

D. Diskussion der Ergebnisse

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Boissiera : mémoires de botanique systématique**

Band (Jahr): **51 (1996)**

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

D. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

I. Die Umgrenzung der Gattungen bzw. Gruppen von Gattungen nach Achänenmerkmalen.

Wie eingangs (S. 27) erwähnt wurde, lassen sich die 14 Gattungen auf Grund bestimmter Merkmale oder Merkmalskombinationen in 6 Gattungs-Gruppen einteilen; 3 dieser auf Tribusebene recht isoliert stehenden Gruppen umfassen jeweils nur eine monotypische Gattung (*Cardopatium*-, *Tugarinovia*- und *Cousiniopsis*-Gruppe); alle werden jedoch durch gemeinsame, für die Tribus typische Merkmale zusammengehalten. In den restlichen 3 Gattungs-Gruppen sind 2-5 Gattungen zusammengefaßt. Zwei von ihnen, die *Staelina*- und die *Carlina*-Gruppe, stehen sich durch Gemeinsamkeiten im Pappusbau nahe, weichen aber im Bau ihrer Testaepidermis voneinander ab. Die 3. Gruppe, die 4 Gattungen umfassende *Xeranthemum*-Gruppe nimmt durch spezielle morphologische und anatomische Fruchtmerkmale in der Tribus eine ebenfalls isolierte Stellung ein.

Untersucht man die Beschreibungen der 14 Gattungen der *Carlineae* (vgl. auch Schlüssel und Tab. 1) nach den eingangs geschilderten Merkmalen, so kann man feststellen, daß einige von ihnen oder Komplexe von ihnen für einzelne Gattungen, andere für mehrere Gattungen charakteristisch sind. Weitere Merkmale treten bei sämtlichen Gattungen auf und lassen sich, wie wir unten zeigen werden, zur Abgrenzung der verschiedenen Tribus mit heranziehen.

Im folgenden sollen die Merkmale vorgestellt werden, die für die systematische Stellung bzw. ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen von besonderem Wert sind:

1. *Pappus* (vgl. Tab. 1, Seite 17): einfach, zweifach (doppelt), dreifach, Aufbau der Pappuselemente (einfache oder zusammengesetzte Borsten, Schuppen), Randbeschaffenheit (Form der Querschnitte, Fiederung).
2. *Achänenmerkmale*: Form der Achänen, Krönchenbildung und apikales Achänenende mit Pappusinsertion, Anzahl der Längsrippen, Behaarung, histologische Merkmale des Perikarps, Orientierung und histologische Struktur der Ränder der Ablösungsstellen.
3. *Samen*: Form von Funikulus und Integumentspitze (hilum), Form des Embryos. Anatomische Merkmale: Beschaffenheit der Testaepidermis, subepidermales Gewebe, eventuelle Verzweigung der Gefäße, Innervation der Kotyledonen, Form des Embryos.

Die Reihenfolge in den nun zu charakterisierenden Gattungs-Gruppen ist nicht willkürlich gewählt worden. Es wurde davon ausgegangen, daß Gruppen mit Merkmalen wie z.B. ein einfacher, schuppenförmiger Pappus und einfache, parenchymatische Testaepidermiszellen als primitiver anzusehen sind als solche mit Merkmalen wie ein 3-facher, zusammengesetzter Pappus und kollenchymatische Testaepidermiszellen mit speziellen Wandversteifungen.

Im folgenden sollen die 6 Gruppen karpologisch charakterisiert werden:

1. *Cardopatium*-Gruppe

Das Perikarp der gedrunenen, spindelförmigen Achänen verjüngt sich am oberen Ende zu einer "Apikalplatte", deren Rand die 8-10 hyalinen, 1-reihig angeordneten, am Rande

unregelmäßig eingerissenen, nicht abfallenden Pappusschuppen aufsitzen. Die Schaftzellen der Zwillingshaare sind bis zu den Basalzellen voneinander getrennt.

Das gesamte parenchymatische Testagewebe ist 4-6 Zellagen stark und wird nach außen durch längliche, parenchymatische Epidermiszellen abgeschlossen; die 3-5 Lagen subepidermaler Zellen sind \pm "isodiametrisch", verfügen aber über Zellwandvorstülpungen, mit denen sie sich ineinander verzahnen und so ein interzellularenfreies Gewebe bilden; ihre Zellwände sind etwas verdickt und verholzt. Der Endospermsack war bei den untersuchten Objekten stets 3 Zellagen stark.

Merkmale aus dem Infloreszenz- und dem Blütenbereich, sowie der Achänenbehaarung lassen keinen Zweifel an ihrer Stellung in den *Carlineae* aufkommen. Trotzdem nimmt die einzige Gattung dieser Gruppe, *Cardopatum*, schon wegen des Pappusbaues und des Testagewebes eine isolierte Stellung ein.

