

Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 51 (1996)

Artikel: Die Bedeutung morphologischer und anatomischer Achänen-Merkmale für die Systematik der Tribus Echinopeae Cass. und Carlineae Cass.
Autor: Dittrich, Manfred
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-895422>

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](#)

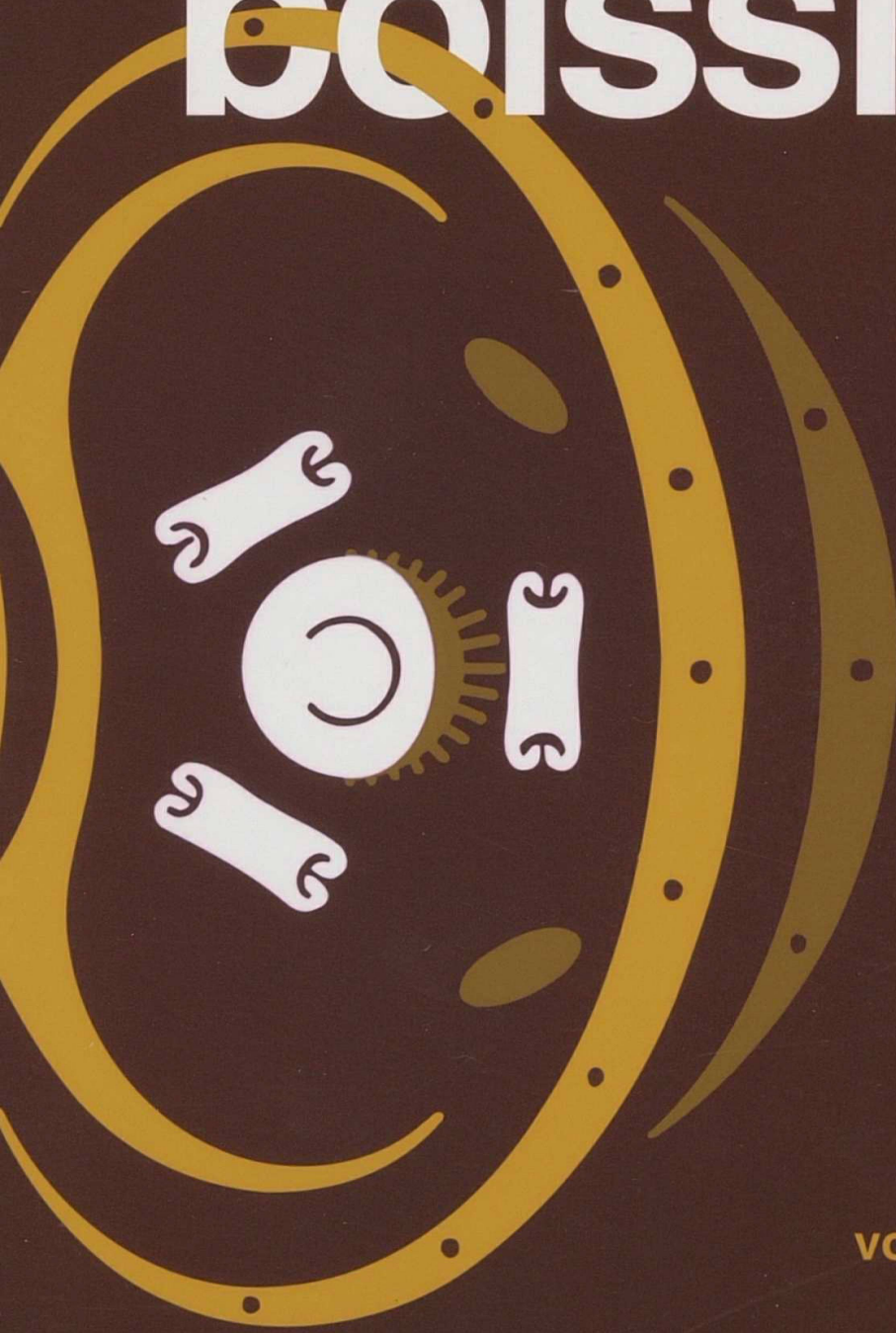
Terms of use

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: 11.08.2025

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

boissiera



volume **51**



Mémoires
de
botanique systématique

Consignes aux auteurs

La revue "Boissiera" publie des mémoires scientifiques originaux, en langue française, anglaise, allemande, espagnole, italienne ou latine, traitant de systématique, morphologie, chorologie et écologie végétales ainsi que d'autres sujets étroitement liés à la phytotaxonomie. Les manuscrits seront adressés anonymement au Directeur des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève.

Les travaux présentés "ne varietur" sont appréciés par le comité consultatif de rédaction et, le cas échéant, par un expert spécialement désigné. L'avis de ces instances et la décision de publier ou non seront communiqués à l'auteur.

Ne sont acceptés que des manuscrits proprement dactylographiés, en deux exemplaires si possible (dont la frappe originale, sur du papier blanc solide), avec grande marge et double espacement (4 crans). Les auteurs sont instamment priés de ne pas préjuger du traitement typographique final, et en particulier de ne rien souligner, sauf éventuellement, d'un trait droit, les noms latins des taxons à faire apparaître en caractères italiques dans le texte.

Les auteurs utilisant un traitement de texte correspondant à l'une des descriptions suivantes, sont invités à soumettre leurs travaux sur support magnétique, accompagné de deux tirages sur papier.

- Matériel DIGITAL-VAX/VMS: cassettes TK50 ou TK70, fichiers WPSplus, DECwrite ou format DX.
- Matériel PC-MS/DOS (IBM et compatibles): disquettes 5¹/₄' et 3¹/₂', fichiers textes (*.txt, *.tx8, *.asc), Microsoft Word, WordPerfect (*.doc), WordStar (*.doc), Windows Write (*.wri), Works (*.wps), Excel (*.xls), dBase (*.dbf), Lotus 1-2-3 (*.wk1, *.wk3). Les disquettes doivent être impérativement formatées en MS-DOS.

Pour d'autres cas, la description d'un format particulier utilisant les caractères du code ASCII 7-Bit peut être obtenue sur demande.

Instruction to contributors

"Boissiera" publishes original scientific memoirs in French, English, German, Spanish, Italian or Latin on the systematics, morphology, chorology and ecology of plants and on subjects closely related to phytotaxonomy. Manuscripts should be addressed anonymously to the Director of the Conservatoire and Jardin botaniques in Geneva.

The papers submitted "ne varietur" are judged by an ad hoc editorial committee and, if necessary, by an expert specially appointed for this task. Their opinion and the editor's decision will be communicated to the authors.

Only clearly typed manuscripts are accepted (two copies, if possible, the original being on stout paper), with wide margins and double spacing (4 notches). Authors are earnestly requested not to anticipate final typographic treatment and, in particular, to avoid underlining anything except latin plant names to be rendered in italics.

Authors using word processors of one of the following types are invited to submit their papers on tapes or floppy disks. Two print-out are to be added.

- DIGITAL-VAX/VMS hardware: TK50 or TK70 tapes, files WPSplus, DECwrite or DX format.
- PC-MS/DOS hardware (IBM and compatibles): diskettes 5¹/₄' and 3¹/₂', text files (*.txt, *.tx8, *.asc), Microsoft Word, WordPerfect (*.doc), WordStar (*.doc), Windows Write (*.wri), Works (*.wps), Excel (*.xls), dBase (*.dbf), Lotus 1-2-3 (*.wk1, *.wk3). Diskettes should imperatively be formatted in MS-DOS.

A complete description of a particular exchange format using the 7-bit standard ASCII code may be obtained if necessary.

As regards the presentation and arrangement of the text, citations of all types and bibliographical references, it is recommended to follow the example of the previous issues of this journal (from volume 34 onwards). In particular, the abbreviations of the titles of periodicals

→ [p. III]

Couverture: *Boissiera squarrosa* (Banks & Solander) Nevski

Diagramme floral de Hervé M. Burdet
Maquette et réalisation de Saskia Wikström

La revue "Boissiera" est imprimée sur papier ALPAREX sans chlore à faible teneur en bois, papier couché brillant fabriqué avec des matières premières blanchies sans aucun chlore.

boissiera

volume **51**



Ville de Genève

Département municipal des affaires culturelles
Editions des Conservatoire et Jardin botaniques

Directeur:
Rodolphe Spichiger

Rédacteur:
Hervé M. Burdet

International Advisory Board

Bamps Paul (Meise)	Küpfer Philippe (Neuchâtel)
Bremer Birgitta (Uppsala)	Lebrun Jean-Pierre (Maisons-Alfort)
Ehrendorfer Friedrich (Vienne)	Prance Ghilleen T. (Kew)
Forero Enrique (Bogotá)	Raven Peter H. (Saint-Louis)
Gradstein S. Robbert (Göttingen)	Rodman James (Arlington)
Greuter Werner (Berlin)	Roux Claude (Marseille)
Hamann Ole (Copenhagen)	Wilson Peter G. (Sydney)

Rédacteurs-adjoints:
Patrick Perret, Lorenzo Ramella

Aeschimann David	Comité de lecture:	Geissler Patricia
Clerc Philippe		Jeanmonod Daniel
Gautier Laurent		

avec la collaboration occasionnelle d'experts locaux et étrangers
spécialement désignés

Réalisation technique:
Robert Meuwly, avec la collaboration de Myriam Delley
Imprimerie Atar S.A., Genève

Toute correspondance doit être adressée à:
Rédaction «Candollea-Boissiera»
Conservatoire botanique
Case postale 60
CH-1292 Chambésy

boissiera

CODEN: BOISB2
ISSN: 0373-2975 51 1-102 (1996)

volume **51**

Genève, 1996



Mémoires
de
botanique systématique

ISBN 2-8277-0067-0

Die Bedeutung
morphologischer und anatomischer
Achänen-Merkmale für die Systematik
der Tribus Echinopeae Cass. und Carlineae Cass.

MANFRED DITTRICH

Boissiera 51, 1996

Genève, le 18 octobre 1996

INHALTSVERZEICHNIS

A.	Einleitung	9
B.	Material und Methoden	10
C.	Beschreibender Teil	11
I.	Der allgemeine Bau der Achänen	11
II.	Die verwendeten morphologischen Fruchtmerkmale	12
III.	Die wichtigsten anatomischen Fruchtmerkmale	19
IV.	Die Beschreibung der Achänen nach Gattungen	23
1.	<i>Echinopeae</i>	23
2.	<i>Carlineae</i>	27
D.	Diskussion der Ergebnisse	60
I.	Die Umgrenzung der Gattungen bzw. Gruppen von Gattungen nach Achänenmerkmalen	60
II.	Wert der Achänenmerkmale auf Tribusebene	64
III.	Verwandtschaftliche Beziehungen der <i>Carlineae</i> und <i>Echinopeae</i>	69
E.	Dichotomer Bestimmungsschlüssel der Gattungen nach Achänenmerkmalen ...	71
F.	Nomenklatorische Bemerkungen	74
G.	Zusammenfassung – Summary – Résumé	76
H.	Literaturhinweise	80
I.	Gattungsregister der <i>Echinopeae</i> und <i>Carlineae</i>	83

A. EINLEITUNG

Wie durch zahlreiche neuere Untersuchungen verschiedener Autoren gezeigt werden konnte (z.B. DITTRICH 1968a, 1968b, 1970; GRAU, 1980; KÄLLERSJÖ, 1985; LACK, 1974; MERXMÜLLER & al., 1977; NORDENSTAM, 1976; REESE, 1989; VELEZ, 1981), bieten die reifen Achänen der Compositen eine oft bedeutende Anzahl morphologischer und anatomischer Merkmale, die für ihre Klassifizierung von großer Bedeutung sein können. Da mehrere dieser Merkmale darüber hinaus eine geringe Variabilität aufweisen, lassen sie sich auch oft zur Beurteilung intergenerischer Beziehungen mit heranziehen. Außerdem sind eine Reihe dieser bisher wenig bekannten Merkmale dazu geeignet, in Bestimmungsschlüsseln verwendet zu werden.

Bisher wurden umfangreichere, karpologische Studien innerhalb der hier zu untersuchenden Tribus nur an der Gattung *Carlina* L. (DITTRICH, 1985) durchgeführt, oder sie erfaßten nur wenige Taxa wie in der Arbeit von LAVIALLE (1912), der nur je eine Art von den Gattungen *Echinops*, *Atractylis*, *Carlina*, *Chardinia* und *Xeranthemum* untersuchte; in die Untersuchungen von GRIMBACH (1913) wurde von den *Carlineae* sogar nur eine Art der Gattung *Chardinia* einbezogen. Leider wurden in den letzten beiden Arbeiten auch nur Querschnitte ausgewertet, wodurch eine räumliche Rekonstruktion des anatomischen Aufbaus der Früchte nicht möglich wurde und obendrein eine Anzahl wichtiger Merkmale unberücksichtigt bleiben mußte. Auch wurde dem Leitbündelverlauf der Achänen keine oder nur geringe Beachtung beigemessen; auf die Bedeutung gerade dieses Merkmalkomplexes, der für die Beantwortung evolutiver Fragen wichtig ist, hatte schon CARLQUIST (1961) hingewiesen.

All diese Erwägungen haben uns dazu veranlaßt, viele Arten möglichst sämtlicher Gattungen der Tribus der *Echinopeae* und *Carlineae* zu untersuchen. Wir erhoffen uns von diesen Untersuchungen nicht nur Merkmale zu erarbeiten, die für einzelne Arten, Gattungen oder Gruppen von diesen, charakteristisch sind, sondern auch solche, die es ermöglichen, die Tribus besser gegeneinander abgrenzen zu können und eventuell Beziehungen zwischen ihnen zu erkennen.

B. MATERIAL UND METHODEN

Die verwendeten Achänen der untersuchten Taxa stammen von Herbarbelegen des Conservatoire botanique de Genève (G), oder von am Standort in FAA fixiertem Frischmaterial, von dem sich dann ebenfalls ein Belegexemplar im Herbar von Genf oder im Herbar des Autors (G-Dittr.) befindet. In einigen Fällen wurde auch Material aus der Achänensammlung des Autors verwendet (FS-Dittr.). Von jedem Taxon wurden wenn möglich viele Achänen mehrerer Aufsammlungen untersucht, um die Variabilitäten der Merkmale zu überprüfen.

Im Anschluß an jede Beschreibung wird unter der Rubrik "*Untersuchte Arten*" in Klammern das Verhältnis von untersuchten zu bekannten Arten der entsprechenden Gattung angegeben. Im Anschluß an die Zitate der Herkünfte des untersuchten Materials wird die Herbarabkürzung sowie die Nummer der Fruchtsammlung des Autors und die Verwendung des Materials angegeben: (A) für anatomische und (M) für morphologische Untersuchungen.

Herbarmaterial wurde zunächst nach der Methode von DAWSON (1961) in mit einem Detergentium (Extran neutr., der Firma Merck) entspannten, destilliertem Wasser eingeweicht, anschließend entlüftet, in FAA fixiert und wie das in FAA fixierte Frischmaterial bis zum 70%-igen Alkohol heraufgeführt (Entwässerung).

Das für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen bestimmte Achänenmaterial wurde dann nach der Methode von GERSTBERGER & al. (1978) entwässert und anschließend in CO₂ am kritischen Punkt oder nach der Peldri-II-Methode getrocknet und mit Gold bedampft.

Die für die anatomischen Untersuchungen benötigten Mikrotomschnitte wurden nach der üblichen Paraffinmethode mit dem Intermedium Benzol hergestellt; als Einbettungsmittel diente das Paraffin/Kunststoffgemisch Tissuemat (61°C), Fisher Scientific CO.; zur Unterscheidung verholzter und parenchymatischer Gewebeschichten und zum Sichtbarmachen der Kutikula wurden die Schnitte mit Fuchsin und Fast Green (JOHANSEN, 1940) angefärbt.

Die Zeichnungen und Photographien wurden mit dem Forschungsmikroskop ORTHOPLAN, der Photoeinrichtung ORTHOMAT und einem Zeichentubus der Firma Leitz, Wetzlar und die REM-Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop CAMSCAN III angefertigt.

C. BESCHREIBENDER TEIL

I. Der allgemeine Bau der Achänen

Die Achänen werden von zwei median stehenden Karpellen gebildet, von denen dem abaxialen subbasal die einzige, aufrechte, anatrophe Samenanlage mit einem kurzen Funikulus aufsitzt. In einigen Fällen kann es zur Bildung eines karpophorartigen Fußes kommen.

Im Laufe der Entwicklung entsteht eine spindel- bis länglich walzenförmige Achäne, deren nur wenige (1-3) Zellagen starkes Perikarp meist von 5-6(8) (das mediane liegt adaxial, manchmal ein 2. abaxiales), seltener von 10 Längsgefäßen versorgt wird; sie zeichnen sich auf der Oberfläche des Perikarps als Längsrippen ab. Alle perikarpalen Längsgefäße münden bei allen *Carlineae* in ein unter dem Pappus gelegenes, horizontal orientiertes Ringgefäß ein, von dem aus die Kron-Staubblatt-Röhre und der Stylus versorgt werden; ein solches Ringgefäß kommt bei den *Echinopeae* nicht vor. Die perikarpalen Längsgefäße verlassen die Karpelle an deren Basis in den meisten Fällen ohne untereinander oder mit dem Funikulargefäß zu verschmelzen (bei *Carlina* kommunizieren 2 laterale Gefäße mit dem des Funikulus).

