionellen Aveneae und zusätzlich die Gattungen *Briza*, *Chascolytrum*, *Poidium* und *Torreyochloa*, welche traditionell zu den Poeae gestellt werden. Das *Avena*-Clade an sich ist sehr gut unterstützt (BS 99, PP 1.00). Innerhalb des clades ist sowohl die Auflösung als auch die Unterstützung schwächer.

Das clade spaltet sich in fünf Linien, auf die zusammen eine große Polytomie bilden. In Linie 1 (ohne BS, PP) finden sich 13 Taxa (*Agrostis*, *Ammophila*, *Anthoxanthum*, *Calamagrostis*, *Chascolytrum*, *Gastridium*, *Hierochloë australis*, *Poidium* und *Polypogon*). Linie 2 wird von *Amphibromus*, *Phalaris* und *Torreyochloa* mit guter Unterstützung gebildet (BS 75, PP 0.97). Am umfangreichsten ist Linie 3 (BS 75, PP 1.00). Hier stehen *Arrhenatherum*, *Avena*, *Grappophorum*, *Helictotrichon*, *Hierochloë occidentalis*, *Koeleria*, *Lagurus*, *Peyritschia*, *Pseudarrhenatherum*, *Trisetaria* und *Trisetum* zusammen. Linie 4 wird von *Echinopogon* und *Dichelachne* (BS 97, PP 1.00) und Linie 5 von *Briza* gebildet.

Avena-Clade, Linie 1 - Aveneae, *Chascolytrum* und *Poidium*

Diese Linie umfasst 13 Taxa, die traditionell entweder zu den Aveneae (*Agrostis*, *Ammophila*, *Anthoxanthum*, *Calamagrostis*, *Dichelachne*, *Echinopogon*, *Gastridium*, *Hierochloë australis*, *Polypogon*) oder den Poeae (*Chascolytrum*, *Poidium*) gestellt werden.

Die Taxa der Linie 1 wurden in drei Gruppen (A-C) unterteilt. Gruppe A ist mit BS 67 und PP 0.84 schwach gestützt. Gruppe B ist besser gestützt (BS 72, PP 1.00) und Schwester zu Gruppe A. Diese Schwesterstellung ist mit BS 96 und PP 1.00 sehr gut unterstützt. Basal zu dem Kluster A + B steht Gruppe C (BS 99, PP 1.00; Abbildung 12).

Auffällig an dieser Linie 1 sind die vielen beschriebenen natürlichen Gattungshybriden. So bilden *Calamagrostis* und *Ammophila* den Hybriden *xAmmocalamagrostis* P. Fourn., *Calamagrostis* und *Agrostis* hybridisieren zu *xAgrocalamagrostis* Asch. & Graebn. und die Kreuzung aus *Agrostis* und *Polypogon* ist als *xAgropogon* P. Fourn. bekannt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards).

Molekularbiologische Untersuchungen bestätigen die enge Verwandtschaft der oben genannten Gattungen (Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007).

Avena-Clade, Linie 1, Gruppe 1A - *Agrostis*, *Polypogon*, *Calamagrostis*, *Ammophila* und *Gastridium*

Diese Gruppe ist insgesamt schwach gestützt (BS 67, PP 0.84). Innerhalb der Gruppe ist die Unterstützung gut bis sehr gut. Gruppe 1A besteht aus einer großen Polytomie mit vier Ästen: *A. stolonifera* + (*Agrostis capillaris* + *Polypogon monspeliensis*), *Calamagrostis macrolepis* + *C. rivalis*, *Ammophila arenaria* und *Gastridium ventricosum* (Abbildung 12). Die Schwesterstellung von *A. capillaris* und *Polypogon* ist sehr gut unterstützt (BS 94, PP 1.00). Ebenso die basale Position von *A. stolonifera* zu den beiden oben genannten Taxa (BS 75, PP 1.00). Die Schwesterstellung von *Calamagrostis macrolepis* und *C. rivalis* ist mit BS 82 und PP 1.00 gut gestützt. Alle Taxa dieser Gruppe werden traditionell in die Tribus Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Zudem verbinden die Taxa der Gruppe 1A plus *Briza*, *Triplachne* und *Chaetopogon* (siehe Analyse II), sowie *Airopsis* und *Gymnachne* (für *matK* nicht untersucht) zwei Deletionen in der *trnT/F*-Region (*Chascolytrum*, *Poidium* wurden nicht untersucht; Quintanar et al., 2007).

Agrostis und *Polypogon*

Ein Ast der Polytomie bilden die Taxa *Agrostis stolonifera* als Schwester zu *Agrostis capillaris* + *Polypogon monspeliensis*. Beide Gattungen sind sich morphologisch sehr ähnlich und hybridisieren miteinander (Björkman, 1960; Clayton & Renvoize, 1986; MacBryde, 2006). In der ITS-Analyse von Quintanar et al. (2007) wurden mehrere *Agrostis*-Arten untersucht, und auch hier erscheint die Gattung nicht monophyletisch (zur Umgrenzungsproblematik der Gattung vgl. MacBryde, 2006). Auch die Ergebnisse der vorliegenden *matK*-Analyse lassen vermuten, dass die Gattung *Agrostis* nicht monophyletisch ist. Obwohl oder weil die inter- und intragenerische Abgrenzung so schwierig ist, gibt es noch keine umfangreicheren molekular-systematischen Arbeiten zu diesem Komplex.

Polypogon kommt ebenso wie *Agrostis*, in den temperaten Gebieten und auf tropischen Bergen vor. Die Gattung umfasst 18 Arten und ist in sich sehr heterogen (Clayton & Renvoize, 1986). Sowohl bei Soreng & Davis (2000) als auch bei Quintanar et al. (2007) steht *Polypogon* als Schwester zu *Chaetopogon*, und in der Nähe von *Agrostis*. Bei Davis &

Soreng (2007), Döring et al. (2007) und Soreng et al. (2007) sind *Agrostis* und *Polypogon* Schwestertaxa (für *Chaetopogon* siehe Analyse II).

Wenn auch die taxonomische Stellung der besprochenen Gattungen in den bisherigen molekularen Untersuchungen nicht absolut übereinstimmend waren, so sind *Agrostis* und *Polypogon* mit Sicherheit sehr eng miteinander verwandt.

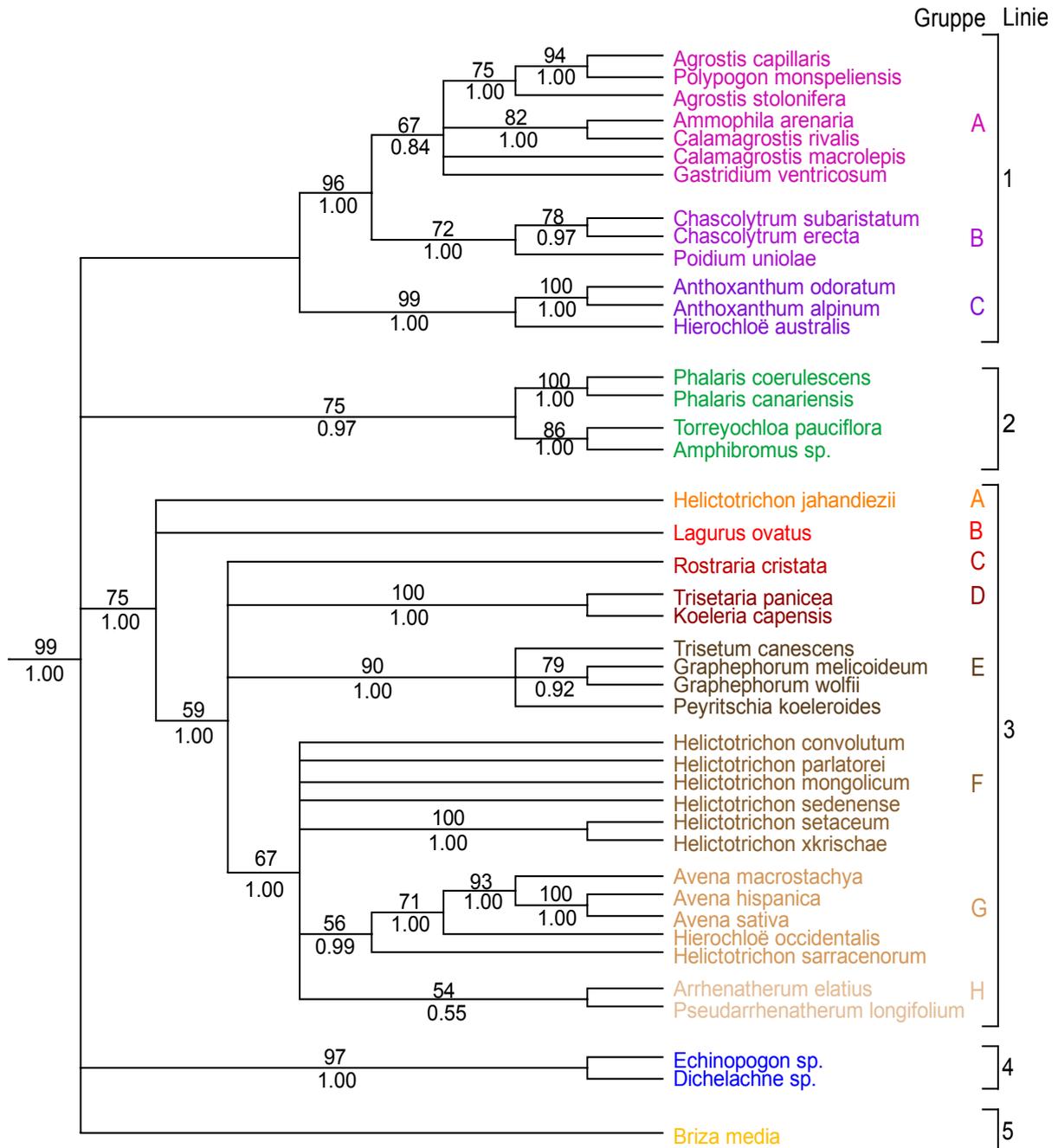


Abbildung 12: *Avena*-Clade (Gruppen farbig unterschieden) als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der *matK*-Region. Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte.

Calamagrostis

Ein zweiter Ast der Polytomie wird aus den Taxa *Calamagrostis rivalis* und *C. macrolepis* gebildet. *Calamagrostis* ist mit 230-270 Arten die drittgrößte Gattung des Aveneae/Poeae-Komplexes (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Die Taxonomie der Gattung auf Grundlage morphologischer Merkmale ist schwierig und wird von den unterschiedlichen Autoren uneinheitlich gesehen. Dies betrifft vor allem den Aus- oder Einschluss von nah verwandten Taxa wie *Deyeuxia* und *Lachnagrostis* (Clayton & Renvoize, 1986; Edgar, 1995; Singh, 1984; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). In molekularbiologischen Untersuchungen ist die Gattung entweder Mitglied einer Polytomie (Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007) oder hat nur eine schwach gestützte Schwesterstellung zu Gattungen wie *Agrostis* und *Polypogon* (Davis & Soreng, 2007; Quintanar et al., 2007). Bei Döring et al. (2007) steht *Calamagrostis* in einer Polytomie mit *Agrostis* + *Polypogon*, *Ammophila* und *Chascolytrum*. In der Untersuchung von Schneider et al. (in press) bildet *Calamagrostis* mit *Agrostis* und *Dichelachne* eine Trichotomie.

Wie schon bei *Agrostis* und *Polypogon* weicht die genaue taxonomische Stellung von *Calamagrostis* in den einzelnen molekularbiologischen Untersuchungen leicht voneinander ab. Die Stellung innerhalb der *Agrostis*-Gruppe erscheint aber gesichert.

Ammophila

An maritimen Küsten findet man die Gattung *Ammophila*, die im vorliegenden Stammbaum einen eigenen Ast in der Polytomie bildet. Die zwei Arten der Gattung sind für ihre Fähigkeit Sanddünen zu stabilisieren bekannt. Die Gattung hybridisiert mit *Calamagrostis* und ist von dieser hauptsächlich durch die Anpassung an ihren speziellen Lebensraum zu unterscheiden (Clayton & Renvoize, 1986). Molekulare Untersuchungen zeigen *Ammophila* entweder basal zu einer Polytomie aus *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Gastridium*, *Triplachne* und *Polypogon* + *Chaetopogon* (Soreng & Davis, 2000), innerhalb einer Polytomie mit *Calamagrostis*, *Chascolytrum* und *Agrostis* + *Polypogon* (Döring et al., 2007) oder als Schwester zu *Calamagrostis* (ITS; Quintanar et al., 2007) bzw. als Schwester zu *Calamagrostis* plus weitere Taxa aus der *Agrostis*-Verwandtschaft (*trnT/F*; Quintanar et al., 2007).

Auch für *Ammophila* gilt die gesicherte Zugehörigkeit zu den besprochenen Taxa, auch wenn die exakte taxonomische Stellung noch nicht eindeutig ermittelt werden konnte.

Gastridium

Gastridium ventricosum bildet einen weiteren Ast der Polytomie. Die Gattung besteht aus zwei Arten die in Europa und Nordafrika verbreitet und über *Triplachne* mit *Agrostis* eng verwandt sind (Clayton & Renvoize, 1986). Diese postulierte enge Verwandtschaft wurde auch in molekular-systematischen Arbeiten gefunden (Davis & Soreng, 2007; Quintanar et al., 2007; Soreng et al., 2007) und konnte mit der vorliegenden Arbeit bestätigt werden (vgl. Analyse II). Somit ist die Position von *Gastridium* als Schwester zu *Triplachne* in allen molekularen Analysen dieselbe und kann als gesichert angesehen werden.

Avena-Clade, Linie 1, Gruppe 1B - *Poidium* und *Chascolytrum*

Schwester zu der eben besprochenen Gruppe sind *Poidium* und *Chascolytrum*. Dabei steht *Poidium uniolae* basal zu *Chascolytrum erectum* + *C. subaristatum* (BS 72, PP 1.00; Abbildung 12).

Die ausdauernde Gattung *Poidium* ist mit neun Arten in Amerika verbreitet und als eigenständige, jedoch nah verwandte Gattung von *Briza* anerkannt (Bayón, 1998; Clayton & Renvoize, 1986; Matthei, 1975; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Für die Gattung *Chascolytrum* werden sechs Arten, mit einer mittel- bis südamerikanischen Verbreitung angegeben (Bayón, 1998; Matthei, 1975). Einige Autoren stellten *Chascolytrum* zur Gattung *Briza* (Clayton & Renvoize, 1986; King, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Die bisher einzigen molekularen Untersuchungen in denen sowohl *Poidium* als auch *Chascolytrum* untersucht wurden, sind die Arbeiten von Soreng & Davis (2000), Soreng et al. (2007) und Essi et al. (2008). Bei Soreng & Davis (2000) und Soreng et al. (2007) steht *Poidium* als Schwester zu *Chascolytrum* und basal zu der oben besprochenen Gruppe 1A (Soreng et al., 2007 ohne *Poidium*). Basal zu diesem gesamten Kluster steht die Gattung *Briza*. In der Untersuchung von Essi et al. (2008) stehen Vertreter von *Poidium*, *Chascolytrum* und *Briza* in einer Polytomie (ITS + GBSSI) bzw. *Chascolytrum* basal zu *Poidium* (cpDNA). Da *Briza* und *Chascolytrum* + *Poidium* auch in der vorliegenden Arbeit in zwei unterschiedlichen Linien (1 und 5) des *Avena*-Clades auftreten, erscheint der *Briza*-Komplex als nicht monophyletisch, wobei *Poidium* und *Chascolytrum* anscheinend eng miteinander verwandt sind.

Avena-Clade, Linie 1, Gruppe 1C - *Anthoxanthum* und *Hierochloë*

Eine früh abzweigende Gruppe der Linie 1 bilden *Hierochloë australis* und *Anthoxanthum odoratum* + *A. alpinum*. Sowohl die Schwesterstellung der beiden *Anthoxanthum*-Arten, als auch die gesamte Gruppe ist mit sehr guten Werten gestützt (BS 100, PP 1.00 bzw. BS 99, PP 1.00; Abbildung 12).

Beide Gattungen wurden (mit *Phalaris*) von Clayton & Renvoize (1986) zur Subtribus Phalaridinae Reichenb. gestellt. Eine besonders enge Verwandtschaft der drei Gattungen wurde, ebenso wie eine nähere Verwandtschaft der gesamten Subtribus zu *Deschampsia* (Clayton & Renvoize, 1986), in der vorliegenden Arbeit nicht gefunden. Tzvelev (1989) trennte *Phalaris* von *Anthoxanthum* und *Hierochloë* ab und stellte die Gattung zu den Phleae und nicht zu den Poeae. Die Gattung *Anthoxanthum* ist mit 18 Arten in Eurasien, Afrika und Mittelamerika verbreitet und mit *Hierochloë* durch Zwischenformen verbunden (Clayton & Renvoize, 1986). Aufgrund dieser Zwischenformen wird *Hierochloë* von einigen Autoren inzwischen zu *Anthoxanthum* gestellt (Broome & Nolti, 2000; Phillips & Wu, 2005; Pimentel & Sahuquillo, 2007; Schouten & Veldkamp, 1985; Soreng et al., 2003). Neben gemeinsamen morphologischen Merkmalen verbindet auch der Gehalt am sekundären Pflanzenstoff Cumarin die beiden Gattungen und trennt sie von der Gattung *Phalaris* ab (vgl. Quintanar et al., 2007). Die Gruppierung von *Hierochloë* + *Anthoxanthum*, entfernt von *Phalaris* (wenn untersucht), wie sie in der *matK*-Analyse gefunden worden ist, bestätigt die Ergebnisse von Quintanar et al. (2007) und Bouchenak-Khelladi et al. (DS 1, 2008). Auch bei Soreng & Davis (2000) gruppieren die beiden Gattungen (plus *Phalaris*) ohne Angabe von Unterstützungswerten zusammen. Soreng et al. (2007) und Davis & Soreng (2007) untersuchte von den drei oben genannten Gattungen nur *Anthoxanthum*. Die Gattung steht basal zu *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* + *Avena* und den Koeleriinae Asch. & Graebn. Warum die zweite hier untersuchte *Hierochloë*-Art, *H. occidentalis*, in der *matK*-Analyse mit der Gattung *Avena* klustert (siehe unten) und nicht mit Gruppe 1C ist noch unklar.

Avena-Clade, Linie 2 - *Phalaris*, *Amphibromus* und *Torreyochloa*

Die Linie 2 ist mit BS 75 und PP 0.97 gut unterstützt. *Phalaris coerulescens* und *P. canariensis* bilden ein maximal gestütztes Kluster (BS 100, PP 1.00). Das Schwesterkluster zu den beiden *Phalaris*-Arten wird von *Amphibromus* und *Torreyochloa* gebildet (BS 86, PP 1.00; Abbildung 12).

Phalaris

Die Gattung wird traditionell in die Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards).