2. *Staelina*-Gruppe

Die Beziehungen der beiden hierher gehörenden Gattungen *Staelina* und *Hirtellina* wurden bereits ausführlich diskutiert. Hier seien nur kurz die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale ihrer Früchte zusammengefaßt:

1. *Staelina*: Die Achänen sind länglich-obovat bis keulenförmig; am apikalen Ende wird ein krönchenförmiger Perikarpteil \pm deutlich abgegliedert, dem ein deutlich abgesetzter Pappus aufsitzt. Die Perikarpoberfläche ist \pm glatt und völlig kahl. Die Ablösungsstelle ist rundlich und basal bis basal/lateral orientiert. Der Pappus ist einfach, einreihig und abfallend; jede Borste setzt sich aus einer glatten bis schwach rauhen Borstenrhachis und 3-5 seitlichen, glatten Fiederpaaren zusammen.

Das apikale Perikarpgewebe weist zwei seitliche Einschnürungen auf; ihre Zellen verfügen über nur schwach verdickte und verholzte Zellwände; zwischen diesem und dem verholzten Pappusgewebe befindet sich ein 4-schichtiges, dünnwandiges, mit Phytomelanen gefülltes Ablösungsgewebe für den Pappus. Die Zellen der Perikarpepidermis sind langgestreckt, parenchymatisch und tragen nie Haare. Das Gewebe der Perikarpbasis besteht aus länglichen Parenchymzellen, deren weitläufiges Interzellularsystem mit Phytomelanen angefüllt ist. Die Epidermiszellen der Testa sind prosenchymatisch, innere Tangentialwände wie auch die Radial(Seiten-)wände sind mäßig verdickt und wenig verholzt; 1/10 der letzteren sowie die äußeren Tangentialwände bleiben parenchymatisch.

2. *Hirtellina*: Die länglichen, spindelförmigen Achänen laufen apikal in ein \pm tellerförmiges Achänenende aus, dessen Rand direkt in den Pappus übergeht. Die Perikarpoberfläche ist dicht mit Zwillingshaaren bedeckt. Die Ablösungsstelle ist basal-lateral orientiert und weist eine abaxiale Gewebespanne auf. Der Pappus ist einfach, 1-reihig, nicht abfallend und borstenförmig; die randlich bebärteten Borsten setzen sich aus einem im Querschnitt vierkantigen Grundelement und 3-5 ihm aufsitzende Teilborsten zusammen.

Das apikale Perikarpgewebe besteht aus \pm apikalwärts orientierten Sklerenchymzellen; diese setzen sich direkt, ohne parenchymatisches Trenngewebe, in das Pappusgewebe fort. Zahlreiche parenchymatische Epidermiszellen des Perikarps sind in Zwillingshaare tragende

Basalzellen umgewandelt. Die Epidermiszellen an der Perikarpbasis sind stark verkürzt und verholzt (Gewebespange). Die Epidermiszellen der Testa gleichen denen von *Staelina*.

Wie die Gegenüberstellung der Merkmale zeigt, reichen diese völlig aus, die generische Trennung zu rechtfertigen. Andererseits weist die Übereinstimmung im Bau der Testaepidermis wie auch die Ähnlichkeit der Merkmale in Habitus und Involukralbereich auf die nahe Verwandtschaft dieser Gattungen hin.

3. *Carlina*-Gruppe

Die *Carlina*-Gruppe umfaßt 5 Gattungen, nämlich *Carlina*, *Chamaeleon*, *Atractylis*, *Atractylodes* und *Thevenotia*. Gemeinsam sind ihnen allen die lang gefiederten Pappusborsten mit ihrer im Querschnitt trapezförmigen Borstenrhachis (vgl. Tab. 1, S. 17); während die lang gefiederten Pappusborsten der letzten drei Gattungen einfach sind, sind die von *Carlina* und *Chamaeleon* zusammengesetzte Borsten (vgl. Fig. 5c-d mit Fig. 5e-f), d.h. sie bestehen aus einem Grundelement, dem apikal ca. 3-5 ebenfalls lang gefiederte Teilborsten aufsitzen. Die pro-senchymatischen Epidermiszellen der Testa weisen die Gemeinsamkeit auf, daß ihre inneren Tangential- und Längswände durch spangenförmige, seltener ringförmige, untereinander oft verbundene Wandversteifungen verstärkt sind.

Diese Gattungsgruppe ist offensichtlich über *Hirtellina* mit der vorigen Gruppe verwandt, sind ihre Achänen doch mit Zwillingshaaren bedeckt und ist doch der Pappus beider Gattungen von gleichem Bau. Wesentliche Abweichungen bestehen natürlich im Bau der einfacheren Testaepidermiszellen.

Als gemeinsames Merkmal für diesen Gattungskomplex ließe sich noch anfügen, daß sich der gesamte Pappus, durch die apikale Gewebekalotte des Perikarps ("Apikalplatte") zusammengehalten, von der ausgereiften Frucht ablöst.

4. *Xeranthemum*-Gruppe

Die Gattungen dieser Gruppe, *Xeranthemum*, *Amphoricarpos*, *Chardinia* und *Siebera*, bilden nach morphologischen und anatomischen Fruchtmerkmalen eine natürliche Einheit. Drei von ihnen, *Xeranthemum*, *Chardinia* und *Siebera* wurden zusammen mit *Cardopatium* und zwei *Mutisieae*-Gattungen schon von CASSINI (1829) in seiner Sektion Carlinées-Xéranthémées zusammengefaßt. Später stellte LESSING (1832b) die Gattungen *Xeranthemum* und *Chardinia* in seine Subtribus *Xeranthemeae*. De CANDOLLE (1838) übernahm diese Gliederung und fügte ihr, wie es vorher CASSINI tat, die Gattung *Siebera* hinzu. Wir konnten im Rahmen dieser Untersuchungen die Gruppe durch *Amphoricarpos* ergänzen, da sie von der folgenden Beschreibung nur durch ihre linealisch-schuppenförmigen, aber zum Rand hin ebenfalls abgeflachten Borsten von den übrigen 3 Gattungen abweicht (vgl. Tab. 1, S. 17).