Die Längsrippen sind selten deutlich zu erkennen, da sie von einer dichten Behaarung verdeckt werden: Bei den *Carlineae* besteht diese aus apikalwärts orientierten, meist dicht anliegenden Zwillingshaaren und bei den *Echinopeae* aus vielzelligen, mehrzellreihigen Haaren, deren apikale Zellenden zahnartig abstehen (vgl. auch HESS, 1938).

Im apikalen Bereich setzt sich bei den *Carlineae* das Perikarp direkt, ohne eine erkennbare Einschnürung oder Krönchenbildung, wie sie bei den meisten *Cardueae* zu finden ist, in den 1- bis 2(3)-reihig angeordneten Pappus fort. Bei den *Echinopeae* dagegen sind die zahlreichen, 1-reihig stehenden, zumindest im unteren Bereich seitlich verwachsenen Pappusschuppen dem Perikarp seitlich, deutlich unterhalb des apikalen Achänenrandes, inseriert. In der Mitte der "Apikalplatte" steht ein meist flaches, becherförmiges, am Rande 5-lappiges Nektarium, das von der breiten, ringförmigen Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre umgeben wird.

Die Ablösungsstelle der Achänen der *Echinopeae* ist stets basal orientiert, rundlich und zeichnet sich durch Karpellränder aus, die sich weder histologisch noch farblich vom übrigen Perikarp unterscheiden; spezielle Ablösungsgewebe fehlen, da sie ja zusammen mit dem Involukrum eine Verbreitungseinheit bilden. Bei den *Carlineae* ist die Ablösungsstelle ebenfalls basal orientiert oder sie erhält durch Förderung des abaxialen Karpellrandes eine etwas basal-lateral/adaxiale bis lateral/adaxiale Position; nicht selten treten an den Karpellrändern weißlich-gelbliche, glänzende, ring-, spangen- oder laschenförmige Gewebepartien auf, die durch Verholzung der Epidermiszellen der Karpellränder zustande kommen.

Während der Entwicklung des Embryos wird auch die Testa bis auf ihre Epidermis und 1-3 darunterliegende Zellschichten aufgelöst bzw. zusammengedrückt; im Gegensatz zu den *Cardueae* mit ihrer palisadenförmigen Testaepidermis setzt sich diese bei beiden Tribus je nach Gattung oder Gattungs-Gruppen aus napfförmigen oder langgestreckten Parenchym- oder Kollenchymzellen mit geringen sekundären Wandablagerungen zusammen; ihre hyaline Konsistenz erlaubt es, den Verlauf ihrer Gefäße zu ermitteln: Während bei den *Carlineae* lediglich ein unverzweigtes, abaxial gelegenes Funikulargefäß, das sich adaxial als

Integumentbündel bis in die Integumentspitze fortsetzt, zu erkennen ist, kann man bei den *Echinopeae* feststellen, daß vom Funikulargefäß 2 seitliche, apikalwärts orientierte Seitengefäße abzweigen, die sich, wie das Integumentgefäß, nochmals in mehrere, basalwärts orientierte Gefäße aufgabeln.

Die Medianachse des Embryos fällt stets mit der Transversalebene der Frucht zusammen. Dem kurzen Hypokotyl mit der kurz zugespitzten Radicula sitzen zwei der Achänenlänge entsprechende, langgestreckte, im Querschnitt halbkreisförmige Speicherkotyledonen auf. Der gesamte Embryo steckt in einem einschichtigen, seltener 3-schichtigen Endosperm mantel, der im Mikropylarbereich fast immer mehrschichtig ist.

II. Die verwendeten morphologischen Fruchtmerkmale

1. Form der Achäne

Neben den besonders für die Artbeschreibungen wichtigen Angaben von Länge (vom apikalen Achänenrand bis zur Ablösungsstelle – die Pappuslänge wird separat angegeben), und dem Verhältnis von medianer zu transversaler Breite der Achäne (Bm/Bt) ist die Form derselben von großer Wichtigkeit; die verschiedenen Fruchtformen lassen sich auf vier Grundtypen zurückführen (vgl. Fig. 1), nämlich walzen-, spindel-, verkehrt kegel- (obkonisch), verkehrt eiförmige (obovate) und keulenförmige Körper. Alle übrigen Formen ergeben sich vor allem aus veränderten Längen/Breiten-Verhältnissen oder aus bestimmten Krümmungen des Achänenkörpers.

- a. *Walzenförmig* sind Achänen, wenn ihr im Querschnitt rundlicher Körper die 4- bis 5-fache Länge ihres Durchmessers nicht überschreitet und sich ihr Durchmesser nicht oder nur kurz oberhalb der Basis etwas verjüngt (Fig. 1a); derartige Achänen sind z.B. typisch für die *Heracantha*-Gruppe von *Carlina*, oder für *Chamaeleon*.

Gekrümmt-walzenförmige Achänen entsprechen den vorigen, nur sind sie zur Abstammungsachse hin etwas gekrümmt. Sie können zum Beispiel bei einer Gruppe von *Atractylis*-Arten beobachtet werden (Fig. 1b).

- b. Als *spindelförmig* werden die Achänen bezeichnet, deren walzlicher Körper sich sowohl zum apikalen wie auch zum basalen Ende hin deutlich verjüngt (Fig. 1c und 2a-b); sie ist die typische Achänenform der *Echinopeae*.
- c. *Keulenförmig* sind Achänen, deren im Querschnitt rundlicher oder schwach abgeflachter, langgestreckter Körper sich von der Basis zur Spitze hin allmählich erweitert, um sich am apikalen Ende wieder etwas zu verjüngen; meist ist die Erweiterung auf der abaxialen Seite am stärksten ausgeprägt (Fig. 1e und 7a); derartig gestaltete Achänen sind bei den *Carlineae* weit verbreitet.
- d. *Obovate* oder verkehrt eiförmige Achänen entsprechen dem vorigen Fruchttyp, nur entspricht das Längen/Breiten-Verhältnis nur etwa 2-3/1; derartige Achänen sind typisch für einige Gattungen wie z.B. *Cousiniopsis* (vgl. Fig. 1d und 11a¹).
- e. *Obkonische* oder verkehrt kegelförmige Achänen sind im Querschnitt rundliche, oder in der Medianen, oder in der Transversalen etwas abgeflachte Körper, die sich von der

Basis zur Spitze hin gleichmäßig erweitern; das Längen/Breiten-Verhältnis ist 3(-4)/1 (vgl. Fig. 1f mit 1g); sind die Achänen länger, wie z.B. in den Gattungen *Siebera* und *Chardinia*, wird ihre Form als länglich-obkonisch bezeichnet (Fig. 9a).

- f. *Heterokarpie*: Oft bestehen zwischen den normal entwickelten und fertilen Früchten der Köpfchenmitte und denen des Köpfchenrandes erhebliche Unterschiede; im einfachsten Falle beziehen sich diese lediglich auf eine Verschiebung des Verhältnisses der medianen und der transversalen Breite: Während die im Zentrum stehenden im Querschnitt rundlich-5-kantigen Achänen meist von den Seiten her etwas abgeflacht ($B_m > B_t$) sind, erfahren die randständigen von der Bauch bzw. Rückenseite her eine Stauchung ($B_m < B_t$), wodurch es meist zu trapezförmigen, abgeflacht-eiförmigen (*Stachelina dubia*), bis hin zu halbmondförmigen (*Tugarinovia*) Achänenquerschnitten kommt.

In der Gattung *Amphoricarpus* kommt es bei den randständigen (z.T. funktionell weiblichen oder sterilen Blüten), $\pm$ stark behaarten Früchten zu Flügelbildungen; diese in der Transversalebene stehenden, kahlen Perikarpsäume sind bei *A. neumayeri* besonders breit entwickelt und laufen am apikalen Ende in je ein Öhrchen aus (vgl. BLEČIĆ & MAYER, 1967). In anderen Gattungen (z.B. *Siebera*, *Atractylis*) sind die Randblüten steril, die Fruchtknoten bleiben unentwickelte, schmale, flache Gewebebänder.

Bei randständigen Achänen können die Pappuselemente, wie beispielsweise in den Gattungen *Amphoricarpus*, *Siebera* und *Xeranthemum*, teilweise oder auch vollständig reduziert werden.

2. Oberfläche der Achäne

a. Beschaffenheit der Perikarpoberfläche

Die Oberfläche der Achäne wird in erster Linie durch den anatomischen Bau und die Färbung des Perikarps, sowie dessen Behaarung bestimmt.

Bis auf wenige Ausnahmen wird das Perikarp nach außen durch langgestreckte Epidermiszellen abgeschlossen, woraus eine glatte bis fein genarbte Oberfläche resultiert. Eine Ausnahme davon ist in der Gattung *Chardinia* anzutreffen, bei der die Achänenoberfläche von polygonalen Epidermiszellen aufgebaut wird, deren Oberflächen durch eine Kutikula mit faltigen bis kleinen warzenförmigen Wachsklümpchen bedeckt werden (Fig. 8c).

In den meisten Gattungen der *Carlineae* und bei den beiden der *Echinopeae* werden die Perikarprien von 5 Längsgefäßen durchzogen, die sich auf der Oberfläche nur als etwas dunkler gefärbte, kaum erhabene Rippen erkennen lassen. Anders verhält es sich in den Gattungen *Amphoricarpus*, *Chardinia*, *Siebera* und *Xeranthemum*; bei ihnen werden die z.T. parenchymatischen Perikarprien von 15-40, die Längsgefäße schützenden Sklerenchymsträngen durchzogen, die sich an der Oberfläche als deutlich hervortretende Rippen abzeichnen.

Die Färbung der Achänen ist auf eine Einlagerung von Phytomelanen in den Perikarpzellen zurückzuführen; fehlt eine solche, so resultieren daraus strohfarbene bis weißliche Perikarprien. In den meisten Fällen spielt die Perikarpfärbung bei beiden Tribus eine nur untergeordnete Rolle, da die Perikarpoberfläche der meisten Gattungen durch die oft sehr dichte Behaarung verdeckt wird.

b. Behaarung

Die Perikarprien sind fast stets dicht mit 1-2 mm langen, hyalinen, aufwärts gerichteten und meist dicht anliegenden Zwillingshaaren bedeckt (DITTRICH, 1985; FOURMENT & al., 1956; HANAUSEK, 1910; HESS, 1938; PETIT, 1987a); sie bestehen aus zwei übereinander liegenden, zu kurzen Basalzellen modifizierten Epidermiszellen, denen die beiden bis fast zur Spitze vereinigten Schaftzellen aufsitzen; in den meisten Fällen laufen letztere am apikalen Ende in zwei kurze Spitzen aus, seltener bleiben sie am Ende verbunden und bilden gemeinsam eine Spitze (*Chamaeleon cuneatus*) oder ein keulenförmiges Ende (*Chardinia*, Fig. 8c) oder die Schaftzellenden sind abgeflacht und stumpfwinklig (*Siebera*, Fig. 9e); in einigen Fällen können die beiden Schaftzellen auch teilweise (HESS, 1938; DITTRICH, 1978; PETIT, 1987) oder bis zu ihren Basen getrennt sein (*Cardopatium*, *Atractylis*-Arten).

PETIT (1987b) fand bei nordafrikanischen *Atractylis*-Arten (*A. prolifera*, *A. serratuloides*) zwischen den Zwillingshaaren auch lange, einzellige Haare, die der Autor "poils filamenteux" nennt; derartige, meist etwas gewellte Haare konnten von uns an den untersuchten *Atractylis*-Arten (S. 35) bestätigt werden. Für die Achänen einiger *Atractylis*-Arten gibt PETIT (1987b) auch Drüsenhaare (wohl Perldrüsen?) an. Derartige Drüsenhaare konnten im Rahmen unserer Untersuchungen nur bei *Chamaeleon* nachgewiesen werden.

Die drei *Hirtellina*-Arten sind völlig kahl.

3. Apikaler Teil der Achäne

Die apikale Fläche der Achäne wurde von BRIQUET (1930) bei den *Cardueae* als "plateau apical", Apikalplatte bezeichnet. Bei den vielen Vertretern der *Cardueae* s. str. erhält das apikale Fruchtkende durch eine $\pm$ tiefe, horizontal verlaufende Einschnürung unterhalb des apikalen, oft etwas gezackten Randes das Aussehen eines Krönchens; etwas hinter dem apikalen Rand ist der Apikalplatte vor der Kron-Staubblatt-Röhre und dem Nektarium der Pappus inseriert.

Bei den Carlineen-Früchten kann von einer Apikalplatte, wie sie bei den Cardueen vorkommt, nicht gesprochen werden, da das relativ einheitlich gestaltete apikale Achänenende sowohl morphologisch als auch anatomisch anders aufgebaut ist: Mit einer Ausnahme (die Arten von *Hirtellina*) konnten in keiner Gattung subapikale Einschnürungen beobachtet werden. Des weiteren konnte festgestellt werden, daß sich das perikarpale Gewebe direkt, also ohne einen apikalen Rand zu bilden, in das der Pappuselemente fortsetzt. Hinter dem Pappus befindet sich die ringförmige Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre, in deren Zentrum sich das Nektarium befindet. Eine Apikalplatte im Sinne der *Cardueae* kommt also weder bei den *Echinopeae* noch bei den *Carlineae* vor.

In diesem Zusammenhang sei noch einmal auf die geflügelten Achänen der Gattung *Amphoricarpos* hingewiesen, bei denen die seitlichen, transversal stehenden Flügel das apikale Achänenende in Form zweier Öhrchen überragen (Fig. 7d).

Wieder völlig anders gestaltet sind die apikalen Achänenenden der *Echinopeae*: Ein Krönchen wird ebenfalls nicht ausgebildet, jedoch ist der Pappus etwas unterhalb des apikalen Randes inseriert, hinter dem sich die völlig flache Apikalplatte mit der ringförmigen Korollennarbe und dem fünfflappigen Nektarium befindet (Fig. 2d-f, 13a, c).

Die im Zentrum der Apikalplatten stehenden Nektarien sind in den meisten Fällen napfförmige Körper mit 5-lappigem, apikalem Rand. Seltener, wie z.B. bei *Hirtellina* sind kegelförmige, 5-riefige Nektarien anzutreffen (Fig. 3d).

4. Achänenbasis

Die wichtigsten, für taxonomische Zwecke verwertbaren Merkmale sind in der verschiedenen Orientierung und der Form und Konsistenz der durch die Karpellränder gebildeten Ablösungsstelle zu suchen.

a. Orientierung der Ablösungsstelle

Die Ablösungsstelle wird von den Rändern der beiden Karpelle gebildet. Sie stehen in den meisten Fällen in einem Winkel von 180° zueinander und umschließen meist eine runde bis 5-kantig-runde, seltener eine halbmondförmige Fläche.

Die Orientierung der Ablösungsnarbe kann basal (Fig. 5a oder 5e), seltener etwas basal-lateral/adaxial (Fig. 4e) sein. Ganz selten, wie in der *Xeranthemum*-Gruppe ist die Ablösungsstelle lateral/adaxial orientiert (Fig. 7-10).

b. Morphologische Merkmale der Ablösungsnarbe

Weitere Merkmale beziehen sich auf die morphologische Beschaffenheit der basalen Karpellränder. Im einfachsten Fall bestehen sie aus einfachen, nicht wulstig angeordneten Parenchymzellen (Fig. 4e). Bei einigen *Carlina*-Arten wird der abaxiale Karpellrand durch Verholzung insbesondere seiner Epidermiszellen zu einer weißlichen bis gelblichen, hornig glänzenden, hervortretenden Gewebespange umgebildet; bei anderen Arten dieser Gattung (Fig. 5g) und verwandten Gattungen wie z.B. *Thevenotia* erfaßt die Verholzung beide Karpellränder, wodurch ein weißlicher, hornig glänzender Gewebering (Fig. 4d) oder -kragen (Fig. 5b) entsteht. In anderen Gattungen ist die Verholzung nicht nur auf die randliche Zellen des abaxialen Karpells beschränkt, sondern erfaßt auch darüber liegende Gewebepartien, so daß es zu laschen- bis löffelförmigen Gewebestrukturen kommt (Fig. 10g). Der adaxiale Karpellrand bleibt dann ± parenchymatisch und unstrukturiert.

Elaiosome, wie sie an den basalen Abbruchstellen einiger Vertreter der *Cardueae-Centaureinae* beobachtet wurden (DITTRICH, 1968a), kommen in keiner der beiden Tribus vor.

5. Der Same

Die Samen sowohl der *Echinopeae* als auch die der *Carlineae* sind relativ einheitlich gebaut. Ihre Merkmale sind aus morphologischer Sicht deshalb vor allem für die Abgrenzung der Tribus von Bedeutung; wie bei allen Compositen gehen sie aus einer anatropen, aufrechten Samenanlage hervor. Der voll entwickelte Same sitzt der Basis des abaxialen Karpels mittels eines meist kurzen, in der Medianen ± abgeflachten Funikulus auf. Das abgerundete bis zugespitzte Integumentende bildet eine "hilum laterale bis basale"-artige Narbe. Die papierartig dünne, ± hyaline Testa ist bei den *Carlineae* bis auf die deutlich erkennbaren Gefäße des

Funikulus und des Integuments völlig unstrukturiert. Bei den *Echinopeae* ist die Testa von vergleichbarer Textur, jedoch zweigt im unteren Drittel des Funikulargefäßes beidseitig je ein Seitengefäß ab, das bis zur Chalaza reicht; von hier aus verlaufen sie unter Abspaltung weiterer Äste basalwärts. Eine ähnliche Verzweigung weist auch das Integumentgefäß auf (Fig. 13d-e). Das chalazale Ende ist durch eine kalottenartige Vorwölbung gekennzeichnet.