In der Untersuchung von Soreng et al. (2000) bildet *Phalaris* mit *Anthoxanthum* und *Hierochloë* eine Gruppe. Dies würde der traditionellen Einteilung in die Subtribus Phalaridinae entsprechen (Clayton & Renvoize, 1986). Die vorliegende *matK*-Analyse kann dieses Ergebnis nicht bestätigen. Vielmehr unterstützt sie die Ergebnisse der Analysen von Quintanar et al. (2007) und Bouchenak-Khelladi et al. (DS 1; 2008). In diesen Untersuchungen steht *Phalaris* getrennt von den Gattungen *Anthoxanthum* und *Hierochloë*. Nimmt man die Ergebnisse der molekularen, morphologischen und biochemischen Untersuchungen für *Anthoxanthum/Hierochloë* und *Phalaris* zusammen, so kann eine gemeinsame Subtribus nicht aufrechterhalten werden.

Torreyochloa und *Amphibromus*

Morphologisch verbinden *Amphibromus* (Aveneae) und *Torreyochloa* (Poeae) die auffälligen seitlichen Nerven der Deckspelze, die bis zum Rand der gestutzten Spelzenspitze laufen (Soreng & Davis, 2000).

Die in Nordamerika und Nordost-Asien verbreitete *Torreyochloa* wächst an feuchten bis nassen Plätzen. Die Gattung wurde von Church (1949) aus *Glyceria* ausgeschlossen und als eigenständige Gattung beschrieben. Anschließend kam es zu mehreren Aus- und Eingliederungen von *Torreyochloa* in *Puccinellia* (vgl. Choo et al., 1994; Church, 1952; Clausen, 1952). Molekularbiologische Untersuchungen zeigen die traditionell zu den Poeae gestellte Gattung immer in einem clade mit *Avena* bzw. den Aveneae (Davis & Soreng, 2007; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 1990; 2007). Alle bisherigen Untersuchungen zeigen ebenso wie die vorliegende Analyse, dass *Torreyochloa pauciflora* im *Avena*-Clade weit entfernt von *Puccinellia fasciculata* (*Poa*-Clade) steht. Somit kann, wie auch bei Clayton & Renvoize (1986) und Watson & Dallwitz (1992 onwards) angeführt, die Unabhängigkeit der Gattung *Torreyochloa* von der Gattung *Puccinellia* bestätigt werden.

Zur Gattung *Amphibromus* gehören insgesamt fünf Arten, die in Australien, Neuseeland und Südamerika verbreitet sind (Swallen, 1931; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Von Clayton & Renvoize (1986) wurde *Amphibromus* noch mit zu *Helictotrichon* gestellt. Neuere Untersuchungen bestätigen aber die Eigenständigkeit der Gattung (Soreng & Davis, 2000; Watson & Dallwitz, 1992 onwards; Winterfeld, 2006). Soreng & Davis (2000) waren die ersten, die *Amphibromus* molekular-systematisch untersuchten. In dieser und weiteren durchgeführten Analysen steht *Amphibromus* an basaler Stelle in dem clade mit *Avena* (Davis & Soreng, 2007; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007). Durch die polytome Anordnung der Linien im *Avena*-Clade in der vorliegenden *matK*-Analyse kann diese Aussage weder bestätigt noch widerlegt werden. Sicher ist aber die eigenständige Stellung von *Amphibromus* außerhalb der Gattung *Helictotrichon* und die Stellung im *Avena*-Clade.

Avena-Clade, Linie 3 - Aveneae

Die umfangreichste Linie des *Avena*-Clades wird aus 25 Taxa gebildet, die traditionell zu den Aveneae gestellt werden. Sie ist mit BS 75 und PP 1.00 gut gestützt (Abbildung 12). Am ersten Knoten spaltet sich die Linie in drei Äste. *Helictotrichon jahandiezii* (Gruppe 3A) und *Lagurus ovatus* (Gruppe 3B) sitzen jeweils allein am Ende eines Astes. Der dritte Ast wird aus den übrigen 23 Taxa gebildet und ist mit BS 59 (PP 1.00) nur schwach gestützt. Dieser dritte Ast spaltet sich wiederum in vier Äste auf. Hier bilden *Rostraria* (Gruppe 3C), *Trisetaria* + *Koeleria* (Gruppe 3D) und *Trisetum* + *Graphephorum* + *Peyritschia* (Gruppe 3E) jeweils einen Ast. Das Kluster am vierten Ast ist schwach gestützt (BS 67, PP 1.00) und besteht aus einer großen Polytomie. Sechs der sieben *Helictotrichon*-Taxa werden hier zur Gruppe 3F zusammengefasst. Gruppe 3G wird aus *Avena*, *Hierochloë occidentalis* und *Helictotrichon sarracenorum* gebildet (BS 56, PP 0.99). In der letzten Gruppe (3H) ist *Arrhenatherum* Schwester zu *Pseudarrhenatherum* (BS 54, PP 0.55).

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3A - *Helictotrichon* subg. *Tricholemma*

Einen Ast der Trichotomie bildet *Helictotrichon jahandiezii* (Abbildung 12).

Nach den Untergattungen *Pratavenastrum* und *Pubavenastrum* im *Poa*-Clade (vgl. 2C und 4A; Abbildung 11), erscheint die kleine Untergattung *Tricholemma* (zusammen mit subg. *Helictotrichon*) im *Avena*-Clade. Die aus vermutlich zwei Arten bestehende Untergattung kommt nur kleinräumig im nördlichen Afrika vor (Marokko, Algerien). Durch die Behaarung und Nervatur der Deckspelze ist sie gut von den übrigen Untergattungen der Gattung *Helictotrichon* zu unterscheiden (Röser, 1989). Während vegetative Merkmale eine Verbindung zur Untergattung *Pratavenastrum* suggerieren, deuten die Merkmale im generativen Bereich auf eine engere Verwandtschaft mit der Untergattung *Helictotrichon* hin (vgl. Winterfeld, 2006). Dieses Verwandtschaftsverhältnisse wurde von Röser et al. (2001) erstmals anhand von molekularer Daten des Kerngenom gefunden und konnte in der Folge durch Arbeit mit molekularbiologischen Sequenzdaten aus dem Chloroplasten- und dem Kerngenom bestätigt werden (Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Winterfeld et al., in prep.). Die Untergattung *Tricholemma* ist wesentlich enger mit der Untergattung *Helictotrichon* (beide *Avena*-Clade; 3F) als mit den Untergattungen *Pratavenastrum* (*Poa*-Clade; 2C) und *Pubavenastrum* (*Poa*-Clade; 4A) verwandt.

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3B - *Lagurus*

Einen weiteren Ast der Trichotomie wird von *Lagurus ovatus* gebildet (Abbildung 12). Die einzige Art der Gattung, heute anthropozoogen weit verbreitet, kommt ursprünglich aus dem Mittelmeerraum (Clayton & Renvoize, 1986).

Unterschiedliche molekularbiologische Untersuchungen zeigen *Lagurus* konstant in einer größeren Verwandtschaftsgruppe. Die genaue taxonomische Position ließ sich bisher aber noch nicht bestimmen. So ist die Gattung in der Untersuchung von Soreng & Davis (2000) Schwester zu *Avena* und in einem clade mit *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon*, *Arrhenatherum*, *Cinna* und einigen Koeleriinae. Bei Quintanar et al. (2007) steht *Lagurus* in einer Polytomie mit *Avena*, *Helictotrichon*, *Arrhenatherum* und den Koeleriinae (*trnT/F*) bzw. in einer Polytomie nur mit den Koeleriinae (ITS). Die Analyse der ITS-Daten von Schneider et al. (in press) zeigen *Lagurus* als Schwester zu *Koeleria*, mit einer basalen Stellung zu *Avena*, Seslerieae, *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* und *Tricholemma*, *Arrhenatherum*

und *Pseudarrhenatherum*. In ihrer kombinierten ITS/*matK*-Analyse ist *Lagurus* basal zu *Koeleria*, *Hierochloë occidentalis*, *Avena*, *Arrhenatherum*, *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* und *Pseudarrhenatherum*. In der Untersuchung von Döring et al. (2007) steht *Lagurus* als Schwester zu *Anthoxanthum*, und wiederum in einer Polytomie mit *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* und *Tricholemma*, *Avena*, *Hierochloë occidentalis*, *Arrhenatherum*, *Pseudarrhenatherum* und einigen Koeleriinae.

Alle Untersuchungen zeigen *Lagurus* als Verwandte der oben aufgeführten Taxa. Für eine genaue Bestimmung der systematischen Position der Gattung sind aber weitere Analysen unumgänglich.

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3C - *Rostraria*

Rostraria cristata bildet einen eigenen Ast in der zweiten Polytomie des *Avena*-Clades (Abbildung 12).

Rostraria ist der Gattung *Koeleria* sehr ähnlich und unterscheidet sich von ihr hauptsächlich durch ihren annualen Lebenszyklus. Von Clayton & Renvoize (1986) wird *Rostraria* als eigenständige Gattung aufrecht erhalten. Dieser Auffassung schließt sich Tzvelev (1989) an, während Watson & Dallwitz (1992 onwards) *Rostraria* in *Koeleria* einschließen.

In den molekularbiologischen Untersuchungen ist *Rostraria* Schwester zu *Koeleria* (Döring et al., 2007; Soreng & Davis, 2000), Schwester zu *Koeleria* und *Gaudinia* (Soreng et al., 2007) bzw. nur zu *Gaudinia* (*Koeleria* nicht untersucht, Davis & Soreng, 2007). Dies würde der Auffassung von Clayton & Renvoize (1986) entsprechen, die in *Rostraria* das annuelle Derivat von *Koeleria* sehen. In der *trnT/F*-Analyse von Quintanar et al. (2007) ist *Rostraria* hingegen Schwester zur *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv. - Gruppe. Und in der ITS-Analyse spaltet sich die Gattung *Rostraria* in mehrere Gruppen auf. Einige Taxa stehen wieder als Schwester zur *Trisetum flavescens*-Gruppe, andere bilden mit drei Taxa aus der *Trisetum ovatum* Pers. - Gruppe eine Polytomie.

Solange die Umgrenzungen der einzelnen Gattungen in diesem Komplex nicht eindeutig geklärt sind, erscheint es als sehr schwierig, klare Verwandtschaftsverhältnisse zu erkennen.

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3D - *Trisetaria* und *Koeleria*

Die Gattungen *Trisetaria* und *Koeleria* sind Schwestergattungen, was mit BS 100 und PP 1.00 in der *matK*-Analyse sehr gut unterstützt ist (Abbildung 12).

Trisetaria wird entweder als eigenständig und eng verwandt (Clayton & Renvoize, 1986; Tzvelev, 1989) oder als Teil von *Trisetum* und *Rostraria* (Watson & Dallwitz, 1992 onwards) angesehen. Molekular-systematisch wurde *Trisetaria* bisher nur von Quintanar et al. (2007) untersucht, allerdings ohne dort als eigene Gattung aufgeführt zu sein. Nach Clayton et al. (2006 onwards) gehören die von Quintanar et al. (2007) untersuchten *Trisetum ovatum*, *T. loeflingianum* (L.) C. Presl und *T. paniceum* Pers. in die Gattung *Trisetaria*. Somit steht *Trisetaria* in der *trnT/F*-Analyse sowohl mit *Gaudinia* in einem clade als auch mit *Trisetum*, *Avellinia* Parl. und *Rostraria* in einer Polytomie. In der ITS-Analyse bildet *Trisetaria* mit *Rostraria* ein gemeinsames clade (BS <50, PP 0.58). In der vorliegenden *matK*-Analyse erscheint *Trisetaria panicea* enger mit *Koeleria capensis* (BS 100, PP 1.00) als mit *Rostraria* (3C) oder *Trisetum* (3E) verwandt. Nach den vorliegenden Ergebnissen bleibt die Einschätzung hinsichtlich der Eigenständigkeit und der taxonomischen Position von

Trisetaria schwierig. Weitere Untersuchungen sind zur Auflösung dieser Verwandtschaftsgruppe unbedingt nötig.

Die Gattung *Koeleria* ist ebenfalls eng mit *Trisetum* verwandt und kann mit ihr Hybriden ausbilden (Clayton & Renvoize, 1986). Molekulare Untersuchungen zeigen *Koeleria* als Schwester zu *Lagurus* (Schneider et al., in press), *Rostraria* (Döring et al., 2007; Soreng & Davis, 2000), *Gaudinia* (Soreng et al., 2007), *Trisetum* (Bouchenak-Khelladi et al., 2008) bzw. *Trisetaria* (diese Arbeit). Bei Grebenstein et al. (1998) bildet *Koeleria* mit *Trisetum* ein gemischtes clade. Die Untersuchung von Quintanar et al. (2007) ist die bisher umfangreichste an *Koeleria*. In der *trnT/F*-Analyse stehen neun *Koeleria*-Taxa in einer Polytomie mit *Gaudinia*, *Trisetum* und *Parafestuca albida* (Lowe) E. B. Alexeev (Syn. *Koeleria loweana*). Die ITS-Analyse zeigt zehn *Koeleria*-Taxa wiederum mit *Gaudinia*, *Trisetum* und *Parafestuca*, sowie *Rostraria* und *Grapphephorum* in einer großen Polytomie. Die offensichtlich sehr engen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Koeleriinae machen eine Aussage über die genaue taxonomische Position von *Koeleria* im Moment nicht möglich.

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3E - *Trisetum*, *Grapphephorum* und *Peyritschia*

Die Gruppe 3E ist mit BS 90 und PP 1.00 sehr gut unterstützt. *Trisetum canescens*, *Peyritschia koelerioides* und *Grapphephorum melicoideum* + *G. wolfii* bilden eine Polytomie. Die Schwesterstellung von *G. melicoideum* und *G. wolfii* ist gut unterstützt (BS 79, PP 0.92; Abbildung 12).

Trisetum

Die Gattung *Trisetum* wird als ursprünglichste Linie innerhalb der Koeleriinae angesehen. Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Gruppe sind allgemein sehr schwierig und noch nicht vollständig aufgeklärt (vgl. Finot et al., 2004; 2005a; 2005b). So ist der Umfang der Gattung *Trisetum* je nach Auffassung des Autors verschieden (vgl. *Trisetaria*). Hybride zwischen *Trisetum* und *Sphenopholis* Scribn. bzw. *Trisetum* und *Koeleria* (Terrell et al., 1965; Watson & Dallwitz, 1992 onwards) deuten ebenfalls auf sehr enge Verwandtschaftsverhältnisse hin. Clayton & Renvoize (1986) sehen neben der sehr engen Verwandtschaft mit *Koeleria* auch Ähnlichkeiten zu *Helictotrichon*.

In der Untersuchung von Soreng & Davis (2000) steht *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. basal zu *Rostraria* + *Koeleria* und *T. canescens* basal zu *Cinna* + *Sphenopholis*. Beide Kluster sind Schwestern. Auch bei Döring et al. (2007) ist *Trisetum* Schwester zu *Koeleria* + *Rostraria*. Allerdings ist es hier *T. canescens* und es wurden keine weiteren Taxa aus den Koeleriinae untersucht. Bouchenak-Khelladi et al. (DS 1; 2008) untersuchte aus den Koeleriinae nur die Gattungen *Koeleria* und *Trisetum*, die in seiner Analyse Schwestergattungen sind. Bei Soreng et al. (2007) ist *Trisetum canescens* Schwester zu *Grapphephorum*. Die beiden Gattungen sind wiederum Schwester zu den übrigen untersuchten Koeleriinae (*Rostraria*, *Koeleria*, *Gaudinia*). Davis & Soreng (2007) beschränkten sich in ihrer Analyse ebenfalls auf drei Gattungen aus den Koeleriinae. So steht in ihrer Untersuchung *Trisetum* basal zu den Schwestergattungen *Rostraria* und *Gaudinia*. Quintanar et al. (2007) hingegen untersuchte in seiner *trnT/F*- bzw. ITS-Analyse fünf bzw. zehn *Trisetum*-Arten (nach Ausschluss von *Trisetaria*) welche zerstreut in einer großen Polytomie mit allen weiteren Mitgliedern der Koeleriinae stehen. Vor allem die Arbeit von Quintanar et al. (2007) zeigt eindrucksvoll den

noch bestehenden Forschungsbedarf für den Verwandtschaftskreis um die Gattung *Trisetum*. Auf die von Clayton & Renvoize (1986) gefundene Ähnlichkeit von *Trisetum* und *Helictotrichon* soll an dieser Stelle noch einmal hingewiesen werden. *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* steht in der Analyse der *matK*-Region in derselben Polytomie wie *Trisetum*. Somit erscheint eine Verwandtschaft dieser beiden Taxa wahrscheinlich.

Grappheporum

Grappheporum wurde aufgrund der reduzierten Rückengranne und Form der Deckspelzenspitze aus *Trisetum* ausgeschlossen und als eigenständige Gattung anerkannt (Clayton & Renvoize, 1986; Finot et al., 2005a; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Die in Nordamerika heimische Gattung wurde bisher nur wenig molekular-systematisch untersucht. In der *trnT/F*-Analyse von Quintanar et al. (2007) ist die Gattung Schwester zu *Sphenopholis* und steht mit dieser in einer Polytomie mit anderen Koeleriinae. In der ITS-Analyse bildet *Grappheporum* einen eigenen Ast der Polytomie. Bei Soreng et al. (2007) ist *Grappheporum* Schwester zu *Trisetum* und diese beiden Gattungen Schwester zu *Rostraria* + (*Gaudinia* + *Koeleria*). Die vorliegenden Ergebnisse der *matK*-Region zeigen die Gattung *Grappheporum* mit guter Unterstützung (BS 79, PP 0.92) als Schwester zu *Trisetum* und *Peyritschia* (*Sphenopholis* wurde nicht untersucht). Somit ist eine Abtrennung der Gattung *Grappheporum* von der Gattung *Trisetum* in der *matK*-Analyse zu erkennen.

Peyritschia

Die ebenfalls nordamerikanisch verbreitete Gattung *Peyritschia* wurde von einigen Autoren ebenfalls aus *Trisetum* ausgeschlossen (Clayton & Renvoize, 1986; Finot et al., 2004; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Hernández-Torres & Koch (1987) hingegen stellen *Peyritschia* zu *Trisetum*. Molekularbiologisch wurde *Peyritschia* im Rahmen dieser Arbeit zum ersten Mal untersucht. Die gut abgesicherte Stellung von *Peyritschia* mit *Trisetum* und *Grappheporum* unterstreicht die enge Verwandtschaft der drei Gattungen.

