Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 22 (1973)

Artikel: Monographie der Gattung Ptilostemon (Comopsitae)
Autor: Greuter, Werner
Kapitel: Beschreibender Teil
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895602

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.10.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Beschreibender Teil

In diesem ersten Teil sollen, vorgängig der systematischen Bearbeitung der einzelnen Sippen, die verschiedenen Organbereiche getrennt behandelt und jeweils über die ganze Gattung hinweg, wo nötig auch darüber hinaus, verglichen werden. Vielfach werden dabei auch die Begriffe und Fachausdrücke definiert, die späterhin in den Einzelbeschreibungen zur Anwendung kommen. Für Einzelheiten, insbesondere was die Art und Herkunft des verwendeten Materials betrifft, sei auf den systematischen Teil verwiesen.

Was die Massangaben hier wie auch im monographischen Abschnitt anbelangt, so sind sie nicht alle ganz gleichwertig. Sehr zahlreiche Messungen an einem möglichst ausgiebigen Material wurden überall dort vorgenommen, wo die Messwerte leicht zu ermitteln sind und für die Abgrenzung der Sippen praktischen Wert haben können. Es betrifft dies die Ausmasse von Köpfchen, Hüllblättern, Pappus, Blütenkrone (Tubus- und Limbuslänge) und Frucht. Massangaben, welche die Spreuborsten, Staubblätter und Griffel betreffen, beruhen auf einer geringeren Zahl von Messungen und mögen in manchen Fällen nicht die vollständige Variationsbreite zum Ausdruck bringen. Was den vegetativen Bereich, insbesondere die Stengelhöhe betrifft, so dürften die diesbezüglichen Angaben oft an der unwillkürlichen Selektion herbargerechter Pflanzenformate durch den Sammler kranken.

Eigene Abschnitte sind der Embryologie, Zytologie, Blütenbiologie, Chorologie und Ökologie gewidmet, da die diesbezüglichen Unterlagen, im Verein mit den morphologisch-anatomischen Befunden, sich für das systematische Verständnis der Sippen jeder Rangstufe als sehr wertvoll erweisen.

Der Keimling

Die Gestalt der Keimpflanze liefert vermutlich auch bei den *Carduinae* systematisch wichtige Merkmale – nur ist sie leider weitgehend unbekannt, sodass Vergleiche schwerfallen.

Bei fünf *Ptilostemon*-Arten, die ich gegenwärtig in Kultur habe, konnte ich die Keimung beobachten. Es sind dies *P. Chamaepeuce* (2 Herkünfte, Ostägäis und Lydien), *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* (Phokis), *P. hispanicus* (Provinz Malaga), *P. Casabonae* (2 Herkünfte, Korsika und Sardinien) und *P. stellatus* (Sizilien).

Die Keimung ist epigäisch. Die Frucht-Samenhülle spaltet sich dabei der Länge nach, fast stets median, in zwei Hälften, welche am Scheitel verbunden bleiben und gemeinsam abfallen. Die Kotyledonen bilden am Grund eine kurze Keimblattscheide, darüber einen grünen, kahlen Spreitenteil. Die zwei ersten Laubblätter erscheinen gleichzeitig, sind genau gleich gross und, soweit man dies ohne Dissektion feststellen kann, gegenständig. Die folgenden alternieren.

Fig. 1. – Keim- und Jungpflanzen von: a, *P. Chamaepeuce;* b, *P. Casabonae;* c, *P. hispanicus;* d, *P. stellatus.*

Die Keimblattspreite ist bei *P. stellatus* hell grasgrün, ziemlich dünn, dabei auffallend gross, rundlich bis breitelliptisch, am Grund plötzlich in einen kurzen, breiten Stiel zusammengezogen. Die Länge der Kotyledonen (einschliesslich des Stiels) beträgt etwa 2 cm, die Breite etwa 1.5 cm (Fig. 1d).

Bei den Arten der Untergattung *Ptilostemon* ist die Keimblattspreite satt dunkelgrün, dick fleischig, wesentlich kleiner, am Grund nicht stielartig verschmälert, sondern direkt der Keimblattscheide aufsitzend. Meist ist sie kreisförmig, etwa 7-10 mm im Durchmesser, nicht selten (z.T. in derselben Art) auch breitelliptisch, 6-7 mm breit und 8-12 mm lang (Fig. 1a-c).

Die Primärblätter sind unterseits filzig, oberseits grau-spinnwebig, zart, lanzettlich, mit Ausnahme der Sektion *Ptilostemon* am Rand mit zarten, einzelstehenden Dörnchen besetzt. Der Aspekt der Primärblätter ist bei allen Arten auffällig ähnlich.

Die Wuchsform

Die vegetativen Organe der verschiedenen *Ptilostemon*-Arten sind sehr unterschiedlich gestaltet und angeordnet. Diese Vielfalt, welche im gesamten Aussehen der Pflanzen, ihrem Habitus, augenfällig zum Ausdruck kommt, ist der hauptsächliche Grund dafür, dass bisher nur wenige Autoren die Gattung *Ptilostemon* (in der hier angenommenen Umgrenzung) als natürliche systematische Einheit erkannt haben. Besonders augenfällig (und auch systematisch, zur weiteren Gliederung der Gattung, wertvoll) sind die Unterschiede in der Wuchsform.

Leider werden die *Ptilostemon*-Arten, besonders die hochwüchsigen unter ihnen, in der Regel unvollständig gesammelt. Die grundständigen Teile, die für die Feststellung der Wuchsform unerlässlich sind, fehlen fast immer. Auch über den Herbst- und Winteraspekt der Pflanzen ist meist wenig oder nichts bekannt. Eigene Beobachtungen im Gelände trugen bei vielen Arten dazu bei, diese Lücke zu schliessen. Auch das von Manfred Dittrich speziell zu diesem Zweck gesammelte spanische und nordafrikanische Material war sehr hilfreich. Trotzdem sind die nun folgenden Aussagen über die Wuchsform Verallgemeinerungen, die auf einer relativ schmalen Grundlage beruhen. In mancher Beziehung bedürfen sie der Ergänzung und Überprüfung durch weitere Untersuchungen und Beobachtungen, insbesondere an kultivierten Pflanzen.

Alle Arten stimmen prinzipiell in ihren Bauelementen überein: Sie besitzen sympodiale Sprosse oder Sprosssysteme, d.h. die vegetativen, beblätterten Triebe (surculi) beschliessen ihr Längenwachstum nach einer oder mehreren Vegetationsperioden und enden mit einem stets einjährigen, meist verzweigten, köpfchentragenden Stengel (caulis). Die Differenzierung innerhalb der Gattung betrifft: Ort und Zeitpunkt des Entspringens der neuen Triebe (bzw., später, deren Seitentriebe), Grad der Internodienstauchung, Lebens- und Wachstumsdauer, und Zeitpunkt des Entspringens der köpfchentragenden Stengel.

Die Wuchsform der einzelnen Sektionen ist, wenn man *P.* sect. *Platyrhaphium* ausnimmt, einheitlich und oft charakteristisch. Eine deutliche Zäsur ergibt sich zwischen den beiden Untergattungen: Die Arten von *P.* subg. *Ptilostemon* sind

zwei- bis mehrjährig, die monotypische Untergattung *Lamyra (P. stellatus)* dagegen ist einjährig. Innerhalb der ersteren nimmt die Sektion *Pterocaulos* (d.h. die einzige ausgesprochen meso- und skiadophile Art: *P. strictus*) eine Sonderstellung ein, da sie ein waagrechtes, verzweigtes Rhizom besitzt und der für die übrigen Arten charakteristischen Pfahlwurzel entbehrt.

Ptilostemon sect. *Pterocaulos* (Fig. 3b)

Das verzweigte, unterirdische, holzige, wurzelnde Rhizom ist sympodial aufgebaut. Die Knospen werden seitlich am Grund der vorjährigen Triebe angelegt und entwickeln sich zu Beginn des Winters zu gestauchten, büschelig beblätterten, weitgehend unterirdischen Kurztrieben. Deren Spitze wächst im Verlauf des Sommers zum ausnehmend spät (meist im August) blühenden, im Spätherbst nach der Fruchtreife absterbenden Stengel aus.

Die durchwegs einjährigen Triebe mit ihren relativ zarten, zur Blütezeit abgestorbenen und meist völlig zerfallenen Blättern sind für diese Sektion bezeichnend: Sie finden sich ausserdem nur noch bei der Sektion *Cassinia (P. diacantha)* und sind überdies der gesamten einjährigen Pflanze von *P. stellatus* vergleichbar. Im Unterschied zu diesen beiden Sippen kennt aber *P. strictus* scheinbar keinen Unterbruch in der Vegetationsperiode: Die sommerliche generative wird unmittelbar durch die winterliche vegetative Phase abgelöst. (Freilich liegen Belege von *P. strictus* in winterlichem Zustand bisher nur vereinzelt vor: Es wäre denkbar, dass in Hochlagen mit strengeren Wintern und längerer Schneebedeckung die vegetativen Knospen erst im Frühjahr austreiben; bisher ist aber das Vorkommen einer ausgesprochenen Winterruhe, wie auch sonst in der Gattung *Ptilostemon,* nicht nachgewiesen.)

Ptilostemon sect. *Platyrhaphium* (Fig. 3a)

In dieser Sektion gilt *P. niveus* als mehrjährig, *P. afer* als zweijährig. In Wirklichkeit ist der Unterschied freilich nicht ganz so eindeutig. Die Sektion ist jedenfalls ein gutes Beispiel für den Übergang von der pollakanthen zur hapaxanthen Lebensform.

Beide Arten stimmen in der Gestalt und im Entwicklungsrhythmus ihrer Triebe völlig überein. Diese entwickeln sich im späten Frühjahr oder Frühsommer und wachsen unter Bildung neuer Blätter bis in den Herbst hinein weiter. Es ist mir nicht bekannt, ob die Laubblätter winters absterben und die Pflanze somit eine eigentliche Ruhezeit einschaltet, oder ob sie bis zum erneuten Austreiben grün und mehr oder minder funktionstüchtig bleiben. Die Triebe sind im wesentlichen unterirdisch, durchwegs gestaucht oder, wenn die an den besiedelten offenen Standorten oft sehr rasche Bodenaufschüttung dies nötig macht, im unteren Teil mehr oder weniger verlängert, gegen die Spitze stets dicht mit rosettig niederliegenden Blättern besetzt.

Gleichzeitig mit den neuen Laubtrieben entwickeln sich aus den Endknospen vorjähriger Triebe die Stengel, welche im Hochsommer (meist Juli) zur Blüte kommen und im Spätsommer fruchten. Zur Blütezeit sind die (vorjährigen) grundständigen Blätter der nunmehr fertilen Sprosse abgestorben und oft zerfallen.

Die Wachstumsdauer der einzelnen Triebgenerationen beträgt somit mindestens zwei Jahre. Oft dauert es aber länger, bis der Trieb genügend erstarkt ist, um zur Stengelbildung zu schreiten: Er entwickelt sich dann mehrere Jahre hindurch vegetativ fort, normalerweise ohne sich zu verzweigen.

Beim stets pollakanthen *P. niveus* entstehen neue Laubtriebe seitlich an den älteren, verholzten. In der Regel (doch liegen erst wenige Beobachtungen vor) entspringen sie am Grund der abgestorbenen vorjährigen Stengel aus den Achseln der ehemaligen Rosettenblätter. So bildet sich im Lauf der Sprossgenerationen ein verzweigter, verholzter, horstförmiger Wurzelstock oft beträchtlichen Ausmasses.

P. afer dagegen ist in der Regel hapaxanth: Er bleibt einachsig, der Spross erschöpft sich bei der Blüten- und Fruchtbildung und stirbt normalerweise ab, ohne Seitensprosse zu bilden. Ausnahmen sind allerdings häufig. Sie dürften durch Beeinträchtigung des Stengelwachstums (z.B. Putation) begünstigt werden. Das Abtöten des vegetativen Sprosspols führt regelmässig zur Bildung mehrerer Seitentriebe, die oft in aufeinanderfolgenden Jahren zur Blüte kommen. Inwieweit die Pflanzen auch unter normalen Bedingungen mehrfach zu blühen vermögen, wäre zu untersuchen.

Ptilostemon sect. *Cassinia* (Fig. 3c)

Auch diese Sektion, bzw. ihr einziger Vertreter *P. diacantha,* ist hemikryptophytisch, d.h. das vegetative Achsensystem ist im wesentlichen unterirdisch (seltener, vielleicht infolge Erosion, teilweise oberirdisch). Ähnlich wie bei *P. niveus* findet sich ein holziger, verzweigter, horstförmiger, allerdings zarterer und weniger ausgedehnter Wurzelstock.

Unterschiede ergeben sich vor allem im Wuchsrhythmus. Die Laubtriebe scheinen sich im Herbst zu entwickeln und dürften den ganzen Winter hindurch weitervegetieren; im Frühjahr bilden sie endständige, im Hochsommer (meist Juni oder Juli) blühende, im Spätsommer fruchtende Stengel, oder sie gehen eine sommerliche Ruhepause ein, um im Herbst vegetativ weiterzuwachsen. Zur Blütezeit sind also die Blätter der Laubtriebe (nicht nur jene am Grund der Stengel) verdorrt und oft schon zerfallen.

P. diacantha vereint gewissermassen den Wuchs von *P. niveus* mit dem Jahresrhythmus von *P. strictus.* Wie bei letzterer Art sind die Triebe bisweilen einjährig (oft erstarkt aber ein Trieb während mehrerer Jahre, bevor er zur Stengelbildung bereit ist) und die Grundblätter sind zur Blütezeit abgestorben. Der ganze Zyklus ist lediglich um etwa zwei Monate vorverlegt, scheinbar auch etwas weniger starr fixiert.

Ptilostemon sect. *Ptilostemon* (Fig. 2a)

Mit den zwei Arten dieser Sektion *(P. Chamaepeuce* und *P. gnaphaloides)* gelangen wir zu halbstrauchigen, ja z.T. ausgesprochen strauchigen Wuchsformen. Die bleibenden, verholzenden Laubtriebe sind hier oberirdisch, mehr oder weniger verlängert und entspringen meist zu 2-3 an der Spitze der vorjährigen Triebe. Dadurch wird der vegetative Unterbau, dem die fertilen Stengel entspriessen, mit jeder Triebgeneration höher emporgehoben. Schliesslich entstehen, wenigstens in

geschützten Lagen, über meterhohe Kugelsträucher (Rauh 1939, 1940) mit regelmässig kandelaberartiger Verzweigung, wie sie für die xero-mesogäischen (Greuter 1970) Strauch- und Felsspaltengemeinschaften bezeichnend und in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen parallel entstanden sind.

Die Triebe von *P. Chamaepeuce* und *P. gnaphaloides* sind im Normalfall bogig aufstrebend, schon im unteren Teil ziemlich dicht, gegen die Spitze sehr dicht schopfartig beblättert. Die Blätter sind immergrün, von derb lederiger Konsistenz, nach dem Absterben lange bleibend, oft erst nach Jahren zerfallend. In der kalten Jahreszeit stellen die Triebe das Wachstum ein, um am Ende des Winters neu auszutreiben. Dabei entstehen aus der Endknospe ein Stengel oder ein neuer Triebabschnitt und gleichzeitig aus den Achseln der obersten Blätter meist 1-3 beinahe wirtelig gestellte Seitentriebe. Die Blütezeit liegt im späteren Frühjahr (meist Mai), die Früchte reifen im Frühsommer, worauf die Stengel absterben.

Es entstehen also Laubtriebe und Stengel gleichzeitig, wie bei der Sektion *Platyrhaphium,* und wie dort beträgt die Wachstumsdauer der einzelnen Triebe mindestens zwei Jahre (bei schwächeren Trieben, die während mehrerer Vegetationsperioden erstarken müssen, bis sie Blühreife erlangen, natürlich mehr). Ein grundsätzlicher Unterschied scheint jedoch darin zu liegen, dass die Triebe bei *P. niveus,* solange sie an der Spitze (vegetativ oder generativ) weiterwachsen, keine Seitentriebe entwickeln.

Ptilostemon sect. *Leptophyllon* und sect. *Echinocephale*

Von der ersten dieser zwei monotypischen Sektionen liegt nur spärliches, unvollständiges Material vor. Es gestattet immerhin die Vermutung, dass beide unter sich praktisch vollkommen, überdies auch weitgehend mit der soeben besprochenen Sektion *Ptilostemon* übereinstimmen. Dies gilt insbesondere für den Jahresrhythmus, die Konsistenz der vermutlich immergrünen Blätter, die Wachstumsdauer und meist quirlähnliche Anordnung der Laubtriebe.

Die Unterschiede sind durchwegs gradueller, nicht prinzipieller Natur. Augenfällig ist das Zurücktreten des vegetativen Unterbaus gegenüber den einjährigen fertilen Stengeln: Man kann hier nicht mehr von Sträuchern, nur noch von Halbsträuchern sprechen. (Nach der Terminologie von Rauh 1939, 1940 entsprechen diese Pflanzen im vegetativen Teil einem Hohlkugelpolster; dasselbe gilt übrigens auch für niederwüchsige Exemplare von *P. Chamaepeuce* aus der Sektion *Ptilostemon*). Besonders bei *P. echinocephalus* sind die Triebe stark gestaucht, die Pflanzen wachsen nur sehr langsam in die Höhe; oft hält die Bodenanhäufung mit dem Wachstum beinahe Schritt, sodass ein Grenzfall hemikryptophytischen Wuchses vorzuliegen scheint. Ein weiterer, freilich nicht durchgreifender Unterschied mag darin liegen, dass sich die Triebe von *P. leptophyllus* und *P. echinocephalus,* solange sie vegetativ fortwachsen, nicht verzweigen. Erst gleichzeitig mit dem fertilen Stengel werden dann auch Seitentriebe angelegt.

Ptilostemon sect. *Candollea* (Fig. 2c)

Der ebenfalls halbstrauchige (bis strauchige?) *P. hispanicus,* Vertreter dieser monotypischen Sektion, stellt wiederum einen Sonderfall dar. Die neuen Triebe

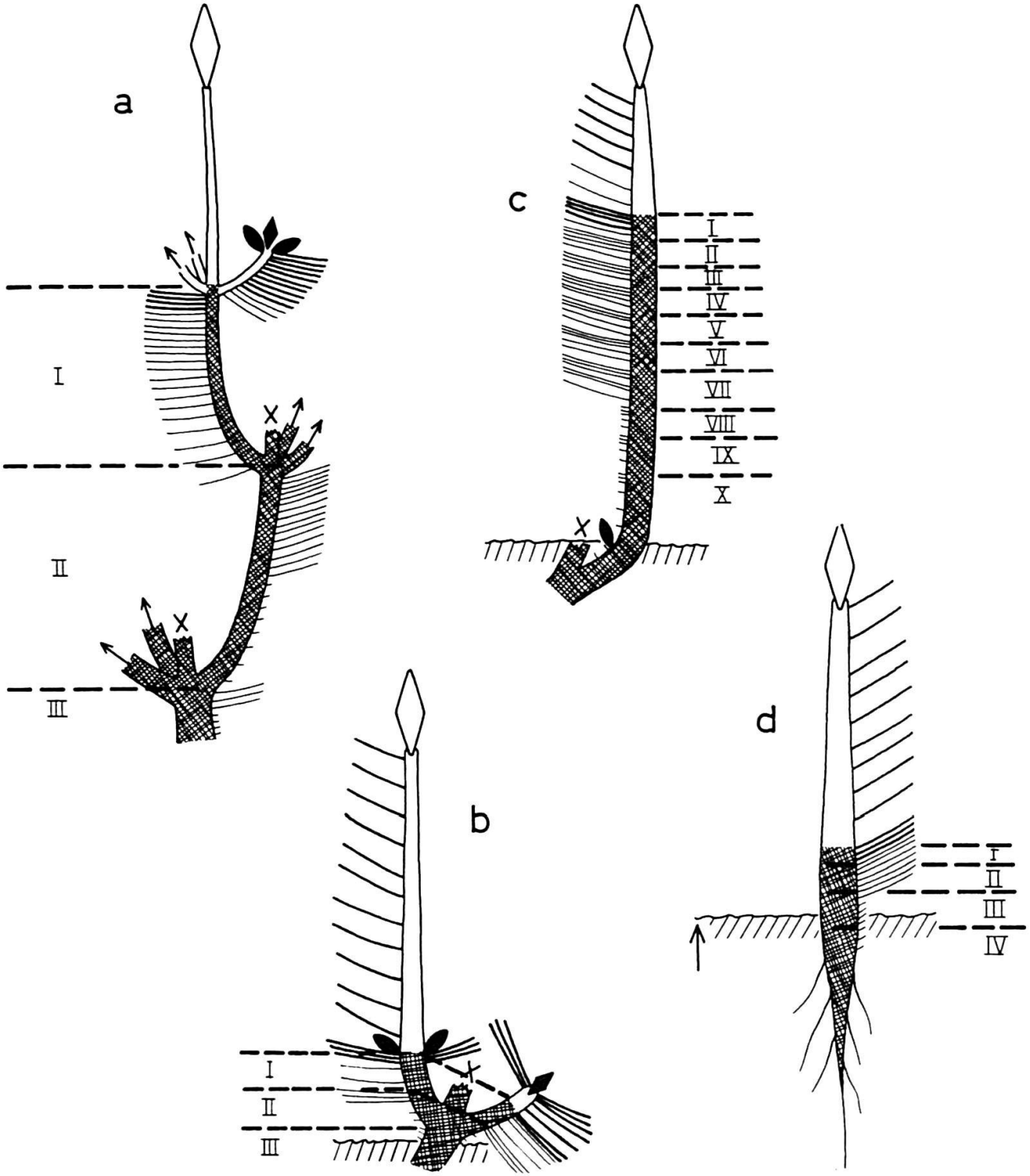

Fig. 2. – Wuchsformenschemata von: a, *P. Chamaepeuce;* b, *P. rhiphaeus;* c, *P. hispanicus;* d, *P. Casabonae.* Diesjährige Achsen weiss, vorjährige und ältere gegittert, Knospen schwarz; Synfloreszenzen und Endknospen rautenförmig; grüne Blätter als dicke lange, abgestorbene als dünne lange, Blattnarben und -basen als dünne kurze Striche; abgestorbene fertile Achsen mit Kreuz, nicht ausgezeichnete vegetative Achsen mit Pfeil; Alter der Achsenabschnitte in Jahren: römische Zahlen; Boden schraffiert, Zuwachs durch Pfeil angedeutet.

entspringen bei ihm normalerweise nicht seitlich nahe der Spitze älterer, oberirdischer Triebe (nur bei Verletzung bzw. Putation kann dies ausnahmsweise der Fall sein), sondern an deren Grund, am unterirdischen Wurzelstock. Sie wachsen dann jahrelang weiter, erstarken allmählich, um schliesslich nach etwa einem Jahrzehnt in einem fertilen Stengel zu enden und abzusterben. Die Jahrestriebe sind bei jungen Stadien oft verlängert, in späteren Jahren allmählich kürzer, ziemlich dicht und beinahe gleichmässig beblättert (nur im obersten Teil jedes Jahrestriebs kann man eine schwache, aber deutlich wahrnehmbare winterliche Stauchungszone beobachten).

Laubtriebe und Stengel entwickeln sich im Frühjahr; die Blütezeit liegt im Hochsommer (meist Juli), die Fruchtreife fällt in den Spätsommer und Herbst. Die Blätter sind immergrün, zäh und starr lederig und bleiben nach dem Absterben jahrelang erhalten, umgeben dann die unteren Sprossabschnitte mit einem schützenden Dornenpanzer.

Ptilostemon sect. *Fontqueria* (Fig. 2b)

Das spärliche Material dieser nordafrikanischen Sektion zeigt eine mit jener von *P. echinocephalus* durchaus übereinstimmende Wuchsform. Auch hier handelt es sich um Grenzfälle zwischen Hemikryptophyt und Halbstrauch. Der Jahresrhythmus ist identisch, wie auch die Lebensdauer und die Textur der Blätter. Der Stauchungsgrad der Triebe ist recht variabel. Die Verzweigung ist spärlicher und ungleichmässiger als bei *P. echinocephalus,* der vegetative Wuchs somit nicht so deutlich regulär kugelpolsterförmig wie bei jener Art, im übrigen aber prinzipiell ähnlich. Die Blütezeit liegt im Früh- und Hochsommer.

Ptilostemon sect. *Polyacantha* (Fig. 2d)

Diese Sektion besteht aus einer in mehreren Beziehungen offensichtlich abgeleiteten Art, *P. Casabonae,* welche normalerweise einachsig und mehrjährig-hapaxanth ist. Ausnahmen findet man nur selten, seltener jedenfalls als bei *P. afer.* Es handelt sich dann meist um Pflanzen, deren Apikalmeristem frühzeitig zerstört wurde, worauf 2-3 Seitenknospen austreiben können, die schliesslich, oft in aufeinanderfolgenden Jahren, ebensoviele Stengel hervorbringen.

Die normale Pflanze besteht aus einem einzigen, die Pfahlwurzel fortsetzenden, meist regelmässig dicht gedrängt beblätterten Trieb, der nach etwa 4-5 Jahren scheinbar gleichmässigen Fortwachsens mit einem Stengel endigt und abstirbt. Bei stärkerer Bodenaufschüttung, wie sie an den Hangstandorten, die *P. Casabonae* besiedelt, häufig vorkommt, sind die Jahrestriebe etwas verlängert, im unteren Teil lockerer beblättert (was auf einen frühjährlichen Wachstumsschub hinweist): Nur dann kann man sie an der erwachsenen Pflanze anhand der Blattnarben erkennen. Im übrigen gestatten Jahrringzählungen zuverlässige Altersangaben.

Die Blätter sind immergrün, zäh-lederig und bleiben nach dem Absterben noch lange Zeit erhalten. Die Stengel entwickeln sich im Frühjahr, blühen im Frühsommer (meist Juni oder Juli) und fruchten im Spätsommer.

Bezüglich der Wuchsform dürfte der spezialisierte *P. Casabonae* zur nahestehenden Sektion *Fontqueria* in einem ähnlichen Verhältnis stehen wie *P. afer* zu *P. niveus.*

Auffällige Übereinstimmungen bestehen aber auch mit *P. hispanicus* bzw. seinen mehrjährig-hapaxanthen, unverzweigten oberirdischen Einzeltrieben. In der Tat lässt sich die Wuchsform dieser letzteren Art am plausibelsten vom hapaxanthen *Polyacantha*-Typ (und dieser wiederum vom *Fontqueria*-Typ) ableiten. Dies soll natürlich nicht heissen, dass *P. Casabonae* ein Glied in der Ahnenkette von *P. hispanicus* darstellt: Viele abgeleitete Züge von *P. Casabonae,* insbesondere die Blattbedornung, sprechen zwingend gegen eine solche Annahme. Viel wahrscheinlicher ist, dass hapaxanthe Sippen vom *Polyacantha*-Typ (und weiter vielleicht auch sekundär-pollakanthe Sippen vom *Candollea*-Typ) mehrfach unabhängig und parallel aus verschiedenen *Fontqueria*-ähnlichen Formenkreisen entstanden und dass die Mehrzahl der Zwischen- und Endglieder dieser Entwicklungsreihen seither ausgestorben sind.

Ptilostemon subg. *Lamyra* (Fig. 3d)

Der überwinternd-einjährige *P. stellatus* keimt im Herbst bei den ersten Regenfällen und bildet vorerst eine grundständige, den Laubtrieben der übrigen *Ptilostemon*-Arten homologe Blattrosette. Im Frühjahr entwickelt sich dann der Stengel, der meist im Mai oder Juni zur Blüte kommt, im Hochsommer Früchte trägt und dann abstirbt. Die zarten Rosettenblätter sind zur Blütezeit in der Regel schon zerfallen.

Versuchen wir nun, die soeben beschriebenen Wuchsformen typologisch zusammenzufassen. Es lassen sich dabei offensichtlich 5 Typen charakterisieren, welche wiederum, aufgrund des Entwicklungsrhythmus, 3 Kategorien zugehören.

Seitenständige Laubtriebe und endständiger Stengel entwickeln sich gleichzeitig am selben Vorjahrestrieb:

– Pollakanthe (vielachsige) niedrige Halbsträucher und Sträucher mit vorwiegend oberirdischen Trieben; Blätter immergrün, zäh lederig, lange bleibend. Dies ist der verbreitetste, sozusagen zentrale Wuchsformtyp der Gattung, der die Sektionen *Ptilostemon, Leptophyllon, Echinocephale* und *Fontqueria* kennzeichnet (Fig. 2a, b).