Der Embryo, dessen Medianebene mit der Transversalebene der Frucht zusammenfällt, wird von einem 1- bis 2(3)-schichtigen Endospermsack umgeben. Die Längsachse des Embryos ist meist völlig gerade; eine Ausnahme konnte nur bei einigen *Carlina*-Arten (subgen. *Carlowitzia*) festgestellt werden. Dem kurzen Hypokotyl sitzen apikal zwei längliche, im Querschnitt halbrunde und im Durchmesser dem Hypokotyl entsprechende Kotyledonen auf; die kurze Radicula ist am Ende abgerundet (vgl. DITTRICH, 1985).

5. Der Pappus (vgl. Tab. 1)

a. Die Anordnung der Pappuselemente

Einige Besonderheiten konnten bei den Pappi der *Echinopeae* festgestellt werden: Die in einer Reihe angeordneten Pappuselemente entspringen nicht dem oberen, äußeren Rand der "Apikalplatte" wie bei den *Carlineae* oder auf der Mitte der Apikalplatte wie bei den *Cardueae*, sondern seitlich, etwas unterhalb derselben. Des weiteren ist unter den untersuchten Arten nur eine ermittelt worden, bei der die zahlreichen (35-50) Schuppen frei sind (*Echinops echinatus*); bei den übrigen sind diese im unteren Drittel bzw. der unteren Hälfte seitlich verwachsen; bei *E. pungens* sind die Schuppen sogar bis zu 9/10 ihrer Länge miteinander verwachsen. In fast allen Fällen wird der im Verhältnis zur Frucht kurze Pappus noch durch die Perikarpbehaarung entweder völlig oder teilweise verdeckt (Fig. 2d-f).

Bei den *Carlineen* dagegen sitzen die Pappuselemente, mit Ausnahme von denen der Gattung *Stachelina*, ohne deutlich abgesetzt zu sein dem apikalen Achänenrand auf (vgl. S. 14).

Wie die anatomischen Untersuchungen gezeigt haben, ist der Pappus als Teil des Perikarps anzusehen (Fig. 6b, 14a-b).

Wie aus Tab. 1 zu ersehen ist, kann der Pappus einfach, doppelt (zweifach) oder dreifach sein, je nachdem ob auf einer Achäne 1-3 morphologisch verschiedene Pappuselemente auftreten. Von den 14 *Carlineae*-Gattungen tragen die Achänen von 10 Gattungen einen einfachen Pappus, der sich aus gleichartigen, gleichlangen, unverwachsenen, in meist einer (Fig. 4a-c), seltener 2-3 Reihen (Fig. 6b-b', 8a) angeordneten Elementen zusammensetzt.

Ein doppelter Pappus kommt nur in der Gattung *Tugarinovia* vor (vgl. DITTRICH & al., 1987); während der innere Pappus aus in 2-3 Reihen stehenden, geraden, am Rande rauhen, unverwachsenen, $\pm$ gleichlangen Borsten besteht, sind die des äußeren dem apikalen Achänenende in nur einer Reihe inseriert; seine rauhen Borsten sind stets etwas tordiert, wesentlich dünner und nur halb so lang wie die des inneren Pappus (Fig. 12b).

Ein dreifacher Pappus ist nur in der Gattung *Cousiniopsis* anzutreffen; er verfügt über drei morphologisch verschiedene, schuppige Pappuselemente, die jeweils in einer Reihe angeordnet sind und deren innere zu einem Mantel verwachsen sind (vgl. S. 57 und Fig. 11a¹-b¹).

Merkmale Gattungen	Pappus			Borsten				Schuppen			Pappuselemente		
	1	2 fach	3	einfach		divergierend		einfach		verwachsen gefranst	im Ø ± trapezf.	randlich abgeflacht.	Anzahl
				rauh	gefiedert	rauh	gefiedert	rauh	gefranst				
<i>Thevenotia</i>	x				x						x		ca. 15
<i>Atractylodes</i>	x				x						x		20
<i>Atractylis</i>	x				x						x		10, 20, 40
<i>Chamaeleon</i>	x→						x				x		10
<i>Carlina</i>	x						x				x		10
<i>Hirtellina</i>	x					x					x		20
<i>Staelina</i>	x					x					x		18-20
<i>Amphoricarpos</i>	x							x				x	15, 40
<i>Chardinia</i>	x							x				x	8-10
<i>Siebertia</i>	x							x				x	ca. 8
<i>Xeranthemum</i>	x							x				x	5, 10
<i>Cardopatum</i>									x			x	8-10
<i>Cousiniopsis</i>			(x)	x ¹					x ²	x ³		x	[30+10+5]
<i>Tugarinovia</i>		(x)		x ¹ , x ²							x		[40-45]
<i>Acantholepis</i>	x									x		x	30
<i>Echinops</i>	x									x		x	35-50

Tabelle 1. – Pappusmerkmale in den Tribus *Carlineae* und *Echinopeae*. Exponenten 1: äußerer, 2: mittlerer und 3: innerer Pappus; Klammern weisen auf einen zusammengesetzten, mehrreihigen Pappus hin; divergierende Borsten: Grundelement und 3-5 ihm aufsitzende Teilborsten; →: Tendenz zum Merkmal der nächsten Spalte.

b. Die Form der Pappuselemente

Die den Pappus aufbauenden Elemente können entweder schuppen- oder borstenförmig sein.

Bei *Chardinia*, *Siebera* und *Xeranthemum* sind die (5)8-10 eilanzettlich bis lanzettlich-begrannten, an ihren Basen deutlich eingeschnürten bis kurz gestielten Schuppen von trokenhäutiger starrer Textur; sie flachen sich zu den Rändern und zu den Spitzen hin ab; letztere wie auch die Schuppenunterseite sind gezähnt bis kurz gefiedert (besonders an den apikalen, oft borstenförmig ausgezogenen Enden von *Siebera nana*), (Fig. 9-10). Zur selben Gruppe ist auch *Amphoricarpos* zu rechnen, nur sind hier die zu den Rändern hin abgeflachten Schuppen linealisch (Fig. 7).

Die Pappusschuppen zweier Gattungsgruppen (*Cardopatium*, *Cousiniopsis*) sind längliche, basal nicht eingeschnürte, silbrig-hyaline, am Rande unregelmäßig gezähnte und eingerissene Schuppen, die entweder frei (*Cardopatium*), oder, zumindest deren 5 innere Schuppen seitlich verwachsen sind (*Cousiniopsis*); die Schuppen des dreifachen Pappus der letzten Gattung zeichnen sich außerdem dadurch aus, daß sie eine rauhe Granne tragen und in drei Reihen angeordnet sind (vgl. Fig. 11a¹-b¹ und 11c¹-d¹).

Die Achänen der restlichen Gattungen dieser Tribus sind borstenförmig. Die Borsten, die im Gegensatz zu denen der *Cardueae* zumindest in ihrem unteren Drittel stets einen $\pm$ rechteckig-trapezförmigen bis quadratischen Querschnitt aufweisen (Fig. 4c, 5d), können entweder ungeteilt und randlich gefiedert sein (*Atractylis*, *Atractylodes*, *Thevenotia*, Fig. 4a, 5c), oder sie bestehen aus einem mehrere mm langen, seitlich gefiederten Pappusgrundelement und 3-5 am Rande gefiederten Teilborsten, die dem Grundelement apikal aufsitzen (*Carlina*, *Chamaeleon*, *Hirtellina*), (Fig. 5e-f). Bei *Carlina* gibt es eine Artengruppe (sect. *Heracanthae*), bei der die dem Pappusgrundelement aufsitzenden Borsten noch in tangentialer Richtung aufgespalten sind (DITTRICH, 1985; MEUSEL & al., 1990). Bei *Staehelina* kommen Pappuselemente vor, deren zentrale Rhachis in bestimmten Abständen seitlich 3-5 lange Borstenpaare trägt, die am Rande glatt bis kurz gezähnt sein können (Fig. 3b).

Der wohl komplizierteste Pappus konnte in der Gattung *Chamaeleon* festgestellt werden. Von den 10 Pappuselementen sind jeweils 5 in einer Reihe angeordnet; bemerkenswert ist, daß es hier zu einer Verdopplung der Grundelemente in solche 1. und 2. Ordnung (vgl. S. 42 und Fig. 6b-b¹) kommt: Bei den äußeren Pappuselementen trägt das Grundelement 1. Ordnung eine einfache, seitlich gefiederte Borste und zwei lateral von ihr inserierte Grundelemente 2. Ordnung; letzteren sitzen wiederum je 3-4 seitlich gefiederte Teilborsten auf. Die inneren Pappuselemente sind prinzipiell gleich aufgebaut, nur tragen sie auf ihrer Außenseite einen Kiel, der sich an der Basis der Grundelemente 2. Ordnung aufspaltet, um sich etwas darüber als gefiederte Borsten abzutrennen; zwischen den Basen der Grundelemente 1. Ordnung befindet sich wiederum eine unverzweigte, gefiederte Borste.

Die randliche Fiederung der Pappusborsten ist, im Gegensatz zu der bei den *Cardueae*, der Unterkante der Rhachis inseriert, d. h. Ober- und Unterseiten der Borsten sind völlig kahl; in seltenen Fällen sind die äußersten Spitzen rundum gefiedert. Nur in der *Xeranthemum*-Verwandtschaft sind auch, ähnlich wie bei den *Cardueae*, die Schuppenabseiten kurz bebärtet bis gefiedert.

Die für die randliche Fiederung verwendeten Ausdrücke (DITTRICH, 1968b) “gefiedert, bebärtet und rauh” beziehen sich auf das Verhältnis Fiederlänge/Rhachisbreite. Im Gegensatz zu den *Cardueae* sind diese Angaben bei den *Carlineae* relativ unvariabel. Die Messungen wurden, wenn nicht anders erwähnt, in der Mitte der Pappuselemente vorgenommen:

Pappus rauh: 0,1-0,7

Pappus bebärtet: 0,8-1,9

Pappus gefiedert: 2,0-5,0

III. Die wichtigsten anatomischen Fruchtmerkmale

Die Beschreibungen wurden in folgende Abschnitte gegliedert: Apikaler Achänenbereich, Perikarp, Perikarpbasis, Sekretgefäße, Zelleinschlüsse, Same und Pappus. In gleicher Abfolge sollen auch hier die wichtigsten anatomischen Fruchtmerkmale abgehandelt werden.

1. Apikaler Achänenbereich

Das apikale Achänenende der *Echinopeae* weist einen für diese Tribus typischen Bau auf. Es besteht aus einem 4-6 Zellagen starken, parenchymatischen Mesokarp, das nach außen durch eine kleinzellige, getüpfelte und verholzte Epidermis abgeschlossen wird. Diesem Gewebe schließt sich ein ebenso starkes, interzellularenreiches und mit Phytomelanen gefülltes Sklerenchymgewebe an, das aus langgestreckten, dickwandigen Zellen besteht; die unteren, lateralen Zellen dieses als Endokarp zu bezeichnenden Gewebes bilden einen lateralen, unterhalb des eigentlichen apikalen Achänenendes gelegenen Gewebering, dem der Pappus aufsitzt. Ein horizontal orientiertes Ringgefäß kommt bei beiden Gattungen dieser Tribus nicht vor.

Bei sämtlichen Gattungen der *Carlineae* sitzt der Pappus nicht lateral sondern direkt dem apikalen Rand des Perikarps auf, d.h. das Perikarpgewebe setzt sich ohne Krönchenbildung bzw. ohne den geringsten Absatz (einzige Ausnahme: *Staezelina*) in das Pappusgewebe fort. Gemeinsam findet man bei allen Gattungen (nicht eindeutig nachgewiesen bei *Cousiniopsis*) ein horizontal orientiertes, einfaches Ringgefäß. Das zentrale Parenchymgewebe trägt stets ein Nektarium, das aus äußerst feinwandigen, kleinumigen Parenchymzellen aufgebaut wird.

Einen relativ primitiven Eindruck erweckt das apikale Achänenende von *Cardopodium*, das in seinem äußeren Teil aus länglichen und im zentralen Teil aus isodiametrischen Parenchymzellen aufgebaut wird.

Bei den in den *Staezelina*- und *Carlina*-Gruppen zusammengefaßten Gattungen ist den in 4-6 Zellagen angeordneten, ± länglichen und apikalwärts orientierten Sklerenchymzellen meist ein ebenso starkes Parenchymgewebe aufgelagert, das bis vor die Pappusinsertion reicht; bei *Staezelina* setzt sich dieses bis unter den Pappus fort und dient offensichtlich der Ablösung des Pappus; da das Perikarp unterhalb der Apikalplatte meist nur aus der Epidermis besteht, wird der Pappus bei den übrigen Gattungen dieser beiden Gruppen durch den heranwachsenden Embryo zusammen mit der Gewebekalotte des apikalen Perikarpbereichs abgesprengt.

Völlig einheitlich, aber abweichend von den Vertretern der übrigen Gattungs-Gruppen ist der Bau der "Apikalplatte" in der *Xeranthemum*-Gruppe: Unterhalb des Pappusansatzes befindet sich ein kompakter Gewebering, der sich aus langgestreckten, relativ dünnwandigen, getüpfelten und verholzten Sklerenchymzellen zusammensetzt; er umschließt ein aus großlumigen Parenchymzellen aufgebautes Gewebe, in das das Ringgefäß eingebettet ist; die 5 von ihm ausgehenden, die Korolle und die zwei den Stylus versorgenden Gefäße sind in eben diesem Grundgewebe eingelagert.

Dem apikal verjüngten Achänenkörper von *Cousiniopsis* sitzt ein tellerartiger, parenchymatischer Gewebesaum auf, dessen langgestreckte Zellen in das Gewebe des äußeren und mittleren Pappus übergehen. Der Rest der Oberfläche der Pseudoapikalplatte wird von 2 Schichten stark verholzter Sklerenchymzellen bedeckt, deren Radialwände durch lange, schlitzförmige Tüpfel gekennzeichnet sind; kurz vor der Narbe der Kronröhre nehmen diese Zellen eine orthotrope Orientierung ein und bilden die Abseite des inneren Pappus; die Pappusoberseite wird von Parenchymzellen der Apikalplattenmitte aufgebaut.

2. Perikarp (im lateralen Fruchtbereich)

Das parenchymatische Perikarp setzt sich bei ausgereiften Früchten der meisten Gattungen aus der Epidermis (Epikarp) und maximal 1-3 subepidermalen Zellagen des Mesokarps zusammen. Der Rest des Mesokarps und das Endokarp wurden im Laufe der Entwicklung der Frucht aufgelöst und die Reste davon zusammengedrückt. Die langgestreckten Epidermiszellen werden in den meisten Fällen durch eine dicke Kutikula abgeschlossen.

Ein völlig anderes Perikarp ist bei den 4 Gattungen der *Xeranthemum*-Gruppe anzutreffen: Es besteht aus 15-40, aus Sklerenchymfasern aufgebauten Längsrippen mit den in ihnen verlaufenden Längsgefäßen und einem sie verbindenden, ehemals parenchymatischen Gewebe; die Zellen des letzteren sind länglich, dünnwandig und durch dünne ring- oder spiralförmige Wandaussteifungen verstärkt oder die langgestreckten Zellen verfügen über kurze "armartige" und großflächig getüpfelte Wandvorwölbungen. Dieses Gewebe erstreckt sich auch mit 2 Zellagen über die Längsrippen. Dieses zwischen den Rippen gelegene "schwammige Parenchymgewebe" wurde schon von HESS (1938) beschrieben und als Wasserverteilungsgewebe bezeichnet.

Perikarphaare:

Mit Ausnahme der kahlen Achänen von *Staehelina* sind die Früchte sämtlicher Carlineengattungen mit Zwillingshaaren bedeckt; sie bestehen aus 4 Zellen, 2 übereinander liegenden, zu Basalzellen modifizierten Epidermiszellen und 2 der Länge nach verwachsenen Schaftzellen, deren Zellenden meist in zwei $\pm$ kurze spitzwinklige Zähne auslaufen; seltener sind die Zellenden flachwinklig (*Siebera*) oder keulig-abgerundet (*Chardinia*); bei *Cardopatum* sind die Schaftzellen wie bei *Atractylis* bis zur Basis getrennt oder die basale Schaftzelle ist zur Hälfte reduziert. Während die apikale Basalzelle über eine $\pm$ stark verdickte und in orthotroper Richtung verlängerte Zellwand (Schwellpolster) verfügt, ist die der unteren Basalzelle unverdickt und kaum aufgerichtet (Fig. 19f). Die in der apikalen Basalzelle auftretenden Schwellpolster können auch fehlen (*Cardopatum*).

Zusätzlich zu den Zwillingshaaren können Perldrüsen (*Chamaeleon*) und einfache gewellte Haare (*Atractylis*) auftreten.

3. Perikarpbasis

Wie oben bereits (S. 11) erwähnt wurde, sind die Ablösungstellen der Achänen bei den meisten Gattungen basal und seltener basal-lateral/adaxial (*Amphoricarpus*) oder $\pm$ lateral/adaxial (*Xeranthemum*-Gruppe) orientiert.