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3F - *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon*

Die Gattung *Helictotrichon* ist hier mit sechs Taxa vertreten. Diese gehören alle zur Untergattung *Helictotrichon* und dort in die *H. convolutum*-Gruppe (*H. convolutum*), die *H. parlatorei*-Gruppe (*H. parlatorei*, *H. setaceum*, *H. xkrischae*) und die *H. decorum*- oder *H. sedenense*-Gruppe (*H. sedenense*, *H. mongolicum*; Lange, 1995; Winterfeld, 2006). Bis auf *H. sarracenorum* (*H. convolutum*-Gruppe), die mit *Avena* und *Hierochloë occidentalis* klustert, stehen die Taxa von *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* alle einzeln und bilden damit keine monophyletische Gruppe (Abbildung 12). Diese vermutliche Polyphyly der Untergattung *Helictotrichon* wurde auch schon von Röser (1996) und Lange (1995) anhand morphologischer Merkmale diskutiert. Da auch die Taxa der einzelnen Gruppen innerhalb der Untergattung nicht zusammen gruppieren, erscheint auch diese Einteilung zu mindestens teilweise fraglich (vgl. Röser et al., 2001).

Molekularbiologische Untersuchungen zeigen *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* immer in einem clade bzw. einer Polytomie mit *Pseudarrhenatherum* und im weiteren Verlauf mit *Arrhenatherum* und *Avena* (Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007; Winterfeld et al., in prep.). Auch die dann folgende Verwandtschaft mit den Koeleriinae (Gruppe 3C-E) wird sowohl durch die

vorliegende *matK*-Analyse als auch durch weitere Untersuchungen (Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Quintanar et al., 2007; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007) bestätigt.

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3G - *Avena*, *Hierochloë occidentalis* und *Helictotrichon sarracenorum*

In der letzten Gruppe ist *Avena sativa* Schwester zu *A. hispanica* (BS 100, PP 1.00). Zu diesen beiden Taxa ist *A. macrostachya* basal (BS 93, PP 1.00). Basal zu den drei *Avena*-Arten steht *Hierochloë occidentalis* mit BS 71, PP 1.00. An der Basis der Gruppe 3G steht *Helictotrichon sarracenorum* (BS 56, PP 0.99; Abbildung 12).

Avena

Die Gattung *Avena* ist namensgebende für die Tribus Aveneae und für die in dieser Arbeit als *Avena*-Clade beschriebene Gruppe von Taxa. Von den etwa 25 Hafer-Arten werden 6-7, in unzähligen Varietäten kultiviert (Clayton & Renvoize, 1986). Die wichtigste Art ist dabei *Avena sativa*, der Saat-Hafer. Als zweite Art wurde in der vorliegenden Arbeit *A. hispanica* analysiert. Der dritte untersuchte Hafer ist *Avena macrostachya*. Die Art wurde aufgrund ihrer ausdauernden Lebensweise als Zwischenform der Gattungen *Avena* (dann nur annuelle Arten) und *Helictotrichon* (ausdauernde Arten) angesehen und wegen ihrer ausdauernden Lebensweise oft zu *Helictotrichon* gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Von anderen Autoren wiederum wird die Art in die Gattung *Avena* eingeordnet (Baum, 1968; 1977; Baum & Rajhathy, 1976; Rodionov et al., 2005). Neben der engen Verwandtschaft zwischen *Avena* und *Helictotrichon* lassen Hybride und zytogenetische Untersuchungen auch auf eine enge Verwandtschaft von *Avena* mit *Arrhenatherum* schließen (Katsiotis et al., 2000; Watson & Dallwitz, 1992 onwards; Winterfeld, 2006). Aufgrund der Bedeutung als wichtiges Getreide wurde *Avena* in viele molekularbiologische Untersuchungen eingeschlossen (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Catalán et al., 1997; Clark et al., 1995; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Grebenstein et al., 1998; Hamby & Zimmer, 1988; Hilu et al., 1999; Hilu & Liang, 1997; Hsiao et al., 1994; 1995; 1999; Katsiotis et al., 2000; Liang & Hilu, 1996; Quintanar et al., 2007; Rodionov et al., 2005; Röser et al., 2001; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007; Winterfeld et al., in prep.; Zhang, 2000).

Die Gattung steht in allen diesen Untersuchungen immer in unmittelbarer Nähe von *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* und *Arrhenatherum*. Die nächste dann folgende Verwandtschaftsgruppe sind die Koeleriinae. Diese überraschende Verwandtschaft zwischen *Avena* die besonders große Ährchen besitzt, mit Gattungen die nur kleine Ährchen ausbilden wurde schon von Grebenstein et al. (1998) und Röser et al. (2001) in ihren Untersuchungen an nukleären ITS- und 5S rDNA-Daten gefunden. In den ITS-Untersuchungen von Schneider et al. (in press) und Quintanar et al. (2007) klustert *Avena* sogar erst in einer Schwesterstellung zu den Seslerieae und erst dann mit *Arrhenatherum*, *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* und den Koeleriinae [Seslerieae bei Grebenstein et al. (1998) und Röser et al. (2001) nicht untersucht].

Die vorliegende Untersuchung des *matK*-Gens stützt die Eingruppierung von *Avena macrostachya* in die Gattung *Avena* und die nahe Verwandtschaft der Gattung *Avena* mit

Arrhenatherum und *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* und weiteren Gattungen der Koeleriinae.

Hierochloë occidentalis

Als Schwester zu den *Avena*-Arten steht *Hierochloë occidentalis*. Warum die beiden Arten (*H. australis* und *H. occidentalis*) in zwei verschiedenen Linien (1 bzw. 3) des *Avena*-Clades stehen ist unklar, zumal die Ergebnisse aller anderen Untersuchungen für eine Eingruppierung von *Hierochloë* in die Nähe von *Anthoxanthum* sprechen (vgl. 1C, *Avena*-Clade). Mit der Untersuchung weiterer Taxa sollte dieses merkwürdige phylogenetische Muster der Gattung *Hierochloë* aber aufzuklären sein.

Helictotrichon sarracenorum

Basal zu dem *Avena-Hierochloë*-Kluster steht *Helictotrichon sarracenorum*. Diese Art gehört mit zum subg. *Helictotrichon* und dort in die *H. convolutum*-Gruppe. Da der Unterstützungswert für eine Gruppierung von *H. sarracenorum* mit *Avena* und *Hierochloë* nur sehr klein ist, und alle weiteren Taxa aus dem subg. *Helictotrichon* in einer Polytomie in unmittelbarer Nähe stehen, ist die wirkliche taxonomische Position von *Helictotrichon sarracenorum* aus der vorliegenden *matK*-Analyse nicht eindeutig zu erkennen.

Avena-Clade, Linie 3, Gruppe 3H - *Arrhenatherum* und *Pseudarrhenatherum*

Die Gattungen *Arrhenatherum* und *Pseudarrhenatherum* bilden eine weitere Gruppe in der Polytomie. Allerdings ist die Unterstützung mit BS 54 und PP 0.55 gering (Abbildung 12).

Clayton & Renvoize (1986) vereinten beide Gattungen noch unter *Arrhenatherum* und sahen sie als Derivat von *Helictotrichon* an. Bei Watson & Dallwitz (1992 onwards) stehen *Arrhenatherum* und *Pseudarrhenatherum* getrennt. Viele Autoren gehen inzwischen eher von einer engen Verwandtschaft von *Avena* mit *Arrhenatherum* (Baum, 1968; Catalán et al., 1997; Katsiotis et al., 2000; Mitchell et al., 2003; Rodionov et al., 2005) und *Pseudarrhenatherum* mit *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* (Couderc & Guédès, 1976; Röser et al., 2001) aus. Dies bestätigen auch molekulare Untersuchungen ganz (Winterfeld et al., in prep.) oder teilweise (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press). Wenn *Arrhenatherum* und *Pseudarrhenatherum* eher miteinander klustern als mit *Avena* bzw. *Helictotrichon*, so ist dieses Verwandtschaftsverhältnis nur gering unterstützt.

Aufgrund der geringen Unterstützungswerte in der vorliegenden Analyse der *matK*-Region kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, wie *Arrhenatherum* und *Pseudarrhenatherum* untereinander und in bezug auf *Avena* und *Helictotrichon* subg. *Helictotrichon* gruppieren. Hier können nur weitere Untersuchungen Klarheit über die genaue Phylogenie der Gruppe bringen.

Avena-Clade, Linie 4 - *Dichelachne* und *Echinopogon*

Linie 4 wird von *Dichelachne* und *Echinopogon* mit einer Unterstützung von BS 97 und PP 1.00 gebildet (Abbildung 12).

Sowohl *Dichelachne* als auch *Echinopogon* sind in Neuguinea, Australien und Neuseeland mit fünf bzw. sieben Arten beheimatet. *Dichelachne* ist nach Clayton & Renvoize (1986) eng

mit *Calamagrostis* (1A) und nach Veldkamp (1974) besonders mit *Deyeuxia* verwandt. Von beiden Gattungen unterscheidet sich *Dichelachne* aber u. a. durch ihre längere Granne (Edgar & Connor, 1982). Für *Echinopogon* postulieren Clayton & Renvoize (1986) eine Verbindung zu *Calamagrostis* über die Gattung *Ancistragrostis* S. T. Blake.

Molekular-systematische Untersuchungen zeigen weder ein besonders enges Verwandtschaftsverhältnis von *Calamagrostis* und *Dichelachne* (Soreng et al., 2007), noch eines zwischen *Calamagrostis* und *Echinopogon* (Davis & Soreng, 2007; Soreng et al., 2007). Diese Ergebnisse konnten durch die vorliegende Arbeit bestätigt werden. Bestätigt wurde zudem die auch von Soreng et al. (2007) gefundene Schwesterstellung von *Dichelachne* und *Echinopogon*.

Aufgrund der großen Polytomie des *Avena*-Clades lässt sich die genaue Verwandtschaft zwischen *Calamagrostis* und *Dichelachne* + *Echinopogon* aber nicht ablesen.

Avena-Clade, Linie 5 - *Briza*

Die fünfte Linie der Polytomie wird von *Briza media* gebildet (Abbildung 12).

Diese ausdauernde Gattung ist in Europa verbreitet und wird traditionell zu den Poeae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Macfarlane & Watson, 1982; Tzvelev, 1989; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Bei allen bisherigen molekularbiologischen Untersuchungen steht *Briza* aber immer innerhalb eines clades mit *Avena*, bzw. den traditionellen Aveneae (Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Davis & Soreng, 2007; Döring et al., 2007; Hilu et al., 1999; Hsiao et al., 1995; 1999; Quintanar et al., 2007; Schneider et al., in press; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 1990; 2007). Bei genauer Betrachtung fällt auf, dass einige Vertreter des *Briza*-Komplexes kleine kurze Grannen oder Reste von Grannen haben (Bayón, 1998; Matthei, 1975; Soreng & Davis, 2000). Begrannte Spelzen werden als ein typisches Merkmal der traditionellen Aveneae angesehen (Clayton & Renvoize, 1986). Matthei (1975) stellte in seiner Revision des *Briza*-Komplexes in Südamerika fest, dass die Gattung *Briza* vermutlich nicht enger mit den südamerikanischen Vertretern des Komplexes (*Calotheca* Desv., *Chascolytrum*, *Poidium*) verwandt ist. Diese Annahme wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigt, in der *Chascolytrum* und *Poidium* in einer anderen Linie als *Briza* gruppieren. Die breit-herzförmigen Deckspelzen müssen damit als homoplastisch angesehen werden.

4 Analyse II - Ergebnisse und Diskussion

4.1 Berechnungen, Indizes und Unterstützungswerte

Im folgenden Kapitel wird das Ergebniss der Analyse der ersten 471bp für 129 Taxa, und damit für fast alle beschriebenen Gattungen der traditionellen Aveneae und viele der traditionellen Poeae als Stammbaum dargestellt und mit den Ergebnissen früherer Arbeiten verglichen. Anschließend werden die noch nicht in der Analyse I besprochenen Taxa kurz diskutiert.

Durch die z. T. sehr langen Bearbeitungszeiten einiger Herbarien, die um Material gebeten wurden, konnte nicht von allen Proben die komplette *matK*-Region von ca. 2000bp sequenziert werden. Da der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit aber in einer Neueinteilung der Tribus der Aveneae lag, wurden von spät zugesandten Proben noch die ersten 471bp sequenziert und ausgewertet. In der Voruntersuchung konnte bereits gezeigt werden, dass eine Zuordnung der Taxa in das *Avena*- oder *Poa*-Clade eindeutig möglich ist, auch wenn die Auflösung innerhalb der clades gering ist.

Der in Abbildung 14 dargestellte Stammbaum umfasst *Brachypodium distachyon* als Außengruppe und weitere 129 Taxa aus dem Aveneae/Poeae-Komplex. Darunter sind 34 noch nicht in Analyse I untersuchte Taxa, inkl. 20 neuer Gattungen. Der Baum hat eine Länge von 313 Schritten (CI = 0,601; RI = 0,880). Von den 471 Basen und den 6 codierten Indels waren 91 Positionen parsimony-informativ und 62 Positionen nicht-informativ. Die 'split frequency' lag am Ende der bayesischen Analyse bei 0,0379.

Die Einteilung der untersuchten Taxa des traditionellen Aveneae/Poeae-Komplexes in zwei clades (*Avena*-Clade und *Poa*-Clade) ist gut zu erkennen. Alle weiteren vorhandenen und mit BS-Werten unterstützten clades finden sich auch im Stammbaum der Analyse I wieder (Abbildung 14). Kein bereits untersuchtes Taxon wechselt seine Position. Es zeigt sich, dass die traditionellen Poeae fast vollständig im *Poa*-Clade erhalten bleiben. Nur die *Briza*-Verwandtschaft spaltet sich ab und findet sich im *Avena*-Clade wieder. Im Gegensatz dazu spalten sich die traditionellen Aveneae komplett in das *Avena*- und das *Poa*-Clade auf.

Die Unterstützung für die beiden großen clades beträgt BS 94, PP 1.00 (*Poa*-Clade) und BS 59, PP <0.50 (*Avena*-Clade). Die Auflösung innerhalb der clades ist gering.

***Poa*-Clade**

Die folgenden 12 Gattungen sind alle Mitglieder der 'core' Pooideae, und dort des *Poa*-Clades. In der Vergangenheit wurden einige dieser Gattungen zu den Aveneae, oder sogar zu Triben außerhalb der 'core' Pooideae gestellt. Die vorliegenden Ergebnisse der Untersuchung der *matK*-Region widerlegen diese früheren Einordnungen (Abbildung 14).

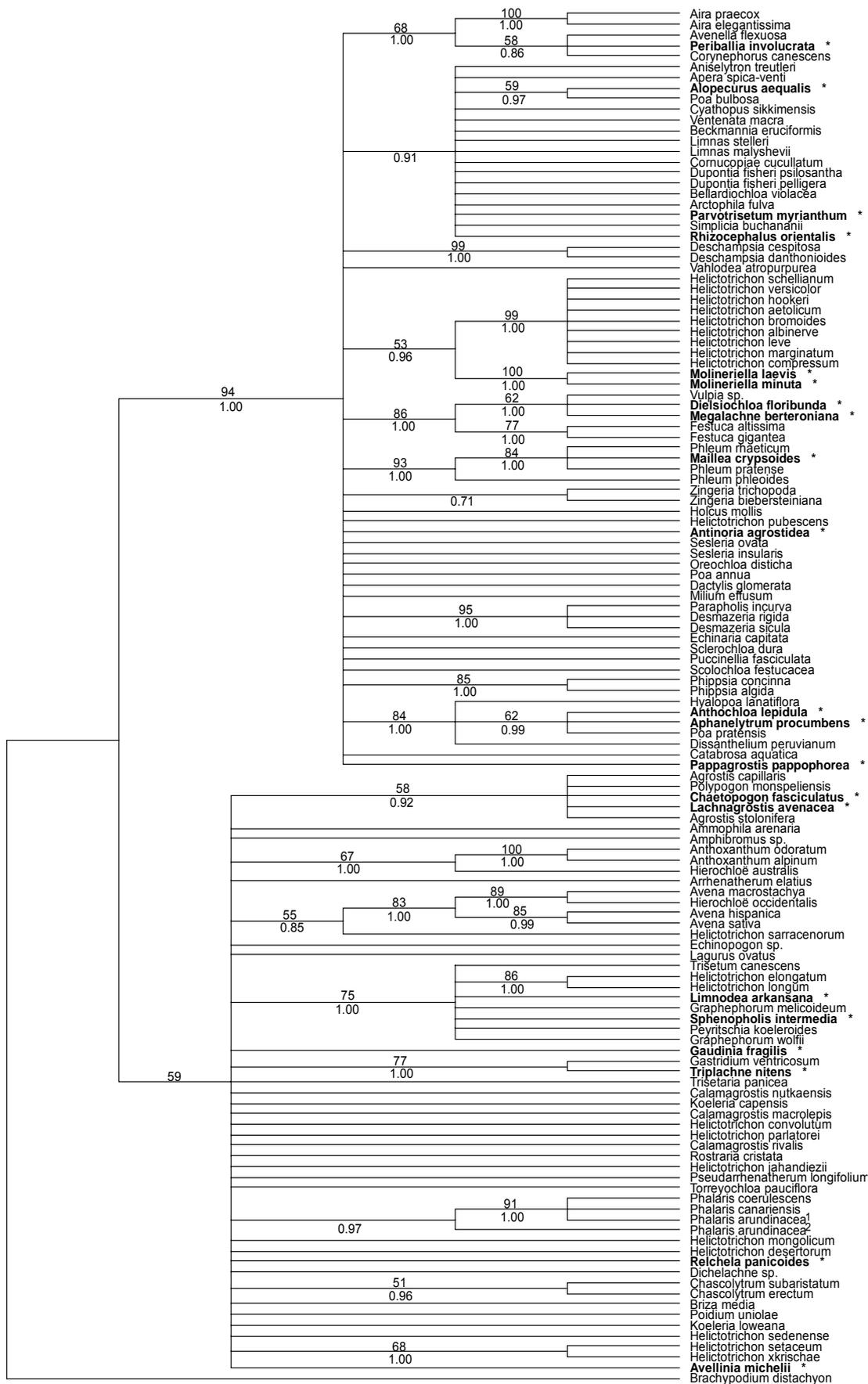


Abbildung 14: 'Strict-consensus' Baum der Maximum-Parsimony Analyse II der *matK*-Region, Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte; * im Text beschriebene Taxa

Periballia

Die Gattung *Periballia* steht mit *Avenella flexuosa* und *Corynephorus canescens* in einer schwach gestützten Gruppe (BS 58, PP 0.86), die wiederum Schwester zu *Aira praecox* + *A. elegantissima* ist. Die Schwesterstellung der beiden Kluster ist mit BS 68 und PP 1.00 gestützt.

Die gut übereinstimmenden Ergebnisse morphologischer, karyologischer und molekularbiologischer Untersuchungen zeigen eine nahe Verwandtschaft der Gattung *Periballia* zu *Avenella* (Syn. *Deschampsia*), *Corynephorus* und *Aira* (Albers, 1980; Clayton & Renvoize, 1986; Quintanar et al., 2007; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Allerdings fällt das gesamte Cluster und damit auch die Gattung *Periballia* die traditionell zu den Aveneae gestellt wurde, nach den molekularbiologischen Untersuchungen in das *Poa*-Clade (vgl. Analyse I, *Poa*-Clade, 1).