Die Oberfläche der länglich-obkonischen, im Querschnitt rundlichen Achänen fällt durch ihre zahlreichen Längsrippen auf, die meist dicht mit oft eng anliegenden Zwillingshaaren bedeckt sind. Dem Rand des apikalen Achänenendes sind länglich-lanzettliche, etwas hyaline,

am Rande meist kurz gezähnelte Pappusschuppen von harter Konsistenz inseriert. Die Ablösungsstellen sind basal-lateral bis lateral/adaxial orientiert und auf der abaxialen Seite durch einen weißlich- bis gelblich-glänzenden Kragen oder eine ebensolche Lasche gekennzeichnet.

Auffallend ist, daß bei allen Gattungen zumindest ein großer Teil der randständigen Achänen steril, länglich, abgeflacht und z.T. geflügelt ist; der Pappus dieser Früchte kann ganz fehlen, oder seine Borsten sind in Anzahl, Länge und Breite reduziert.

Das Perikarp wird aus zahlreichen (15-30) aus Sklerenchymfasern aufgebauten Längsrippen mit den in ihnen verlaufenden Längsgefäßen und einem sie verbindenden "Parenchymgewebe" aufgebaut. Die Zellen des mesokarpalen Parenchymgewebes sind je nach Gattungen längliche, dünnwandige, aber zur Zeit der Fruchtreife abgestorbene Zellen, die entweder durch ring- und netzförmige Wandablagerungen gekennzeichnet sind, oder sie verfügen über kurze "armartige", großflächig getüpfelte Wandvorwölbungen, mit denen sie mit den Nachbarzellen kommunizieren, wodurch ein reichverzweigtes Interzellularsystem entsteht. Der Same ist dem Perikarp relativ weit oberhalb der Ablösungsstelle inseriert, wodurch ein von uns als Karpophor bezeichneter Achänenabschnitt entsteht. Die Testaepidermis besteht aus prosenchymatischen Zellen, bei denen sowohl die Tangential- als auch die Radialwände gleichmäßig, aber nicht stark verdickt und verholzt sind; in Querschnitten erscheinen diese Zellen gestaucht obovat.

Die *Xeranthemum*-Gruppe stellt innerhalb der Tribus auch wegen der morphologisch-karpologischen Merkmale eine isoliert stehende Pflanzengruppe dar, was auch CASSINI (1827) erkannte und ihn dazu veranlaßte, für sie eine eigene Sektion aufzustellen. Unverständlich ist nur, weswegen er auch *Cardopatum* in diese Sektion mit einbezog, wo sie doch in fast allen morphologischen Frucht- wie auch Infloreszenz- und Blütenmerkmalen von den übrigen Vertretern dieser Gruppe abweicht.

5. *Tugarinovia*-Gruppe

Die Achänen sind keulenförmig; während die der Köpfchenmitte im Querschnitt elliptisch sind, weisen die übrigen von der Bauchseite her abgeflachte Früchte auf. Der doppelte Pappus ist borstenförmig und nicht abfallend: die Borsten des äußeren sind sehr fein, etwas tordiert und einreihig angeordnet; die des inneren dagegen stehen in 2-3 Reihen, sind gerade, wesentlich breiter und doppelt so hoch wie die des äußeren.

Das Perikarp bildet an der Basis ein kurzes Karpophor aus. Die Testaepidermis setzt sich aus napfförmigen Kollenchymzellen mit nur schwach verdickten und verholzten inneren Tangential- und Seitenwänden zusammen; die äußeren Tangentialwände behalten ihre parenchymatische Konsistenz bei.

An Hand genauer Merkmalsanalysen der reproduktiven Teile der Pflanze (Involukrum, Blütenboden, Blüten, Achänen und Pollenkörner konnten wir (DITTRICH & al., 1987) sicherstellen, daß *Tugarinovia* eine *Carlineae* und keine *Inuleae* ist, zu denen sie früher gerechnet wurde. Es zeigte sich jedoch auch, daß die Stellung der Gattung wegen mehrerer Merkmale (Wuchsform, Achänen, Pappus und Pollen) innerhalb der Tribus zwar ihre Berechtigung hat, in ihr jedoch eine recht isolierte Stellung einnimmt. Das konnte durch die anatomischen

Achänenmerkmale wie die karpophorartige, völlig parenchymatische Karpellbasis und die kolenchymatischen, napfförmigen Epidermiszellen der Testa bestätigt werden. Sowohl diese Merkmale, wie auch die oben erwähnten, haben uns dazu veranlaßt, für die monotypische Gattung eine eigene Gruppe, die *Tugarinovia*-Gruppe zu schaffen.