Zur Basis hin sind die beiden Karpelle im allgemeinen mehrschichtig und setzen sich aus einer Epidermis und einem $\pm$ stark entwickelten Mesokarp zusammen.

Bei den Gattungen mit basal orientierten Ablösungstellen lassen sich drei Typen unterscheiden:

1. Das gesamte Gewebe bleibt parenchymatisch (z.B. *Atractylis*, *Cardopatium*, einige *Carlina*-Arten).
2. Das Gewebe des adaxialen Karpells bleibt parenchymatisch und beim abaxialen Karpell sind die unteren Epidermiszellreihen verkürzt und verholzt, wodurch die weißlichen, glänzenden Gewebespannen zustande kommen (einige *Carlina*-Arten).
3. Die unteren Epidermiszellreihen beider Karpelle sind verkürzt und verholzt: Bildung weißlicher bis gelblicher, glänzender Geweberinge oder -kragen (z.B. bei *Chamaeleon*, *Atractylodes*, *Thevenotia*).

Die Perikarpbasis bei den Gattungen der *Xeranthemum*-Gruppe gleicht der unter 2. beschriebenen Gattungen; nur unterliegen wesentlich mehr Zellreihen der Epidermis der Verholzung, wodurch die Rückseite der Achänenbasis ihr laschenförmiges Aussehen erhält.

Nicht unerwähnt bleiben darf die karpophorartige Achänenbasis bei den Gattungen der *Xeranthemum*-Gruppe: Während bei den meisten Gattungen die Sameninsertion in die Nähe des abaxialen Karpellrandes zu liegen kommt, befindet sich diese bei den Vertretern der *Xeranthemum*-Gruppe auf einem von beiden Karpellen gebildeten Gewebefuß, der etwa doppelt so hoch wie die Ablösungsstelle ist. Eine ähnliche Achänenbasis ist nur noch bei *Tugarinovia* anzutreffen.

4. Sekretgefäße – Zelleinschlüsse

Sekretkanäle oder Sekretbehälter, wie sie von uns (DITTRICH, 1968a) für die *Cardueae-Centaureinae* nachgewiesen werden konnten und wie wir sie auch zumindest für einige Gattungen der *Cardueae-Carduinae* ermitteln konnten (DITTRICH, in Vorbereitung), kommen weder bei den *Echinopeae* noch bei den *Carlineae* vor (vgl. auch Tab. 3).

In den Zellen des Perikarps sowie des Samens der meisten Gattungen konnten hexagonale und auch rechteckige Ca-Oxalat-Kristalle verschiedener Größe festgestellt werden. Derartige Kristalle fehlen nur bei *Hirtellina*, *Staehelina* und *Tugarinovia*.

Bei den untersuchten Taxa der *Echinopeae* sind die Interzellularen mit Phytomelanen gefüllt. Sonst kommen Phytomelane nur noch im Ablösungsgewebe des Pappus von *Staehelina* und in den Epidermiszellen des apikalen Teils des Perikarps von *Cardopatium* vor.

5. Same

Die wichtigsten Merkmale für die systematische Gliederung der *Echinopeae* und *Carlineae* sind der Leitbündelverlauf und die Form der Testaepidermiszellen.

Beim Leitbündelverlauf gibt es zwei Typen:

1. Bei den *Echinopeae* spalten sich vom Funikulargefäß seitlich zwei Äste ab, die ebenfalls bis fast zur chalazalen Kalotte hinaufreichen, wo sie eine basale Orientierung einnehmen und sich in 3, fast bis zur Samenbasis reichende Äste aufgliedern. Eine ähnliche Aufgabelung im Chalazabereich erfährt auch das Integumentgefäß (Fig. 13d-e).
2. Bei den *Carlineae* gliedert sich das Funikulargefäß nicht auf und verläuft über den chalazalen Bereich bis fast in die Integumentspitze.

Die Merkmale der Testa beziehen sich in erster Linie auf die Zellformen der Epidermis; sie sind von großem systematischen Wert für die Gruppierung der Gattungen der *Carlineae*. Man hat zwischen 6 verschiedenen Zelltypen zu unterscheiden:

1. Epidermiszellen langgestreckt und parenchymatisch (*Echinopeae*, *Cardopatium*).
2. Prosenchymatische Kollenchymzellen, bei denen die inneren Tangentialwände und die unteren 8/10 der Radialwände verdickt und verholzt sind; der Rest der Zellwände behält seine parenchymatische Struktur bei (*Hirtellina*, *Staehelina*).
3. Längliche Kollenchymzellen, bei denen innere Tangential- und Radialwände durch oft untereinander verbundene spangenförmige, seltener ringförmige Wandablagerungen verstärkt sind (z.B. *Carlina*, *Thevenotia*).
4. Prosenchymatische, im Querschnitt obovate "Sklerenchymzellen" mit gleichmäßig, aber wenig verdickten und wenig verholzten Zellwänden (*Xeranthemum*-Gruppe).
5. Napfförmige Kollenchymzellen, bei denen nur die inneren Tangentialwände sowie die Radialwände schwach verdickt und verholzt sind; die äußeren, völlig flachen Tangentialwände bleiben parenchymatisch.
6. Prosenchymatische Kollenchymzellen, bei denen die niedrigen, relativ stark verdickten Radialwände seitlich armartige Zellwandfortsätze entwickeln, mit denen sie sich mit den Nachbarzellen vernetzen (*Cousiniopsis*).

Im allgemeinen bleiben bei der Testa ausgereifter Achänen noch 1 bis 2 subepidermale, parenchymatische Zellagen und Reste zerdrückter Zellwände erhalten. Eine Ausnahme macht *Cardopatium*, bei der das ca. 6-schichtige subepidermale Testagewebe aus isodiametrischen Zellen besteht, deren etwas verdickte Zellwände über armartige Wandfortsätze verfügen, mit denen sie sich zu einem interzellularenfreien Gewebe verbinden.

Meist sind die Funikuli sehr kurz und das an der Spitze ± abgerundete Integument reicht bis zur Funikulusbasis; das Hilum erhält dadurch ein "hilum basale artiges" Aussehen. Bei *Echinops* dagegen ist das Integumentende in eine schnabelartige Spitze ausgezogen, weswegen wir das Hilum als "hilum rostratum" bezeichnet haben.

Die Embryonen sind bei den meisten Gattungen spindelförmige Gebilde, bei denen die obkonische Radikula allmählich in das walzliche, die länglichen und im Querschnitt halb-

kreisförmigen Kotyledonen tragende Hypokotyl übergeht. Eine Ausnahme ist bei *Cousiniopsis* zu beobachten; hier sitzen dem verhältnismäßig niedrigen Hypokotyl basal verjüngte, wesentlich breitere Kotyledonen auf; die Radikula ist gegen das Hypokotyl durch eine plötzliche Einschnürung deutlich abgesetzt.

6. Pappus

Die unterschiedliche Ausgestaltung des Pappus wurde bereits im morphologischen Teil (S. 16 und Tab. 1) erörtert. Der anatomische Aufbau der Pappuselemente ist ziemlich einheitlich, soll aber der Vollständigkeit halber in die Beschreibungen mit aufgenommen werden.

IV. Die Beschreibung der Achänen nach Gattungen

ECHINOPEAE Cass.

Acantholepis Less., Fig. 2a.

a. Morphologische Beschreibung:

Die Achänen der 1-blütigen Köpfchen sind spindelförmig, 5,0-6,0 mm lang und 1,5-1,8/1-1,3 (Bm/Bt)¹ mm breit, einen ovalen Querschnitt bildend.

Am oberen Achänenende trägt das Perikarp ein seitlich abgesetztes, ca. 0,5 mm hohes "Pappus-Krönchen", das sich aus 20-30, unterschiedlich hoch verwachsenen, am oberen Rand gezähnelten Pappusschuppen zusammensetzt; im Zentrum des flachen apikalen Achänenendes, das deutlich oberhalb der Pappusinsertion liegt, befindet sich ein 5-lappiges Nektarium, das von der rundlichen Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre umgeben wird.

Das Perikarp ist strohfarben; seine Oberfläche ist ± glatt und die das Perikarp versorgenden 5 Längsgefäße werden durch die dichte, anliegende Behaarung verdeckt; ihre 1,2-1,5 mm langen Haare sind hyalin, vielzellig, mehrzellreihig und durch die apikal abstehenden Zellenden ringsum rauh.

Die Abbruchstelle der Achäne ist basal orientiert; die beiden sie bildenden Karpellränder sind völlig unstrukturiert und bleiben auch nach der Fruchtreife mit dem Köpfchenboden verbunden, wodurch das Köpfchen zur Verbreitungseinheit wird.

Der Same entspricht dem von *Echinops* (vgl. S. 24).

Heterokarpie: Kommt nicht vor.

b. Anatomische Merkmale:

Entsprechen denen von *Echinops* (siehe unten).

Systematische Stellung: Siehe am Ende der *Echinopeae* (S. 26).

¹(Bm/Bt): Verhältnis von medianer zu transversaler Breite.

Untersuchte Arten (1/1):

A. orientalis Less.: Hort. Bot. Acad. Sci. UZRSS, Wildmaterial: Taschkent, n° 1037, 1968 (FS-Dittr. 1076), **M, A**; Armenien, Umgebung von Erevan, 1965, leg. Gabrielian (FS-Dittr. 600), **M**.

Echinops* L., Fig. 2b-f, 13a-e.*a. Morphologische Beschreibung:**

Die *Achänen* sind spindelförmig bis gedrunzen spindelförmig, je nach Art von 5,0-11,5 mm lang und 1,5-2,5/1,0-2,0 mm breit, einen rundlich-kantigen bis ovalen Querschnitt bildend.

Apikales Ende: Der Pappus ist deutlich abgesetzt und entspringt dem Perikarp seitlich, unterhalb des flachen, apikalen Achänenendes; das fünfklappige Nektarium ist flach und wird von der rundlich-fünfkantigen Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre umgeben.

Das *Perikarp* ist strohfarben bis hellbraun, glatt und wird von 5 wenig hervortretenden Längsrippen durchzogen, die jedoch durch die 1-1,5 mm langen, hyalinen, mehrzellreihigen, $\pm$ anliegenden und allseits rauhen Haare verdeckt werden.

Die *Ablösungsstelle* des sehr zarten Perikarpgewebes ist basal orientiert und weist an den Karpellrändern keine speziellen Gewebeveränderungen oder Ablösungsgewebe auf, da die Achäne sich nicht vom Köpfchenboden löst (wie bei *Acantholepis*).

Der *Same* (siehe unter anatomischem Bau und Leitbündelverlauf, S. 25).

Der *Pappus* ist einfach und wie bei *Acantholepis* nicht abfallend; seine 35-50, 1-2 mm langen, am Rande behärteten Schuppen sind einreihig angeordnet und je nach Art seitlich zu 1/6, 1/3, 1/2 oder 9/10 ihrer Länge verwachsen; in den meisten Fällen wird er durch die Perikarphaare völlig oder teilweise verdeckt.

Heterokarpie: Kommt nicht vor.

b. Anatomische Beschreibung:

Das *apikale Achänenende* stellt eine horizontal orientierte Gewebescheibe dar, an deren äußerer Basis sich ein ringförmiger, den Pappus tragender Vorsprung befindet; sowohl dieser Vorsprung wie auch die inneren 4-6 Zellagen des apikalen Fruchtkandes, die als Mesokarp zu bezeichnen sind, bestehen aus $\pm$ langgestreckten Zellen mit stark verdickten, verholzten und fein getüpfelten Zellen, zwischen denen ein großlumiges, mit Phytomelanen gefülltes Interzellularsystem anzutreffen ist. Die darunter liegenden, in zwei Zellagen angeordneten, langgestreckten Parenchymzellen können als Reste des Endokarps gedeutet werden. Dem apikalen mesokarpalen Gewebekörper ist ein etwa 4-6 Zellagen starkes, kleinzelliges Parenchymgewebe aufgelagert; es wird von der Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre bis hin zum Pappusansatz durch langgestreckte, getüpfelte, etwas verholzte Epidermiszellen abgeschlossen; die ringförmige Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre umschließt das aus polyedrischen, parenchymatischen Zellen aufgebaute Nektarium.

Vom *Perikarp* im lateralen Achänenbereich verbleibt nach der Embryoentwicklung zwischen der Apikalplatte und der Achänenbasis lediglich die Epidermis; seltener sind noch 1-2 subepidermale, parenchymatische Zellagen nachweisbar; die Epidermis setzt sich aus schmalen, langgestreckten Parenchymzellen zusammen, deren Kutikula nur schwach entwickelt ist.

Lediglich zwei von ihnen sind zu verkürzten und verholzten Fußzellen der vielzelligen, mehrzellreihigen Haare umgebildet worden.

Die Haare sind in der Mitte aus etwa 5 ringförmig angeordneten Zellreihen aufgebaut; ihre sehr langen Sklerenchymfasern sind englumig und verfügen über stark verdickte und getüpfelte Zellwände. Ihre apikalen, spitzen Enden sind zahnartig abgebogen (Fig. 2c). Die Haarbasis setzt sich lediglich aus 2 tangential orientierten Zellreihen zusammen, mit denen sie zwei zu Basiszellen modifizierten Epidermiszellen aufsitzen.

An der *Perikarpbasis* verstärkt sich das Perikarp bis auf maximal 6 Zellagen; ihre äußerst langen, stark getüpfelten Sklerenchymzellen bilden ein $\pm$ kompaktes aber undifferenziertes Gewebe.

Sekretionskanäle konnten bei keiner der untersuchten Arten nachgewiesen werden.

Zelleinschlüsse: Im kleinzelligen Parenchymgewebe der Apikalplatte wurden sowohl kleine Ca-Oxalat-Kristallplatten als auch Kristallgruß beobachtet; in den großlumigen Parenchymzellen des Samens werden relativ großflächige, hexagonale Oxalatkristalle gebildet.

Der *Same* wird, sieht man vom Xylem der Gefäße ab, ausschließlich aus Parenchymzellen aufgebaut. Auch vom Testagewebe bleiben nach der Embryoentwicklung im oberen und mittleren Bereich lediglich die völlig parenchymatischen, prosenchymatischen Epidermiszellen erhalten; der leicht S-förmig gebogene Funikulus mit seinem relativ stark entwickelten Gefäß besteht aus großen, polyedrischen Parenchymzellen. Ein ähnliches Gewebe weist auch die allein mehrschichtige, schnabelartig ausgezogene Integumentspitze auf, die durch ihre Länge dem Hilum eine basalwärts orientierte Position verleiht; wegen seiner Form wird es als "hilum rostratum" bezeichnet.

Der Embryo, dessen Medianebene mit der Transversalen der Frucht zusammenfällt, verfügt über Kotyledonen, auf deren Oberflächen sich je eine mediane Längsfalte hinzieht (nicht bei *Acantholepis*); in jedem Kotyledon sind 3-5 procambiale Gefäße festzustellen (1 medianes und 2-4 laterale). Umgeben wird der Embryo von einem einschichtigen Endospermsack.

Der *Pappus* besteht aus Schuppen, die an ihrer Basis etwa 5 Zellagen stark sind; sowohl die langgestreckten, im Querschnitt rundlichen Epidermiszellen als auch die 1-2 subepidermalen Zellagen sind stark verholzt und getüpfelt; die zentralen 3-4 parenchymatischen Zellreihen sind mit dem Leitbündelsystem verbunden. Die Epidermiszellen sind z.T. an ihren apikalen Enden in zahnförmige Fortsätze ausgezogen.

Leitbündelverlauf: Das Perikarp wird von 5 Längsgefäßen versorgt, die basal nicht mit dem Funikulargefäß fusionieren; von ihnen verläuft das abaxiale in der Medianen und 4 im lateralen Perikarpbereich; in der Höhe der Pappusinsertion zweigen vom medianen und von einem der vorderen lateralen Gefäße je ein horizontal orientierter, zum Zentrum der Apikalplatte verlaufender Ast ab, um von dort bis in die Griffelspitzen zu verlaufen. Die 5 Längsgefäße enden im apikalen Parenchymgewebe, wo sie sich direkt in die Gefäße der Kron-Staubblatt-Röhre fortsetzen; ein Ringgefäß, wie es bei den *Carlineae* und den *Cardueae* anzutreffen ist, wird nicht angelegt.

Der Same wird von einem starken Funikulargefäß versorgt; in seinem unteren Drittel zweigt beidseitig, meist jedoch nicht auf der gleichen Höhe, je ein Seitenast ab (Fig. 13d-e); die im spitzen Winkel zum Funikulargefäß apikalwärts verlaufenden Seitenäste wenden sich an der Chalaza

um, wo sie sich nochmals in ca. 3-4 abwärts gerichtete und fast bis zur Basis des Integuments reichende Äste aufgliedern. Das mediane Integumentgefäß teilt sich noch in der chalazalen Kalotte ebenfalls in 2 Gefäße auf, die sich wiederum in mehrere Seitenäste aufgabeln.

Systematische Stellung: Die Übereinstimmung der morphologischen und anatomischen Achänenmerkmale, insbesondere der Aufbau der apikalen und der basalen Region der Achäne sowie die des Samens ("hilum rostratum" und Leitbündelverlauf), wie auch die des Involukrums lassen auf eine enge Verwandtschaft der beiden Gattungen schließen; sie unterscheiden sich lediglich in der Form der Synfloreszenzen: halbkugelig bei *Acantholepis* und kugelig bei *Echinops*.

