

2010

Schumannia 6

Evolution of succulent plant families
Evolution sukkulenter Pflanzenfamilien

Biodiversity & Ecology

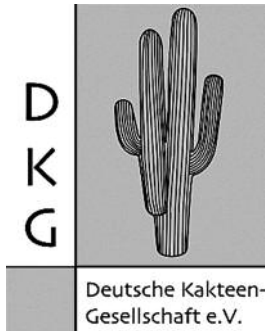
Volume 3



Abteilung Biodiversität,
Evolution und Ökologie der Pflanzen
Biozentrum Klein-Flottbek
Universität Hamburg

Schumannia

Biodiversity & Ecology



Deutsche Kakteen-
Gesellschaft e.V.



Ein Sonderheft der
Deutschen Kakteen-Gesellschaft e.V.
und der Gesellschaft Österreichischer
Kakteenfreunde

Official journal of the Section Biodiversity,
Evolution and Ecology of Plants,
the Herbarium Hamburgense, and the Botanical
Garden of the University of Hamburg

2010

Evolution of succulent plant families **Evolution sukkulenter Pflanzenfamilien**

edited by/ herausgegeben von
Detlev Metzger & Norbert Jürgens

Phylogenetic relationships in the family Asphodelaceae (Asparagales)

Ronell R. Klopper, Abraham E. van Wyk & Gideon F. Smith

Abstract: The Asphodelaceae is a monophyletic family in Asparagales consisting of two subfamilies. Subfamily Asphodeloideae is morphologically varied and is para- or even polyphyletic. The succulent subfamily Alooideae, with a pronounced southern African centre of diversity, is more uniform in morphology and other characters and is considered monophyletic. However, generic boundaries and the intra- and intergeneric relationships in Asphodelaceae, especially in Alooideae, remain contentious. For instance, while *Gasteria* is regarded as being monophyletic, *Aloe* and *Haworthia* are most probably polyphyletic, and the validity of genera like *Astroloba*, *Chortolirion*, *Lomatophyllum* and *Poellnitzia* is questioned. The current classification system for the family does not accurately reflect phylogenetic affinities, but are more indicative of evolutionary diversification. To improve phylogenetic understanding, a re-evaluation of taxonomic relationships in the family is required, but before this can be meaningful evidence from a comprehensive multidisciplinary survey of as many taxa as possible is needed for analyses. A major consideration in reconstructing the possible phylogeny of the family, especially subfamily Alooideae, is the suspected presence of reticulate evolution caused by frequent historical and recent hybridization. It would be premature to implement major changes in the classification system of the family based on the incomplete evidence available at this stage.

Zusammenfassung: Die Asphodelaceae sind eine monophyletische Familie der Asparagales, diese besteht aus zwei Unterfamilien. Die Unterfamilie Asphodeloideae ist morphologisch variabel und para- oder sogar polyphyletisch. Die sukkulente Unterfamilie Alooideae, mit einem ausgeprägten Diversitätszentrum, ist morphologisch und in anderen Merkmalen einheitlicher; sie wird als polyphyletisch angesehen. Jedoch bleiben die Gattungsgrenzen und die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den und innerhalb der Gattungen der Asphodelaceae, besonders bei den Alooideae, umstritten. Während *Gasteria* zum Beispiel als monophyletisch angesehen wird, sind *Aloe* und *Haworthia* höchstwahrscheinlich polyphyletisch, und die Gültigkeit von Gattungen wie *Astroloba*, *Chortolirion*, *Lomatophyllum* und *Poellnitzia* wird in Frage gestellt. Das gegenwärtige Klassifikationssystem für die Familie spiegelt die phylogenetischen Beziehungen nicht genau wider, sondern deutet eher die entwicklungsgeschichtliche Diversifizierung an. Um das phylogenetische Verständnis zu verbessern, ist eine Neubewertung der taxonomischen Beziehungen in der Familie erforderlich, aber vorher ist es notwendig, aussagekräftige Beweise aus einer umfassenden multidisziplinären Untersuchung mit so vielen Taxa wie möglich für die Analyse zu bekommen. Ein wichtiger, zu berücksichtigter Umstand bei der Rekonstruktion der möglichen Phylogenie der Familie, besonders der Unterfamilie Alooideae, ist die Möglichkeit der durch wiederholte historische und rezente Hybridisierungen verursachten retikulanten Evolution. Es wäre voreilig, basierend auf der derzeit noch unvollständigen Beweislage wichtige Änderungen in das Klassifikationssystem der Familie zu implementieren.

Introduction

Asphodelaceae is a petaloid monocotyledon family in the order Asparagales and comprises around 13 genera and \pm 800 species. The family is mainly distributed in arid and mesic regions of the temperate, subtropical and tropical zones of the Old World and has its main centre of diversity in southern Africa (SMITH & VAN WYK 1998). Asphodelaceae have no obvious morphological synapomorphies, but is rather distinguished from other lilioid monocotyledons by the following combination of characters: a general presence of anthraquinones, the presence of chrysophanol in the roots, a general lack of steroidal saponins, presence of parenchymatous (often secretory) cells in the inner bundle sheath adjacent to the phloem, simultaneous microsporogenesis, predominantly hemitropous ovules and the presence of an appendage (aril) in the seed (SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000, STEVENS 2001 onwards). The presence of hemitropous ovules and arillate seeds have also been used as evidence to support the monophyly of the family Asphodelaceae (DAHLGREN & al. 1985, SMITH

& VAN WYK 1998, STEYN & SMITH 2001, TREUTLEIN & al. 2003a).

Asphodelaceae is divided into two subfamilies, based on vegetative and reproductive characters: Asphodeloideae and Alooideae. These are also regarded as separate families (Asphodelaceae s. str. and Aloaceae) by some authors (BRUMMITT 1992). Subfamily Asphodeloideae comprises eight genera: *Asphodeline* Reichenbach, *Asphodelus* Linné, *Bulbine* Wolf, *Bulbinella* Kunth, *Eremurus* Marschall von Bieberstein, *Jodrellia* Baijnath, *Kniphofia* Moench and *Trachyandra* Kunth. Members of the subfamily have a wide Old World distribution and are found in western Asia, Europe, and southern and tropical Africa. Exceptions are *Bulbine* (\pm 73 species) and *Bulbinella* (\pm 22 species) that have their centres of diversity in southern Africa, but also have disjunct outlier representatives in Australia and New Zealand, respectively. *Bulbine* also has a few species extending into tropical Africa. The ranges of *Asphodeline* (\pm 12 species) and *Asphodelus* (\pm 14 species) extend from the Mediterranean to western Asia. *Eremurus* (\pm 40 species) is confined to the steppes of the high plateaus in

central Asia. The three species of *Jodrellia* occur in tropical and subtropical southern, central and eastern Africa. *Kniphofia* comprises about 70 species that is mostly found in Africa, with one in Madagascar and one in southern Arabia. This genus has a distribution range that is very similar to that of *Aloe*, but it generally prefers moister habitats and occurs mainly along mountain ranges. *Trachyandra* also has its centre of diversity in southern Africa where most of its \pm 50 species occur, with only a few extending into tropical Africa (SMITH & VAN WYK 1998). Subfamily Asphodeloideae is extremely varied and some members show a great deal of morphological similarity with certain members of the Anthericaceae. In fact, *Trachyandra* has sometimes been treated as a subgenus within *Anthericum* Linné (Anthericaceae) (e.g. BAKER 1876). However, all Anthericaceae have successive microsporogenesis (cytokinesis occurs prior to second meiosis) that is also the most common type found among monocotyledons, while one of the characters defining Asphodelaceae is simultaneous microsporogenesis (second meiosis follows immediately after first and is not

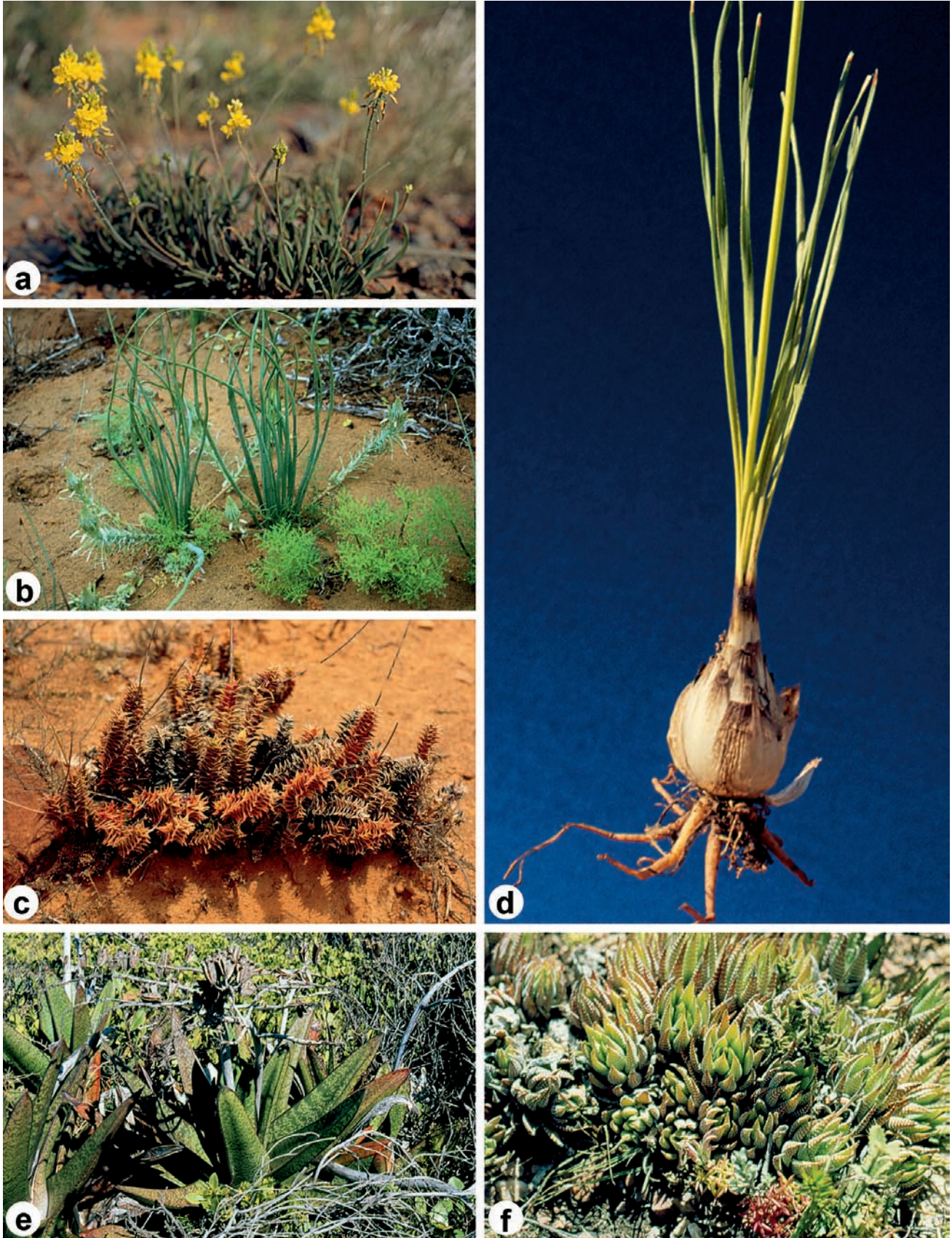


Fig. 1: Other succulent members of the family Asphodelaceae. a) *Bulbine frutescens* (Linné) Willdenow (Asphodeloideae); b) *Trachyandra ciliata* (Linné fil.) Kunth (Asphodeloideae); c) *Astroloba foliolosa* (Haworth) Uitewaal (Alooideae); d) *Chortolirion angolense* (Baker) A. Berger (Alooideae); e) *Gasteria acinacifolia* (J. Jacquin) Haworth (Alooideae); f) *Haworthia fasciata* (Willdenow) Haworth (Alooideae). Photos: a, A. W. Klopper; b, R. R. Klopper; c-f, G. F. Smith).
 Abb. 1: Andere sukkulente Vertreter der Familie Asphodelaceae. a) *Bulbine frutescens* (Linné) Willdenow (Asphodeloideae); b) *Trachyandra ciliata* (Linné fil.) Kunth (Asphodeloideae); c) *Astroloba foliolosa* (Haworth) Uitewaal (Alooideae); d) *Chortolirion angolense* (Baker) A. Berger (Alooideae); e) *Gasteria acinacifolia* (J. Jacquin) Haworth (Alooideae); f) *Haworthia fasciata* (Willdenow) Haworth (Alooideae).

preceded by cytokinesis). Simultaneous microsporogenesis is considered to be an apomorphy for the asparagoids (RUDALL & al. 1997). Based on the above-mentioned morphological similarity and also the possibility that Asphodeloideae may be more closely related to other families with simultaneous microsporogenesis, as well as the general absence of convincing morphological and chemical synapomorphies, this subfamily is generally regarded as being para- or even polyphyletic (DAHLGREN & al. 1985, SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000). Most species in this subfamily are non-succulent, with obvious exceptions being the genus *Bulbine* (Fig. 1a), some species of *Trachyandra* (Fig. 1b) and *Kniphofia typhoides* Codd (BAIJNATH 1977, OBERMEYER 1962, SMITH & VAN WYK 1998, CODD 2005). Subfamily Alooideae has a pronounced southern African centre of generic and species diversity, with outliers of *Aloe* in the Arabian Peninsula, Madagascar and the Mascarene Islands (SMITH & VAN WYK 1998, TREUTLEIN & al. 2003a). This subfamily comprises five genera: *Aloe* Linné, *Astroloba* Uitewaal, *Chortolirion* A. Berger, *Gasteria* Duval and *Haworthia* Duval (Fig. 1c–f). Two other genera are also sometimes recognised, namely *Lomatophyllum* Willdenow and *Poellnitzia* Uitewaal. Known as the berried-aloos, *Lomatophyllum* comprises around 14 species from Madagascar and some of the Mascarene Islands; it is here included in the genus *Aloe* (ROWLEY 1996). The monotypic genus *Poellnitzia*, confined to the Western Cape Province of South Africa, is here included in *Astroloba* (MANNING & SMITH 2000). *Aloe* is by far the largest genus in the Asphodelaceae with approximately 530 species (Fig. 2). It has centres of diversity in southern Africa and Madagascar, and occurs widespread in Africa, Arabia, Socotra and certain Western Indian Ocean Islands off the east coast of Africa. The seven species of *Astroloba* occur in the Eastern and Western Cape Provinces of South Africa. The monotypic genus *Chortolirion* is widely distributed in the summer rainfall region of southern Africa and just enters the winter rainfall region in southern Namibia. *Gasteria*, with ± 23 species and 11 varieties, is confined to southern Africa where it mostly occurs in the Eastern and Western Cape Provinces of South Africa. *Haworthia* (± 70 species) is widely distributed in South Africa and extends into Swaziland and Namibia (SMITH & VAN WYK 1998). Members of this subfamily are mostly rosulate leaf succulents (TREUTLEIN & al. 2003a). Alooideae is considered monophyletic based on morphological, chemical and molecular evidence (SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Members of this subfamily share se-

veral apomorphies: consistently hemitropous ovules, a distinctly bimodal karyotype consisting of four long and three short chromosomes, the presence of a parenchymatous, cap-like inner bundle sheath at the phloem poles and the presence of anthrone-C-glycosides in the leaves and 1-methyl-8-hydroxyanthraquinones in the roots. To this may be added the succulent leaf consistency and the widespread occurrence of secondary growth via a secondary thickening meristem, although not all members of the subfamily exhibit the latter character (SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a).

This paper summarises the current knowledge regarding the phylogeny of the family Asphodelaceae. Most phylogenetic work on the family has been done in the subfamily Alooideae. For this reason, and also since very few members of subfamily Asphodeloideae are succulent whereas Alooideae is entirely made up of succulents, the rest of this treatment will concentrate more on the phylogeny of the Alooideae. However, where noteworthy evidence exists about the phylogenetic relationships of members of Asphodeloideae, these will be mentioned. Also, for the first time, a phylogeny for Alooideae based on gross morphology is compared with a phylogeny for the subfamily based on molecular evidence.

Changing family concepts

It is common for family and genus concepts to change as new taxonomic evidence becomes available and as new techniques for inferring relationships develop. Therefore the approach towards plant classification has changed from the initial artificial systems based on a limited number of characters, through more natural systems based on form relationships, to the current systems based primarily on phylogeny. Likewise, concepts of taxon demarcation and arrangement in Asphodelaceae have changed with the advent of new ways of botanical thinking. Early nineteenth century attempts to reflect the natural affinities among plants generally resulted in the proliferation of generic names, as can be clearly seen in tables 1 & 2 (SMITH & STEYN 2004).

Members of Asphodelaceae were included by LINNAEUS (1753) in Class Hexandria Order Monogynia and was subsequently included in a broadly defined family Liliaceae, a concept widely followed by most authors for several decades (e.g. BAKER 1880). August J. G. C. BATSCH (1802) did, however, segregate the alooid plants into the Alooideae as early as 1802, but this was not widely accepted for more than 180 years. From the 1950s onward, the Liliaceae

s. l. had undergone significant reassessment in terms of its infrafamilial taxa (SMITH & STEYN 2004). The most popular and widely accepted family classification for alooid plants during the late nineteenth and most of the twentieth centuries was as the tribe Aloineae in the Liliaceae (HUTCHINSON 1959). Other members of the present-day Asphodelaceae were included in tribe Asphodeleae, while *Kniphofia* (and the synonym *Notosceptrum* Benthham) was separated as tribe Kniphofieae. This tribe also included the Australian genus *Blandfordia* Smith (Blandfordiaceae) (HUTCHINSON 1959). CRONQUIST (1981) again advocated the use of 'Aloaceae' for mainly alooid genera and the family has been widely used ever since. There has, nevertheless, been confusion regarding the correct spelling of the name: Aloaceae vs. Alooaceae. The latter is now regarded as the correct spelling of the name (SMITH 1993). CRONQUIST (1981) included the following genera in the Aloaceae: *Aloe* (including *Aloinella* Lemaire non Cardot, *Chamaealoe* A. Berger, *Guillauminia* Bertrand and *Leptaloe* Stapf), *Gasteria*, *Haworthia* (including *Astroloba*, *Chortolirion* and *Poellnitzia*), *Lomatophyllum*, as well as *Kniphofia* (including *Notosceptrum*). He retained nearly all the other genera of Asphodeloideae in a broadly defined Liliaceae, but acknowledged that *Bulbine* sometimes resembles Aloaceae in aspect. *Kniphofia* was an uncertain inclusion in the Aloaceae because its stem lacks secondary growth and the leaves are not strongly succulent or perennial. On the other hand, the flowers and perianth are strongly alooid. For this reason CRONQUIST (1981) viewed *Kniphofia* as a transitional genus between Aloaceae and Liliaceae (see table 3). DAHLGREN & CLIFFORD (1982) adopted a wide concept of Asphodelaceae which also included the families Asteliaceae and Anthericaceae as subfamilies. Subfamily Astelioideae comprised 4 genera, Anthericoideae 32 genera and Asphodeloideae 18 genera. They viewed Astelioideae and Asphodeloideae as fairly natural groups, but considered subfamily Anthericoideae as an artificial assemblage. They further pointed out that there may be merit in treating the three groups as separate families. The 18 genera in subfamily Asphodeloideae include all the genera currently accepted in family Asphodelaceae as well as several genera subsequently put into synonymy. Subsequently DAHLGREN & al. (1985) refined the classification by recognising Asphodelaceae as a separate family with two subfamilies: Asphodeloideae and Alooideae. The only alooid genus not transferred to subfamily Alooideae was *Chortolirion*; this was probably due to an oversight. *Bulbine* and *Kniphofia* were retained in the Asphodeloideae.

BRICKELL & al. 2008). Evolutionary classification, on the other hand, duly considers the phylogeny of the taxa as well as the evolutionary processes and ecological adaptiveness of evolutionary divergence (MAYR & BOCK 2002).

Vegetative morphology

In habit members of Alooiidae show a very wide range of variation. The subfamily consists of small to large, rosulate leaf succulents, geophytes, shrubs, climbers and small to large trees. In the genus *Aloe*, arborescent forms are considered to be derived from herbaceous forms. It is thus proposed that in the Alooiidae as a whole, small as well as large succulent taxa and arborescent forms were derived from a mesophytic, comparatively acaulescent common ancestor (SMITH & VAN WYK 1991). Based on the fact that most other genera of Alooiidae, and also most members of subfamily Asphodeloideae, are relatively small plants, it is argued that the ancestor of *Aloe* was also a small plant (SMITH & VAN WYK 1991). One would expect that secondary thickening of stems will be linked to plant size and habit, but there is no clear correlation between these characters in Alooiidae. Furthermore, secondary thickening probably developed independently a number of times in several monocotyledon families. Secondary thickening in Alooiidae is still insufficiently known and cannot be regarded as a generic synapomorphy for the subfamily (SMITH & VAN WYK 1991).

Several leaf characters are available for use in phylogenetic analyses, but not all are informative. Most taxa in Alooiidae have dorsiventral leaves that are strongly tufted in terminal or basal rosettes. The leaves of most taxa, except for those of *Aloe*, are usually closely compressed and are either in a basal rosette or arranged on a leafy stem. *Aloe* does, however, have some species with comparatively widely spaced leaves. Leaves in *Kniphofia* and many other members of Asphodeloideae are crowded in basal rosettes or arranged in distinct ranks. The presence of windowed-leaves in some species of *Haworthia* is not considered to be informative of generic relationships. The same is true for the neotenic retention of distichous leaf arrangement that is occasionally found in *Aloe* and *Gasteria* (SMITH & VAN WYK 1991). All Alooiidae are leaf succulents. The succulent state is thought to be a specialization that has evolved in response to arid habitats combined with the occurrence of fire, as well as other environmental conditions such as high levels of irradiance. Certain members of Alooiidae, for instance *Aloe* sect. *Leptaloe* A. Ber-

Tab 2: Chronology of genus name proliferation in the Asphodeloideae. 1 = included in *Asphodelus*; 2 = included in *Asphodeline*; 3 = included in *Bulbine*; 4 = included in *Bulbinella*; 5 = included in *Eremurus*; 6 = included in *Kniphofia*; 7 = included in *Trachyandra*

Tab. 2: Chronologie der Gattungsnamenzunahme in den Asphodeloideae. 1 = eingeschlossen in *Asphodelus*; 2 = eingeschlossen in *Asphodeline*; 3 = eingeschlossen in *Bulbine*; 4 = eingeschlossen in *Bulbinella*; 5 = eingeschlossen in *Eremurus*; 6 = eingeschlossen in *Kniphofia*; 7 = eingeschlossen in *Trachyandra*

Reference/Quelle	Genus names upheld aufrecht erhaltene Gattungsnamen	Genus names not upheld nicht aufrecht erhaltene Gattungsnamen
Linnaeus, <i>Sp. Pl.</i> : 309 (1753) Wolf, <i>Gen. Pl.</i> : 84 (1776) Moench, <i>Methodus</i> : 631, 634 (1794) Ker Gawler, <i>Bot. Mag.</i> 20: t. 744 (1804) Salisbury, <i>Monthly Rev.</i> 75: 72 (1814) Link, <i>Enum. Hort. Berol. Alt.</i> 1: 333 (1821) Link, <i>Handbuch</i> 1: 170 (1829) Reichenbach, <i>Fl. Germ. Excurs.</i> : 116 (1830) Von Bieberstein, <i>Cent. Pl. Ross. Merid.</i> 2: t. 61 (1832) Rafinesque, <i>Fl. Tellur.</i> 2: 27, 59 (1836)	<i>Asphodelus</i> <i>Bulbine</i> <i>Kniphofia</i>	<i>Asphodeloides</i> ² <i>Tritoma</i> ⁶ <i>Triocles</i> ⁶ <i>Tritomanthe</i> ⁶ <i>Tritonium</i> ⁶
Rafinesque, <i>Fl. Tellur.</i> 3: 57 (1837) Rafinesque, <i>Fl. Tellur.</i> 4: 12 (1838) Karelin & Kirilov, <i>Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou</i> 15: 515, 516 (1842)	<i>Asphodeline</i> <i>Eremurus</i>	<i>Blephanthera</i> ³ <i>Nemopogon</i> ³ <i>Obsitila</i> ⁷ <i>Trachinema</i> ⁷ <i>Licina</i> ⁷ <i>Heroion</i> ¹
Kunth, <i>Enum. Pl.</i> 4: 569, 573 (1843)	<i>Bulbinella</i> <i>Trachyandra</i>	<i>Ammolirion</i> ⁵ <i>Henningia</i> ⁵
Hooker, <i>Fl. Antarct.</i> 1: 72 (1844) Von Steudel ex Hochstetter, <i>Flora</i> 27: 30 (1844) Pomel, <i>Mat. Fl. Atl.</i> : 1 (1860)		<i>Chrysobactron</i> ⁴ <i>Rudolpho-roemeria</i> ⁶ <i>Clausonia</i> ² <i>Verinea</i> ² <i>Dorydium</i> ¹ <i>Gethosyne</i> ² <i>Ophioprason</i> ² <i>Triclissa</i> ⁶
Salisbury, <i>Gen. Pl.</i> : 72, 75 (1866)		<i>Selonia</i> ⁵ <i>Notosceptrum</i> ⁶ <i>Glyphosperma</i> ² <i>Phalangium</i> ³ <i>Bulbinopsis</i> ³
Regel, <i>Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou</i> 41(1): 457 (1868) Bentham in Bentham & Hooker, <i>Gen. Pl.</i> 3: 775 (1883) Watson, <i>Proc. Amer. Acad. Arts</i> 18: 164 (1883) Möhring ex Kuntze, <i>Revis. Gen. Pl.</i> 2: 713 (1891) Borzi, <i>Boll. Reale Orto Bot. Palermo</i> 1: 20 (1897) Schlechter, <i>Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem</i> 9: 145 (1924) Baijnath, <i>Kew Bull.</i> 32: 571 (1978)	<i>Jodrellia</i>	<i>Liriothamnus</i> ⁷

ger and *Chortolirion*, that occur in grassland with often high rainfall have reverted to leaves that are less conspicuously succulent and these species tend to be geophytic and have contractile roots (SMITH & VAN WYK 1991). These characters are common in subfamily Asphode-

loideae (SMITH & VAN WYK 1998). The crescent-shaped or cymbiform outline of leaves in Alooiidae is probably due to the succulent consistency of the leaves. Leaf outline of most non-succulent Asphodeloideae is keeled (U-shaped or V-shaped). The crescent-shaped or

cymbiform outline is a synapomorphy for all Alooideae and considered an adaptation to aridity (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). Many Alooideae have an abaxial, incomplete, oblique marginal keel that is thought to have developed in response to herbivory. The keel is not considered homologous with the V-shaped keel found in Asphodeloideae, especially *Kniphofia* (SMITH & VAN WYK 1991).