6. *Cousiniopsis*-Gruppe

Die gedrungenen, obovaten Achänen gehen am apikalen Ende direkt in den 3-fachen, nicht abfallenden Pappus über: der äußere ist einreihig, borstenförmig und basal z.T. verwachsen; während der mittlere Pappus aus 8-10 hyalinen, unregelmäßig gezähnelten, begrannnten, einreihig angeordneten aber freien Schuppen besteht, setzt sich der innere aus 5 seitlich zu einem apikal gefransten und begrannnten Gewebemantel zusammen.

Die apikal verjüngten Achänen laufen in eine tellerförmige Apikalplatte aus, deren äußere, parenchymatische Hälfte direkt in das sklerenchymatische Gewebe des äußeren und mittleren Pappus übergeht. Zwischen dem mittleren und dem inneren Pappus wird die Apikalplatte von einem 2-schichtigen Gewebe mit sklerenchymatischen, lang und parallel zu den Radialwänden getüpfelten Zellen abgeschlossen, die auch die Abseite des inneren Pappus aufbauen, während ihre Oberseite aus parenchymatischen Zellen besteht.

Ein apikales Ringgefäß konnte von uns nicht nachgewiesen werden. Die Epidermiszellen der Testa sind langgestreckt und durch ihre wellenförmigen bis armförmigen, relativ stark verdickten Radialwände mit den Nachbarzellen verzahnt. Der Embryo wird von einem einschichtigen Endospermsack umhüllt; sein flaches Hypokotyl verjüngt sich, im Gegensatz zu denen der übrigen Gattungen der Tribus, an der Basis plötzlich in die nur halb so breite Radicula.

Durch den bei keiner Gattung auftretenden Merkmalskomplex, 3-facher Pappus und dessen anatomischer Aufbau, wahrscheinlich fehlendes Ringgefäß, die abweichende Form des Embryos und vor allem die eigenartige Form der Epidermiszellen der Testa, nimmt *Cousiniopsis* innerhalb der Tribus eine recht isolierte Stellung ein; aus diesem Grunde schufen wir für diese monotypische Gattung ebenfalls eine eigene Gruppe, die *Cousiniopsis*-Gruppe.

Die Behauptung von MEUSEL & al. (1990), daß die Achänen von *Cousiniopsis* ähnlich zusammengesetzte Pappusborsten wie *Carlina* und "*Staelina*" tragen, konnte von uns nicht bestätigt werden (siehe S. 57 und Fig. 11a¹-b¹). Wegen der völlig abweichenden Achänen- und Pappusmerkmale ist die von MEUSEL & al. (1994) angenommene nähere Beziehung zu *Carlina* in Frage gestellt.

II. Wert der Achänenmerkmale auf Tribusebene

CASSINI (1818) erarbeitete in seiner "Cinquième mémoire sur l'ordre des synanthérées" die "fondemens de la synanthérogaphie", die die Prinzipien seiner neuen Untersuchungsmethode darstellen. Diese waren die Grundlage für seine, 1819 (siehe auch 1828) veröffentlichte "Sixième Mémoire", in der er die Compositen in 20 Tribus aufteilt und beschreibt. Bei seiner Einteilung spielten neben Merkmalen der Blüte, des Involukrums und des

Köpfchenbodens besonders die von Achäne und Pappus eine bedeutende Rolle. Die *Cynarocephalae* (= *Cynareae* nom. illeg.) teilt er in 4 Tribus auf, die Echinopsées (*Echinopseae*), die Carlinées (*Carlineae*), die Centauriées (*Centaurieae*), und die Carduinées (*Carduineae*). Im selben Artikel weist CASSINI auf die enge Verwandtschaft der letzten beiden Tribus hin, die sich nur in einigen Achänen- und Pappusmerkmalen unterscheiden und daß es eigentlich besser wäre, sie nur als Subtribus der *Carduineae* aufzufassen.

Diese Vierteilung der "Cynareen" wird, sieht man von der Gliederung dieser Gruppe durch einige Systematiker wie LESSING (1832a) und De CANDOLLE (1838) ab, beibehalten, so auch von BENTHAM (1873a), BOISSIER (1875) und HOFFMANN (1890-94), die die "Cynareae" in 4 gleichrangige Subtribus unterteilen; dazu muß bemerkt werden, daß auch BOISSIER, wie vorher schon CASSINI (1817, 1819) die engen Beziehungen zwischen *Carduinae* und *Centaureinae* erkannt hatte.

In neuerer Zeit sind die Meinungen über die systematische Bewertung der vier Gruppen der *Cynarocephalae* geteilt. Während WAGENITZ (1964) die vier Gruppen als Subtribus der *Cardueae* auffaßt, stellt er 1976 die Zugehörigkeit von *Echinops* zu den *Cardueae* wegen einer Anzahl wichtiger Merkmale in Frage (Achänenanatomie, Achänenhaare, Fehlen von Sekretionsorganen im vegetativen Bereich (MEINHEIT, 1907), schwefelhaltige Acetylene).

Kürzlich kam BREMER (1994) auf der Grundlage von cladistisch-morphologischen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die *Cardueae* im Sinne von BENTHAM & HOOKER monophyletischen Ursprungs seien. Leider wurden dabei eine Reihe von Merkmalen, die für die Umgrenzung der Tribus wichtig sind (siehe Tab. 3, S. 67) nicht berücksichtigt und andere aus dem Blütenbereich unterbewertet.