Später (S. 64 und Tab. 3) soll die umstrittene Frage diskutiert werden, ob *Acantholepis* und *Echinops* als eigene Tribus oder Subtribus der *Cardueae* anzusehen sind. In diesem Zusammenhang sei hier nur darauf hingewiesen, daß im Laufe dieser Untersuchungen weitere morphologische und anatomische Fruchtmerkmale ermittelt werden konnten, die das Belassen dieser beiden Gattungen bei den *Cardueae* als fragwürdig erscheinen lassen. Die wichtigsten dieser Fruchtmerkmale seien im folgenden zusammengefaßt:

Die laterale, unterhalb des Niveaus der Apikalplatten gelegene Pappusinsertion, die im Verhältnis zur Achäne kurzen und mindestens basal verwachsenen Pappusschuppen, die vielzelligen, mehrzellreihigen, rauhen Haare, die Form der parenchymatischen Testaepidermiszellen, das verzweigte Leitbündelsystem im Samen und das fehlende horizontal orientierte Ringgefäß des Perikarps.

Diese bei den *Carlineae* und *Cardueae* nie auftretenden Merkmale werden noch durch solche aus dem Infloreszenz- und Blütenbereich ergänzt: Einblütige in halbkugligen oder kugligen Synfloreszenzen zusammengefaßte Köpfchen, radiäre Blüten, Tubus gerade, Limbus fast bis zu seiner Basis in gleichlange, allmählich sich verjüngende Kronzipfel gegliedert und diese an der Basis mit schlundschuppenartigen (z.T. reduzierten) Anhängseln, Griffelspitze basal nie verdickt und meist ohne Fegehaare, aber mit langen, freien, weit auseinander spreizenden, im Querschnitt halbkreisförmigen Ästen.

Untersuchte Arten (6/120):

E. chlorophyllus Rech. f.: Afghanistan, Prov. Ghorat, 5 km W Tulak an der Straße nach Farsi, 2250 m, 2.8.1970, Podlech 19182 (G; FS-Dittr. 1077), **M, A.**

E. echinatus Roxb.: W-Pakistan, Sind, E Thano Bula Khan versus Kotri, 4.5.1965, Rech. f. 28659 (G; FS-Dittr. 1078), **M, A.**

E. mosulensis Rech. f.: Persia occidentalis, Prov. Kermanshah, inter Qasar Shirin et Kermanshah, 28.8.1957, Rech. f. 14584, (G; FS-Dittr. 1079), **M, A.**

E. orientalis Trautv.: Iraq, Distr. Erbil (Kurdistan), in valle inter Rayat et Hajji Omran, 1100-1400 m, 8.-9.8. 1957, Rech. f. 11837 (G; FS-Dittr. 1080), **M, A.**

E. pungens Trautv.: Iran, Ostan 3: environs S de Ardebil, 1000-1600 m, 20-21.8.1956, F. Schmid 6511 (G; FS-Dittr. 1081), **M, A.**

E. ritro L.: Türkei, près de Makrikeny, 18.10.1896, Aznavour (G), **M, A**; Wien, Alpengarten Belvédère, 1962 (FS-Dittr. 1), **M**.

CARLINEAE Cass.

Auf Grund bestimmter Merkmale oder Merkmalskomplexe (siehe S. 60) lassen sich die 14 Gattungen in 6 Gattungsgruppen einteilen; entsprechend der Bewertung dieser Merkmale, ob primitiv oder abgeleitet, sind wir zu folgender Anordnung gekommen: 1. *Cardopatium*-, 2. *Staelina*-, 3. *Carlina*-, 4. *Xeranthemum*-, 5. *Tugarinovia*- und 6. *Cousiniopsis*-Gruppe.

1. *Cardopatium*-Gruppe

***Cardopatium* Juss., Fig. 11c¹-d¹, 19a.**

a. Morphologische Beschreibung:

Die *Achänen* sind gedrunen spindelförmig bis obovat, 4,5-5,0 mm lang, 2,5/1,5 (Bm/Bt) mm breit und im Querschnitt flach eiförmig.

Am *apikalen Achänenende* geht das Perikarp direkt in die ca. 10 Pappusschuppen über; das Nektarium wird nicht höher als 0,05 mm; es weist eine "5-eckige" Grundfläche auf und läuft apikalwärts in einen wulstigen Rand aus.

Die *Perikarpoberfläche* ist mittelbraun, ledrig genarbt, unregelmäßig längsgerieft, und zerstreut mit ca. 2,0 mm langen, "einfachen" (Zwillingshaare mit getrennten Schaftzellen bzw. mit einer teilweise reduzierten Schaftzelle – vgl. HESS, 1938), weißen Haaren bedeckt.

Die *Ablösungsstelle* ist basal orientiert, rundlich und wird von den undifferenzierten Karpellrändern umgeben; ein elaiosomartiges Gewebe wird nicht entwickelt.

Der *Same* (siehe anatomischen Teil, S. 28).

Der *Pappus* ist einfach und der Apikalplatte scheinbar in einer Reihe inseriert; er besteht aus freien, nicht abfallenden, unregelmäßig langen (bis zu 4,0 mm), am Rande verschieden tief eingerissenen, zarten Schuppen von hyaliner Konsistenz. Von den ca. 10 Blüten jeden Köpfchens entwickeln sich meist nur 1 bis maximal 2 Blüten zu ausgereiften Achänen, die in den sich nicht öffnenden Involukren verbleiben und mit diesen eine Verbreitungseinheit bilden.

Heterokarpie: Kommt nicht vor.

b. Anatomische Beschreibung:

Das *apikale Achänenende* wird in seinem äußeren Teil aus länglichen, basalwärts orientierten Parenchymzellen aufgebaut, von denen sich die randlichen drei Zellreihen direkt in die Pappusborsten fortsetzen. Der zentrale Teil der Apikalplatte besteht aus einem aus kleinen, polyedrischen, feinwandigen Parenchymzellen aufgebauten Gewebe, in dem, direkt vor den Pappusborsten, das horizontal orientierte Ringgefäß verläuft; von ihm zweigen in fast senkrechter Richtung die fünf Gefäße der Kron-Staubblattröhre ab, einem abaxial-medianen, von dem sich das eine Stylargefäß und 4 lateralen, von deren einem vorderen sich das zweite Stylargefäß abgliedert.

Das *Perikarp* im lateralen Bereich ist bei ausgereiften Früchten maximal 3-schichtig: Es besteht aus den langgestreckten Epidermiszellen, die nach außen durch eine sehr starke Kutikula abgeschlossen werden. Einige von ihnen sind zu Basalzellen der Haare umgebildet; wie bei den übrigen Gattungen bilden zwei übereinander liegende Epidermiszellen die Basalzellen der Zwillingshaare, deren Schaftzellen jedoch getrennt bleiben (Fig. 19a), oder die Schaftzelle der unteren Basalzelle ist kürzer als die apikale und bleibt mit der oberen verbunden; Schwellpolster, wie sie sonst in der oberen Basalzelle ausgebildet werden, fehlen hier. Die 1-2 subepidermalen Zellagen bestehen aus ähnlichen, langgestreckten Parenchymzellen.

Die *Perikarpbasis* ist basal orientiert und wird aus einfachen Parenchymzellen aufgebaut. Das Gewebe ist nur an seinem unteren Rand mit dem starken Funikulus verwachsen. Das gesamte Perikarp wird von einem abaxial-medianen und 4 lateralen Gefäßen versorgt.

Sekretionsgefäße oder Rudimente davon konnten nicht nachgewiesen werden.

Zelleinschlüsse: Im Perikarpgewebe kommen hexagonale und rechteckige Ca-Oxalat-Kristalle vor. In einigen Epidermiszellen, besonders im apikalen Bereich, treten Phytomelankügelchen auf.

Der *Same* verfügt über eine etwa 4(-6)-schichtige Testa, die aus isodiametrischen Parenchymzellen aufgebaut wird; ihre Zellwände sind im reifen Zustand des Samens verdickt aber nicht verholzt, mehrfach und dreidimensional ausgebuchtet und ineinander verzahnt (Fig. 19a), ohne jedoch Interzellularräume zu bilden. Die langgestreckten Epidermiszellen der Testa bleiben ebenfalls parenchymatisch. Der Endospermsack war bei den untersuchten Früchten 3-schichtig. Die Mediane des Embryos liegt im rechten Winkel zu der der Frucht. Das starke Funikularbündel verläuft unverzweigt bis in die Integumentspitze und fusioniert an seiner Basis offensichtlich nicht mit dem medianen Perikarpgefäß.

Der *Pappus* besteht aus ca. 10 freien Schuppen; die 3 äußeren Zellagen des Perikarps setzen sich direkt in das an der Schuppenbasis 3-schichtige Pappusgewebe fort. Die sie aufbauenden Zellen sind langgestreckt, ihre Wände sind etwas verdickt, schwach verholzt und getüpfelt. Die Schuppen weisen keine Gefäße auf.

Systematische Stellung: *Cardopatium*-Gruppe (vgl. S. 60).

Untersuchte Arten (1/2):

C. corymbosum Pers.: Grèce, Corinthe, 11.7.1896, St.-Lager (G), **M, A**; Tunesien, Nabeul, in aridis, 17.9.1907, Gandoger (G), **M, A**; Libanon, Ras Beyrouth, Grotte aux Pigeons, 5.7.1951, Pabot (G), **M**.

2. *Staehelina*-Gruppe

***Staehelina* L., non Haller (incl. *Barbellina* (Cass.) Cass.), Fig. 3a-b, 15a-d.**

Bei den Untersuchungen wurde zunächst davon ausgegangen, daß es sich um eine einheitliche Arten-Gruppe handelt. Bald stellte sich dann jedoch heraus, daß sich die Arten schon an Hand leicht erkennbarer morphologischer Merkmale in 2 gut voneinander getrennte Gruppen einteilen lassen (vgl. Tab. 2).

Zur ersten Artengruppe sind die 4 hier unter *Staehelina* beschriebenen Arten zu rechnen und zur zweiten gehören die Arten "*S. fruticosa*" und "*S. lobelii*", die wegen der zahlreichen abwei-

chenden Fruchtmerkmale von *Staelina* wieder abgetrennt und in der von CASSINI (1827) aufgestellten Gattung *Hirtellina* behandelt werden (siehe S. 33).

a. Morphologische Beschreibung (vgl. Tab. 2 auf S. 30):

Die *Achänen* sind länglich obovat bis keulenförmig mit einer buckligen Vorwölbung im oberen Drittel der abaxialen Seite, 5,0-6,0 mm (8,5-9,0 bei *S. petiolata*) lang und 1,3-1,7/1,2-1,5(-2) (Bm/Bt) mm breit, einen rundlich 5-kantigen Querschnitt bildend (oft sind die randlichen Achänen etwas abgeflacht).

Am *apikalen Achänenende* ist zwischen Perikarprand und Pappusbasis eine $\pm$ deutliche Einschnürung festzustellen, ohne daß es zu einer eigentlichen Apikalplattenbildung kommt; durch eine darunter liegende, $\pm$ tiefe Einschnürung des Gewebes kommt es zur Ausbildung eines Krönchens; sogleich nach dessen oberen Rand steht der sich später als Ganzes von der Achäne leicht ablösende Pappus; in der Mitte der Apikalplatte befindet sich ein kurzes, ca. 0,1 mm hohes und apikal 0,3 mm breites, kegelstumpfförmiges Nektarium.

Die *Perikarpoberfläche* ist $\pm$ glatt, z.T. etwas genarbt, fein längsrippig, meist sandfarben und völlig kahl.

Die *Ablösungsstelle* der Achäne weist eine rundliche bis rundlich-eiförmige, basal bis basal-lateral/adaxial orientierte Ablösungsnarbe auf; ihre sie umgebenden Karpellränder sind völlig undifferenziert; ein spezielles Ablösungsgewebe wird nicht entwickelt.

Same (vgl. anatomische Beschreibung).

Der *Pappus* ist einfach und ein- bis 2-reihig; seine 18-20, weißen, basal bei einigen Arten (*S. petiolata*, *S. uniflosculosa*) verwachsenen Pappusborsten, werden (14-)18-20 mm lang; sie setzen sich jeweils aus einer zentralen Borstenrhachis und 3-5 seitlichen, meist etwas aufwärts orientierten, glatten (seltener an der Basis rauhen) 15-10 mm langen Fiederpaaren zusammen.

Heterokarpie: Randständige, sterile Blüten mit abgeflachten Achänen konnten mit Sicherheit nur bei *S. dubia* festgestellt werden.

b. Anatomische Beschreibung:

Der *apikale Bereich* der Achäne besteht nur in seinem äußeren Teil, unter dem Pappusansatz, aus langgestreckten, apikalwärts orientierten, mäßig verholzten, fein getüpfelten Sklerenchymzellen, deren Wände sekundär nur schwach verdickt sind. Das andeutungsweise angelegte Krönchen kommt dadurch zustande, daß unterhalb des Pappus, am apikalen Achänenrand, das Perikarpgewebe eingeschnürt ist (Fig. 15b); die stark verkürzten Tangentialwände der Epidermiszellen bilden einen abgerundeten Krönchenrand und etwas unterhalb desselben kann das Perikarp nochmals eingeschnürt sein. Zwischen dem apikalen, mehr oder weniger interzellularenfreien Perikarpgewebe und dem der Pappusborsten befindet sich ein ca. 4 Zellagen starkes, dünnwandiges Parenchymgewebe (Fig. 15a), dessen Zellen sich während des Reifungsprozesses mit schwarzen Inhaltsstoffen (Phytomelanen?) anfüllen, die offenbar mit dem Abwerfen des Pappus in Zusammenhang stehen.

Das der Pappusbasis vorgelagerte Gewebe besteht aus zartwandigen, isodiametrischen Parenchymzellen; in diesem Gewebe verläuft das horizontale Ringgefäß, von dem die 5 die Kron-Staubblatt-Röhre versorgenden Gefäße und die beiden median verlaufenden Stylargefäße abzweigen. Im Zentrum der Apikalplatte befindet sich das kegelstumpfförmige, aus kleinen Parenchymzellen aufgebaute Drüsengewebe des Nektariums.

Taxa	<i>S. fruticosa</i>	<i>S. lobelii</i>	<i>S. dubia</i>	<i>S. petiolata</i>	<i>S. baetica</i>	<i>S. uniflosculosa</i>
Merkmale	(Hirtellina)		(Staehelina)			
Achänen (mm)	spindelförmig		länglich-eiförmig bis keulenförmig			
L	6.5-7.0	5.5-6.0	5.5-6.0	8.5-9.0	5.0-5.5	5.0-5.5
Bm	0.7-0.8	0.9-1.0(-1.4)	(1.3-)1.5	1.4-1.5(-1.8)	1.5-1.7	1.2(-1.4)
Bt	1.0	(0.9-)1.4-1.5	1.0	(1.5-)1.8-2.0	0.9-1.2	1.0-1.2
Krönchen	fehlt		meist deutlich ausgeprägt			
Nektarium	zylindrisch-5-lappig		kegelstumpfförmig			
Behaarung	Zwillingshaare		kahl			
– länge	ca. 1.2	ca. 1.5	–			
– farbe	weißlich		–			
Pappus (mm)	einfach und einreihig					
Borsten	bleibend		abfallend			
– anzahl	18-20					
– länge	8.0-10		(14-)18-20			
– gliederung	Grundelement + 2-5 Teilborsten		Borstenrhachis mit 3-5 seitlichen Fiederpaaren			
– ränder	bebärtet		glatt	nur basal rauh	glatt	nur basal rauh
– trenngewebe	fehlend		vorhanden			
Perikarp mit	5 Längsrippen		12-15 Längsrippen			

Tabelle 2. – Differenzierung der untersuchten “*Staehelina*-Arten” nach Fruchtmerkmalen. *S. kurdica* gehört mit seinen behaarten Achänen und dem aus Grundelement und Teilborsten bestehenden Pappus in die 1. Gruppe.

Im lateralen *Perikarpbereich* bleibt nach der Embryoentwicklung zwischen den Rippen mit den in ihnen verlaufenden Längsgefäßen nur noch die Epidermis mit einigen zusammengeschobenen Zellresten erhalten (Fig. 15c). Die Epidermiszellen sind dünnwandige, ca. 60 µm lange und 20 µm hohe Parenchymzellen, die über keine nennenswert dicke Kutikularschicht verfügen. Die Epidermiszellen sind völlig frei von Phytomelanen. Die vom apikalen Ringgefäß ausgehenden 12-15 Längsgefäße werden allseitig von langgestreckten Parenchymzellen umgeben; sie reichen fast alle bis zur Perikarpbasis. Das gesamte Perikarp ist völlig unbehaart.

Die *Perikarpbasis* besteht im randlichen Bereich aus einem interzellularenhaltigen Parenchymgewebe, in dem die Längsgefäße eingebettet sind. Die Interzellularräume sind mit Phytomelanen gefüllt. In der Mitte befindet sich ein Wasserleitgewebe, das aus länglichen Zellen besteht, deren dünne Zellwände durch ringförmige Wandversteifungen verstärkt werden. Diesem Gewebe sitzt auch der Funikulus mit seinem starken Gefäß auf (Fig. 15d). Umschlossen wird die gesamte Perikarpbasis von einem epidermalen 8-10 Zellagen hohen, etwas einwärts geneigten Zellkragen, dessen Zellen über wesentlich kürze Tangential- als Radialwände verfügen; sämtliche Wände dieser Kragenzellen sind stark verdickt und verholzt. Die Radialwände sind zusätzlich noch getüpfelt. Der gesamte Gewebekomplex verleiht der Ablösungsnarbe eine basale Orientierung

Sekretionsbehälter wurden, sieht man von den mit Phytomelanen gefüllten Interzellularen ab, nicht gefunden.