Leaves of some species of *Astroloba*, *Gasteria* and *Haworthia* have distinctive, white or concolorous tubercles on the leaf surfaces. This is thought to be a derived state that may have evolved in response to herbivore pressure especially since the leaves of these taxa lack the bitter constituent found in *Aloe*. Tubercles are often more pronounced in juvenile leaves and the rigid tubercles, which are often confluent in bands, probably represent a form of mechanical defence as it possibly makes the leaves less palatable. Furthermore, tubercles may have adapted to prevent damage through irradiation since it increases the reflective properties of the leaf surface. Where this character is present in the genus *Aloe* it is considered a parallel development and where leaf tubercles are absent in *Chortolirion* and some *Haworthia* taxa, it is thought to be a reversal. Spots and tubercles are usually absent in most members of Asphodeloideae (SMITH & VAN WYK 1998). The presence of spots on the leaves of many Alooideae may serve as a form of camouflage against herbivores making the plants less visible in the dappled shade of surrounding vegetation (SMITH & VAN WYK 1991). But there is also the alternative idea that the white markings and often colourful spines serve to make plants more conspicuous. White spots or white stripes that are associated with spines in leaves and stems may have a similar role in plants than the so-called warning (aposematic) coloration in the case of dangerous or unpalatable animals (LEV-YADUN 2001, LEV-YADUN & al. 2002). It is possible that once plant-eating animals (herbivores) learn to associate the white markings in certain aloes with unpleasant qualities (spines; unpleasant taste), they can avoid the harmful plants displaying them. Furthermore, conspicuously coloured spines (as in many aloes) themselves may signal herbivores about the dangers of plants, thus protecting them. Yet another potential explanation for the presence of white markings on leaves is that they may serve as a form of mimicry. The white markings may mimic damage to the leaves by insect herbivores, thus signalling to insects that the plant has already been under attack (NIEMELÄ & TUOMI 1987, LEV-YADUN & INBAR 2002). It is known that leaf damage caused by herbivores makes the damaged and also the adjacent, undamaged leaves less pa-

latable for herbivores (BALUSKA & al. 2006). Such wound-induced reactions may affect the egg-laying and feeding behaviour of leaf-eating insects so that they avoid the plants and the parts of plants with increased concentrations of deterrent chemical substances. Thus damage mimicry could also function as a false warning signal of induced defences providing that the plant itself or some related host plants are capable of induced defensive responses to actual leaf damage. Furthermore, such feeding-damage mimicry can also function as a potential anti-herbivory adaptation if mimic leaves attract predators and parasitoids that prey on herbivores attacking these plants.

Anatomy

Several leaf anatomical characters are of taxonomic value in at least the Alooideae, and probably also in the Asphodelaceae as a whole. Leaf epidermal patterns in Alooideae have been shown to be stable and taxon specific and are therefore useful aids in taxonomic studies in the subfamily. Other leaf anatomical characters that may be useful to infer relationships among alooid taxa include the presence of chlorenchymatous tissue that is distinctly differentiated into a palisade layer and isodiametric cells, the cap of the inner bundle sheath, the localization of crystalliferous idoblasts and the degree to which the epidermal cell walls are cutinised (SMITH & VAN WYK 1992).

The characteristic leaf anatomy of Alooideae provides strong support for considering the subfamily as monophyletic. Leaves of many Alooideae have vascular bundles with a well-developed cap of thin-walled parenchyma cells, referred to as aloin cells when secretory, at the phloem pole (SMITH & VAN WYK 1991). Aloin cells are absent in most Asphodeloideae (SMITH & VAN WYK 1991, CHASE & al. 2000). Vascular bundles in leaves of *Kniphofia* have caps of well-developed fibres at both the phloem and xylem poles, while *Trachyandra* have parenchymatous caps at both poles (BEAUMONT & al. 1985, SMITH & VAN WYK 1991). Aloin cells exude copious sap with various chemical substances when the leaf is cut. Because the chemistry of these exudates differs between and within genera, it is thought that the function of the aloin cells is storage, rather than synthesis. It was shown that in *Aloe arborescens* Miller aloin is produced in the plastids of the assimilating tissue and later released into the apoplast through exocytosis, finally reaching the vascular bundle sheath by apoplastic translocation (LIAO & al. 2006), thus supporting the storage function of these cells. Although the

caps at the phloem poles are sometimes sclerenchymatous, they often still have enlarged thin-walled cells (BEAUMONT & al. 1985). Because the presence and contents of aloin cells vary considerably within and between Alooideae species, this character is not always very useful for phylogenetic interpretation (SMITH & VAN WYK 1991). It is, nonetheless, thought that in Alooideae the parenchymatous state with thin-walled cells, rather than sclerenchymatous fibres (as found in *Kniphofia*), is derived, as it is a distinctive character in an otherwise derived group of plants (BEAUMONT & al. 1985).

Ovaries in subfamily Alooideae are trilobular and multi-ovular with the ovules arranged alternately in two longitudinal rows on axile placentae. Ovules of different genera in Alooideae are very similar in median sagittal sections and their structure is not useful for generic delimitation. The ovules of the subfamily are consistently hemitropous, arillate and bitegmic. It is mostly dicotyledonous families that are exclusively hemitropous. Amongst monocotyledons hemitropous ovules are found scattered among families with subfamily Alooideae the only group in which it is consistent. Hemitropy is therefore an important marker for the subfamily. Ovules in Asphodeloideae are either orthotropous (*Asphodelus* and *Asphodeline*) or hemitropous (*Bulbine*, *Eremurus*, *Kniphofia* and *Trachyandra*) although anatropy (*Trachyandra* and *Jodrellia*) has also been reported, but the latter requires confirmation. Further unifying generic characters of the ovules of Alooideae include the orientation of the ovules in the locules, the integument composition, the formation of the micropylar canal, the remains of the nucellar tissue and the embryo sac element structure (STEYN & SMITH 1998).

Morphology of reproductive structures

It is especially in the inflorescences and flowers where there is great similarity between Alooideae and *Kniphofia*, which is sometimes considered a link between Alooideae and Asphodeloideae (CRONQUIST 1988). The inflorescences of Alooideae and some Asphodeloideae, e.g. *Kniphofia* and most *Bulbine*, are many-flowered spikes or simple or branched racemes. Flowering progresses acropetally (from the base of the inflorescence upwards) in most Alooideae and also in the majority of *Kniphofia*. However, in a few central African species of *Kniphofia* and in *Aloe capitata* Baker flowering progresses basipetally. Inflorescences of most species of *Aloe* and *Kniphofia* are

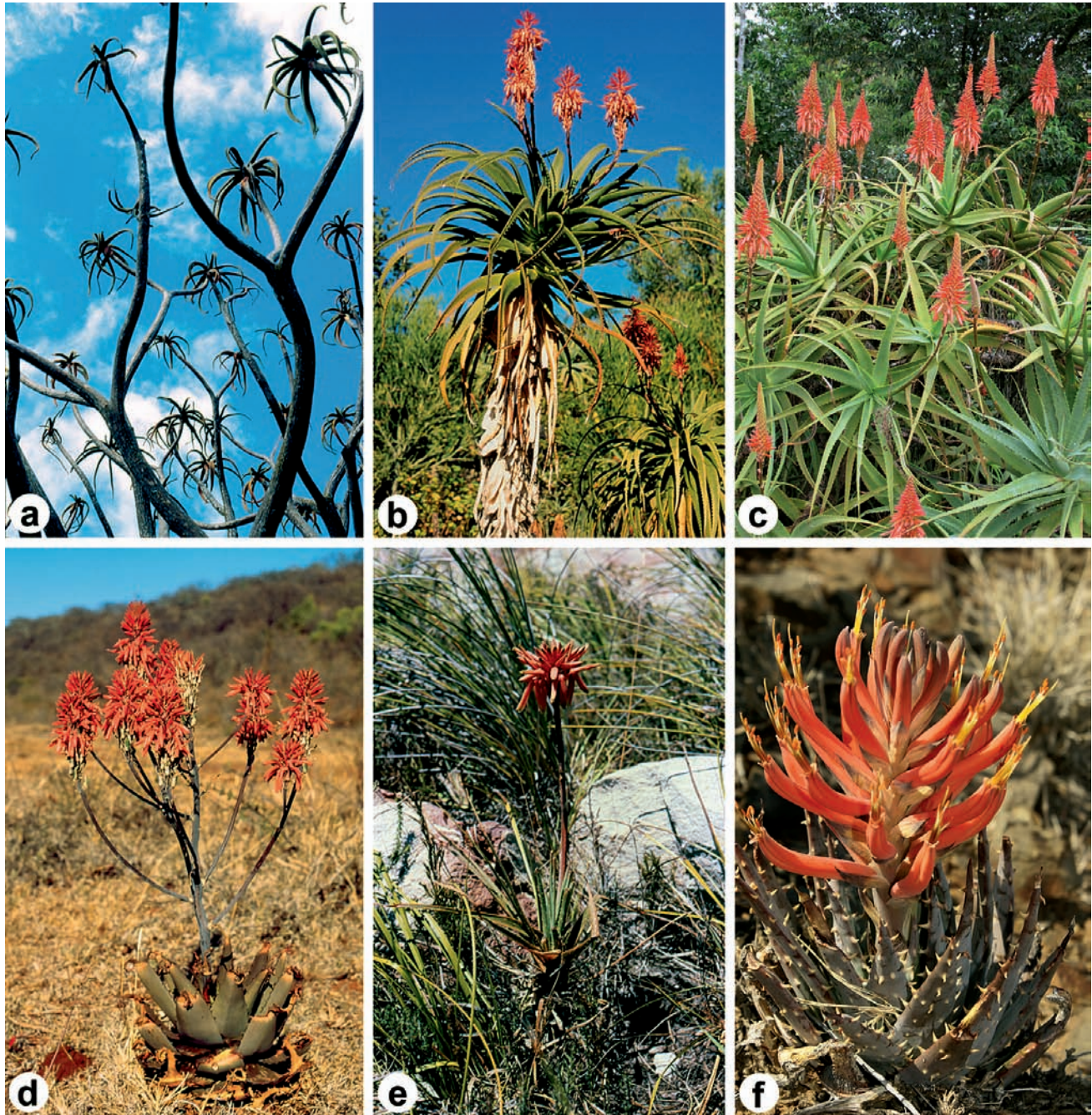


Fig. 2: Various growth forms are represented within the genus *Aloe*. a) Much branched tree aloe, *A. barberae* Dyer; b) single-stemmed tree aloe, *A. pluridens* Haworth; c) shrubby plant, *A. arborescens* Miller; d) acaulescent plant, *A. immaculata* Pillans; e) grass aloe, *A. micracantha* Haworth; f) miniature aloe, *A. longistyla* Baker. Photos: a–b, d–e, G. F. Smith; c, N. R. Crouch; f, A.W. Klopper.

Abb. 2: In der Gattung *Aloe* sind verschiedene Wuchsformen repräsentiert. a) Reich verzweigte Baum-Aloe, *A. barberae* Dyer; b) einstämmige Baum-Aloe, *A. pluridens* Haworth; c) strauchige Pflanze, *A. arborescens* Miller; d) stammlöse Pflanze, *A. immaculata* Pillans; e) Gras-Aloe, *A. micracantha* Haworth; f) Zwerg-Aloe, *A. longistyla* Baker.

brightly coloured and densely flowered, probably evolving in response to a generalist pollination syndrome. This character is thought to be plesiomorphic in the Aloioideae. Most other genera in Aloioideae invariably have lax racemes with often inconspicuously white or greenish flowers, except for *Gasteria* that have brightly coloured flowers. The lax, inconspicuous racemes appear to be an adaptation to a specialized pollination syndrome and are

thought to be an apomorphy (SMITH & VAN WYK 1991). Inflorescences of Asphodeloideae show a great deal of variation, from dense unbranched racemes in *Kniphofia* and most *Bulbine* to very lax, divaricately branched panicles in some species of *Trachyandra*.

As already mentioned, representatives of *Aloe*, *Gasteria* and *Kniphofia* mostly have brightly coloured flowers with the dominating colours being red, yellow and orange. It is common to

find species with bicoloured or even trichromatic flowers as well as certain species where flower colour varies greatly between different forms. Although species of Aloioideae with monochromatic flowers is thought to represent the derived condition, this character does not appear to be taxonomically significant (Smith & VAN WYK 1991). Other members of Aloioideae (*Astroloba*, *Chortolirion* and *Haworthia*) have relatively dull-coloured flowers

with the dominant colour being white, usually with tinges of green, brown or grey. The only exception is *Astroloba rubriflora* (L. Bolus) Uitewaal with red flowers, which is sometimes separated in the monotypic genus *Poellnitzia* (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). The white flowers of these three genera are thought to be the derived state for Alooideae (SMITH & VAN WYK 1991). There are a small number of species of *Aloe* and *Kniphofia* with white or green flowers. It is noteworthy that these species are usually relatively small plants and often of similar size to members of *Astroloba*, *Chortolirion* and *Haworthia*. Flowers of some of these species also show a superficial resemblance to the bilabiate flowers of *Chortolirion* and *Haworthia* (SMITH & VAN WYK 1991). Flowers of Asphodeloideae, except for *Kniphofia*, are usually less brightly coloured and varies from white or pale pink to yellow or orange (SMITH & VAN WYK 1998).

Flowers of all Alooideae and those of *Kniphofia* are tubular with variously fused tepals (Figs. 3 & 4). The perianth is mostly more or less cylindrical and often slightly constricted above the ovary, although clavate, cylindrical-campanulate or basally swollen flowers are also common in Alooideae (SMITH & VAN WYK 1991, SMITH & VAN WYK 1998). The majority of Asphodeloideae have stellate flowers with free tepals that are usually bent backwards towards the pedicel (SMITH & VAN WYK 1998). The tubular flowers of Alooideae and *Kniphofia* suggest a close phylogenetic affinity between these taxa and are considered to be a strong synapomorphy (SMITH & VAN WYK 1991). Fused tepals are another character that suggests an affinity between Alooideae and *Kniphofia*, but this character show immense variation within a single genus. In *Aloe*, for instance, the tepals of some species are free to the base, while in others, the fusion extends almost to the tips of the flowers, while other species are characterised by the absence of a distinct perianth tube. The aberrant floral morphologies have, in the past, led to the segregation of monotypic genera (e.g. *Aloinella*, *Guillauminia* and *Chamaealoe*), all of which are currently included in the genus *Aloe* (SMITH & VAN WYK 1991).

There are few distinct trends in floral structure in Alooideae, but zygomorphy is clearly associated with *Chortolirion*, *Gasteria* and *Haworthia*. General zygomorphy is not common in the Asphodelaceae. The floral symmetry of most genera in Alooideae and Asphodeloideae is more or less actinomorphic (SMITH & VAN WYK 1991). In Asphodeloideae, some species of *Bulbine* show a tendency towards zygomorphy (SMITH & VAN WYK 1998) (Fig. 5). Flowers of *Haworthia* subgen. *Robustipeduncula-*

res Uitewaal ex M. B. Bayer are only weakly zygomorphic and it is noteworthy that this subgenus is considered to be the basal group within *Haworthia*. Bilabiate flowers are found only in *Chortolirion* and *Haworthia* and are considered to be a strong synapomorphy for these genera (Fig. 6). Although all gasterias have zygomorphic flowers, some representatives, such as *G. armstrongii* Schönland, show this trend more strongly than others. The swollen perianth base, curvature of the terminal portion of the tube and the constriction below the globose gasteriform portion are noticeable features of *Gasteria*, but these flowers are never bilabiate (Fig. 7). Several species of *Aloe* have straight, tube-shaped flowers. The perianth of some species more strongly tends towards zygomorphy, as a departure from the actinomorphic, pencil-shaped flowers. Such species are mostly members of *Aloe* sect. *Lepotaloe* (so-called grass aloes). Flowers of the grass aloes differ from *Haworthia* flowers in that their mouths are upturned, a character not present in *Haworthia*. Zygomorphy is seen as a derived state compared to the plesiomorphic actinomorphic flower pattern and is associated with a greater selectivity in pollination agents (SMITH & VAN WYK 1991).

In some species of *Aloe* and *Kniphofia* the floral buds, spent flowers and capsules are often borne vertically, while the flowers are distinctly pendulous or spreading at anthesis. In most species of Alooideae the erect capsules are borne on relatively tall inflorescences. This, together with the flattish triangular-elliptical seeds with papery wings of most species, suggests an adaptation to wind dispersal (anemochory). However, in the genus *Aloe* seed morphology in the species with capsular fruit does not seem to have any taxonomic significance at species level. Some Alooideae, for example *Aloe marlothii* A. Berger, *A. secundiflora* Engler and *Astroloba rubriflora*, have a second flower disposition, where flowers are vertically disposed on more or less horizontal inflorescence axes. This is thought to be an adaptation to bird pollination where the horizontal, often robust, peduncles serve as a perch for avian visitors and the upright flowers provide easy access to nectar (SYMES & NICOLSON 2008, SYMES & al. 2008). Some species of *Gasteria* also have secund flowers, but here the flowers are always borne pendulously and non-hovering avian visitors need to either lift the flowers with their culmens (upper part of the bill) or bend down to reach the nectar. In the other Alooideae genera, most *Astroloba* species, *Chortolirion* and *Haworthia*, the predominantly whitish flowers are borne ascending on vertical peduncles and the angle between the pedicel and peduncle is always

less than 90°. Neither the flowers nor the capsules are ever pendulous. This character probably developed in response to a specialised entomophilous pollination syndrome and is thought to be the derived state (SMITH & VAN WYK 1991). In Asphodeloideae, except for *Kniphofia*, flowers and capsules are mostly borne erectly or spreading, but almost never pendulous.

Fragrant flowers are not very common in Asphodelaceae. Floral fragrance in Alooideae is restricted to a small number of species of *Aloe*. *Kniphofia* also have a few fragrant species that form a closely related group, which all have short, yellow or brownish flowers. The fragrant species of *Aloe* on the other hand, does not form a coherent group. All fragrant aloes are restricted to Madagascar, with the exception of the southern African *Aloe modesta* Reynolds (VAN DER RIET 1977). This supports the hypothesis that ancestral aloes originated in the highlands of southeast Africa before the complete sea invasion of the Mozambique Channel in the mid-Cretaceous (100 million years before present). This assumption testifies to an ancient divergence into separate evolutionary paths, since species of *Aloe* occurring on Africa have no close relatives in Madagascar and *vice versa*. The scent of the Madagascan fragrant aloes is stronger during the evening. This suggests an adaptation to nocturnal entomophilous pollination. Many species of *Aloe* are pollinated by birds, but insect pollination is also known here, as in other groups of Asphodelaceae; however, the directionality of evolution of pollinator relationships is unclear (HARGREAVES & al. 2008). The general absence of floral fragrance in Alooideae is nevertheless thought to be the derived state (SMITH & VAN WYK 1991).

Anthers in Asphodeloideae with stellate flowers are completely exposed. In Alooideae we find both species with exerted anthers and others with included anthers. In most species of *Aloe* and *Kniphofia* the anthers are well exerted at anthesis. Those of *Astroloba*, *Chortolirion*, *Gasteria* and *Haworthia* are, however, included. This represents a significant floral morphological discontinuity between *Kniphofia* and *Aloe* on the one hand and the other genera of Alooideae on the other. Flowers with included anthers can only be effectively pollinated once the pollinator has forced its feeding organ into the narrow perianth tube to reach the nectar reward, while flowers with exerted anthers can also be pollinated by casual visitors to the inflorescence or by pollen-collecting insects. Anther inclusion is thought to be apomorphic and is possibly associated with more specialised methods of pollination (SMITH & VAN WYK 1991).

Phytochemistry & chemotaxonomy

The presence of lipophylic anthranoid aglycones, which include chrysophanol and its dimer, asphodeline, are of chemotaxonomical importance in the family. Chrysophanol is found in most genera of the Asphodelaceae and can therefore probably be used as a chemical marker, though its presence in *Trachyandra* needs further investigation. Asphodeline and 10,7'-bichrysophanol is present in *Asphodeline*, *Asphodelus*, *Bulbine*, *Bulbinella* and *Kniphofia*, while knipholone and its related compounds seem to be found only in *Bulbine*, *Bulbinella* and *Kniphofia* (SMITH & VAN WYK 1998). Chemically *Aloe* is the best known of the genera in Asphodelaceae. Its members accumulate a wide variety of compounds in the leaves. These include anthrones, achromones, phenylperones, phenolic amines and alkaloids as well as a large number of unidentified compounds (SMITH & VAN WYK 1998, VILJOEN 1999). The presence of a wide range of tetrahydroanthracenones in aloe roots can be important on generic level; however, many of these have not yet been identified. Root compounds are more conservative than leaf compounds and can therefore be valuable in determining relationships in the Aloioideae at generic level. The underground anthranoid metabolism of *Aloe* (including *Lomatophyllum*) is strongly differentiated and dissimilar to the above-ground metabolism of *Gasteria* and other genera. The roots of *Aloe* species contain 1-methyl-8-hydroxyanthraquinones and the leaves anthrone-C-glycosides, while the leaves, stems and roots of *Gasteria* and other genera show further oxidation and hydroxylation of 1-methyl-8-hydroxyanthraquinones (SMITH & VAN WYK 1998). The chemical pattern found in the genus *Aloe* is not random. It has been shown to be one of the most conservative characters in the genus and is of obvious taxonomic value, since it can shed light on relationships within the genus. Some chemical compounds show strong correlation to certain morphological groups and provide support for these relationships, while others are not convincingly linked to morphological or other evidence. Examples of taxonomically well-defined groups, where the morphological and chemical evidence supports each other, include *Aloe* sect. *Aloe* (aloeresin E & F), *A. sect. Anguialoe* Reynolds (6-O-coumaroylaloetin), *A. sect. Asperifoliae* (A. Berger) Glen & D. S. Hardy (10-hydroxyaloin B) and *A. sect. Purperascentes* Salm-Dyck (microstiginin). Chemically the berried aloes (*Lomatophyllum*) is related to the grass aloes (*A. sect. Leptaloe* A. Berger) and the climbing aloes [*A. sect. Macrifoliae* (Haw.) Glen & D. S. Hardy]. These groups occupy a basal position

in the genus. A further contribution of chemical analyses of aloes to our understanding of the evolutionary mechanisms in the genus is the strong chemotaxonomic evidence suggesting rampant hybridization. Evidence therefore points to a history of reticulate evolution in *Aloe*, a pattern which makes it essentially impossible to produce a strictly dichotomous phylogeny for the group (VILJOEN 1999).