Alopecurus

Die in der nördlichen temperaten Zone und in Südamerika verbreitete Gattung *Alopecurus* ist Schwester zu *Poa bulbosa* (BS 59, PP 0.97). Beide Taxa bilden u. a. mit den Gattungen *Apera*, *Beckmannia*, *Cornucopiae* und *Ventenata* ein weiteres Cluster (BS <50, PP 0.91).

Bei Clayton & Renvoize (1986) findet sich in der Nähe von *Alopecurus* u. a. die Gattungen *Limnas*, *Cornucopiae*, *Beckmannia* und *Phleum*. In den späteren molekularen Stammbäumen tauchen einige der oben genannten Gattungen wieder in der Nähe von *Alopecurus* auf. So ist die Gattung bei Rodionov et al. (2005) Schwester zu *Beckmannia* und bei Soreng & Davis (2000) steht *Alopecurus* ebenfalls zusammen mit *Beckmannia*, *Milium* und *Phleum*. Auch in der ITS-Analyse von Quintanar et al. (2007) findet sich *Alopecurus* mit *Beckmannia*, *Cinna*, *Apera* und *Ventenata* in einer Polytomie. In der *trnT/F*-Analyse ist *Alopecurus* Schwester zu *Ventenata*, und beide Taxa Schwester zu *Cinna*, allerdings ohne Bootstrap Unterstützung (Quintanar et al., 2007). Mit sehr guter Unterstützung steht *Alopecurus* als Schwestergattung zu *Bellardiochloa* in der Analyse von Davis & Soreng (2007) und Soreng et al. (2007). In der Analyse des Datensatzes 1 von Bouchenak-Khelladi et al. (2008) ist *Alopecurus* Schwester zu *Poa* (BS <50, PP 0.81).

Die molekularbiologischen Analysen bestätigen damit die in dieser Arbeit gefundene Position von *Alopecurus* innerhalb des *Poa*-Clades und in der Nähe der oben genannten Gattungen, auch wenn die Auflösung an dieser Stelle im Stammbaum der *matK*-Analyse unvollständig ist.

Parvotrisetum

Die Gattung ist Teil einer schwach gestützten Polytomie (BS <50, PP 0.91) innerhalb des *Poa*-Clades.

Von Clayton & Renvoize (1986) wird *Parvotrisetum* in die Gattung *Trisetaria* gestellt, die wiederum eng mit *Trisetum* und *Rostraria* verwandt ist. Watson & Dallwitz (1992 onwards) ordnen *Parvotrisetum* (und *Trisetaria*) zu *Trisetum*. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit widersprechen einer engen Verbindung von *Parvotrisetum* zu *Rostraria* und *Trisetum/Trisetaria*. Vielmehr steht *Parvotrisetum* im *Poa*-Clade, während die anderen Gattung im *Avena*-Clade stehen (für weitere Aspekte zu *Rostraria*, *Trisetum* und *Trisetaria* vgl. Analyse I, *Avena*-Clade, 3C-E).

Rhizocephalus

Diese monotypische Gattung wurde in der vorliegenden Arbeit erstmals molekularbiologisch untersucht. Von Clayton & Renvoize (1986) wurde sie zu den Aveneae und dort in die Nähe der Gattung *Phleum* gestellt. In der vorliegenden *matK*-Analyse steht *Rhizocephalus* in einer größeren, aber nur schwach gestützten Polytomie im *Poa*-Clade (BS <50, PP 0.91).

Damit kann die Einordnung der Gattung in die Aveneae nicht bestätigt werden. Aufgrund der geringen Unterstützungswerte konnte die genaue Position von *Rhizocephalus*, und damit auch die phylogenetische Position gegenüber *Phleum* (auch *Poa*-Clade), noch nicht abschließend geklärt werden.

Molineriella

In der vorliegenden Arbeit sind die beiden Taxa der Gattung *Molineriella* Schwester zu *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* (BS 53, PP 0.96).

Die Gattung *Molineriella* wird sowohl von Watson & Dallwitz (1992 onwards) als auch von Clayton & Renvoize (1986) in die Gattung *Periballia* eingeordnet und diese wiederum in die Nähe von *Deschampsia* gestellt. In der cpRFLP-Analyse von Soreng & Davis (2000) wird *Molineriella* als eigenständige Gattung behandelt und ist Schwester zu *Aira*, bei Soreng et al. (2007) zu *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* und bei Davis & Soreng (2007) zu *Deschampsia*. Somit unterstützen die Ergebnisse der vorliegenden *matK*-Analyse die enge Verwandtschaft von *Molineriella* zu *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum*. Eindeutig ist damit auch die Einordnung von *Molineriella* in das *Poa*-Clade.

Dielsiochloa und *Megalachne*

Die beiden Gattungen stehen mit *Vulpia* in einer schwach gestützte Trichotomie (BS 62, PP 1.00), die wiederum in einer gut gestützten Schwesterstellung zu den beiden *Festuca*-Arten steht (BS 86, PP 1.00).

Im Gegensatz zu den weit verbreiteten Gattungen *Festuca* und *Vulpia*, sind *Dielsiochloa* und *Megalachne* auf das westliche Südamerika beschränkt. *Dielsiochloa* kommt nur im peruanischen Hochland und *Megalachne* auf den Juan-Fernandez-Inseln vor.

Dielsiochloa wurde lange Zeit zu oder in die Nähe von *Trisetum* gestellt (Clayton & Renvoize, 1986). Spätere Untersuchungen trennen *Dielsiochloa* von *Trisetum* ab (Clayton & Renvoize, 1986; Finot et al., 2005b; Macfarlane & Watson, 1982; Quintanar et al., 2007; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Die molekularbiologischen Analysen sowohl der *matK*- (diese Arbeit), als auch weiterer Regionen zeigen eine eindeutige Zuordnung von *Dielsiochloa* zum Verwandtschaftskreis der Gattung *Festuca*, und nicht der Gattung *Trisetum* (Davis & Soreng, 2007; Quintanar et al., 2007; Soreng et al., 2007). Damit ist auch die Zuordnung von *Dielsiochloa* zu den Aveneae hinfällig. Die Gattung ist Teil des *Poa*-Clades.

Die Einordnung von *Megalachne* zu den Duthieinae durch Soreng et al. (2003) wird durch die molekularen Ergebnisse der *matK*-Analyse ausgeschlossen, während die schon früher postulierte enge Verwandtschaft zu *Festuca* (Baeza et al., 2002; Clayton & Renvoize, 1986; Tateoka, 1963) bestätigt wird.

Maillea

Maillea crypsoides steht mit *Phleum rhaeticum* und *P. pratense* in einer gut unterstützten Trichotomie (BS 84, PP 1.00). Diese Trichotomie bildet zusammen mit *Phleum phleoides* eine sehr gut gestützte Gruppe (BS 93, PP 1.00).

Bei Watson & Dallwitz (1992 onwards) wird *Maillea* als eigene Gattung geführt, aber auch eine Eingliederung zu *Phleum* diskutiert. Bei Clayton & Renvoize (1986) ist *Maillea* eine Sektion innerhalb von *Phleum*. Die enge Verwandtschaft von *Maillea* zu *Phleum* wird von den Daten der *matK*-Analyse gestützt. *Maillea* steht hier innerhalb der Gattung *Phleum*. Nicht bestätigt werden kann die Stellung von *Maillea* als Aveneae, sie steht in der vorliegenden Analyse im *Poa*-Clade.

Antinoria

Diese Gattung bildet einen eigenen Ast der großen Polytomie des *Poa*-Clades.

Aufgrund morphologischer Untersuchungen wurde die Gattung *Antinoria* bisher zu den Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Molekularbiologischen Untersuchungen unterstützen jetzt aber die Einordnung in das *Poa*-Clade. Auch wenn die Analyse der nukleären ITS-Region durch Quintanar et al. (2007), im Gegensatz zur vorliegenden Analyse der plastidären *matK*-Region, mehr als zwei clades für den Aveneae/Poeae-Komplex zeigt, gruppiert *Antinoria* dort u. a. mit *Vulpia*, *Dactylis* und *Festuca*. Diese enge Verwandtschaft mit Mitgliedern des *Poa*-Clades kann daher als weitere Bestätigung des Ausschlusses von *Antinoria* aus den Aveneae/dem *Avena*-Clade und deren Einordnung in das *Poa*-Clade angesehen werden.

Anthochloa und *Aphanelytrum*

Die Taxa *Anthochloa lepidula* und *Aphanelytrum procumbens* bilden zusammen mit *Poa pratensis*, *Hyalopoa lanatifolia* und *Dissanthelium peruviana* eine gut unterstützte Gruppe (BS 84, PP 1.00). Die engere Gruppierung von *Anthochloa*, *Aphanelytrum* und *Poa* ist schwach gestützt (BS 61, PP 0.99). Neben den weiter verbreiteten Gattungen *Poa* und *Hyalopoa*, kommen die übrigen drei Gattungen (*Anthochloa*, *Aphanelytrum* und *Dissanthelium*) nur in den Gebirgsregionen Südamerikas vor (vgl. Analyse I, *Poa*-Clade, 4C). Aufgrund morphologischer Kriterien wurde *Anthochloa* in die Tribus Meliceae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986; Mejia-Saulés & Bisby, 2000; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Wie in den Untersuchungen von Quintanar et al. (2007) und Gillespie et al. (2007; 2008) bezeugen die molekularbiologischen Analysen jedoch eine Zuordnung zu den Poeae. Im Gegensatz zu *Anthochloa* ist die Position von *Aphanelytrum* innerhalb der Poeae seit der Untersuchung von Clayton & Renvoize (1986) nicht mehr Infrage gestellt worden (Gillespie et al., 2008; Sanches-Vega et al., 2007; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Und auch die hier vorliegenden molekularen Ergebnisse bestätigen die Einordnung von *Aphanelytrum* in das *Poa*-Clade.

Pappagrostis

Diese, in der vorliegenden Arbeit erstmals molekularbiologisch untersuchte Gattung bildet in der großen Polytomie des *Poa*-Clades einen eigenen Ast.

Pappagrostis wurde von einigen Autoren zu *Stephanachne* gestellt und diese in die Aveneae eingeordnet (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Andere Autoren

stellten *Pappagrostis* ebenfalls zu *Stephanachne*, ordnen diese dann aber den Stipeae zu (Wu & Phillips, 2006). Bei Tzvelev (1989) wiederum sind beide Gattungen eigenständig und Mitglieder der Poeae. Die Ergebnisse der vorliegenden *matK*-Analyse bestätigen eine Einordnung von *Pappagrostis* in das *Poa*-Clade, und damit in den Aveneae/Poeae-Komplex und nicht in die Tribus Stipeae.

Avena-Clade

Die folgenden Gattungen wurden bisher alle in die Tribus Aveneae gestellt (Clayton & Renvoize, 1986). Nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung gruppieren sämtliche Gattungen in das *Avena*-Clade und bestätigen damit die traditionelle Einordnung der untersuchten Taxa.

Chaetopogon und *Lachnagrostis*

Mit den *Agrostis*-Arten und *Polypogon monspeliensis* bilden *Chaetopogon* und *Lachnagrostis* eine schwach gestützte Gruppe (BS 58, PP 0.92).

Chaetopogon wird sowohl von Clayton & Renvoize (1986) als auch von Watson & Dallwitz (1992 onwards) als eigenständige und zu den Aveneae gehörige Gattung beschrieben. In der molekularen Untersuchungen von Soreng & Davis (2000) gruppiert *Chaetopogon* mit *Polypogon* (ohne BS-Analyse). Bei Quintanar et al. (2007) ist *Chaetopogon* in der *trnT/F*-Analyse Schwester zu *Polypogon* (BS 97, PP 1.00) und in der ITS-Analyse Schwester zu *Agrostis castellana* Boiss. & Reut. (BS 82, PP 1.00).

Die in Südamerika, Australien und Neuseeland verbreitete Gattung *Lachnagrostis* ist eng mit *Deyeuxia* und *Agrostis* verwandt (Edgar, 1995; Edgar & Forde, 1991). Während Clayton & Renvoize (1986) und Watson & Dallwitz (1992 onwards) *Lachnagrostis* nicht als eigenständige Gattung etablierten, ist sie in Südamerika, Australien und Neuseeland anerkannt (vgl. Edgar, 1995). In der vorliegenden *matK*-Analyse wurde die Gattung zum ersten Mal molekularbiologisch untersucht. Auch wenn in der vorliegenden Analyse II die Unterstützungswerte für die *Lachnagrostis-Chaetopogon-Agrostis-Polypogon*-Gruppe gering sind, bestätigen die Ergebnisse die enge Verwandtschaft von *Chaetopogon* und *Lachnagrostis* mit *Agrostis* und *Polypogon*.

Limnodea und *Sphenopholis*

Limnodea arkansana und *Sphenopholis intermedia* bilden mit Arten der Gattungen *Graphephorum*, *Helictotrichon*, *Peyritschia* und *Trisetum* eine gut unterstützte Gruppe (BS 75, PP 1.00).

Die als eigenständig betrachtete Gattung *Limnodea* (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards) wird von einigen Autoren auch als Steppenversion der Gattung *Cinna* angesehen (Clayton & Renvoize, 1986). Die vorliegende Untersuchung zeigt ein engeres Verwandtschaftsverhältnis zwischen *Limnodea* und einer Gruppe um die Gattung *Trisetum*.

Die Gattung *Sphenopholis* ist sehr nah mit *Trisetum* verwandt (Clayton & Renvoize, 1986). Einige Taxa dieser beiden Gattungen wechselten aufgrund morphologischer Untersuchungen sogar mehrmals ihre Gattungszugehörigkeit (vgl. Finot et al., 2004; 2005a;

2005b; Terrell et al., 1965). Bei Soreng & Davis (2000) ist *Sphenopholis* Schwester zu *Cinna*, und diese beiden Gattungen sind wiederum Schwester zu *Trisetum*. In den Untersuchungen von Quintanar et al. (2007) steht *Sphenopholis* ebenfalls in unmittelbarer Nähe von *Trisetum*. So kann, zusammen mit den vorliegenden Ergebnissen der *matK*-Analyse, die enge Verwandtschaft von *Sphenopholis* und *Trisetum* auch auf molekularer Ebene bestätigt werden.

Gaudinia

Die Gattung bildet einen eigenen Ast in der Polytomie des *Avena*-Clades. *Gaudinia* wird als eigenständige Gattung mit einer für Aveneae ungewöhnlichen traubigen Infloreszenz beschrieben (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1992 onwards). Während im Diagramm über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Aveneae bei Clayton & Renvoize (1986: 117) *Gaudinia* bei *Avena/Helictotrichon* steht, zeigen molekulare Untersuchungen eine eher engere Verwandtschaft zwischen *Gaudinia* und *Trisetum/Rostraria/Koeleria* (Davis & Soreng, 2007; Quintanar et al., 2007; Soreng & Davis, 2000; Soreng et al., 2007).

Für eine abschließende Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse um *Gaudinia*, werden weitere Daten benötigt.

Triplachne

Triplachne ist mit guter Unterstützung Schwestergattung zu *Gastridium* (BS 77, PP 1.00).

Beide Gattungen sind im Mittelmeergebiet verbreitet (Watson & Dallwitz, 1992 onwards).

Clayton & Renvoize (1986) stellen eine große Ähnlichkeit von *Triplachne* und *Agrostis* in Amerika fest. Außerdem wird eine Eingliederung von *Triplachne* in die Gattung *Bromidium* Nees & Meyen (Syn.: *Agrostis*) erwähnt. Zudem stellt *Triplachne* nach Meinung der beiden Autoren die phylogenetische Verbindung zwischen *Gastridium* und *Agrostis* her. Auch Watson & Dallwitz (1992 onwards) sehen *Triplachne* als eigenständige Gattung an.

Die Ergebnisse der molekularbiologischen Untersuchungen von Davis & Soreng (2007), Quintanar et al. (2007) und Soreng et al. (2007) zeigen eine gut gestützte Schwesterstellung von *Triplachne* und *Gastridium*, mit einer weiteren engen Verwandtschaft zu *Agrostis*. In der Untersuchung von Soreng & Davis (2000) stehen die drei Gattungen unaufgelöst in einer Polytomie. In der Analyse II der vorliegenden Arbeit gruppieren zwar nur die beiden Gattungen *Triplachne* und *Gastridium* (ohne *Agrostis*) miteinander, aber in Analyse I, *Avena*-Clade, 1A ist die phylogenetische Stellung von *Agrostis* und *Gastridium* gut erkennbar.

Zusammenfassend unterstützen die Ergebnisse der molekularbiologischen Untersuchungen die früheren Annahmen über die enge Verwandtschaft von *Triplachne* mit *Gastridium* und *Agrostis*.

Relchela

Diese Gattung steht ungruppiert im *Avena*-Clade.

Die phylogenetische Stellung von *Relchela* ist nicht eindeutig. Während Watson & Dallwitz (1992 onwards) sich unsicher über die Einordnung in die Aveneae sind, vermuten Clayton & Renvoize (1986) sogar eine Verwandtschaft zu *Helictotrichon*.

Relchela wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit zum ersten Mal molekularbiologisch untersucht. Die Einordnung in das *Avena*-Clade erscheint sicher. Eine genauere Aussage zu

den verwandtschaftlichen Verhältnissen kann aufgrund der geringen Auflösung des *Avena*-Clades nicht gemacht werden.

Avellinia

Die Gattung bildet einen Ast in der großen Polytomie des *Avena*-Clades.

Je nach Auffassung der Autoren wird *Avellinia* entweder als eigenständige Gattung mit starkem Bezug zu *Trisetaria*/*Trisetum* aufgefasst (Watson & Dallwitz, 1992 onwards) oder die Taxa in *Trisetaria* eingegliedert (Clayton & Renvoize, 1986). Eine enge Verbindung zu *Trisetum* wurde damit von allen Autoren auf Grund morphologischer Untersuchungen postuliert und konnte anhand molekularbiologischer Daten von Quintanar et al. (2007) bestätigt werden.

Die nicht erfolgte Gruppierung der Gattung *Avellinia* zu *Trisetum*/*Trisetaria* im Stammbaum kann mit der allgemein geringen Auflösung des Stammbaumes erklärt werden (für weitere Informationen zu *Trisetum* vgl. Analyse I, *Avena*-Clade, 3E).