Zelleinschlüsse: Phytomelane; Ca-Oxalat-Kristalle kommen nicht vor.

Der *Same* verfügt über ein "hilum", das man als "hilum basale-artig" bezeichnen könnte, wenn man es mit denen der *Cardueae* vergliche; jedoch sind hier die völlig anders gestalteten Testaepidermiszellen (siehe unten), auf der Funikulusseite als fast rudimentär zu bezeichnen, während diese das schnabelartig auslaufende, bis zur Funikulusbasis reichende Integument bis zu dessen Spitze bedecken. Die Testa besteht beim ausgereiften Samen wie das Perikarp nur noch aus der Epidermis und einer Schicht zusammengeschobener Zellreste; nur das unverzweigte Funikulargefäß, das bis zur Chalaza und von dort bis in die Integumentspitze reicht, ist in ein Gewebe langgestreckter Parenchymzellen eingebettet.

Von ganz besonderer Gestalt sind die Epidermiszellen der Testa (Fig. 15c und e): Die 150-200 µm langen und 30-40 µm hohen, prosenchymatischen Kollenchymzellen weisen zur Mikropyle bzw. zur Funikulusbasis hin geneigte Radialwände auf; die inneren Tangentialwände und die Radialwände sind mäßig verdickt, verholzt und weisen wenige, kleine Tüpfel auf; die Wandverdickungen der Radialwände erfassen aber nur ihre unteren 9/10, während der Rest wie auch die äußeren Tangentialwände parenchymatisch bleiben. In Querschnitten erscheinen diese Zellen spangenartig (Fig. 15e) und in Aufsicht ebenfalls prosenchymatisch. Der Embryo wird von einem einschichtigen Endospermsack umhüllt.

Der *Pappus* besteht aus Borsten, die im unteren Drittel wie folgt aufgebaut sind: Die inneren bzw. oberen 2-3 Zellagen, bestehen aus langen, englumigen, wenig getüpfelten Sklerenchymfasern mit stark verdickten und verholzten Zellwänden; auswärts folgen dann 4-6 Zellagen großlumiger, getüpfelter und dünnwandiger Zellen, die nach außen durch eine Epidermis abgeschlossen werden, deren Zellen denen der Borstenoberseite gleichen. In der Mitte der Borsten verlaufen zwei Stränge parenchymatischer Zellen, die mit dem Ringgefäß in Verbindung stehen. Im Querschnitt sind die Borsten, zumindest im unteren Drittel, rechteckig.

Systematische Stellung: Staehelina-Gruppe. Wie aus dieser und der folgenden Beschreibung der beiden "Arten-Gruppen von *Staehelina*" und Tab. 2 hervorgeht, gibt es große morphologische Unterschiede in der Achänenbehaarung, in der Ausbildung bzw. dem Fehlen eines Krönchens und im Pappusbau.

Die anatomischen Untersuchungen der Früchte haben diese Zweiteilung der Arten bestätigt: Unterschiedlicher Aufbau des apikalen Achänenbereichs, der Achänenbasis und des Exokarps.

Diese Differenzierung der Arten wurde schon von CASSINI (1827) festgestellt und veranlaßte ihn dazu, für *S. fruticosa* die Untergattung *Hirtellina* aufzustellen, die er später (1830) in den Rang einer Gattung erhob; diese Art war die einzige ihm damals bekannte Art mit behaarten Achänen. Außer den Merkmalen der Achänenbehaarung und des Pappus stellte CASSINI darüber hinaus fest, daß *Hirtellina* über Köpfchenböden mit Spreuborsten verfügt, die bis zur Basis frei und nicht zu Lamellen verwachsen sind und daß der Korollentubus kürzer als der Limbus ist und nicht umgekehrt wie bei den *Staehelina*-Arten (letzteres Merkmal trifft nicht für *H. lobelii* zu).

Alle diese Merkmale erscheinen uns als ausreichend, um die drei Arten mit behaarten Früchten von *Staehelina* abzutrennen und für sie den CASSINI'schen Gattungsnamen *Hirtellina* wieder einzusetzen (Vgl. S. 75).

Die Übereinstimmung im Samenbau, insbesonde der Typ der Testaepidermis, lassen jedoch auf eine engere Beziehung zwischen *Staehelina* und *Hirtellina* schließen.

Die von BORNMÜLLER (1903) beschriebene *S. sintenisii* (= *Crinitaria grimmii*) weicht durch folgende Merkmale von den übrigen Arten ab: Ablösungsnarbe ringförmig wulstig, sehr kurze, zerstreut stehende Zwillingshaare, der einfache Pappus bestehend aus ca. 120(!) einfachen, in 2 – 3 Reihen stehenden, strohfarbenen, rauen Borsten; von letzteren die äußeren etwas kürzer als die inneren. Weitere Blütenmerkmale bestätigen, daß dieses Taxon zu den *Astereae* gehört.

Untersuchte Arten (4/4):

S. baetica DC.: Espagne, Málaga, Jubrique: Sierra Bermeja in dumosis siccis, ca. 750 m, 28.7.1978, Charpin & al. 15321 (G, G-Ditt.), **M**.

S. dubia L.: France, Montpellier, 1835, Maire (G), **M**, **A**; France, Alpes Maritimes, Tende, en exposition sud, au-dessus du cimetière, 21.9.1968, Damboldt & Dittrich (G-Dittr.; FS-Dittr. 630), **M**.

S. petiolata (L.) Hilliard & Burt (= *S. arborescens* L.): Griechenland, Kreta, Sfakia, Imvros-Schlucht, an steilen Felswänden große Büsche bildend, 500 m, 26.9.1975, Dittrich 2044 (G-Dittr.), **M**.

S. uniflosculosa Sibth. & Sm.: Griechenland, Olympus, Prope Monasteri Metoji, 12.8.1891, Sintenis & Bornmüller (G), **M**; Macedonien, Thessal., in pinetis, 11.29.1889, Halacsy 1821 (G), **M**.

Hirtellina* (Cass.) Cass., Fig. 3c-d, 14a-c.*a. Morphologische Beschreibung** (vgl. Tab. 2 auf Seite 30).

Die *Achänen* sind länglich spindelförmig, 5,5-7,0 mm lang, 0,7-1,0/1-1,5 (Bm/Bt) mm breit und meistens von der Bauchseite her abgeflacht.

Am *apikalen Achänenende* erweitert sich das Perikarp nach der spindelförmigen Verjüngung in eine tellerförmige Gewebeplatte, deren Rand sich in die an der Achäne verbleibenden Pappusborsten direkt fortsetzt; in der Mitte der Apikalplatte steht ein zylindrisches, 5-lappiges Nektarium.

Die *Perikarpoberfläche* ist $\pm$ glatt, mit meist nur 5 deutlich markierten Längsrippen, die aber von den dicht stehenden, 1,2-1,5 mm langen, silbrigen, an der Spitze gegabelten Zwillingshaaren verdeckt werden.

Die *Ablösungsstelle* zeichnet sich durch eine flach elliptische, fast basal orientierte Ablösungsnarbe aus, deren abaxialer Karpellrand die Form einer weißlich- bis gelblich-hornigen Gewebespanne aufweist.

Der *Same* (siehe anatomische Beschreibung).

Der *Pappus* ist einfach, einreihig und nicht abfallend; er setzt sich aus ca. 20 nur 9-10 mm langen, weißen (*H. fruticosa*, *H. kurdica*) oder strohfarbenen (*H. lobelii*) Borsten zusammen; jede von ihnen besteht aus einem ca. 2-2,5 mm langen Grundelement und 3-5 ihm aufsitzende, am Rande bebärtete, einfache, gleich orientierte Teilborsten. Bei *H. lobelii* teilt sich bei jeder Borste die mittlere Teilborste etwas höher nochmals in 3-4 Teilborsten auf.

Heterokarpie: Konnte mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden.

b. Anatomische Beschreibung:

Im *apikalen Teil* der Achäne sind die äußeren 4-6 Zellagen aus länglichen, apikalwärts orientierten Sklerenchymzellen mit deutlich verdickten, verholzten und fein getüpfelten Zellenwänden aufgebaut; dieses Gewebe setzt sich ohne den geringsten Absatz (Fig. 14a-b) und ohne ein parenchymatisches Trenngewebe, wie es bei *Staezelina* beobachtet werden kann, in das Pappusgewebe fort. Nur das diese apikale Gewebekalotte umhüllende Exokarp besteht aus parenchymatischen, relativ kurzen Epidermiszellen. Unterhalb der inneren Pappuskante befindet sich das horizontal orientierte Ringgefäß, von dem die fünf die Kron-Staubblatt-Röhre und die beiden Stylargefäße versorgenden Gefäße ihren Ausgang nehmen. Der innere Teil des apikalen Perikarpgewebes besteht aus einem Gewebe isodiametrischer Parenchymzellen, das in seiner Mitte das kleinzellige Drüsengewebe des Nektariums trägt.

Das *Perikarp* im lateralen Achänenbereich besteht bei ausgereiften Früchten hauptsächlich aus der parenchymatischen Epidermis, deren relativ kurze (40-50 μ m lang und 20 μ m hoch) Zellen durch eine starke Kutikula geschützt werden; manchmal treten noch 1-2 subepidermale Zellagen auf, die aus parenchymatischen Zellen von ähnlichen Ausmaßen bestehen oder es bleiben nur noch die zerquetschten Reste mesokarpaler Perikarpzellen erhalten. Des öfteren sind 2 übereinander liegende Zellen zu den Basiszellen der Zwillingshaare umgebildet worden; sie unterscheiden sich im Prinzip nicht von denen bei *Carlina*.

Vom horizontalen Ringgefäß gehen 5(-7) Längsgefäße aus, von denen sich bei beiden untersuchten Arten meist 2 in der Medianen gegenüberstehen.

Die *Perikarpbasis* besteht aus einem Mantel länglicher Parenchymzellen, in dem die Perikarpgefäße eingebettet sind und die bis zu den Karpellrändern verlaufen. Im Zentrum befindet sich ein schwammartiges Wasserleitgewebe, das aus feinwandigen Zellen mit ringförmigen Wandversteifungen aufgebaut wird. Die die Basis abschließende Epidermis besteht auf der adaxialen Seite und im lateralen Bereich aus parenchymatischen, kaum verkürzten Zellen und auf der abaxialen Seite aus stark verkürzten Zellen mit verdickten und verholzten Zellwänden (Fig. 14c).

Sekretionsbehälter oder *Sekretionskanäle* kommen nicht vor.

Zelleinschlüsse: Konnten bei den untersuchten Arten weder im Perikarp noch im Samen festgestellt werden.

Der *Same* sitzt der Perikarpbasis mittels eines kurzen Funikulus auf, der außerdem durch zwei transversale Gewebeleisten über seine ganze Länge mit dem Perikarp verbunden ist. Das schnabelartig auslaufende Integumentende ist nur unwesentlich kürzer als der Funikulus (Fig. 14c). Das im Parenchymgewebe eingebettete, in der Medianebene gelegene Funikulargefäß verläuft unverzweigt über die Chalaza bis in die Integumentspitze. Die Testa besteht bei ausgereiften Achänen sonst nur noch aus der Epidermis und einer Schicht zerdrückter Zellwände; die Epidermiszellen gleichen denen, wie sie bei *Staehelina* beschrieben wurden: Es handelt sich um prosenchymatische, bis zu 180 µm lange und 25 µm hohe Kollenchymzellen, deren Radialwände zum Funikulus bzw. zur Integumentspitze hin schwach geneigt sind; sowohl die inneren Tangentialwände als auch die unteren 8-9/10 der Radialwände sind mittelstark verdickt, verholzt und weisen vereinzelt kleine Tüpfel auf; der Rest der Epidermiszellen bewahrt seinen parenchymatischen Charakter; im Querschnitt erscheinen diese Zellen U-förmig. Das den Embryo umhüllende Endospermgewebe ist einschichtig.

Der *Pappus* fällt bei Fruchtreife nicht ab. Es fehlen an den ± rechteckigen Basen der Borsten die mit Phytomelanen gefüllten isodiametrischen Parenchymzellen, wie sie bei den untersuchten Arten von *Staehelina* ermittelt wurden. Der übrige Bau der Borsten entspricht aber dem dieser Gruppe: Die oberen 3-4 Zellagen sind aus langen, stark verholzten Sklerenchymzellen zusammengesetzt. In der Borstenmitte befindet sich ein vom Ringgefäß ausgehender Parenchymstrang; das Gewebe der Borstenabseite wird aus 3(-4) Lagen relativ großlumiger, reichlich getüpfelter Sklerenchymzellen aufgebaut.

Systematische Stellung: *Staehelina*-Gruppe. Die Beziehungen dieser beiden Gattungen zueinander wurden bereits bei *Staehelina* (S. 32) besprochen.

Von der von Merxmüller und Rechinger f. (in RECHINGER f., 1959) beschriebenen *Staehelina kurdica* Rech. f. standen uns leider keine völlig ausgereiften Früchte zur Verfügung. Am Typus-Material konnte jedoch eindeutig festgestellt werden, daß die Früchte dicht mit Zwillingshaaren bedeckt sind und daß die Ablösungsstelle über eine abaxiale, weißliche Gewebespanne verfügt. Wie bei den beiden anderen Arten setzen sich die Pappusborsten aus Grundelementen und ihnen aufsitzende rauhe Borsten zusammen. Aus diesen Gründen haben wir diese Art ebenfalls zu *Hirtellina* gestellt (vgl. S. 75).

Untersuchte Arten (3/3):

H. fruticosa (L.) Dittrich: Creta, Ep. Viano: in valleculâ ad occidentem faucium Kapnistis inter Péfkos et Murniés; in rupium calcarearum praeruptarum fissuris frequens, 600 m, 26.10.1966, Greuter 7791 (G; FS-Dittr. 1067), **M, A.**

H. lobelii (DC.) Dittrich: Syrie, rochers de Dimane près Saida, 21.10.1859, Blanche 1327 (G; FS-Dittr. 1068), **M, A**.

H. kurdica (Merxmüller & Rech. f.) Dittrich: Flora of Iraqi Kurdistan, between Hora and Baibu in Raikan, near Wazi Turkish frontier, 9.8.1951, Thesiger 1237 (BM), **M**.

3. *Carlina*-Gruppe

Atractylis L., Fig. 4a-c.

a. Morphologische Beschreibung:

Bei den untersuchten Arten konnten nach fruchtmorphologischen Merkmalen zwei Gruppen unterschieden werden. Zur ersten gehören die Arten: *A. cancellata*, *A. humilis*, *A. carduus* und *A. praeauxiana* und zur zweiten: *A. speciosa* und *A. cuneata*. Da nicht nur die Fruchtmerkmale der letzten beiden Arten (sowohl die morphologischen als auch anatomische) mit denen der Gattung *Chamaeleon* mehr übereinstimmen als mit denen von *Atractylis*, wurden beide Arten jener Gattung zugerechnet und auch in ihre Beschreibung mit einbezogen (vgl. S. 42).

Die *Achänen* sind länglich keulenförmig bis obovat, 3,0-4,0 mm lang und 0,5-1,0 (Bm/Bt) mm (ohne Behaarung) breit, ihr Querschnitt ist breit eiförmig.

Der *apikale Achänenrand* setzt sich ohne Einschnürung direkt in die Borsten des einfachen Pappus fort; im Zentrum der Apikalplatte steht ein trichter- bis becherförmiges Nektarium mit 5-lappigem, etwas wulstigen apikalem Rand.

Die *Perikarpoberfläche* ist dicht mit 3-5 mm langen glatten oder gewellten, oft wollig aufgeplusterten, silbrigen Zwillingshaaren bedeckt, deren Endzellen bis zur Basis aufgespalten sind; die Existenz der langen einzelligen, die 5 das Perikarp versorgenden Längsgefäße völlig verdeckenden Haare, die PETIT (1987b) für einige nordafrikanische *Atractylis*-Arten beschreibt, konnten bestätigt werden.

Die *Ablösungsnarbe* ist elliptisch, basal bis basal-lateral/adaxial orientiert; die Karpellränder weisen keine speziellen Gewebestrukturen auf, ein Elaiosom wird nicht gebildet.

Same: Konnte nicht untersucht werden.

Der *Pappus* ist einfach, seine 20 (bei *A. carduus* 50-60) einfachen, im Querschnitt $\pm$ quadratischen, meist lang bewimperten (besonders im mittleren Bereich), 8-12 mm langen Borsten sind in 1-2(3?) Reihen angeordnet.

Heterokarpie: Die "Früchte" der randständigen Blüten von *A. carduus* und *A. humilis* sind steril, sie werden so lang wie die zentralen, jedoch erreichen sie nur einen $\varnothing$ von 0,5 mm; oft ist die Anzahl der Pappusborsten $\pm$ stark reduziert.

b. Anatomische Beschreibung:

Das Material, das uns zur Verfügung stand, erwies sich für anatomische Untersuchungen als zu jung.

Systematische Stellung: Nach dem Bau des Pappus in die nähere Verwandtschaft von *Thevenotia* und *Atractylodes* zu stellen, nimmt jedoch durch die Behaarung eine besondere Stellung ein. Die abweichende Stellung von "*A. speciosa* und *A. cuneata*" wird bei *Chamaeleon* diskutiert (vgl. auch S. 74).