Nectar sugar composition

Members of Aloioideae possess one of three basic nectar types based on nectar sugar analyses and the percentage sucrose, fructose and glucose. The first is an alooid type (*Aloe*, *Lomatophyllum* and *Poellnitzia*) with less than 5% sucrose and more or less equal proportions of fructose and glucose. The second is a gasterioid type (*Gasteria*) where sucrose is the dominant component and fructose and glucose appear in about equal quantities. The third is a haworthioid type (*Astroloba*, *Chortolirion* and *Haworthia*) that is also sucrose dominant, but contains more glucose than fructose (SMITH & VAN WYK 1991, SMITH & al. 2001). *Kniphofia* also has the alooid type nectar sugars. In the context of *Kniphofia* being used as sister to Aloioideae, sucrose dominance and the uneven proportion of fructose and glucose is seen as the apomorphic character state (SMITH & VAN WYK 1991). Dark phenolic components are present in the nectar of some species of *Aloe*, but the phylogenetic significance of this trait still requires assessment. Birds that effectively pollinate these aloes are seemingly unaffected by the nectar's bitter taste and the phenolic compounds appear to function as a floral filter by attracting some animals visually and deterring others by its taste (JOHNSON & al. 2006, HANSEN & al. 2007). Nectar sugar composition was initially thought to be constant within the genera of Aloioideae (SMITH & VAN WYK 1991). Further analyses, however, revealed that the nectar of certain members of *Haworthia* did not match the haworthioid type, but was rather glucose dominant. Since these taxa were all members of *Haworthia* subgenus *Haworthia*, the possibility that nectar sugar analyses could reveal infrageneric groups in the genus and that it could shed light on intergeneric relationships in the subfamily was investigated. These analyses showed that there is great variation in the nectar sugar composition among the species of *Haworthia* and *Astroloba* and also that there is variation within species where samples were taken from different localities. Despite this variation, the species of these two genera that was investigated could be divided

into two groups: those with sucrose-rich nectar (more than 60% sucrose) and those with nectar that is low in sucrose (less than 50% sucrose). Sucrose-low nectar is characteristic of members of *H. subgenus Haworthia*, whereas sucrose-rich nectar is typically found in members of *H. subgenera Hexangulares* and *Robustipedunculares*, as well as *Chortolirion* and *Astroloba*. The findings of this study confirm the subdivision of the genus *Haworthia* into two main groups, but provide little validation for infra-subgeneric groupings. It also suggested that *Chortolirion* and *Astroloba* may not be closely related to species of *H. subgenus Haworthia*, but rather to representatives of the other two haworthioid subgenera (SMITH & al. 2001).

Cytological evidence

Cytological studies have been conducted on most members of Aloioideae. These have shown that the subfamily is extremely uniform and one of the most stable angiosperm families in terms of chromosome number and the markedly bimodal karyotype. Based on overall genome size and increased bimodality there is, at least in *Aloe*, a gradation from smaller chromosomes in taxa with a number of plesiomorphic characters to larger chromosomes in taxa that exhibit morphological apomorphies. All species, however, have the same basic chromosome number ($x = 7$) and have four long and three short chromosomes (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). The basic diploid karyotype ($2n = 14$) is only very rarely altered in the subfamily. This is seen as a synapomorphy for all taxa of Aloioideae (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). Although members of this subfamily show general uniformity in karyotype, they are extraordinarily variable in morphology and chemistry. The members of Aloioideae also display unusual variation among populations and irregular intergradations among species (SMITH & VAN WYK 1998). The large number of intra- and intergeneric hybrids found in Aloioideae reflects the close cytogenetical relationship among members of this subfamily (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). All members of the genus *Aloe* have a basic genome structure of one long submetacentric, three long acrocentric and three short acrocentric chromosomes. Although heterozygous chromosome rearrangements are found in natural populations, no homozygous rearrangements are known in wild plants. Therefore, no rearrangements affecting the bimodality of chromosomes have become fixed during *Aloe* speciation. This indicates that there must be a strong selection pressure against such karyotype changes. A phylogenetic tree drawn from

ribosomal DNA organisation showed that there is little divergence within the genus although several consistent clades exist. The clade containing the climbing aloes, *A. tenuior* Haworth and *A. ciliaris* Haworth was sister to the rest of the genus (ADAMS & al. 2000). A similar pattern was revealed in other molecular studies (TREUTLEIN & al. 2003a), as well as biochemical analyses (VILJOEN & al. 1998, VILJOEN 1999). The 5S rDNA had a similar position in all species examined during the ribosomal DNA study, indicating that its location is conserved. This is to be expected in a genus where the karyotype structure is highly conserved. Another noteworthy feature from the phylo-



Fig. 3: The genus *Kniphofia* is the only genus of subfamily Asphodeloideae to have tubular flowers similar to those of members of subfamily Alooideae. Photo: R. R. Klopper.
Abb. 3: Die Gattung *Kniphofia* ist die einzige Gattung der Unterfamilie Asphodeloideae, die röhrenförmige Blüten hat, ähnlich denen der Vertreter der Unterfamilie Alooideae.

genetic tree based on ribosomal DNA is that, although there are discrepancies between classical classifications and phylogeny, there are also a number of similarities (ADAMS & al. 2000). Some species thought to be closely related based on morphological and floral characters (REYNOLDS 1950, 1966) appear in the same clade or closely related in the phylogenetic tree, while other groups contain species from the same geographical region (ADAMS & al. 2000).

Although the karyotype of Alooideae has been extensively studied, not as much cytol-

ogical work has been done on members of Asphodeloideae and the basic chromosome number for *Jodrellia*, for instance, is still unknown (SMITH & VAN WYK 1998). Both in terms of basic chromosome number and the varying proportions of large to small chromosomes, several genera in Asphodeloideae are more diverse than all genera in Alooideae (CHASE & al. 2000). There is a sharp discontinuity between Alooideae and *Kniphofia*, since the latter genus has a basic set of six chromosomes ($2n = 12$). This suggests a distinct barrier to gene interchange (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). In this regard, the basic Alooideae chromosome number of $x = 7$ is regarded as an apomorphy (SMITH & VAN WYK 1991). The basic chromosome number for *Asphodeline* and *Asphodelus* is $x = 14$ (SMITH & VAN WYK 1998), while that of *Bulbinella*, *Eremurus* and *Trachyandra* is similar to that of Alooideae, namely $x = 7$ (diploid number $2n = 14$) (SMITH & VAN WYK 1998, PERRY 1999). In *Bulbine* the most frequent basic chromosome number documented is also $x = 7$. All African species for which data are available have this chromosome number. The Australian species *B. bulbosa* (R. Brown) Haworth and *B. semibarbata* (R. Brown) Haworth, exhibit basic chromosome numbers of $x = 12$ and $x = 13$ respectively. Diploid numbers of $2n = 14, 24$ and 26 and one tetraploid ($2n = 48$) have been recorded. Polyploidy is thought to have played a limited role in species differentiation of the African *Bulbine* species and is only found in the Australian *B. bulbosa*. Two types of bimodality, which can be correlated to morphology of the perennating organs, are exhibited in the chromosomes of African species of *Bulbine*. The tuberous and cormose species have eight large and six small chromosomes, while the rhizomatous species have ten large and four small chromosomes. Africa is regarded as the centre of origin for the genus, with the basic chromosome number of $x = 7$ considered to be the plesiomorphic state for the genus. The basic numbers for the Australian species of $x = 12$ or 13 are thought to have developed from African progenitors due to secondary polyploidy where the basic number was doubled and thereafter one or two chromosomes were lost (BAIJNATH 1977).

Cladistic study of Alooideae

SMITH & VAN WYK (1991) did a cladistic analysis of the genera within subfamily Alooideae. In this study they used *Kniphofia* as an outgroup and followed a generic concept for Alooideae where the following genera are considered to be current: *Aloe*, *Astroloba*, *Chortolirion*,

Gasteria, *Haworthia*, *Lomatophyllum* and *Poellnitzia*. The findings of their study are summarised in Fig. 8. In this cladogram, Alooideae is characterised by four synapomorphies: caulescent habit, succulent leaf consistency, crescent-shaped or cymbiform outline of the leaf in cross-section and a basic chromosome number of $x = 7$. One of these apomorphies, namely caulescent habit, has a reversal in *Chortolirion* (SMITH & VAN WYK 1991).

Aloe and *Lomatophyllum* are shown to be closely related and to be basal to the rest of the subfamily. These two genera share the apomorphy of spaced leaf arrangement. *Aloe* exhibits the unique apomorphy of tomentose flowers,



Fig. 4: Flowers of the genus *Aloe* are mostly more or less cylindrical and often slightly constricted above the ovary. Photo: A. W. Klopper.
Abb. 4: Die Blüten der Gattung *Aloe* sind meist mehr oder weniger zylindrisch und oft oberhalb des Ovariums leicht verengt.

which occur in at least one of its species, while *Lomatophyllum* exhibits a unique generic apomorphy (baccate fruit). *Astroloba*, *Chortolirion* and *Haworthia* are the most derived genera, while *Gasteria* and *Poellnitzia* are in an intermediate position (SMITH & VAN WYK 1991). *Poellnitzia* is characterised by the tips of the perianth segments that are connivent, a unique generic apomorphy. Generic apomorphies for *Gasteria* are pedicels that are pendulous at anthesis, a perianth that is curved upwards and that are basally gasteriform. The three most derived genera (*Astroloba*, *Chortolirion* and *Haworthia*) all have green-white flowers that

are slanted upwards and that produce nectar sugars with a higher percentage of glucose than fructose. *Astroloba* has a unique apomorphy in the form of a perianth with inflated tissue that are present in at least one of its species, while *Chortolirion* and *Haworthia* both have bilabiate flowers. Unique apomorphies that are present in at least some *Haworthia* species are retuse leaf tips, window leaves and a perianth that is curved downwards. *Chortolirion* exhibits the unique generic apomorphy of an acuminate capsule and reversals in two other characters from a caulescent to an acaulescent habit and has no tubercles on its leaves (SMITH & VAN WYK 1991).

Gasteria, with three distinct apomorphies, and *Chortolirion*, *Lomatophyllum* and *Poellnitzia*, with one distinct apomorphy each, are fairly well-defined. However, the last three genera especially are notoriously complicated and the subjects of taxonomic controversy. *Chortolirion* has been included in *Haworthia*, *Lomatophyllum* in *Aloe* and *Poellnitzia* in *Astroloba*. The monophyly of *Haworthia* s. str. and *Aloe* have not yet been convincingly demonstrated, but on the other hand the recognition of paraphyletic taxa may reflect evolution more faithfully. If *Astroloba* and *Chortolirion* are included in *Haworthia*, the genus would have at least two apomorphies, namely bilabiate flowers and nectar sugars with a higher percentage of glucose than fructose. However, this reversal to a more Duvalian classification for Alooideae, where only three supergenera (*Aloe*, *Gasteria* and *Haworthia*) are recognised, would be inconsistent with the above-mentioned results of the cladistic study of the subfamily by SMITH & VAN WYK (1991).

Molecular evidence

Molecular phylogenetic studies have become increasingly popular over the last few years. It is an immensely useful tool to help resolve relationships among and within taxa on various levels. Molecular evidence is, however, just one more tool in the armoury of scientists studying the evolutionary relationships of organisms. It should ideally not be used in isolation, but always combined with existing knowledge on the morphology, anatomy, cytology, etc. of the group in question. Moreover, phylogenies based on a limited number of genes or sequence areas should always be treated as tentative. Errors of interpretation are easily made by workers who are using DNA sequence data uncritically without being aware of the additional complications of the genes they have chosen to sequence. Another error commonly made is to propose sweeping taxo-

nomic and classification changes based on the DNA data of a limited sampling of a group. The addition of DNA data from more species can all of a sudden clarify the true relationships in a group. Thus a hastily drawn up classification based on DNA sequence data of an incomplete taxon sampling can give an incorrect classification which might have to be corrected once all of the outstanding species are collected, their DNA data determined and the relationships in the group reassessed.

Molecular analyses (CHASE & al. 2000) have shown that the Asphodelaceae is indeed a monophyletic group as has previously been concluded from other evidence (DAHLGREN & al. 1985, SMITH & VAN WYK 1998). Furthermore, the suggested monophyly of Alooideae and paraphyly of Asphodeloideae have also been supported (CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). On a molecular level, the family is quite distinct from other asparagoid lilies, especially Anthericaceae s. str., to which it was previously believed to be closely related. The closest relatives to Asphodelaceae are now believed to be Hemerocallidaceae (including Phormiaceae) and Xanthorrhoeaceae (CHASE & al. 2000). Molecular evidence and a strong adherence to the philosophies of the phylogenetic school of classification, probably coupled with the fact that it is difficult to find diagnostic characters to delimit the family (SMITH & VAN WYK 1998), has led to a proposal that Asphodelaceae and Hemerocallidaceae be included in the Xanthorrhoeaceae (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 2003). However, Xanthorrhoeaceae s. l. similarly would seem to lack obvious morphological synapomorphies (DEVEY & al. 2006), but these may well emerge as more data on the groups becomes available.

Studies on molecular level do not only provide evidence for the relationship of Asphodelaceae to other asparagoid families, but also shed light on intrafamilial relationships. The separation of *Jodrellia* from *Bulbine* was originally based on differences in flower morphology (BAIJNATH 1976). Some recent molecular studies have confirmed the segregation of these two genera (CHASE & al. 2000), while others have suggested the two genera to be synonymous (DEVEY & al. 2006). SMITH & VAN WYK (1998) proposed the following informal generic groupings within Asphodelaceae based on non-molecular evidence: 1) Trachyandra group (*Trachyandra*), 2) Asphodelus group (*Asphodelus* and *Asphodeline*), 3) Eremurus group (*Eremurus*), 4) Bulbine group (*Bulbine*, *Bulbinella* and *Jodrellia*), 5) Kniphofia group (*Kniphofia*) and 6) Aloe group (*Aloe*, *Astroloba*, *Chortolirion*, *Gasteria* and *Haworthia*). These groupings were also evident from molecular studies (CHASE & al. 2000).

Molecular analyses (TREUTLEIN & al. 2003a, DEVEY & al. 2006) have further shown that *Asphodeline* and *Asphodelus* form a strongly supported monophyletic group that is sister to all other genera of Asphodelaceae. The genera *Bulbinella*, *Trachyandra*, *Kniphofia* and *Eremurus* show different placements with different analyses and their interrelationships can thus not be resolved unambiguously (TREUTLEIN & al. 2003a). These four genera tend to form two poorly supported clades consisting of *Eremurus* and *Trachyandra* as sister to *Bulbinella* and *Kniphofia*. *Bulbine* and *Jodrellia* form a moderately supported clade that appears to be immediately ancestral to a strongly supported Alooideae clade (DEVEY & al. 2006). A molecular study of *Bulbine* (DEVEY & al. 2006) revealed that, relative to the two *Aloe* outgroups used, the genus is not monophyletic. It does form a strongly supported clade together with *Jodrellia*. Within this *Bulbine/Jodrellia* clade there are two strongly supported subclades corresponding to the two subgenera *Bulbine* and *Tuberosa*. The *Bulbine* subgenus *Tuberosa* clade contains *Jodrellia* as sister to a strongly supported clade containing two subclades. The *Bulbine* subgenus *Bulbine* clade contains a moderately supported Australian group as sister to a very strongly supported African group (DEVEY & al. 2006). There is a very low level of sequence divergence in the Australian group, suggesting that the group is monophyletic and only arrived in Australia fairly recently (DEVEY & al. 2006), as opposed to the earlier hypothesis of a Gondwana origin (BAIJNATH 1977). *Bulbine* most probably arrived in Australia via a long-range dispersal. At some stage, either before or after the dispersal, there was a change in ploidy, since all Australian members are thought to be autopolyploid, while all African *Bulbine* are diploid (DEVEY & al. 2006).

The molecular analyses of TREUTLEIN & al. (2003a) focussed mainly on the phylogenetic relationships of subfamily Alooideae. Based on evidence from a limited number of genes, they found several unconventional groupings in the subfamily that were quite stable and emerged regardless of the method of phylogenetic construction used. The genus *Aloe* emerged as polyphyletic and members of this genus segregate into several clades in the reconstructed phylogenetic trees. The tree aloes (*Aloe* sections *Aloidendron* Baker and *Dracoaloe* Baker) form the earliest branching sister group of the alooids and branched off much earlier than originally suspected (TREUTLEIN & al. 2003a). The tree aloes have also been shown to be a distinct group based on chemical characters (VILJOEN 1999). It has previously been suggested that the climbing aloes (*Aloe*

Tab. 3: Summary of taxonomic treatments of genera illustrating changes in family concepts in the Asphodelaceae during the past three decades
Tab. 3: Zusammenfassung der taxonomischen Behandlung von Gattungen, die Änderungen in Familienkonzepten der Asphodelaceae während der vergangenen drei Jahrzehnte darstellend

	CRONQUIST (1981)	DAHLGREN & CLIFFORD (1982)	DAHLGREN & al. (1985)	BRUMMITT (1992)	SMITH & VAN WYK (1998)	GOVAERTS (2007)
Family/Familie	Liliaceae	Asphodelaceae	Asphodelaceae	Asphodelaceae	Asphodelaceae	Xanthorrhoeaceae
Infrafamilial classification/ innerfamiliäre Klassifikation	–	subfam. Asphodeloideae	subfam. Asphodeloideae	–	subfam. Asphodeloideae	–
Genera upheld/ beibehaltene Gattungen	Asphodeloid genera currently in Asphodeloideae along with several other genera/ Asphodeloide Gattungen aktuell in den Asphodeloideae zusammen mit mehreren anderen Gattungen	<i>Aloe</i> <i>Alectorurus</i> <i>Apicra</i> (= <i>Astroloba</i>) <i>Asphodeline</i> <i>Asphodelus</i> <i>Bulbine</i> <i>Bulbinella</i> <i>Bulbinopsis</i> <i>Chamaealoe</i> <i>Chortolirion</i> <i>Eremurus</i> <i>Gasteria</i> <i>Glyphosperma</i> <i>Haworthia</i> <i>Kniphofia</i> <i>Lomatophyllum</i> <i>Trachyandra</i> <i>Verinea</i>	<i>Asphodeline</i> <i>Asphodelus</i> <i>Bulbine</i> <i>Bulbinella</i> <i>Eremurus</i> <i>Jodrellia</i> <i>Kniphofia</i> <i>Simethis</i> <i>Trachyandra</i>	<i>Asphodeline</i> <i>Asphodelus</i> <i>Bulbine</i> <i>Bulbinella</i> <i>Eremurus</i> <i>Hemiphylacus</i> <i>Jodrellia</i> <i>Kniphofia</i> <i>Paradisea</i> <i>Simethis</i> <i>Trachyandra</i>	<i>Asphodeline</i> <i>Asphodelus</i> <i>Bulbine</i> <i>Bulbinella</i> <i>Eremurus</i> <i>Jodrellia</i> <i>Kniphofia</i> <i>Trachyandra</i>	<i>Agrostocrinum</i> <i>Aloe</i> <i>Asphodeline</i> <i>Asphodelus</i> <i>Astroloba</i> <i>Bulbine</i> <i>Bulbinella</i> <i>Caesia</i> <i>Chortolirion</i> <i>Dianella</i> <i>Eccremis</i> <i>Eremurus</i> <i>Gasteria</i> <i>Haworthia</i> <i>Hemerocallis</i> <i>Hemiphylacus</i> <i>Jodrellia</i> <i>Johnsonia</i> <i>Kniphofia</i>
Family/Familie	Aloaceae	Asphodelaceae	Asphodelaceae	Aloaceae	Asphodelaceae	<i>Pasiþea</i>
Infrafamilial classification/ innerfamiliäre Klassifikation	–	Subfam. Astelioideae & Anthericoideae	Subfam. Alooideae	–	Subfam. Alooideae	<i>Phormium</i> <i>Simethis</i> <i>Stawellia</i> <i>Stypandra</i>
Genera upheld/ beibehaltene Gattungen	<i>Aloe</i> <i>Gasteria</i> <i>Haworthia</i> <i>Lomatophyllum</i>	Total of 34 genera/ insgesamt 34 Gattungen	<i>Aloe</i> <i>Astroloba</i> <i>Chamaealoe</i> <i>Gasteria</i> <i>Haworthia</i> <i>Lomatophyllum</i> <i>Poellnitzia</i>	<i>Aloe</i> <i>Gasteria</i> <i>Haworthia</i> <i>Lomatophyllum</i> <i>Poellnitzia</i>	<i>Aloe</i> <i>Astroloba</i> <i>Chortolirion</i> <i>Gasteria</i> <i>Haworthia</i> <i>Lomatophyllum</i> <i>Poellnitzia</i>	<i>Thelionema</i> <i>Trachyandra</i> <i>Tricoryne</i> <i>Xanthorrhoea</i>

series *Macrifoliae* Haworth) represent an ancient, weakly succulent lineage inhabiting forest margins, from which other aloes have evolved during the aridification of the African continent. This is supported by the findings of TREUTLEIN & al. (2003a) with the hexaploid climber *Aloe ciliaris* Haworth positioned at the base of the tree.

Aloe aristata Haworth clusters with *Haworthia kewensis* Poellnitz and several species of *Astroloba*. This dwarf aloe is also linked to these taxa by vegetative morphological and chemical characters. The morphology of *Aloe aristata* is strongly reminiscent of *Haworthia* and its root metabolites are similar to those found in *Haworthia* and *Astroloba* (TREUTLEIN & al.

2003a). Unfortunately *Aloe variegata* Linné (*Aloe* sect. *Serrulatae* Salm-Dyck) was not included in the analyses of TREUTLEIN & al. (2003a). Since this species exhibits a root chemistry and general morphology that is very similar to that of *Gasteria*, it would be informative to include members of this section to see where it is recovered in the phylogenetic tree. The genus *Gasteria* has several morphological and chemical autapomorphies and the monophyly of this genus was supported by morphological analyses (TREUTLEIN & al. 2003a).

Aloe glauca Miller and *A. lineata* (Aiton) Haworth belong to the *A.* section *Rhodacanthae* Salm-Dyck. The members of this section exude the flavonone naringenin and the dihydro-

flavonoid dihydroisorhamnetin from the leaves, instead of the usual anthrone-C-glycosides. It is therefore significant that these two taxa clustered together in the phylogenetic tree (TREUTLEIN & al. 2003a). Other clusters that emerged in the genus *Aloe* were the *Lomatophyllum*-group (berried aloes), the taxa from northeastern Africa and Arabia and the Malagasy aloes. Closely allied and sister to these groups are the coral aloes (*Aloe striata* Haworth and related species in *A.* sect. *Paniculatae* Salm-Dyck ex Kunth). Sister to the assemblage that includes the coral, berried, northeast African and Arabian and Malagasy aloes is a cluster containing *Chortolirion angolense* (Baker) A. Berger and the grass aloes

(*Aloe* sect. *Leptaloe*). *Chortolirion* is morphologically similar to the grass aloes, but its flower morphology clearly resembles that of *Haworthia* (TREUTLEIN & al. 2003a).

As with *Aloe*, the genus *Haworthia* also appears to be polyphyletic. It consists of a strongly monophyletic group and polyphyletic group that is intermixed with other alooid taxa. A homogeneous group of species from *Haworthia* subgenus *Haworthia* forms a monophyletic group that is sister to the rest of the Alooideae. (TREUTLEIN & al. 2003a, b). The subgeneric division of *Haworthia* is mainly based on flower morphology and *H.* subgenus *Haworthia* is the largest of the three subgenera within the genus (BAYER 1999). The other members of *Haworthia*, which was included in the study, cluster in a more heterogeneous, polyphyletic group that also includes members of *Gasteria*, *Aloe aristata* and *Poellnitzia* (now included in *Astroloba*). The *Haworthia* species in this clade all belong to *H.* subgenus *Hexangulares* Uitewaal ex M. B. Bayer, except for *H. geraldii* C. L. Scott and *H. gracilis* var. *tenera* (Poellnitz) M. B. Bayer, members of the typical subgenus. Therefore the morphological classification of *H.* subgenus *Hexangulares* is generally supported by molecular evidence. These results reveal a close relationship between *Astroloba* and members of *Haworthia* subgenera *Hexangulares* and *Robustipedunculares* (TREUTLEIN & al. 2003a, b). It further shows that the taxonomy of the genus *Haworthia* needs to be revisited. The genus could possibly be split into separate genera or treated as various subgenera in a broadened generic concept of the genus *Aloe*. However, more complete examination of more genes and of all haworthioid taxa is needed before such drastic taxonomic changes can be considered (TREUTLEIN & al. 2003b).