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Dissertation wird eine umfassende molekular-phylogenetische Studie mit 171 Taxa aus 120 Gattungen aller Triben der Unterfamilie Pooideae sowie weiterer Unterfamilien der Poaceae vorgestellt. Von den 120 Gattungen wurden 20 im Rahmen dieser Arbeit erstmals überhaupt molekular-systematisch untersucht (*Aphanelytrum*, *Brylkinia*, *Cornucopiae*, *Cyathopus*, *Danthoniastrum*, *Hyalopoa*, *Lachnagrostis*, *Limnas*, *Limnodea*, *Maillea*, *Megalachne*, *Metcalfia*, *Pappagrostis*, *Parvotrisetum*, *Psammochloa*, *Peyritschia*, *Relchela*, *Rhizocephalus*, *Simplicia*, und *Zingeria*). Der Schwerpunkt der Dissertation lag in der Aufklärung der inneren Struktur der Tribus Aveneae und deren Abgrenzung zu anderen Triben der Pooideae, insbesondere zu der Schwestertribus Poeae und den beiden kleinen Triben Seslerieae und Hainardieae. Darüber hinaus stellte sich die Frage nach der Abfolge der basalen Äste innerhalb der Pooideae sowie deren Abgrenzung zu den Stipoideae, Bambusoideae bzw. dem PACCAD-Clade. Des Weiteren sollte die Eigenständigkeit der Unterfamilie Ehrhartoideae und die Ausbildung eines monophyletischen BEP-Clades überprüft werden.

Zur Klärung dieser Fragestellungen wurde die ca. 2000bp lange plastidäre *matK*-Region (*matK*-Gen, 3'*trnK*-Intron, 3' *trnK*-Exon und *trnK/psbA*-Spacer) sequenziert und mittels Maximum-Parsimony und bayesischen Methoden analysiert. Die Position vieler Einzelgattungen und Gruppen von Gattungen wurde unter Einbeziehung morphologischer, biogeographischer, ökologischer und neuester taxonomischer Erkenntnisse diskutiert.

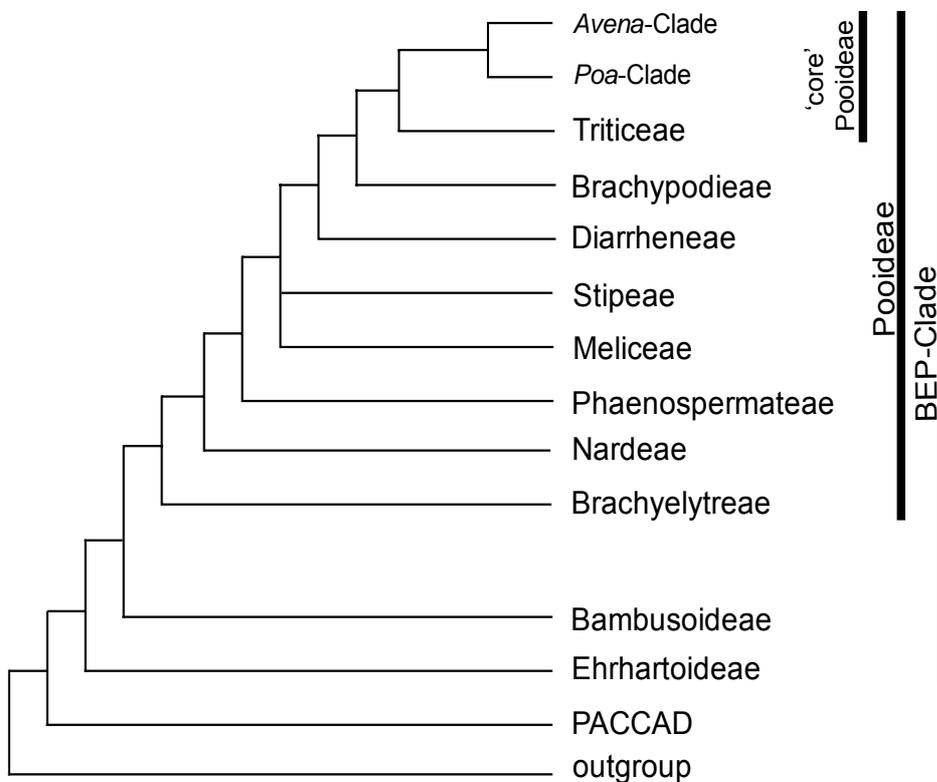


Abbildung 15: Zusammenfassung der Ergebnisse der *matK*-Sequenzdatenanalyse

Die erzielten Ergebnisse, die in Abbildung 15 vereinfacht dargestellt sind, bestätigen eine unabhängige Unterfamilie Ehrhartoideae und die Ausbildung des monophyletischen BEP-Clades (Ufam. Bambusoideae, Ehrhartoideae und Pooideae) als Schwestergruppe zum PACCAD-Clade.

Die analysierten Daten unterstützen die Auffassung einer weit gefassten Unterfamilie Pooideae, in der die basal liegende monotypische Tribus Brachyelytreae die Abgrenzung der Ufam. Pooideae zu den anderen Unterfamilien bildet. Die folgenden monotypischen Gattungen *Lygeum* und *Nardus* (bislang zwei Triben) sollten nunmehr in einer Tribus, den Nardeae, zusammengefasst werden.

Im Stammbaum folgt die neue Tribus Phaenospermateae mit den Gattungen *Phaenosperma* (früher Ufam. Bambusoideae), *Anisopogon* (früher Ufam. Arundinoideae) und *Duthieinae* (Ufam. Pooideae, früher Tribus Aveneae). Durch die Gruppierung der *Duthiea*-Gruppe mit *Anisopogon* und *Phaenosperma* in die neu entstandene Tribus Phaenospermateae ist der Ausschluss der ehemaligen Subtribus *Duthieinae* aus den Aveneae bewiesen.

Die Reihenfolge der dann folgenden Triben Meliceae inkl. Brylkinieae und Stipeae inkl. *Ampelodesmeae* konnte in der vorliegenden Arbeit nicht abschließend geklärt werden. Jedoch konnten die Stipeae eindeutig als Tribus innerhalb der Pooideae detektiert werden und bilden somit keine eigene Unterfamilie.

Für die beiden monotypischen Gattungen *Diarrhena* und *Brachypodium* wird die Stellung als jeweils eigenständige Tribus Diarrheneae bzw. Brachypodieae unterstützt. Zwar stehen *Diarrhena* und *Brachypodium* im 'strict-consensus' Baum in einer Polytomie mit den Bromeae, Triticeae, Aveneae und Poeae, die Bootstrap-Analyse unterstützt aber mit einem sehr guten Wert von 97 die basale Stellung von *Diarrhena* zu *Brachypodium* und den übrigen Triben.

Die übrigen Taxa der Pooideae werden als 'core' Pooideae bezeichnet und bisher in die Triben Aveneae, Bromeae, Poeae und Triticeae gestellt. Nach den Ergebnissen der *matK*-Analyse muss die Gattung *Littledalea* aus den Bromeae ausgeschlossen werden. Aufgrund der Paraphylie der traditionellen Triticeae erscheint eine erweitertere Tribus Triticeae mit den Subtriben Littledaleinae, Brominae (beide früher Bromeae) und Hordeinae (früher Triticeae) sinnvoll.

Die Aveneae/Poeae, die den Schwerpunkt dieser Arbeit bilden, spalten sich in zwei clades auf die nicht mit den traditionellen Tribsumgrenzungen der Aveneae und Poeae identisch sind.

Dabei bleiben die traditionellen Poeae allerdings fast vollständig als *Poa*-Clade erhalten. Nur der *Briza*-Komplex (*Briza*, *Chascolytrum*, *Poidium*, *Torreyochloa*) spaltet sich ab und wandert in das *Avena*-Clade. Zusätzlich erscheinen im *Poa*-Clade noch die Gattungen *Anthochloa* und *Catabrosa* (früher Meliceae), *Milium* und *Pappagrostis* (früher Stipeae), *Sesleria*, *Oreochloa* und *Echinaria* (früher Seslerieae) und *Parapholis* (früher Hainardieae). Somit besteht das *Poa*-Clade aus Taxa der traditionellen Aveneae und Poeae, den Taxa der Triben Hainardieae und Seslerieae und einzelner Gattungen aus den Triben Meliceae und Stipeae. Damit gehen die Triben Hainardieae und Seslerieae in dem Aveneae/Poeae-Komplex auf und sind nicht mehr als eigenständige Tribus zu halten.

Während bei den traditionellen Poeae nur eine kleine Neuordnung der Gattungen auf das *Poa*- und das *Avena*-Clade stattfand, sind die Veränderungen bei den traditionellen Aveneae umfangreicher. Nach dem Ausschluss der *Duthieinae* (*Duthiea*, *Danthoniastrum*, *Metcalfia*,

Sinohasea; jetzt Phaenospermateae) aus den Aveneae teilen sich die übrigen Gattungen fast gleichmäßig auf das *Avena*- und das *Poa*-Clade auf. Dabei spaltet sich auch die große Gattung *Helictotrichon* nicht nur in ihre vier schon bekannten Untergattungen, sondern diese verteilen sich sogar auf das *Avena*- (subgg. *Tricholemma* und *Helictotrichon*) bzw. *Poa*-Clade (subgg. *Pratavenastrum* und *Pubavenastrum*).

Daneben konnte die Aufspaltung weiterer kleinerer Gattungen innerhalb des jeweiligen clades bestätigt werden. So trennt sich *Avenella* von *Deschampsia*, *Aniselytron* von *Calamagrostis*, *Bellardiochloa* von *Poa*, *Briza* von *Chascolytrum* und *Parvotrisetum* von *Trisetum* bzw. *Trisetaria* ab.

Für zwei weitere Gattungen konnten die bisher angenommenen Verwandtschaftsverhältnisse revidiert werden. So steht *Molineriella* nicht wie angenommen in der Nähe von *Deschampsia* (*Avena*-Clade) sondern entweder bei *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* oder bei *Periballia/Aira* (*Poa*-Clade). Für *Dielsiochloa* wurde eine Verwandtschaft mit *Vulpia*, *Megalachne* sowie *Festuca* und nicht mit *Trisetum* gefunden.

6 Literatur

- Aares, E., Nurminiemi, M. & Brochmann, C. (2000). Incongruent phylogeographies in spite of similar morphology, ecology, and distribution: *Phippsia algida* and *P. concinna* (Poaceae) in the North Atlantic region. *Plant Systematics and Evolution* **220**, 241-261.
- Albers, F. (1980). Vergleichende Karyologie der Gräser-Subtriben Aristaveninae und Airinae (Poaceae - Aveneae). *Plant Systematics and Evolution* **136**, 137-167.
- Albers, F. & Butzin, F. (1977). Taxonomie und Nomenklatur der Subtriben Aristaveninae und Airinae (Gramineae - Aveneae). *Willdenowia* **8**, 81-84.
- Alfaro, M. E., Zoller, S. & Lutzoni, F. (2003). Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the performance of Bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Molecular Biology and Evolution* **20**, 255-266.
- Arber, A. (1928). Studies on the Gramineae V. 1. On *Luziola* and *Dactylis*, 2. On *Lygeum* and *Nardus*. *Annals of Botany* **52**, 291-407.
- Baeza, C. M., Stuessy, T. F. & Marticorena, C. (2002). Notes on the Poaceae of the Robinson Crusoe (Juan Fernández) Islands, Chile. *Brittonia* **54**, 154-163.
- Banfi, E. & Galasso, G. (2005). *Homalotrichon* Banfi, Galasso & Bracchi, gen. nov. In *An annotated checklist of the Italian vascular flora* (Conti, E., Abbate, G., Alessandrini, A. & Blasi, C., eds.), Vol. 18, pp. 28-30, Roma.
- Barker, N. P. (1997). The relationship of *Amphipogon*, *Elytrophorus* and *Cyperochloa* (Poaceae) as suggested by *rbcL* sequence data. *Telopea* **7**, 205-213.
- Barker, N. P., Linder, H. P. & Harley, E. H. (1995). Polyphyly of Arundinoideae (Poaceae): evidence from *rbcL* sequence data. *Systematic Botany* **40**, 423-435.
- Barker, N. P., Linder, H. P. & Harley, E. H. (1999). Sequences of the grass-specific insert in the chloroplast *rpoC2* gene elucidate generic relationships of the Arundinoideae (Poaceae). *Systematic Botany* **23**, 327-350.
- Barkworth, M. E. (2007). Stipeae Dumort. In *Flora of North America north of Mexico* (Barkworth, M. E., Capels, K. M., Long, S., Anderton, L. K. & Piep, M. B., eds.), Vol. 24, pp. 109-111. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Barkworth, M. E. & Everett, J. (1987). Evolution in the Stipeae: identification and relationship of its monophyletic taxa. In *Grass systematics and evolution* (Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E., eds.), pp. 251 - 264. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Barthet, M. M. & Hilu, K. W. (2007). Expression of *matK*: functional and evolutionary implications. *American Journal of Botany* **94**, 1402-1412.
- Barthet, M. M. & Hilu, K. W. (2008). Evaluating evolutionary constraint on the rapidly evolving gene *matK* using protein composition. *Journal of Molecular Evolution* **66**, 85-97.
- Baum, B. R. (1968). Delimitation of genus *Avena* (Gramineae). *Canadian Journal of Botany* **46**, 121-131.
- Baum, B. R. (1973). The genus *Danthoniastrum*, about its circumscription, past and present status, and some taxonomic principles. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **122**, 51-57.
- Baum, B. R. (1977). *Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus Avena L. (Poaceae)*, Canada Department of Agriculture, Ottawa, Canada.

- Baum, B. R. (1987). Numerical taxonomic analyses of the Poaceae. In *Grass systematics and evolution* (Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E., eds.), pp. 334-342. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Baum, B. R. & Rajhathy, T. (1976). Study of *Avena macrostachya*. *Canadian Journal of Botany* **54**, 2434-2439.
- Bayón, N. D. (1998). Cladistic analysis of the *Briza* complex (Poaceae, Poeae). *Cladistics* **14**, 287-296.
- Björkman, S. O. (1960). Studies in *Agrostis* and related genera. *Symbolae Botanicae Upsalienses* **17**, 1-112.
- Blattner, F. R. (2004). Phylogenetic analysis of *Hordeum* (Poaceae) as inferred by nuclear rDNA ITS sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **33**, 289-299.
- Bonnett, G. D., Sims, I. M., Simpson, R. J. & Cairns, A. J. (1997). Structural diversity of fructan in relation to the taxonomy of Poaceae. *New Phytologist* **136**, 11-47.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Salamin, N., Savolainen, V., Forest, F., Bank, M. v. d., Chase, M. W. & Hodkinson, T. R. (2008). Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): progress towards complete tribal and generic level sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**, 488-505.
- Broome, A. C. & Nolti, H. J. (2000). *Anthoxanthum*. In *Flora of Buthan* (Nolti, H. J., ed.), Vol. 3, pp. 592-595. Royal Botanic Garden Edinburgh & Royal Government of Buthan.
- Brysting, A. K., Aiken, S. G., Lefkovitch, L. P. & Boles, R. L. (2003). *Dupontia* (Poaceae) in North America. *Canadian Journal of Botany* **81**, 769-779.
- Brysting, A. K., Fay, M. F., Leitch, I. J. & Aiken, S. G. (2004). One or more species in the arctic grass genus *Dupontia*? - a contribution to the Panarctic Flora project. *Taxon* **53**, 365-382.
- Bulinska-Radomska, Z. & Lester, R. N. (1988). Intergenerie relationships of *Lolium*, *Festuca*, and *Vulpia* (Poaceae) and their phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* **159**, 217-227.
- Campbell, C. S., Garwood, P. E. & Specht, L. P. (1986). Bambusoid affinities of the north temperate genus *Brachyelytrum* (Gramineae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **113**, 135-141.
- Catalán, P., Kellogg, E. A. & Olmstead, R. G. (1997). Phylogeny of Poaceae subfamily Pooideae based on chloroplast *ndhF* gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **8**, 150-166.
- Catalán, P. & Olmstead, R. G. (2000). Phylogenetic reconstruction of the genus *Brachypodium* P. Beauv. (Poaceae) from combined sequences of chloroplast *ndhF* gene and nuclear ITS. *Plant Systematics and Evolution* **220**, 1-19.
- Catalán, P., Shi, Y., Armstrong, L., Draper, J. & Stace, C. A. (1995). Molecular phylogeny of the grass genus *Brachypodium* P. Beauv. based on RFLP and RAPD analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society* **117**, 263-280.
- Catalán, P., Torrecilla, P., López-Rodríguez, J. A. & Olmstead, R. G. (2004). Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe Loliinae and allies (Poeae, Pooideae) inferred from ITS and *trnL-F* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**, 517-541.
- Cayouette, J. & Darbyshire, S. J. (1993). The intergeneric hybrid grass *Poa labradorica*. *Nordic Journal of Botany* **13**, 615-629.
- Charmet, G., Ravel, C. & Balfourier, F. (1997). Phylogenetic analysis in the *Festuca-Lolium* complex using molecular markers and ITS rDNA. *Theoretical and Applied Genetics* **94**, 1038-1046.

- Chase, M. W. & Hills, H. H. (1991). Silica gel: an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* **40**, 215-220.
- Chiapella, J. (2007). A molecular phylogenetic study of *Deschampsia* (Poaceae: Aveneae) inferred from nuclear ITS and plastid *trnL* sequence data: support for the recognition of *Avenella* and *Vahlodea*. *Taxon* **56**, 55-64.
- Choo, M. K., Soreng, R. J. & Davis, J. I. (1994). Phylogenetic relationships among *Puccinellia* and allied genera of Poaceae as inferred from chloroplast DNA restriction site variation. *American Journal of Botany* **81**, 119-126.
- Church, G. L. (1949). A cytotaxonomic study of *Glyceria* and *Puccinellia*. *American Journal of Botany* **36**, 155-165.
- Church, G. L. (1952). The genus *Torreyochloa*. *Rhodora* **54**, 197-200.
- Clark, L. G., Kobayashi, M., Mathews, S., Spangler, R. E. & Kellogg, E. A. (2000). The Puelioideae, a new subfamily of Poaceae. *Systematic Botany* **25**, 181-187.
- Clark, L. G., Zhang, W. & Wendel, J. F. (1995). A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndhF* sequence data. *Systematic Botany* **20**, 436-460.
- Clausen, R. T. (1952). Suggestion for the assignment of *Torreyochloa* to *Puccinellia*. *Rhodora* **54**, 42-45.
- Clayton, W. D. (1981). Evolution and distribution of grasses. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**, 5-14.
- Clayton, W. D., Harman, K. T. & Williamson, H. (2006 onwards). GrassBase - The online world grass flora, Vol. November 2006. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>.
- Clayton, W. D. & Renvoize, S. A. (1986). *Genera graminum*, Her Majesty's Stationary Office, London.
- Conert, H. J. (2000). *Pareys Gräserbuch: die Gräser Deutschlands erkennen und bestimmen*, Parey, Berlin.
- Couderc, J.-M. & Guédès, M. (1976). *Helictotrichon pallens* and *H. setifolia*. *Taxon* **25**, 188.
- Cummings, M. P., King, L. M. & Kellogg, E. A. (1994). Slipped-strand mispairing in a plastid gene: *rpoC2* in grasses (Poaceae). *Molecular Biology and Evolution* **11**, 1-8.
- Darbyshire, S. J., Cayouette, J. & Wareick, S. I. (1992). The intergeneric hybrid origin of *Poa labradorica* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution* **181**, 57-76.
- Davis, J. I. & Soreng, R. J. (1993). Phylegenetic structure in the grass family (Poaceae) as inferred from chloroplast DNA restriction site variation. *American Journal of Botany* **80**, 1444-1454.
- Davis, J. I. & Soreng, R. J. (2007). A preliminary phylogenetic analysis of the grass subfamily Pooideae (Poaceae), with attention to structural features of the plastid and nuclear genomes, including an intron loss in GBSSI. *Aliso* **23**, 335-348.
- Decker, H. F. (1964a). Affinities of the grass genus *Ampelodesmos*. *Brittonia* **16**, 76-79.
- Decker, H. F. (1964b). An anatomic-systematic study of the classical tribe Festuceae (Gramineae). *American Journal of Botany* **51**, 453-463.
- Deigele, C. (2005). Gräser und Grasland. In *Gräser und Grasland: Biologie - Nutzung - Entwicklung. Rundgespräche der Kommission für Ökologie* (Wissenschaften, B. A. d., ed.), Vol. 31, pp. 44-47. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Doebley, J., Durbin, M., Golenberg, E. M., Clegg, M. T. & Ma, D. P. (1990). Evolutionary analysis of the large subunit of carboxylase (*rbcl*) nucleotide-sequence among grasses (Gramineae). *Evolution* **44**, 1097-1108.