SUSANNA & al. (1995) haben an Cardueen phyto-genetische Untersuchungen von ITS (internal transcribed spacers) von rDNA vorgenommen, die auf einen monophyletischen Ursprung hinzuweisen scheinen. Dabei wird den *Carlineae* (einzige untersuchte Art: *Atractylis humilis*) und den *Echinopeae* (einzige untersuchte Art: *Echinops ritro*) eine Basisstellung unklaren Ursprungs zugeschrieben. Diese Untersuchungen sollten jedoch auf eine breitere Basis gestellt und im Zusammenhang mit den übrigen Merkmalen diskutiert werden.

Wir konnten (DITTRICH, 1978) auf der Basis von Infloreszenz-, blütenmorphologischen und fruchtmorphologischen Merkmalen die Gliederung der *Cynarocephalae* von CASSINI (1817, 1819) in drei Tribus, nämlich die *Echinopeae*, *Carlineae* und *Cardueae* bestätigen; letztere ist in die miteinander nahe verwandten Subtribus *Carduinae* und *Centaureinae* aufzugliedern. Zu einer identischen Schlußfolgerung kamen SINGH & PANDEY (1984), die die *Cynarocephalae* an Hand einiger Vertreter anatomisch und embryologisch untersuchten.

Diese Einteilung konnte auch durch WAGNER (1977) und FISCHER & JENSEN (1990) bestätigt werden:

WAGNER (1977) machte deutlich, daß die Inhaltsstoffe der *Cardueae* und besonders die der *Centaureinae* strukturell wesentlich differenzierter sind als die der *Echinopeae* und die der *Carlineae*. Letztere verfügen darüber hinaus über spezielle Polyacetylene, einfache Flavonoide und Alkaloide, die weder bei den *Cardueae* s. str. noch in anderen Tribus anzutreffen sind.

FISCHER & JENSEN (1990) haben an der Tribus *Cardueae* s. lat. phyto-serologische Untersuchungen durchgeführt; diese haben ergeben, daß das traditionelle "Cynareae"-Konzept nicht den phylogenetischen Beziehungen entspricht; die Autoren kommen zum Schluß, daß sich

einerseits die *Carduinae* und die *Centaureinae* serologisch sehr nahe stehen; andererseits bestehen weder zwischen den *Carlineae* und *Echinops* noch zwischen diesen und den *Cardueae* engere Beziehungen, weswegen vorgeschlagen wird, die *Carlineae* und *Echinopeae* als eigene Tribus neben die *Cardueae* s.str. zu stellen. Interessant ist auch die isolierte Stellung von *Xeranthemum* innerhalb der *Carlineae* auf serologischem Gebiet; das bestätigt unsere karpologischen Ergebnisse, die wir für die gesamte *Xeranthemum*-Gruppe feststellen konnten. Vielleicht sollte sie, wie CASSINI es getan hat, als eigene Subtribus abgetrennt werden.

In der vorliegenden Studie konnten sämtliche Arten fast aller Gattungen (nur eine Artenauswahl bei *Atractylis* und *Echinops*) auf fruchtmorphologische und -anatomische Merkmale hin untersucht werden. Die Ergebnisse dieser Studie erlaubten es uns, unsere (DITTRICH, 1978) Einteilung sowie den polyphyletischen Ursprung der *Cardueae* s.lat. zu bestätigen. Im folgenden sollen nun die wichtigsten Achänenmerkmale dieser beiden Tribus, die für die Klassifizierung auf Tribusebene von Bedeutung sind, denen der *Cardueae* (DITTRICH, in Vorbereitung) gegenübergestellt werden.

Die wichtigsten karpologischen Merkmale und deren hauptsächlichste Ausprägungsformen, die für die Bewertung der Tribus von Wichtigkeit sind, wurden in Tab. 3 (S. 67) zusammengefaßt: es handelt sich um den Bau von Apikalplatte, und Perikarp mit seinem Leitbündelverlauf, die Behaarung, die Ablösungsstelle, den Samenbau (Testaepidermis, Leitbündelverlauf) und den Pappus.

Vergleicht man die einzelnen Merkmale bei den in Tab. 3 gegenübergestellten Tribus, so erkennt man deutlich, daß sich diese gut gegeneinander abgrenzen lassen.

So unterscheiden sie sich in ihrem Leitbündelsystem (Anzahl und Verlauf der Längsgefäße, Vorhandensein und Ausprägung der apikalen Ringgefäße, sowie Verzweigungsgrad der Funikular- und Integumentgefäße).

Ein weiteres wichtiges tribusbegrenzendes Merkmal ist die Behaarung: mehrzellreihige Haare bei den *Echinopeae*, Zwillingshaare bei den *Carlineae* und 1- bis 2-zellige Schlauchhaare oder kahle Achänen bei den *Cardueae*.