The baseline conclusion of all these molecular studies on the family Asphodelaceae is that the current classification system of the subfamily Alooideae is not congruent with the phylogenetic relationships revealed by the albeit limited molecular evidence. This is very evident when comparing a phylogeny from the interpretation of morphological evidence with one from molecular data (Fig. 9). The only genus that emerges as a clearly monophyletic group in both phylogenies is *Gasteria*. However, many species have not yet been sequenced and analysed, resulting that the final placement of all taxa cannot be determined. It is, therefore, premature to make major changes to the classification of the subfamily based on the scanty molecular evidence currently available. One should also bear in mind that the phylogeny of Alooideae is most likely reticulate and that it may not be possible to achieve

a simple dichotomous phylogenetic tree for the subfamily. Molecular studies have also shown partial congruence between the phylogenetic patterns revealed by morphological and chemical characters and genetic patterns. For a more robust resolution of phylogenetic patterns, a complete sampling of all succulent Asphodelaceae is required and more sequence regions need to be added to the molecular analyses (CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a).

Relationship of Asphodelaceae with other families of Asparagales

Asphodelaceae are part of the order Asparagales, a large and diverse, monophyletic order comprising around 50% of monocotyledons (PIRES & al. 2006). Molecular studies have shown that some of Dahlgren's asparagoid families were polyphyletic and therefore, to make the order Asparagales monophyletic, it was circumscribed to include a number of small families that was previously excluded (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 1998).

Many of the phylogenetic and taxonomic problems with Asphodelaceae is due to the fact that the family is not characterised by a distinct set of unique characters, but rather by a combination of characters, most of which also occur in other asparagoid families. Because many of these characters are widely shared amongst various families, some authors believe that none of them in isolation or possibly not even in combination are sufficient to distinguish Asphodelaceae from other Asparagales families (CHASE & al. 2000).

Many members of Asphodelaceae exhibit a bimodal karyotype, but this character is also found in other families in the Asparagales, for instance Agavaceae, Asparagaceae and Hyacinthaceae (CHASE & al. 2000). Bimodal karyotypes are thought to have evolved more than once, even within a single family (PIRES & al. 2006). Furthermore, some taxa have a more graduated series of chromosomes and not a clear bimodal karyotype. An example here would be *Bulbine semibarbata* that have ten larger pairs of chromosomes that are graded in size and three smaller pairs. It is thought that the bimodal karyotype has evolved independently a number of times in the Asparagales and that it can therefore not be seen as a single distinguishable character for any of the families in which it occurs (CHASE & al. 2000).

Asphodelaceae also shares a number of its chemical characters with other families in Asparagales. Although anthraquinones have been reported to be generally present in Asphode-

laceae, this group of compounds is apparently absent in some of the genera (*Aloe*, *Astroloba*, *Asphodeline*, *Asphodelus* and *Bulbine*). Anthraquinones is, however, also present in the closely related Hemerocallidaceae and Xanthorrhoeaceae s. str. (CHASE & al. 2000, PIRES & al. 2006). The presence of anthraquinones (excluding a possible parallel development) is thus considered to be a synapomorphy for the clade containing the Xanthorrhoeaceae s. l. (PIRES & al. 2006). Steroidal saponins is absent from all other lower asparagoid families and is possibly a plesiomorphic character (CHASE & al. 2000).

Some, but not all members of Asphodelaceae exhibit secondary growth by means of a secondary thickening meristem. This character is also found in members of Agavaceae, Convolvulariaceae, Iridaceae, Laxmanniaceae and Xanthorrhoeaceae s. str. Amongst the monocotyledons, this character is confined to Asparagales, but it is thought to have evolved independently in most of these families. All members of Alooideae exhibit sympodial growth where the terminal inflorescence is pushed into a pseudo-lateral position. In Asphodeloideae only the genus *Bulbine* clearly exhibit this pseudo-lateral type of inflorescence. All other genera of this subfamily are sympodial and the growth simply represents a shift of the origin of the next sympodium from the base to the apex of the previous sympodium. This character has not yet been reported outside of Asphodelaceae, but it is very likely present in arborescent genera of the Agavaceae and Laxmanniaceae. Like most monocotyledons, almost all asparagoid lilies are sympodial and the pseudo-lateral position of inflorescences is probably a prerequisite for becoming arborescent (CHASE & al. 2000).

Asphodelaceae shows simultaneous microsporogenesis, thought to be a synapomorphy for Asparagales. The closely related Hemerocallidaceae also displays simultaneous microsporogenesis, while Xanthorrhoeaceae s. str. exhibits successive microsporogenesis (RUDALL & al. 1997, PIRES & al. 2006), which is thought to be a reversal in the latter family to the plesiomorphic state. There is an association in Asparagales with simultaneous microsporogenesis and trichotomosulcate pollen. All taxa examined with trichotomosulcate pollen have simultaneous microsporogenesis. However, certain taxa with simultaneous microsporogenesis have sulcate pollen grains, for instance the members of Asphodelaceae (RUDALL & al. 1997).

There is also a combination of seed characters that may be useful in distinguishing the Asphodelaceae. Seeds in Asphodelaceae have an aril, endosperm that contains lipids and aleu-

ron rather than starch and the embryo is three quarters the length of the endosperm. Arillate seed is also present in Johnsoniaceae and Hemerocallidaceae, but the combination of the three characters have not been reported in any other family. Therefore, these three characters in combination may be useful to delimit Asphodelaceae. However, thorough investigation of these characters is needed and apart from the aril, none of these characters are useful for field identification (CHASE & al. 2000). In recent molecular phylogenetic reconstructions (PIRES & al. 2006), the Xanthorrhoeaceae s.l. (sensu ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 2003) clade is very strongly supported and sister to an Alliaceae-Asparagaceae clade. The Xanthorrhoeaceae s.l. clade is made up of three clades that correspond to the three previously recognised families, namely Asphodelaceae, Hemerocallidaceae and Xanthorrhoeaceae s.str., with the Asphodelaceae clade being sister to the other two (DEVEY & al. 2006, PIRES & al. 2006). The problem of a lack of distinguishable field characters is not only confined to Asphodelaceae. Many other asparagoid families are also morphologically very similar and difficult to recognize on the basis of a few unique characters. If these families were to be lumped into a single family in order to maintain monophyly, then other readily distinguishable groups, such as Orchidaceae, Xanthorrhoeaceae s.l., Iridaceae and Tecophileaceae, will also have to be included in this single large monophyletic family (CHASE & al. 2000). If separate families are to be maintained, then they will remain without easily observed distinguishable characters, but this may merely be a reflection of incomplete knowledge. Many authors prefer the narrower circumscription of families (CHASE & al. 2000), while others will certainly opt for simple monophyly and prefer to lump these in a single large family. The latter view has been proposed to some extent by the ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (2003), but it is doubtful whether any practical advantages would be gained by such an extreme lumping's approach.

Conclusions

Asphodeloideae are much more divergent and heterogeneous than Alooideae. Further-

more, the monophyly of most Alooideae genera have not yet been confirmed: early indications are that *Aloe* and *Haworthia* may well be polyphyletic (TREUTLEIN & al. 2003a). For these reasons some proponents of the phylogenetic school of classification could argue for Alooideae to be recognised not as a subfamily, but rather as a single genus (CHASE & al. 2000). Such an extreme lumping's approach would, however, be vehemently opposed by followers of the more traditional evolutionary school of classification. Alooideae are considered to be monophyletic based on the distinctive karyotype and characteristic leaf morphology. Some species of *Bulbine* have similar karyotypes and leaf morphology, but is excluded from Alooideae on the basis of its non-tubular, usually uniformly yellow flowers with free tepals and without nectar. The similarities between *Bulbine* and Alooideae are considered to be non-homologous (SMITH & VAN WYK 1991). *Kniphofia* more closely resembles Alooideae in terms of flower morphology and the tubular flowers with fused perianth segments have been considered sufficient evidence to use *Kniphofia* as an outgroup for Alooideae in phylogenetic studies. *Kniphofia* is separated from Alooideae on the basis that leaf succulence is virtually absent, the leaf outline is V-shaped (not crescent-shaped or cymbiform), the anatomy of the leaves differ [caps of well-defined fibres at both the xylem and phloem poles, and not a cap of thin-walled parenchyma (aloin) cells at the phloem pole] and the basic chromosome number is $x = 6$ (not $x = 7$) (SMITH & VAN WYK 1991).

Relationships among genera in Asphodelaceae, and especially in Alooideae, are still poorly resolved. Therefore the current taxonomic system does not necessarily reflect phylogenetic affinities and relationships amongst the succulent genera of the family. Furthermore, limited molecular data have indicated that a re-evaluation of long-established taxonomic concepts is needed (CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). A morphological cladistic analysis of Alooideae by SMITH & VAN WYK (1991) concluded that the inclusion of *Lomatophyllum* in *Aloe*, and the inclusion of *Chortolirion* and *Astroloba* in *Haworthia* can be justified on the bases of holophyly. They concluded that *Poellnitzia*, however, is a distinct taxon. *Poellnitzia* was later included in

Astroloba by MANNING & SMITH (2000) based on the fact that the differences in flower morphology are due to an adaptation to a specialised pollination syndrome and that characters other than molecular data is not sufficient grounds for recognising a separate genus, an approach reflective of the phylogenetic school. There are nevertheless major weaknesses in the present classification system, especially since *Aloe* and *Haworthia* may not be monophyletic and these should be addressed in future studies (SMITH & VAN WYK 1991, CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Before taxonomic concepts can be re-evaluated successfully more taxa and more evidence need to be included in phylogenetic analyses. Therefore, SMITH & VAN WYK (1991) and TREUTLEIN & al. (2003a) suggested that current generic concepts in Alooideae be retained until more detailed taxonomic revisions of the genera become available.

Several forms of taxonomic and/or phylogenetic evidence have already been studied by various authors, but not all of them have contributed equally to advance our understanding of the relationships within Asphodelaceae. The study of cryptic characters in the family has, for instance, complicated classification efforts rather than providing clarity on relationships (SMITH & al. 2001). On the other hand, evidence from chemical characters did provide new insights about intra- & inter-family relationships. Comparative chemistry showed strong evidence of reticulation, suggesting that hybridization may have played an important role in the evolution of the group (VILJOEN 1999). Species of most of the alooid genera still interbreed relatively easily. The large number of inter- and intrageneric hybrids that occur in the subfamily is an indication that they are very closely related, at least cytogenetically (SMITH & VAN WYK 1998, SMITH & STEYN 2004). Barriers to hybridization can evolve rapidly, even in closely related groups, and thus the lack of such barriers remains one of the most important points of evidence for phylogeny (SMITH & STEYN 2004).

Phylogenetische Verwandtschaften in der Familie Asphodelaceae (Asparagales)

Einleitung

Die Asphodelaceae sind eine petaloide monokotyle Familie in der Ordnung Asparagales und umfassen etwa 13 Gattungen und \pm 800 Arten. Die Familie ist vorwiegend in trockenen und mäßig feuchten Regionen der temperaten, subtropischen und tropischen Zonen der Alten Welt verbreitet und hat ihr Diversitätszentrum im südlichen Afrika (SMITH & VAN WYK 1998). Asphodelaceae haben keine sichtlichen morphologischen Synapomorphien, sind aber von anderen lilioiden Monokotylen durch folgende Merkmalskombination unterschieden: eine generelle Präsenz von Anthraquinonen, die Präsenz von Chrysofenolen in den Wurzeln, ein generelles Fehlen von steroidal Saponinen, Präsenz von parenchymatischen (oft sekretorischen) Zellen in der an das Phloem angrenzenden inneren Bündelscheide, gleichzeitige Mikrosporogenese, vorherrschende hemitrope Samenanlagen und das Vorhandensein eines Anhangs (Arillus) an den Samen (SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000, STEVENS 2001 f.). Die Präsenz der hemitropen Samenanlagen und die von einem Arillus umhüllten Samen wurden auch als Beleg für die Monophylie der Familie Asphodelaceae angesehen (DAHLGREN & al. 1985, SMITH & VAN WYK 1998, STEYN & SMITH 2001, TREUTLEIN & al. 2003a).

Die Familie Asphodelaceae wird auf vegetativen und reproduktiven Merkmalen basierend in zwei Unterfamilien unterteilt: Asphodeloideae und Aloioideae. Diese werden von einigen Autoren (BRUMMITT 1992) auch als eigene Familien (Asphodelaceae s. str. und Aloaceae) angesehen. Die Unterfamilie Asphodeloideae umfasst acht Gattungen: *Asphodeline* Reichenbach, *Asphodelus* Linné, *Bulbine* Wolf, *Bulbinella* Kunth, *Eremurus* Marschall von Bieberstein, *Jodrellia* Baijnath, *Kniphofia* Moench und *Trachyandra* Kunth. Die Mitglieder der Unterfamilie sind weltweit verbreitet und können in Asien, Europa sowie dem südlichen und tropischen Afrika gefunden werden. Ausnahmen sind *Bulbine* (\pm 73 Arten) und *Bulbinella* (\pm 22 Arten), die ihre Diversitätszentren im südlichen Afrika, aber auch disjunkte Ausreißer in Australien bzw. Neuseeland haben. *Bulbine* hat auch einige wenige, in das tropische Afrika ausstrahlende Arten. Die Verbreitung von *Asphodeline* (\pm 12 Arten) und *Asphodelus* (\pm 14 Arten) reicht vom Mittelmeergebiet bis in das westliche Asien.

Eremurus (\pm 40 Arten) ist auf die Steppen der Hochebenen in Mittelasien beschränkt. Die drei Arten von *Jodrellia* kommen im tropischen und subtropischen südlichen, zentralen östlichen Afrika vor. *Kniphofia* umfasst etwa 70 Arten, die meist in Afrika zu finden sind, eine in Madagaskar und eine im südlichen Arabien. Diese Gattung hat ein Verbreitungsgebiet, das dem von *Aloe* sehr ähnelt, bevorzugt aber im Allgemeinen feuchtere Habitate und kommt vorwiegend entlang von Gebirgszügen vor. *Trachyandra* hat ihr Diversitätszentrum ebenfalls im südlichen Afrika, wo die meisten der \pm 50 Arten vorkommen; nur wenige strahlen in das tropische Afrika aus (SMITH & VAN WYK 1998). Die Unterfamilie ist extreme variable und einige Mitglieder zeigen eine hohe morphologische Ähnlichkeit mit bestimmten Elementen der Anthericaceae. In der Tat wurde *Trachyandra* manchmal als Untergattung von *Anthericum* Linné (Anthericaceae) behandelt (z. B. BAKER 1876). Jedoch ist die Mikrosporogenese bei allen Anthericaceae sukzessiv (die Zellteilung erfolgt vor der zweiten meiotischen Teilung), das ist auch der häufigste bei den Monokotyledonen gefundene Typ, während eins der Merkmale, das die Asphodelaceae definiert, die simultane Mikrosporogenese ist (die zweite Reifeteilung folgt unmittelbar nach der ersten, die Zellteilung findet anschließend statt). Die simultane Mikrosporogenese wird als Apomorphie der "asparagoids" angesehen (RUDALL & al. 1997). Basierend auf der oben erwähnten morphologischen Ähnlichkeit sowie der Möglichkeit, dass die Asphodeloideae zu anderen Familien mit simultaner Mikrosporogenese näher verwandt sind, als auch dem generellen Fehlen von überzeugenden morphologischen und chemischen Synapomorphien wird diese Unterfamilie allgemein als para- oder sogar polyphyletisch angesehen (DAHLGREN & al. 1985, SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000). Die meisten Arten dieser Unterfamilie sind nicht sukkulent, eindeutig eine Ausnahme bilden die Gattung *Bulbine* (Abb. 1a), einige Arten von *Trachyandra* (Abb. 1b) sowie *Kniphofia typhoides* Codd (BAIJNATH 1977, OBERMEYER 1962, SMITH & VAN WYK 1998, CODD 2005). Die Unterfamilie Aloioideae hat auf Art- und Gattungsrang ein ausgeprägtes Diversitätszentrum im südlichen Afrika, mit Ausreißern auf der Arabischen Halbinsel, Madagaskar und den Maskarenen (SMITH & VAN WYK 1998, TREUTLEIN & al. 2003a). Diese Unterfamilie

besteht aus fünf Gattungen: *Aloe* Linné, *Astroloba* Uitewaal, *Chortolirion* A. Berger, *Gasteria* Duval und *Haworthia* Duval (Abb. 1c–f). Zwei andere Gattungen werden auch manchmal anerkannt, nämlich *Lomatophyllum* Willdenow und *Poellnitzia* Uitewaal. Bekannt als die beerenfürchtigen Aloen, umfasst *Lomatophyllum* etwa 14 Arten aus Madagaskar und einige von den Maskarenen; sie ist hier in die Gattung *Aloe* eingeschlossen (ROWLEY 1996). Die monotypische Gattung *Poellnitzia*, beschränkt auf die südafrikanische Provinz Western Cape, ist hier in *Astroloba* eingeschlossen (MANNING & SMITH 2000). *Aloe* ist mit etwa 530 Arten die bei weitem größte Gattung in den Asphodelaceae (Abb. 2). Sie hat Diversitätszentren im südlichen Afrika und Madagaskar, und ist weit verbreitet in Afrika, Arabien, Sokotra und auf bestimmten Inseln des Indischen Ozeans vor der Ostküste Afrikas. Die sieben Arten von *Astroloba* kommen in den südafrikanischen Provinzen Eastern und Western Cape vor. Die monotypische Gattung *Chortolirion* ist im Sommerregengebiet des südlichen Afrikas weit verbreitet und erreicht gerade noch das Winterregengebiet im südlichen Namibia. *Gasteria*, mit \pm 23 Arten und elf Varietäten, ist beschränkt auf das südliche Afrika, wo sie hauptsächlich in den südafrikanischen Provinzen Eastern und Western Cape vorkommt. *Haworthia* (\pm 70 Arten) ist in Südafrika weit verbreitet und reicht bis nach Swasiland und Namibia (SMITH & VAN WYK 1998). Die Vertreter dieser Unterfamilie sind meist rosettenbildende Blattsukkulente (TREUTLEIN & al. 2003a). Die Aloioideae werden aufgrund morphologischer, chemischer und molekularer Belege als monophyletisch angesehen (SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Die Mitglieder dieser Unterfamilie teilen verschiedene Apomorphien: einheitlich hemitrope Samenanlagen, einen deutlich bimodalen Karyotyp, bestehend aus vier langen und drei kurzen Chromosomen, den Besitz von parenchymatischen, kappenartigen inneren Leitbündelscheiden an den Phloem-Polen und das Vorhandensein von Anthron-C-Glykosiden in den Blättern und 1-Methyl-8-Hydroxyanthrachinone in den Wurzeln. Dazu kann die gleichmäßige Blattsukkulenz und das weit verbreitete Vorkommen sekundären Wachstums über ein sich sekundär verdickendes Meristem ergänzt werden, obwohl nicht alle Vertreter der Unterfamilie letztgenanntes



Fig. 5: Flowers of some species of *Bulbine* show a tendency towards zygomorphy. Note the bearded filaments which is a distinguishing character for the genus. Photo: A. W. Klopper. Abb. 5: Die Blüten einiger *Bulbine*-Arten zeigen eine Tendenz zur Zygomorphie. Siehe die bärtigen Staubfäden, die ein unterscheidendes Merkmal für die Gattung sind.

Merkmal zeigen (SMITH & VAN WYK 1998, CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Dieser Beitrag fasst das gegenwärtige Wissen zur Phylogenie der Familie Asphodelaceae zusammen. Die meisten phylogenetischen Arbeiten haben sich bisher mit der Unterfamilie Alooideae beschäftigt. Daher, und auch weil nur wenige Vertreter der Unterfamilie Asphodeloideae sukkulent sind, während die Unterfamilie Alooideae völlig aus Sukkulenten besteht, wird sich dieser Beitrag im Folgenden mehr auf die Phylogenie der Alooideae konzentrieren. Jedoch wird erwähnt werden, wo bemerkenswerte Daten zu phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen von Elementen der Asphodeloideae vorliegen. Auch wird, zum ersten Mal, eine auf der gesamten Morphologie basierende Phylogenie der Alooideae mit einer auf molekularen Daten beruhenden Phylogenie für die Unterfamilie verglichen.

Wechselnde Familien-Konzepte

Es ist normal für Familien- und Gattungskonzepte, dass sie geändert werden, sobald neue taxonomische Erkenntnisse verfügbar oder sobald neue Techniken für die Ergründung

der Verwandtschaftsbeziehungen entwickelt werden. Daher wandelte sich der Ansatz zur Klassifikation der Pflanzen von den anfänglichen künstlichen, auf wenigen Merkmalen aufbauenden Systemen über auf Formverwandtschaften basierenden natürlicheren Systemen hin zu den gegenwärtigen Systemen, die vorwiegend auf der Phylogenie beruhen. Gleichmaßen änderten sich die Sippenabgrenzung und -anordnung in den Asphodelaceae mit dem Aufkommen neuer botanischer Denkrichtungen. Die im frühen 19. Jahrhundert erfolgten Versuche, die natürlichen Verwandtschaften innerhalb der Pflanzen darzustellen, resultierten in der starken Zunahme von Gattungsnamen, wie deutlich in Tab. 1 & 2 zu erkennen ist (SMITH & STEYN 2004).

Die Vertreter der Asphodelaceae wurden von LINNAEUS (1753) in die Klasse Hexandria, Ordnung Monogynia, gestellt und im Weiteren in die breit definierte Familie Liliaceae eingeschlossen, ein Konzept, dem die meisten Autoren über viele Jahrzehnte weitgehend folgten (z. B. BAKER 1880). August J. G. C. BATSCH (1802) trennte jedoch schon 1802 die aloiden Pflanzen in die Alooideae ab, was aber für über 180 Jahre allgemein nicht anerkannt wurde. Ab den 1950er Jahren erfuhren die Liliaceae s. l. bezüglich der infrafamiliären Taxa deutliche Neubewertungen (SMITH & STEYN 2004). Die populärste und am weitesten akzeptierte Familienklassifikation für die aloiden Pflanzen während des späten 19. und der meisten Zeit des 20. Jahrhunderts war die Einordnung als Tribus Aloineae in die Liliaceae (HUTCHINSON 1959). Andere Vertreter der heutigen Asphodelaceae wurden in die Tribus Asphodeleae gestellt, während *Kniphofia* (und das Synonym *Notosceptrum* Benthams) in die Tribus Kniphofieae abgetrennt wurde. Diese Tribus schloss auch die australische Gattung *Blandfordia* Smith (Blandfordiaceae) ein (HUTCHINSON 1959).

CRONQUIST (1981) befürwortete wieder den Gebrauch des Namens „Aloaceae“ für viele aloide Gattungen und seitdem wurde dieser Familienname weithin angewendet. Es gab jedoch eine Konfusion bezüglich der korrekten Schreibweise: Aloaceae versus Alooaceae. Letztere wird nun als korrekte Schreibung des Namens angesehen (SMITH 1993). CRONQUIST (1981) schloss die folgenden Gattungen in die Aloaceae ein: *Aloe* (incl. *Aloinella* Lemaire non Cardot, *Chamaealoe* A. Berger, *Guilluminia* Bertrand und *Leptaloe* Stapf), *Gasteria*, *Haworthia* (incl. *Astroloba*, *Chortolirion* und *Poellnitzia*), *Lomatophyllum*, als auch *Kniphofia* (incl. *Notosceptrum*). Er behielt fast alle anderen Gattungen der Asphodeloideae in einer weit definierten Familie Liliaceae, erkannte aber, dass *Bulbine* im Aspekt teilweise den Aloaceae ähnelte. *Kniphofia* war ein unsi-



Fig. 6: The bilabiate flowers of the genus *Haworthia* are very similar to those of *Astroloba* and *Chortolirion*. Photo: A. W. Klopper. Abb. 6: Die zweilippigen Blüten der Gattung *Haworthia* ähneln stark denen von *Astroloba* und *Chortolirion*.

cherer Einschluss in den Aloaceae, weil ihrem Stamm das sekundäre Dickenwachstum fehlt und die Blätter nicht besonders sukkulent und ausdauernd sind. Andererseits sind die Blüten und das Perianth stark alooid. Daher sah CRONQUIST (1981) *Kniphofia* als eine Übergangsgattung zwischen den Aloaceae und Liliaceae an (s. Tab. 3).