- Döring, E., Schneider, J., Hilu, K. W. & Röser, M. (2007). Phylogenetic relationships in the Aveneae/Poeae complex (Pooideae, Poaceae). *Kew Bulletin* **62**, 407-424.
- du Jardin, P., Portetelle, D., Harvengt, L., Dumont, M. & Wathelet, B. (1994). Expression of intron-encoded maturase-like polypeptides in potato chloroplasts. *Current Genetics* **25**, 158-163.
- Duvall, M. R., Davis, J. I., Clark, L. G., Noll, J. D., Goldman, D. H. & Sánchez Ken, J. G. (2007). Phylogeny of the grasses (Poaceae) revisited. *Aliso* **23**, 237-247.
- Duvall, M. R. & Morton, B. R. (1996). Molecular phylogenetics of Poaceae: an expanded analysis of *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**, 352-358.
- Edgar, E. (1995). New Zealand species of *Deyeuxia* P. Beauv. and *Lachnagrostis* Jnn. (Gramineae: Aveneae). *New Zealand Journal of Botany* **33**, 1-33.
- Edgar, E. & Connor, H. E. (1982). *Dichelachne* (Gramineae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **20**, 303-309.
- Edgar, E. & Forde, M. B. (1991). *Agrostis* L. in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **29**, 139-161.
- Erixon, P., Sennblad, B., Britton, T. & Oxelman, B. (2003). Reliability of bayesian posterior probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics. *Systematic Biology* **52**, 665-673.
- Esen, A. & Hilu, K. W. (1989). Immunological affinities among subfamilies of the Poaceae. *American Journal of Botany* **76**, 196-203.
- Essi, L., Longhi-Wagner, H. M. & Souza-Chies, T. T. d. (2008). Phylogenetic analysis of the *Briza* complex (Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**, 1018-1029.
- Farris, J. S. (1970). Methods for computing Wagner. *Trees Systematic Zoology* **19**, 83-92.
- Farris, J. S. (1989). The retention index and homoplasy excess. *Systematic Zoology* **38**, 406-407.
- Finot, V. L., Peterson, P. M., Soreng, R. J. & Zuloaga, F. O. (2004). A revision of *Trisetum*, *Peyritschia*, and *Sphenopholis* (Poaceae: Pooideae: Aveninae) in Mexico and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **91**, 1-30.
- Finot, V. L., Peterson, P. M., Soreng, R. J. & Zuloaga, F. O. (2005a). A revision of *Trisetum* and *Grappophorum* (Poaceae: Pooideae: Aveninae) in North America north of Mexico. *Sida* **21**, 1419-1453.
- Finot, V. L., Peterson, P. M., Zuloaga, F. O., Soreng, R. J. & Matthei, O. R. (2005b). A revision of *Trisetum* (Poaceae: Pooideae: Aveninae) in South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **92**, 533-568.
- Garcia-Suarez, R., Alonso-Blanco, C., Fernandez-Carvajal, M. C., Fernandez-Prieto, J. A., Roca, A. & Giraldez, R. (1997). Diversity and systematics of *Deschampsia* sensu lato (Poaceae), inferred from karyotypes, protein electrophoresis, total genomic DNA hybridization and chloroplast DNA analysis. *Plant Systematics and Evolution* **205**, 99-110.
- Gillespie, L. J., Archambault, A. & Soreng, R. J. (2007). Phylogeny of *Poa* (Poaceae) based on *trnT-trnF* sequence data: major clades and basal relationships. *Aliso* **23**, 420-434.
- Gillespie, L. J. & Soreng, R. J. (2005). A phylogenetic analysis of the bluegrass genus *Poa* based on cpDNA restriction site data. *Systematic Botany* **30**, 84-105.
- Gillespie, L. J., Soreng, R. J., Bull, R. D., Jacobs, S. W. L. & Refulio-Rodriguez, N. F. (2008). Phylogenetic relationships in subtribe Poinae (Poaceae, Poeae) based on nuclear ITS and plastid *trnT-trnL-trnF* sequences. *Botany* **86**, 938-967.

- Goldman, D. H., Freudenstein, J. V., Kores, P. J., Molvray, M., Jarell, D. C., Whitten, W. M., Cameron, K. M., Jansen, R. K. & Chase, M. W. (2001). Phylogenetics of Arethuseae (Orchidaceae) based on plastid *matK* and *rbcl* sequences. *Systematic Botany* **26**, 670-695.
- Gould, F. W. & Shaw, R. B. (1983). *Grass systematics*. 2 edit, McGraw-Hill, New York.
- GPWG. (2001). Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **88**, 373-457.
- Grebenstein, B., Röser, M., Sauer, W. & Hemleben, V. (1998). Molecular phylogenetic relationships in Aveneae (Poaceae) species and other grasses as inferred from ITS1 and ITS2 rDNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* **213**, 233-250.
- Hamby, R. K. & Zimmer, E. A. (1988). Ribosomal RNA sequences for inferring phylogeny within the grass family (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution* **160**, 29-37.
- Harberd, D. J. (1972). A note on the relevance of the mesocotyl in the systematics of the gramineae. *Annals of Botany* **36**, 599-603.
- Harris, S. A. & Ingram, R. (1991). Chloroplast DNA and biosystematics: the effects of intraspecific diversity and plastid transmission. *Taxon* **40**, 393-412.
- Heinrichsmeier, N. (2005). Phylogenetische Untersuchungen an Arten der Gräser-Gattung *Aira* L. anhand karyologischer und molekularbiologischer Methoden sowie *In situ*-Hybridisierungen. Dissertation, Westfälischen Wilhelms-Universität Münster.
- Hernández-Torres, I. & Koch, S. D. (1987). The status of the genus *Peyritschia* (Gramineae: Pooideae). *Phytologia* **61**, 453-455.
- Hilu, K. W. (2004). Phylogenetics and chromosomal evolution in the Poaceae (grasses). *Australian Journal of Botany* **52**, 13-22.
- Hilu, K. W., Alice, L. A. & Liang, H. (1999). Phylogeny of Poaceae inferred from *matK* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **86**, 835-851.
- Hilu, K. W. & Johnson, L. A. (1991). Chloroplast DNA reassociation and grass phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* **176**, 21-31.
- Hilu, K. W. & Liang, H. (1997). The *matK* gene: sequence variation and application in plant systematics. *American Journal of Botany* **84**, 830-839.
- Hilu, K. W. & Wright, K. (1982). Systematics of gramineae: a cluster analysis study. *Taxon* **31**, 9-36.
- Hodkinson, T. R., Salamin, N., Chase, M. W., Bouchenak-Khelladi, Y., Renvoize, S. A. & Savolainen, V. (2007). Large trees, supertrees, and diversification of the grass family. *Aliso* **23**, 248-258.
- Hoshikawa, K. (1969). Underground organs of the seedlings and the systematics of gramineae. *Botanical Gazette* **130**, 192-203.
- Hsiao, C., Chatterton, N. J. & Asay, K. H. (1995). Molecular phylogeny of the Pooideae (Poaceae) based on nuclear rDNA (ITS) sequences. *Theoretical and Applied Genetics* **90**, 389-398.
- Hsiao, C., Chatterton, N. J., Asay, K. H. & Jensen, K. B. (1994). Phylogenetic relationships of 10 grass species: an assessment of phylogenetic utility of the internal transcribed spacer region in nuclear ribosomal DNA in monocots. *Genome* **37**, 112-120.
- Hsiao, C., Jacobs, S. W. L., Chatterton, N. J. & Asay, K. H. (1999). A molecular phylogeny of the grass family (Poaceae) based on the sequences of nuclear ribosomal DNA (ITS). *Australian Journal of Botany* **11**, 667-688.
- Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001). MrBayes. Bayesian inferences of phylogeny. *Bioinformatics* **17**, 754-755.

- Hunter, A. M., Orlovich, D. A., Lloyd, K. M., Lee, W. G. & Murphy, D. J. (2004). The generic position of *Austrofestuca littoralis* and the reinstatement of *Hookerchloa* and *Festucella* (Poaceae) based on evidence from nuclear (ITS) and chloroplast (*trnL-trnF*) DNA sequences. *New Zealand Journal of Botany* **42**, 253-262.
- Inda, L. A., Segarra-Moragues, J. G., Müller, J., Peterson, P. M. & Catalán, P. (2008). Dated historical biogeography of the temperate Loliinae (Poaceae, Pooideae) grasses in the northern and southern hemispheres. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**, 932-957.
- Jacobs, S. W. L., Bayer, R., Everett, J., Arriaga, M. O., Barkworth, M. E., Sabin-Badereau, A., Torres, M. A., Vázquez, F. & Bagnall, N. (2007). Systematics of the tribe Stipeae using molecular data. *Aliso* **23**, 349-361.
- Johnson, L. A. & Soltis, D. E. (1994). *MatK* DNA sequences and phylogenetic reconstruction in Saxifragaceae s.str. *Systematic Botany* **19**, 143-156.
- Johnson, L. A. & Soltis, D. E. (1995). Phylogenetic inference in Saxifragaceae sensu stricto and *Gilia* (Polemoniaceae) using *matK* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **82**, 149-175.
- Johnson, P. N. (1995). *The rare grass Simplicia laxa: field status, ecology, and conservation*. Science for conservation, 15, Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- Judziewicz, E. J. & Clark, L. G. (2007). Classification and biogeography of New World grasses: Anomochlooideae, Pharoideae, Ehrhartoideae, and Bambusoideae. *Aliso* **23**, 303-314.
- Kammacher, P., Anoma, G., Adjanohoun, E. & Aké-Assi, L. (1973). Nombres chromosomiques de Graminées de Côte d'Ivoire. *Candollea* **28**, 191-217.
- Katsiotis, A., Loukas, M. & Heslop-Harrison, J. S. (2000). Repetitive DNA, genome and species relationships in *Avena* and *Arrhenatherum* (Poaceae). *Annals of Botany* **86**, 1135-1142.
- Kellogg, E. A., Appels, R. & Mason-Gamer, R. J. (1996). When genes tell different stories: the diploid genera of Triticeae (Gramineae). *Systematic Botany* **21**, 321-347.
- Kellogg, E. A. & Campbell, C. S. (1987). Phylogenetic analyses of the Gramineae. In *Grass systematics and evolution* (Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E., eds.), pp. 310-322. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Kellogg, E. A. & Linder, H. P. (1995). Phylogeny of Poales. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F. & Humphries, C. J., eds.), pp. 379-414. Royal Botanic Garden, Kew.
- Kellogg, E. A. & Watson, L. (1993). Phylogenetic studies of a large data set. I. Bambusoideae, Andropogonodae, and Pooideae (Gramineae). *Botanical Review* **59**, 273-343.
- King, G. J. (1986). A taxometric analysis of seed proteins in the genus *Briza* s.l. (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution* **151**, 163-174.
- Kluge, A. G. & Farris, J. S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anura. *Systematic Zoology* **18**, 1-32.
- Koch, M., Haubold, B. & Mitchell-Olds, T. (2001). Molecular systematics of the Brassicaceae: evidence from coding plastid *matK* and nuclear *CHS* sequences. *American Journal of Botany* **88**(2), 534-544.
- Korthof, H. M. & Veldkamp, J. F. (1984). A revision of *Aniselytron* with some new combinations in *Deyeuxia* in Southeast Asia (Gramineae). *Garden's Bulletin Singapore* **37**, 213-224.

- Kotseruba, V., Gernand, D., Meister, A. & Houben, A. (2003). Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingeria trichopoda* (2n=8). *Genome* **46**, 156-163.
- Kotseruba, V., Pistrick, K., Gernand, D., Meister, A., Ghukasyan, A., Gabrielyan, I. & Houben, A. (2005). Characterisation of the low-chromosome number grass *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (2n=4) by molecular cytogenetics. *Caryologia* **58**, 241-245.
- Kožuharov, S. I. & Petrova, A. V. (1991). Chromosome numbers of Bulgarian angiosperms. *Fitologiya* **39**, 72-77.
- Lange, D. (1995). Untersuchungen zur Systematik und Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* Besser ex J. A. Schultes & J. H. Schultes (Poaceae) in Südosteuropa und Vorderasien. *Bibliotheca Botanica* **144**, 1-238.
- Liang, H. & Hilu, K. W. (1996). Application of the *matK* gene sequences to grass systematics. *Canadian Journal of Botany* **74**, 125-134.
- Lieberei, R. & Reisdorff, C. (2007). *Nutzpflanzenkunde*, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Liu, Q., Ge, S., Tang, H., Zhang, X., Zhu, G. & Lu, B. (2006). Phylogenetic relationships in *Elymus* (Poaceae: Triticeae) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences. *New Phytologist* **170**, 411-420.
- Liu, Z., Chen, Z., Pan, J., Li, X., Su, M., Wang, L., Li, H. & Liu, G. (2008). Phylogenetic relationships in *Leymus* (Poaceae: Triticeae) revealed by the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**, 278-289.
- Ma, H.-Y., Peng, H. & Li, D.-Z. (2005). Taxonomic significance of leaf anatomy of *Aniselytron* (Poaceae) as an evidence to support its generic validity against *Calamagrostis* s. l. *Journal of Plant Research* **118**, 401-414.
- MacBryde, B. (2006). *White Paper: Perspective on Creeping Bentgrass, Agrostis stolonifera* L., US Department of Agriculture, Animal and Plant Health Inspection Service, Biotechnology Regulatory Services, Riverdale, Maryland, USA.
- Macfarlane, T. D. (1987). Poaceae subfamily Pooideae. In *Grass systematics and evolution* (Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E., eds.), pp. 265-276. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Macfarlane, T. D. & Watson, L. (1980). The circumscription of Poaceae subfamily Pooideae, with notes on some controversial genera. *Taxon* **29**, 645-666.
- Macfarlane, T. D. & Watson, L. (1982). The classification of Poaceae subfamily Pooideae. *Taxon* **31**, 178-203.
- Mason-Gamer, R. J. (2005). The β -amylase genes of grasses and a phylogenetic analysis of the Triticeae (Poaceae). *American Journal of Botany* **92**, 1045-1058.
- Mason-Gamer, R. J. & Kellogg, E. A. (1996). Testing for phylogenetic conflict among molecular data sets in the tribe Triticeae (Gramineae). *Systematic Biology* **45**, 524-545.
- Mason-Gamer, R. J. & Kellogg, E. A. (2000). Phylogenetic analysis of the Triticeae using the starch synthase gene, and a preliminary analysis of some North American *Elymus* species. In *Grasses: systematics and evolution* (Jacobs, S. W. L. & Everett, J., eds.). CSIRO, Melbourne, Australia.
- Mason-Gamer, R. J., Weil, C. F. & Kellogg, E. A. (1998). Granule-bound starch synthase: structure, function, and phylogenetic utility. *Molecular Biology and Evolution* **15**, 1658-1673.

- Mathews, S. & Sharrock, R. A. (1996). The phytochrome gene family in grasses (Poaceae): a phylogeny and evidence that grasses have subset of the loci found in dicot angiosperms. *Molecular Biology and Evolution* **13**, 1141-1150.
- Mathews, S., Tsai, R. C. & Kellogg, E. A. (2000). Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae): evidence from the nuclear gene Phytochrome B. *American Journal of Botany* **87**, 96-107.
- Matthei, O. R. (1975). Der *Briza*-Komplex in Südamerika *Briza*, *Calotheca*, *Chascolytrum*, *Poidium* (Gramineae): eine Revision. *Willdenowia Beiheft* **8**, 1-168.
- Mehra, P. N. & Sharma, M. L. (1977). Cytological studies in some grasses of Kashmir. *Cytologia* **42**, 111-123.
- Mejia-Saulés, T. & Bisby, F. A. (2000). Preliminary views on the tribe Meliceae (Gramineae: Pooideae). In *Grasses: systematics and evolution* (Jacobs, S. W. L. & Everett, J., eds.), pp. 83-88. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Mitchell, C. C., Parkinson, S. E., Baker, T. J. & Jellen, E. N. (2003). C-banding and localization of 18S - 5.8S - 26S rDNA in tall oatgrass species. *Crop Science* **43**, 32-36.
- Müller, K. F., Borsch, T. & Hilu, K. W. (2006). Phylogenetic utility of rapidly evolving DNA at high taxonomical levels: contrasting *matK*, *trnT-F*, and *rbcL* in basal angiosperms. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **41**, 99-117.
- Mullis, K. B. & Falcoona, F. A. (1987). Specific synthesis of DNA in vitro via polymerase-catalyzed chain reaction. *Methods Enzymology* **155**, 335-350.
- Nadot, S., Bajon, R. & Lejeune, B. (1994). The chloroplast gene *rps4* as a tool for the study of Poaceae phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* **191**, 27-38.
- Neuhaus, H. & Link, G. (1987). The chloroplast tRNA^{Lys}(UUU) gene from mustard (*Sinapis alba*) contains a class II intron potentially coding for a maturase-related polypeptide. *Current Genetics* **11**, 251-257.
- Olmstead, R. G. & Palmer, J. D. (1994). Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *American Journal of Botany* **81**, 1205-1224.
- Petersen, G. & Seberg, O. (1997). Phylogenetic analysis of the Triticeae (Poaceae) based on *rpoA* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **7**, 217-230.
- Petersen, G. & Seberg, O. (2002). Molecular evolution and phylogenetic application of *DMC1*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **22**, 43-50.
- Petersen, G. & Seberg, O. (2008). Phylogenetic relationships of allotetraploid *Hordelymus europaeus* (L.) Harz (Poaceae: Triticeae). *Plant Systematics and Evolution* **273**, 87-95.
- Petersen, G., Seberg, O. & Baden, C. (2004). A phylogenetic analysis of the genus *Psathyrostachys* (Poaceae) based on one nuclear gene, three plastid genes, and morphology. *Plant Systematics and Evolution* **249**, 99-110.
- Phillips, S. M. & Wu, Z. L. (2005). Notes on grasses (Poaceae) for the flora of China, VI. New combinations in Stipeae and *Anthoxanthum*. *Novon* **15**, 474-476.
- Pilger, R. (1954). Das System der Gramineae. *Botanische Jahrbücher* **76**, 281-384.
- Pimentel, M. & Sahuquillo, E. (2007). Relationships among some populations of *Anthoxanthum alpinum* and *A. odoratum* (Poaceae, Pooideae): a morphological/anatomical approach. *Aliso* **23**, 472-484.
- Prat, H. (1960). Vers une classification naturelle des Graminées. *Bulletin de la Société Botanique de France* **107**, 32-79.