Laubtriebe und Stengel entwickeln sich zur selben Jahreszeit, aber nicht gleichzeitig am selben Vorjahrestrieb:

– Hapaxanthe (einachsige) oder pollakanthe (vielachsige) Halbsträucher mit vorwiegend oberirdischen Trieben; Blätter der Laubtriebe immergrün, zäh lederig, lange bleibend. Dieser Typus findet sich in den Sektionen *Candollea* und *Polyacantha* (Fig. 2c, d).

– Hapaxanthe (einachsige) oder pollakanthe (vielachsige) Hemikryptophyten mit vorwiegend unterirdischen Trieben; Blätter der Laubtriebe in bodennahen Rosetten, verhältnismässig zart (zarter als die Stengelblätter), bald schwindend. Hierher gehört nur die Sektion *Platyrhaphium* (Fig. 3a).

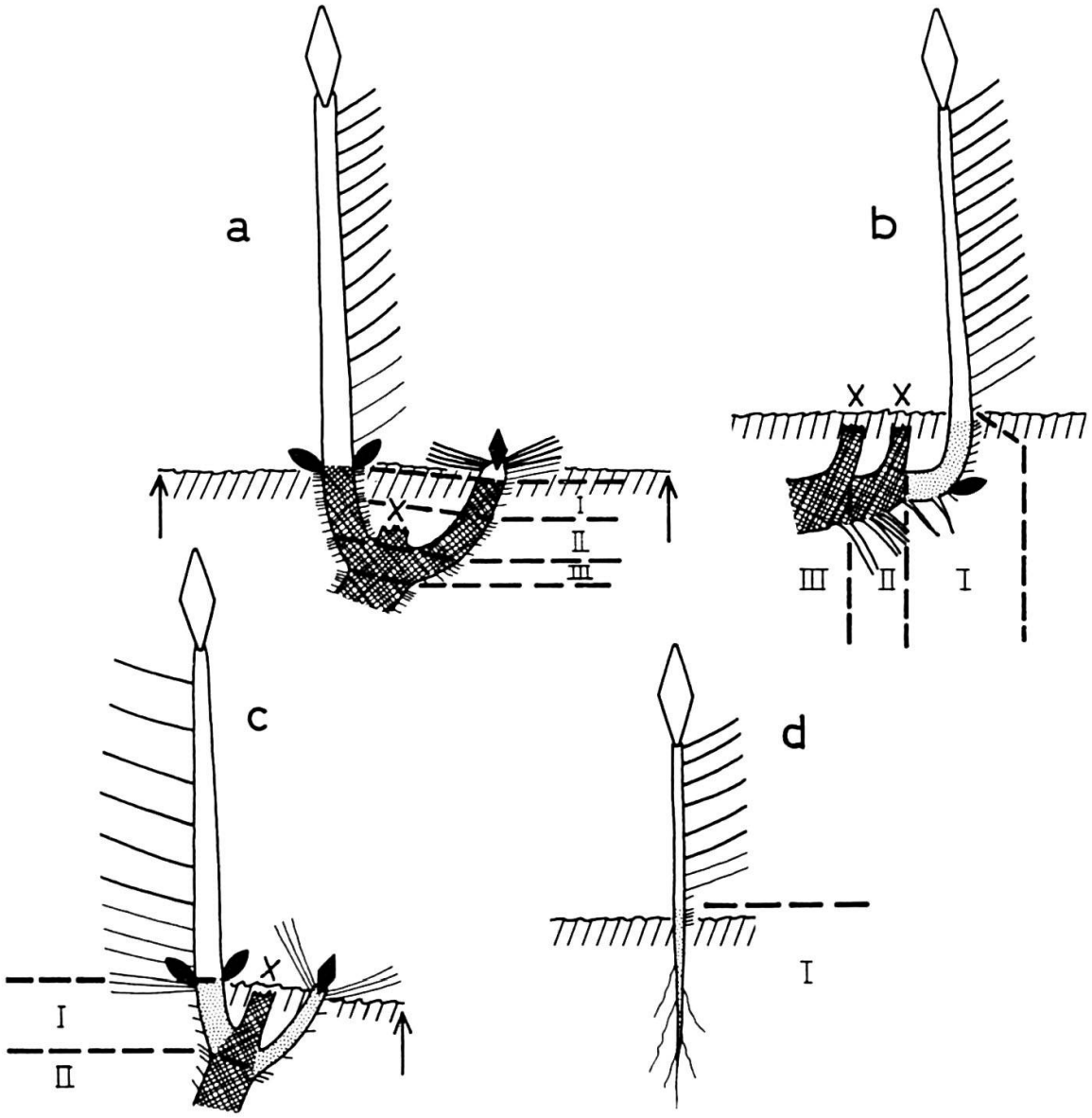

Fig. 3. – Wuchsformenschemata von: a, *P. niveus;* b, *P. strictus;* c, *P. diacantha;* d, *P. stellatus.* Im vorhergehenden Herbst entwickelte Achsenabschnitte punktiert; sonst wie Fig. 2.

Laubtriebe und Stengel entwickeln sich zu verschiedenen Jahreszeiten (Herbst bzw. Frühjahr):

– Pollakanthe (vielachsige) Hemikryptophyten mit vorwiegend unterirdischen Trieben; Blätter der Laubtriebe in grundständigen Büscheln, verhältnismässig zart (zarter als die Stengelblätter), bald schwindend. Es handelt sich um die Sektionen *Pterocaulos* (mit Rhizom; Fig 3b) und *Cassinia* (mit Pfahlwurzel; Fig. 3c).

– Winterannuelle; Blätter der grundständigen, winterlichen Blattrosette zart, bald schwindend. Nur die monotypische Untergattung *Lamyra* (Fig. 3d) gehört hierher.

Der Stengel

Bezüglich des Stengels weist die Gattung *Ptilostemon* nur geringfügige Differenzierung auf. Er ist stets aufrecht, am Grunde unverzweigt. Erst im Bereich der Synfloreszenz (s.d.), also oft erst in der oberen Hälfte oder noch höher, beginnt die Verzweigung. Der Durchmesser am Grund variiert von etwa 2 mm bei den zarteren Arten (z.B. *P. Chamaepeuce*) bis weit über 1 cm bei den robustesten (*P. afer* subsp. *eburneus, P. Casabonae*). Dementsprechend variiert auch die Zahl der stets vorhandenen Längsrippen, welche dem Stengel ein kantiges bis gerilltes Aussehen verleihen, und der Durchmesser der zentralen, mit dichtem, weichem Mark gefüllten röhrigen Höhlung.

Das Indument fehlt in seltenen Fällen ganz (so bisweilen bei *P. Casabonae,* wo es normalerweise auf die rilligen Vertiefungen beschränkt ist). Bei *P. strictus* ist es locker spinnwebig und meist sehr vergänglich. Bei der Mehrzahl der Arten ist es zwar nicht unvariabel, doch stets mehr oder weniger dicht flockig-spinnwebig-filzig, ziemlich beständig, nur im Alter oft an den Kanten oder stellenweise auch ringsum schwindend. Bei *P. echinocephalus* und *P. hispanicus* schliesslich ist es zäh und kompakt watteartig, mit glatter Oberfläche, jenem der Blattunterseiten (s.d.) entsprechend.

Die Blätter sind bei der Mehrzahl der Arten ziemlich gleichmässig am Stengel verteilt, oft stehen sie im mittleren Abschnitt am dichtesten. Bei den halbstrauchigen Arten der Sektionen *Leptophyllon* und *Ptilostemon* jedoch sind die Internodien an der Stengelbasis sehr kurz, nach oben zu allmählich verlängert. Durch die herablaufenden Blattbasen geflügelte Stengel besitzt als einzige Art *P. strictus.*

Die Stengelanatomie von 4 Arten: *P. strictus, P. afer, P. Chamaepeuce* und *P. Casabonae,* untersuchte Meinheit (1907). Seine Beschreibungen bestätigen den Eindruck der Einheitlichkeit, den man aus der Morphologie gewinnt. Für Einzelheiten sei auf seine Originalarbeit (S. 32-33) verwiesen.

Etwas eingehendere Betrachtung verdienen die in systematischer Hinsicht offenbar bedeutsamen "Sekretionsorgane". Bekanntlich zeichnen sich innerhalb der Kompositen die Cichorioideen (nebst wenigen aberranten anderen Gattungen wie *Gazania, Gundelia* und *Warionia*) durch den Besitz verzweigter, netzförmig anastomosierender, zellulärer Milchsaftgefässe aus, die übrigen Unterabteilungen dagegen durch interzelluläre Harzkanäle (Ölgänge bei Meinheit), welche auf den Wurzelbereich beschränkt sein können. Schon Trécul (1862) hat indessen bei einer ganzen Reihe von Gattungen der *Carduinae,* überdies auch für *Vernonia* und *Carlina,* die Koexistenz von Harzkanälen und einfachen, unverzweigten, zellulären Milchsaftschläuchen nachgewiesen. Später hat vor allem Col (1899-1904) dem Vorkommen und der Lage der Kanäle, Schläuche und Gefässe in den verschiedensten Kompositengruppen ausgedehnte Untersuchungen gewidmet. Er fand, dass, wo Milchsaftschläuche vorkommen, diese sich im Regelfall auf die oberirdischen Organe beschränken und dort die im unterirdischen Bereich ausgebildeten Harzkanäle ersetzen; dass aber die Grenze zwischen den beiden Sekretionssystemen nach oben oder nach unten verschoben sein kann, und dass beide auch im Übergangsbereich mehr oder weniger überlappen können (so nach van Tieghem 1872 im Stengel von *Cirsium arvense,*

nach Vuillemin 1884 in Stengel und Wurzelstock von *Carlina acaulis*). Meinheit (1907) beschränkt seine Untersuchungen auf den mittleren Stengelabschnitt, liefert aber durch die Einbeziehung vieler zusätzlicher Arten einen wertvollen Beitrag.

Fasst man die vorliegenden Angaben zusammen, so erkennt man eine deutliche Differenzierung innerhalb der Cynaroideen: *Echinopeae* und *Xeranthemeae,* wie auch die isolierte Gattung *Cardopathium,* entbehren im oberirdischen Bereich der Sekretionsorgane[1]; die *Centaureinae* besitzen durchwegs nur Harzgänge; die echten *Carlineae (Amphoricarpus, Atractylis, Carlina)* und die meisten *Carduinae*[2] zeigen daneben, wenigstens in den höhergelegenen Organbereichen, Milchsaftschläuche. Es sind also lediglich die *Cardueae,* und innerhalb dieser die *Carduinae,* bezüglich des Sekretionsapparates uneinheitlich.

Bei dieser letzteren Gruppe sind es drei Gattungen, welche der Milchsaftschläuche entbehren (Clos 1903): *Cynara, Ptilostemon* und *Saussurea.* Eigentümlicherweise nimmt Clos dies zum Vorwand, *Ptilostemon* (bzw. *"Chamaepeuce",* mit der von ihm untersuchten Art: *P. stellatus*) zu den *Centaureinae* zu verweisen und gar seine Eingliederung in *Centaurea* oder *Cnicus* – welches von beidem ist unklar – ins Auge zu fassen, während er *Cynara* und *Saussurea* unangefochten bei den *Carduinae* belässt.

Meinheit (1907) bestätigt diese Ergebnisse im wesentlichen, weist aber für eine Art von *Saussurea (S. glomerata)* und für die mit *Cynara* nächstverwandte *Bourgaea humilis* Milchsaftschläuche nach. Einer *Cousinia*-Art, *C. stenocephala,* sollen sie dagegen fehlen.

Die vier zusätzlichen von Meinheit untersuchten *Ptilostemon*-Arten besitzen wie *P. stellatus* nur Harzkanäle, und zwar bemerkenswert einfach gebaute: Sie sind nicht mit einem spezialisierten, kleinzelligen Drüsenepithel ausgekleidet, wie dies bei anderen Gattungen im Stengel die Regel ist (van Tieghem 1871, 1872), sondern sind von grossen, kaum sichtbar differenzierten Zellen umgeben und jenen, die man anderwärts in den Wurzeln findet, ähnlich. Nach Meinheit sollen sie lysigener Natur sein, doch halte ich dies für höchst unwahrscheinlich. Nach den Beschreibungen und Abbildungen bei Col (1903) sind sie vielmehr jenen von *Cynara* durchaus ähnlich und wie jene schizogen entstanden. (Die schizogene Natur der Harzkanäle wurde erstmals von N. J. C. Müller 1867 für *Artemisia, Inula* und *Arnica* nachgewiesen und scheint in der ganzen Familie konstant zu sein.)

Das Fehlen von Milchsaftschläuchen bei drei vereinzelten Gruppen innerhalb der *Carduinae* liesse sich als sekundär, somit als abgeleitetes Merkmal deuten. In der Tat haben die drei betroffenen Gattungen eng verwandte Arten mit Schläuchen: Neben *Saussurea glomerata* und *Bourgaea humilis* ist hier, speziell für *Ptilostemon, Notobasis syriaca* zu nennen (obschon diese Art sich als unserer Gattung nicht ganz so nahestehend erweisen wird, wie man dies oft angenommen hat). Doch darf man anderseits nicht ausser Acht lassen, dass bei den Kompositen als Ganzes der Besitz von Harzkanälen in allen Organen zweifellos als ursprünglich gelten muss

---

[1] Nach Meinheit überdies auch *Carduus aurosicus* und *Cousinia wolgensis,* was indessen der Bestätigung bedarf.

[2] Einschliesslich der Gattung *Berardia,* die Hoffmann (1893) irrtümlich den *Mutisieae* zuwies, die aber, wie Briquet & Cavillier (1931) und Markgraf (1967) nachwiesen, mit den Gattungen *Jurinea* und *Onopordum* nächstverwandt ist.

(Cronquist 1955), während Milchsaftschläuche sekundär und unabhängig bei verschiedenen Gruppen: *Vernonia, Carlineae* und *Carduinae,* ausgebildet wurden. Auch gehören die Harzkanäle von *Ptilostemon* und *Cynara* zu einem wenig spezialisierten, einfach gebauten Typ. Am einleuchtendsten lässt sich die Sachlage vielleicht so erklären, dass die heute schlauchlosen *Carduinae* auf eine Zeit zurückgehen, wo innerhalb der sich differenzierenden Vorfahren dieser Verwandtschaftsgruppe die neuerworbenen Milchsaftschläuche sich noch nicht allgemein durchgesetzt hatten. In diesem Zusammenhang wäre es von Interesse, die Verhältnisse in der Gattung *Lamyropsis,* die dank ihrer intermediären Stellung zwischen *Cirsium, Cynara* und *Ptilostemon* als besonders ursprünglich gelten muss (Greuter & Dittrich 1973), kennenzulernen.

Das Blatt

Schon in einem früheren Beitrag (in Greuter & Rechinger 1967) vertrat ich die Ansicht, die Gattung *Ptilostemon* besitze, entgegen dem äusserlichen Anschein, einen prinzipiell recht einheitlichen Blattbau; ich versuchte damals auch, die beobachteten Blattformen in eine typologische Reihe zu stellen. Der Eindruck der Einheitlichkeit hat sich bei der genaueren Untersuchung der Gattung vollauf bestätigt, wenn auch die damals vorgeschlagene Abfolge der Blattformen mehrerer Korrekturen bedarf. Blattschnitt und Bedornung erwiesen sich als die nützlichsten Vergleichskriterien.

Eine typologische Reihe, welche gleichzeitig einen Eindruck der tatsächlichen Stammesgeschichte der Blattform (natürlich nicht der zugehörigen heutigen Sippen!) vermitteln will, muss vom noch wenig differenzierten, plastisch gebliebenen Blatt der Sektion *Pterocaulos* ausgehen und führt dann über den "zentralen" Blattyp der Sektion *Platyrhaphium* einerseits zu den Sektionen *Echinocephale, Leptophyllon* und *Ptilostemon,* anderseits zu *Cassinia, Candollea, Fontqueria* und schliesslich zur abgeleiteten *Polyacantha.* Das Blatt von *P. stellatus* (Untergattung *Lamyra*) ist stark spezialisiert und gehört ans Ende der Entwicklungsreihe, wenn auch seine direkte Ableitung von einer der anderen heute noch existierenden Blattformen problematisch erscheint.

Nervatur und Bedornung, welche hauptsächlich die Blattgestalt bestimmen, lassen sich in der Untergattung *Ptilostemon* auf zwei Grundtypen zurückführen, deren einer auf die Sektion *Polyacantha* beschränkt ist, während der zweite, in der Sektion *Platyrhaphium* besonders charakteristisch ausgebildete, in mehreren Varianten bei den übrigen Sippen vorkommt.

Platyrhaphium-Typ

Die Blätter sind gelappt, die Lappen bedornt, fächerförmig, in einer oder mehreren von der Blattfläche abweichenden Ebenen spreizend, durch weite, dornenfreie Buchten getrennt. Jedem Lappen entspricht ein primärer Seitennerv, der sich nach einem gleich zu besprechenden regelmässigen Schema verzweigt und dessen Äste,

je nach ihrer Ordnungszahl und Stärke, am Blattrand in stärkere oder schwächere, gerade Dornen oder Dörnchen auslaufen. Alle Dornen entsprechen direkt diesen Ästen der Blattlappennervatur. Kleine akzessorische Dörnchen, wie sie etwa bei *Cirsium* und *Carduus* die Regel sind, fehlen völlig. Ausser den bewehrten Lappennerven weist das Blatt oft gar keine sichtbare Nervatur auf; bisweilen beobachtet man Seitennerven auch zwischen den Lappen, doch sind sie schwach, erreichen den Rand der Blattbuchten nie und anastomosieren auch kaum mit den Lappennerven.

Die einfachsten Lappen, welche man etwa an Hochblättern oder am Blattgrund finden kann, sind einnervig und eindornig. Fortschreitend komplizierter gebaute Lappen lassen sich von diesen, über eine vollständige Serie von Zwischenstufen, mühelos linear ableiten. Bei *P. afer* kommen manchmal Lappen mit bis zu 12 Dornen vor, weit mehr als bei jeder anderen Art: Dank diesem Umstand eignet er sich besonders gut zur Beschreibung des Verzweigungsschemas der Lappennerven (Fig. 4).

Der Einzelnerv der einfachsten Lappen entspricht dem proximalen Ast aller übrigen Ausbildungsformen. Bei der nächsthöheren, wo sich der primäre Seitennerv, meist kurz über seinem Ursprung, gabelt, ist also der distale Ast als zweiter zu bezeichnen. Während sich der erste, proximale Ast nun niemals weiter teilt, entsendet der zweite kurz über dem Gabelungspunkt distal einen dritten, überdies oft proximal einen vierten Ast. In den nächstkomplizierteren Fällen entsendet der dritte Ast einen distalen fünften und proximalen sechsten, dann der vierte einen distalen siebten und proximalen achten, dann der fünfte einen distalen neunten und proximalen zehnten, schliesslich der sechste einen distalen elften und proximalen zwölften. Die Stärke der Äste und Dornen pflegt vom zweiten (der den ersten an vielteiligen Lappen etwas übergipfelt) bis zum letzten regelmässig abzunehmen.

Polyacantha-Typ

Bei *P. Casabonae* sind die Lappen völlig reduziert zu blattrandständigen, in einer zur Spreitenfläche schiefen Ebene fächerig spreizenden Dornbüscheln. Zwischen den Dornen finden sich am Grund höchstens noch unbedeutende Spuren grünen Parenchyms. Ein einzelner, unverzweigter primärer Seitennerv führt von der Mittelrippe zu jedem Dornbüschel.

Der prinzipielle Unterschied zum *Platyrhaphium*-Typ liegt aber nicht in dieser Reduktion der Lappen, sondern im Verzweigungsmodus. Bis zum Vier-, seltener gar bis zum Fünfdornstadium ist stets der distalste Nerv der zuletzt gebildete und schwächste. Nur in den seltenen Fällen noch stärkerer Verzweigung (maximal 7 Dornen pro Büschel) entspringt der Bucht zwischen dem ersten und zweiten, ausnahmsweise auch jener zwischen dem zweiten und dritten Dorn ein schwaches, aus der Fächerebene seitlich abgedrängtes akzessorisches Dörnchen. Bei den mehrdornigen Büscheln kann man überdies häufig beobachten, dass der erste Dorn nicht dem Blattrand entspringt, sondern den Seitennerv schon vor dem Rand verlässt und somit auf der oberen Blattfläche steht (Fig. 5).

Im Vierdornstadium kann man den Unterschied zwischen den beiden Verzweigungstypen klar erkennen: Bei *P. Casabonae* nimmt in jedem Büschel die Dornlänge von proximal zu distal regelmässig ab; bei *P. afer* steht zwischen den zwei kräftigsten Dornen (dem ersten und zweiten) der zarte zuletzt gebildete. Vierdornstadien konnten in allen Sektionen der Untergattung *Ptilostemon,* mit Ausnahme von

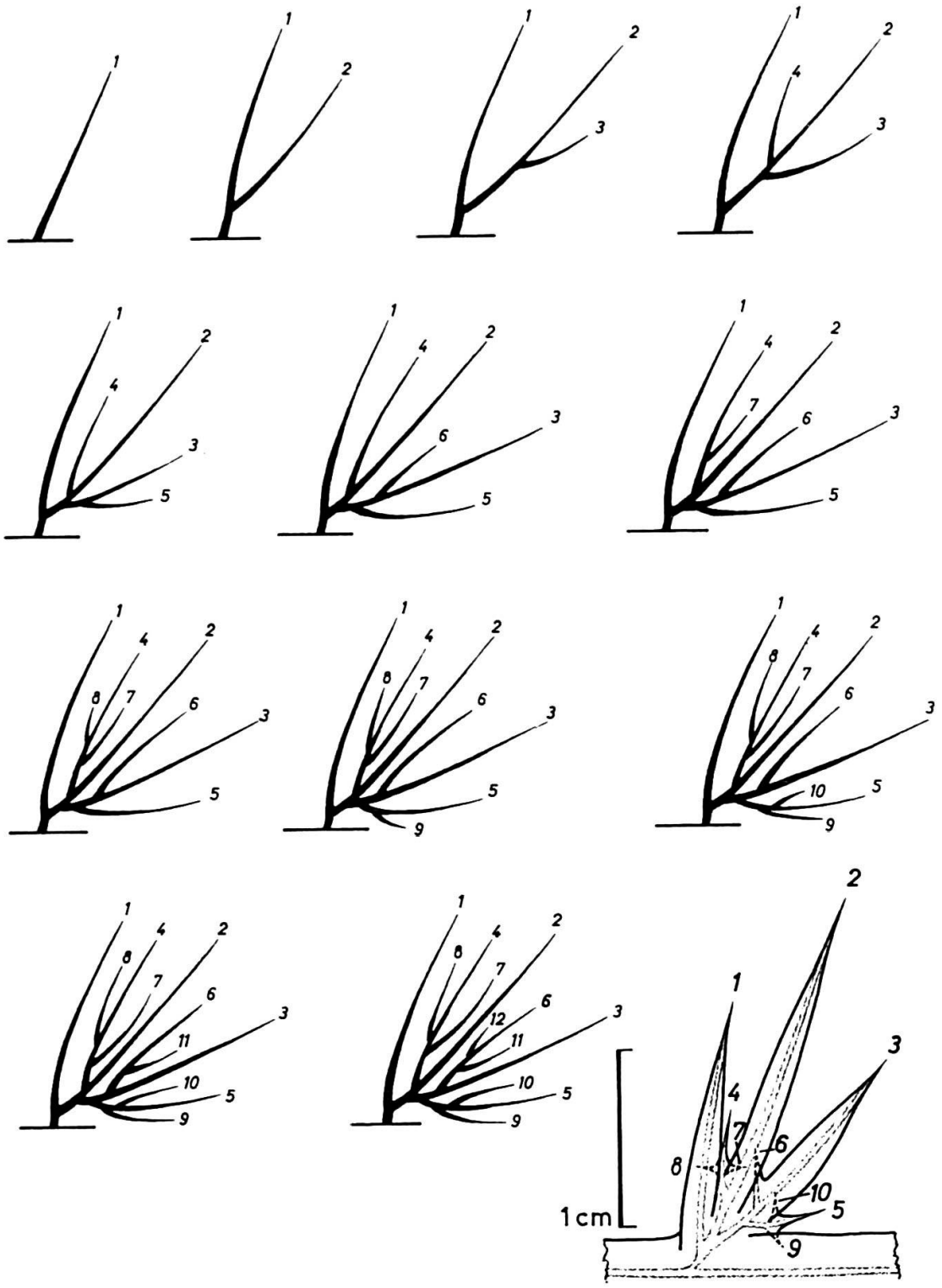

Fig. 4. – Verzweigungsschemata der Blattlappennervatur und -bedornung von *P. afer* bei zunehmendem Zerteilungsgrad; unten rechts Oberansicht eines 10-dornigen Lappens. Die proximale Seite weist gegen links.

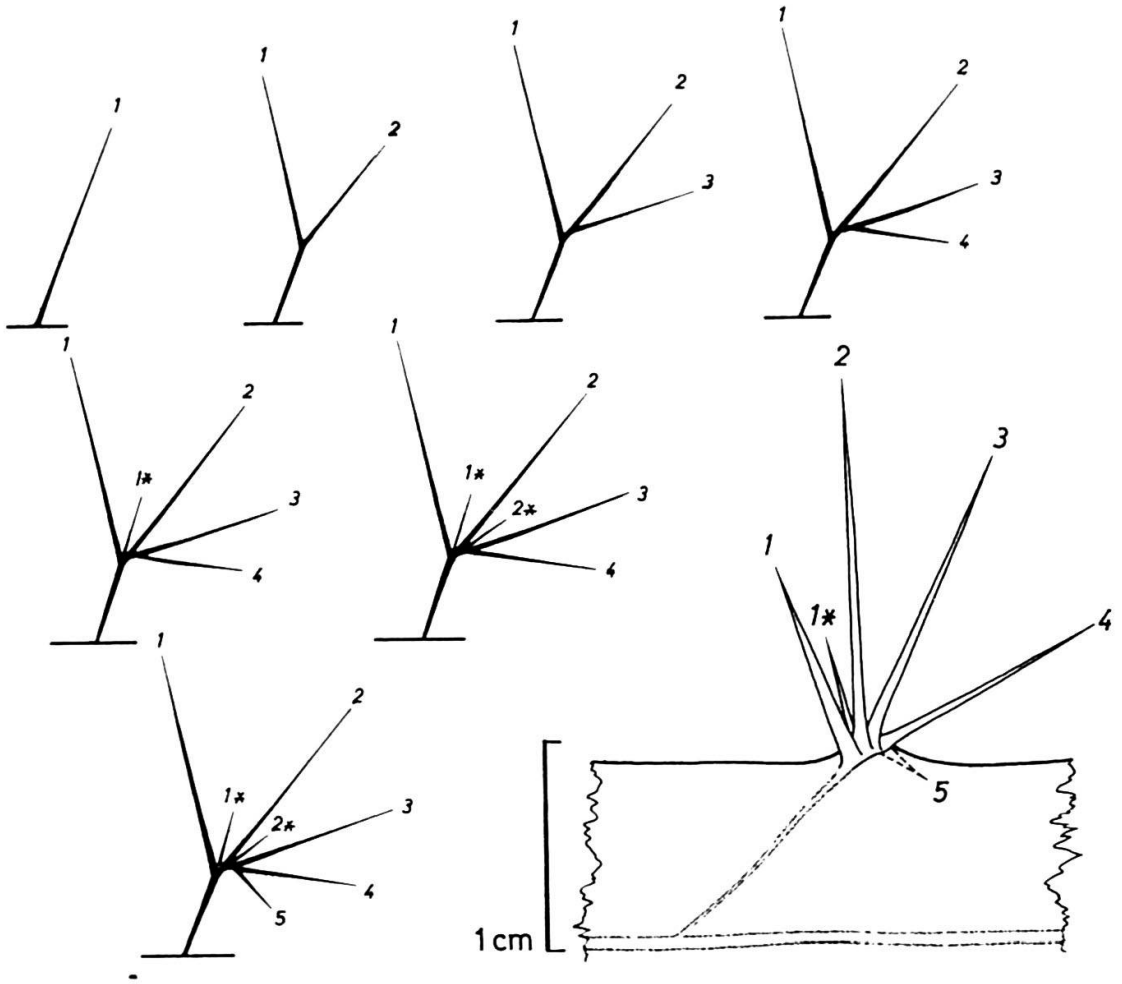

Fig. 5. – Verzweigungsschemata der Blattlappennervatur und -bedornung von *P. Casabonae* bei zunehmendem Zerteilungsgrad; unten rechts Oberansicht eines 6-dornigen Lappens. Die proximale Seite weist gegen links; akzessorische Dörnchen sind durch Sternchen bezeichnet.