DAHLGREN & CLIFFORD (1982) nahmen ein breites Konzept der Asphodelaceae an, das auch die Familien Asteliaceae und Anthericaceae als Unterfamilien einschloss. Die Unterfamilie Astelioideae umfasste vier Gattungen, Anthericoideae 32 Gattungen und Asphodeloideae 18 Gattungen. Sie sahen Astelioideae und Asphodeloideae als ziemlich natürliche Gruppen an, betrachteten aber die Unterfamilie Anthericoideae als eine künstliche Ansammlung. Sie wiesen ferner daraufhin, dass es gerechtfertigt wäre, die drei Gruppen als separate Familien zu führen. Die 18 Gattungen der Unterfamilie Asphodeloideae schliessen alle Gattungen ein, die gegenwärtig in der Familie Asphodelaceae stehen, als auch mehrere Gattungen, die später in die Synonymie verwiesen wurden. Im Weiteren präzisierten DAHLGREN & al. (1985) die Klassifikation, indem sie Asphodelaceae als eine separate Familie mit zwei Unterfamilien anerkannten: Asphodeloideae und Alooideae. Die einzige aloide, nicht in die Unterfamilie Alooideae verschobene Gattung war *Chortolirion*; wahrscheinlich versehentlich.

Bulbine und *Kniphofia* wurden in den Asphodeloideae behalten.

Mit dem Aufkommen molekularer Phylogenien ist es unvermeidlich dass diese lang bestehenden Familienkonzepte wieder überprüft und in einigen Fällen verändert werden. Die ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (2003), die einen strikt phylogenetischen Ansatz der Klassifikation vertritt, schlug vor, dass Asphodelaceae und Hemerocallidaceae in die Xanthorrhoeaceae eingeschlossen werden sollte. Dies ergibt eine große Familie mit 27 Gattungen und ± 1400 Taxa, mit einer sehr viel stärker australasiatischen Komponente. Einige Autoren nahmen diese neue Klassifikation an (GOVAERTS 2007). Die Autoren dieses Beitrages, die sich der Schule der evolutionären Systematik (z. B. MAYR & BOCK 2002, HÖRANDL 2007, BRUMMITT 2008) zurechnen, bevorzugen, die Asphodelaceae als eine eigene Einheit beizubehalten. Die Familie ist auch auf der Angiosperm Phylogeny Website (STEVENS 2001 f.) beibehalten.

Taxonomie versus Phylogenie und Evolution

Die Phylogenie hat das Ziel die Evolutionsgeschichte und Verwandtschaften eines bestimmten Taxons widerzuspiegeln. Evolution (Anagenese oder patristische Abweichung) befasst sich mit dem Ausmaß von Änderungen der Merkmalszustände innerhalb der Abstammungslinien. Das Ideal wäre eine Klassifikation, die sowohl die phylogenetischen Beziehungen als auch das Maß der Merkmalsevolution zwischen allen Pflanzen genau reflektieren würde. Für die Asphodelaceae ist das nicht ein derzeit leicht erreichbares Ziel, weil die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen und innerhalb der Gattungen der Familie, selbst in den relativ gut untersuchten Aloioideae, noch nicht aufgeklärt sind. Es bleibt also viel zu tun, um die Diversität der Merkmalszustände, Evolution und adaptive Radiation in der Familie vollständig zu dokumentieren. Daher spiegelt die gegenwärtige Klassifikation die phylogenetischen Verwandtschaften und Beziehungen innerhalb der sukkulenten Gattungen der Familie unzureichend wider. In der Tat besteht noch eine deutliche Unsicherheit bezüglich des Status bestimmter Gattungen oder der taxonomischen Umgrenzung anderer. Einer der Hauptgründe ist, dass, obwohl die Aloioideae eine genetisch homogene Gruppe sind, ihre Vertreter ungewöhnliche Variationsmuster innerhalb der Populationen und Taxa sowie inkonsistente Übergänge zwischen den Gattungen aufweisen (SMITH & STEYN 2004). Daher waren Art- und Gattungs-

konzepte innerhalb der Aloioideae lange Zeit schwierig und Quelle von Kontroversen. Obwohl die genetische Eigenständigkeit der drei Hauptgattungen, nämlich *Aloe*, *Gasteria* und *Haworthia*, generell anerkannt ist, besteht eine große Uneinigkeit in Bezug auf die Artkonzepte und die infragenerische Klassifikation von *Haworthia* und auch über die Berechtigung und der intergenerischen Verwandtschaften der verbleibenden Gattungen (*Astroloba*, *Chortolirion*, *Lomatophyllum* und *Poellnitzia*). Bisher basierten die meisten Argumente zu den taxonomischen Verwandtschaften innerhalb der Aloioideae auf der Morphologie von Spross und Blüten. Jedoch wurden Daten aus anderen Bereichen, wie in-vitro-Kalluskultur, Zellgenetik, Pflanzenchemie, Nektarzuckeranalysen und molekularen Untersuchungen, zunehmend herangezogen (SMITH & al. 2001, CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a).

Molekulare Daten zeigten, dass eine Neubewertung der althergebrachten taxonomischen Konzepte notwendig ist (CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Aber bevor das erfolgreich durchgeführt werden kann, müssen mehr Taxa und mehr Belege in die phylogenetischen Untersuchungen und vergleichenden Studien der Merkmalsevolution einbezogen werden. Daten sollten aus allen Bereichen abgeleitet werden, einschließlich der Mikro- und Makromorphologie, der vegetativen und generativen Merkmale, der Pflanzengeographie, Chemie und molekularen Systematik (SMITH & STEYN 2004). Nur eine Kombination aller Belege wird ein klares Bild der wirklichen Phylogenie und Evolution dieser Gruppe liefern, keines dieser Merkmale sollte isoliert betrachtet werden. In strikt phylogenetischen Klassifikationen werden zuallererst Abstammungslinien berücksichtigt, eher als Merkmale. Solche Klassifikationen sind von geringem praktischen Nutzen und waren letztlich verantwortlich für die Frustration unter den Nutzern der taxonomischen Ergebnisse (VAN WYK 2007, BRICKELL & al. 2008). Die evolutionäre Systematik hingegen berücksichtigt richtigerweise sowohl die Phylogenie der Taxa als auch die Evolutionsprozesse und ökologischen Anpassungen der entwicklungsgeschichtlichen Aufspaltungen (MAYR & BOCK 2002).

Vegetative Morphologie

Im Habitus zeigen die Vertreter der Aloioideae ein weites Spektrum der Variation. Die Unterfamilie besteht aus kleinen bis großen, rosettenbildenden Blattsukkulanten, Geophyten, Sträuchern, Kletterpflanzen und kleinen bis großen Bäumen. In der Gattung werden

die baumartigen Formen als von den krautigen Formen abgeleitet angesehen. Es wird daher angenommen, dass in den gesamten Aloioideae kleine als auch große sukkulente Taxa und baumartige Formen von einem mesophytischen, vergleichsweise stammlosen Vorfahren abstammen (SMITH & VAN WYK 1991). Begründet durch die Tatsache, dass die meisten anderen Gattungen der Aloioideae, und auch die meisten Vertreter der Unterfamilie Asphodeloideae, recht kleine Pflanzen sind, wird argumentiert, dass der Urahn von *Aloe* auch eine kleine Pflanze war (SMITH & VAN WYK 1991). Man würde erwarten, dass das sekundäre Dickenwachstum mit Pflanzengröße und -habitus verknüpft ist, aber in den Aloioideae gibt es keine klare Korrelation zwischen diesen Merkmalen. Sekundäres Dickenwachstum entwickelte sich wahrscheinlich mehrfach unabhängig voneinander in mehreren einkimblättrigen Familien. In den Aloioideae ist das Sekundärwachstum ungenügend bekannt und kann nicht als Gattungssynapomorphie für die Unterfamilie angesehen werden (SMITH & VAN WYK 1991).

Verschiedene Blattmerkmale können für phylogenetische Untersuchungen genutzt werden, aber nicht alle sind aufschlussreich. Die meisten Aloioideae-Taxa haben dorsiventrale Blätter, die eng gedrängt in terminalen oder basalen Rosetten angeordnet sind. Die Blätter der meisten Taxa, mit Ausnahme der von *Aloe*, sind normalerweise eng zusammengedrückt und sind entweder in einer basalen Rosette oder an einem beblätterten Stamm angeordnet. *Aloe* hat jedoch einige Arten mit vergleichsweise lückig stehenden Blättern. Die Blätter von *Kniphofia* und vielen anderen Vertretern der Asphodeloideae sind in basalen Rosetten zusammengedrängt oder in einzelnen Reihen angeordnet. Den Fensterblättern einiger *Haworthia*-Arten wird keine Bedeutung bezüglich der generischen Verwandtschaftsbeziehungen zugemessen. Das gleiche gilt für den neotenen Erhalt der zweizeiligen Blattstellung, die man gelegentlich in *Aloe* und *Gasteria* antreffen kann (SMITH & VAN WYK 1991). Alle Aloioideae sind Blattsukkulanten. Man nimmt an, dass Sukkulenz eine Spezialisierung ist, die sich als Reaktion auf trockene Standorte, in Kombination mit dem Vorkommen von Feuern und anderen Umweltfaktoren wie hohen Einstrahlungsraten, entwickelte. Bestimmte Vertreter der Aloioideae, z. B. *Aloe* sect. *Leptaloe* A. Berger und *Chortolirion*, die im Grasland mit oft hohen Niederschlägen vorkommen, sind zu weniger sukkulenten Blättern zurückgekehrt; sie tendieren dazu, geophytisch zu sein und Zugwurzeln zu besitzen (SMITH & VAN WYK 1991). Diese Merkmale sind in der Unterfamilie Asphodeloideae ver-

breitet (SMITH & VAN WYK 1998). Der halbmond- oder kahnförmige Blattumriss der Aloodeae beruht wahrscheinlich auf der sukulenten Konsistenz der Blätter. Der Blattumriss der meisten nicht sukulenten Asphodeloideae ist kielförmig (U- oder V-förmig). Der halbmond- oder kahnförmige Blattumriss ist eine Synapomorphie für alle Aloodeae und wird als eine Anpassung an Trockenheit angesehen (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). Viele Aloodeae haben einen abaxialen, unvollständigen, schiefen Randkiel, von dem man vermutet, dass er sich als Reaktion auf Herbivorie entwickelte. Der Kiel wird nicht als homolog mit dem V-förmigen Kiel angesehen, wie er bei den Asphodeloideae, besonders bei *Kniphofia*, gefunden werden kann (SMITH & VAN WYK 1991).

Die Blätter einiger Arten von *Astroloba*, *Gasteria* und *Haworthia* haben deutliche, weiße oder einfarbige Höcker auf den Blattoberflächen. Man nimmt an, dass dies ein abgeleitetes Merkmal ist, das sich als Antwort auf Phytophagie entwickelte, besonders weil den Blättern dieser Taxa Bitterstoffe wie bei *Aloe* fehlen. Die Höcker sind bei jungen Blättern stärker ausgeprägt. Die starren Höcker, die oft zu Reihen verbunden sind, stellen wahrscheinlich eine Form der mechanischen Abwehr dar, da sie die Blätter möglicherweise weniger genießbar machen. Außerdem können sie Schäden durch Strahlung verhindern, da sie die Reflektionsfähigkeit der Blattoberfläche erhöhen. Wo dieses Merkmal in der Gattung *Aloe* auftritt, ist es wohl eine Parallelentwicklung, das Fehlen der Blatthöcker bei *Chortolirion* und einigen *Haworthia*-Sippen wird als Rückentwicklung angesehen. Flecken und Höcker fehlen normalerweise bei den meisten Vertretern der Asphodeloideae (SMITH & VAN WYK 1998).

Die Präsenz von Flecken auf den Blättern vieler Aloodeae, die die Pflanzen in dem fleckigen Schatten der umgebenden Vegetation schwerer sichtbar machen, kann der Tarnung vor Pflanzenfressern dienen (SMITH & VAN WYK 1991). Aber es gibt auch die andere Interpretation, dass die weißen Markierungen und oft farbenfrohen Stacheln die Pflanzen stärker hervortreten lassen. Weiße Flecken oder weiße Streifen, die zusammen mit Stacheln an Blättern und Sprossen vorkommen, mögen bei Pflanzen eine ähnliche Rolle spielen wie die sogenannte Warnfärbung bei gefährlichen oder ungenießbaren Tieren (LEV-YADUN 2001, LEV-YADUN & al. 2002). Es ist möglich, dass pflanzenfressende Tiere (Herbivoren) einst lernten, die weißen Markierungen bei bestimmten Aloen mit unangenehmen Eigenschaften (Stacheln, schlechter Geschmack) in Verbindung zu bringen und so die entspre-

chend gekennzeichneten abträglichen Pflanzen meiden konnten. Weiterhin können auffallend farbige Stacheln (wie bei vielen Aloen) den Pflanzenfressern die von den Pflanzen ausgehende Gefahr signalisieren. Noch eine andere Erklärung für die weißen Markierungen auf den Blättern ist, dass sie als eine Form der Mimikry fungieren könnten. Die weißen Markierungen könnten durch pflanzenschädigende Insekten hervorgerufene Schäden nachahmen und so den Insekten anzeigen, dass die Pflanze bereits befallen worden ist (NIEMELÄ & TUOMI 1987, LEV-YADUN & INBAR 2002). Es ist bekannt, dass durch Pflanzenschädlinge hervorgerufene Blattschäden die geschädigten, aber auch die unbeschädigten benachbarten Blätter weniger genießbar für Phytophagen machen (BALUSKA & al. 2006). Solche wundinduzierten Reaktionen können das Eiablage- und Fressverhalten von pflanzenfressenden Insekten beeinflussen, so dass sie die Pflanzen und die Pflanzenteile mit höheren Konzentrationen an abschreckenden Inhaltsstoffen meiden. Diese Schadbild-Mimikry könnte auch als falsches Warnsignal induzierter Abwehrendienste, die zeigen, dass die Pflanze selbst oder einige verwandte Wirtspflanzen zu durch akute Blattschädigungen induzierten Verteidigungsreaktionen fähig sind. Darüber hinaus könnte diese Fraßschaden-Mimikry auch eine potentielle Anti-Phytophagenanpassung fungieren, wenn die markierten Blätter Räuber und Parasiten anlocken, deren Beute die Phytophagen sind.

Anatomie

Verschiedene anatomische Blattmerkmale sind zumindest in den Aloodeae von taxonomischem Wert, und wahrscheinlich auch in den gesamten Asphodelaceae. Muster der Blattepidermis erwiesen sich als beständig und sippenpezifisch, sie sind daher von Nutzen für taxonomische Arbeiten in dieser Unterfamilie. Andere blattanatomische Merkmale, wie die Präsenz von chlorenchymatischem, deutlich in Palisadenschicht und Grundgewebe differenziertem Gewebe, die Haube der inneren Leitbündelscheide, die Lage von Kristallidioblasten und der Grad, zu dem die Epidermiszellen kutinisiert sind, können hilfreich sein, um die Beziehungen zwischen den alooiden Sippen zu erschließen (SMITH & VAN WYK 1992).

Die typische Blattanatomie der Aloodeae unterstützt deutlich die These, dass die Unterfamilie monophyletisch ist. Die Blätter vieler Aloodeae besitzen Leitbündel mit einer gut ausgebildeten Haube aus dünnwandigen Parenchymzellen am Phloem-Pol, den – wenn se-

kreterisch – Aloin-Zellen (SMITH & VAN WYK 1991). Aloin-Zellen fehlen bei den meisten Asphodeloideae (SMITH & VAN WYK 1991, CHASE & al. 2000). Die Leitbündel der Blätter von *Kniphofia* haben sowohl an Phloem- und Xylem-Polen Hauben aus gut entwickelten Fasern, während *Trachyandra* parenchymatische Hauben an beiden Polen aufweist (BEAUMONT & al. 1985, SMITH & VAN WYK 1991). Aloin-Zellen scheiden reichlich Saft mit verschiedenen chemischen Substanzen aus, wenn das Blatt durchgeschnitten wird. Weil die Chemie dieser Ausscheidungen innerhalb und zwischen den Gattungen unterschiedlich ist, nimmt man an, dass die Aufgabe dieser Aloin-Zellen vor allem die Speicherung ist, weniger die Synthese. Es konnte gezeigt werden, dass bei *Aloe arborescens* Miller das Aloin in den Plastiden des Assimilationsgewebes produziert, später durch Exozytose in den Apoplasten abgegeben wird und schließlich die Leitbündelscheide durch apoplastische Verlagerung erreicht (LIAO & al. 2006). Dadurch wird die Speicherfunktion dieser Zellen unterstützt. Obwohl die Hauben an den Phloem-Polen manchmal sklerenchymatisch sind, haben sie oft noch vergrößerte dünnwandige Zellen (BEAUMONT & al. 1985). Wegen der Präsenz und des Gehalts an Aloin variieren die Zellen beachtlich innerhalb und zwischen den Aloodeae-Arten; dieses Merkmal ist daher für phylogenetische Interpretationen nicht immer sehr hilfreich (SMITH & VAN WYK 1991). Es wird jedoch angenommen, dass in den Aloodeae der parenchymatische Zustand mit eher dünnwandigen Zellen als sklerenchymatischen Fasern (wie bei *Kniphofia*) abgeleitet ist, da es ein kennzeichnendes Merkmal in der ansonsten abgeleiteten Pflanzengruppe ist (BEAUMONT & al. 1985).

Die Ovarien der Unterfamilie Aloodeae sind dreifächerig, die vielen Samenanlagen sind wechselweise in zwei Längsreihen an axillären Plazenten angeordnet. Die Samenanlagen der verschiedenen Aloodeae-Gattungen sind im mittleren Sagittalschnitt sehr ähnlich und ihre Struktur ist für die Gattungsabgrenzung nicht brauchbar. Die Samenanlagen der Unterfamilien sind durchgehend hemitrop, von einem Samenanlage umgeben und besitzen zwei Integumente. Meist sind es zweikeimblättrige Familien, die ausschließlich hemitrop sind. Innerhalb der monokotylen Familien findet man hemitrope Samenanlagen vereinzelt; die Unterfamilie Aloodeae ist die einzige Gruppe, bei der dieses Merkmal konstant ist. Hemitropie ist daher ein wichtiges Kennzeichen der Unterfamilie. Die Samenanlagen der Asphodeloideae sind entweder orthotrop (*Asphodelus* und *Asphodeline*) oder hemitrop (*Bulbine*, *Eremurus*, *Kniphofia* und *Trachyandra*), obwohl auch Anatropie (*Trachyandra*



Fig. 7: Noticeable features of *Gasteria* flowers are the swollen perianth base, curvature of the terminal portion of the tube and the constriction below the globose gasteriform portion. Photo: A. W. Klopper.

Abb. 7: Bemerkenswerte Merkmale der *Gasteria*-Blüten sind die geschwollene Perianthbasis, die Krümmung der oberen Blütenröhre und ihre Verengung unterhalb des kugelig-bauchförmigen Abschnitts.

und *Jodrellia*) berichtet wurde, was aber noch bestätigt werden müsste. Weitere vereinende Gattungsmerkmale sind die Orientierung der Samenanlagen in den Kammern, die Zusammensetzung der Integumente, die Bildung des Mikropylarkanal, die Reste des Nucellusgewebes und der Embryosackzellstruktur (STEYN & SMITH 1998).

Morphologie der Fortpflanzungsstrukturen

Eine große Ähnlichkeit besteht besonders bei den Blütenständen und Blüten der Alooideae und der Gattung *Kniphofia*, die manchmal als Verbindung zwischen den Alooideae und Asphodeloideae angesehen wird (CRONQUIST 1988). Die Blütenstände der Alooideae und einiger Asphodeloideae, z. B. *Kniphofia* und der meisten *Bulbine*-Arten, sind vielblütige Ähren, Trauben oder Rispen. Die Blütenentwicklung erfolgt bei den meisten Alooideae und auch bei der Mehrzahl der *Kniphofia*-Arten akropetal (am Blütenstand von unten nach oben). Bei einigen wenigen zentralafrikanischen Arten von *Kniphofia* und bei *Aloe capitata* Baker ist die Blütenentwicklung aber basipetal. Die

Blütenstände der meisten Arten von *Aloe* und *Kniphofia* sind leuchtend gefärbt und dichtblütig, sie entwickelten sich wahrscheinlich als Reaktion an ein generelles Bestäubungssyndrom. Dieses Merkmal ist bei den Alooideae wahrscheinlich plesiomorph. Die meisten anderen Gattungen haben lockere, razemöse Blütenstände mit vielfach unauffällig weißen oder grünlichen Blüten, mit Ausnahme von *Gasteria*, die leuchtend gefärbte Blüten haben. Die lockeren, unauffälligen razemösen Blütenstände sind wohl eine Anpassung an ein spezialisiertes Bestäubungssyndrom und werden als apomorph angesehen (SMITH & VAN WYK 1991). Blütenstände der Asphodeloideae weisen eine hohe Variation auf, von dichten Trauben bei *Kniphofia* und den meisten *Bulbine*-Arten zu den sehr lockeren, gespreizten Rispen bei manchen *Trachyandra*-Arten.

Wie bereits erwähnt haben die Vertreter von *Aloe*, *Gasteria* und *Kniphofia* meist leuchtend gefärbte Blüten, wobei die Farben Rot, Gelb und Orange vorherrschen. Man findet häufig Arten mit zwei- oder sogar dreifarbigem Blüten als auch Arten, bei denen die Blütenfarbe zwischen den Formen stark variiert. Obwohl die Arten der Alooideae mit einfarbigem Blüten vermutlich den abgeleiteten Zustand dar-

stellen, erscheint dieses Merkmal taxonomisch nicht bedeutend zu sein (SMITH & VAN WYK 1991). Andere Vertreter der Alooideae (*Astroloba*, *Chortolirion* und *Haworthia*) haben relative matt gefärbte Blüten mit Weiß als vorherrschender Farbe, gewöhnlich mit grünen, braunen oder grauen Tönungen. Die einzige Ausnahme ist die rotblütige *Astroloba rubriflora* (L. Bolus) Uitewaal, die manchmal als monotypische Gattung *Poellnitzia* abgetrennt wird (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). Die weißen Blüten dieser drei Gattungen stellen wohl den abgeleiteten Zustand für die Alooideae dar (SMITH & VAN WYK 1991). Es gibt eine geringe Zahl an *Aloe*- und *Kniphofia*-Arten mit weißen oder grünen Blüten. Bemerkenswert ist, dass diese Arten gewöhnlich recht kleine Pflanzen sind, meist von ähnlicher Größe wie die Vertreter der Gattungen *Astroloba*, *Chortolirion* und *Haworthia*. Blüten einiger dieser Arten weisen auch eine oberflächliche Ähnlichkeit zu den zweilippigen Blüten von *Chortolirion* und *Haworthia* auf (SMITH & VAN WYK 1991). Die Blüten der Asphodeloideae, ausgenommen *Kniphofia*, sind meist weniger leuchtend gefärbt und variieren von weiß oder blassrosa bis gelb oder orange (SMITH & VAN WYK 1998).