- Quintanar, A., Castroviejo, S. & Catalán, P. (2007). Phylogeny of the tribe Aveneae (Pooideae, Poaceae) inferred from plastid *trnT-F* and nuclear ITS sequences. *American Journal of Botany* **94**, 1554-1569.
- Quintanar, A., Catalán, P. & Castroviejo, S. (2006). Adscription of *Parafestuca albida* (Lowe) E. B. Alexeev to *Koeleria* Pers. *Taxon* **55**, 664-670.
- Randle, C. P., Mort, M. E. & Crawford, D. J. (2005). Bayesian inference of phylogenetics revisited: developments and concerns. *Taxon* **54**, 9-15.
- Rodionov, A. V., Tyupa, N. B., Kim, E. S., Machs, E. M. & Loskutov, I. G. (2005). Genomic configuration of the autotetraploid oat species *Avena macrostachya* inferred from comparative analysis of ITS1 and ITS2 sequences: on the oat karyotype evolution during the early events of the *Avena* species divergence. *Russian Journal of Genetics* **41**, 518-528.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. & Mark, v. d. P. (2005). *MrBayes 3.1 Manual*, School of Computational Science, Florida State University, Tallahassee & Division of Biological Sciences, University of California at San Diego, USA.
- Röser, M. (1989). Karyologische, systematische und chronologische Untersuchungen an der Gattung *Helictotrichon* Besser ex Schultes & Schultes (Poaceae) im westlichen Mittelmeergebiet. *Dissertationes Botanicae* **145**, 1-250.
- Röser, M. (1996). Ecogeography of the grass genus *Helictotrichon* (Poaceae: Aveneae) in the Mediterranean and adjacent regions. *Plant Systematics and Evolution* **203**, 181-273.
- Röser, M., Winterfeld, G., Grebenstein, B. & Hemleben, V. (2001). Molecular diversity and physical mapping of 5S rDNA in wild and cultivated oat grasses (Poaceae: Aveneae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **21**, 198-217.
- Roshevits, R. Y. (1946). Sistema zlakov v svyazi s ikh evolyutsiei. *Leningrad Komarov Botanical Institute, U.S.S.R. Academy of Sciences* **5**, 1-20.
- Saarela, J. M., Peterson, P. M., Soreng, R. J. & Chapman, R. E. (2003). A taxonomic revision of the eastern North American and eastern Asian disjunct genus *Brachyelytrum* (Poaceae): evidence from morphology, phytogeography and AFLPs. *Systematic Botany* **28**, 674-692.
- Salamin, N., Hodkinson, T. R. & Savolainen, V. (2002). Building supertrees: an empirical assessment using the grass family (Poaceae). *Systematic Botany* **51**, 112-126.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F. & Maniatis, T. (1989). *Molecular cloning: a laboratory manual (Second Edition)*, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Sanches-Vega, I., Peterson, P. M., Soreng, R. J. & Lagaard, S. (2007). *Aphanelytrum peruvianum* (Poaceae: Poinae): a new species from Peru. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* **1**, 841-845.
- Sánchez-Ken, J. G., Clark, L. G., Kellogg, E. A. & Kay, E. E. (2007). Reinstatement and emendation of subfamily Micrairoideae (Poaceae). *Systematic Botany* **32**, 71-80.
- Schippmann, U. (1991). Revision der europäischen Arten der Gattung *Brachypodium* Palisot de Beauvois (Poaceae). *Boissiera* **45**, 1-250.
- Schmidt, H. A. (2003). Phylogenetic trees from large datasets. Dissertation, Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Schneider, J., Döring, E., Hilu, K. W. & Röser, M. (in press). Phylogenetic structure of the grass subfamily Pooideae based on comparison of plastid *matK* gene-3' *trnK* exon and nuclear ITS sequences. *Taxon*.
- Scholz, H. (1982). Eine neue *Danthoniastrum*-Art (Gramineae) aus Albanien. *Willdenowia* **12**, 47-49.

- Schouten, Y. & Veldkamp, J. F. (1985). A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (Gramineae) in Malesia and Thailand. *Blumea* **30**, 319-351.
- Seberg, O. & Petersen, G. (2007). Phylogeny of the Triticeae (Poaceae) - based on three organelle genes, two single-copy nuclear genes, and morphology. *Aliso* **23**, 389-348.
- Sharp, D. & Simon, B. K. (2002). AusGrass: grasses of Australia Version 1.0 edit. Australian Biological Resources Study, Canberra, Australia.
- Shi, Y., Draper, J. & Stace, C. (1993). Ribosomal DNA variation and its phylogenetic implication in the genus *Brachypodium* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution* **188**, 125-138.
- Shou-Liang, C. & Phillips, S. M. (2006). Poaceae. In *Flora of China* (Wu, Z. Y., Raven, P. H. & Hong, D. Y., eds.), Vol. 22. Science Press Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Singh, G. (1984). Nomenclatural notes on Asiatic *Calamagrostis* (Poaceae). *Taxon* **33**, 94-95.
- Sitte, P., Weiler, E., Bresinsky, A. & Körner, C. (2002). *Strasburger - Lehrbuch der Botanik für Hochschulen* (35, Ed.), Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Smith, P. (1970). Taxonomy and nomenclature of the brome grasses (*Bromus* L. s.l.). *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh* **30**, 361-375.
- Soderstrom, T. R. & Ellis, R. (1987). The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. In *Grass systematics and evolution* (Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E., eds.), pp. 225 - 238. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Soreng, R. J. & Davis, J. I. (1998). Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *The Botanical Review* **64**, 1-85.
- Soreng, R. J. & Davis, J. I. (2000). Phylogenetic structure in Poaceae subfamily Pooideae as inferred from molecular and morphological characters: misclassification versus reticulation. In *Grasses: systematics and evolution* (Jacobs, S. W. L. & Everett, J., eds.), pp. 61-74. CSIRO, Melbourne.
- Soreng, R. J., Davis, J. I. & Doyle, J. A. (1990). A phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site variation in Poaceae subfam. Pooideae. *Plant Systematics and Evolution* **172**, 83-97.
- Soreng, R. J., Davis, J. I. & Voionmaa, M. A. (2007). A phylogenetic analysis of *Poaceae* tribe Poeae *sensu lato* based on morphological characters and sequence data from three plastid-encoded genes: evidence for reticulation, and a new classification for the tribe. *Kew Bulletin* **62**, 425-454.
- Soreng, R. J., Peterson, P. M., Davidse, G., Judziewicz, E. J., Zuloaga, F. O., Filgueiras, T. S. & Morrone, O., Eds. (2003). Catalogue of New World grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. Vol. 48. Edited by Soreng, R. J. Washington, DC: Smithsonian Institution - Contributions from the United States National Herbarium.
- Souto, D. P. F., Catalano, S. A., Tosto, D., Bernasconi, P., Sala, A., Wagner, M. & Corach, D. (2006). Phylogenetic relationships of *Deschampsia antarctica* (Poaceae): insights from nuclear ribosomal ITS. *Plant Systematics and Evolution* **261**, 1-9.
- Stace, C. A. (2007). Plant taxonomy and biosystematics - does DNA provide all the answers? *Taxon* **54**(4), 999-1007.
- Stebbins, G. L. (1982). Major trends of evolution in the Poaceae and their possible significance. In *Grasses and grasslands: systematics and ecology* (Estes, J. R., Tyrl, R. J. & Brunkner, J. N., eds.), pp. 3-36. University of Oklahoma Press, Norman.

- Stebbins, G. L. & Crampton, B. (1961). A suggested revision of the grass genera of temperate North America. *Recent Advances in Botany* **1**, 133-145.
- Steele, K. P. & Vilgalys, R. (1994). Phylogenetic analyses of Polemoniaceae using nucleotide sequences of the plastid gene *matK*. *Systematic Botany* **19**, 126-142.
- Steen, N. W., Elven, R. & Nordal, I. (2004). Hybrid origin of the arctic *xPuccinippsia vacillans* (Poaceae): evidence from Svalbard plants. *Plant Systematics and Evolution* **245**, 215-238.
- Sugita, M., Shinozaki, K. & Sugiura, M. (1985). Tobacco chloroplast tRNA^{Lys}(UUU) gene contains a 2.5-kilobasepair intron: an open reading frame and a conserved boundary sequence in the intron. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)* **82**, 3557-3561.
- Swallen, J. R. (1931). The grass genus *Amphibromus*. *American Journal of Botany* **18**, 441-415.
- Swofford, D. L. (2002). PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods) Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Tateoka, T. (1957). Notes on some grasses. III. 5. Affinities of the genus *Brylkinia*. 6. Systematic position of the genus *Diarrhena*. *Botanical Magazine Tokyo* **70**, 8-12.
- Tateoka, T. (1962). Starch grains of endosperm in grass systematics. *Botanical Magazine Tokyo* **75**, 377-383.
- Tateoka, T. (1963). Notes on some grasses. XIII. Relationship between Oryzeae and Ehrharteae, with special reference to leaf anatomy and histology. *Botanical Gazette* **124**, 264-270.
- Taylor, D. J. & Piel, W. H. (2004). An assessment of accuracy, error, and conflict with support values from genome-scale phylogenetic data. *Molecular Biology and Evolution* **21**, 1534-1537.
- Terrell, E. E., Hovin, A. W. & Hill, H. D. (1965). Natural hybrids between *Sphenopholis obtusata* and *Trisetum pensylvanicum* (Gramineae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **92**, 169-182.
- Thomasson, J. R. (1986). Lemma epidermal features in the North American species of *Melica* and selected species of *Briza*, *Catabrosa*, *Glyceria*, *Neostapfia*, *Pleuropogon*, and *Schizachne* (Gramineae). *Systematic Biology* **11**, 253-262.
- Torrecilla, P., López-Rodríguez, J. A. & Catalán, P. (2004). Phylogenetic relationships of *Vulpia* and related genera (Poeae, Poaceae) based on analysis of ITS and *trnL-F* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **91**, 124-158.
- Tzvelev, N. N. (1977). [On the origin and evolution of the feathergrasses (*Stipa* L.)]. In *Problemy ekologii, geobotaniki, and botaniicheskoi geografii i floristickii* (Lebedev, D. V. & Karamysheva, Z. V., eds.), pp. 139-150. Akademiya Nauk, Leningrad, Russland. [engl. Übersetzung unter <http://utc.usu.edu/Stipeae/Tsvelev.htm>].
- Tzvelev, N. N. (1989). The system of grasses (Poaceae) and their evolution. *The Botanical Review* **55**, 141-204.
- Veldkamp, J. F. (1974). A taxonomic revision of *Dichelachne* Endl. (Gramineae) with some new combinations in *Stipa* L. and *Oryzopsis* Michx. *Blumea* **22**, 5-12.
- Vogel, J., Hübschmann, T., Börner, T. & Hess, W. R. (1997). Splicing and intron-internal RNA editing of *trnK-matK* transcripts in barley plastids: support for *matK* as an essential splicing factor. *Journal of Molecular Biology* **270**, 179-187.
- Wagenitz, G. (1996). *Wörterbuch der Botanik*, Gustav Fischer Verlag, Jena.

- Watson, L., Clifford, H. T. & Dallwitz, M. J. (1985). The classification of Poaceae: subfamilies and supertribes. *Australian Journal of Botany* **33**, 433-484.
- Watson, L. & Dallwitz, M. J., Eds. (1992). The grass genera of the world (Revised ed.). Wallingford, UK: CAB International.
- Watson, L. & Dallwitz, M. J. (1992 onwards). The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references 23rd edit., Vol. Oktober 2005. <http://delta-intkey.com>.
- White, S. & Doebley, J. (1998). Of genes and genomes and the origin of maize. *Trends in Genetics* **14**, 327-332.
- Winterfeld, G. (2006). Molekular-cytogenetische Untersuchungen an Hafer-Gräsern (Aveneae) und anderen Poaceae. *Stapfia* **86**, 1-170.
- Winterfeld, G., Döring, E. & Röser, M. (in prep.). Chromosome evolution in some Aveneae (oat grasses), integrating karyotype structure and molecular phylogeny.
- Wu, Z. L. & Phillips, S. M. (2006). Poaceae. In *Flora of China* (Wu, Z. Y., Raven, P. H. & Hong, D. Y., eds.), Vol. 22. Science Press Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Yeoh, H. H. & Watson, L. (1981). Systematic variation in amino acid compositions of grass caryopses. *Phytochemistry* **20**, 1041-1051.
- Yeoh, H. H. & Watson, L. (1987). Taxonomic patterns in protein amino acid profiles of grass leaves and caryopses. In *Grass systematics and evolution* (Soderstrom, T. R., Hilu, K. W., Campbell, C. S. & Barkworth, M. E., eds.), pp. 88-96. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, U.S.A.
- Zhang, W. (2000). Phylogeny of the grass family (Poaceae) from *rpl16* intron sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**, 135-146.
- Zotov, V. D. (1971). *Simplicia* T. Kirk (Gramineae). *New Zealand Journal of Botany* **9**, 539-544.

Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abbildungen:

Abbildung 1: Lage des <i>matK</i> -Gens.....	5
Abbildung 2: Ährchen von <i>Agrostis avenacea</i> J.F. Gmelin, nach Gould & Shaw (1983)	5
Abbildung 3: Lage der verwendeten Primer	9
Abbildung 4: 'Strict-consensus' Baum der Maximum-Parsimony Analyse I der <i>matK</i> -Region. Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte	13
Abbildung 5: PACCAD- und BEP-Clade als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der <i>matK</i> -Region.	15
Abbildung 7: Basale Äste der Pooideae als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der <i>matK</i> -Region.	18
Abbildung 8: Triben Bromeeae und Triticeae als Ausschnitt des 'strict-consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der <i>matK</i> -Region.	26
Abbildung 9: Keimlinge von (1) <i>Festuca extremiorientalis</i> Ohwi, (2) <i>Poa annua</i> L., (3) <i>Triticum aestivum</i> L. (ohne Mesokotyl); nach Hoshikawa (1969)	26
Abbildung 10: Form der Stärkekörner in (1) <i>Agropyron tuskusiense</i> Ohwi, (2) <i>Panicum cladestinum</i> L., (3) <i>Perotis indica</i> O. Ktze und (4) <i>Festuca rubra</i> L.; nach Tateoka (1962)	27
Abbildung 11: <i>Poa</i> -Clade (Gruppen farbig unterschieden) als Ausschnitt des 'strict- consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der <i>matK</i> -Region. Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte.....	31
Abbildung 12: <i>Avena</i> -Clade (Gruppen farbig unterschieden) als Ausschnitt des 'strict- consensus' Baums der Maximum-Parsimony Analyse I der <i>matK</i> -Region. Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte.....	44
Abbildung 14: 'Strict-consensus' Baum der Maximum-Parsimony Analyse II der <i>matK</i> - Region, Werte über den Ästen geben Bootstrap-Unterstützung an, unter den Ästen bayesische Unterstützungswerte; * im Text beschriebene Taxa	56
Abbildung 15: Zusammenfassung der Ergebnisse der <i>matK</i> -Sequenzdatenanalyse.....	63

Tabellen:

Tabelle 1: Triben der Ufam. Pooideae (grau hinterlegt) bzw. deren Zuordnung zu anderen Unterfamilien der Poaceae durch die entsprechenden Autoren	6
Tabelle 2: Benutzte Primer für Amplifizierung und Sequenzierung	9
Tabelle 3: Reaktionsansatz und PCR-Protokoll der Amplifikation	9
Tabelle 4: Reaktionsansatz und PCR-Protokoll der Sequenzierung	10
Tabelle 5: Taxa mit fehlenden Daten über 230bp (= 10 %) in den Einzelsequenzen.....	12
Tabelle 6: Übersicht über die Unterstützung des BEP-Clades in verschiedenen Analysen ..	15
Tabelle 7: Einordnung der Oryzeae Dumort. nach Zhang (2000) mit Ergänzungen (*).....	17

Selbstständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass diese Arbeit bisher weder der Naturwissenschaftlichen Fakultät I der Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg noch einer anderen wissenschaftlichen Einrichtung zum Zweck der Promotion vorgelegt wurde.

Ich erkläre, dass ich mich bisher noch nie um den Doktorgrad beworben habe, und dass ich meine Arbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfasst, andere als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel nicht benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

Halle (Saale),

Publikationen

Publikationen in Fachzeitschriften - Gräser

- Döring, E., Schneider, J., Hilu, K. W. & Röser, M. (2007). Phylogenetic relationships in the Aveneae/Poeae complex. *Kew Bulletin* **62**, 407-424.
- Schneider, J., Döring, E., Hilu, K. W. & Röser, M. (in press). Phylogenetic structure of the grass subfamily Pooideae based on comparison of plastid *matK* gene-3'*trnK* exon and nuclear ITS sequences. *Taxon*.
- Winterfeld, G., Döring, E. & Röser, M. (submitted). Chromosome evolution in some Aveneae (oat grasses), integrating karyotype structure and molecular phylogeny.

Tagungsbeiträge - Vortrag

- Döring, E., Hilu, K. W. & Röser, M. (2005). Phylogenetic relationships in Aveneae. A Celebration of Grasses. The Linnean Society of London & The Royal Botanic Gardens, Kew. 09. - 10. 09. 2005, Kew, UK.
- Winterfeld, G., Ngoc, H. N., Döring, E., Albrecht, J. & Röser, M. (2006). Utility of molecular phylogenetics for interpreting karyotype evolution in *Helictotrichon* and *Pseudarrhenatherum longifolium* (Aveneae/Poaceae). 17th Symposium Biodiversity and Evolutionary Biology. Deutsche Botanische Gesellschaft. 24. - 28. 09 2006, Bonn, Deutschland.
- Döring, E., Albrecht, J., Hilu, K. W. & Röser, M. (2006). Разграничение подсемейства злаков Pooideae и его главных групп на основе участка последовательности ДНК гена хлоропластов *matK* [Delineation of the grass subfamily Pooideae and its major groups based on chloroplast gene *matK* sequences]. The 5th International Conference: The problems of Botany in South Siberia and Mongolia. Staatliche Universität Altai. 21 - 23. 11. 2006, Barnaul, Russland.
- Schneider J., Döring E. & Röser M. (2008). Phylogeny, classification and morphological evolution in the grass subfamily Pooideae. Systematics 2008. Gesellschaft für Biologische Systematik und Deutsche Botanische Gesellschaft. 07 - 11. 04. 2008, Göttingen, Deutschland.
- Röser M., Schneider J., Döring E. & Hilu, K. W. (2008). Major lineages of Pooideae: a comparison of plastid with nuclear ITS DNA sequences. Monocots IV. 11. – 15. 08. 2008, Kopenhagen, Dänemark.