Leptophyllon und *Ptilostemon* selbst, beobachtet werden; einzig *P. Casabonae* zeigt das vom *Platyrhaphium*-Typ abweichende Verhalten.

In der Sektion *Pterocaulos* finden wir eine bemerkenswerte Variante des *Platyrhaphium*-Typs. Die Lappen sind hier seicht, breit und beinahe zusammenfliessend. Die Blattnervatur tritt stark hervor und bildet ein deutlich anastomosierendes Netz, in welches nebst den reich verzweigten Lappennerven auch dazwischengeschaltete schwächere Buchtennerven eingehen. Infolge der Anastomosen streben die Äste der Lappennerven nicht geradlinig dem Rande zu, sondern sind oft verbogen und gewinkelt. Trotzdem kann man beinahe stets, wenigstens bis zum Fünfdornstadium, klar das Schema des *Platyrhaphium*-Typs erkennen. Bei den (seltenen) höheren Dornzahlen sind kleinere Unregelmässigkeiten die Regel, besonders im Bereich zwischen dem vierten Ast und dem nächstfolgenden Lappen, wo Buchtennerven mit den Lappennerven anastomosieren. Die Lappen der flügelig herablaufenden Blattbasen sind schwach ausgebildet, oft kaum mehr als solche erkennbar, ein- bis zweidornig. Im übrigen sind sowohl Spreiten als auch Flügel in Umriss, Schnitt, Nervatur und Konsistenz bei dieser Art ausserordentlich variabel, was besonders beim Vergleich mit den übrigen, diesbezüglich recht konstanten *Ptilostemon*-Arten auffällt (Fig. 6).

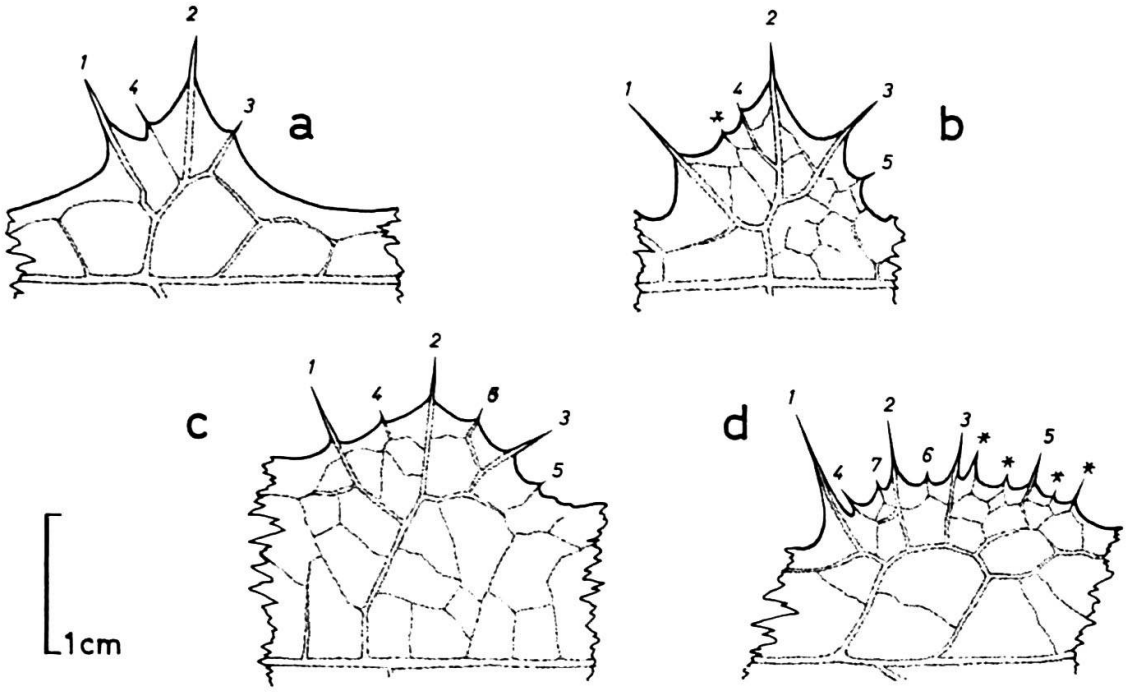

Fig. 6. – Oberansicht von Blattlappen von *P. strictus* (a-c, Stengelblätter; d, winterliches Grundblatt), zur Veranschaulichung der Variabilität. Die proximale Seite weist gegen links; überzählige, unregelmässig auftretende Dörnchen sind durch Sternchen bezeichnet.

Die Sektionen *Cassinia, Candollea* und *Fontqueria* sind insgesamt durch Blätter mit breiter oder schmäler lanzettlichem Umriss und seichten, kleinen, durch breite Buchten getrennten Lappen gekennzeichnet. Deren Teilungsgrad ist gering, zwei- und dreidornige Stadien sind am häufigsten, Lappen mit mehr als 5 Dornen scheinen nicht vorzukommen. Im Gegensatz zur Sektion *Polyacantha* findet sich in den Gabelungen der Dornen stets reichlich grünes Parenchym (Fig. 7a, d, e).

Bei den Sektionen *Echinocephale, Leptophyllon* und *Ptilostemon* (Fig. 7b, c, 8a) ist die Blattspreite, ohne die Seitenlappen, lineal (am Rand oft deutlich umgerollt und bisweilen annähernd zylindrisch). Die Zahl der Lappen wird progressiv reduziert: Bei *P. echinocephalus* sind sie noch zahlreich, die proximalen Abschnitte kammförmig abstehend, die übrigen heruntergeschlagen; bei *P. leptophyllus* sind es noch jederseits 2-5, wovon ein Paar stipelartig am Blattgrund, und der ungeteilte Endabschnitt ist stark verlängert und schwanzartig; bei *P. gnaphaloides* ist nur noch jenes unterste Lappenpaar erhalten, und bei *P. Chamaepeuce* fehlt auch dieses: Die ganze Spreite ist offenbar dem Endabschnitt bei *P. leptophyllus* homolog. In dieser Gruppe weist einzig *P. echinocephalus* bisweilen vierdornige Blattlappen auf und lässt sich so eindeutig dem *Platyrhaphium*-Typ zuweisen. Dennoch ist die hier vorgeschlagene Ableitung der Blattformen, besonders wenn man die Übereinstimmung der Wuchsform und mancher weiterer, später zu besprechender Merkmale mit in Betracht zieht, eindeutig genug, um kaum Zweifel daran zu lassen, dass das Blatt der Sektion *Ptilostemon* nichts weiter darstellt als einen Spezialfall des *Platyrhaphium*-Typs. Die diesbezügliche Ähnlichkeit zwischen *P. leptophyllus* und *P. gnaphaloides* ist in der Tat so auffällig, dass es schon beträchtlicher Unterschiede im Blütenbereich bedurfte, um ihre Zuweisung zu verschiedenen Sektionen zu gewährleisten.

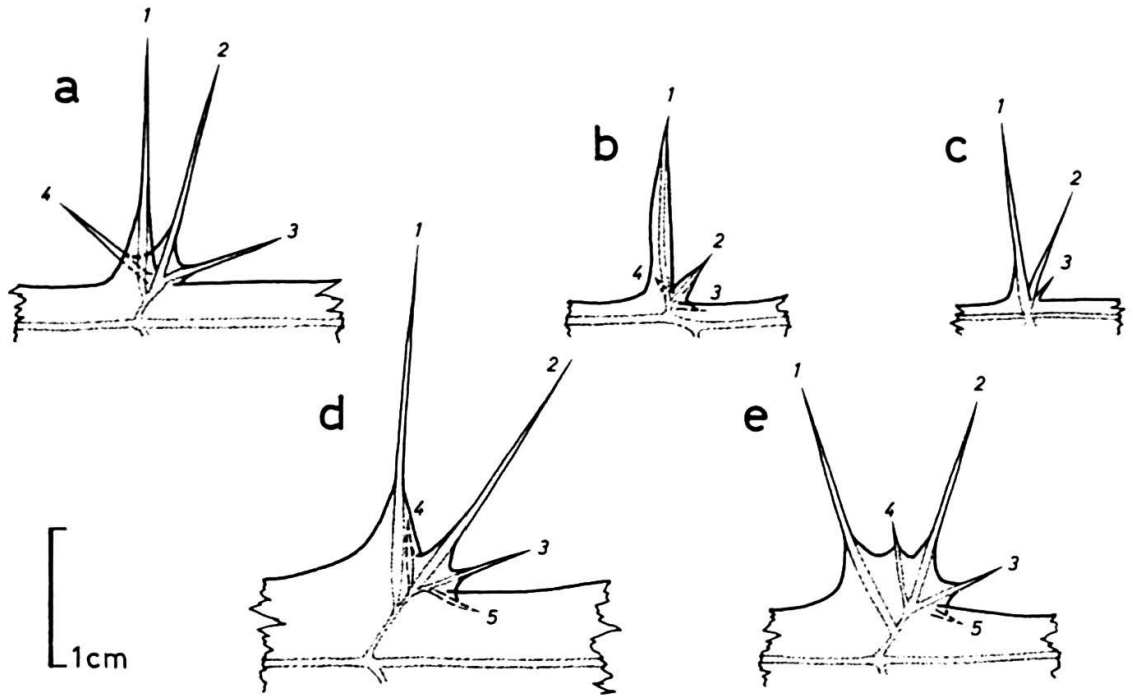

Fig. 7. – Oberansicht von Blattlappen von a, *P. diacantha;* b, *P. echinocephalus;* c, *P. leptophyllus;* d, *P. hispanicus;* e, *P. rhiphaeus* (maximaler jeweils festgestellter Zerteilungsgrad). Die proximale Seite weist gegen links.

Dagegen lässt sich das Blatt der Untergattung *Lamyra* nicht ohne Zwang mit einem der zwei beschriebenen Blattypen verbinden. Es weist mehrere ihm allein eigene Züge auf. Insbesondere tritt bei ihm eine starke Differenzierung zwischen den Blattlappen in Erscheinung. Am Grund jedes Stengelblattes ist ein Lappenpaar völlig in zwei kräftige, direkt dem Stengel angeheftete Paare ungleicher Dornen (seltener Einzeldornen, nur ganz ausnahmsweise Drei- bis Viererbüschel) umgebildet, welche basal keine Spur von grünem Parenchym besitzen (Fig. 8c). Die Lappen des Blattrandes dagegen sind beinahe völlig reduziert, stellen kaum mehr als winzige, zarte, oft unter den Rand eingeschlagene Dörnchen dar, welche nicht mit einer sichtbaren Lappennervatur in Verbindung stehen (Fig. 8b). Wären nicht diese Lappenrudimente geblieben, so wäre man versucht, die Blattgestalt von *P. stellatus* und von *P. gnaphaloides* als homolog zu betrachten. In Wirklichkeit dürfte es sich um konvergente Bildungen handeln, deren erste wie gesagt durch differentielle Förderung der basalen und Reduktion der randständigen Lappen, letztere dagegen durch progressive gleichlaufende Reduktion von Zahl und Bedornung der Lappen entstanden ist.

Das Indument

Charakteristisch für die gesamte Gattung ist eine stark abweichende Behaarung von Blattober- und -unterseite. Im Normalfall, der bei fast allen Arten verwirklicht ist, bedeckt ein kompaktes, dickes, zäh watteartiges weisses Indument die ganze Unterseite, während die Oberseite, bis auf die meist bleibend flockig-spinnwebig

behaarten Hauptnerven und Mittelrippe, kahl, glatt und dunkel- bis bläulichgrün gefärbt ist.

Von diesem Schema weicht die Sektion *Platyrhaphium* insofern ab, als sie zusätzlich zum beschriebenen ein beide Blattseiten ziemlich gleichmässig bedeckendes, bei *P. afer* zartes und schwindendes, bei *P. niveus* zähes und bleibendes spinnwebiges Indument besitzt (welches sich auch an den Hüllblättern wiederfindet). *P. strictus* ist im Gegensatz zu den übrigen Arten sehr variabel bezüglich der Behaarung, es kommen alle Übergänge vor von beidseitig völlig kahlen bis zu nahezu normal "ptilostemonoiden" Blättern, bei denen lediglich der Filz der Blattunterseite etwas lockerer und dünner ist als gewöhnlich. Erwähnung mag schliesslich noch das häufige Vergilben oder gar Röten des Blattfilzes an Herbarexemplaren von *P. Casabonae* verdienen.

Eine Sonderstellung nimmt auch hier wieder *P. stellatus* (Untergattung *Lamyra*) ein. Nebst einem Indument, das mit jenem der Sektion *Platyrhaphium* vergleichbar ist (ziemlich kompakt weissfilzige Blattunterseite, überdies mehr oder minder vergänglicher spinnwebiger Überzug des ganzen Blattes), besitzt er auf der Blattoberseite kleine, steife, spitzkegelige, schräg nach vorn gerichtete Börstchen. Sie erinnern

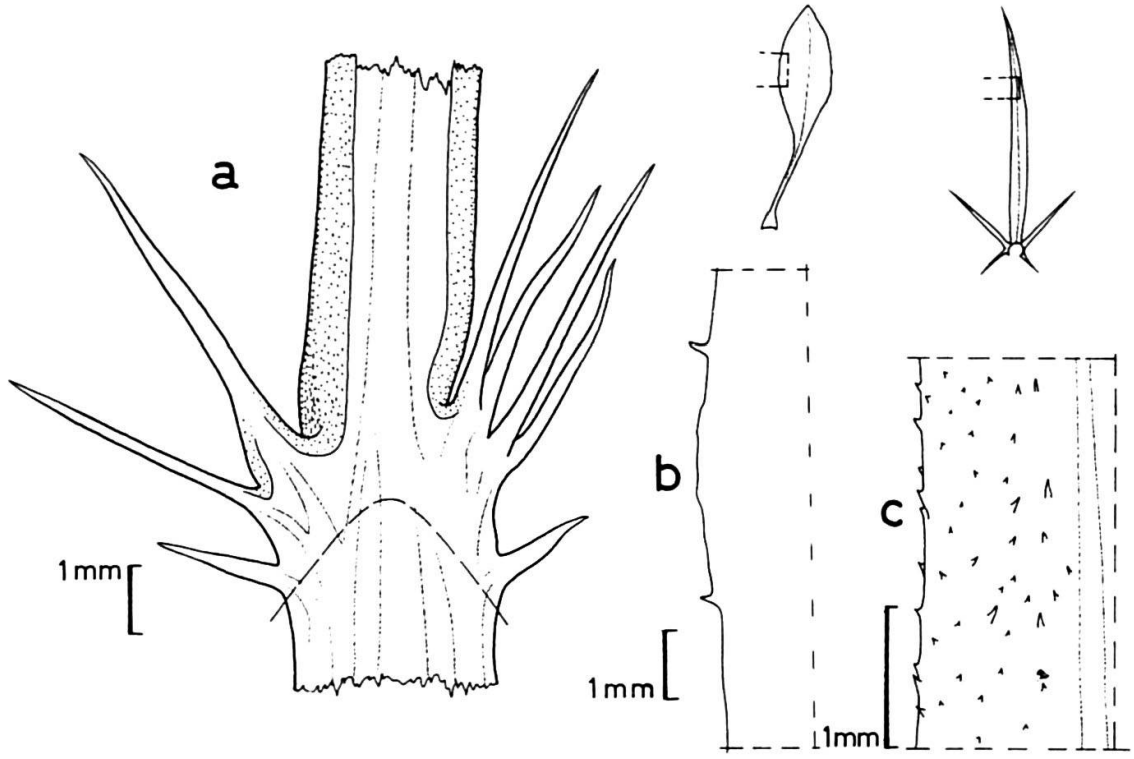

Fig. 8. – **a**, Basis eines oberen Stengelblattes von *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus*, von unten (maximaler festgestellter Bedornungsgrad, mit jederseits 2-3 – statt wie normal nur einem – reduzierten Blattlappen); die unterbrochene Linie markiert den Blattansatz am Stengel. – **b**, Rosettenblatt von *P. stellatus* und dessen vergrösserter Randabschnitt mit Lappenrudimenten. – **c**, Stengelblatt von *P. stellatus* und vergrösserter Ausschnitt mit oberseitiger Kegelbörstchenbehaarung.

an die flächenständigen Dörnchen von *Cirsium* sect. *Epitrachys,* sind aber viel kleiner und bestehen aus wenigen (höchstens etwa 6) einreihig angeordneten Zellen, stellen also echte Haare und nicht Dornen dar. Es scheint sich um ein neuerworbenes, spezialisiertes Merkmal von *P. stellatus* zu handeln, das bei verwandten Arten nirgends eine Entsprechung findet (vgl. Fig. 8c).

Die Blattfolge

Nennenswerte Unterschiede zwischen den Blättern der Laubtriebe und jenen der Stengel finden sich vor allem bei den hemikryptophytischen oder kurzlebigen Arten mit grundständiger Blattrosette, also bei den Sektionen *Pterocaulos, Platyrhaphium, Cassinia* und der Untergattung *Lamyra.* Dort sind die Grundblätter stets zarter, frühzeitig schwindend, gegen den Grund stielartig verschmälert, dann wieder scheidig erweitert. Die mittleren Stengelblätter sind verhältnismässig steif, stärker dornig, meist mit gerundeter Basis breit sitzend oder stachelig-geöhrt halbstengelumfassend. Die untersten Stengelblätter sind in der Regel intermediär ausgebildet.

Bei den halbstrauchigen Arten sind die Unterschiede zwischen Trieb- und Stengelblättern geringer und betreffen nurmehr die Form, kaum die Konsistenz. Beim strauchigen *P. Chamaepeuce* schliesslich sind die Blätter beider Kategorien praktisch identisch.

Unterschiedlich ist die Veränderung der Blattgrösse längs des Stengels. In einem Fall, bei *P. stellatus,* nimmt sie an normalwüchsigen Exemplaren nach oben hin deutlich und ziemlich regelmässig zu. Bei allen Arten der Untergattung *Ptilostemon* dagegen verkleinern sich die oberen Blätter mehr oder weniger deutlich und regelmässig, wobei aber immer eine recht grosse Variationsbreite herrscht. Durchschnittlich beobachtet man bei *P. echinocephalus* die geringste Abnahme, der ganze Köpfchenstand ist bei ihm meist gleichsam in Dornblätter eingehüllt. Eine besonders deutliche und regelmässige Blattreduktion, die zu brakteenartigen Gebilden an den verlängerten, beinahe nackten Köpfchenstielen leitet, findet sich bei *P. diacantha, P. leptophyllus* und *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus.*

Die Synfloreszenz

Der gesamte verzweigte obere Teil der fertilen Stengel gehört in den Bereich der Synfloreszenz. Diese ist nicht nur innerhalb der Gattung, sondern auch der Art recht variabel, offensichtlich teilweise auch durch Umwelteinflüsse modifizierbar. Die Köpfchen stehen entweder in einem oft lockeren, armen und unregelmässigen Ebenstrauss, oder sie sind ährenartig angeordnet; auch trauben- oder rispenähnliche Synfloreszenzen kommen vor. Die Aufblühfolge der Köpfchen ist, am Stengel wie auch an den Zweigen, stets basipetal.

Der Stengel und alle seine wohlentwickelten seitlichen Auszweigungen enden mit einem Blütenköpfchen. Unverzweigte, einköpfige Stengel stellen Kümmerformen

dar: An normal ausgebildeten Pflanzen kommen fertile Seitenäste vor, deren Stellung, Stauchung und Beblätterung im wesentlichen den Synfloreszenzcharakter bestimmen. Überdies finden sich häufig unterhalb der eigentlichen fertilen Zone, am Hauptstengel und bisweilen an den Zweigen, unentwickelte Seitentriebe mit juvenil bleibenden, normalerweise nicht zur Blüte gelangenden Köpfchen oder Köpfchenanlagen: Besonders zahlreich und auffällig sind sie bei den hapaxanthen Arten *(P. afer, P. Casabonae* und *P. stellatus)* und den Sektionen *Pterocaulos* und *Fontqueria.* Sie stellen offenbar Reserveorgane dar, die bei Zerstörung der fertilen Stengelpartien funktionell werden können.

Der ebensträussige Synfloreszenztyp findet sich bei den Sektionen *Platyrhaphium, Cassinia, Ptilostemon, Leptophyllon, Echinocephale* und *Candollea,* also bei der Mehrzahl der Arten. Im Normalfall sind die Achseln der obersten Blätter unter dem Endköpfchen steril, darunter folgt eine Zone beblätterter, meist unverzweigter Seitenäste (bei *P. echinocephalus* bisweilen, und ausnahmsweise auch bei anderen Arten, mit einer Auszweigung zweiter Ordnung), dann die unverzweigte, sterile Stengelbasis. Die Internodien sind im Synfloreszenzbereich nicht gestaucht, oft *(P. Chamaepeuce, P. leptophyllus)* im Gegenteil deutlich gestreckt. Bei *P. Chamaepeuce* kommen Pflanzen vor, deren oberste Blattachseln unter dem terminalen Köpfchen fertil sind und meist achselständige Köpfchen auf unbeblätterten Stielen tragen. Ähnliches gilt für die Sektion *Platyrhaphium,* insbesondere für *P. afer,* die sich überdies dadurch auszeichnet, dass die Tragblätter der Seitenäste oft mit diesen verwachsen und scheinbar heraufgerückt sind. Das Verhältnis von Hauptachse zu Seitenzweigen ist recht unterschiedlich, oft übergipfeln diese deutlich (häufig z.B. bei *P. Chamaepeuce*), oder sie bleiben im Gegenteil zurück, was zu gewölbten, turmförmigen oder gar geknäuelten Synfloreszenzen führt (so beim variablen *P. afer*).

Ährenartige Synfloreszenzen, die besonders bei *P. Casabonae* sehr dicht, verlängert und reichköpfig sein können, zeichnen die Sektionen *Fontqueria* und *Polyacantha* aus. Die Seitenäste, die oft aus sämtlichen Blattachseln des oberen Stengelteils (bis zu zwei Dritteln des gesamten Stengels) entspringen, sind alle verkürzt, oft blattlos (sitzende oder kurzgestielte axilläre Köpfchen), oft auch mit Hochblättern besetzt, die ihrerseits teils vollentwickelte Köpfchen tragen (Köpfchen zu 2-4, scheinbar geknäuelt in den Achseln der Stengelblätter). Dieser Synfloreszenztyp ist der am wenigsten variable und ist so charakteristisch, dass man lange Zeit alle damit behafteten Pflanzen, trotz augenfälliger Unterschiede in anderen Bereichen, zu einer selben Art, *P. Casabonae,* gestellt hat.

Sehr vielgestaltig ist dagegen *P. strictus.* Am häufigsten findet man Pflanzen mit durchwegs gestauchten, einköpfigen Seitenachsen: jene in den obersten Blattachseln oft nackt (axilläre, sitzende oder kurzgestielte Köpfchen), die folgenden mit einem oder mit mehreren dichtgedrängten Hochblättern besetzt. Die mittleren Zweige können aber auch mehr oder weniger verlängert sein und ihrerseits seitenständige Kurztriebe und Köpfchen tragen: Dies ist die als *"Cirsium strictum* f. *paniculatum"* beschriebene Form mit rispenartiger Synfloreszenz, die oft mit dem "ährigen" Typ gemischt vorkommt und sicher keine selbständige Sippe darstellt.

Bei *P. stellatus* finden sich ebenfalls armblütige ährige neben reichblütigen rispigen Köpfchenständen, offenbar je nach dem Ernährungszustand der Pflanze. Bei üppigen Exemplaren sind bisweilen auch die Auszweigungen zweiter Ordnung teilweise verlängert und können Anlagen von Achsen dritter Ordnung ausbilden. Im

Gegensatz zu *P. strictus* sind bei *P. stellatus* die Achseln der oberen Laubblätter des Stengels und der Zweige stets steril, die Internodien sind spitzenwärts progressiv gestaucht, sodass die Köpfchen oft durch mehrere sternförmig angeordnete Blätter gestützt zu sein scheinen.

Die Hülle

Die Hülle besteht aus einer beträchtlichen Zahl dachziegelig angeordneter Hüllblätter. Deren mittlere sind in der Regel am typischsten ausgebildet und liegen, wo nichts anderes angegeben ist, den Beschreibungen zugrunde. Sie besitzen stets einen wohlentwickelten basalen Abschnitt (pars basalis), der sich im Normalfall in ein dornig-pfriemliches Anhängsel (appendix) fortsetzt (Fig. 9-11).

Der Basalteil entspricht morphologisch dem Unterblatt (Scheide). Er liegt den nächstinneren Hüllblattbasen dicht an und ist dementsprechend etwas eingebogen-gewölbt. Die Innenfläche zeigt einen charakteristischen seidigen Glanz, sie besteht aus extrem verlängerten, regelmässig längsgerichteten Epidermalzellen. Die Scheidennatur homologer Hüllblatteile anderer *Cardueae* wurde erstmals von Clos (1851) erkannt und durch Napp-Zinn (1951, 1956) neuerdings für die ganze Tribus bestätigt. Auch die spezifische Struktur der inneren Epidermis dieses Abschnittes ist, wie des letzteren Untersuchungen zeigten, allen *Cardueae* eigentümlich. Daniel (1889, 1890) untersuchte die Anatomie bei *P. Casabonae:* Er fand an der Aussenseite eine wohlentwickelte subepidermale Sklerenchymschicht, während unter der inneren Epidermis kein Stützgewebe ausgebildet war.

Das Anhängsel stellt den Spreitenteil (Oberblatt; siehe Napp-Zinn, ll.cc.) dar und ist mehr oder weniger abgespreizt. Die innere (obere) Epidermis besteht aus kaum verlängerten, etwas vorgewölbten Zellen und ist matt. Zwischen der inneren Epidermis und dem Mesophyll mit den Gefässbündeln findet sich eine Schicht locker-schwammigen, chlorophyllfreien, weissen Parenchyms, welches am Grund der Anhängsel besonders reichlich ausgebildet ist und dort bei einigen Arten *(P. leptophyllus, P. stellatus)* ausgeprägte, höckerartige Vorsprünge verursacht, bei anderen eine deutliche Anschwellung oder nur eine schwache Wölbung; im Basalteil fehlt es dagegen.

Anatomisch weist Daniel (1889, 1890) bei *P. Casabonae* zwei mediane Sklerenchymschichten nach, die sich seitlich berühren und das zentrale Leitbündel zwischen sich einschliessen. Zwischen der oberen (inneren) Epidermis und dem Sklerenchym fand er das erwähnte, offenbar chlorophyllfreie Schwammparenchym mit grossen Interzellularräumen; zwischen der unteren (äusseren) Epidermis und dem Sklerenchym ist dichtes Assimilationsgewebe entwickelt. Der Bau des Anhängsels ist also (wie dies Napp-Zinn 1956 für viele Kompositen der verschiedensten Gruppen feststellt) invers dorsiventral. Die Anatomie des ganzen Hüllblattes von *P. Casabonae* soll weitgehend mit jener bei *Galactites tomentosa* übereinstimmen; der systematische Wert der anatomischen Merkmale, insbesondere der Ausbildung und Anordnung des Festigungsgewebes, bleibt aber zweifelhaft.