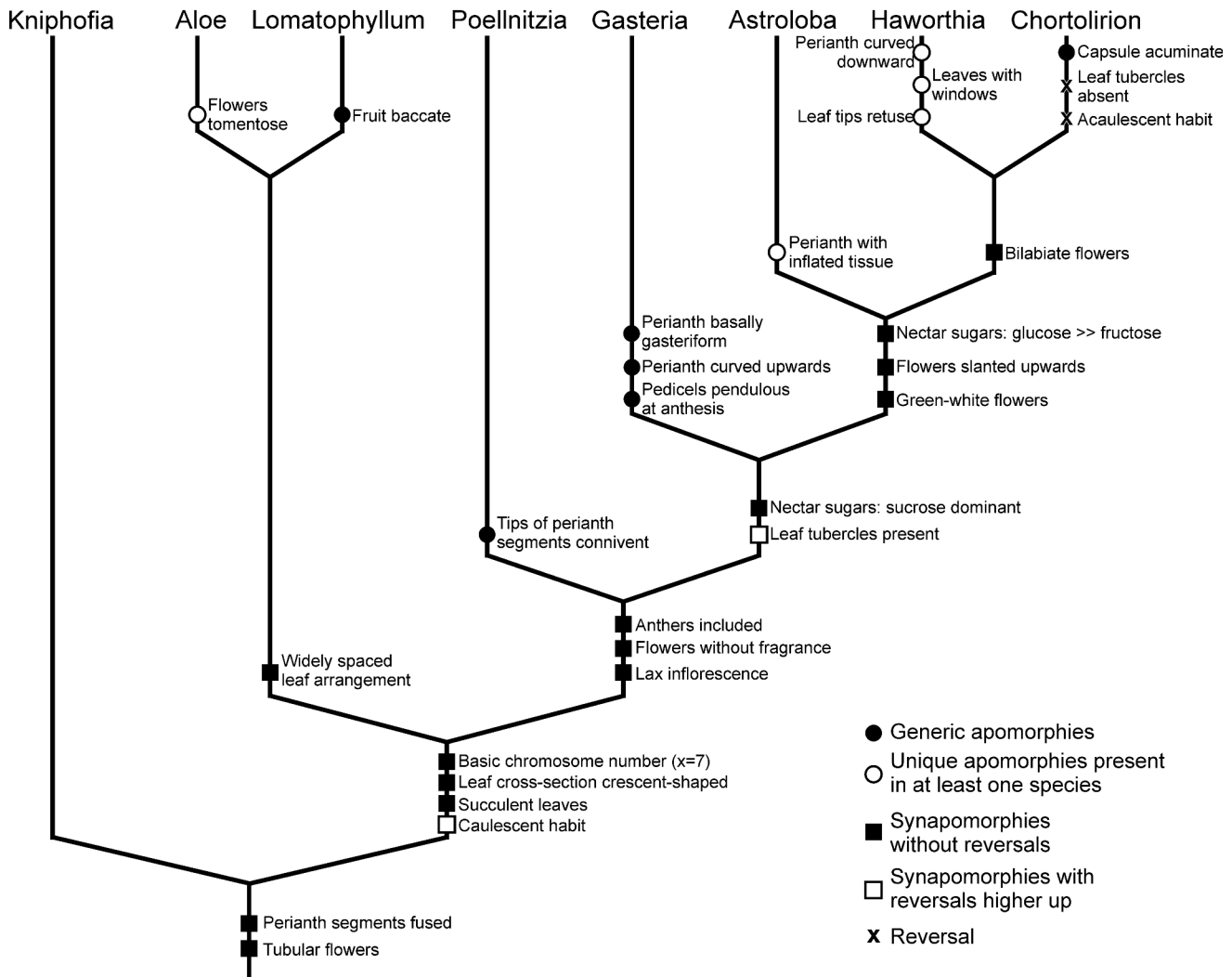


Fig. 8: Cladogram of hypothetical phylogenetic relationships among genera *Aloe*, *Astroloba*, *Chortolirion*, *Gasteria*, *Haworthia*, *Kniphofia*, *Lomatophyllum* and *Poellnitzia* (nach SMITH & VAN WYK 1991).

Abb. 8: Kladogramm der mutmaßlichen phylogenetischen Verwandtschaft zwischen den Gattungen *Aloe*, *Astroloba*, *Chortolirion*, *Gasteria*, *Haworthia*, *Kniphofia*, *Lomatophyllum* und *Poellnitzia* (nach SMITH & VAN WYK 1991).

Blüten aller Aloioideae und jene von *Kniphofia* sind röhrenförmig mit verschiedenartig verwachsenen Tepalen (Abb. 3 & 4). Das Perianth ist meist mehr oder weniger zylindrisch und oberhalb des Ovariums oft leicht eingeschnürt, obwohl keulenförmige, zylindrisch-glockenförmige oder basal geschwollene auch bei den Aloioideae häufig sind (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). Die Mehrheit der Asphodeloideae hat radiärsymmetrische Blüten mit freien Tepalen, die gewöhnlich zum Blütenstiel zurückgebogen sind (SMITH & VAN WYK 1998). Die röhrenförmigen Blüten der Aloioideae und *Kniphofia* deuten eine enge phylogenetische Verwandtschaft dieser Taxa an und werden als deutliche Synapomorphie angesehen (SMITH & VAN WYK 1991). Verwachsene Tepalen sind ein weiteres Merkmal, das eine Verwandtschaft von Aloioideae und *Kniphofia*

nahelegt, jedoch ist es innerhalb einer Gattung sehr variabel. Beispielsweise sind bei einigen Arten von *Aloe* die Tepalen bis zur Basis frei, während bei anderen die Verwachsung nahezu bis zur Blütenspitze reicht oder wiederum andere gar keine ausgeprägte Blütenröhre haben. Die abweichenden Blütenmorphologien haben in der Vergangenheit zur Abtrennung monotypischer Gattungen geführt (z. B. *Aloinella*, *Guillauminia* und *Chamaealoe*), die heute alle zur Gattung *Aloe* gestellt werden (SMITH & VAN WYK 1991).

Bei den Aloioideae gibt es wenige deutliche Entwicklungsrichtungen des Blütenbaus, aber die Zygomorphie ist klar mit *Chortolirion*, *Gasteria* und *Haworthia* verbunden. Im Allgemeinen ist Zygomorphie bei den Asphodelaceae nicht verbreitet. Die Blütensymmetrie der meisten Gattungen der Aloioideae und As-

phodeloideae ist mehr oder weniger aktinomorphy (SMITH & VAN WYK 1991). Innerhalb der Asphodeloideae zeigen manche *Bulbine*-Arten eine Tendenz zu zygomorphen Blüten (SMITH & VAN WYK 1998) (Abb. 5). Die Blüten von *Haworthia* subgen. *Robustipedunculares* Uitewaal ex M. B. Bayer sind nur schwach zygomorph und es ist bemerkenswert, dass diese Untergattung als basale Gruppe innerhalb *Haworthia* angesehen wird. Zweilippige Blüten findet man nur bei *Chortolirion* und *Haworthia*, sie gelten als starke Synapomorphie dieser Gattungen (Abb. 6). Obwohl alle Gasterien zygomorphe Blüten haben, ist dieser Trend bei einigen Vertretern, wie *Gasteria armstrongii* Schönland, deutlicher als bei anderen. Die verdickte Perianthbasis, die Krümmung des terminalen Röhrenabschnittes und die Einschnürung unterhalb des kugelig

bauchförmigen Teils sind bemerkenswerte Merkmale von *Gasteria*; zweilippig sind aber diese Blüten nie (Abb. 7). Mehrere Arten von *Aloe* haben gerade, röhrenförmige Blüten. Das Perianth einiger Arten tendiert starker zur Zygomorphie, ausgehend von den aktinomorphen, stiftförmigen Blüten. Solche Arten sind meist Vertreter von *Aloe* sect. *Leptaloe* (sogenannte Gras-Aloen). Die Blüten der Gras-Aloen unterschieden sich von den *Haworthia*-Blüten durch die nach oben gewendete Mündung, ein den Haworthien fehlendes Merkmal. Zygomorphie wird im Vergleich mit der plesiomorphen aktinomorphen Blütenform als abgeleitet angesehen, sie ist mit einer größeren Selektivität gegenüber den Bestäubern verbunden (SMITH & VAN WYK 1991). Bei einigen Arten von *Aloe* und *Kniphofia* stehen die Blütenknospen, verblühten Blüten und Kapseln oft vertikal, während die Blüten zur Anthese deutlich hängend oder ausgebreitet sind. Bei den meisten Arten der Alooideae erscheinen die aufrechten Kapseln auf relativ großen Blütenständen. Dieses, zusammen mit den abgeflacht dreieckig-elliptischen Samen, den papierartigen Flügeln der meisten Arten, legt eine Anpassung an Windausbreitung (Anemochorie) nahe. Jedoch scheint für die Gattung *Aloe* die Samenmorphologie der Arten mit Kapselfrüchten keine wirkliche taxonomische Bedeutung auf Artrang zu haben. Einige Alooideae, z. B. *Aloe marlothii* A. Berger, *A. secundiflora* Engler und *Astroloba rubriflora*, haben eine einseitwendige Blütenstellung, bei der die Blüten vertikal an mehr oder weniger horizontalen Blütenstandsachsen angeordnet sind. Dies wird als Anpassung an Vogelbestäubung interpretiert, bei der die horizontalen, oft kräftigen Blütenstandsstiele als Sitzstange für die besuchenden Vögel dienen und die aufrechten Blüten einen leichten Zugang zum Nektar ermöglichen (SYMES & NICOLSON 2008, SYMES & al. 2008). Auch einige *Gasteria*-Arten haben einseitwendige Blüten, aber hier sind die Blüten immer hängend und nicht schwebende Vögel müssen entweder die Blüten mit ihren Culmen (Oberschnabel) anheben oder sich hinunterbeugen, um den Nektar zu erreichen. Bei den meisten anderen Alooideae-Gattungen, den meisten *Astroloba*-Arten, *Chortolirion* und *Haworthia*, stehen die vorwiegend weiblichen Blüten aufsteigend und der Winkel zwischen Blütenstands- und Blütenstiel beträgt immer weniger als 90°. Weder die Blüten noch die Kapseln sind jemals hängend. Dieses Merkmal entwickelte sich wahrscheinlich in Antwort auf ein spezialisiertes Insektenbestäubungssyndrom und wird als abgeleitet angesehen (SMITH & VAN WYK 1991). Bei den Asphodeloideae, mit Ausnahme von *Kniphofia*, stehen die Blüten

und Kapseln meist aufrecht oder ausgebreitet, sind aber fast nie hängend.

Duftende Blüten sind bei den Asphodelaceae nicht häufig. Blütenduft ist innerhalb der Alooideae auf eine kleine Zahl von *Aloe*-Arten beschränkt. *Kniphofia* hat auch einige wenige duftende Arten, die eine enge Verwandtschaftsgruppe bilden; diese haben alle kurze, gelbe oder bräunliche Blüten. Die duftenden *Aloe*-Arten bilden hingegen keine zusammenhängende Gruppe. Alle duftenden Aloen sind auf Madagaskar beschränkt, abgesehen von der südafrikanischen *Aloe modesta* Reynolds (VAN DER RIET 1977). Dies unterstützt die Hypothese, dass die ursprünglichen Aloen in den Hochlagen des südöstlichen Afrikas entstanden, bevor die Mozambique-Rinne in der mittleren Kreide (vor 100 Millionen Jahren) durch die See überflutet wurde. Diese Annahme bezeugt eine alte Spaltung in zwei separate Evolutionslinien, da die in Afrika vorkommenden *Aloe*-Arten keine engen Verwandten in Madagaskar haben und umgekehrt. Der Duft der madagassischen Duft-Aloen ist während des Abends stärker. Das lässt eine Anpassung an nächtliche Insektenbestäubung vermuten. Viele *Aloe*-Arten werden durch Vögel bestäubt, aber Insektenbestäubung ist hier ebenfalls bekannt, wie in anderen Gruppen der Asphodelaceae; die Evolutionsrichtung der Bestäuberbeziehungen ist jedoch unklar (HARGREAVES & al. 2008). Nichtsdestotrotz wird das Fehlen von Blütendüften innerhalb der Alooideae als abgeleitet angesehen (SMITH & VAN WYK 1991).

Die Antheren der Asphodeloideae mit radiärsymmetrischen Blüten treten vollständig hervor. Bei den Alooideae finden wir sowohl Arten mit hervorstehenden Antheren wie auch solche mit eingeschlossenen Antheren. Bei den meisten Arten von *Aloe* und *Kniphofia* treten die Antheren während der Anthese deutlich hervor. Die von *Astroloba*, *Chortolirion*, *Gasteria* und *Haworthia* sind jedoch eingeschlossen. Dies ist ein deutlicher blütenmorphologischer Unterschied zwischen *Kniphofia* und *Aloe* auf der einen Seite und andererseits den anderen Gattungen der Alooideae. Die Blüten mit eingeschlossenen Antheren können nur wirksam bestäubt werden, nachdem der Bestäuber sein der Nahrungsaufnahme dienendes Organ in die enge Perianthöhle geschoben hat, um die Nektarbelohnung zu erreichen. Blüten mit hervorstehenden Antheren können hingegen auch von zufälligen Blütenstandsbesuchern oder von Pollen fressenden Insekten bestäubt werden. Der Einschluss der Antheren wird als apomorph angesehen und ist möglicherweise mit stärker spezialisierten Bestäubungsmodi verknüpft (SMITH & VAN WYK 1991).

Pflanzenchemie & Chemotaxonomie

Das Vorhandensein von lipophilen anthranoiden Aglykonen, die Chrysophanol und dessen Dimer Asphodelin enthalten, sind in der Familie chemotaxonomisch bedeutsam. Chrysophanol ist in den meisten Gattungen der Asphodelaceae zu finden und kann daher wahrscheinlich als chemischer Marker dienen, obwohl das Vorkommen in *Trachyandra* weitere Untersuchungen verlangt. Asphodelin und 10,7'-Bichrysophanol sind vorhanden in *Asphodeline*, *Asphodelus*, *Bulbine*, *Bulbinella* und *Kniphofia*, während Knipholon und verwandte Verbindungen anscheinend nur in *Bulbine*, *Bulbinella* und *Kniphofia* gefunden werden konnten (SMITH & VAN WYK 1998).

Aloe ist die chemisch am besten bekannte Gattung der Asphodelaceae. Ihre Vertreter speichern ein weites Spektrum von Verbindungen in den Blättern. Diese schliessen Anthrone, Achromone, Phenylperone, phenolische Amine und Alkaloide wie auch eine große Zahl unbestimmter Verbindungen ein (SMITH & VAN WYK 1998, VILJOEN 1999). Das Vorhandensein eines weiten Spektrums von Tetrahydroanthracenonen in Aloenwurzeln kann auf Gattungsniveau bedeutsam sein, jedoch wurden viele dieser Verbindungen bisher nicht identifiziert. Inhaltsstoffe der Wurzeln sind konservativer als Blattinhaltsstoffe und können daher innerhalb der Alooideae von Wert für die Bestimmung von Verwandtschaften auf Gattungsrang sein. Der unterirdische Anthranoidstoffwechsel von *Aloe* (incl. *Lomathophyllum*) ist stark differenziert und verschieden von dem oberirdischen Stoffwechsel von *Gasteria* und anderen Gattungen. Die Wurzeln der *Aloe*-Arten enthalten 1-Methyl-8-Hydroxyanthrachinon und die Blätter Anthron-C-Glykoside, während die Blätter, Sprosse und Wurzeln von *Gasteria* und anderen Gattungen weitere Oxidation und Hydroxylierung von 1-Methyl-8-Hydroxyanthrachinon zeigen (SMITH & VAN WYK 1998).

Das in der Gattung *Aloe* gefundenen chemische Muster ist nicht zufällig. Es konnte als eines der konservativsten Merkmale in der Gattung aufgezeigt werden und ist von offensichtlichem taxonomischen Wert, da es Licht in die Verwandtschaften innerhalb der Gattung bringen kann. Einige chemische Verbindungen sind eng mit bestimmten morphologischen Gruppen korreliert und unterstützen diese Verwandtschaften, während andere keine überzeugende Verbindung zu morphologischen oder anderen Daten zeigen. Beispiele taxonomisch gut definierter Gruppen, bei denen morphologische und chemische Belege sich gegenseitig unterstützen, sind z. B. *Aloe* sect. *Aloe* (Aloe-resin E & F), *A.* sect. *Anguialoe* Reynolds (6-

O-Coumaroylaloosin), *A. sect. Asperifoliae* (A. Berger) Glen & D. S. Hardy (10-Hydroxyaloin B) und *A. sect. Purperascentes* Salm-Dyck (Microstigmin). Chemisch sind die Beeren-Aloen (*Lomatophyllum*) verwandt mit den Gras-Aloen (*A. sect. Leptaloe*) und den kletternden Aloen [*A. sect. Macrifoliae* (Haworth) Glen & D. S. Hardy]. Diese Gruppen besetzen eine basale Position innerhalb der Gattung. Ein weiterer Beitrag der chemischen Aloen-Untersuchungen zu unserem Verständnis der evolutionären Mechanismen in der Gattung ist der deutliche chemotaxonomische Hinweis auf eine üppige Hybridisierung. Dieser Hinweis belegt daher eine lange Geschichte retikulater Evolution in *Aloe*, ein Muster, dass die Erstellung einer strikt dichotomen Phylogenie für diese Gruppe im Wesentlichen unmöglich macht (VILJOEN 1999).

Zusammensetzung des Nektarzuckers

Die Vertreter der Alooideae besitzen nach Nektarzuckeranalysen und dem Anteil Saccharose, Fructose und Glucose einen von drei Grundnektartypen. Der erste ist ein alooider Typ (*Aloe*, *Lomatophyllum* und *Poellnitzia*) mit weniger als 5 % Saccharose und mehr oder weniger gleichen Teilen von Fructose und Glucose. Die zweite ist ein gasterioider Typ (*Gasteria*), bei dem die Saccharose die vorherrschende Komponente ist und Fructose sowie Glucose in gleichen Mengen vorkommen. Der dritte ist ein haworthioider Typ (*Astroloba*, *Chortolirion* und *Haworthia*), bei dem auch Saccharose vorherrscht, der aber mehr Glucose als Fructose enthält (SMITH & VAN WYK 1991, SMITH & al. 2001). *Kniphofia* hat auch den alooiden Nektarzuckertyp. In dem Zusammenhang, dass *Kniphofia* als Schwester zu den Alooideae gilt, wird die Dominanz der Saccharose und die ungleichen Anteile von Fructose und Glucose als apomorpher Merkmalszustand angesehen (SMITH & VAN WYK 1991). Dunkle phenolische Bestandteile sind im Nektar einiger *Aloe*-Arten vorhanden, aber die phylogenetische Bedeutung dieses Merkmals verlangt noch weitere Prüfung. Die Vögel, die diese Aloen wirksam bestäuben, scheinen von dem bitteren Nektargeschmack unberührt zu sein; die phenolischen Bestandteile scheinen als Blütenfilter zu funktionieren, in dem sie einige Tiere visuell anlocken und andere durch den Geschmack abschrecken (JOHNSON & al. 2006, HANSEN & al. 2007). Ursprünglich dachte man, dass die Zusammensetzung des Nektarzuckers innerhalb der Alooideae-Gattungen konstant wäre (SMITH & VAN WYK 1991). Weitere Untersuchungen

zeigten jedoch, dass der Nektar bestimmter *Haworthia*-Taxa nicht dem haworthioiden Typ entsprach, sondern Glucose-dominiert war. Da diese Taxa alle zu *Haworthia* subgen. *Haworthia* gehören, wurde die Möglichkeit untersucht, ob die Nektarzuckeranalysen die infragenerischen Gruppen der Gattung enthüllen und ob sie Licht in die intergenerischen Verwandtschaften in der Familie liefern könnten. Diese Untersuchungen zeigten, die Zusammensetzung des Nektarzuckers zwischen den *Haworthia*- und *Astroloba*-Arten stark variiert und dass dies auch innerhalb der Arten so ist, wenn die Proben von verschiedenen Fundorten genommen wurden. Trotz dieser Variation konnten die untersuchten Arten der beiden Gattungen in zwei Gruppen geteilt werden: solche mit Saccharose-reichem Nektar (mehr als 60 % Saccharose) und solche mit geringen Gehalt an Saccharose im Nektar (weniger als 50 % Saccharose). Saccharose-ärmer Nektar ist charakteristisch für Vertreter von *H. subgen. Haworthia*, während Saccharose-reicher Nektar typischerweise bei den Vertretern von *H. subgen. Hexangulares* und *Robustipedunculares* als auch *Chortolirion* und *Astroloba* zu finden ist. Die Befunde dieser Untersuchung bestätigen die Untergliederung der Gattung *Haworthia* in zwei Hauptgruppen, liefern aber kaum Bestätigungen für Gruppen unterhalb der Untergattungen. Es deutet auch daraufhin, dass *Chortolirion* und *Astroloba* nicht näher zu den Arten von *H. subgen. Haworthia* verwandt sind, eher aber zu den Vertretern der anderen beiden haworthioiden Untergattungen (SMITH & al. 2001).

Zytologische Nachweise

Zytologische Untersuchungen wurden an den meisten Sippen der Alooideae durchgeführt. Diese zeigten, dass die Unterfamilie extrem einheitlich und eine der stabilsten Angiospermae-Familien in Bezug auf die Chromosomenzahl und den ausgesprochen bimodalen Karyotyp ist. Basierend auf der Gesamtgenomgröße und der zunehmenden Bimodalität gibt es, zumindest bei *Aloe*, einen Gradienten von kleineren Chromosomen bei den Taxa mit einer Anzahl von plesiomorphen Merkmalen hin zu größeren Chromosomen bei Taxa, die morphologische Apomorphien aufweisen. Alle Arten haben jedoch die gleiche Chromosomenrundzahl ($x = 7$) und vier lange und drei kurze Chromosomen (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). Der diploide Grundkaryotyp ($2n = 14$) ist innerhalb der Familie nur sehr selten abgeändert. Dies wird als Synapomorphie aller Taxa der Alooideae angesehen (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). Obwohl die Vertreter dieser

Unterfamilie im Karyotyp generell einheitlich sind, sind sie in Bezug auf Morphologie und Chemie außerordentlich variabel. Die Vertreter der Alooideae zeigen auch eine unübliche Variation zwischen den Populationen und unregelmäßige Übergänge zwischen den Arten (SMITH & VAN WYK 1998). Die große Zahl der bei den Alooideae gefundenen intra- und intergenerischen Hybriden spiegelt diese enge zytogenetische Verwandtschaft zwischen den Vertretern dieser Unterfamilie wieder (SMITH & VAN WYK 1991, 1998).

Alle Sippen der Gattung *Aloe* haben eine Grundgenomstruktur mit einem langen submetazentrischen, drei langen akrozentrischen und drei kurzen akrozentrischen Chromosomen. Obwohl heterozygote Chromosomenumverteilungen in natürlichen Populationen zu finden sind, sind homozygote Umverteilungen bei Wildpflanzen nicht bekannt. Daher wurden keine Umverteilungen, die die Bimodalität der Chromosomen beeinflussen könnten, während der Speziation von *Aloe* fixiert. Dies deutet an, dass ein starker Selektionsdruck gegen solche Karyotypänderungen wirken muss. Ein nach dem ribosomalen DNS-Aufbau gezeichneter Stammbaum zeigte, dass es innerhalb der Gattung wenig Abweichung gibt, obwohl verschiedene konsistente Kladen existieren. Die Klade mit den kletternden Aloen, *A. tenuior* Haworth und *A. ciliaris* Haworth war Schwester zum Rest der Gattung (ADAMS & al. 2000). Ein ähnliches Muster konnte in anderen molekularen (TREUTLEIN & al. 2003a) und biochemischen (VILJOEN & al. 1998, VILJOEN 1999) Untersuchungen festgestellt werden. Die 5S rDNS hat eine ähnliche Position in allen während der ribosomalen DNS-Studie untersuchten Taxa, was anzeigt, dass ihre Lage geschützt ist. Dies ist in einer Gattung, in der die Karyotypstruktur in hohem Maße festgelegt ist, zu erwarten. Ein andere bemerkenswerte Auffälligkeit aus dem auf der ribosomalen DNS basierenden Stammbaum ist, dass obwohl es Diskrepanzen zwischen den klassischen Klassifikationen und der Phylogenie gibt, auch eine Anzahl von Übereinstimmungen vorhanden ist (ADAMS & al. 2000). Einige Arten, die aufgrund morphologischer und Blütenmerkmale als eng verwandt scheinbar (REYNOLDS 1950, 1966), fanden sich im Stammbaum in der gleichen Klade oder eng zusammenhängend wieder, während andere Gruppen Arten aus der gleichen geographischen Region enthielten (ADAMS & al. 2000). Obwohl der Karyotyp der Alooideae intensiv untersucht wurde, wurden nicht allzu viele zytologische Untersuchungen an Vertretern der Asphodeloideae unternommen, und die Chromosomenrundzahl für *Jodrellia*, zum Beispiel, ist noch unbekannt (SMITH & VAN WYK

1998). Sowohl in Bezug auf die Chromosomengrundzahl und die variierenden Anteile von kleinen bis großen Chromosomen sind mehrere Gattungen der Asphodeloideae diverser als alle Gattungen der Aloioideae (CHASE & al. 2000). Es gibt eine scharfe Diskontinuität zwischen Aloioideae und *Kniphofia*, da die letztere Gattung eine Grundzahl von sechs Chromosomen ($2n = 12$) hat. Dies deutet auf eine deutliche Schranke für den Genaustausch hin (SMITH & VAN WYK 1991, 1998). In dieser Beziehung wird die Chromosomengrundzahl der Aloioideae ($x = 7$) als Apomorphie angesehen (SMITH & VAN WYK 1991). Die Chromosomengrundzahl von *Asphodeline* und *Asphodelus* ist $x = 14$ (SMITH & VAN WYK 1998), während die von *Bulbinella*, *Eremurus* und *Trachyandra* der Aloioideae gleicht, nämlich $x = 7$ (diploide Zahl $2n = 14$) (SMITH & VAN WYK 1998, PERRY 1999). Auch in *Bulbine* ist die häufigste nachgewiesene Chromosomengrundzahl $x = 7$. Alle afrikanischen Arten, für die Daten verfügbar sind, haben diese Chromosomenzahl. Die australischen Arten *B. bulbosa* (R. Brown) Haworth und *B. semibarbata* (R. Brown) Haworth zeigen Chromosomengrundzahlen von $x = 12$ bzw. $x = 13$ auf. Diploide Zahlen von $2n = 14, 24, 26$ und eine tetraploide ($2n = 48$) wurden festgestellt. Man nimmt an, dass Polyploidie nur eine unwesentliche Rolle bei der Art differenzierung der afrikanischen *Bulbine*-Arten gespielt hat, sie ist nur bei der australischen *B. bulbosa* zu finden. Zwei Typen der Bimodalität, die mit der Morphologie der überdauernden Organe korreliert werden können, zeigen sich in den Chromosomen der afrikanischen *Bulbine*-Arten. Die knollen- und sprossbildenden Arten haben acht große und sechs kleine Chromosomen, während die rhizombildenden Arten zehn große und vier kleine Chromosomen haben. Afrika wird als Ursprungszentrum der Gattung angesehen, mit einer Chromosomengrundzahl von $x = 7$, die als plesiomorpher Merkmalszustand betrachtet wird. Die Grundzahl der australischen Arten von $x = 12$ oder 13 entwickelte sich wahrscheinlich von den afrikanischen Vorfahren aufgrund von sekundärer Polyploidie, bei der die Grundzahl verdoppelt wurde und danach ein oder zwei Chromosomen verloren gingen (BAIJNATH 1977).