Die Tribus lassen sich auch an Hand histologischer Unterschiede der Testaepidermis gut voneinander trennen: einfache langgestreckte Parenchymzellen kommen mit Ausnahme einer monotypischen Gattung der *Carlineae* (*Cardopatium*) nur bei den *Echinopeae* vor. Bei den *Carlineae* dagegen sind diese stets prosenchymatisch und meist (Ausnahme: *Xeranthemum*-Gruppe) durch mäßig verdickte Radial- und innere Tangentialwände gekennzeichnet, oder diese Wandablagerungen sind zu spangen- oder ringförmigen Leisten reduziert; die äußeren Tangentialwände bleiben stets parenchymatisch. Eine meist sehr harte, palisadenförmige, kollenchymatische Testaepidermis kommt dagegen ausnahmslos bei sämtlichen Cardueen-Gattungen vor.

Weitere Unterscheidungsmerkmale sind in Form und Orientierung der Ablösungsstelle der Achänen, des Hilums (des Samens) und des Pappus zu suchen.

Wie wir früher hervorheben konnten (DITTRICH, 1978), lassen sich auch andere Merkmale aus dem Infloreszenz- und Blütenbereich (Korolle, Antherenanhängsel, Stylus und dessen Äste) zur Umgrenzung der drei Tribus mit heranziehen (vgl. S. 26).

ECHINOPEAE	CARLINEAE	CARDUEAE
<p><i>Perikarp</i>: Bis auf Teile der Apikalplatte parenchymatisch, lateral meist nur 1- bis 2-schichtig, mit 5 Längsgefäßen. Keine Sekretgefäße.</p>	<p>Meist parenchymatisch und 2- bis 3-schichtig, nur in der <i>Xeranthemum</i>-Gruppe mit mehrschichtigen, verholzten Rippen; Längsgefäße 5 (1 medianes) oder ein Vielfaches davon. Keine Sekretgefäße.</p>	<p>Fast stets mehrschichtiges und ± stark verholztes Perikarpgewebe; Längsgefäße: 2 mediane und 2 transversale, dazwischen manchmal mehrere kürzere und schwächere Gefäße. Meist mit Sekretgefäßen oder -behältern.</p>
<p><i>Apikalplatte</i>: Ohne Krönchen, mit lateraler Pappusinsertion. Ohne Apikalplatte und ohne horizontales Ringgefäß.</p>	<p>Ohne Krönchen, Perikarpgewebe apikal direkt in den Pappus übergehend, ohne Apikalplatte zu bilden, apikales Ringgefäß einfach.</p>	<p>Krönchen meist vorhanden. Pappusinsertion apikal, aber der Mitte der Apikalplatte oder einem kegelförmigen Gewebe inseriert. Mit doppeltem Ringgefäß.</p>
<p><i>Haare</i>: Dichtes Indument bestehend aus mehrzellreihigen, vielzelligen, rauhen Haaren.</p>	<p>Dichtes Indument bestehend aus Zwillingshaaren, diese seltener bis zur Basis gespalten, selten Perldrüsen oder kahl.</p>	<p>Kahl (<i>Carduinae</i>) oder zerstreut behaart, seltener kahl (<i>Centaureinae</i>): Lange 1- bis 2-zellige Schlauch- oder einzellige Stiletthaare, selten Perldrüsen.</p>
<p><i>Ablösungsstelle</i>: Stets basal, Perikarpbasis unstrukturiert. Winkel der Karpellränder 180°.</p>	<p>Meist basal, seltener lateral, Basis ring-, spangen- oder laschenförmig verstärkt, selten unstrukturiert. Winkel der Karpellränder 180°, selten 90° (<i>Xeranthemum</i>-Gruppe).</p>	<p>Basal-lateral bis lateral, seltener basal (<i>Cardueae</i>) orientiert. Karpellränder meist verdickt und verholzt (oft weißlich, hornig glänzend). Winkel der Karpellränder bei <i>Carduinae</i> 180°, bei <i>Centaureinae</i> <180°.</p>
<p><i>Same</i>: Testaepidermis aus langgestreckten Parenchymzellen bestehend.</p>	<p>Testaepidermiszellen langgestreckt, oder napfförmig, kollenchymatisch, mit schwach verdickten, getüpfelten Radial- und inneren Tangentialwänden oder mit spangenförmigen und verholzten Wandversteifungen. Funikular- und Integumentgefäß unverzweigt. Kotyledonen ohne prokambiale Stränge. Hilum "basaleartig".</p>	<p>Testaepidermiszellen palisadenförmig: die oft stark verdickten Radialwände länger als die parenchymatischen Tangentialwände (<i>Centaureinae</i>) oder ± gleichlang (<i>Carduinae</i>).</p>
<p>Funikular- und Integumentgefäß mehrfach verzweigt. Kotyledonen mit 3-5 prokambialen Gefäßsträngen. Hilum rostratum.</p>	<p>Funikular- und Integumentgefäß unverzweigt. Kotyledonen ohne prokambiale Stränge. Hilum "basaleartig".</p>	<p>Funikular- und Integumentgefäß unverzweigt. Hilum basale, laterale, seltener caudatum (die 2 letzten nur bei <i>Centaureinae</i>).</p>
<p><i>Pappus</i>: Einreihig, einfach, 20-50 Schuppen mindestens basal seitlich verwachsen; bis auf einen zentralen kurzen Parenchymstrang aus Sklerenchymzellen aufgebaut.</p>	<p>Einreihig oder scheinbar einreihig, doppelt oder 3-fach; Pappus ± breit schuppenförmig, einfach borstenförmig oder aus Grundelementen mit 3-5 ihnen aufsitzenden Borsten bestehend; oft mit kurzem, zentralem Parenchymstrang.</p>	<p>Stets mehrreihig, einfach oder doppelt mit ± gleichlangen oder von aussen nach innen länger werden (<i>Centaureinae</i>), einfachen Borsen oder Schuppen; meist mit abseitigem Parenchym, seltener mit zentralem Parenchymstrang.</p>

Tabelle 3. – Gliederung der *Cynarocephalae* nach Fruchtmerkmalen.