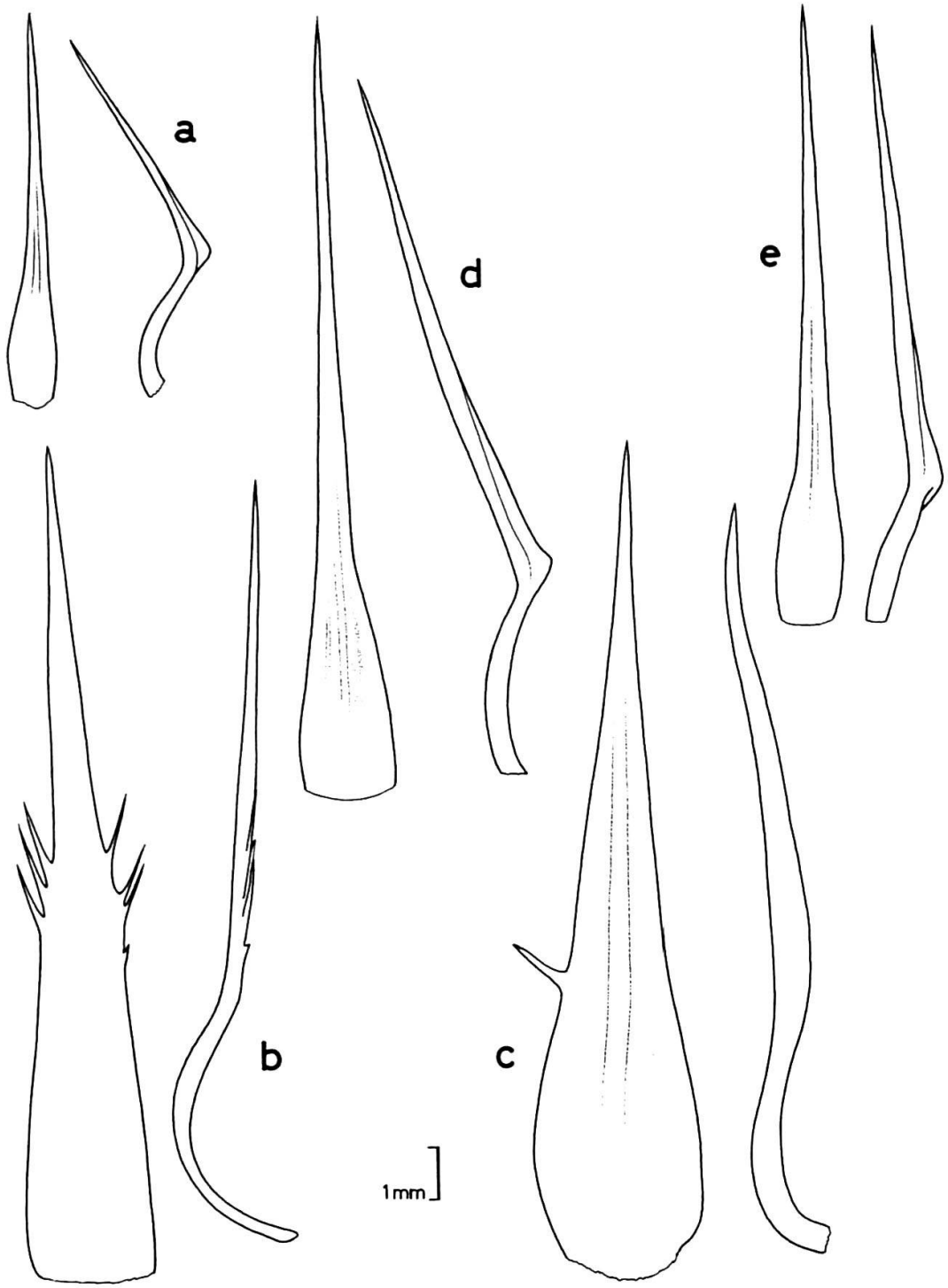

Fig. 9. – Mittlere Hüllblätter, von aussen (geglättet) und im Profil, von: a, *P. strictus;* b, *P. niveus;* c, *P. afer;* d, *P. diacantha* subsp. *diacantha;* e, *P. diacantha* subsp. *turcicus.*

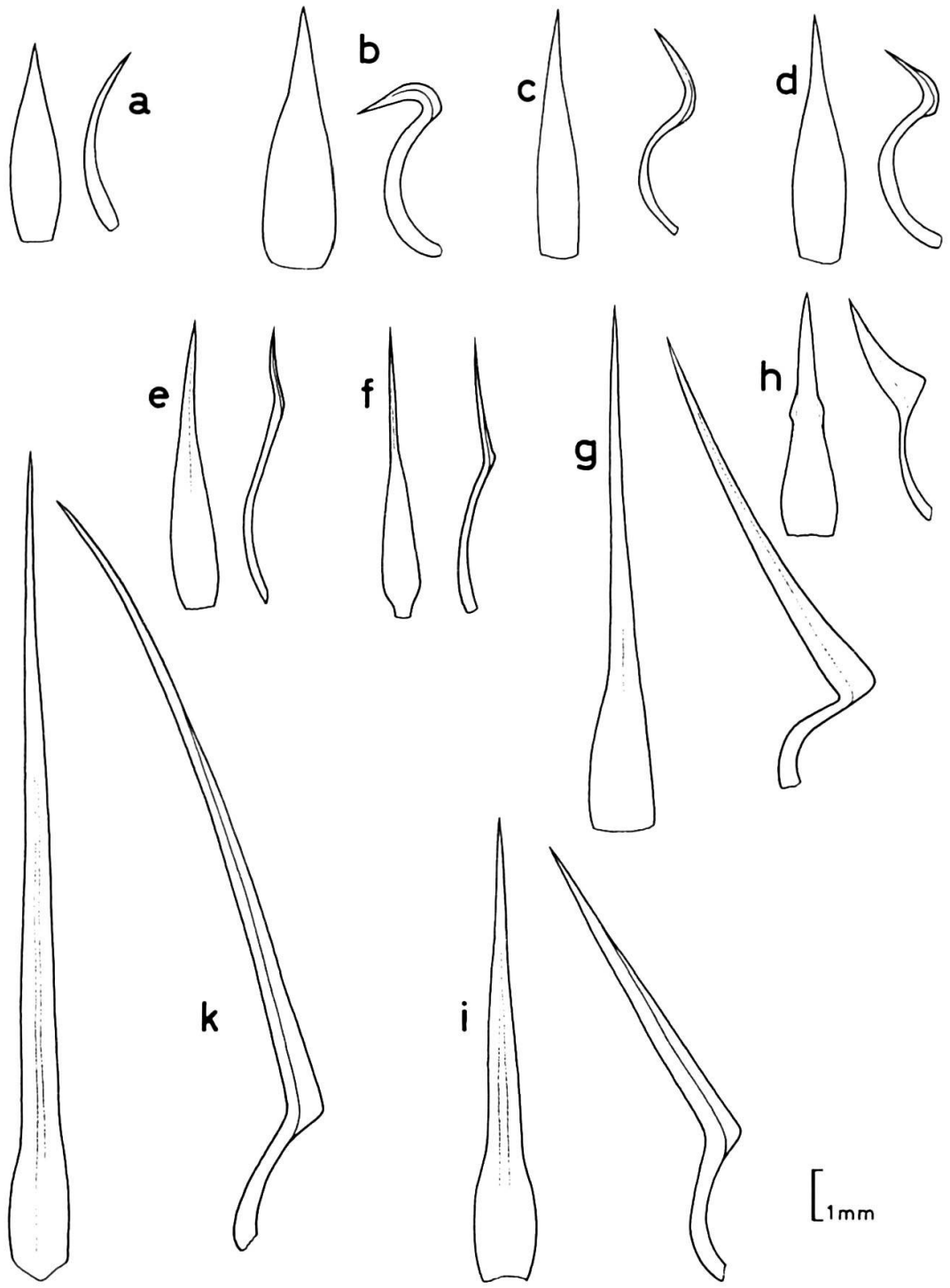

Fig. 10. – Mittlere Hüllblätter, von aussen (geglättet) und im Profil, von: a, *P. Chamaepeuce*, Normaltyp; b, *P. Chamaepeuce* var. *cyprius;* c, *P. Chamaepeuce* var. *camptolepis;* d, *P. Chamaepeuce* var. *elegans;* e, *P. gnaphaloides* subsp. *gnaphaloides;* f, *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus;* g, h, *P. leptophyllus* (lang- und kurzdornige Form); i, *P. echinocephalus;* k, *P. hispanicus.*

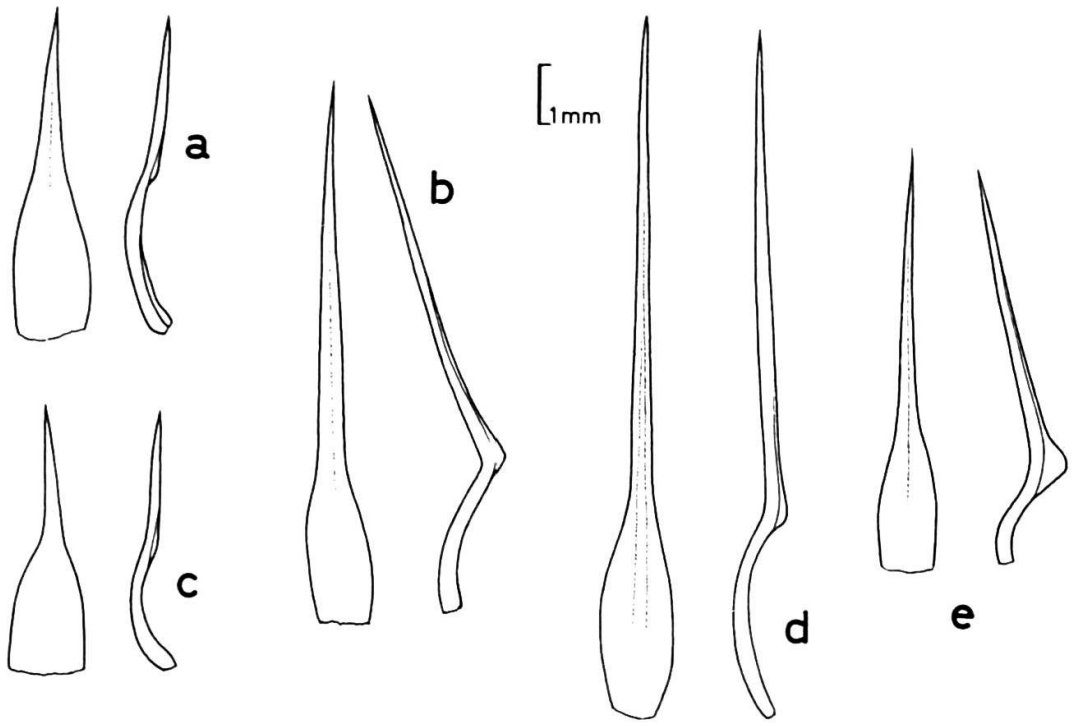

Fig. 11. – Mittlere Hüllblätter, von aussen (geglättet) und im Profil, von: a, *P. abylensis;* b, *P. rhiphaeus;* c, *P. dyricola;* d, *P. Casabonae;* e, *P. stellatus.*

Bei der grossen Mehrzahl der *Ptilostemon*-Arten ist das Anhängsel deutlich vom Basalteil abgesetzt. Abgesehen vom schon beschriebenen Wechsel in der Ausbildung der inneren Epidermis ist die Übergangsstelle in dreierlei Hinsicht gekennzeichnet (Fig. 12a).

– Der Basalteil ist gegen das Anhängsel hin deutlich verschmälert, wenn auch nicht eigentlich eingeschnürt.

– Am Ansatz des Anhängsels liegt eine Knickstelle: Das Anhängsel ist vom Grund weg gegen die Basis mehr oder weniger abgewinkelt, oben dann meist gerade.

– Auf der Innenseite ist die Kontaktstelle durch eine bogig verlaufende, quergestellte Kante markiert; diese ist besonders gut ausgeprägt bei den Sippen mit starker Schwammparenchymbildung.

Im Gegensatz dazu ist bei der Sektion *Platyrhaphium* das Anhängsel nicht vom Basalteil abgesetzt, weder durch eine Kontraktion, noch durch eine Knickstelle, noch durch eine Kante. Überdies zeichnen sich die Anhängsel durch das häufige Vorkommen von Randdörnchen aus, welche bei den anderen Arten stets fehlen. Es liegt also bei der Sektion *Platyrhaphium* ein prinzipiell abweichender, charakteristischer Hüllblattyp vor (Fig. 12b).

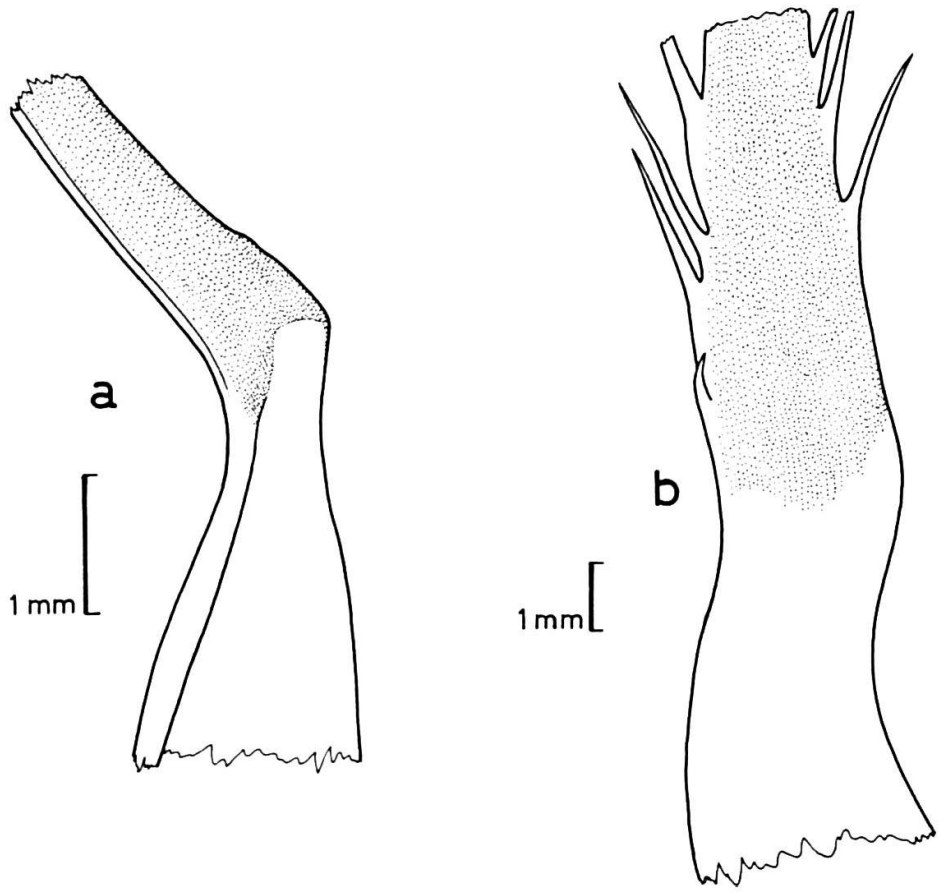

Fig. 12. – Die Übergangsstelle zwischen Hüllblattanhängsel und Basalteil: a, Normaltyp *(P. rhiphaeus)*; b, *Platyrhaphium*-Typ *(P. niveus)*.

Bei den übrigen Sippen variiert die Hüllblattgestalt dagegen vorwiegend in quantitativer, kaum in qualitativer Hinsicht. Die Länge und Dicke des Anhängsels etwa schwankt schon innerhalb einzelner Arten beträchtlich; im Extremfall, der nur bei der Normalform von *P. Chamaepeuce* verwirklicht ist, fehlt das Anhängsel ganz, doch kommen bei derselben Art Varietäten mit durchaus normalen, wenn auch verhältnismässig kurz bespitzten und kaum stechenden *Ptilostemon*-Hüllblättern vor. Auch eine Krümmung der Anhängsel tritt bei vielen Arten sporadisch in Erscheinung, extrem stark bei einer ostkretischen Population von *P. Chamaepeuce* var. *elegans*. Breite und Form des Basalteils sind von Sippe zu Sippe etwas verschieden und können beispielsweise beim Artenpaar *P. Chamaepeuce* / *P. gnaphaloides* als Differentialmerkmale mit verwertet werden. Erwähnung verdient schliesslich noch die Nervatur: Bei der Mehrzahl der Arten ist sie obsolet oder beschränkt sich auf einen mehr oder weniger kielförmig vorspringenden Mittelnerv; bei *P. diacantha* dagegen sind 5-7 deutliche, beinahe gleichstarke Nerven ausgebildet.

Die Abfolge der Hüllblätter von aussen nach innen kommt in einer progressiven Verlängerung des Basalteils zum Ausdruck. Gleichzeitig wird die Textur zarter, das Anhängsel schlanker und weniger starr; an den innersten, verlängert-linealischen Hüllblättern ist es bei vielen Arten zu einem kaum mehr abgewinkelten Spitzchen

reduziert. Anderseits ist bei mehreren Sippen das Anhängsel der mittleren Hüllblätter ausgesprochen verlängert, seine scharfdornige Spitze erreicht oder überragt jene der innersten, ein Merkmal, das sich z.B. zur Unterscheidung des *P. rhiphaeus* von den verwandten *P. abylensis* und *P. dyricola* eignet.

Die Pigmentierung der Hüllblätter mit Anthocyanen ist bei vielen Arten recht variabel und kaum diagnostisch verwertbar. Eine Ausnahme bildet *P. afer,* bei welchem subsp. *afer* stets gefärbte, subsp. *eburneus* dagegen stets blasse Hüllblätter besitzt. Auffällig ist die Pigmentierung bei *P. leptophyllus,* die sich streng auf die sichtbaren, belichteten Partien der Hüllblätter beschränkt und an deren Rand unvermittelt und scharf begrenzt abbricht.

Bei frischem Material von *P. stellatus* und *P. strictus* (und anderen Arten?) zeigt der Rücken der Hochblätter knapp unterhalb der Knickstelle einen medianen orangeroten Fleck, dem möglicherweise Drüsenfunktion zukommt. Schon Cassini (1822: 226) hat diese Bildung bei *P. stellatus* beobachtet und als "une sorte de glande" gedeutet. Es könnte sich um extraflorale Nektarien handeln, ähnlich denen, die Wettstein (1889) für Arten von *Jurinea, Serratula* und *Centaurea* beschrieb und als zur Anlockung von Ameisen bestimmt betrachtete (was freilich seither durch Springensgut 1935 widerlegt wurde).

Charakteristisch für die Gattung sind die keulenförmigen, gelblichen Papillen des Hüllblattrandes, welche besonders an sonst kahlen Hüllen deutlich in Erscheinung treten. Es scheint sich nicht um Drüsen zu handeln, eher wohl um Hemmformen der langen Spinnwebehaare, die in verwandten Gattungen (z.B. *Lamyropsis, Cirsium*) häufig vorkommen, bei *Ptilostemon* dagegen in typischer Ausprägung auf die Sektion *Platyrhaphium* (wo die Papillen spärlich sind und auch ganz fehlen können) beschränkt sind. Das normale Indument der Hüllblätter ist bei *Ptilostemon* kraus, filzig oder flockig, bisweilen locker, lang und etwas spinnwebig verfilzt (so an den Anhängseln von *P. abylensis* und manchmal bei *P. strictus*), bei *P. hispanicus* im Gegenteil sehr kurz, oft beinahe mehlig. Es beschränkt sich in der Regel auf die Rückseite der Hüllblätter, nur bei *P. strictus* ist die Innenseite der Anhängsel flockig behaart. Bei manchen Arten ist der Rand besonders der inneren Hüllblätter gegen die Spitze zu vorwärts rauh, bei den Sektionen *Fontqueria* und *Polyacantha* bisweilen ausgesprochen bewimpert.

Der Blütenboden

Je nach Blütenzahl und Köpfchendurchmesser ist der Blütenboden stärker oder schwächer gewölbt: Er ist ziemlich flach bei *P. niveus,* etwa halbkugelig bei der Mehrzahl der Arten, leicht kegelförmig beim wenigblütigen *P. stellatus.* Zwischen den Blüten ist er dicht mit unregelmässig angeordneten Spreuborsten besetzt; solche Borsten kennzeichnen die grosse Mehrzahl der *Cardueae*-Gattungen und entstehen nach Warming (1876) durch die Zerschlitzung von Brakteen (Spreublättern), nach Napp-Zinn (1951, 1956) dagegen lediglich als Emergenzen des Blütenbodens.

Die Ausbildung der Spreuborsten ist in der ganzen Gattung sehr konstant. Sie sind glatt, weiss (nur bei *P. strictus* strohfarben), seidenglänzend, abgeflacht,

in feuchtem Zustand gerade, trocken dagegen schraubig gedreht. Diese reversible hygroskopische Torsionsbewegung lässt sich ohne weiteres an Herbarmaterial beobachten. Ihre Funktion ist offensichtlich, bei trockener Witterung die reifen Früchte durch den Druck der Borstenkanten loszulösen, emporzuheben und freizugeben. Die Borstenlänge in einem selben Köpfchen, übrigens überhaupt in der Gattung, schwankt nur wenig: Die Mehrzahl ist 8-12 mm lang, nur ausnahmsweise *(P. hispanicus)* treten dazwischen etwas verlängerte, bis 16 mm lange Einzelborsten auf. Die Gesamtheit der Borstenspitzen bildet gleichsam ein flach gewölbtes Kissen, auf welchem die Früchte ruhen und sich dem Winde darbieten.

Das Emporheben der Früchte durch die Spreuborsten beschreibt Warming (1876), der es an *Volutarella* beobachtete. Er macht aber allein den "Druck" der Borsten auf die reifende Frucht dafür verantwortlich, ohne einen Torsionsmechanismus zu erwähnen. Ein solcher scheint dennoch nicht nur der Gattung *Ptilostemon* eigentümlich, sondern bei den *Cardueae* weiter verbreitet zu sein. Inwieweit überhaupt die Spreublattgestalt zur Charakterisierung der Gattung *Ptilostemon* mit herangezogen werden kann, wird sich erst nach genauerer Untersuchung der verwandten Gattungen sagen lassen.

Die Blüten

Wie bei vielen anderen *Carduinae* ist die Blütenform bei *Ptilostemon* durch eine mehrfache Biegung der Längsachse geprägt, die ihrerseits durch die Stellung der Blüte in der funktionellen Einheit des Köpfchens bedingt ist. Die Kronröhre weist in der Regel eine S-förmige Doppelkrümmung auf, die bei den randständigen Blüten am stärksten ausgeprägt, bei den innersten dagegen kaum angedeutet ist. Eine Einwärtskrümmung am Grund setzt die leichte Biegung der Fruchtachse fort und lenkt die Krone vom gewölbten Blütenboden gegen die mehr oder weniger verengte Öffnung der Hülle. Weiter oben bedingt eine Gegenkrümmung das Abspreizen des Kronsaums, welches man besonders während der Vollblüte beobachtet. Da die Kronröhre der Randblüten meist etwa 1-2 mm länger als jene der inneren ist, kommt eine nur schwach gewölbte, nicht halbkugelige Blühfläche zustande, auf welcher die blütenbesuchenden Insekten landen. Antherentubus und Griffelspitze stehen, dank einer abermaligen, einwärtsgerichteten Gegenkrümmung, auf dieser Blühfläche annähernd senkrecht (Fig. 13a-c). Nur bei *P. stellatus* fehlt die Auswärtskrümmung der Kronröhre und ist auch der Antherentubus gerade (Fig. 13d), was offenbar mit dem Wegfall der Entomogamie bei dieser Art zusammenhängt. Bei *P. strictus,* dessen Kronröhre aussergewöhnlich kurz ist, betrifft die Auswärtskrümmung nicht diese, sondern den unteren Abschnitt des Kronsaums (Fig. 13e); dies stimmt mit den Verhältnissen bei *Lamyropsis* überein (Greuter & Dittrich 1973).

Die normale Blüte von *Ptilostemon* ist zwitterig und besitzt einen Pappus mit 2-4-reihig angeordneten, gefiederten Borsten. Die hierhergehörigen Arten werden ganz allgemein als homogam beschrieben, d.h. es sollen sämtliche Blüten jedes Köpfchens zum zwittrigen Normaltypus gehören. Bei mehreren Arten fällt jedoch

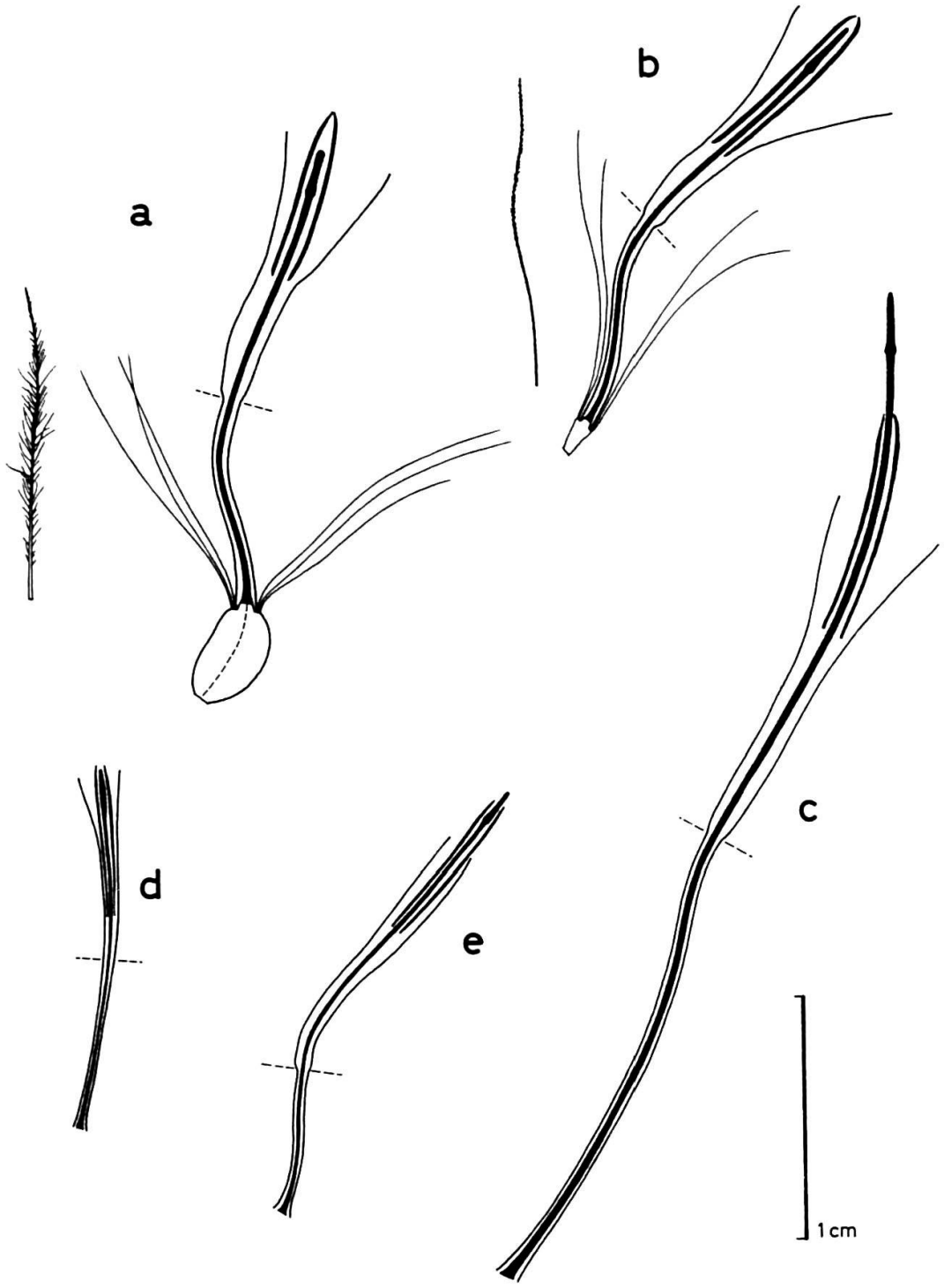

Fig. 13. – Halbschematische Blütenlängsschnitte: **a**, *P. Chamaepeuce*, normale Zwitterblüte; **b**, *id.*, männliche Randblüte; **c**, *P. niveus;* **d**, *P. stellatus;* **e**, *P. strictus* (bei **a** und **b** ist eine zugehörige Pappusborste einzeln danebengezeichnet; bei **c-e** wurden Fruchtknoten und Pappus weggelassen). Das Zentrum des Blütenköpfchens ist jeweils links zu denken (Krümmungsverhältnisse!); die unterbrochenen Linien markieren die Grenze zwischen Kronröhre und Kronsaum.

auf, dass die peripheren Blüten einen reduzierten Pappus mit nicht gefiederten Borsten besitzen (Fig. 13b; Cassini sah dies schon 1826a bei *P. Chamaepeuce*). Bei näherer Betrachtung erweist es sich, dass diese randständigen Blüten keine Früchte hervorbringen. Dieser Befund veranlasste mich, die ganze Gattung bezüglich der Ausbildung der Randblüten, speziell des Fruchtansatzes und der Gestalt des Pappus, genauer zu untersuchen.

Es erwies sich überraschenderweise, dass zwar stets sämtliche Blüten normal ausgebildete, pollenführende Antheren, einen Griffel und Fruchtknoten besitzen, dass aber die Randblüten bei der Mehrzahl der Arten konstant unfruchtbar bleiben. Es handelt sich also um funktionell männliche Blüten, bzw. um männliche Blüten schlechthin.