Kladistische Untersuchung der Aloioideae

SMITH & VAN WYK (1991) untersuchten in einer kladistischen Arbeit die Gattungen innerhalb der Unterfamilie Aloioideae. In dieser Untersuchung betrachteten sie *Kniphofia* als eine

Außengruppe und folgten einem Gattungskonzept für die Aloioideae, bei der sie die folgenden Gattungen als aktuell ansahen: *Aloe*, *Astroloba*, *Chortolirion*, *Gasteria*, *Haworthia*, *Lomatophyllum* und *Poellnitzia*. Die Ergebnisse ihrer Untersuchung sind in Abb. 8 zusammengefasst. In diesem Kladogramm sind die Aloioideae durch vier Synapomorphien charakterisiert: Stängel bildend, durchgängig sukkulente Blätter, im Querschnitt halbmond- oder kahnförmiger Blattumriss und eine Chromosomengrundzahl von $x = 7$. Eine dieser Apomorphien, nämlich der kauleszente Wuchs, hat eine Umkehrung in *Chortolirion* (SMITH & VAN WYK 1991).

Aloe und *Lomatophyllum* erwiesen sich als eng verwandt und basal zum Rest der Unterfamilie. Diese beiden Gattungen teilen die Apomorphie der zerstreuten Blattanordnung. In *Aloe* gibt es die eindeutige Apomorphie der flaumhaarigen Blüten, die zumindest bei einer ihrer Arten erscheint, während *Lomatophyllum* eine eindeutige Gattungsapomorphie aufweist (Beerenfrüchte). *Astroloba*, *Chortolirion* und *Haworthia* sind die höchst abgeleiteten Gattungen, während *Gasteria* und *Poellnitzia* eine intermediäre Stellung besetzen (SMITH & VAN WYK 1991).

Poellnitzia ist durch die zusammenneigenden Blütenblattspitzen charakterisiert, eine eindeutige Gattungsapomorphie. Gattungsapomorphien für *Gasteria* sind die zur Antese hängenden Blütenstiele, ein aufwärts gebogenes und an der Basis bauchiges Perianth. Die am höchsten abgeleiteten drei Gattungen (*Astroloba*, *Chortolirion* und *Haworthia*) haben alle grün-weiße, aufwärts geneigte Blüten, deren Nektarzucker mehr Glucose als Fructose enthält. *Astroloba* hat eine eindeutige Apomorphie in Form eines Perianths mit aufgeblasenem Gewebe, das zumindest bei einer ihrer Arten vorkommt, während *Chortolirion* und *Haworthia* beide zweilippige Blüten haben. Eindeutige Apomorphien, die mindestens bei einigen *Haworthia*-Arten vorkommen, sind abgerundete Blattspitzen, Fensterblätter und ein abwärts gebogenes Perianth. *Chortolirion* zeigt die eindeutige Apomorphie der zugespitzten Kapsel sowie Umkehrungen bei zwei anderen Merkmalen, nämlich vom stamm bildenden zum stammlosen Wuchs und die höckerlosen Blätter (SMITH & VAN WYK 1991).

Gasteria, mit drei deutlichen Apomorphien, und *Chortolirion*, *Lomatophyllum* sowie *Poellnitzia*, mit jeweils einer deutlichen Apomorphie, sind recht gut definiert. Jedoch sind die drei letzten Gattungen notorisch kompliziert und Gegenstand taxonomischer Kontroversen. *Chortolirion* wurde in *Haworthia* eingeschlossen, *Lomatophyllum* in *Aloe* und *Poell-*

nitzia in *Astroloba*. Die Monophylie von *Haworthia* s. str. und *Aloe* wurde noch nicht überzeugend dargestellt, andererseits mag die Anerkennung paraphyletischer Taxa die Evolution genauer widerspiegeln. Wenn *Astroloba* und *Chortolirion* in *Haworthia* eingeschlossen werden, würde die Gattung mindestens zwei Apomorphien aufweisen, nämlich die zweilippigen Blüten und den Nektarzucker mit mehr Glucose als Fructose. Jedoch würde diese Umkehr zu einer eher Duval'schen Klassifikation der Aloioideae, in der nur drei Supergattungen anerkannt werden (*Aloe*, *Gasteria* und *Haworthia*), den oben erwähnten Ergebnissen der kladistischen Arbeit über die Unterfamilie von SMITH & VAN WYK (1991) widersprechen.

Molekulare Nachweise

Molekular-phylogenetische Untersuchungen wurden in den letzten Jahren zunehmend populär. Sie sind ein enorm nützliches Mittel um die Verwandtschaften zwischen den und innerhalb der Taxa auf verschiedenen Ebenen aufzulösen. Molekulare Daten sind jedoch nur ein weiteres Mittel im Arsenal der Wissenschaftler, die die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Organismen studieren. Idealerweise sollten diese nicht isoliert betrachtet werden, sondern immer mit dem vorhandenen Wissen zur Morphologie, Anatomie, Zytologie etc. der jeweilig betrachteten Gruppe genutzt werden. Zudem sollten auf einer begrenzten Zahl von Genen oder Sequenzbereichen gegründete Phylogenien immer als vorläufig betrachtet werden. Interpretationsfehler werden leicht von Bearbeitern gemacht, die DNS-Sequenzen unkritisch nutzen, ohne die zusätzlichen Komplikationen der von ihnen für die Sequenzierung ausgewählten Gene zu beachten. Ein anderer häufig gemachter Fehler ist, dass Hinwegfehlen von taxonomischen Ordnungen oder Klassifikationsänderungen basierend auf den DNS-Daten einer begrenzten Probenzahl einer Gruppe. Die Hinzunahme von DNS-Daten weiterer Arten kann plötzlich die wahren Verwandtschaften in einer Gruppe klarlegen. Daher kann ein hastiger, auf DNS-Sequenzdaten einer unvollständigen Probenahme basierender Klassifikationsentwurf zu einer fehlerhaften Klassifikation führen, die korrigiert werden müsste, wenn alle ausstehenden Arten gesammelt, ihre DNS-Daten bestimmt und die Beziehungen in der Gruppe Neubewertet worden sind.

Molekulare Untersuchungen (CHASE & al. 2000) haben gezeigt, dass die Asphodelaceae wirklich eine monophyletische Gruppe bilden, wie schon vorher anhand anderer Daten gefolgert wurde (DAHLGREN & al. 1985, SMITH

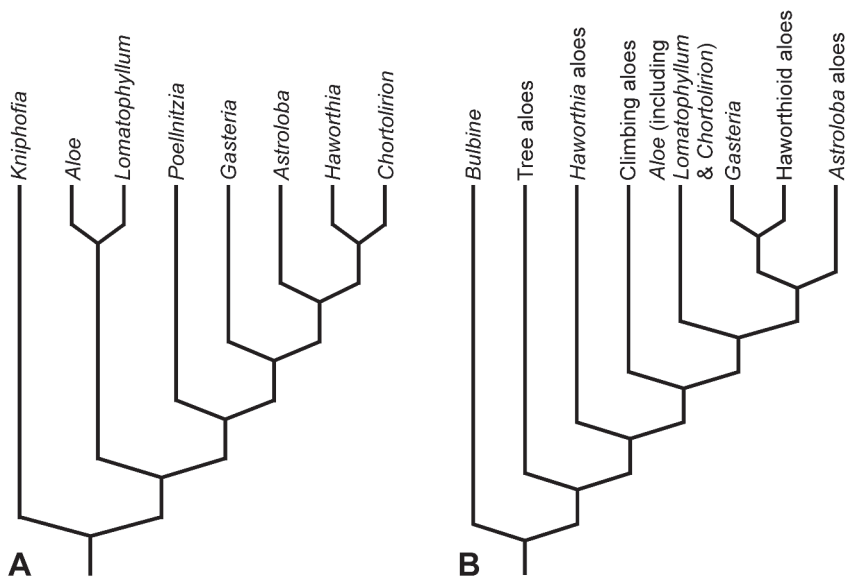


Fig. 9: Comparison of divergent results from a) morphological and b) molecular phylogenies of subfamily Alooideae (morphological phylogeny adapted from SMITH & VAN WYK 1991, molecular phylogeny adapted from TREUTLEIN & al. 2003a).

Abb. 9: Vergleich der divergierenden Ergebnisse aus a) morphologischen und b) molekularen Phylogenen der Unterfamilie Alooideae (nach SMITH & VAN WYK 1991, molekularer Stammbaum nach TREUTLEIN & al. 2003a).

& VAN WYK 1998). Auch die unterstellte Monophylie der Alooideae und die Paraphylie der Asphodeloideae wurden bestätigt (CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Auf molekularer Ebene ist die Familie recht deutlich getrennt von anderen asparagoiden Lilien, besonders den Anthericaceae s. str., von denen man vorher glaubte, dass sie eng verwandt sind. Die nun mit den Asphodelaceae als nächst verwandt angesehenen Gruppen sind die Hemerocallidaceae (incl. Phormiaceae) und Xanthorrhoeaceae (CHASE & al. 2000). Molekulare Beweise und das starke Festhalten an den Denkmägen der phylogenetischen Systematik, wahrscheinlich gekoppelt mit der Tatsache, dass es schwer ist, unterscheidende Merkmale zur Abgrenzung der Familie zu finden (SMITH & VAN WYK 1998), führten zu dem Vorschlag, die Asphodelaceae und Hemerocallidaceae in die Xanthorrhoeaceae einzuschließen (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 2003). Jedoch würden anscheinend auch den Xanthorrhoeaceae s. l. offensichtliche morphologische Synapomorphien fehlen (DEVEY & al. 2006); diese könnten sich aber hervorschälen, wenn mehr Daten zu diesen Gruppen verfügbar würden.

Studien auf molekularer Ebene liefern nicht nur Beweise für die Verwandtschaft der Asphodelaceae zu anderen asparagoiden Familien, sondern werfen auch Licht auf die innerfamiliären Beziehungen. Die Trennung der Gattung *Jodrellia* von *Bulbine* beruhte ursprünglich auf Unterschieden der Blütenmorphologie (BAIJNATH 1976). Einige jüngere mo-

lekulare Arbeiten haben die Trennung dieser beiden Gattungen bestätigt (CHASE & al. 2000), während andere nahelegten, dass die beiden Gattungen synonym sind (DEVEY & al. 2006). SMITH & VAN WYK (1998) schlugen, gegründet auf nicht-molekulare Daten, die folgende informelle Gattungsgruppierung innerhalb der Asphodelaceae vor: 1) *Trachyandra*-Gruppe (*Trachyandra*), 2) *Asphodelus*-Gruppe (*Asphodelus* und *Asphodeline*), 3) *Eremurus*-Gruppe (*Eremurus*), 4) *Bulbine*-Gruppe (*Bulbine*, *Bulbinella* und *Jodrellia*), 5) *Kniphofia*-Gruppe (*Kniphofia*) und 6) *Aloe*-Gruppe (*Aloe*, *Astroloba*, *Chortolirion*, *Gasteria* und *Haworthia*). Diese Gruppierung ergab sich auch aus molekularen Untersuchungen (CHASE & al. 2000). Molekulare Untersuchungen (TREUTLEIN & al. 2003a, DEVEY & al. 2006) haben ferner gezeigt, dass *Asphodeline* und *Asphodelus* eine gut unterstützte monophyletische Gruppe bilden, die Schwester zu allen anderen Gattungen der Asphodelaceae ist. Die Gattungen *Bulbinella*, *Trachyandra*, *Kniphofia* und *Eremurus* zeigen unterschiedliche Stellungen in unterschiedlichen Untersuchungen, ihre gegenseitigen Beziehungen können daher nicht eindeutig geklärt werden (TREUTLEIN & al. 2003a). Diese vier Gattungen tendieren dazu, zwei schwach unterstützte Klade zu bilden, bestehend aus *Eremurus* und *Trachyandra* als Schwester zu *Bulbinella* und *Kniphofia*. *Bulbine* und *Jodrellia* bilden eine mäßig gestützte Klade, die als direkter Vorfahr der gut unterstützten Alooideae-Klade erscheint (DEVEY & al. 2006).

Eine molekulare Untersuchung von *Bulbine* (DEVEY & al. 2006) ergab, dass die Gattung relativ zu den beiden benutzten *Aloe*-Außengruppen nicht monophyletisch ist. Sie bildet zusammen mit *Jodrellia* eine gut unterstützte Klade. Innerhalb dieser *Bulbine/Jodrellia*-Klade gibt es zwei gut gestützte Unterkladen, die den beiden Untergattungen *Bulbine* und *Tuberosa* entsprechen. Die *Bulbine* subgen. *Tuberosa*-Klade enthält *Jodrellia* als Schwester zu einer gut gestützten Klade mit zwei Unterkladen. Die *Bulbine* subgen. *Bulbine*-Klade enthält eine mäßig gestützte australische Gruppe als Schwester zu einer gut gestützten afrikanischen Gruppe (DEVEY & al. 2006). Es gibt nur ein geringes Maß an Sequenzabweichungen in der australischen Gruppe, was vermuten lässt, dass die Gruppe monophyletisch ist und Australien erst in jüngerer Zeit erreichte (DEVEY & al. 2006), im Gegensatz zu der früheren Hypothese der Gondwana-Herkunft (BAIJNATH 1977). *Bulbine* erreichte Australien höchstwahrscheinlich über Fernausbreitung. Zu einer bestimmten Phase, entweder vor oder nach dieser Ausbreitung, gab es eine Ploidie-Änderung, da alle australischen Vertreter als autopolyploid angesehen werden, während alle afrikanischen *Bulbine* diploid sind (DEVEY & al. 2006).

Die molekularen Untersuchungen von TREUTLEIN & al. (2003a) konzentrierten sich vor allem auf die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Unterfamilie Alooideae. Basierend auf Ergebnissen einer beschränkten Anzahl von Genen fanden sie mehrere unkonventionelle Gruppierungen in der Unterfamilie, die recht robust waren und unabhängig von der phylogenetischen Rekonstruktionsmethode erschienen. Die Gattung *Aloe* entpuppte sich als polyphyletisch und Vertreter dieser Gattung fielen in dem rekonstruierten Stammbaum in mehrere Klade. Die Baum-Aloen (*Aloe* sect. *Aloidendron* Baker und *Aloe* sect. *Dracoaloe* Baker) bilden die früheste abzweigende Schwestergruppe zu den alooids, sie spalteten sich weit früher ab als ursprünglich vermutet (TREUTLEIN & al. 2003a). Die Baum-Aloen erwiesen sich auch basierend auf chemischen Merkmalen als eigene Gruppe (VILJOEN 1999). Vorher hatte man postuliert, dass die kletternden Aloen (*Aloe* ser. *Macrifoliae* Haworth) eine alte, schwach sukkulente und Waldränder bewohnende Linie repräsentieren würden, aus denen sich andere Aloen während der zunehmenden Trockenheit auf dem afrikanischen Kontinent entwickelt hätten. Dies wird durch die Ergebnisse von TREUTLEIN & al. (2003a) gestützt, wonach die hexaploide Kletterpflanze *Aloe ciliaris* Haworth an der Basis des Stammbaums steht. *Aloe aristata* Haworth fällt mit *Haworthia kewensis* Poellnitz und mehreren Arten von *As-*

troloba zusammen. Diese Zwergaloe ist auch aufgrund vegetativ morphologischer und chemischer Merkmale an diese Taxa gebunden. Die Morphologie von *Aloe aristata* erinnert stark an *Haworthia* und die Stoffwechselprodukte in ihrer Wurzel sind ähnlich denen, die in *Haworthia* und *Astroloba* gefunden wurden (TREUTLEIN & al. 2003a). Leider wurde *Aloe variegata* Linné (*Aloe* sect. *Serrulatae* Salm-Dyck) nicht bei den Analysen von TREUTLEIN & al. (2003a) berücksichtigt. Da diese Art eine Wurzelchemie und generelle Morphologie aufweist, die sehr ähnlich zu der von *Gasteria* ist, würde es aufschlussreich sein, Vertreter dieser Sektion einzubeziehen, um zu sehen, wo sie sich im Stammbaum wiederfinden würden. Die Gattung *Gasteria* hat mehrere morphologische und chemische Autapomorphien, und die Monophylie der Gattung wurde durch morphologische Untersuchungen unterstützt (TREUTLEIN & al. 2003a).

Aloe glauca Miller und *A. lineata* (Aiton) Haworth gehören zu *Aloe* sect. *Rhodacanthae* Salm-Dyck. Die Vertreter dieser Sektion scheiden das Flavanon Naringenin und das Dihydroflavonoid Dihydroisorhamnetin aus den Blättern aus, anstatt der üblichen Anthron-C-Glykoside. Es ist daher signifikant, dass diese beiden Taxa in dem Stammbaum zusammenfallen (TREUTLEIN & al. 2003a). Andere Cluster, die in der Gattung *Aloe* hervortraten, waren die *Lomatophyllum*-Gruppe (beerenfrüchtige Aloen), die Taxa aus dem nordöstlichen Afrika und Arabien sowie die madagassischen Aloen. Eng beieinander stehend und Schwester zu diesen Gruppen sind die Korallen-Aloen (*Aloe striata* Haworth und verwandte Arten in *Aloe* sect. *Paniculatae* Salm-Dyck ex Kunth). Schwester zu dieser Ansammlung, die die Korallen-, die beerenfrüchtigen, die nordostafrikanischen, arabischen und madagassischen Aloen einschließt, ist ein Cluster mit *Chortolirion angolense* (Baker) A. Berger und den Gras-Aloen (*Aloe* sect. *Leptaloe*). *Chortolirion* ähnelt morphologisch den Gras-Aloen, aber ihre Blütenmorphologie ähnelt deutlich der von *Haworthia* (TREUTLEIN & al. 2003a).

Wie *Aloe*, scheint auch *Haworthia* polyphyletisch zu sein. Sie besteht aus einer stark monophyletischen Gruppe und einer polyphyletischen Gruppe, die mit anderen alooiden Taxa vermischt ist. Eine homogene Artengruppe von *Haworthia* subgen. *Haworthia* bildet eine monophyletische Gruppe, die Schwester zum Rest der Alooideae ist (TREUTLEIN & al. 2003a, b). Die Gliederung von *Haworthia* in Untergattungen basiert hauptsächlich auf der Blütenmorphologie, *H.* subgen. *Haworthia* ist die größte der drei Untergattungen in der Gattung (BAYER 1999). Die anderen Vertreter von

Haworthia, die in dieser Untersuchung eingeschlossen waren, fallen in eine heterogenere, polyphyletische Gruppe zusammen, die Vertreter von *Gasteria* enthält, *Aloe aristata* und *Poellnitzia* (nun in *Astroloba* eingeschlossen). Die *Haworthia*-Arten in dieser Klade gehören alle zu *H.* subgen. *Hexangulares* Uitewaal ex M. B. Bayer, mit Ausnahme von *H. geraldii* C. L. Scott und *H. gracilis* var. *tenera* (Poellnitz) M. B. Bayer, Vertreter von *Haworthia* subgen. *Haworthia*. Daher wird die morphologische Klassifikation von *Haworthia* subgen. *Hexangulares* im Großen und Ganzen durch molekulare Daten unterstützt. Diese Ergebnisse offenbaren eine enge Verwandtschaft zwischen *Astroloba* und Vertretern von *Haworthia* subgen. *Hexangulares* and *H.* subgen. *Robustipedunculares* (TREUTLEIN & al. 2003a, b). Es zeigt weiterhin, dass die Taxonomie der Gattung *Haworthia* neu betrachtet werden muss. Die Gattung könnte vielleicht in zwei getrennte Gattungen geteilt oder als mehrere Untergattungen in einem erweiterten Gattungskonzept der Gattung *Aloe* geführt werden. Jedoch ist eine vollständige Untersuchung von mehr Genen und aller haworthioiden Taxa notwendig, bevor derart drastische taxonomische Änderungen ins Auge gefasst werden können (TREUTLEIN & al. 2003b).

Der grundlegende Schluss aus all diesen molekularen Studien der Familie Asphodelaceae ist, dass die gegenwärtige Klassifikation der Unterfamilie Alooideae nicht mit den – wenn auch auf begrenzten molekularen Daten basierenden – phylogenetischen Beziehungen übereinstimmt. Das wird sehr deutlich, wenn man einen auf der Interpretation morphologischer Merkmale basierenden Stammbaum mit einem molekularen Stammbaum vergleicht (Abb. 9). Die einzige Gattung, die in beiden Phylogenien als eindeutig monophyletische Gruppe erscheint, ist *Gasteria*. Jedoch wurden manche Arten bisher noch nicht sequenziert und untersucht, woraus folgt, dass die endgültige Stellung aller Taxa noch nicht bestimmt werden kann. Es ist daher zu früh, um gegründet auf dürftige molekulare Daten, wesentliche Änderungen der Unterfamilienklassifikation durchzuführen. Man sollte im Kopf behalten, dass die Phylogenie der Alooideae höchstwahrscheinlich netzartig ist und dass es unmöglich sein kann, einen einfachen dichotomischen Stammbaum für die Unterfamilie zu bekommen. Molekulare Studien haben aber auch eine partielle Übereinstimmung zwischen den phylogenetischen Mustern gezeigt, die durch morphologische und chemische Merkmale und genetische Strukturen enthüllt wurden. Für eine robustere Auflösung der phylogenetischen Muster ist eine komplette Beprobung aller sukkulenten Asphodelaceae not-

wendig, zudem müssen mehr Sequenzregionen zu den molekularen Analysen hinzugezogen werden (CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a).

Verwandtschaft der Asphodelaceae mit anderen Familien der Asparagales

Asphodelaceae sind Teil der Ordnung Asparagales, eine große und vielfältige, monophyletische Ordnung, die um die 50 % der Monokotyledonen umfasst (PIRES & al. 2006). Molekulare Untersuchungen zeigten, dass einige von Dahlgrens asparagoiden Familien polyphyletisch waren. Um die Ordnung Asparagales monophyletisch zu machen, wurde sie neu umschrieben, um eine Anzahl von vorher ausgeschlossenen kleinen Familien einzuschließen (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 1998).

Viele der phylogenetischen und taxonomischen Probleme mit den Asphodelaceae beruht auf der Tatsache, dass die Familie nicht durch eine deutlichen Satz eindeutiger Merkmale charakterisiert ist, sondern eher durch eine Kombination von Merkmalen, von denen die meisten auch in anderen asparagoiden Familien vorkommen. Da viele dieser Merkmale auch mit anderen Familien geteilt werden, glauben einige Autoren, dass keines von ihnen einzeln betrachtet oder sogar in Kombination ausreichend ist, um die Asphodelaceae von anderen Familien der Asparagales zu trennen (CHASE & al. 2000).