Die beiden hier untersuchten Tribus lassen sich nach Merkmalen ihrer Früchte zusammenfassend wie folgt beschreiben:

1. *Echinopeae*:

Die spindel- bis keulenförmigen, im Querschnitt rundlichen Achänen verfügen weder über ein spezielles Ablösungsgewebe noch über eine histologisch differenzierte Perikarpbasis; die Frucht verbleibt auf dem Blütenboden der einblütigen Köpfchen (Verbreitungseinheit). Der apikale, scheibenförmige, unbehaarte Achänenteil wird seitlich durch eine aus kleinen, verholzten Zellen bestehende Epidermisschicht abgeschlossen; der Basis dieses Perikarpabschnittes sind seitlich die kurzen (kaum länger als der apikale Achänenrand), zahlreichen, basal verwachsenen, am Rande kurz und unregelmäßig gefransten Pappusschuppen inseriert; die horizontale Fläche dieses Achänenabschnittes wird von der Kron-Staubblatt-Narbe und dem Diskus eingenommen. Der gesamte übrige Teil des parenchymatischen Perikarps wird dicht mit mehrzellreihigen, vielzelligen, rauhen Haaren bedeckt, die dem Achänenkörper in aufrechter Position dicht anliegen.

Das zur Fruchtreife 1- bis 2-schichtige Perikarp wird von 5 Längsgefäßen, einem abaxialmedianen und 4 lateralen, versorgt, die sich im apikalen Achänenteil direkt, ohne ein zwischen geschaltetes horizontales Ringgefäß, in die Gefäße der Kron-Staubblatt-Röhre und des Stylus fortsetzen. Sekretgefäße fehlen. Im Perikarp kommen Ca-Oxalat-Kristalle vor. Der Same wird von einer Testa umgeben, deren prosenchymatische Epidermiszellen ihre parenchymatische Natur beibehalten haben; sowohl Funikular- als auch Integumentgefäße sind mehrfach verzweigt.

2. *Carlineae*:

Die Tribus ist auf Grund unterschiedlicher Pappusformen (vgl. Tab. 1, S. 17), sowie morphologischer und anatomischer Merkmale relativ inhomogen und kann in 6 Gattungsgruppen aufgeteilt werden (siehe S. 60). Sie lassen sich jedoch durch folgende gemeinsame Merkmale charakterisieren und gegen die der anderen beiden Tribus abgrenzen (vgl. auch Tab. 3).

Die keulen- bis spindelförmigen, seltener länglich-obkonischen, im Querschnitt rundlichen Achänen zeichnen sich durch eine basal, seltener lateral orientierte Ablösungsstelle aus, deren Ränder unstrukturiert oder durch eine abaxiale, weißliche Spange, Lasche oder einen weißlichen Gewebering gekennzeichnet sind; eine Apikalplatte im Sinne der Cardueen kommt nicht vor, da sich das gesamte apikale Perikarpgewebe, ohne Absatz oder Krönchenbildung in das der apikalwärts orientierten Pappusborsten fortsetzt. Die Oberfläche des Perikarps ist dicht mit meist anliegenden, aufwärts gerichteten Zwillingshaaren, die seltener mit einfachen Schlauchhaaren oder Perldrüsen vermischt sein können, bedeckt. Bei den Achänen des größten Teils der Gattungen sind die einreihig oder scheinbar einreihig angeordneten Pappusborsten im Querschnitt \pm trapezförmig, meist randlich (Unterkante) lang gefiedert; sie sind einfach oder setzen sich aus einem Grundelement und ihm aufsitzende Borsten zusammen. In der *Xeranthemum*-Gruppe sind die zu den Rändern hin abgeflachten Pappusschuppen länglich-lanzettlich bis linealisch-schuppenförmig. Das vor dem Pappus liegende, parenchymatische Perikarpgewebe wird von der Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre und dem Nektarium eingenommen.

Die 5 (oder ein Vielfaches davon) perikarpalen Längsgefäße münden in ein apikales, horizontal orientiertes Ringgefäß ein. Sekretgefäße fehlen. Ca-Oxalat-Kristalle fehlen nur in der *Staelina*- und der *Tugarinovia*-Gruppe. Vom 1-, seltener 2- bis 3-schichtigen, parenchymatischen Perikarpgewebe sind einige Epidermiszellen zu Basalzellen der Zwillingshaare umgebil-

det. Der Same sitzt einem kurzen aber relativ kräftigen Funikulus auf; das in ihm verlaufende Gefäß ist wie das des Integuments unverzweigt. Die Testa besteht meist nur noch aus den kollenchymatischen Epidermiszellen; ihre meist dünnen, sekundären Zellablagerungen sind auf die inneren Tangential- und die Radialwände beschränkt. Funikular- und Integumentgefäße sind immer unverzweigt.