Wie schon Cassini dies wiederholt betont hat, kommt dem Griffel bei den Kompositen sowohl männliche als auch weibliche Funktion zu, und er fehlt der männlichen Blüte nie. Das einzige zuverlässige Kennzeichen der männlichen Blüte ist das Fehlen des Fruchtansatzes. Zwar wird im Idealfall überdies die Narbe und damit die apikale Zweiteilung des Griffels unterdrückt und die Samenanlage oder überhaupt der Fruchtknoten nicht ausgebildet. Doch weist Uexküll-Gyllenband (1901) mit Recht darauf hin, dass dieser Idealfall, die "Dauerform" der männlichen Blüte, bei den weitaus meisten monözischen Kompositen nicht erreicht wird.

Die männlichen Blüten von *Ptilostemon* besitzen stets einen Fruchtknoten und in der Regel eine Samenanlage (nur in wenigen Ausnahmefällen, so bisweilen bei *P. diacantha,* scheint sie zu fehlen). Bei vielen Arten entwickelt sich der Fruchtknoten bis zu einem gewissen Punkt weiter, sogar die Sklerifizierung der Testa, in Form einer basalen Kalotte, kann einsetzen; dann unterbleibt plötzlich jede weitere Differenzierung. Der Griffel ist an der Spitze kurz gespalten und mit einer in der Ausdehnung zwar oft deutlich reduzierten, aber anscheinend meist funktionstüchtigen und nicht selten pollenführenden Narbe versehen. Was die Unfruchtbarkeit dieser Blüten effektiv bedingt, ist noch kaum bekannt und wäre wert, näher untersucht zu werden. Man vergleiche hierzu die Ausführungen über *P. Chamaepeuce* im blütenbiologischen Abschnitt.

Innerhalb der Gattung sind die Verhältnisse übrigens durchaus nicht einheitlich, es sind vielmehr verschiedene Entwicklungsstufen von primär homogamen Köpfchen[1] bis zur Ausbildung auch morphologisch (bezüglich des Pappus) klar differenzierter männlicher Randblüten und zurück zur sekundären Homogamie vorhanden. Die Verhältnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen.

- *P. niveus* besitzt als einzige ursprüngliche Art der Gattung reichblütige, durchaus homogame Köpfchen. Die Randblüten sind zwitterig, normal fruchtbar, ihr Pappus gleicht jenem der zentralen Blüten.

- Schon innerhalb der Sektion *Platyrhaphium* ist die Entwicklung einen Schritt weiter gegangen. Bei *P. afer* sind die Randblüten unfruchtbar, also männlich. Ihr Pappus ist gegenüber jenem der zentralen Blüten kaum reduziert, höchstens, dass die Borsten weniger zahlreich (nur 1-2-reihig) sind. Auf der gleichen Entwicklungs-

[1] Primär in Bezug auf die *Cardueae;* für die Gesamtheit der Kompositen hat Cronquist (1955) wahrscheinlich gemacht, dass heterogame Köpfchen mit strahlenden, weiblichen Randblüten ursprünglich sind.

stufe stehen auch *P. strictus* und alle nordafrikanischen Arten (Sektionen *Leptophyllon* und *Fontqueria*): Bei ihren männlichen Blüten lässt sich schon eine Tendenz zur Verkürzung der Pappusfiedern und zur Verringerung des Spreizungsgrads und des basalen Zusammenhalts der Borsten feststellen.

– Bei *P. diacantha, P. echinocephalus* und *P. hispanicus* sind die 1-2-reihigen Pappusborsten der Randblüten nurmehr rauh, nicht gefiedert; sie spreizen nicht und fallen nicht in einem Ring, sondern meist einzeln ab. Es finden sich jeweils in einem Köpfchen zahlreiche Übergänge zwischen dem reduzierten Pappus der äussersten und dem normal federigen der zentralen Blüten. Bei der Sektion *Ptilostemon* erreicht der Pappus denselben Reduktionsgrad wie bei den vorgenannten Arten, doch treten kaum mehr intermediäre Stadien auf: Hier hat die Differenzierung in männliche und Zwitterblüten ihre deutlichste Ausprägung erreicht (Fig. 13a, b).

– Bei den abgeleiteten, hapaxanthen Arten *P. Casabonae* und *P. stellatus* schliesslich sind wieder alle Blüten zwittrig, doch ist die Blütenzahl stark reduziert. Die Homogamie ist bei diesen Arten als sekundär zu betrachten, sie mag durch Verlust der männlichen Randblüten oder durch Wiedererwerbung ihrer weiblichen Funktion zustandegekommen sein. Bezeichnend ist, dass bei *P. stellatus* die Randblüten oft einen mehr oder weniger reduzierten, einzelne bisweilen gar einen aus nur einer Reihe ungefiederter Borsten bestehenden Pappus aufweisen, obschon sie normale Früchte ausbilden. Der Wegfall der männlichen Blüten dürfte mit der bei *P. Casabonae* vermutlich, bei *P. stellatus* sicher vorherrschenden Autogamie in Zusammenhang stehen.

Die bei *Ptilostemon* vorherrschende Verteilung der Geschlechter im Blütenköpfchen findet sich bei der Familie der Kompositen nur selten. Hildebrand (1869) erwähnt sie nicht, sie ist auch mit seiner teleologischen Auffassung, laut welcher Protandrie und zentripetale Aufblühfolge beinahe zwangsläufig zur Verweiblichung der Randblüten führen, durchaus unvereinbar. Auch Uexküll-Gyllenband (1901) kennt keinen genau entsprechenden Fall, sie fand aber vereinzelt zwittrige Köpfchen mit männlichen Randblüten (Übergangsstadien, d.h. Vorläufer rein männlicher Köpfchen) bei einigen Arten mit komplizierter Geschlechterverteilung, z.B. bei *Antennaria;* mit ihrer hauptsächlichen Hypothese der stets am Rand des Köpfchens einsetzenden, zentripetal fortschreitenden Geschlechtsdifferenzierung lassen sich die Verhältnisse bei *Ptilostemon* sehr wohl vereinbaren.

Männliche Randblüten sind indessen bei Kompositen schon längst bekannt und einwandfrei beschrieben. Wie so oft war der Entdecker Cassini, und gerieten seine Feststellungen in der Folge in völlige Vergessenheit. Zwar bei *Ptilostemon* (bzw. *"Lamyra"* und *"Platyraphium"*) entging auch diesem sorgfältigen Forscher die Heterogamie der Köpfchen; doch beschrieb er sie treffend bei *Notobasis syriaca* (Cassini 1825). Was er über diese Art sagt, passt beinahe Wort für Wort auf *Ptilostemon* sect. *Ptilostemon,* nur dass die Fruchtknoten der Randblüten von *Notobasis* keine Samenanlage enthalten sollen. Später hat dann Boissier (1875) dieser Gattung irrtümlich ungeschlechtliche Randblüten zugeschrieben, ein Fehler, der sich bei Hoffmann (1893) wiederfindet und den die seitherigen Florenwerke in rührender Einmütigkeit übernommen haben.

In diesem Zusammenhang ist auch *Tyrimnus leucographus* zu erwähnen, dessen Randblüten stets unfruchtbar sind: In ihren Antheren konnte ich bei mehreren stichprobeweisen Kontrollen offensichtlich normalen Pollen feststellen, und der Fegeapparat schien funktionstüchtig. Bei *Tyrimnus* freilich bezeichnet Cassini (1826: 335) die Randblüten als ungeschlechtlich ("ordinairement neutriflores") und ihre Antheren als "imparfaites", was ein weiterer zuverlässiger Beobachter, Briquet (1928), bestätigt. Es scheint also, dass bei *Tyrimnus* sowohl männliche als auch sterile Randblüten vorkommen können. Es ist aber auch nicht ganz ausgeschlossen, dass sie normal männlich sind, und dass die früheren Forscher durch den Umstand irregeführt wurden, dass ihre Antheren sehr früzeitig entleert werden und am aufgeblühten Köpfchen stets leer und "taub" erscheinen.

Ein weiterer bekannter Fall männlicher Randblüten ist jener von *Centaurodendron,* einer auf den Juan-Fernandez-Inseln endemischen Reliktgattung der *Centaureinae.* Sie wurden von Skottsberg (1938) beschrieben und abgebildet und gaben Anlass zur Hypothese, die sterilen Randblüten von *Centaurea* seien durch Reduktion aus männlichen entstanden. Dies steht zwar zur vorherrschenden Lehrmeinung, wonach sterile Kompositenblüten stets aus weiblichen entstehen (z.B. Hildebrand 1869, Uexküll-Gyllenband 1901), in Widerspruch, scheint aber in der Tat sehr plausibel. Denn weibliche Randblüten sind bei den *Cardueae* offenbar äusserst selten (Hoffmann 1893 erwähnt sie für *Serratula radiata,* H. Müller 1883 als Ausnahmeerscheinung bei *Centaurea Jacea*); männliche dagegen dürften, da man sie sehr leicht mit zwittrigen verwechselt und nur durch Zergliederung fruchtender Köpfchen diagnostizieren kann, über die hier genannten Fälle hinaus weiter verbreitet sein. Dass bei *Galactites* die sterilen Randblüten durch die Reduktion männlicher entstanden, ist angesichts der Verhältnisse beim nah verwandten *Tyrimnus* kaum zu bezweifeln.

Der Pappus

Der Frage, ob die Pappusborsten gefiedert oder nur rauh sind, kommt bei der traditionellen Systematik der *Carduinae* eine grosse Bedeutung zu. Dieses Merkmal wurde offensichtlich überbewertet und gab Anlass zur Zusammenfassung durchaus heterogener Elemente etwa in der Gattung *Cirsium,* aber auch zur diskussionslosen Trennung nahe verwandter Formenkreise wie *Cirsium* s.str. und *Carduus.* Neueste systematische Untersuchungen und Ergebnisse (vgl. etwa Dittrich 1970, 1971; Greuter & Dittrich 1973) lassen erkennen, dass die Pappusfiederung, abgesehen von ihrem unbestrittenen Wert als praktischer Bestimmungsbehelf, nur ein Merkmal unter vielen ist, dass auch in dieser Verwandtschaft eine natürliche Gruppenbildung nur bei Berücksichtigung aller Organbereiche möglich ist und dass Gattungen nur aufgrund mehrerer korrelierter Differentialmerkmale oder Merkmalskomplexe abgegrenzt werden sollten.

Ptilostemon gehört zu den Gattungen mit gefiederten Pappusborsten, doch besitzen, wie im vorhergehenden Abschnitt geschildert, mehrere Arten Randblüten mit lediglich rauhem Pappus. Die Borsten stehen in 2-4-zähligen (bei den Randblüten oft nur 1-2-zähligen) Schrägzeilen. Die äussersten eines jeden Pappus sind oft

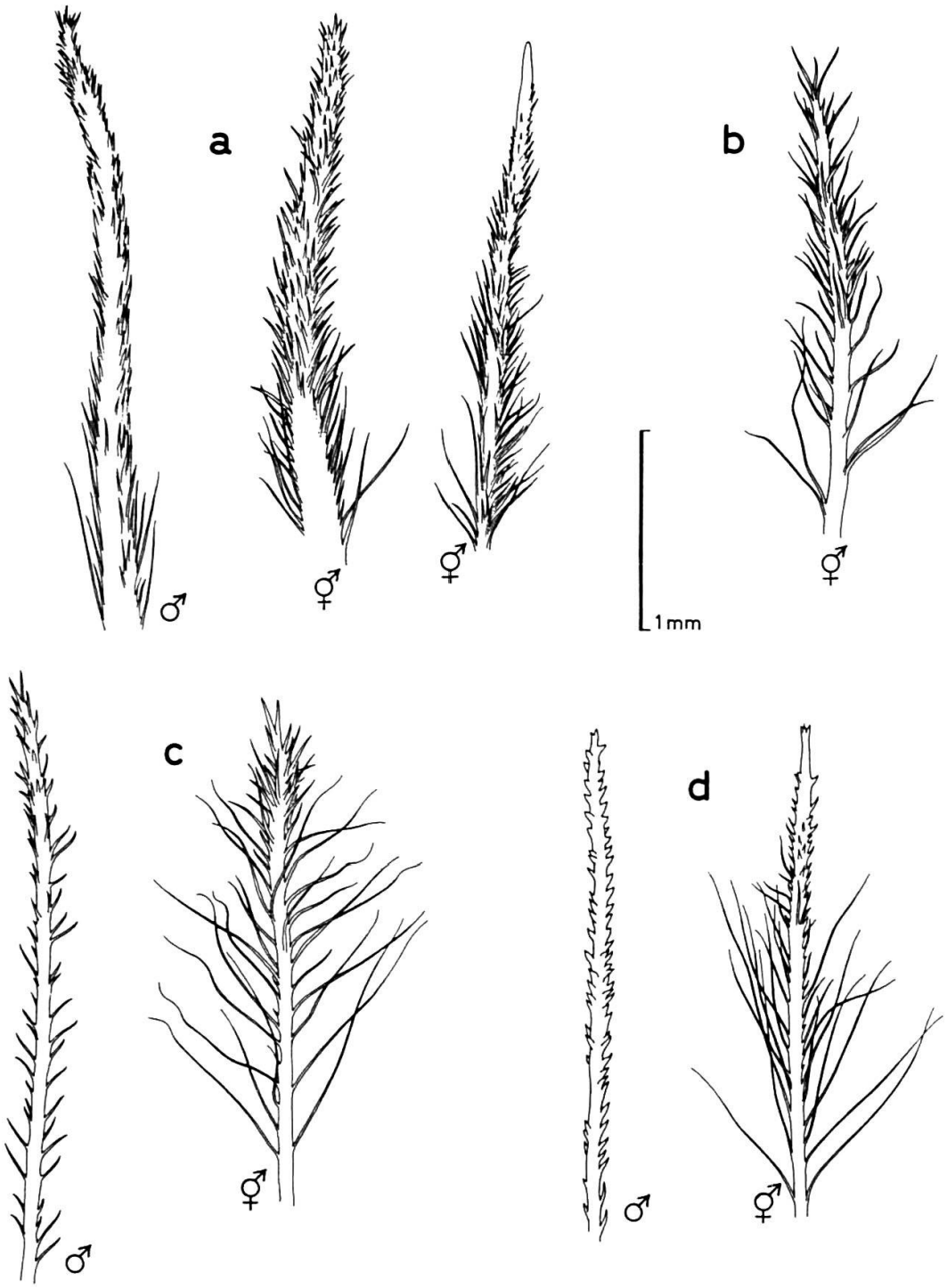

Fig. 14. – Spitzen von Pappusborsten: a, *P. strictus;* b, *P. niveus;* c, *P. afer;* d, *P. diacantha* (⚥, von normaler Zwitterblütte; ♂, von männlicher Randblüte).

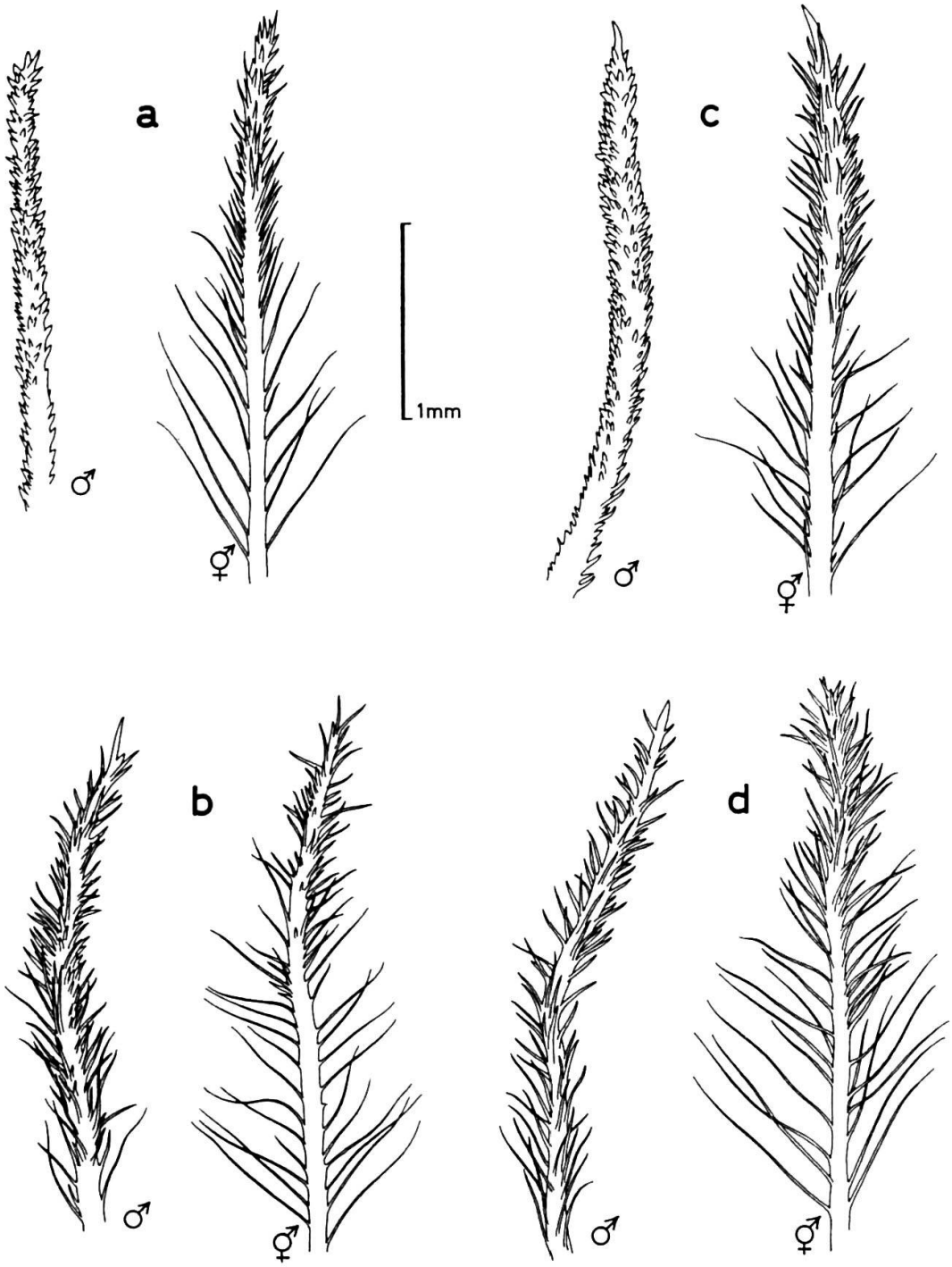

Fig. 15. – Spitzen von Pappusborsten; **a**, *P. Chamaepeuce;* **b**, *P. gnaphaloides* subsp. *gnaphaloides;* **c**, *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus;* **d**, *P. leptophyllus* (⚥, von normaler Zwitterblüte; ♂, von männlicher Randblüte).

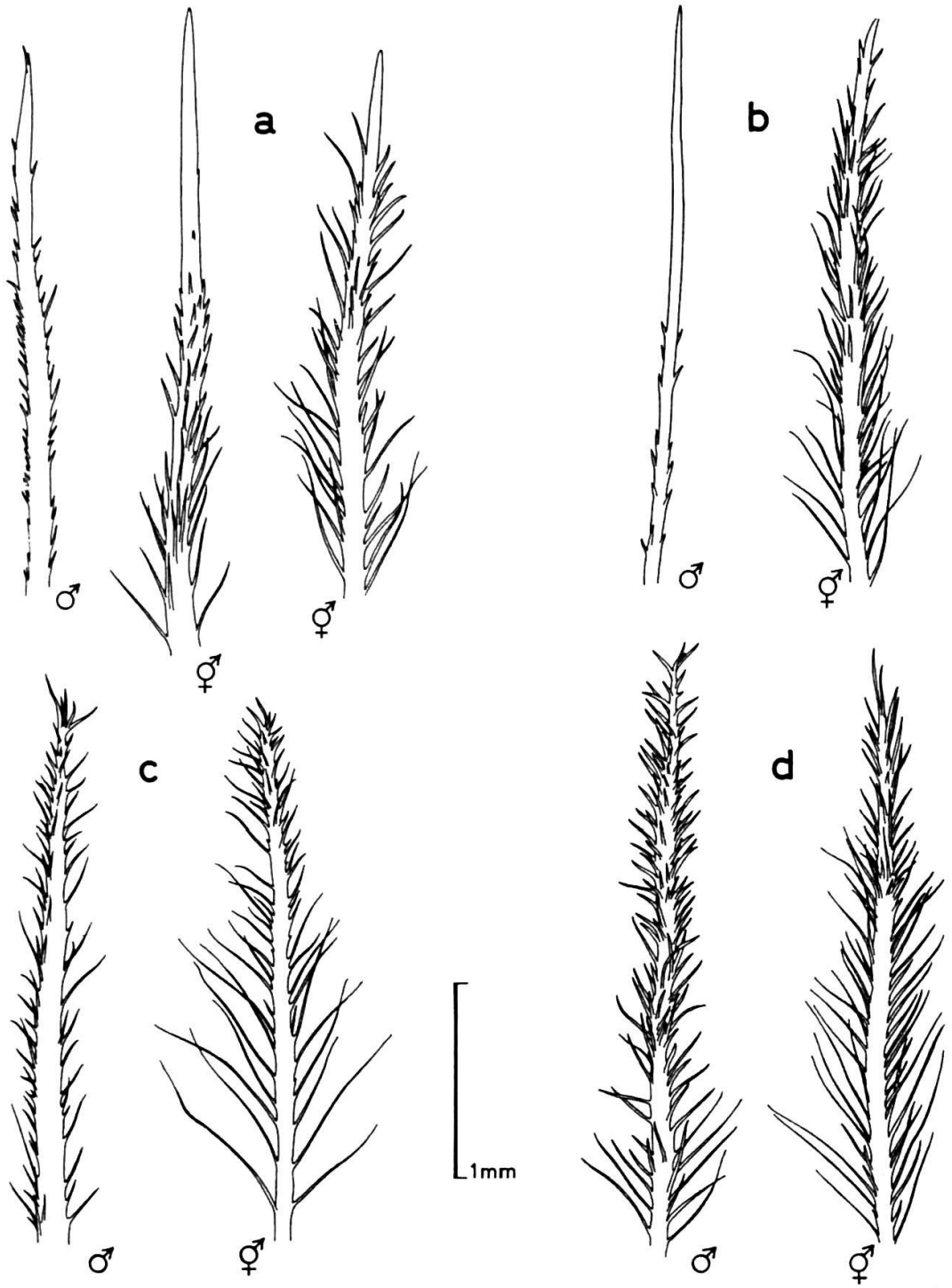

Fig. 16. – Spitzen von Pappusborsten: a, *P. echinocephalus;* b, *P. hispanicus;* c, *P. abylensis;* d, *P. rhiphaeus* (⚥, von normaler Zwitterblüte; ♂, von männlicher Randblüte).

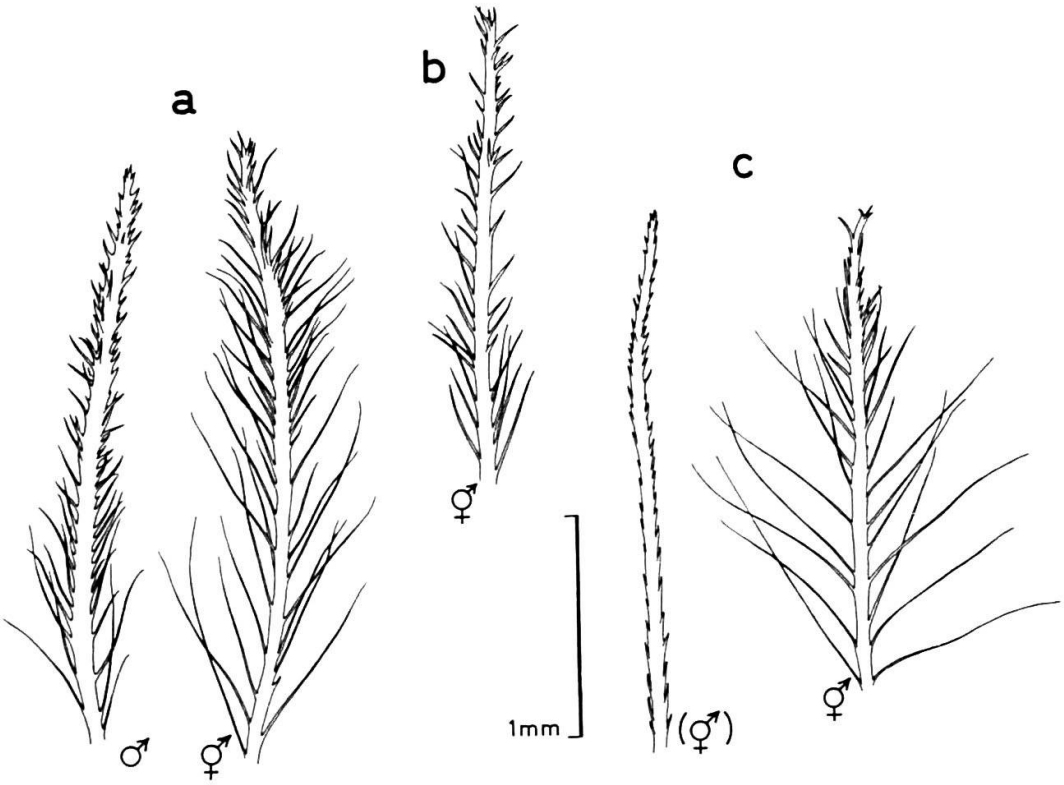

Fig. 17. – Spitzen von Pappusborsten: a, *P. dyricola;* b, *P. Casabonae;* c, *P. stellatus* (⚥, von normaler Zwitterblüte; (⚥), von zwittriger Randblüte; ♂, von männlicher Randblüte).

deutlich zarter und etwas kürzer als die nächstfolgenden, die übrigen alle beinahe gleich lang und gleich stark, höchstens, dass einige der inneren um ein weniges robuster, im Falle von *P. hispanicus* auch leicht, aber deutlich verlängert sind. Die stärksten Borsten eines jeden Pappus sind stets die am vollständigsten und typischsten ausgebildeten und liegen den Beschreibungen zugrunde.

Je nach der Länge der seitlichen Protuberanzen beschreibe ich Borsten oder Borstenabschnitte als gefiedert (plumosus, Fiederlänge ein Vielfaches des Borstendurchmessers), kurzfiederig (plumulosus, Fiedern etwa 2-4-mal so lang wie der Borstendurchmesser), bärtig (barbellatus, Seitenbörstchen ungefähr so lang wie der Borstendurchmesser), rauh (scaber oder scabridus, Zähnchen kürzer als der Borstendurchmesser) oder nackt (nudus, ohne seitliche Vorsprünge). Art und Anordnung der Protuberanzen an den verschiedenen Abschnitten jeder Borste sind bis zu einem gewissen Grad artspezifisch, wenn auch einigermassen variabel. Sie haben sich z.B. bei der Diagnostizierung der Bastarde *P.* x *parisiensis* und *P.* x *Pabotii* sehr bewährt.

In ihrem unteren Teil sind die Borsten stets dorsiventral abgeflacht, zweizeilig-kantenständig gefiedert (bzw. bei den Randblüten einiger Arten bärtig oder rauh). Die Spitzen (Fig. 14-17) sind vielgestaltig, doch sind ihre Auswüchse stets deutlich verkürzt. Im typischen, von Dittrich (1970) beschriebenen und für *Ptilostemon* als kennzeichnend betrachteten Fall sind die Borsten gegen die Spitze zu kaum verjüngt, nicht zusammengedrückt, ringsum mit kurzen Börstchen oder Zähnchen besetzt, die,

wenn sie dicht gedrängt stehen, gesamthaft eine keulige Verdickung vortäuschen können. (Die von Dittrich beschriebene Abwinklung der Spitzen, die man oft an Herbarmaterial beobachtet, ist unnatürlich und kommt vermutlich durch Streckungsvorgänge während des Pressens zustande). Dieser typische Fall kennzeichnet die Sektionen *Ptilostemon* und *Leptophyllon,* meist auch *P. strictus, P. diacantha* und die Arten der Sektion *Fontqueria,* ist aber nur bei den dickeren Borsten gut ausgeprägt. Bei den schwächeren ist die Spitze stärker verschmälert, die Bebärtung bleibt oft beinahe zweizeilig. Überhaupt ist die diesbezügliche intraspezifische Variabilität bedeutend. Bei den Sektionen *Platyrhaphium* und *Candollea* kann man meist auch die Spitzen der dicksten Borsten kaum mehr als regelmässig ringsum bärtig bzw. rauh bezeichnen. Bei den abgeleiteten *P. Casabonae* und *P. stellatus* schliesslich laufen sämtliche Borsten dünn aus und sind die Seitenbörstchen beinahe ausnahmslos kantenständig, zweizeilig angeordnet. Nackte, nadelförmige Borstenspitzen treten konstant bei *P. echinocephalus,* normalerweise auch bei *P. hispanicus* (besonders an den verlängerten Borsten der Randblüten), eher sporadisch bei *P. strictus* auf. Bei *P. diacantha* beobachtet man oft Borsten, deren Ende sternförmig durch 2-4 Zähne gekrönt ist, worunter ein kürzerer oder längerer nackter Abschnitt sich findet; diagnostisch für diese Art sind die leicht, aber besonders bei den Randblüten deutlich blasig aufgetriebenen Zähnchen der Borstenspitzen.