Viele Vertreter der Asphodelaceae zeigen einen bimodalen Karyotyp, aber dieses Merkmal wurde auch in anderen Familien der Asparagales gefunden, z. B. den Agavaceae, Asparagaceae und Hyacinthaceae (CHASE & al. 2000). Man vermutet, dass bimodale Karyotypen sich mehr als einmal entwickelten, selbst innerhalb der gleichen Familie (PIRES & al. 2006). Außerdem haben einige Taxa eher eine abgestufte Reihe von Chromosomen denn einen deutlich bimodalen Karyotyp. Ein Beispiel wäre hier *Bulbine semibarbata*, die zehn größere Chromosomenpaare hat, die in der Größe abgestuft sind, und drei kleinere Paare. Man nimmt an, dass der bimodale Karyotyp sich in den Asparagales mehrfach unabhängig voneinander entwickelte und dass er daher nicht als einzelnes unterscheidendes Merkmal für irgendeine der Familien, bei denen er vorkommt, gesehen werden kann (CHASE & al. 2000).

Die Asphodelaceae teilen auch eine Zahl ihrer chemischen Merkmale mit anderen Familien der Asparagales. Obwohl Anthrachinone als allgemein in den Asphodelaceae vorhanden festgestellt wurden, fehlen diese Verbindungen

dungen anscheinend in einigen der Gattungen (*Aloe*, *Astroloba*, *Asphodeline*, *Asphodelus* und *Bulbine*). Anthrachinone treten jedoch auch in den nah verwandten Hemerocallidaceae und Xanthorrhoeaceae s. str. auf (CHASE & al. 2000, PIRES & al. 2006). Die Präsenz von Anthrachinonen (eine mögliche Parallelentwicklung ausgenommen) wird daher als Synapomorphie für die Klade mit den Xanthorrhoeaceae s. l. betrachtet (PIRES & al. 2006). Steroidsaponine fehlen in allen anderen niedrigeren asparagoiden Familien, was möglicherweise ein plesiomorphes Merkmal darstellt (CHASE & al. 2000).

Einige, aber nicht alle Vertreter der Asphodelaceae zeigen sekundäres Dickenwachstum aufgrund eines sekundären Meristems. Dieses Merkmal ist auch bei Vertretern der Agavaceae, Convallariaceae, Iridaceae, Laxmanniaceae und Xanthorrhoeaceae s. str. zu finden. Bei den Monokotyledonen ist das Merkmal auf die Asparagales beschränkt, aber man nimmt an, dass es sich in den meisten dieser Familien unabhängig entwickelte. Alle Vertreter der Alooideae weisen sympodialen Wuchs auf, bei dem die terminale Infloreszenz in eine scheinbar laterale Stellung geschoben wird. Bei den Asphodeloideae zeigt nur die Gattung *Bulbine* diesen pseudolateralen Blütenstandstyp deutlich. Alle anderen Gattungen dieser Unterfamilie sind sympodial und der Wuchs repräsentiert einfach eine Verlagerung des Ausgangspunktes des nächsten Sympodiums von der Basis zur Spitze des vorhergehenden Sympodiums. Dieses Merkmal wurde bisher nicht außerhalb der Asphodelaceae festgestellt, aber es ist wahrscheinlich auch bei den baumartigen Gattungen der Agavaceae und Laxmanniaceae vorhanden. Wie die meisten Monokotyledonen, sind fast alle asparagoiden Lilien sympodial und die pseudolaterale Stellung der Blütenstände ist wahrscheinlich eine Voraussetzung um baumförmig zu werden (CHASE & al. 2000).

Asphodelaceae weisen die simultane Mikrosporogenese auf, die als Synapomorphie der Asparagales gilt. Die nah verwandten Hemerocallidaceae zeigen auch simultane Mikrosporogenese, während Xanthorrhoeaceae s. str. sukzessive Mikrosporogenese aufweist (RUDALL & al. 1997, PIRES & al. 2006), die in der letzteren Familie als Rückkehr zu einem plesiomorphen Zustand angesehen wird. In den Asparagales gibt es eine Verbindung von simultaner Mikrosporogenese und trichotomosulcatem Pollen. Alle untersuchten Taxa mit trichotomosulcatem Pollen haben auch simultane Mikrosporogenese. Jedoch haben bestimmte Taxa mit simultaner Mikrosporogenese gefurchte Pollenkörner, z. B. die Vertreter der Asphodelaceae (RUDALL & al. 1997).

Es gibt auch eine Kombination von Samenmerkmalen, die bei der Unterscheidung der Asphodelaceae nützlich sein kann. Die Samen der Asphodelaceae haben einen Arillus, ein Endosperm, das Lipide und Aleuron statt Stärke enthält, und der Embryo ist $\frac{3}{4}$ so lang wie das Endosperm. Samen mit Arillus gibt es auch bei den Johnsoniaceae und Hemerocallidaceae, aber die Kombination der drei Merkmale wurde bei keiner anderen Familie gefunden. Daher mögen diese drei Merkmale in Kombination nützlich sein, um die Asphodelaceae abzugrenzen. Jedoch ist eine gründliche Untersuchung dieser Merkmale notwendig, und mit Ausnahme des Arillus ist keines der Merkmale für die Bestimmung im Feld von nutzen (CHASE & al. 2000).

In jüngeren molekularen Stammbaumrekonstruktionen (PIRES & al. 2006) wird die Klade der Xanthorrhoeaceae s. l. (sensu ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP 2003) ganz klar unterstützt, sie ist Schwester zu einer Alliaceae-Asparagaceae-Klade. Die Xanthorrhoeaceae s. l.-Klade setzt sich aus drei Kladen zusammen, die den drei früher anerkannten Familien, namentlich den Asphodelaceae, Hemerocallidaceae und Xanthorrhoeaceae s. str. entspricht, wobei die Asphodelaceae-Klade Schwester zu den beiden anderen ist (DEVEY & al. 2006, PIRES & al. 2006).

Das Problem der fehlenden unterscheidenden Feldmerkmale ist nicht nur auf die Asphodelaceae beschränkt. Viele andere asparagoide Familien sind ebenfalls morphologisch sehr ähnlich und schwer anhand einiger weniger eindeutiger Merkmale zu erkennen. Wenn diese Familien mit dem Ziel der Monophylie in eine einzige Familie zusammengeworfen würden, müssten auch andere leicht unterscheidbare Gruppen, wie Orchidaceae, Xanthorrhoeaceae s. l., Iridaceae und Tecophilaeaceae, in diese einzelne große monophyletische Familie mit eingeschlossen werden (CHASE & al. 2000). Wenn die separaten Familien aufrechterhalten werden, verbleiben sie ohne leicht erkennbare unterscheidende Merkmale, was aber auch bloß eine Widerspiegelung des unvollständigen Kenntnisstandes sein mag. Viele Autoren bevorzugen die engeren Umschreibungen der Familien (CHASE & al. 2000), während andere sicher die simple Monophylie wählen und die Zusammenfassung dieser Familien in eine einzige große Familie bevorzugen werden. Die letztere Ansicht wurde zu einem gewissen Grad von der ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (2003) vorgeschlagen, aber es ist zweifelhaft, ob irgendwelche praktischen Vorteile aus solch einem extremen „lumping“-Ansatz zu erhalten sind.

Schlussfolgerungen

Die Asphodeloideae sind viel abweichender und heterogener als die Alooideae. Außerdem wurde die Monophylie der meisten Alooideae-Gattungen bisher nicht bestätigt: erste Hinweise deuten an, dass *Aloe* und *Haworthia* wohl polyphyletisch sind (TREUTLEIN & al. 2003a). Aus diesem Grund könnten die Befürworter der phylogenetischen Schule argumentieren, dass die Alooideae nicht als Unterfamilie, sondern als einzelne Gattung anerkannt werden sollten (CHASE & al. 2000). Diesem extremen „lumping“-Ansatz würde jedoch vehement von den Anhängern der traditionellen Schule widersprochen werden. Die Alooideae werden aufgrund des charakteristischen Karyotyps und der typischen Blattmorphologie als monophyletisch angesehen. Einige *Bulbine*-Arten haben ähnliche Karyotypen und eine ähnliche Blattmorphologie, aber sie werden von den Alooideae aufgrund der nicht röhrenförmigen, gewöhnlich gelben Blüten mit freien Tepalen und fehlendem Nektar ausgeschlossen. Die Ähnlichkeiten zwischen *Bulbine* und den Alooideae werden als nicht homolog angesehen (SMITH & VAN WYK 1991). *Kniphofia* ähnelt den Alooideae mehr in Bezug auf die Blütenmorphologie; und die röhrenförmigen Blüten mit verwachsenen Perianthsegmenten wurden als ausreichender Beleg gesehen, um *Kniphofia* in phylogenetischen Untersuchungen als Außengruppe zu den Alooideae zu nutzen. *Kniphofia* ist von den Alooideae aufgrund der augenscheinlich fehlenden Blattsukkulenz, dem v-förmigen Blattumriss (nicht halbmond- oder kahnförmig) getrennt, die Blattanatomie unterscheidet sich [Hauben aus wohldefinierten Fasern sowohl an den Xylem- und Phloem-Polen statt einer Haube aus dünnwandigen Parenchym-(Aloin)zellen am Phloem-Pol] und die Chromosomenrundzahl beträgt $x = 6$ (statt $x = 7$) (SMITH & VAN WYK 1991).

Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Gattungen der Asphodelaceae, und besonders den Alooideae, sind noch kaum geklärt. Daher reflektiert der gegenwärtige taxonomische Status nicht unbedingt die phylogenetischen Verwandtschaften und Beziehungen unter den sukkulenten Gattungen der Familie. Außerdem haben molekulare Daten angedeutet, dass seine Neubewertung der lange etablierten taxonomischen Konzepte notwendig ist (CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Eine morphologische kladistische Untersuchung der Alooideae durch SMITH & VAN WYK (1991) kam zu dem Schluss, dass der Einschluss von *Lomatophyllum* in *Aloe* und von *Chortolirion* und *Astroloba* in *Haworthia* auf der Basis von Holophylie (Monophylie) gerechtfertigt wer-

den kann. Sie folgerten, dass *Poellnitzia* jedoch ein getrenntes Taxon ist. *Poellnitzia* wurde später MANNING & SMITH (2000) in *Astroloba* eingeschlossen, weil die blütenmorphologischen Unterschiede Anpassungen an spezialisierte Bestäubersyndrome darstellen und weil andere als molekulare Merkmale eine nicht ausreichende Basis für die Anerkennung einer eigenen Gattung bilden würden, ein Ansatz, der die phylogenetische Schule widerspiegelt. Nichtsdestotrotz gibt es große Schwachpunkte in der gegenwärtigen Klassifikation, besonders da *Aloe* und *Haworthia* vielleicht nicht monophyletisch sind, das sollte in zukünftigen Studien berücksichtigt werden (SMITH & VAN WYK 1991, CHASE & al. 2000, TREUTLEIN & al. 2003a). Bevor die taxonomischen Konzepte erfolgreich neubewertet werden können, müssen mehr Taxa und mehr Daten in die phylogenetischen Analysen eingeschlossen werden. Daher regten SMITH & VAN WYK (1991) und TREUTLEIN & al. (2003a) an, dass die aktuellen taxonomischen Konzepte für die Aloioideae beibehalten werden, bis genauere taxonomische Revisionen der Gattungen verfügbar werden.

Verschiedene Formen taxonomischer und/oder phylogenetischer Daten wurden bereits von verschiedenen Autoren untersucht, aber nicht alle haben im gleichen Maße zur Förderung unseres Verständnisses der Beziehungen innerhalb der Asphodelaceae beigetragen. Die Untersuchung kryptischer Merkmale in der Familie hat zum Beispiel die Klassifikationsbemühungen eher kompliziert als Klarheit in die Verwandtschaftsverhältnisse zu bringen (SMITH & al. 2001). Andererseits lieferten Daten chemischer Merkmale neue Einsichten über die inner- und zwischenfamiliären Beziehungen. Die vergleichende Chemie liefert deutliche Hinweise für eine Vernetzung, was darauf deutet, dass Hybridisierung eine wichtige Rolle bei der Evolution der Gruppe spielte (VILJOEN 1999). Die Arten der meisten alooiden Gattungen kreuzen sich noch relative leicht. Die große Zahl von zwischen- und intragenerischen Hybriden, die in dieser Unterfamilie vorkommen, ist ein Hinweis, dass sie sehr nahe verwandt sind, zumindest zytogenetisch (SMITH & VAN WYK 1998, SMITH & STEYN 2004). Hybridisierungsschranken können sich sehr schnell entwickeln, selbst in nah verwandten Gruppen, daher bleibt das Fehlen solcher Schranken eine der wichtigsten Beweispunkte für die Phylogenie (SMITH & STEYN 2004).

References/Literatur

- ADAMS, S. P., I. J. LEITCH, M. D. BENNETT, M. W. CHASE A. R. & LEITCH (2000): Ribosomal DNA evolution and phylogeny in *Aloe* (Asphodelaceae). – *Amer. J. Bot.* **87**: 1578–1583.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (1998): An ordinal classification for the families of flowering plants. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* **85**: 531–553.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (2003): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. – *Bot. J. Linn. Soc.* **141**: 399–436.
- BAIJNATH, H. (1976): *Jodrellia*, a new genus of Liliaceae from tropical Africa. – *Kew Bull.* **32**: 571–578.
- BAIJNATH, H. (1977): Taxonomic studies in the genus *Bulbine* Wolf, s.l. – Ph.D. (Botany) Thesis, University of Reading.
- BAKER, J. G. (1876): Revision of the genera and species of Anthericaceae and Eriospermaeae. – *J. Linn. Soc.* **15**: 253–363.
- BAKER, J. G. (1880): A synopsis of Aloineae and Yuccoideae. – *J. Linn. Soc.* **18**: 148–241.
- BALUSKA, F., S. MANCUSO & D. VOLKMAN (eds.) (2006): Communication in plants: neuronal aspects of plant life. – Berlin: Springer.
- BATISCH, A. J. G. C. (1802): *Tabula affinitatum regni vegetabilis*. – Weimar: Landes-Industrie Comptair.
- BAYER, B. (1999): *Haworthia* revisited. A revision of the genus. – Hatfield: Umdaus Press.
- BEAUMONT, J., D. F. CUTLER, T. REYNOLDS & J. G. VAUGHAN (1985): The secretory tissue of aloes and their allies. – *Israel J. Bot.* **34**: 265–282.
- BRICKELL, C. D., M. CRAWLEY, J. CULLEN, D. G. FRODIN, M. GARDNER, C. GREY-WILSON, J. HILLIER, S. KNEES, R. LANCASTER, B. F. MATHEW, V. A. MATTHEWS, T. MILLER, H. F. NOITIE, S. NORTON, H. J. OAKELEY, J. RICHARDS & J. WOODHEAD (2008): Do the views of users of taxonomic output count for anything? – *Taxon* **57**: 1047–1048.
- BRUMMITT, R. K. (1992): Vascular plant families and genera. – Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew.
- BRUMMITT, R. K. (2008): Evolution in taxonomic perspective. – *Taxon* **57**: 1049–1050.
- CHASE, M. W., A. Y. DE BRUIJN, A. V. COX, G. REEVES, P. J. RUDALL, M. A. T. JOHNSON & L. E. EGUIARTE (2000): Phylogenetics of Asphodelaceae (Asparagales): an analysis of plastid *rbcl* and *trnL-F* DNA sequences. – *Ann. Bot.* **86**: 935–951.
- CODD, L. E. (2005): *Kniphofia*. – In: G. GERMISHUIZEN & B. A. MOMBERG (eds.): *Flora of Southern Africa* **5**(Part 1, Fasc. 2): Asphodelaceae (First part): *Kniphofia*. Pretoria: South African National Biodiversity Institute.
- CRONQUIST, A. (1981): An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press.
- CRONQUIST, A. (1988): The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. – New York: New York Botanical Gardens.
- DAHLGREN, R. M. T. & H. T. CLIFFORD (1982): The monocotyledons: a comparative study. – London: Academic Press.
- DAHLGREN, R. M. T., H. T. CLIFFORD & P. F. YEAO (1985): The families of monocotyledons: structure, evolution and taxonomy. – Berlin: Springer.
- DEVEY, D. S., I. LEITCH, P. J. RUDALL, J. C. PIRES, Y. PILLON & M. W. CHASE (2006): Systematics of Xanthorrhoeaceae sensu lato, with an emphasis on *Bulbine*. – In: J. T. COLUMBUS, E. A. FRIAR, J. M. PORTER, L. M. PRINCE & M. G. SIMPSON (eds.): *Monocots: comparative biology and evolution (excluding Poales)*: 345–351. Claremont, California: Rancho Santo Ana Botanic Garden.
- GOVAERTS, R. (2007): World checklist of Xanthorrhoeaceae. – The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.kew.org/wcsp/monocots/> (accessed May 2007).
- HANSEN, D. M., J. M. OLESEN, T. MIONE, S. D. JOHNSON & C. B. MÜLLER (2007): Coloured nectar: distribution, ecology, and evolution of an enigmatic floral trait. – *Biol. Rev.* **82**: 83–111.
- HARGREAVES, A. L., L. D. HARDER & S. D. JOHNSON (2008): *Aloe inconspicua*: the first record of an exclusively insect-pollinated aloe. – *S. African J. Bot.* **74**: 606–612.
- HÖRANDL, E. (2007): Neglecting evolution is bad taxonomy. – *Taxon* **56**: 1–5.
- HUTCHINSON, J. (1959): The families of flowering plants **2**: Monocotyledons. 2nd ed. – Oxford: Clarendon Press.
- JOHNSON, S. D., A. L. HARGREAVES & M. BROWN (2006): Dark, bitter-tasting nectar functions as a filter of flower visitors in a bird-pollinated plant. – *Ecology* **87**: 2709–2716.
- LEV-YADUN, S. (2001): Aposematic (warning) coloration associated with thorns in higher plants. – *J. Theor. Biol.* **210**: 385–388.
- LEV-YADUN, S. & M. INBAR (2002): Defensive ant, aphid and caterpillar mimicry in plants? – *Biol. J. Linn. Soc.* **77**: 393–398.
- LEV-YADUN, S., M. INBAR, I. IZHAKI & G. NE'EMAN (2002): Colour patterns in vegetative parts of plants deserve more research attention. – *Trends Plant Sci.* **7**: 59–60.
- LIAO, H. M., X. Y. SHENG & Z. H. HU (2006): Ultrastructural studies on the process of aloin production and accumulation in *Aloe arborescens* (Asphodelaceae) leaves. – *Bot. J. Linn. Soc.* **150**: 241–247.
- LINNAEUS, C. (1753): *Species plantarum* **1**. – Stockholm: Impensis Laurentii Salvii.
- MAYR, E. & W. J. BOCK (2002): Classifications and other ordering systems. – *J. Zool. Syst. Evol. Research* **40**: 169–194.
- MANNING, J. C. & G. F. SMITH (2000): The genus *Poellnitzia* included in *Astroloba*. – *Bothalia* **30**: 53.
- NIEMELÄ, P. & J. TUOMI (1987): Does the leaf morphology of some plants mimic caterpillar damage? – *Oikos* **50**: 256–257.
- ÖBERMEYER, A. A. (1962): A revision of the South African species of *Anthericum*, *Chlorophytum* and *Trachyandra*. – *Bothalia* **7**: 711–759.
- PERRY, P. L. (1999): *Bulbinella* in South Africa. – *Strelitzia* **8**: 1–77.

- PIRES, J. C., I. J. MAUREIRA, T. J. GIVNISH, K. J. SYTSM, O. SEBERG, G. PETERSON, J. I. DAVIS, D. W. STEVENSON, P. J. RUDALL, M. F. FAY & M. W. CHASE (2006): Phylogeny, genome size, and chromosome evolution of Asparagales. – In: J. T. COLUMBUS, E. A. FRIAR, J. M. PORTER, L. M. PRINCE & M. G. SIMPSON (eds.): *Monocots: comparative biology and evolution (excluding Poales)*: 287–304. Claremont: Rancho Santo Ana Botanic Garden.
- REYNOLDS, G. W. (1950): *The aloes of South Africa*. – Mbabane, Swaziland: The Aloes Book Fund.
- REYNOLDS, G. W. (1966): *The aloes of tropical Africa and Madagascar*. – Mbabane, Swaziland: The Aloes Book Fund.
- RIET, W. B. VAN DER (1977): *Aloe modesta*, our fragrant aloe. – *Veld & Flora* **63**: 20–23.
- ROWLEY, G. D. (1996): The berried aloes: *Aloe* Section *Lomatophyllum*. – *Excelsa* **17**: 59–62.
- RUDALL, P. J., C. A. FURNESS, M. W. CHASE & M. F. FAY (1997): Microsporogenesis and pollen sulcus type in Asparagales (Liliana). – *Can. J. Bot.* **75**: 408–430.
- SMITH, G. F. (1993): Familial orthography: Aloaceae vs. Aloaceae. – *Taxon* **42**: 87–90.
- SMITH, G. F. & E. M. A. STEYN (2004): Taxonomy of Aloaceae. – In: T. REYNOLDS (ed.): *Aloes: the genus Aloe*: 13–36. London: CRC Press.
- SMITH, G. F. & A. E. VAN WYK (1992): Systematic leaf anatomy of selected genera of southern African Alooideae (Asphodelaceae). – *S. African J. Bot.* **58**: 349–357.
- SMITH, G. F. & B.-E. VAN WYK (1991): Generic relationships in the Alooideae (Asphodelaceae). – *Taxon* **40**: 557–581.
- SMITH, G. F. & B.-E. VAN WYK (1998): Asphodelaceae. – In: K. KUBITZKI (ed.): *The families and genera of flowering plants* **3**: 130–140. Berlin & Heidelberg: Springer.
- SMITH, G. F. & B.-E. VAN WYK, E. M. A. STEYN & I. BREUER (2001): Infrageneric classification of *Haworthia* (Aloaceae): perspectives from nectar sugar analysis. – *Syst. Geogr. Pl.* **71**: 391–397.
- STEYN, E. M. A. & G. F. SMITH (1998): Ovule orientation, curvature and internal structure in the Aloaceae. – *S. African J. Bot.* **64**: 192–197.
- STEYN, E. M. A. & G. F. SMITH (2001): Are ovules and seeds in *Lomatophyllum* Willd. (*Aloe* Sect. *Lomatophyllum sensu auct.*) anatropous and exarillate? – *Bothalia* **31**: 237–240.
- Stevens, P. F. (2001 onwards): *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]. – <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (accessed May 2009).
- SYMES, C. T. & S. W. NICOLSON (2008): Production of copious dilute nectar in the bird-pollinated African succulent *Aloe marlothii* (Asphodelaceae). – *S. African J. Bot.* **74**: 598–605.
- SYMES, C. T., S. W. NICOLSON & A. E. McKECHNIE (2008): Response of avian nectarivores to the flowering of *Aloe marlothii*: a nectar oasis during dry South African winters. – *J. Ornithol.* **149**: 13–22.
- TREUTLEIN, J., G. F. SMITH, B.-E. VAN WYK & M. WINK (2003a): Phylogenetic relationships in Asphodelaceae (subfamily Alooideae) inferred from chloroplast DNA sequences (*rbcl*, *matK*) and from genomic fingerprinting (ISSR). – *Taxon* **52**: 193–207.
- TREUTLEIN, J., G. F. SMITH, B.-E. VAN WYK & M. WINK (2003b): Evidence for the polyphyly of *Haworthia* (Asphodelaceae Subfamily Alooideae; Asparagales) inferred from nucleotide sequences of *rbcl*, *matK*, ITS1 and genomic fingerprinting with ISSR-PCR. – *Plant Biol.* **5**: 513–521.
- VILJOEN, A. (1999): A chemotaxonomic study of the phenolic leaf compounds in the genus *Aloe*. – Ph.D. thesis, Rand Afrikaans University.
- VILJOEN, A., B.-E. VAN WYK & F. R. VAN HEERDEN (1998): Distribution and chemotaxonomic significance of flavonoids in *Aloe* (Asphodelaceae). – *Pl. Syst. & Evol.* **211**: 31–42.
- WYK, A. E. VAN (2007): The end justifies the means. – *Taxon* **56**: 645–648.

Ronell R. Klopfer

Biosystematics Research and Biodiversity Collections Division, South African National Biodiversity Institute, Private Bag X101, 0001 Pretoria, South Africa

Abraham E. van Wyk

H.G.W.J. Schweickerdt Herbarium, Department of Plant Science, University of Pretoria, 0002 Pretoria, South Africa

Gideon F. Smith

Office of the Chief Director: Biosystematics Research and Biodiversity Collections, South African National Biodiversity Institute, Private Bag X101, 0001 Pretoria, South Africa / Acocks Chair, H.G.W.J. Schweickerdt Herbarium, Department of Plant Science, University of Pretoria, 0002 Pretoria, South Africa