Untersuchte Arten (4/20-21):

A. cancellata L.: Kreta, Prov. Iraklion, Oros Dikti, Krasi (zwischen Mochos und Tzermiadon), trockene Wiese, 15.7.1983, Dittrich 3418, (G-Dittr.), **M, A.**

A. carduus Christ. (= *A. flava*): Israel, Tel-Aviv, in an abandoned vineyard, 14.7.1933, Eig, Feinbrun & Zohary (G), **M, A.**

A. humilis L.: España, Prov. Lerida, 4-5 km Sud de Candasnos, rte. de Caspe, collines sèches, 5.11.1980, Charpin 16134 (G), **M**; Spanien, Prov. Taragona, oberhalb des Hafens von Ametlla de Mar, 5.8.1967, Dittrich 17 (G-Dittr.), **M, A.**

A. preauxiana Sch.-Bip.: Kanarische Inseln, Gran Canaria, Sanddünen nahe des Leuchtturms, SW von Arinago, 5 m, 2.7.1976, Dittrich 3003c (G-Dittr.), **M, A.**

***Thevenotia* DC., Fig. 5a-d.**

a. Morphologische Beschreibung:

Die *Achänen* sind länglich walzenförmig, manchmal, besonders die randlichen, etwas zur Achse hin gekrümmt, 3,8-4,5 mm lang, 0,8-1,0/0,8-0,9 mm breit, einen fast rundlichen Querschnitt bildend.

Das *apikale Achänenende* geht ohne Absatz direkt in den einfachen Pappus über; im Zentrum der Apikalplatte befindet sich ein kleines, 0,15 mm hohes und ebenso breites, im Querschnitt rundlich-5-kantiges Nektarium.

Die *Perikarpoberfläche* ist bis auf die 5, wenig erhabenen Längsgefäße glatt und dicht mit goldfarbenen, anliegenden, 1,5 mm langen, an der Spitze sehr kurz gegabelten Zwillingshaaren bedeckt.

Die *Ablösungsnarbe* ist rundlich, basal-lateral/abaxial orientiert; sie wird von einem gelblichen, hornig glänzenden, unbehaarten Gewebekragen umgeben. Ein spezielles Ablösungsgewebe wird nicht entwickelt.

Der *Same* (siehe anatomische Beschreibung).

Der *Pappus* ist einfach, einreihig und löst sich zur Fruchtreife, an der Basis durch perikarpales Gewebe zusammengehalten, leicht vom Rest der Frucht ab; seine meist 15, ungegliederten, 8,5 mm langen, oft bräunlich überhauchten Borsten bestehen aus einer im Querschnitt rechteckigen Rhachis, an deren Unterkante lange hyaline Fiedern entspringen.

Heterokarpie: Kommt nicht vor.

b. Anatomische Beschreibung:

Das *apikale Achänenende* besteht unterhalb des Pappus aus meist isodiametrischen Sklerenchymzellen, deren Zellwände stark verdickt, verholzt und getüpfelt sind; sie verlängern sich apikalwärts allmählich und gehen so direkt in das Pappusgewebe über. In der Mitte, unter-

halb der Pappusinsertion, verläuft das horizontale Ringgefäß, von dem aus 5 horizontal orientierte Gefäße, die die Kron-Staubblatt-Röhre und 2, die den Stylus versorgen, ausgehen. Außerdem zweigt von ihm noch je ein Parenchymstrang ab, der in jede Pappusborste hineinreicht.

Da das *Perikarp* im lateralen Achänenbereich bei Fruchtreife nur noch aus der parenchymatisch bleibenden Perikarpepidermis besteht, wird der verholzte, apikale Gewebekomplex mit dem darauf verbleibenden Pappus durch den heranwachsenden Embryo abgesprengt. Wegen der dichten Behaarung sind des öfteren jeweils zwei übereinander liegende der länglichen Epidermiszellen zu Basiszellen der Zwillingshaare umgebildet. Die Haare entsprechen in ihrem Aufbau denen von *Carlina*.

An der *Perikarpbasis* verstärkt sich das aus länglichen Parenchymzellen bestehende Perikarp; es wird nach außen durch einen Ring verkürzter Epidermiszellen abgeschlossen, deren Zellwände stark verdickt, verholzt und z.T. getüpfelt sind.

Sekretionsgefäße kommen nicht vor.

Zelleinschlüsse: Im Perikarpgewebe konnten relativ kleine rechteckige, seltener hexagonale Ca-Oxalat-Kristalle beobachtet werden.

Der längliche *Same* sitzt einem kurzen Funikulus auf, dessen relativ starkes Gefäß unverzweigt bis zum chalazalen Pol und von dort bis fast in die Integumentspitze herabreicht.

Das Testagewebe ist neben dem Funikulargefäß ein-, höchstens 2-schichtig. Die Tangential- und die Radialwände der ca. 70 µm langen und 10-15 µm hohen Epidermiszellen sind durch ringförmige, zum Teil untereinander verbundene Wandversteifungen verstärkt.

Das Endosperm ist einschichtig und umhüllt den gesamten länglichen Embryo. Die Medianebene des Embryos deckt sich mit der Transversalen der Frucht.

Der *Pappus* besteht aus ungegliederten Borsten, deren Rhachis einen ± trapezförmigen Querschnitt aufweist; sie werden von Sklerenchymfasern aufgebaut, die an der Borstenbasis in etwa 10 Schichten angeordnet sind. Die Borstenoberseite wird durch eine parenchymatische Epidermis abgeschlossen. Im Zentrum der Borsten verläuft ein vom Ringgefäß kommender Parenchymstrang, der bis ins untere Drittel der Borsten hinaufreicht.

Systematische Stellung: Nach dem Bau des Pappus steht *Thevenotia* besonders der Gattung *Atractylis* aber auch *Atractylodes* und *Carlina* sehr nahe.

Beide untersuchte Arten stimmen in allen ihren anatomischen Fruchtmerkmalen überein.

Prosenchymatische Testaepidermiszellen mit ring- bis spangenförmigen Wandversteifungen kommen in ähnlicher Weise bei *Carlina* vor. Weitere Übereinstimmungen im Bau der Perikarpbasis und des Pappus haben uns deshalb veranlaßt, diese Gattung der *Carlina*-Gruppe zuzurechnen.

Untersuchte Arten (2/2):

T. persica DC.: Iran, 22,2 km SE Tabriz, pâturage pierreux très dégradé, exp. S, 1800 m, 8.10.1960, Pabot (G), **M, A**; Iran, 30 km N Ghom, bord de route, terre inculte aride, 850 m, 22.10.1965, Pabot 7471 (G), **M, A**; Iran, Prov. Kordestán, PE3, 3,1 km S Divandarreh an der Straße nach Zagheh (Sanandaj), 1690 m, 5.9.1977, Buttler & v. Bothmer *B* 23089 (G; FS-Dittr. 1070), **M**.

T. scabra Boiss.: Iran, env. 70 km W Hamadan, bord de route, 2000, 19.10.1960, Pabot (G), **M**; Afghanistan, Khorasan. 24.8.1885, Aitchison 1069 (G; FS-Dittr. 1069), **M**; Persiae australis, prov. Faristan, ad Sergun (Zergoun), 1700 m, 1.11.1892, Bornmüller 4063 (G), **A, M**.

***Carlina* L., Fig. 5e-g, 16a-d.**

Achänenbeschreibung mit z.T. detaillierteren Längenangaben: DITTRICH (1985), DITTRICH & al. (1989) und MEUSEL & al. (1990).

a. Morphologische Beschreibung:

Die Achänen sind meist keulenförmig bis walzlich, 3,5-5,0 mm lang, mit rundlichem (im Ø 1,2-1,4 mm) Querschnitt, seltener keilförmig und etwas S-förmig gekrümmt (Untergattung *Carlowizia*), walzlich und 7,5-8,0 mm lang wie in der sect. *Heracantha*, oder spindelförmig wie die 5,5-6,0 mm langen Achänen von *Carlina oligocephala*.

Am apikalen Achänenende werden keine Krönchen entwickelt; das Perikarp setzt sich ohne Absatz in die 10 Pappuselemente fort; in der Mitte der Apikalplatte ist ein niedriges, etwas 5-kantiges, kegeltumpfförmiges Nektarium anzutreffen.

Die Perikarpoberfläche des lateralen Achänenbereiches ist sandfarben und relativ glatt; die auf ihr ± deutlich hervortretenden 5 Längsrippen werden von den dicht stehenden, anliegenden, aufwärtsgerichteten silbrigen Zwillingshaaren verdeckt.

Die Ablösungsstelle ist basal-lateral/adaxial, seltener basal orientiert; die Ablösungsnarben sind rund bis breit eiförmig und werden von einem ± hohen, kahlen, hornig glänzenden, weißlichen Gewebering (Fig. 16d) oder einer abaxial stehenden Gewebespanne ähnlicher Konsistenz eingefaßt; seltener sind die Karpellränder völlig undifferenziert.

Der Same wird von einer papierartig dünnen Testa umgeben, die basalwärts in eine schnabelförmige Integumentspitze und einen relativ langen, in der Transversalen verbreiterten Funiculus ausläuft, eine "hilum laterale"-artige Narbe bildend (nicht mit der der *Cardueae* zu vergleichen). Die Embryoachse ist gerade (Ausnahme: *Carlowizia*-Gruppe mit gekrümmter Längsachse); der Embryo weist eine relativ kurze, stumpfe Radicula auf, und seine Kotyledonen stehen im rechten Winkel zur Mediane der Achäne.

Der Pappus ist einfach; der obere Perikarprand setzt sich direkt in die 10 strohfarbenen, 8-10 mm langen, im Querschnitt ± quadratischen bis trapezförmigen Pappusborsten fort, die je aus einem 2-3 mm langen Grundelement und 3(-4) seitlich gefiederten Teilborsten bestehen (vgl. MEUSEL & al., 1990); die Pappuselemente sind in der sect. *Heracantha* nicht nur in transversaler sondern zusätzlich noch in radiärer Richtung in insgesamt 6(-8) gefiederte Teilborsten aufgegliedert; der gesamte Pappus löst sich zusammen mit der apikalen Gewebekalotte leicht von der reifen Frucht ab.

Heterokarpie: Ein Frucht dimorphismus konnte bei *Carlina* nicht beobachtet werden. Auch MEUSEL & al. (1990) macht zu diesem Punkt keine Angaben.

b. Anatomische Beschreibung:

Das apikale Perikarpende besteht zum größten Teil aus nur wenig verlängerten, zum Teil sogar isodiametrischen Sklerenchymzellen mit nur wenig verdickten, aber stark verholzten und

getüpfelten Zellwänden (Fig. 16a). Die äußeren Zellen dieses Gewebes setzen sich ohne histologische Differenzierung in die der Pappusborsten fort. Nach oben wird das apikale Perikarp durch ein ca. 4-schichtiges Parenchymgewebe abgeschlossen, dem die Kron-Staubblatt-Röhre aufsitzt und das zum Zentrum hin in das feine und englumige Parenchymgewebe des Nektariums übergeht.

Den Pappusborsten vorgelagert ist das horizontal orientierte Ringgefäß, von dem 5 die Kron-Staubblatt-Röhre versorgenden Gefäße ausgehen; vom adaxial-medianen und einem vorderen, lateralen zweigen die beiden Stylargefäße ab.

Das *Perikarp* im lateralen Bereich besteht in voll entwickelten Achänen zwischen den Gefäßen nur noch aus der Epidermis bzw. dem Exo-oder Epikarp und einer, maximal 2 Zellagen des Mesokarps, an deren inneren Tangentialwänden oft noch Zellwandreste weiterer Zellen zu erkennen sein können (Fig. 16b). Sowohl die Epidermiszellen als die darunter liegenden sind längliche, ca. 50 µm lange und 15 µm hohe Parenchymzellen. Jeweils zwei übereinander liegende Epidermiszellen bilden die Basalzellen der Zwillingshaare; die obere von ihnen ist in apikaler Richtung umgebogen und trägt auf ihrer äußeren Tangentialwand ein langes Schwellpolster; die Basalzelle ist kaum verändert und ragt nur unwesentlich aus dem Zellverband der Epidermis hervor (Fig. 16b).

An der *Perikarpbasis* können die Achänen etwas stielartig verjüngt sein; diese kurze, karpophorartige Bildung wird außen durch einen flachen, keine Haare tragenden Mantel oder abaxialen Kragen abgeschlossen, der aus den verkürzten und stark verholzten Epidermiszellen besteht. Das Innere des kurzen Karpophors ist ein kompaktes Parenchymgewebe, in dem, je nach Art, die 5 bzw. 10 Perikarpgefäße und das Funikulargefäß eingebettet sind.

Sekretionskanäle: oder -behälter kommen in dieser Gattung nicht vor.

Zelleinschlüsse: Sowohl im Gewebe des Perikarps als auch in dem der Testa kommen hexagonale, rechteckige und nadelförmige Ca-Oxalat-Kristalle vor.

Der *Same* verfügt über einen relativ langen Funikulus mit dem er dem basalen Gewebe aufsitzt (Fig. 16c). Darüber ist er über zwei laterale Gewebebrücken mit den Karpellen verbunden, über die je ein Mesokarpgefäß mit dem Funikularbündel verschmilzt. Das Funikulargefäß verläuft unverzweigt bis in die schnabelförmige Integumentspitze.

Das Testagewebe besteht bei Fruchtreife meist nur noch aus der Testaepidermis und eventuell zwei weiteren, darunter liegenden Zellagen langgestreckter, parenchymatischer Zellen. Die Epidermiszellen der Testa erreichen eine Länge von 30-50 µm und eine Höhe von etwa 15 µm; typisch an diesen kollenchymatischen Zellen sind die von den inneren Tangentialwänden ausgehenden, 6-8 spangenförmigen, seltener ringförmigen Wandverdickungen, die untereinander auch verbunden sein können (Fig. 16b).

Der den Embryo umhüllende Endospermsack ist einschichtig. Die Mediane des Embryos steht im rechten Winkel zu der der Frucht.

Der *Pappus* besteht aus Borsten, deren Rhachis im Querschnitt trapezförmig ist, wobei die längere der Parallelen der Unterseite der Borsten entspricht. Die unteren bzw. äußeren 4-5 Zellagen bestehen aus langen, verholzten und getüpfelten Sklerenchymfasern, deren Zellumen fast völlig eingengt ist; nur die sie nach außen abschließenden Epidermiszellen weisen äußere Tangentialwände auf, die weder verdickt noch verholzt sind. Die übrigen 6-8 Zellagen bestehen

aus großlumigen Sklerenchymzellen mit wenig verdickten, aber verholzten und getüpfelten Wänden; die Zellwände der sie abschließenden Epidermiszellen sind allseitig gleichmäßig verdickt und verholzt. An der Basis gehen die Borsten ohne den geringsten Absatz in das Perikarpgewebe über. Es gibt keine Gefäße die die Borsten versorgen. Einige der Epidermiszellen von den unteren Borstenrändern sind zu Fiedern verlängert, die sehr lang (bei *C. canariensis* z.B. bis zu 1,8 mm) werden können.

Systematische Stellung: Nach dem Pappusbau *Chamaeleon*, aber auch der Gattung *Hirtellina* nahestehend.

Untersuchte Arten: (24/28):

Vergleiche: DITTRICH, 1977; DITTRICH & al., 1989.

***Atractylodes* L., Fig. 4e-f.**

a. Morphologische Beschreibung:

Die *Achänen* sind verkehrt eiförmig mit einer abaxialen, buckelartigen Vorwölbung, 6,5-7,0 mm lang und 3,2-3,5 / 2,0-2,3 (Bm/Bt) mm breit, einen elliptischen Querschnitt bildend.

Im *apikalen Bereich* setzt sich das Perikarp ohne Absatz in die Borsten des einfachen Pappus fort, die sich lediglich durch ihre etwas hellere Färbung vom Perikarp abheben; im Zentrum der flachen Apikalplatte befindet sich ein längliches, 0,7 mm langes und 0,3 mm breites, 5-fach gefurchtes Nektarium mit 5-lappigem apikalen Rand.

Die dunkelbraune *Perikarpoberfläche* ist grob ledrig genarbt, längsrippig und zerstreut mit anliegenden, silbrigen, ca. 1,0 mm langen Zwillingshaaren bedeckt.

Die *Ablösungsstelle* ist rundlich und basal bis basal-lateral/adaxial orientiert; sie wird von einem ± hohen, wulstigen, weißlich-gelben und glänzenden Gewebering der Karpellränder umschlossen; ein spezielles Ablösungsgewebe wird nicht ausgebildet.

Der *Same*: Siehe anatomischen Teil.

Der *Pappus* ist einfach und setzt sich aus 20 offenbar in einer Reihe (oder 2 Kreise zu je 10 Borsten?) stehenden, einfachen, strohfarbenen, 8-9 mm langen Borsten zusammen, deren Rhachis im Querschnitt ± quadratisch und randlich gefiedert ist (Fig. 4e-f). Die Borsten brechen leicht ab, oder lösen sich, durch eine perikarpale Gewebekalotte zusammengehalten, als Ganzes von der Achäne ab.