Am Grunde sind die Pappusborsten aller Arten untereinander frei, werden aber durch einen sich von der Frucht lösenden, verholzten Gewebering des Perikarps zusammengehalten und fallen als Kranz ab. Bei den im vorhergehenden Abschnitt erwähnten reduzierten Randblütenpappi mancher Arten ist dieser Gewebering nicht oder nur andeutungsweise ausgebildet, und die Borsten lösen sich einzeln. In mehreren Fällen liess sich am Grund der inneren Pappusborsten eine kurze, feine Behaarung der Innenfläche feststellen, doch scheint diesem Merkmal keine systematische Bedeutung zuzukommen, da es nirgends artkonstant auftritt.

Die Krone

Die Blütenkrone bietet bei *Ptilostemon,* wenn man sie mit jener der verwandten *Carduinae*-Gattungen vergleicht, wenig Neues. Sie zerfällt in zwei Abschnitte, Röhre (tubus) und Saum (limbus), an deren Kontaktstelle die Staubblätter eingefügt sind.

Die Kronröhre ist ein schlanker, stielrunder, den Griffel eng umschliessender Schlauch, der an seiner Basis trichterig erweitert ist. Diese Erweiterung der Ansatzstelle wurde von Dittrich (1971) beschrieben und abgebildet. Ihre Form, welche durch die Anschwellung der Griffelbasis und durch den anschliessenden Diskus (Nektarium) bedingt ist, gestattet u.a. eine sichere Abgrenzung von der verwandten Gattung *Lamyropsis.* Die Krümmungsverhältnisse der Kronröhre wurden im Abschnitt über die Blüten behandelt.

Das Längenverhältnis von Röhre und Saum ist von Sippe zu Sippe oft etwas verschieden, doch gestattet die beträchtliche Variabilität dieses Merkmals nur in Ausnahmefällen eine diagnostische Verwendung (so bei den Unterarten von *P. afer*). In der Regel ist die Röhre ziemlich genau gleich lang wie der Saum; bei *P. niveus, P. afer* subsp. *afer* und *P. Casabonae* ist sie etwas länger, bei *P. leptophyllus, P. rhi-*

phaeus und *P. dyricola* etwas kürzer; einen bedeutenden Unterschied stellt man einzig bei *P. strictus* fest, dessen Kronsaum oft doppelt so lang ist wie die Röhre (Fig. 13e).

Bei allen Arten mit Ausnahme von *P. stellatus* (Fig. 13d) ist der Grund des Kronsaums gegenüber der Röhre erweitert und dadurch deutlich sichtbar abgesetzt. Bei den Sektionen *Pterocaulos, Platyrhaphium* (besonders *P. afer* subsp. *eburneus*), *Fontqueria* und *Polyacantha* ist die Erweiterung verhältnismässig schwach, bei den anderen Sektionen dagegen sehr ausgeprägt und der Saumgrund beinahe krugförmig.

In seinem oberen Teil ist der Kronsaum in 5 linealische, in der Knospe klappig zusammenschliessende Zipfel geteilt. Die Teilung ist in der Regel ungleich, indem die zwei äusseren Spalten tiefer, die drei inneren seichter sind (Unregelmässigkeiten sind häufig). Um diese Ungleichheit zahlenmässig auszudrücken, wurde jeweils der grösste Unterschied zwischen zwei benachbarten Spalten einer Korolle gemessen und als "differentia fissurarum" der Beschreibung beigefügt. Dieser Messwert schwankt bei *P. stellatus* (Fig. 18g) zwischen 0.2 und 0.5 mm, bei den meisten Sippen zwischen 0.5 und 1.5 mm, und kann bei *P. niveus* (Fig. 18a) sogar 2 mm erreichen, wobei sich zwischen den Rand- und den zentralen Blüten keine nennenswerten Unterschiede ergeben. Eine Ausnahme macht *P. leptophyllus* (Fig. 18d, e), bei welchem die Randblüten ungleich-, die inneren dagegen, die überdies durch sternförmig abstehende Kronzipfel auffallen, gleichtief geteilt sind. Bei *P. gnaphaloides* (Fig. 18c) schliesslich sind die Kronzipfel bei sämtlichen Blüten gleich, oder es ist gar der innerste Spalt um ein weniges tiefer als die äusseren, was ein zusätzliches Unterscheidungsmerkmal gegen *P. Chamaepeuce* (Fig. 18b) liefert.

Auch der Teilungsgrad des Kronsaums ist nicht bei allen Arten gleich. Zu seiner Ermittlung ging ich jeweils vom Mittelwert zwischen dem seichtesten und dem tiefsten Einschnitt jeder Krone aus. Es zeigte sich, dass auch hier *P. gnaphaloides,* und etwas weniger ausgeprägt *P. echinocephalus,* durch besonders tiefe Spaltung (meist über die Hälfte, ja bis zu zwei Dritteln des Kronsaums) eine Sonderstellung einnehmen, während anderseits bei *P. dyricola* (Fig. 18f) und *P. Casabonae* der Teilungsgrad oft kaum ein Drittel beträgt. Bei den übrigen Arten schwankt er zwischen diesen Extremen.

Die Spitzen der Kronzipfel sind in der Knospe eingebogen, etwas verdickt, kahn- oder zitronenschnitzförmig. Bei den Sippen der Sektion *Platyrhaphium* sind sie durch eine Gruppe grosser, hyaliner, gelblich gefärbter Zellen gekrönt, die den anderen Sektionen fehlen (vgl. Fig. 18h, i).

Die Staubblätter

An den Staubfäden fällt vor allem die oft ziemlich lange und dichte Behaarung auf, welche der Gattung zu ihrem Namen verhalf. Bei *P. gnaphaloides,* etwas weniger ausgeprägt auch bei *P. diacantha, P. Chamaepeuce* und *P. leptophyllus,* ist sie bauschig, watteartig verfilzt; ausgesprochen spärlich ist sie dagegen bei *P. stellatus* und *P. afer* subsp. *eburneus,* mehr oder weniger dicht bei den übrigen Sippen. Der untere Teil der schmal bandförmigen Filamente, bis etwa zu einem Drittel oder zur

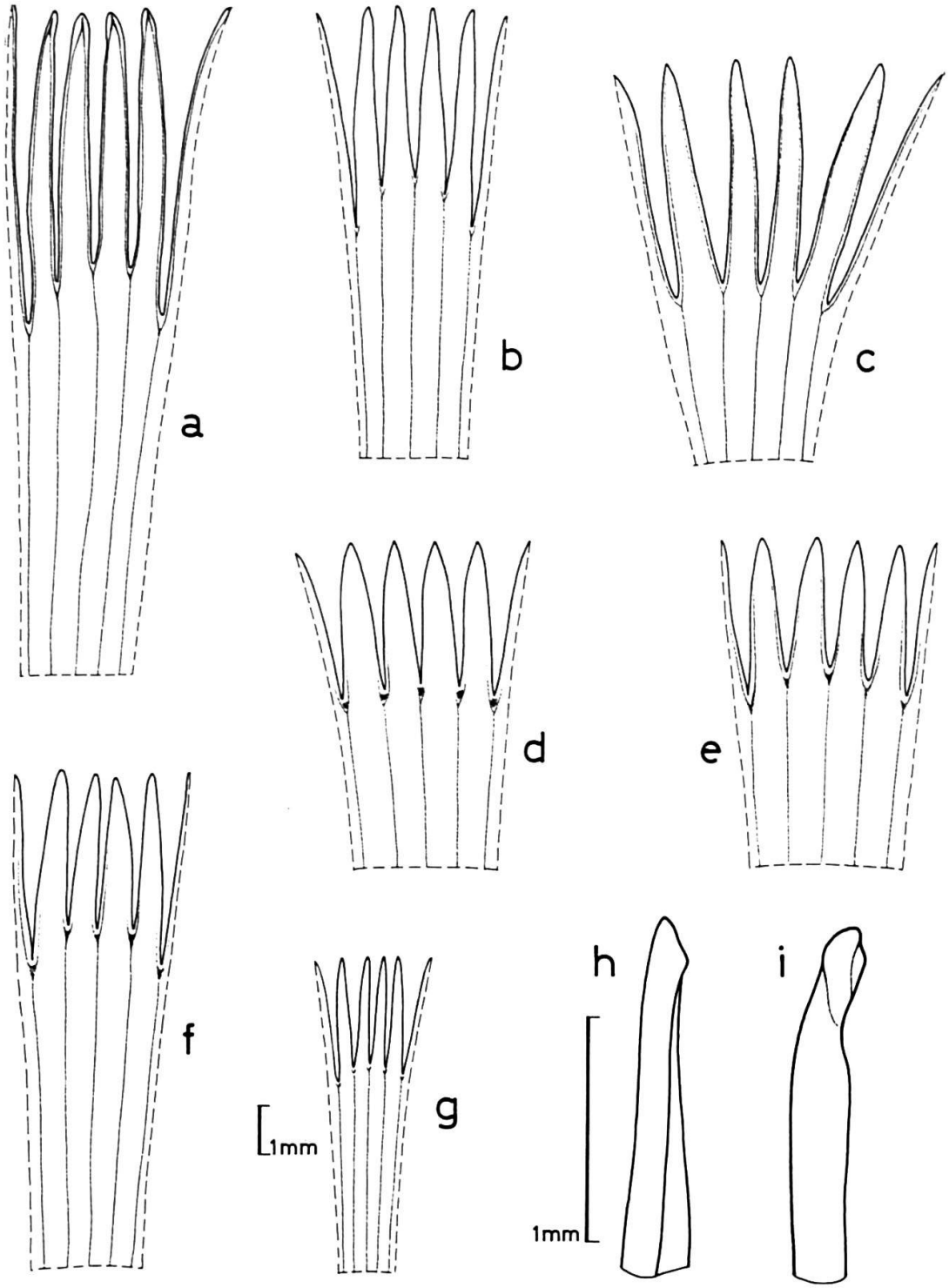

Fig. 18. – **a-g**, Kronsäume, längs aufgeschlitzt und ausgebreitet, von: **a**, *P. niveus;* **b**, *P. Chamaepeuce;* **c**, *P. gnaphaloides;* **d**, *P. leptophyllus,* zentrale Blüte; **e**, *id.,* Randblüte; **f**, *P. dyricola;* **g**, *P. stellatus.* – **h**, **i**, Spitzen von Kronabschnitten, in Seitenansicht: **h**, Normaltyp *(P. dyricola);* **i**, *Platyrhaphium*-Typ *(P. niveus).*

Hälfte, ist stets völlig kahl. Dann setzt plötzlich in voller Länge, auf Aussenfläche und Seitenkanten, die Behaarung ein, wird nach oben allmählich kürzer und verschwindet schon unterhalb der Artikulation ganz (Fig. 19).

Die recht variable Länge der Filamente wurde jeweils von der Insertion bis zur Gliederstelle, also ausschliesslich des Antheropodiums (Beauverd 1910, Briquet 1918) gemessen.

Die 5 Staubbeutel sind, wie dies Gerdts (1905) allgemein für die Kompositen feststellte, durch Kutikularverwachsung zu einer Röhre vereinigt. Sie sind nur in ihrem mittleren Abschnitt pollenführend. Nach unten laufen sie in verlängerte, meist fransig-zerschlitzte, mit jenen der Nachbarantheren mehr oder minder verwachsene Schwänze (caudae) aus; deren Länge wurde jeweils von der Basis des Antheropodiums (Artikulationsstelle) aus gemessen. Die Spitze der Antheren nimmt ein breiter, schwertförmiger, spitzlicher oder mehr oder weniger deutlich kurz bespitzter Konnektivfortsatz (appendix) ein; als dessen untere Grenze betrachte ich, zwecks Standardisierung der Längenangaben, die Stelle des randlichen Zusammenschliessens der Konnektive benachbarter Antheren, anders gesagt das obere Ende der pollenführenden Theken. Man vergleiche hierzu Fig. 20a.

Die Gestalt der Antheren ist in der ganzen Gattung sehr einheitlich und, besonders was die Ausbildung der Schwänze und Anhängsel (Fig. 20b-g) betrifft, charak-

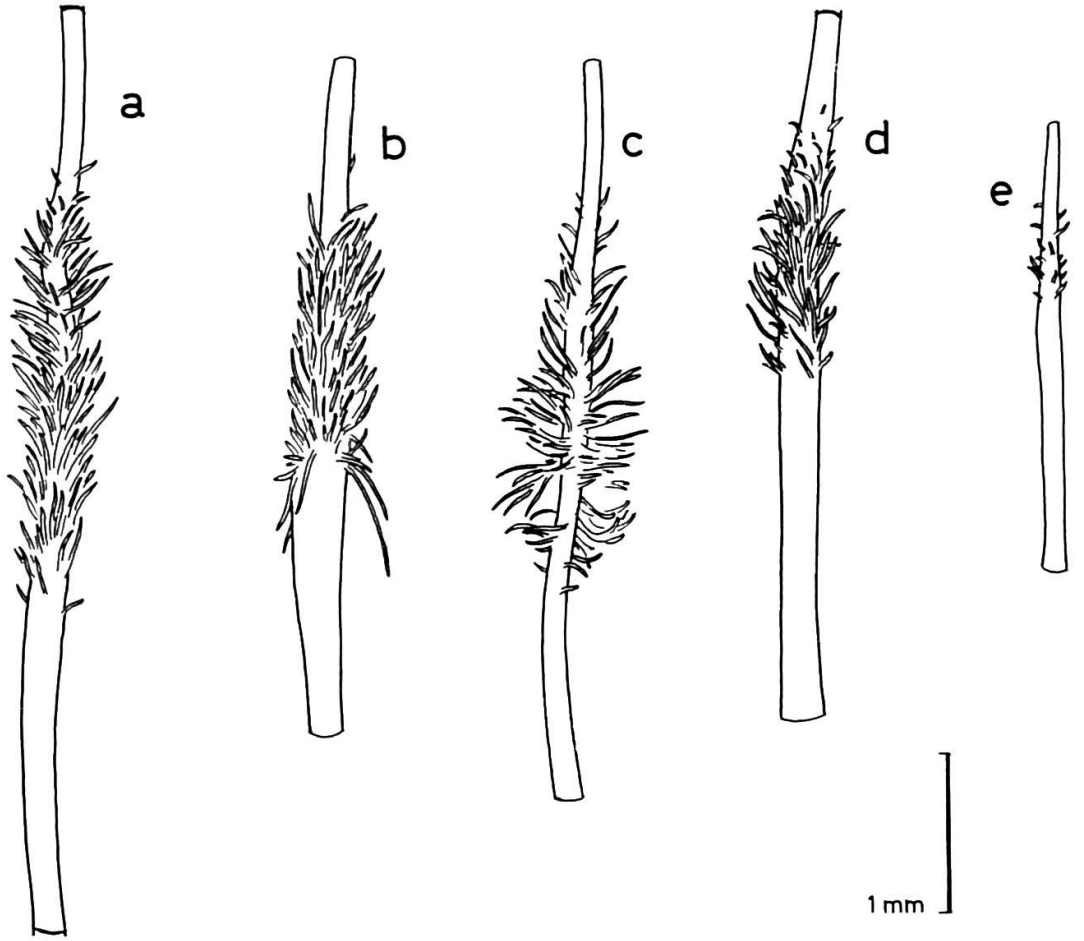

Fig. 19. – Filamente in Rückenansicht (ohne das Antheropodium); a, *P. Chamaepeuce;* b, *P. gnaphaloides;* c, *P. leptophyllus;* d, *P. dyricola;* e, *P. stellatus.*

teristisch. Die schwertförmigen, weit hinauf verwachsenen, nur an der Spitze freien und dort ogival einwärtsgebogenen Anhängsel finden sich ähnlich wohl nur bei *Lamyropsis* wieder (Greuter & Dittrich 1973). Insbesondere sind es aber die medianen Ölstriemen (vittae) dieser Anhängsel, welche als Gattungsmerkmal in Frage kommen: Sie fehlen, offenbar durch Reduktion, einzig bei *P. stellatus* (wo vielleicht durch anatomische Untersuchungen Rudimente nachzuweisen wären), wurden dagegen bisher bei keiner anderen *Carduinae*-Gattung festgestellt. Beobachtet wurden sie erstmals von Cassini (1826a), welcher in der Gattungsbeschreibung von *Ptilostemon* (d.h. unserer Sektion *Ptilostemon*) die Antherenanhängsel als "uninervés" bezeichnet. Späteren Forschern scheint diese Eigentümlichkeit entgangen zu sein.

Die Ausbildung der Striemen ist nicht ganz einheitlich, und ihre Abwandlungen können zur infragenerischen Gliederung mit herangezogen werden. So zeichnet sich die Sektion *Pterocaulos* dadurch aus, dass die Vittae nach aussen kaum vorspringen, durch eine starre, offenbar stark kutinisierte Gewebeschicht bedeckt sind und sich im Alter kaum verändern (Fig. 20b); bei den übrigen Sektionen dagegen sind die Striemen nach aussen blasig vorgewölbt, nur durch eine zarte Hautschicht bedeckt, sondern nach der Anthese ein klebriges Sekret aus und fallen dabei oft mehr oder weniger in sich zusammen. Bei den drei benachbarten Sektionen *Leptophyllon* (Fig. 20e), *Echinocephale* und *Candollea* sind die Striemen nicht in der ganzen Länge des Anhängsels, sondern nur in dessen oberer Hälfte ausgebildet bzw. sichtbar. Bei der Sektion *Platyrhaphium* (Fig. 20c) sind sie zwar durchgehend, werden aber gegen unten ganz allmählich enger und laufen strichförmig aus; bei den anderen Sektionen sind sie in der ganzen Länge des Anhängsels beinahe gleichbreit, nur an den Enden kurz verschmälert (Fig. 20d, f).

Der Pollen

Die Pollenmorphologie hat für die Systematik der *Cardueae* durch Wagenitz' (1955) wegweisende Studien in den *Centaureinae* und Štepas Einbeziehung der *Carduinae* eine grundlegende Bedeutung erlangt. Beide genannten Autoren haben die Grundzüge der Pollenstruktur dieser Gruppen ausführlich diskutiert, doch stimmen ihre Ergebnisse, Interpretationen und Terminologien, hauptsächlich infolge der Verschiedenheit der angewandten Präparationsmethoden, nicht durchwegs überein.

Wagenitz arbeitete mit azetolysiertem Pollen. Diese Methode hat, wie Štepa hervorhebt, den Nachteil, die zarte Nexine-Haut über den Poren zu zerstören. Überdies verändert sie die Form der Falten und des ganzen Pollenkorns in oft recht nachhaltiger Weise. Die Veränderungen mögen bis zu einem gewissen Grad von der Intensität des Azetolyseverfahrens abhängen, scheinen aber im wesentlichen konstant und reproduzierbar zu sein. Da die Reaktionsnormen verschiedener Pollensorten auf die Azetolyse spezifische Unterschiede aufweisen, die man bei der Betrachtung unbehandelten Pollens nicht erkennt, ergeben sich neben dem Nachteil der Gestaltveränderung auch eindeutige Vorteile aus der Azetolysemethode.

Štepa benützt ein wesentlich weniger aggressives Verfahren (Wasser-Alkohol-Behandlung und Färbung mit Methylenblau), welches dem Pollen seine natürliche

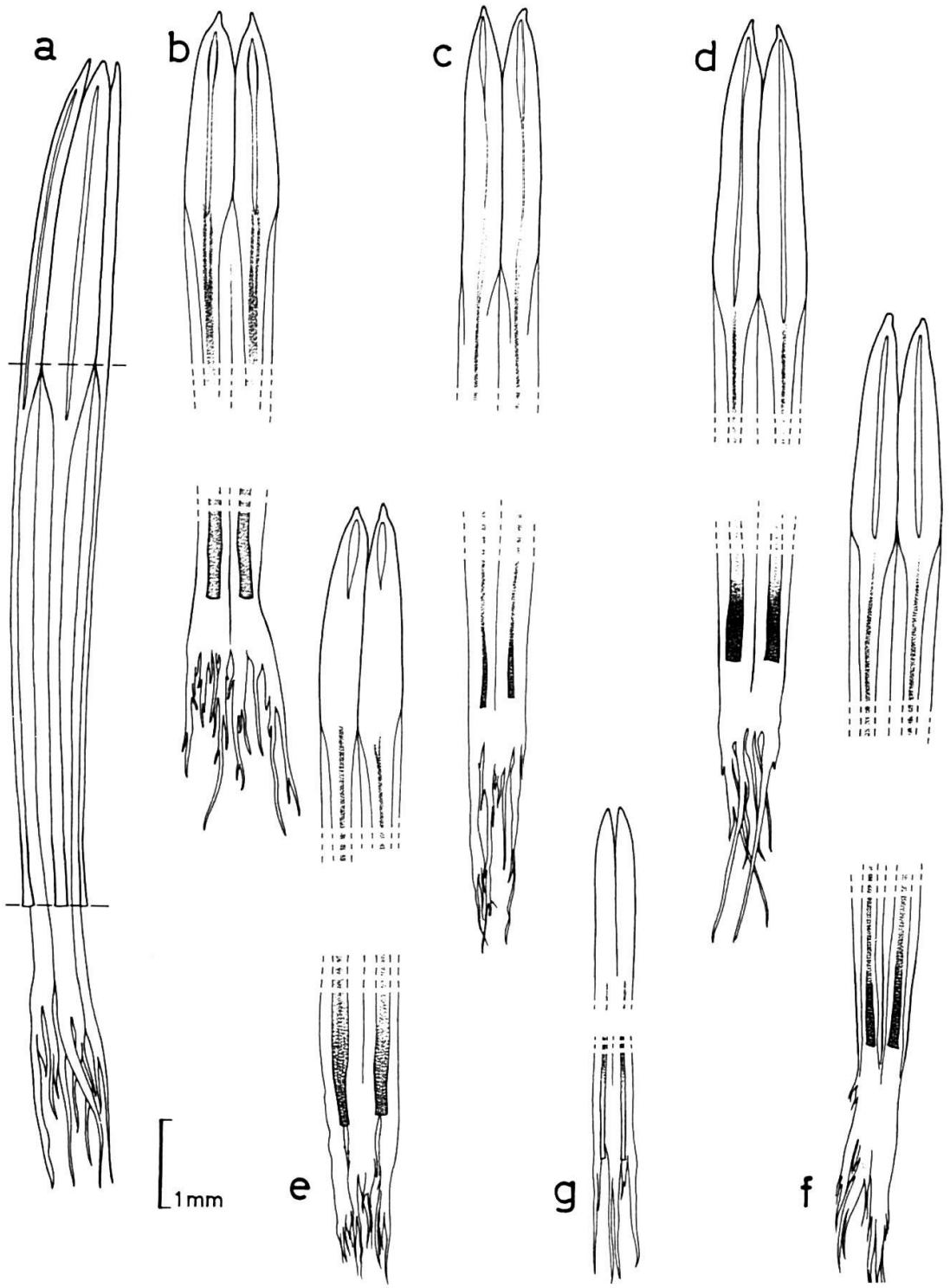

Fig. 20. – a, Antherentubus von *P. Chamaepeuce,* leicht schematisiert (zeigt die angenommene Begrenzung der 3 Hauptabschnitte: Schwänze, pollenführender Mittelteil und Konnektivfortsätze). – b-g, Spitzen und Schwanzabschnitte je zweier benachbarter Antheren in Rückenansicht: b, *P. strictus;* c, *P. afer;* d, *P. Chamaepeuce;* e, *P. leptophyllus;* f, *P. dyricola;* g, *P. stellatus.*

Gestalt belässt und auch die zarten Nexine-Membranen nicht angreift. Dafür ist die Beobachtung der Feinstruktur der Exine, insbesondere auch der Querfalten, offenbar bedeutend erschwert.

Wie bei den meisten Kompositen ist der Pollen der *Carduinae* zono-3-colporat. Die drei Falten (colpi) sind meridional verlaufende, äquidistante, an den Enden spitz zulaufende Schlitze und entsprechen nach Wagenitz dünnen Stellen der Exine ohne Stäbchenstruktur und ohne Skulptur, d.h., wie Štepa es ausdrückt, Lücken in der Sexine, welche höchstens in Form unbedeutender Fragmente auf der durchlaufenden Nexine erhalten bleibt.

Den Begriff Pore verwenden Wagenitz und Štepa in grundsätzlich verschiedener Bedeutung. Beim ersteren bezeichnet er eine dünne Stelle in den unteren Exine-Schichten, welche man in der Mitte jeder Falte beobachtet und die sich in äquatorialer Richtung oft weit über diese hinaus erstreckt, eine eigentliche Querfalte bildend. Sie soll einer Lücke in der Nexine (Endexine) entsprechen, doch lässt sich dies mit Štepas Aussage, wonach diese durchwegs erhalten bleibt, schlecht vereinbaren. Vielleicht fällt im Bereich der Pore die innere Lage der Sexine, die Stäbchenschicht, bei durchlaufendem Tectum aus; die scharfe Begrenzung der Querfalten scheint dafür zu sprechen. Ohne Schnitte zu machen, lässt sich diese Frage nicht abschliessend klären. Bei Štepa entspricht die "Pore" der Vorwölbung der Nexine über der Apertur, d.h. an der Kreuzungsstelle von Falte und Querfalte; diese zarte Haut wird, wie schon erwähnt, bei der Azetolyse vernichtet. Im folgenden wird der Begriff Pore im Sinne Wagenitz' verwendet.

Štepa hat als erster *Ptilostemon*-Pollen beschrieben und mit jenem verwandter Gattungen verglichen. Er untersuchte 2 Arten: *P. gnaphaloides* (und vermutlich dessen subsp. *pseudofruticosus,* als *"P. fruticosus"*) und *P. echinocephalus.* Die letztgenannte stellte er, in Anlehnung an Tamamšjan (1954), in die "Gattung" *Lamyra.* Seine Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen: Die Pollenanalyse bestätigt die enge Verwandtschaft der Gattungen *Cirsium, Carduus, Silybum, Notobasis* und *Picnomon;* sie rechtfertigt den Ausschluss von *Cnicus, Modestia, Ancathia, Lamyropappus, Ptilostemon* und *"Lamyra"* aus der Gattung *Cirsium; Ptilostemon* und *"Lamyra"* haben einen sehr ähnlichen Pollen, der sich nur durch die äusseren Abmessungen unterscheidet. Es sei hier vorweggenommen, dass dieser Unterschied bei Einbeziehung sämtlicher Arten zusammenbricht und dass *Ptilostemon* und *Lamyra* sensu Tamamšjan) pollenmorphologisch völlig identisch sind.

Meine eigenen Untersuchungen wurden in Zusammenarbeit mit Manfred Dittrich ausgeführt und umfassten die Gattungen *Ptilostemon, Lamyropsis* und *Notobasis* sowie Vergleichsarten von *Cirsium* und *Cynara.* Die Pollenkörner wurden nach der Methode von Erdtman (1952) azetolysiert und in Glyzerin-Gelatine eingebettet. Ein Teil der Resultate wurde in Zusammenhang mit der Bearbeitung von *Lamyropsis* veröffentlicht (Greuter & Dittrich 1973); soweit sie *Ptilostemon* betreffen, sind sie hier neu.

Der azetolysierte *Ptilostemon*-Pollen ist prolat, der Quotient Polachse : Äquatorialdurchmesser schwankt zwischen 1.35 und 1.58. Die äusseren Abmessungen sind für die verschiedenen Sippen in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Werte sind Mittel aus je 30 Messungen an Pollenkörnern eines einzelnen Präparats. Die intraspezifische Variabilität konnte noch nicht untersucht werden.