III. Verwandtschaftliche Beziehungen der Carlineae und Echinopeae

Wie im vorausgegangenen Kapitel gezeigt werden konnte, weisen die Achänenmerkmale auf keinen gemeinsamen Ursprung der beiden hier behandelten Tribus und der *Cardueae* hin.

CASSINI (1827) unterteilte die *Carlineae* in 4 Sektionen, die C.-Xéranthémées mit 5, die C.-*Carlineae* (C.-"Prototypes") mit 3, die C.-Barnadésiées mit 3 und die C.-Stéhélinées mit 6 heutzutage anerkannten Gattungen. Von den insgesamt 17 Gattungen werden heute 8 den *Carlineae*, 7 den *Mutisieae* und 2 den *Cardueae* sens. str. zugerechnet. CASSINI's Einteilung beruhte vorwiegend auf Merkmalen der Achänen, des Pappus, der Korolle, des Stylus, sowie des Involukrums. Vergleicht man die Darstellung dieser Merkmale bei den *Mutisieae* (CABRERA, 1978) mit denen bei den *Carlineae* (DITTRICH, 1978), so wird man kaum erstaunt sein, daß wegen verblüffender morphologischer Übereinstimmungen nicht nur im Fruchtbau, sondern z.B. auch dem der Styli oder dem Auftreten zweilippiger Korollen bei einigen Carlineen-Gattungen (*Atractylis*, *Xeranthemum*) im System von CASSINI fast gleich viele Carlineen- wie Mutisieen-Gattungen anzutreffen sind.

Interessant ist weiter eine Gegenüberstellung der von uns ermittelten Zellformen der Testaepidermis mit denen, die GRAU (1980) bei den *Mutisieae* feststellen konnte:

Bei *Cardopatum* haben wir prosenchymatische, unverstärkte Parenchymzellen mit einem ca. 3 Zelllagen starken, subepidermalen Gewebe festgestellt. GRAU hat bei einigen *Mutisieae*-Gattungen eine vergleichbare Testa ermittelt, die er als *Perezia*-Typ bezeichnet (z.B. *Acourtia*, *Proustia*).

Die prosenchymatischen Testaepidermiszellen mit den verstärkten inneren Transversal- und Radialwänden, die die Testa unserer *Staelina*-Gruppe charakterisieren, entspricht GRAU's *Gochnatia*-Typ. Denselben Zelltyp konnte er, wie auch wir, bei *Berardia* feststellen (vgl. DITTRICH, 1996). *Gochnatia* steht übrigens auch in der CASSINI'schen Sektion C.-*Staelineae*.

Ein bei den *Carlineae* (*Carlina*-Gruppe) weit verbreiteter Typ von Testaepidermiszellen, die langgestreckten Zellen mit den die inneren Tangential- und die Seitenwände verstärkenden, untereinander oft verbundenen Spangen (oft mit subepidermalem Gewebe) treten bei den *Mutisieae* ebenfalls auf (GRAU's *Dicoma*-Typ).

Eine der bemerkenswertesten Epidermiszellen wurde bei der Testa von *Cousiniopsis* gefunden. Hier sind die in Aufsicht langgestreckten, "puzzlestein-artigen" Zellen ineinander verzahnt; nur die Radialwände sind stark verdickt. Fast identische Epidermiszellen beschreibt GRAU von den Gattungen *Barnadesia*, *Chuquiraga* und *Dasyphyllum* (*Barnadesia*-Typ).

Aus diesen Gegenüberstellungen ist zu entnehmen, daß die Übereinstimmung in derartig großen Merkmalskomplexen keiner zufälligen Parallelentwicklung entspricht. Es ist doch eher

anzunehmen, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den *Carlineae* und den *Mutisieae* enger sind als zu den *Cardueae*.

Die Stellung der *Echinopeae* ist ziemlich unklar. BREMER (1994) nimmt die Idee BENTHAM's (1873b) wieder auf, daß diese eine nähere Beziehung zu den *Arctoteae-Gorteriae* hätten, insbesondere zu *Gundelia*. Es handelt sich hier zwar um distelartige Pflanzen, deren armblütige Köpfchen in kugelförmige Synfloreszenzen zusammengefaßt sind, jedoch weist *Gundelia* einen völlig abweichenden Blüten- und Achänenbau auf; hier sei auf einige dieser Merkmale hingewiesen: Korolle nur undeutlich in Limbus und Tubus gegliedert, Kronzipfel aufrecht orientiert; Antheren mit einem nur kurzen, hyalinen Konnektivfortsatz, fehlende Staubbeutelanhängsel und dorsifixe Filamentinsertion; Stylus in seiner oberen Hälfte dicht mit zahnförmigen Haaren (Epidermiszellenden) bedeckt, Griffeläste kurz und nicht spreizend; die obovaten, pappuslosen, völlig kahlen Achänen im Querschnitt 4-kantig, mit einem apikalen, am Rande fein gezähneltem Krönchen und einem fußartigen Karpophor. All diese Merkmale sind weder bei *Acantholepis* noch bei *Echinops* zu finden.