Tagungsbeiträge - Poster

- Döring, E., Hilu, K. W. & Röser, M. (2005). Molecular phylogeny of the Poaceae tribe Aveneae. XVII. International Botanical Congress. 17. - 23. 07. 2005, Wien, Österreich.
- Döring, E., Albrecht, J., Hilu, K. W. & Röser, M. (2006). Outline of the grass subfamily Pooideae and delineation of its major groups. 17th Symposium Biodiversity and Evolutionary Biology. Deutsche Botanische Gesellschaft. 24. - 28. 09 2006, Bonn, Deutschland.
- Albrecht, J., Döring, E. & Röser, M. (2006). Molecular phylogenetic investigations in the Aveneae/Poeae complex (Pooideae, Poaceae) combining nuclear- and chloroplast-encoded DNA sequences. 17th Symposium Biodiversity and Evolutionary Biology. Deutsche Botanische Gesellschaft. 24. - 28. 09 2006, Bonn, Deutschland.

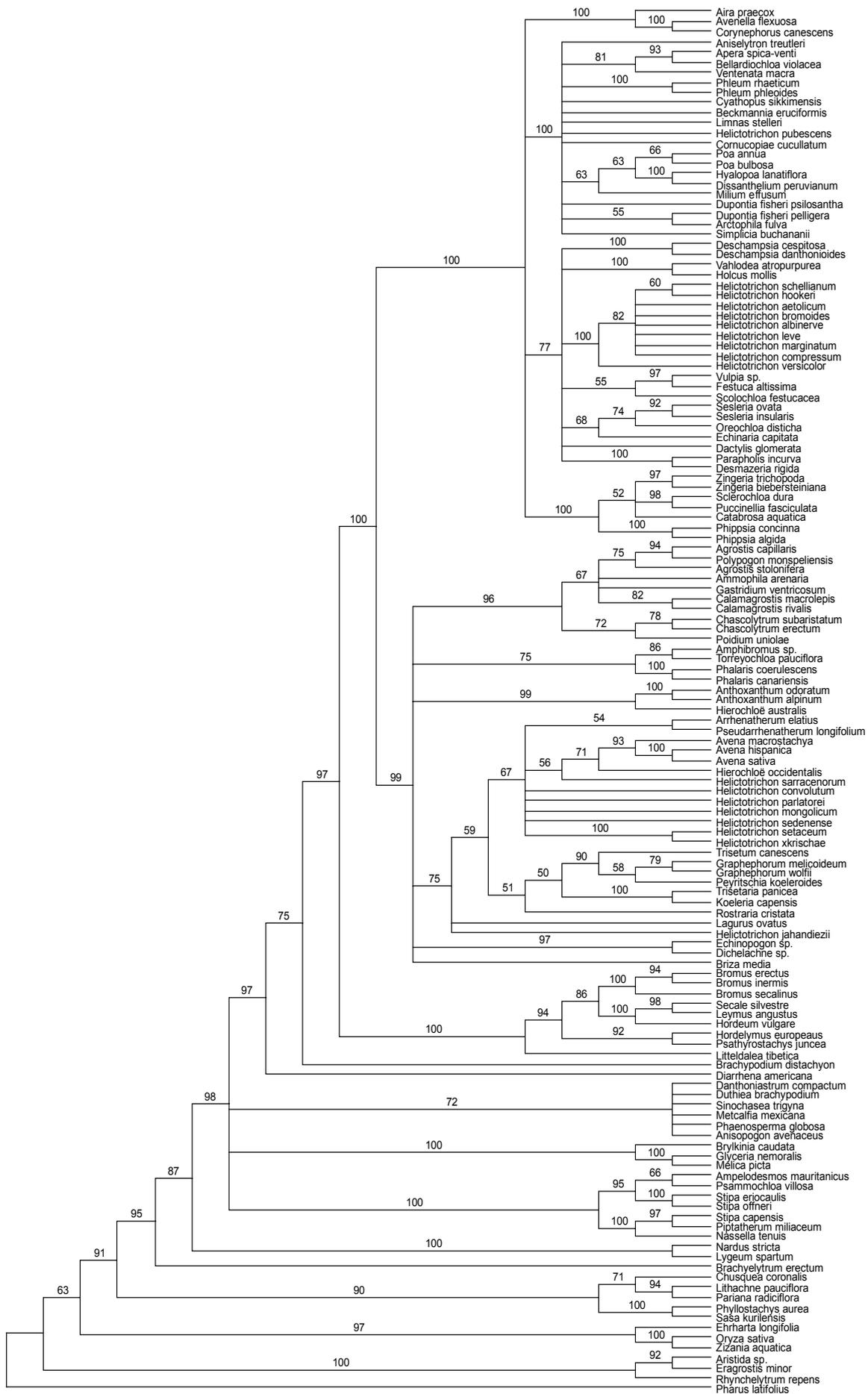
- Döring, E., Albrecht, J., Hilu, K. W. & Röser, M. (2006). Обзор подсемейства Pooideae и разграничение его основных групп [Outline of the grass subfamily Pooideae and delineation of its major groups]. The 5th International Conference: The problems of Botany in South Siberia and Mongolia. Staatliche Universität Altai. 21 - 23. 11. 2006, Barnaul, Russland.
- Albrecht, J., Döring, E. & Röser, M. (2006). Молекулярно-филогенетические исследования комплекса Aveneae/Poeae (Pooideae, Poaceae) на основе ядерных и хлоропластных участков последовательности ДНК [Molecular phylogenetic relationships in the Aveneae/Poeae complex (Pooideae, Poaceae) combining nuclear- and chloroplast- encoded DNA sequences]. The 5th International Conference: The problems of Botany in South Siberia and Mongolia. Staatliche Universität Altai. 21 - 23. 11. 2006, Barnaul, Russland.
- Döring, E., Schneider, J. & Röser, M. (2007). A revised delineation of the grass tribe Aveneae and its major groups (Poaceae). 125 Jahre Deutsche Botanische Gesellschaft - Botanikertagung Hamburg. Deutsche Botanische Gesellschaft. 2007, 03. - 07.09.2007, Hamburg, Deutschland.
- Schneider J., Döring E. & Röser M. (2007). Polyphyly of the small Holarctic grass tribe Hainardieae. 125 Jahre Deutsche Botanische Gesellschaft - Botanikertagung Hamburg. Deutsche Botanische Gesellschaft. 2007, 03. - 07.09.2007, Hamburg, Deutschland.

Weitere Publikationen

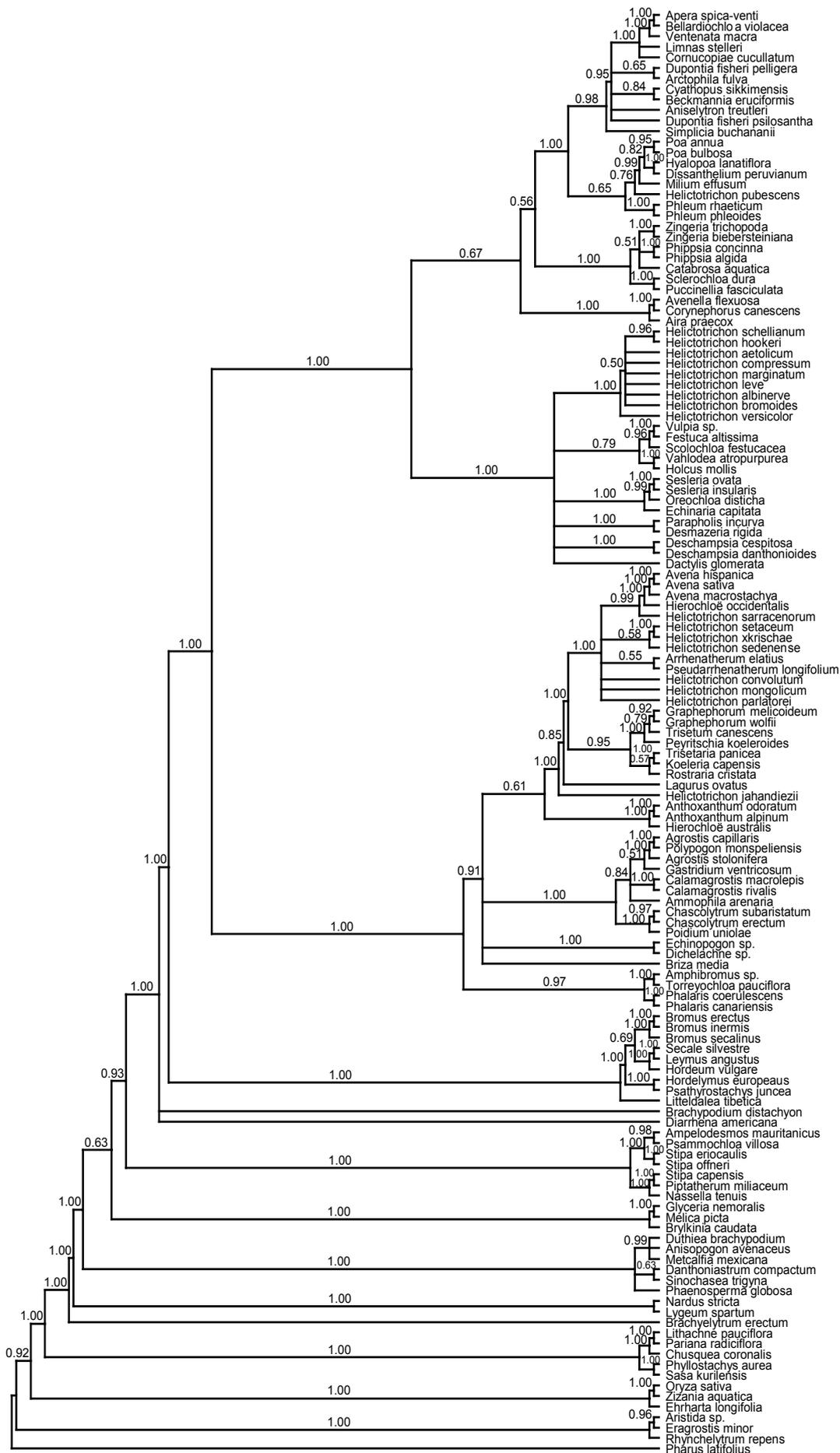
- Döring, E. & Hoffmann, M. H. (2004). Distribution analysis of monophagous butterflies (Lepidoptera) and their host plants in the western Palaeartic. *Schlechtendalia* **12**, 85-93.

Anhang

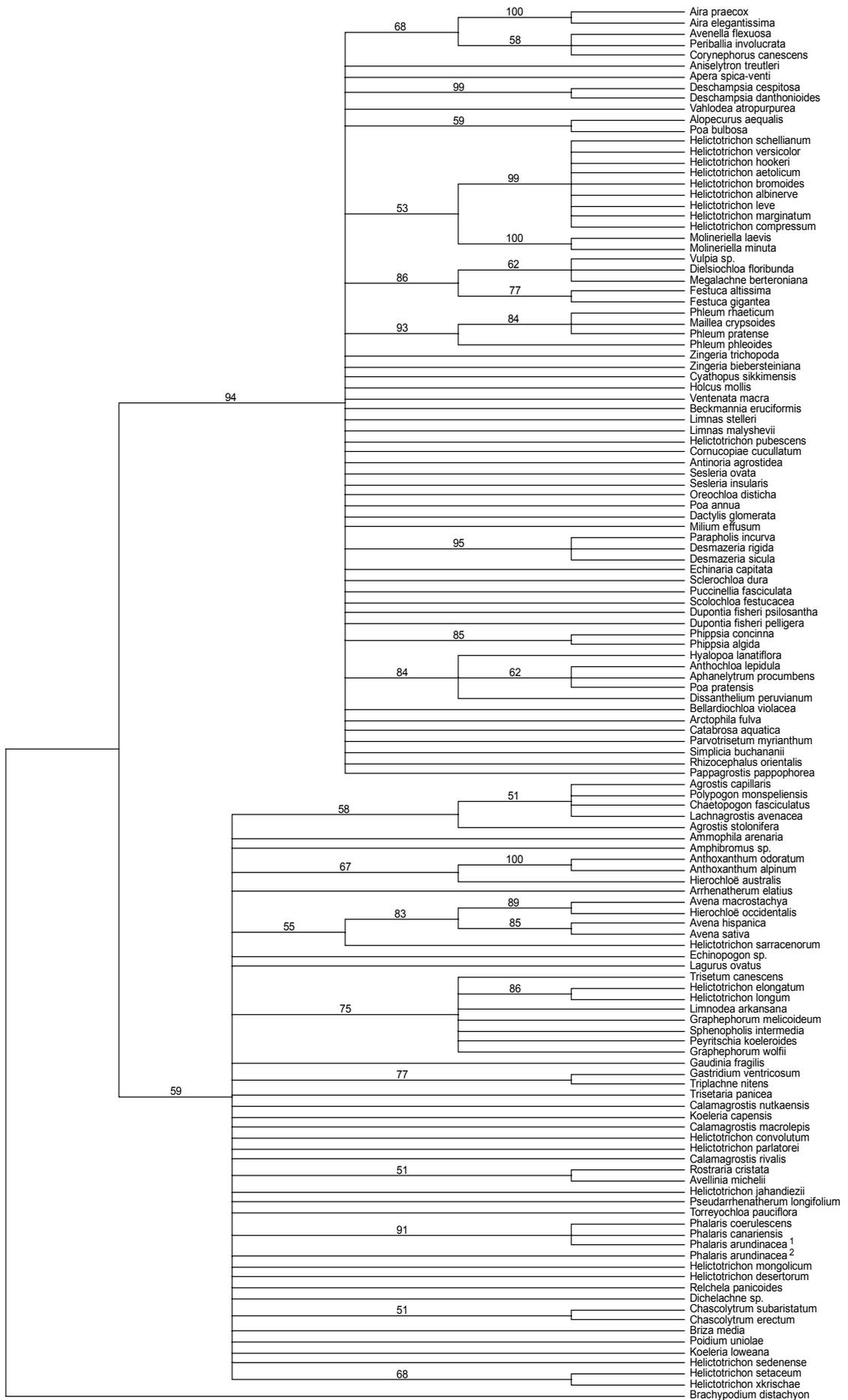
- Übersicht aller sequenzierten Individuen
- 1-1: 'Majority-rule' Baum der Bootstrap-Analyse I
- 1-2: 'Majority-rule' Baum der Bayesischen Analyse I
- 2-1: 'Majority-rule' Baum der Bootstrap-Analyse II
- 2-2: 'Majority-rule' Baum der Bayesischen Analyse II



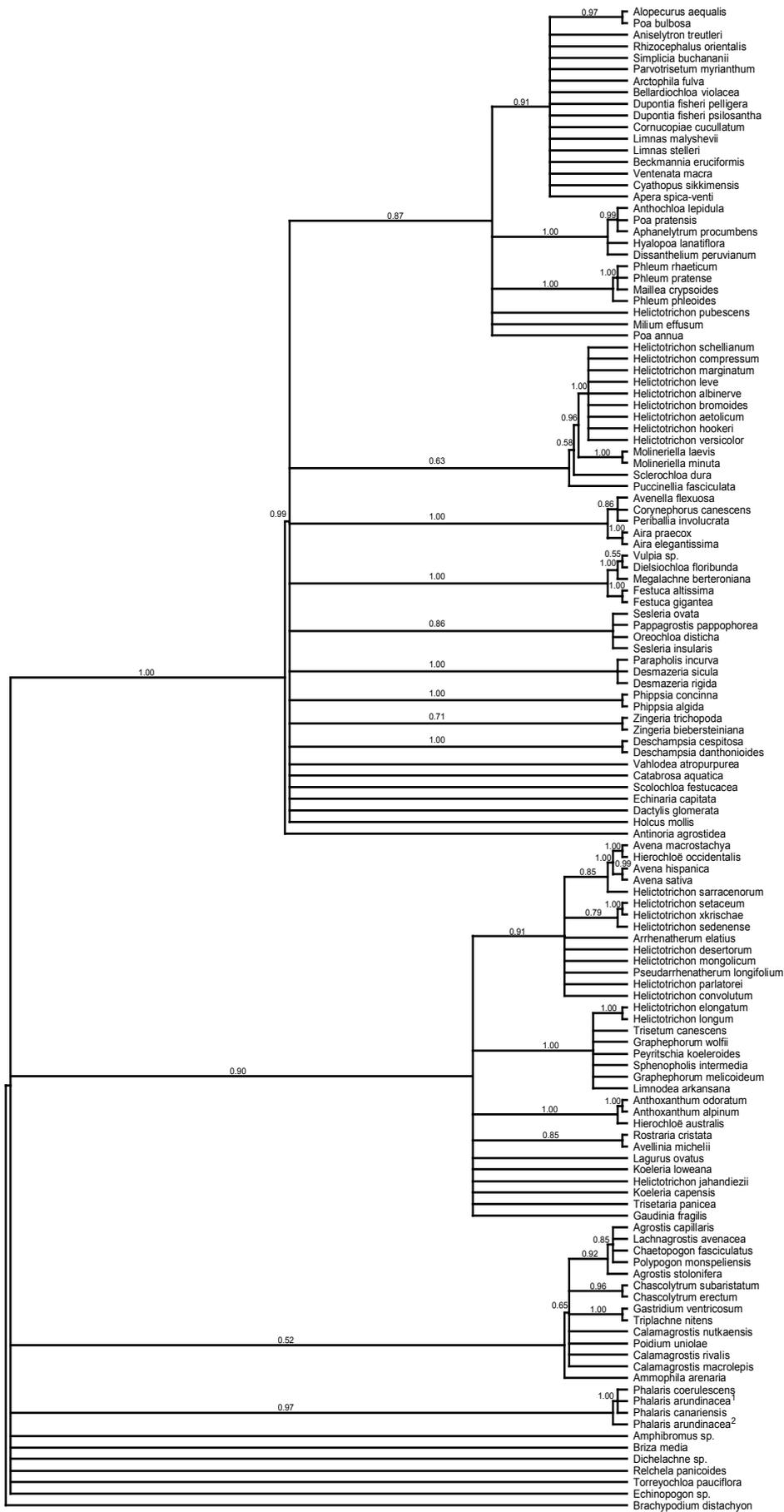
Anhang 1-1: 'Majority-rule' Baum der Bootstrap-Analyse I



Anhang 1-2: 'Majority-rule' Baum der Bayesischen Analyse I



Anhang 2-1: 'Majority-rule' Baum der Bootstrap-Analyse II



Anhang 2-2: 'Majority-rule' Baum der Bayesischen Analyse II