Es fällt auf, dass der Pollenindex von jenem, welchen Štepa angibt, bedeutend abweicht. Auch beschreibt Štepa den äquatorialen Querschnitt als rund, während er in unseren Präparaten gerundet-dreieckig war, mit den Aperturen in der Mitte

Sippe	P	E	P/E	Beleg
P. strictus	49	34	1.44	Epirus, *Rechinger 21598* (G)
P. niveus	64	44	1.45	Madonie, *Lojacono 659* (G)
P. afer	64	44	1.45	Euboea, *Tuntas* (GB)
subsp. *eburneus*	54	38	1.42	Ala dağ, *Ellenberg 1013* (B)
P. diacantha	60	38	1.58	Hermon, *Danin* (HUJ)
subsp. *turcicus*	58	39	1.49	Akra dağ, *Boissier* (LAU)
P. Chamaepeuce	55	38	1.45	Naxos, *Runemark 3751* (LD)
P. gnaphaloides	54	37	1.46	Tocra, *Guichard 162* (BM)
subsp. *pseudofruticosus*	55	36	1.53	Nafplio, *Runemark 21953* (LD)
P. leptophyllus	50	37	1.35	Tizi Ifri, *Font Quer 691* (MA)
P. echinocephalus	62	44	1.41	Novorossijsk, *Lipskij* (TBI)
P. hispanicus	57	36	1.58	Yunquera, *Vicioso* (MA)
P. abylensis	52	36	1.41	Ceuta, *Dittrich 1262* (Gr)
P. rhiphaeus	52	36	1.41	Chechaouene, *Dittrich 1209* (Gr)
var. *tetauensis*	53	36	1.44	Tetouan, *Dittrich 1239* (Gr)
P. dyricola	50	36	1.39	Atlas major, *Lindberg 3582* (LD)
P. Casabonae	54	35	1.54	Bastia, *Levier* (FI)
P. stellatus	57	36	1.56	Vis, *Mayer* (LJU)

Tabelle 1. — Aussenmasse der *Ptilostemon*-Pollen (Mittelwerte aus je 30 Messungen, in µm): Polachse (P), Äquatorialdurchmesser (E) und Pollenindex (P/E). Die Stacheln bzw. Warzen wurden nicht mitgemessen.

der Flachseiten. Schliesslich beobachteten wir sehr schmale, oft nur strich- oder ritzenförmige Falten, während sie Štepa in seinen Abbildungen breit linsenförmig darstellt. All dies deutet auf ein teilweises Kollabieren der Pollenkörner, insbesondere einer mutmasslichen Schwächezone im Bereich der Falten, im Verlauf der Azetolyse. Ein Schmälerwerden der Falten beobachtete schon Štepa bei azetolysiertem *Cirsium*-Pollen, und konnten wir bei *Lamyropsis sinuata* und *Notobasis syriaca* bestätigen; doch bleiben dort die Wandsegmente zwischen den Falten starr, und diese kommen im äquatorialen Schnitt auf die (nur schwach ausgeprägten) Ecken eines Kreisbogen-Dreiecks zu liegen. Dieser Unterschied in der Reaktionsnorm auf Azetolyse scheint für die betreffenden Gruppen charakteristisch zu sein.

Die Falten des *Ptilostemon*-Pollens sind verhältnismässig kurz, etwa halb so lang wie die Polachse. Dafür sind die Poren (Querfalten) ausgesprochen verlängert, oft so lang wie die Falten, kollabieren aber nicht oder nur teilweise und bleiben linsenförmig mit zugespitzten Enden (Tafel IIa). In dieser Beziehung stimmt *Ptilostemon* mit der Gattungsgruppe *Lamyropsis-Notobasis-Cynara,* nicht aber mit *Cirsium* überein.

Die Nexine verdickt sich äquatorwärts ganz allmählich zu wulstartigen Gebilden (costae), welche eine Ringfurche begrenzen. Die Verdickung ist zwischen den Aperturen nur schwach, am Rand der Poren dagegen sehr bedeutend und setzt sich längs der Faltenränder polwärts fort. Möglicherweise sind es elastische Spannungen im Bereich dieser Nexine-Verdickungen, die beim Wegfall des Turgordruckes infolge der Azetolyse die oben beschriebenen Formveränderungen hervorrufen (vgl. Tafel IIb).

Die Sexine scheint, wie dies schon Štepa beschreibt, aus einer einfachen, dicken Stäbchenschicht zu bestehen. Ihre äussere Skulptur ist vermutlich das einzige Pollen-

merkmal, welches innerhalb der Gattung eine gewisse Differenzierung erkennen lässt. Eine rohe Gliederung führt zu drei hier nur provisorisch definierten Grundtypen, die sich durch eingehendere Untersuchungen vielleicht schärfer werden fassen lassen. Beim einen, welcher besonders gut ausgeprägt bei der Sektion *Ptilostemon* (Tafel IIe) auftritt, sind grobe, zugespitzt-kegelige, 3-5 μm hohe "Stacheln" gleichmässig über die ganze Fläche verteilt. Beim zweiten, der sich etwa bei den Sektionen *Pterocaulos* und *Fontqueria* (Tafel IIa-c) findet, sind die Höcker breiter, kurz bespitzt, niedrig, im Äquatorbereich etwa 2-3 μm hoch, polwärts dichter zusammengerückt und verkleinert. Beim dritten, welchen man nur bei den abgeleiteten Arten *P. Casabonae* und *P. stellatus* (Tafel IIf-g) beobachtet, sind nurmehr flache, 1-2 μm hohe, stumpfliche Warzen vorhanden, welche an den Polen zu mehr oder weniger stark gewellten Kalotten zusammenfliessen. Es ist möglich, dass diese Reduktion der Pollenskulptur mit dem Überhandnehmen der Autogamie, die bei *P. stellatus* offenbar schon ziemlich obligat ist, in Zusammenhang steht.

Der Pollen von *Ptilostemon* ist also durchaus einheitlich, was zusammen mit der Homogenität der Fruchtmorphologie zwingend für Einheit und Natürlichkeit der Gattung spricht. Überdies ist er wie erwähnt von allen anderen *Carduinae*-Pollen klar und eindeutig verschieden. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den verwandten Gattungen *Lamyropsis, Notobasis* und *Cynara* besteht lediglich in der Gestalt der Apertur, die Übereinstimmung mit *Cirsium* ist noch geringer. Die äussere Form, auch manche Elemente der inneren Struktur weisen auf *Cousinia* (Štepa 1961) und auf die *Centaureinae*-Gattung *Cyanus* (Wagenitz 1955), die aber beide eine glatte (bzw. "scabrate") Aussenfläche aufweisen. Mindestens im Falle von *Cyanus* handelt es sich dabei lediglich um Konvergenzerscheinungen.

Der Griffel

Der *Ptilostemon*-Griffel gliedert sich, wie allgemein jener der Cynaroideen, in drei Abschnitte: Basis, Schaft und Spitze. Die Griffelbasis oder Epiregma (Briquet 1916) ist kegel-, zwiebel- oder flaschenförmig erweitert, mehr oder weniger verhärtet und deshalb vor allem im eingetrockneten Zustand, wenn der Schaft geschrumpft ist, sehr auffällig. Die Epidermis besteht aus longitudinal gestreckten, etwas vorgewölbten, glänzend glatten Zellen und erscheint infolgedessen fein längsgerieft. Am Grund ist das Epiregma plötzlich in die sehr dünne, stielförmige Abgliederungsstelle (Regma) zusammengezogen und sitzt mit breiter, oft etwas konkaver Fläche dem stumpfkegeligen Diskus (Nektarium) auf.

Der Griffelschaft ist glatt, zylindrisch und entbehrt spezifischer Merkmale. Die Spitze dagegen, die wie stets bei den Kompositen als Fegeapparat ausgebildet ist und der Entleerung des Pollens aus dem Antherentubus dient, weist einen charakteristischen, komplexen Bau auf (Fig. 21).

Bei der Untergattung *Ptilostemon* ist die Griffelspitze am Grund durch einen geraden, seltener etwas schiefen Kranz verlängerter Fegehaare begrenzt und scharf vom Schaft abgesetzt. Sie bleibt nach oben hin meist gleichbreit oder wird gar etwas breiter und dabei zunehmend dorsiventral abgeflacht, seltener ist sie leicht kegelförmig verjüngt; kleine, spitze, nach vorn gerichtete Fegepapillen bedecken die

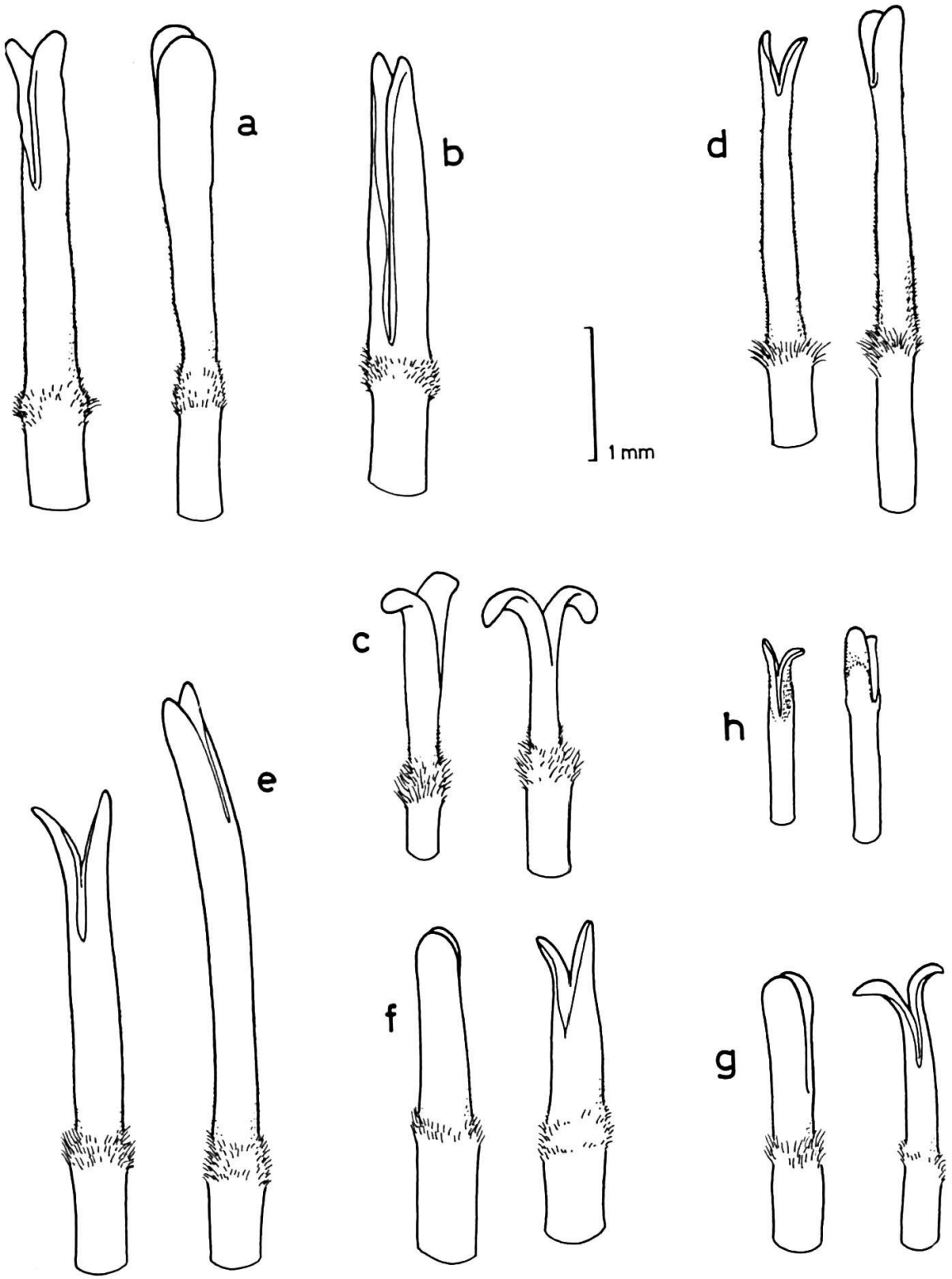

Fig. 21. – Griffelspitzen: a, *P. strictus;* b, *id.*, Spezialfall mit weit herablaufenden Narbenschlitzen; c, *P. afer;* d, *P. Chamaepeuce;* e, *P. gnaphaloides;* f, *P. leptophyllus;* g, *P. Casabonae;* h, *P. stellatus.*

ganze Aussenfläche. Verglichen mit *Cirsium* ist dieser Abschnitt relativ kurz: 1.2-3 mm, selten bis 3.6 mm lang. An der Spitze ist er in zwei kurze Schenkel gespalten, welche an ihrer Innenseite die Narbenfläche tragen (lobi stigmatiferi). Die Teilung ist seicht, sie reicht nur ausnahmsweise tiefer als ein Drittel der Griffelspitze, oft ist sie kaum mehr als eine Kerbe. Die Schenkel klaffen meist auch im weiblichen Blühstadium kaum, nur bei wenigen Sippen (*P. niveus, P. afer* subsp. *afer, P. echinocephalus, P. Casabonae;* Fig. 21c, g) divergieren sie deutlich und krümmen sich nach rückwärts. Ihre Form ist gerundet-linealisch oder mehr oder weniger spatelig, bei *P. gnaphaloides* (Fig. 21e) oft eiförmig-spitzlich. Die Narben laufen häufig an den Seiten der Griffelspitze schlitzförmig herunter, doch nur ausnahmsweise tiefer als bis zur Hälfte; bei *P. strictus* und *P. afer* subsp. *eburneus* wurden vereinzelte Fälle beobachtet, in denen sie den Fegehaarkranz erreichten (Fig. 21b).

Bei der Untergattung *Lamyra* (Fig. 21h) weicht der Bau der Griffelspitze stark ab, was man als Reduktion des Fegeapparates im Zusammenhang mit obligater Selbstbestäubung deuten kann. Insbesondere ist der Fegehaarkranz zurückgebildet und durch eine sinusoidal verlaufende Zone kaum merklich verlängerter Papillen ersetzt, welche längs der Narbenschlitze herabläuft und sich auf dem Rücken der Griffeläste nach oben verschiebt. Die ganze Spitzenregion, bis ans untere Ende der Narbenschlitze gemessen, ist äusserst kurz (höchstens 1 mm lang). Das Wegfallen des Fegehaarkranzes steht innerhalb der Cynaroideen wohl vereinzelt da. Es fiel schon dem scharfen Beobachter Cassini (1822) auf: "Le style du *lamyra stipulacea* est remarquable en ce que ses deux stigmatophores, qui semblent être demi-avortés, ne sont point articulés sur leur support, et ne portent que quelques collecteurs piliformes épars". In der seitherigen Literatur fand ich dieses Merkmal nirgends erwähnt.

Die Frucht

Die abweichende Gestalt der Früchte ist stets das hauptsächliche, oft das einzige Merkmal gewesen, womit die Abtrennung der Gattung *Ptilostemon* (bzw. *Chamaepeuce, Lamyra*) von *Cirsium* gerechtfertigt wurde. Man braucht also kaum zu betonen, dass der Fruchtmorphologie beim systematischen Studium unserer Gattung, wie übrigens der Kompositen überhaupt, eine sehr wesentliche Bedeutung zukommt. Dennoch beruhte unsere Kenntnis der *Carduinae*-Früchte noch vor kurzem lediglich auf sehr oberflächlicher Betrachtung, und erst die gründlichen, vergleichenden Arbeiten Dittrichs (1970, 1971) haben ein befriedigendes Verständnis der feineren Merkmale und ihrer systematischen Bedeutung ermöglicht.

Die *Ptilostemon*-Frucht ist schief verkehrteiförmig oder leicht birnförmig (in Ausnahmefällen kreiselförmig oder beinahe kugelig), wobei die Aussenseite stärker gewölbt ist als die Innenseite. Die Längsachse der Frucht ist, besonders an den peripheren Blüten, etwas gekrümmt, die Apikalplatte und die basale Abbruchstelle (die Dittrich demzufolge als basal-lateral, adaxial bezeichnet) sind nicht parallel, sondern bilden einen leichten Winkel. Die Oberfläche ist völlig glatt, kantenlos, ebenmässig gekrümmt (vgl. Fig. 22).

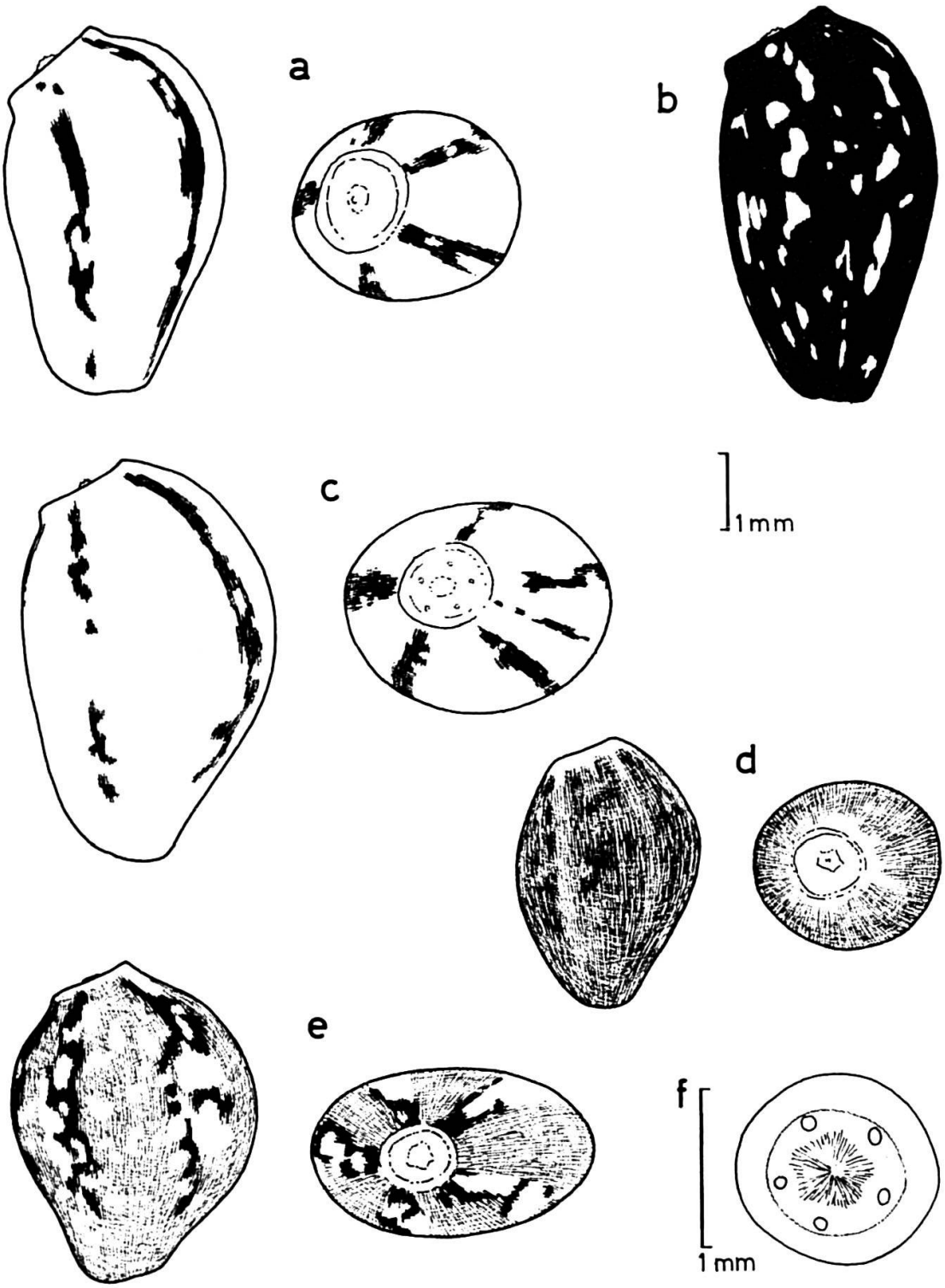

Fig. 22. – **a-e**, Früchte in Seiten- und Oberansicht: **a**, *P. niveus*, kalabrische Population; **b**, *id.*, dunkelgefärbte Form aus Sizilien; **c**, *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus;* **d**, *P. Casabonae;* **e**, *P. stellatus.* – **f**, Apikalplatte der Frucht, halbschematisch.

Bei der ausgereiften Frucht treten die Gefässbündel nicht hervor und sind auch nicht eingesenkt, oft sind sie nur schwer zu erkennen. Meist sind es etwa 10-20, die sich in ziemlich regelmässigen Abständen von der Abbruchstelle der Frucht gegen die Apikalplatte hinziehen. Alle sind etwa gleich stark, doch müssen 5 von ihnen, welche sich in die Gefässbündel der Krone hinein fortsetzen und an deren Abgliederungsstelle als Narben gut sichtbar sind, als Hauptnerven gelten.

Die Ausfärbung der Früchte ist bei den meisten Arten recht variabel, wobei strohgelbe, braune, aschgraue und dunkelpurpurne Farbtöne vorherrschen, die bisweilen einheitlich auftreten, öfter aber Sprenkel- oder längsgerichtete Strichelmuster bilden. Eine teilweise Korrelation der Farbmuster mit der Verbreitung liess sich allein bei *P. niveus* (Fig. 22a-b) feststellen. Bemerkenswert ist das Auftreten von 5 mehr oder weniger scharf begrenzten, oft durch Sprenkelung aufgelockerten dunklen Längsstreifen (vittae), deren Mittellinien mit den Hauptnerven zusammenfallen (Fig. 22a, c). Diese Art der Musterung findet sich in der Mehrzahl der Sektionen, in unterschiedlichem Häufigkeitsgrad je nach den Sippen; in dreien: *Pterocaulos, Fontqueria* und *Polyacantha,* scheint sie jedoch konstant zu fehlen. Bei *P. stellatus* lässt sich ein auf den ersten Blick kaum auffälliges Alternieren von weniger in der Farbe und im Tonwert als in der Musterung verschiedenen Meridionalsektoren feststellen; bei 5 von ihnen, welche sich meist durch etwas stärkere Sprenkelung auszeichnen, bilden auch hier die Hauptnerven die Mittellinie (Fig. 22e).

Die basale Ablösungsnarbe der Frucht ist bei allen Arten breitelliptisch bis kreisförmig, flach, durch eine glatte, von der übrigen Fruchtwand in keiner Weise differenzierte Kante begrenzt.

Stets ist die Frucht von einer kreisförmigen, flachen Apikalplatte gekrönt, wie Dittrich (1970) sie beschreibt. Ein Krönchen, das diese Fläche nach aussen begrenzen würde, fehlt oder ist nur in Form einer schwachen Kante (bei *P. niveus* eines niedrigen, kragenförmigen Saums) angedeutet. Auf der Apikalplatte erkennt man zuäusserst einen schmalen (meist ca. 0.3 mm breiten), matten, strukturlosen Ring: die Abbruchstelle des Pappus bzw. des verholzten perikarpialen Geweberings, der die Pappusborsten am Grund zusammenhält. Es folgt eine nach aussen kreisförmig begrenzte Zone mit fünf sternförmig angeordneten Gefässnarben: die Abgliederungsstelle der Krone. Schliesslich ein Fünfeck, dessen Ecken zwischen den Gefässnarben liegen: der Diskus, welcher ursprünglich kegelstumpfförmig war, eingetrocknet aber beinahe flach wird und nur in der Mitte ein kleines, vorspringendes Spitzchen, den Griffelansatz (Regma), aufweist. Eine genau gleich gestaltete Apikalplatte findet sich ausser bei *Ptilostemon* nur noch bei *Notobasis* und, leicht abgewandelt, bei *Cynara* (vgl. Fig. 22f).

Die meisten *Ptilostemon*-Früchte gleichen sich in der Gestalt so sehr, dass es unmöglich ist, sie ohne Kenntnis ihrer Herkunft einer bestimmten Art zuzuweisen. Die Abmessungen schwanken nur wenig. Die Länge liegt meist zwischen 3.5 und 5.5 (selten 6) mm, nur *P. Casabonae* hat kleinere Früchte. Innerhalb einer Sektion oder Art kann dieser Messwert dennoch ein brauchbares Bestimmungsmerkmal abgeben, so in der Sektion *Fontqueria* (*P. dyricola* 3.4-3.8 mm, *P. rhiphaeus* 3.8-4.5 mm, *P. abylensis* 4.8-5.5 mm), bei *P. diacantha* (subsp. *turcicus* 4-4.5 mm, subsp. *diacantha* 4.5-5.5 mm) und *P. gnaphaloides* (subsp. *gnaphaloides* meist 4-5 mm, subsp. *pseudofruticosus* meist 5-6 mm). Durch spezifische Merkmale leicht kenntlich sind die Früchte von *P. niveus* (besonders schlank: grösster Durchmesser etwa halb so lang wie die Frucht; Ausbildung eines deutlich abgesetzten, ca. 0.2 mm hohen, kragenförmigen Krönchens; vgl. Fig. 22a-b), von *P. Casabonae* (nur 3-3.8 mm

lang, mit winziger, beinahe punktförmiger Ablösungsnarbe; Fig. 22d) und von *P. stellatus* (Fig. 22e). Diese letztere Art, d.h. die Untergattung *Lamyra,* ist auch bezüglich der Frucht die am stärksten abweichende. Abgesehen vom soeben beschriebenen Färbungsmuster und von der wie bei *P. Casabonae* kleinen, runden Ablösungsnarbe ist sie durch den geringen Durchmesser der Apikalplatte (0.9-1.1 mm, gegen 1.1-1.8 mm bei der Untergattung *Ptilostemon*) insbesondere im Vergleich mit der Fruchtdicke (ein Drittel bis ein Viertel, statt ungefähr die Hälfte, des grössten Durchmessers) ausgezeichnet; auch ist die Frucht stärker seitlich zusammengedrückt, im Querschnitt elliptisch (Achsenverhältnis der Ellipse 3 : 2) statt wie bei der Untergattung *Ptilostemon* kreisrund bis rundelliptisch (Achsenverhältnis 1 : 1 bis 4 : 3).

Die Klärung der Anatomischen Verhältnisse der *Ptilostemon*-Frucht sei der in Aussicht gestellten Arbeit Dittrichs überlassen. Hier sei nur erwähnt, dass die von Gerdts (1905) allgemein für die *Cardueae* beschriebenen Verhältnisse auch für unsere Gattung zutreffen. Man kann an den Früchten schon bei schwacher Vergrösserung mühelos die Fruchtwand (Perikarp) mit ihren zahlreichen Gefässbündeln, die aus stark verholzten, aber nach Dittrich (1966) kollenchymatisch bleibenden, radial gestreckten, palisadenartigen Zellen bestehende Testa-Epidermis (= äussere Epidermis des Integuments) und die als dünne, weisse Haut ausgebildete innere Epidermis des Integuments unterscheiden.

Die Härte der Frucht-Samen-Schale beruht bei *Ptilostemon,* wie bei den meisten *Cardueae,* ausschliesslich auf der Verholzung der Testa-Epidermis. Die gleichmässige Wölbung der Fruchtwand erhöht dabei die Druckfestigkeit merklich. Unrichtig ist freilich die Behauptung vieler Autoren, die besondere Härte der Frucht sei ein Gattungsmerkmal von *Ptilostemon* etwa im Vergleich mit *Cirsium,* was übrigens schon Moris (1840-1843: 469) dargelegt hat. Diese Behauptung trifft hingegen auf *Notobasis* mit ihren beinharten Früchten, deren sämtliche Wandschichten, insbesondere auch das Perikarp, verdickt und sklerifiziert sind, zu.

Wie Dittrich (1970) betont, deckt sich die Medianebene des Embryos bei *Ptilostemon,* wie bei allen *Carduinae*-Gattungen mit Ausnahme von *Staehelina,* mit der Transversalebene der Frucht.

Makrosporogenese und Embryosackbildung

Diese Vorgänge sind von Renzoni-Cela (1964) für *P. Casabonae* beschrieben worden. Die unitegmische Samenanlage besitzt in ihrem wenigzelligen Nucellus eine einzige, grosse Archesporzelle. Die Reduktionsteilungen führen zur Bildung von 4 in einer Reihe angeordneten Megasporen, deren chalazale zur Embryosackmutterzelle wird. In diesem Stadium hat die Samenanlage ihre endgültige anatrope Stellung erreicht.

Der Embryosack ist vom achtkernigen Normal- oder *Polygonum*-Typ. Es bilden sich 3 Antipoden mit grossen, durch wiederholte Kernteilung und -fusion hochpolyploiden Kernen.

Die Verhältnisse stimmen im wesentlichen mit jenen überein, die Poddubnaja-Arnoldi (1931) für andere *Cardueae*-Gattungen beschreibt. Bedeutsam ist lediglich die Dreizahl der Antipoden, welche als ursprünglich gilt und bei den *Centaureinae*

(Centaurea, Cnicus, Crupina) vorherrscht, bei den untersuchten *Carduinae* dagegen nur selten, offenbar als Ausnahme, auftritt: *Carduus, Cirsium, Jurinea* und *Onopordum* haben in der Regel 2, *Saussurea* (wie bei den *Centaureinae Serratula*) meist 5-7 Antipoden.

Die Chromosomen

Unsere Kenntnis der karyologischen Verhältnisse der Gattung *Ptilostemon* ist verhältnismässig jung. Moore & Frankton (1962) fanden erstmals die Zahl $2n = 32$ an Material, das sie aus dem botanischen Garten Kopenhagen unter dem Namen *"Chamaepeuce diacantha"* erhalten hatten. Nach Ludwig (1966) entspricht aber die kultivierte *"Chamaepeuce diacantha"* in Wirklichkeit durchwegs *P. afer.* Eine Überprüfung der entsprechenden Herbarbelege (DAO) ergab denn auch einwandfrei, dass sich diese Zählung auf *P. afer* bezieht. (Eine spätere Angabe von $2n = 34$ für Wildmaterial derselben Art, als *"Cirsium aphrum"*, bei Kuzmanov & Kožuharov 1970, betrachte ich dagegen bis auf weiteres als zweifelhaft.)

Moore & Frankton geben ferner an, dass sich die Chromosomen morphologisch von jenen der diesbezüglich homogenen, verwandten Gattungen *Carduus, Cirsium, Onopordum* und *Silybum* unterscheiden, welche abgesehen von *Carduus* die Chromosomengrundzahl $x = 17$ besitzen (bei neuweltlichen *Cirsium*-Arten überdies auch abgeleitete, niedrigere Grundzahlen). Die Gesamtlänge des Chromosomenkomplements von *P. afer* übertrifft die bei den übrigen genannten Gattungen gemessene um rund 30%. Diese Unterschiede rechtfertigen nach Moore & Frankton die Aufrechterhaltung der Gattung *"Chamaepeuce"*.

Renzoni-Cela (1963) zählte ebenfalls $2n = 32$ bei *P. Casabonae* aus Sardinien, Čuksanova & al. (1968) geben für kultivierten *P. Chamaepeuce* $2n = 33$ an. Dieses letztere, atypische Ergebnis wird nicht weiter kommentiert, es ist nicht ersichtlich, ob es auf dem Auftreten eines überzähligen Chromosoms oder gar auf einem Druckfehler beruht.

Neuestens veröffentlichten Fernandes & Queirós (1971) eine weitere Zählung von $2n = 32$ für *"Cirsium Casabonae"*. Da das Material aus Marokko stammte, ist klar, dass es sich in Wirklichkeit um eine Art der Sektion *Fontqueria* handelte, vermutlich um *P. dyricola* oder *P. rhiphaeus.* Leider ist weder ein Belegexemplar verfügbar, noch die genauere Herkunft angegeben, sodass die Frage der exakten Bestimmung offen bleiben muss.

Fernandes & Queirós deuten die Zahl 32 als tetraploid auf der Grundzahl 8. Sie stützen diese Vermutung auf das Vorkommen von zwei Paaren von Satelliten-Chromosomen. Renzoni-Cela hatte bei *P. Casabonae* ein einziges Paar mutmasslicher Satelliten-Chromosomen beobachtet, gibt aber an, es könnte sich auch um heterobrachiale Chromosomen mit subterminalem Zentromer handeln.

Im Rahmen der vorliegenden Revision waren Chromosomenzählungen für die Mehrzahl der Arten geplant und wurden in Zusammenarbeit mit Hervé Burdet in Angriff genommen. Leider wurde dieser Plan durch den starken Keimverzug (oder die reduzierte Keimkraft?) der Früchte der meisten mehrjährigen Arten beeinträchtigt, sodass wir hier vorderhand nur vier Zählungen und nur eine neue Zahl (für *P.*

Art	2*n*	Quelle	Herkunft
P. afer subsp. *afer*	32	Moore & Frankton (1962)	Bot. Garten Kopenhagen!
	34	Kuzmanov & Kozuharov (1970)	m. Pirin, Bulgarien
	32	Burdet & Greuter ined.	Bot. Garten Genf
P. Chamaepeuce	33	Čuksanova & al. (1968)	Bot. Garten Riga
	32	Burdet & Greuter ined.	Lydien, Kuşadası, *Strid*
P. (Fontqueria) sp.	32	Fernandes & Queirós (1971)	Marokko
P. Casabonae	32	Renzoni-Cela (1963)	Sardinien, *Martinoli*
P. stellatus	24	Burdet & Greuter ined.	Kalabrien, *Greuter 8907*
			Kalabrien, *Greuter 8942*

Tabelle 2. — Die Chromosomenzahlen der Gattung *Ptilostemon*.

stellatus) vorlegen können. Die bisherigen Ergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengefasst.

Die Untergattung *Ptilostemon* dürfte, nachdem die bisherigen, 4 verschiedene Sektionen betreffenden Zählungen übereinstimmen, einheitlich $2n = 32$ Chromosomen besitzen. Das Auftreten einer neuen, niedrigeren Zahl in der abgeleiteten, monotypischen Untergattung *Lamyra* ist also von besonderem Interesse. *P. stellatus* kombiniert offenbar zwei bei stark divergenten, annuellen Seitenlinien vorwiegend perennierender Formenkreise häufige Erscheinungen: den Übergang zur Autogamie und die Reduktion der Chromosomengrundzahl. Beide Vorgänge wurden von Ehrendorfer (1964) bei den Dipsacaceen, allerdings nicht an einer selben Art, nachgewiesen und entsprechen seinen Differenzierungsmustern III und IV.

Ungeklärt ist dagegen die Ableitung der Chromosomenzahl der Untergattung *Ptilostemon*. Die Anregung Fernandes' & Queirós', sie möchte durch Chromosomenverdoppelung aus der Grundzahl 8 entstanden sein, hat angesichts der Verhältnisse in verwandten Gattungen zunächst wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Frankton & Moore (1961) betrachten $x = 17$ als die Grundzahl der Cynaroideen und möchten alle niedrigeren Zahlen davon ableiten. Diese Hypothese bedarf aber im Licht des überraschenden Befunds Garbaris (1970), der bei der italienischen Reliktart *Cirsium Bertolonii* $2n = 12$ feststellte, der erneuten Überprüfung. Wohl besitzen die mit *Ptilostemon* relativ nahe verwandten Gattungen *Notobasis* und *Cynara* ebenfalls $2n = 34$ Chromosomen, doch sind diese morphologisch, jedenfalls was *Notobasis* betrifft, von jenen der *Cirsium*-Gruppe einerseits, der Gattung *Ptilostemon* anderseits deutlich verschieden (Moore & Frankton 1962). Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass mehrere alte, unabhängige Entwicklungslinien parallel zu Chromosomenkomplementen mit gleichen oder ähnlichen Zahlenwerten ($x = 16$ und 17) geführt haben. Die Verhältnisse in der karyologisch noch nicht untersuchten Schlüsselgattung *Lamyropsis* wären in diesem Zusammenhang von besonderem Interesse.

Hinweise zur Blütenbiologie

Die Blütenbiologie der Gattung *Ptilostemon* ist, wenn man von vereinzelten persönlichen Beobachtungen an *P. Chamaepeuce* absieht, noch nicht untersucht.

Das Studium des Herbarmaterials gibt aber Hinweise darauf, dass solche Untersuchungen der Mühe wert wären. Die folgenden Ausführungen möchten dazu anregen. Sie verdanken ihre Entstehung nicht zuletzt den Hinweisen von und dem Gedankenaustausch mit Peter Peisl.

Der erste Fragenkomplex betrifft die Wirksamkeit des Fegeapparats und, damit verknüpft, die Exsertion und Exposition der Narben. Es fällt auf, dass an Herbarmaterial zahlreicher Arten die Griffelspitzen kaum je sichtbar sind, auch nicht an Blüten im weiblichen Stadium. Trotzdem ist bei diesen Blüten der Antherentubus normal entleert, die Narbe funktionell und mit Pollen behaftet. Die Erklärung hierfür dürfte eine Schrumpfung des Griffelschafts beim Trocknen sein, oder vielmehr die Reversion einer spezifischen, zeitlich begrenzten Schwellung seiner Gewebe, welche die Griffelspitze zu Beginn des weiblichen Blühstadiums aus dem Antherentubus hervortreibt. Kugler (1970: 16) berichtet Ähnliches von der Gattung *Centaurea* und anderen Kompositen. Bei *P. stellatus* freilich (vielleicht auch bei *P. Casabonae?*) scheint die Griffelspitze auch im Leben nur sporadisch sichtbar zu werden, und zwar normalerweise erst nach der Befruchtung, die schon im Antherentubus erfolgt. Die Beobachtungen im Herbar, insbesondere der sehr frühzeitige Fruchtansatz und das Auffinden bestäubter Narben in noch ungeöffneten Blüten, deuten auf obligate Selbstbestäubung hin, was auch den reduzierten Fegeapparat (Fehlen des Haarrings) und die sehr geringe Pollenproduktion erklärbar macht. Ob und wie weit fakultative oder obligate Selbstbestäubung auch in der Untergattung *Ptilostemon* vorkommt, lässt sich wohl nur durch Beobachtungen an lebendem Material ermitteln.

Solche Beobachtungen müssen auch die Frage klären helfen, wie die Bestäubung der bei vielen Arten kaum klaffenden, denkbar schlecht exponierten Narbenäste (siehe den Abschnitt über den Griffel) zustande kommt, und warum die Randblüten, trotz scheinbar wohlausgebildeter Narben und der Anwesenheit einer Samenanlage, unfruchtbar bleiben.

Ein weiterer Fragenkreis betrifft die Nektarabsonderung. Diese wurde anhand von Herbarmaterial systematisch untersucht, doch wäre auch hier die Bestätigung der Ergebnisse an Frischmaterial erwünscht. Der Nektarnachweis bestand in einem Glukosetest, wie er routinemässig für die Diabetes-Diagnostik zur Anwendung kommt und in jeder Apotheke erhältlich ist. Mit einem Gemisch aus Glukose-Oxydase, Peroxydase und einem Chromogensystem imprägnierte Zellstoffstreifchen werden angefeuchtet und mit dem zu prüfenden Objekt in Berührung gebracht. Bei Anwesenheit von Glukose wird durch die Glukose-Oxydase Wasserstoffperoxyd freigesetzt, welches in Gegenwart von Peroxydase eine Farbreaktion hervorruft. Diese Reaktion ist sehr empfindlich und auf Glukose spezifisch. Zur Kontrolle wurde ein Teil der Tests parallel mit zwei verschiedenen Fabrikaten, die sich allerdings nur im Chromogensystem unterscheiden, durchgeführt. Selbst mehrere Jahrzehnte altes Herbarmaterial lieferte noch einwandfreie Reaktionen, sofern es gut getrocknet, schimmel- und gärungsfrei aufbewahrt worden war und die ursprüngliche Blütenfarbe beibehalten hatte.

Die Nektarausscheidung durch den Diskus, der Anstieg durch den engen Kapillarraum zwischen Griffelschaft und Kronröhre und die Ansammlung im Grunde des Kronsaums konnte für alle Sippen mit Ausnahme von *P. leptophyllus* nachgewiesen werden. Das negative Ergebnis bei dieser letzteren Art könnte durch das hohe Alter des Testmaterials (gesammelt 1927) bedingt sein und bedarf der Bestätigung. Erwartungsgemäss war die Reaktion besonders deutlich bei Arten mit glockig

erweitertem Saumgrund, wo sich der Nektar ansammelt; sehr schwach, aber immer noch einwandfrei positiv war sie bei *P. stellatus*. *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* zeigte als Eigentümlichkeit eine sehr spät einsetzende Nektarsekretion: Noch zu Beginn des weiblichen Blühstadiums war die Reaktion im Kronsaumgrund oft negativ.

Entsprachen die bisher besprochenen Ergebnisse den Erwartungen, so sind die nun folgenden umso überraschender. Bei allen Arten (auch bei *P. leptophyllus!*) wies die Innenseite des Antherentubus eine positive Glukosereaktion auf, und zwar mit Ausnahme von *P. stellatus* eine ausgesprochen heftige. Die Nektarausscheidung erfolgt längs des Konnektivs in der Rinne zwischen den Theken und setzt erst nach der Entleerung des Pollens ein. Zurückgebliebene Pollenreste verkleben und verfärben sich dabei. Die Ausscheidung im Antherentubus ist unabhängig von jener des Diskus; abgesehen vom noch zweifelhaften Fall von *P. leptophyllus* zeigt sich dies sehr schön bei *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus*, wo die Nektarproduktion des Konnektivs oft früher einsetzt als jene des "eigentlichen" Nektariums. Innen im Antherentubus beschränkt sich die Sekretion auf den pollenführenden Abschnitt, die Schwänze und Anhängsel sind höchstens sekundär etwas verschmiert. Auf der Aussenseite hingegen zeigt sich bei allen Arten ausser *P. strictus* und *P. stellatus* eine zweite Sekretionsstelle längs der Striemen der Konnektivfortsätze. Wie erinnerlich sind diese (mit Ausnahme eben der zwei genannten Arten) durch eine dünne Haut bedeckt, kollabieren schliesslich und sondern einen klebrigen Saft aus. Dieser Saft scheint nun nicht ein Öl oder Harz (dieses bleibt im Inneren der Striemen nachweisbar), sondern vielmehr ein Glukosekonzentrat zu sein.

Neben der Frage der genauen Natur dieser Staminalnektarien, die durch anatomische Untersuchungen zu klären wäre, stellt sich vorweg jene ihrer biologischen Funktion und Wirksamkeit. Diese sollte von Fall zu Fall einzeln geprüft werden. Die Ausscheidung im Inneren der Antherenröhre scheint a priori kaum sinnvoll, jene aussen an den Konnektivfortsätzen ist jedoch leicht zugänglich und könnte bestäubende Insekten anlocken. Dagegen spricht freilich das meist späte Einsetzen dieser Sekretion, oft erst beim Abblühen, wenn die Narbe längst bestäubt ist oder einzutrocknen beginnt. Stichproben zeigen übrigens, dass eine Nektarabsonderung im Inneren des Antherentubus auch bei anderen *Carduinae*-Gattungen, die der Anhängselstriemen entbehren, vorkommt. In der Literatur fand ich nirgends einen diesbezüglichen Hinweis.

Zum Abschluss seien hier die Beobachtungen wiedergegeben, welche ich Anfang Juni 1972 in der *P.-Chamaepeuce*-Population des Kokino Limanaki bei Raphina (Attika) anstellen konnte und die wenigstens für diese Sippe einen Teil der hier aufgeworfenen Fragen mögen klären helfen. Die Pflanzen standen in voller Blüte, die zentripetale Aufblühfolge der einzelnen Köpfchen entsprach den klassischen Vorstellungen. Bei mehreren Köpfchen liess sich jedoch eine auch im Herbar vielfach zu beobachtende Entwicklungsstörung feststellen: Bei noch juvenilen, ungeöffneten Blüten, deren Krone, da sich die Röhre noch nicht gestreckt hat, nicht länger ist als die Pappushaare, ragt der Griffel weit heraus und täuscht Protogynie vor. In Wirklichkeit sind die Narben in diesem Stadium aber nicht funktionsfähig und werden es erst viel später, wenn die Krone ihrerseits herangewachsen ist. Diese Störung der Wachstumskorrelation der verschiedenen Blütenteile verhindert die normale Entleerung des Pollens (die Theken sind zum Zeitpunkt des Durchwachsens des Griffels natürlich noch geschlossen), und man könnte die betroffenen

Blüten als funktionell weiblich bezeichnen. Dieselbe Anomalie wurde von Howard & al. (zitiert nach Free 1970) schon 1916 bei *Carthamus tinctorius* festgestellt.

Im normalen weiblichen Blühstadium ist die Antherenröhre völlig entleert und die ganze Griffelspitze exsert, die Narbenschenkel sind frei aber nicht klaffend, meist ist ausgiebig Pollen zwischen sie geklemmt. Wie er dorthingekommen ist, lässt sich schwer sagen. Vermutlich drücken darüberhinstreifende Insekten die Schenkel leicht auseinander. Ich könnte aber Selbstbestäubung in der letzten Phase der Pollenentleerung nicht mit Bestimmtheit ausschliessen: Dazu wäre die Abschirmung einzelner Köpfchen erforderlich. Bei den männlichen Randblüten bleiben die Griffelschenkel (welche sich im Präparat beim Einweichen trennen) verklebt, und es scheint dies der Hauptgrund für den fehlenden Fruchtansatz zu sein.

Als Blütenbesuchende Insekten sah man zahlreiche Bienen und wenige Hummeln, die alle dem Nektar im Grunde des Kronsaums nachgingen. Dieser Nektar ist durch den dichten Wattebausch der Filamenthaare und die dazwischengelagerten Schwänze der Antheren gut abgeschirmt, vermutlich nur für starre, robuste Mundwerkzeuge erreichbar. Die Filamente erwiesen sich übrigens, im Gegensatz zu denen vieler anderer *Cardueae,* als durchaus nicht reizbar. Auffallend war, dass die sammelnden Bienen sich in der Regel nicht über die Narben und Antherenspitzen hinweg bewegten, sondern ihren Weg zwischen den Antherenröhren hindurch fanden, also eigentlich nur in Ausnahmefällen als Bestäuber in Frage kamen. Die Konnektivfortsätze und Striemen blieben völlig unbeachtet, auch andere, kleinere Insekten konnte ich daran nicht feststellen.

Verbreitung und Ökologie

Der exakten Ermittlung der Verbreitung jeder Sippe wurde grosse Aufmerksamkeit geschenkt, und keine Mühe gescheut, ein möglichst vollständiges Inventar des vorhandenen Herbarmaterials, ergänzt durch glaubwürdige Literaturangaben, zu erstellen. Nicht ganz einfach war die Lokalisierung mancher Fundorte (oft schon deren Entzifferung!), doch gelang sie schliesslich in den weitaus meisten Fällen. In den Fundortslisten im systematischen Teil stehen diejenigen Ortsnamen, welche anhand der verfügbaren Karten und Verzeichnisse nicht aufgespürt werden konnten, in Anführungszeichen. Die überprüften Namen wurden orthographisch vereinheitlicht. Die Angaben meiner Listen geben nicht wörtlich jene der Etiketten wieder, doch wird die Verbindung zum Beleg durch das Zitieren des Sammeldatums und, wo vorhanden, der Sammelnummer gewährleistet.

Die Ausmerzung von Fehlangaben lag mir besonders am Herzen (cf. Greuter 1972: 2-3). Sie waren zum Glück nicht besonders zahlreich, beruhten zum grösseren Teil auf leicht überprüfbaren Fehlbestimmungen, seltener auf offensichtlichen Fundortsverwechslungen. Bewusster Fälschung verdächtig sind, wie schon den älteren Autoren bekannt war, Gittard (*P. Casabonae* im Peloponnes) und neu nun auch Nisius Roux. Dieser hat Belege von *P. afer,* die irrtümlich als *"Chamaepeuce Casabonae"* bestimmt waren, mit verschiedenen korsischen Fundortsangaben

verteilt. Sie stammen mit grosser Wahrscheinlichkeit aus seinem Garten, während die Etiketten von jenen authentischer korsischer *P.-Casabonae*-Belege kopiert wurden.

Das Verbreitungsbild sämtlicher Arten weist einen auffälligen gemeinsamen Zug auf. Die Areale haben scharfe Grenzen, abgesprengte Aussenposten sind Ausnahmeerscheinungen und stellen, wo sie auftreten, stabilisierte, individuenreiche Vorkommen dar. Ganz allgemein kann man behaupten, dass *Ptilostemon*-Populationen ein grosses Beharrungsvermögen, ein bedeutendes Verjüngungspotential und eine bemerkenswerte Konkurrenzkraft an ihrem Standort aufweisen, dass aber ihr Ausbreitungsvermögen ausgesprochen schlecht ist. Die Windverbreitung scheint nur über kürzeste Distanzen hinweg wirksam zu sein, was wohl durch das bedeutende Gewicht der Früchte und das leichte Abbrechen des Pappus zu erklären ist. bei der Art mit den relativ schwersten Diasporen, *P. stellatus,* kann man im Herbst am Boden zwischen den verdorrten Mutterpflanzen regelmässig grössere Mengen reifer Früchte finden. *P. afer,* und in geringerem Mass *P. niveus,* treten innerhalb ihrer natürlichen Areale oft massenhaft als Pioniere an Strassenböschungen auf, werden auch wohl durch Erdbewegungen beim Strassenbau über kürzere Strecken hinweg verschleppt, fehlen aber an Sekundärstandorten ausserhalb des Bereichs ihres urwüchsigen Vorkommens. Bei *P. afer* scheint Wasser das einzig wirksame Agens für sporadische Fernverbreitung zu sein, da sich die Art verschiedentlich längs Flussläufen weit herabgeschwemmt findet.

Ein besonders augenfälliges Beispiel für das Beharrungsvermögen von *Ptilostemon*-Populationen ist das Vorkommen von *P. Casabonae* in der Tapada de Queluz bei Lissabon: Es wurde im Jahr 1847 von Welwitsch entdeckt und scheint noch heute fortzubestehen (jüngster mir bekannter Beleg: 1957), ohne sich jedoch im mindesten ausgedehnt zu haben. Der Standort ist offensichtlich sekundär (tapada = eingezäunter Forst), die Art gelangte dank menschlicher Hilfe nach Portugal und ist dort lokal eingebürgert, was angesichts der Tatsache, dass sie noch im vorigen Jahrhundert häufig als Zierpflanze oder Kuriosität kultiviert wurde, nicht erstaunt. Da der portugiesische Fundort vom natürlichen Areal weit entfernt liegt und einem anderen floristischen Bereich angehört, ist das dortige Vorkommen, gemäss meiner früheren Definition (Greuter 1971a), als xenophytisch zu betrachten. Ein weiteres, jüngeres Beispiel für Einbürgerung ist jenes von *P. gnaphaloides* an den Küstenfelsen der französischen Riviera, wohin er offenbar aus Gärten gelangte. Prodan (1939) gibt ein adventives Vorkommen von *P. afer* in den Südost-Karpaten an, was in Anbetracht seiner auch heute noch häufigen Kultur als Zierpflanze verständlich ist. Schliesslich ist in diesem Zusammenhang der früher ebenfalls in botanischen Gärten gehaltene *P. stellatus* zu erwähnen, der im späten 18. und frühen 19. Jahrhundert, vermutlich adventiv, bei Nizza vorkam.

All diese adventiven bzw. verwilderten Vorkommen wurden bei der kartographischen Darstellung der Areale natürlich ausgelassen. Einbezogen wurden dagegen vereinzelte vorpostenartige Kolonien, die, nach der Art des Vorkommens, den Umweltbedingungen und anderen Begleitumständen zu schliessen, junge, höchstwahrscheinlich durch den Menschen bewirkte oder doch begünstigte Ansiedlungen darstellen, die aber in der weiteren Umgebung des Mutterareals gedeihen und weder in ihrem heutigen Milieu noch im gesamten Arealbild als Fremdkörper auffallen. Da eine scharfe Trennung solcher mutmasslicher "Archaeophyten" von den einheimischen Arten im alten Kulturraum des Mittelmeerbeckens ohnehin nicht durchführbar ist (Greuter 1971a), rechne ich diese Vorposten mit zum natürlichen

Fig. 23. – Gesamtareal der Gattung *Ptilostemon;* in den schraffierten Gebieten kommen 2, in den schwarz ausgefüllten 3 Arten gemeinsam vor.

Areal. Als Beispiele mögen insbesondere die Kolonien von *P. stellatus* auf der dalmatinischen Insel Vis und im südwestlichen Mittelkreta gelten.

Die Arealgrenzen der einzelnen Sippen zu diskutieren, hat wenig Sinn: Die Karten sprechen für sich selbst. Das Gesamtareal der Gattung, das in Fig. 23 dargestellt ist, zeigt deren typisch mediterrane Verbreitung. Eine einzige Art gedeiht ausserhalb des engeren Bereichs des Mittelmeeres: *P. echinocephalus;* doch ist sie in der mediterran getönten Krim beheimatet und dürfte auch im Kaukasus, wo sie in isolierten Aussenposten ihre und der Gattung Ostgrenze erreicht, als Bestandteil mediterraner Exklaven auftreten.

Den grössten Artenreichtum stellt man in Italien und Griechenland (je 5 Arten aus 5 bzw. 4 Sektionen), der Türkei und Marokko (je 4 Arten aus 4 bzw. 2 Sektionen) fest. Von Variabilitäts- oder gar Entstehungszentren zu sprechen, ist angesichts der extrem reliktischen Natur der Gattung, deren heutige Vertreter offenbar nur spärliche, zufällige Überreste einer ehemals bedeutenden Vielfalt darstellen, wenig sinnvoll. Ein Blick auf Fig. 23 lehrt, dass die Areale der einzelnen Sippen nur wenig überlappen. Nur in 4 eng begrenzten Gebieten: dem nördlichen Kalabrien (Monte Pollino und Berge von San Donato di Ninea), Akarnanien, der Umgebung von Kalavrita und am Taijetos kommen nebeneinander 3 Arten vor. Im erstgenannten Gebiet sind es *P. strictus, P. niveus* und *P. stellatus* (auch der Bastard *P.* x *Grandei* wurde dort entdeckt); im zweiten und dritten *P. afer, P. Chamaepeuce* und *P. stellatus;* am Taijetos tritt, statt *P. Chamaepeuce, P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* zu den vorigen. Die Areale der Sippen einer selben Sektion schliessen einander streng aus, mit einer Ausnahme: *P. Chamaepeuce* und *P. gnaphaloides* subsp. *pseudofruticosus* treffen sich in Südwestkreta und in Ikaria; doch kennt man nur einen einzigen Ort, die Aradena-Schlucht, wo sie tatsächlich nebeneinander gedeihen (vgl. S. 185).

Was die Ökologie der einzelnen Sippen betrifft, so musste sie, soweit sie mir nicht vom Gelände her vertraut war, anhand von Etikettenangaben rekonstruiert werden. In den einschlägigen Florenwerken und floristischen Publikationen ist diesbezüglich leider meist gar nichts zu finden. Als Ausnahme verdient besonders Sauvage (1961) Erwähnung.

Die ökologische Differenzierung innerhalb der Gattung ist recht bemerkenswert und steht zweifellos in unmittelbarem Zusammenhang mit der schon beschriebenen habituellen und wuchsformmässigen Mannigfaltigkeit. Die Sektion *Ptilostemon* bewohnt unter heutigen Konkurrenzverhältnissen beinahe ausschliesslich die Ritzen senkrechter Kalkfelswände. *P. Chamaepeuce* zum Beispiel wird von Snogerup (1967) als Leitart der reliktreichen ägäischen Chasmophytengemeinschaften bezeichnet. Bisweilen, besonders beim Wegfall der Beweidung, treten die betreffenden Sippen aber auch in immergrünen Strauchgesellschaften felsiger oder steiniger Hänge auf.

Eine ganze Reihe von Arten besiedelt offene, sonnige Standorte des Tieflandes, der Hügel- und Bergstufe, wo sie an steinigen Pionierstandorten, in Distel- und Zwergstrauchfluren, allenfalls auch in lichten Kiefernwäldern ihre natürlichen Vorkommen hat: Hierher gehören, nebst *P. stellatus,* die Vertreter der Sektionen *Polyacantha, Leptophyllon, Echinocephale, Candollea, Cassinia* und *Platyrhaphium.* Alle sind sie mehr oder weniger deutlich an Gebirgs- und Hügelländer gebunden; doch kann man nur die drei letztgenannten, welche bis über die Waldgrenze aufsteigen, als eigentliche Gebirgssippen bezeichnen. *P. Casabonae* (Sektion *Polyacantha*) meidet zwar den Waldschatten, ist aber ziemlich eng an die immergrüne

Waldstufe gebunden. Sie leitet damit zu den Arten der Sektion *Fontqueria* über, die in der Regel im Unterwuchs mediterraner Wälder auftreten. *P. strictus* aus der Sektion *Pterocaulos* schliesslich nimmt als Art der laubwerfenden, submediterranen Eichen- und Kastanienwälder eine Sonderstellung ein.