Heterokarpie: Die randständigen Achänen sind fertil und von gleicher morphologischer Beschaffenheit.

b. Anatomische Beschreibung:

Das *apikale Perikarpende* besteht aus einer 5 Zellagen starken Gewebekalotte, die aus länglichen Zellen mit stark verdickten, verholzten und getüpfelten Zellwänden aufgebaut wird; ihr aufgelagert ist ein 4-schichtiges Parenchymgewebe, das die Kron-Staubblatt-Röhre und im Zentrum das kleinzellige Parenchymgewebe des ausgesprochen langgestreckten Nektariums trägt. Die Gewebe des Pappus und des apikalen Perikarpgewebes gehen direkt ineinander über und unterscheiden sich lediglich im Längen/Breitenverhältnis ihrer Zellen; unterhalb des Pappus, ihm etwas vorgelagert, befindet sich, im Sklerenchymgewebe eingebettet, das horizontal orien-

tierte Ringgefäß; von ihm aus versorgen das adaxial-mediane und 4(5-6) laterale Gefäße die Kron-Staubblatt-Röhre; von ersterem und einem der vorderen lateralen zweigen die Stylargefäße ab.

Im *lateralen Perikarpbereich* ausgereifter Früchte setzt sich das Gewebe aus dem Exokarp und höchstens 2 verbleibenden, subepidermalen Zellschichten zusammen. Die langgestreckten Epidermiszellen sind nach außen durch eine relativ dicke Kutikula geschützt; des öfteren sind zwei übereinander liegende Zellen zu Basalzellen der Zwillingshaare umgebildet: die apikale Basalzelle ist spitzwinklig apikalwärts umbogen und verfügt über ein langes Schwellpolster; die darunterliegende Zelle tritt praktisch nicht aus dem Zellverband der Epidermis hinaus; die beiden Schaftzellen weisen nur noch ein stark reduziertes Zellumen auf und laufen in auseinanderspreizende Spitzen aus. Die subepidermalen Zellen sind ebenfalls langgestreckt und parenchymatisch.

Die *Perikarpbasis* verfügt über kein Karpophor. Sie wird von einem äußerst niedrigen, interzellularen Parenchymgewebe aufgebaut, das durch einen äußerlich nicht in Erscheinung tretenden Kragen stark verkürzter und verholzter Epidermiszellen mit fast reduziertem Zellumen umschlossen wird. Der Mitte dieses Parenchymgewebes sitzt der Funikulus des Samens auf, dessen starkes Gefäß, ohne mit denen des Perikarps zu fusionieren, aus der Mitte der Ablösungsnarbe heraustritt.

Sekretionskanäle oder -behälter wurden in dieser Gattung nicht festgestellt.

Zelleinschlüsse: Im Perikarpgewebe konnten hexagonale und rechteckige Ca-Oxalat-Kristalle gefunden werden.

Der *Same* sitzt dem perikarpalen Gewebe der Achänenbasis mittels eines kräftigen, aber kurzen Funikulus auf; das in ihm verlaufende, starke und unverzweigte Gefäß reicht bis zur Chalaza und setzt sich von dort bis ins untere Drittel des Integumentes fort; die Integumentspitze ist ebenfalls kurz, im Längsschnitt gedrunken und gibt der Mikropyle eine zur Basis hin gerichtete Orientierung. Die Testaepidermis besteht aus länglichen Kollenchymzellen, deren Radialwände durch spangenförmige, untereinander verbundene Wandversteifungen charakterisiert sind.

Die *Pappusborsten* sind an der Basis im Querschnitt trapezförmig und im Längsschnitt 6-8 Zellagen stark; die sie aufbauenden Sklerenchymzellen weisen ein meist stark reduziertes Zellumen und reich getüpfelte Zellwände auf. Jede Borste wird von einem vom Ringgefäß ausgehenden Gefäß innerviert, das aber nur bis ins untere Drittel hinaufreicht. Einige der die Kanten auf der Borstenunterseite bildenden Epidermiszellen sind an ihren apikalen Enden lang ausgezogen (Fiederung).

Systematische Stellung: Nach dem Bau des Pappus ganz eindeutige Beziehungen zu *Atractylis* und *Thevenotia*

Der Same hat eine Testaepidermis, die für die Zugehörigkeit der Gattung zur *Carlina*-Gruppe spricht.

MEUSEL & al. (1990) führt in seiner Monographie an, daß die Achänen dieser Gattung bis zur Basis hin aufgespaltene Haare tragen; wir konnten nur Zwillingshaare mit gegabelter Spitze feststellen.

Untersuchte Arten (1/2-3):

A. lancea (Thunb.) DC.: Deutsch China, Tsingtau, 1900, Zimmermann 268 (G), **M**; cult. Bot. Gart. Moskau, 1968 (FS-Dittr. 859), **M**; Japan, Hiroshima, Yamagata-gun, Togouchi-cho, 900 m, 25.8.1988, leg. Bot. Gart. Hiroshima 54 (FS-Dittr. 1074), **M**, **A**.

Chamaeleon* Cass., Fig. 4d, 6 und 17a-c.*a. Morphologische Beschreibung:**

Die *Achänen* sind walzlich bis schwach keulenförmig, manchmal mit einer buckelförmigen Vorwölbung im oberen Drittel auf der abaxialen Seite, 9,5-11 mm lang, 2,0/1,5 (Bm/Bt) mm breit, bei *C. macrophyllus*: 6 mm lang und 1,5 mm im Ø (Maße unreifer Achänen) einen rundlich-elliptischen Querschnitt bildend.

Das *apikale Ende* setzt sich ohne Absatz in die Borsten des einfachen Pappus fort; das im Zentrum der Apikalplatte stehende Nektarium ist kurz und kegelstumpfförmig, $\pm$ 5-kantig, mit einem 5-lappigen, apikalen Rand.

Die *Perikarpoberfläche* ist sandfarben und völlig glatt; die meist $5 \pm$ stark markierten Längsrippen treten zwar deutlich hervor, sind aber, wie auch die vereinzelt stehenden Perldrüsen, durch die dicht angeordneten, anliegenden, 1,5-2,2 mm langen Zwillingshaare verdeckt.

Die *Ablösungsstelle* ist rundlich, basal bis basal-lateral/adaxial orientiert; die Karpellränder sind zu einem verdickten, weißlichen, hornig glänzenden Ring umgebildet (Fig. 4d).

Der *Same* (siehe anatomische Beschreibung).

Der *Pappus* (vgl. FOURMENT & al., 1956) ist einfach, (18)23-25 mm lang und löst sich bei Fruchtreife, durch perikarpales Gewebe zusammengehalten, von der reifen Achäne ab; von den 10 grau-braunen bzw. weißen (*C. macrophyllus*), Borsten stehen jeweils 5 in einer Reihe, wobei die der inneren Reihe von denen der äußeren morphologisch etwas abweichen; bei den 5 äußeren spalten sich die linearen, 3,5 mm langen (Fig. 6b-b'), seitlich gefiederten Grundelemente in eine mittlere unverzweigte, gefiederte Borste und zwei laterale Grundelemente 2. Ordnung auf, die sich wiederum in 3-4 gefiederte Teilborsten von ca. 15 mm Länge aufgliedern; bei den 5 inneren Pappusborsten wiederholt sich der Bauplan, nur sind die Pappusgrundelemente 1. Ordnung nur halb so lang wie die der äußeren und weisen außerdem auf ihren Außenseiten einen Kiel auf; dieser spaltet sich an der 1. Verzweigung mit auf, um auf der Innenkante der Grundelemente 2. Ordnung zunächst einen Grad zu bilden, der sich dann meist verschieden hoch von letzterem als eigene, seitlich gefiederte Borste ablöst. Die einzelnen Fiedern der im Querschnitt vierkantigen Borsten sind $\pm$ gleichlang und nehmen zur Spitze hin an Länge ab.

Der Aufbau des Pappus bei den beiden Arten *C. speciosus* und *C. cuneatus* ist wesentlich vereinfacht: Zunächst unterscheiden sich die Borsten der äußeren und inneren Reihe nicht. Stellt man sich vor, daß das Grundelement 1. Ordnung des Pappus von *C. gummifer* $\pm$ reduziert wird, so erhält man die Pappusborsten von *C. cuneatus*: Hier steht zwischen zwei breiten, in 2-3 Teilborsten divergierende, seitlich gefiederten Borsten immer eine feine, ebenfalls gefiederte Borste. Stellt man sich auch die Grundelemente 2. Ordnung reduziert vor, so erhält man den Pappus von *C. speciosus*.

Heterokarpie: PETIT (1987b) stellte bei *C. gummifer* männliche Randblüten fest, was von uns nicht bestätigt werden konnte.

b. Anatomische Beschreibung:

Das *apikale Perikarpgewebe* (Fig. 17a) setzt sich aus in ca. 4 Zellagen angeordneten, etwas länglichen Sklerenchymzellen mit stark verdickten, verholzten und getüpfelten Zellen zusammen; ihnen ist ein flaches Parenchymgewebe aufgelagert, das außen, dem Pappus vorgelagert, die Kron-Staubblatt-Röhre und innen das feine Drüsengewebe des Nektariums trägt. Unterhalb des Pappus sind die Zellen $\pm$ isodiametrisch und parenchymatisch. Hier befindet sich auch das horizontal orientierte Ringgefäß, von dem aus in apikaler Orientierung die die Pappusborsten versorgenden Gefäße, in horizontaler Richtung die die Kron-Staubblatt-Röhre und den Stylus innervierenden Gefäße und in basaler Richtung die 4-5 Perikarpgefäße abzweigen.

Das *Perikarpgewebe* besteht im lateralen Fruchtbereich zwischen den Längsrippen aus der Epidermis (Fig. 17c): Ihre langgestreckten Parenchymzellen verfügen über eine sehr starke Kutikula; die braune Färbung des Perikarps wird durch die in den Epidermiszellen enthaltenen Phytomelankugeln hervorgerufen. Wie es für die Behaarung dieses Verwandtschaftskreises typisch ist, sind auch bei dieser Gattung jeweils zwei übereinander liegende Epidermiszellen zu Zwillingshaare tragenden Basalzellen nach dem üblichen Bauschema umgebildet. Die Schaftzellen werden 1,5-2,2 mm lang, ihre meist ungleich langen Spitzen sind zwar getrennt, aber fast nicht gespreizt.

Die *Perikarpbasis* ist ein flaches, im Querschnitt rundes Parenchymgewebe, das aus $\pm$ isodiametrischen, dünnwandigen Zellen aufgebaut ist; umschlossen wird es durch einen epidermalen, etwa 10 Zellagen hohen, kahlen Epidermiskragen, dessen Zellen wesentlich längere Radial- als Tangentialwände aufweisen; besonders die Radial- und die inneren Tangentialwände sind stark verdickt, verholzt und sind durch schlitzförmige Tüpfel gekennzeichnet. Der Mitte des von beiden Karpellen aufgebauten Gewebes sitzt der im Längsschnitt etwas S-förmig gebogene, den Samen tragende Funikulus auf, dessen starkes Gefäß in der Mitte der Ablösungsnarbe die Achäne verläßt, ohne mit den Karpellgefäßen zu fusionieren.

Sekretbehälter jeglicher Art kommen in dieser Gattung nicht vor.

Zelleinschlüsse: Die Epidermiszellen sind mit Phytomelanen gefüllt. Ca-Oxalat-Kristalle konnten besonders in der apikalen Perikarpkalotte nachgewiesen werden.

Der *Same* verfügt über einen S-förmig gekrümmten, im Querschnitt rundlichen Funikulus, der dem adaxial-medianen Längsgefäß des Perikarps gegenübersteht; die übrigen 4(-5) Längsgefäße sind lateral angeordnet. Das Funikulargefäß verläuft bis zur Chalaza und setzt sich von dort ebenfalls unverzweigt bis fast in die abgerundete, kurze Integumentspitze fort. Die Testa besteht bei ausgereiften Früchten nur noch aus der Epidermis, mit manchmal noch 1-2 verbliebenen subepidermalen, parenchymatischen Zellagen oder Resten von ihnen. Die langgestreckten, 120 μ m langen und 30 μ m hohen Epidermiszellen sind von prosenchymatischer Gestalt; ihre inneren Tangential- und Radialwände sind durch spangenförmige, ventral oft untereinander verbundene Wandablagerungen versteift (Fig. 17c); die äußeren Tangentialwände sind völlig eben und unverdickt.

Der Embryo, dessen Mediane im rechten Winkel zu der der Frucht steht, wird von einem einschichtigen Endosperm mantel umhüllt, der nur im Bereich der Radikula mehrschichtig sein

kann. Der *Pappus* verfügt über Borsten deren Grundelemente (vgl. oben) im Querschnitt flach rechteckig erscheinen. Eine aus langen, verholzten Zellen aufgebaute Epidermis umgibt ein etwa 10 Zellagen starkes Grundgewebe, das aus länglichen Zellen mit wenig verdickten und nicht verholzten Zellen besteht; im Zentrum dieses Gewebes befindet sich ein aus Phloem und Xylem zusammengesetztes Gefäß, das jedoch nur bis etwa ins untere Drittel des Grundelements hinaufreicht.

Systematische Stellung: Die Gattung wurde 1827 von CASSINI aufgestellt; als einzige Art zitierte er *C. gummifer*, bemerkte aber gleichzeitig, daß wahrscheinlich auch *Atractylis macrophylla* Desf. dazugerechnet werden müßte. Lange Zeit geriet die Gattung völlig in Vergessenheit und beide Arten wurden bei *Atractylis* belassen, obwohl große Unterschiede vor allem im Bau des Pappus und der Achänenbehaarung vorliegen; kürzlich wurde mit Recht die CASSINI'sche Gattung unter Einbeziehung von *A. macrophylla* wieder von *Atractylis* abgetrennt (PETIT, 1987b).

Zur systematischen Stellung der ursprünglich ebenfalls zu *Atractylis* gerechneten Arten *C. speciosus* und *C. cuneatus*: Diese beiden Arten bilden nach fruchtmorphologischen Merkmalen eine einheitliche Gruppe, die sich von den übrigen *Atractylis*-Arten durch folgende Merkmale unterscheiden läßt:

1. Achänen 3-4 mm lang; Nektarium trichter-bis becherförmig; Perikarp mit silbrigen, z.T. bis zur Basis aufgespaltenen Zwillingshaaren und dicht stehenden, gewellten, 3-5 mm langen, einzelligen abstehenden Haaren; basale Perikarpränder unstrukturiert; Pappuselemente uniform, ungegliedert, 8-12 mm lang *Atractylis* s. str.
2. Achänen 9,5 mm lang; Nektarien kurz und zylindrisch; Behaarung nur aus 1,5-2,2 mm langen, dicht stehenden, ± anliegenden, nie aufgespaltenen Zwillingshaaren bestehend; basale Karpellränder zu einem glänzenden Gewebering umgestaltet; äußere Pappuselemente in ein kurzes Pappusgrundelement und 2-3 ihm aufsitzende Pappusborsten gegliedert; innere Borsten einfach und ebenso lang (17-22 mm) wie die äußeren "*Speciosus-Cuneatus*-Gruppe"

Diese zahlreichen Unterschiede lassen es unwahrscheinlich erscheinen, daß die Vertreter beider Gruppen eine natürliche Arten-Gruppe bilden und einer Gattung zugerechnet werden können.

Auch PETIT (1987a) erkannte diese Heterogenität und stellte die beiden Arten der zweiten Gruppe, leider ohne Begründung und Zitieren der gesehenen Belege, in die Gattung *Atractylodes*. Nach fruchtmorphologischen Merkmalen kann dieser Schritt von uns jedoch nicht nachvollzogen werden; weder morphologische Merkmale des Pappus (vgl. Tab. 1, S. 17) und des Perikarps, noch anatomische Merkmale wie z.B. die der Testa könnten ein solches Vorgehen rechtfertigen. Auch im vegetativen Bereich und dem der Infloreszenzen lassen sich zwischen dieser Arten-Gruppe und *Atractylodes* keine Gemeinsamkeiten feststellen: Während es sich bei den beiden "*Atractylis*-Arten" um mehrjährige Halbrosettenpflanzen mit mehrteiliger Blattrosette und ± stark verzweigten Trieben mit großen, halbkugligen, endständigen Köpfen aus semiariden und ariden Gebieten handelt, sind die beiden sino-japanischen *Atractylodes*-Arten typische Waldpflanzen mit sympodialen, homorhiz bewurzelten Rhizomen und einfachen oder nur kurz verzweigten Trieben, an deren Enden meist kleine, eiförmige, von laubblattartigen, subcephalen Hochblättern umgebene Köpfchen stehen (vgl. MEUSEL, 1968); von letzteren habituell abwei-

chend ist *Atractylodes carlinoides*, deren Wuchs, wie HANDEL-MAZZETTI (1937) bemerkt, an *Carlina vulgaris* erinnert; aber auch bei ihr wird das endständige Köpfchen von subcephalen Hochblättern umgeben. Als De CANDOLLE (1838) die Gattung *Atractylodes* aufstellte, gab er als Differenzierungsmerkmal die diözischen Köpfchen an, die bei *Atractylis* nie vorkommen.

Vergleicht man die wichtigsten Pappusmerkmale (siehe auch Tab. 1, S. 17), so kann man feststellen, daß ein vergleichbar doppelter Pappus mit allerdings komplizierter aufgebauten Pappuselementen nur noch bei *Chamaeleon* anzutreffen ist. Auch Größe, Form und Ablösungsstelle der Achäne sind übereinstimmend.

Bei den beiden "*Atractylis*-Arten" handelt es sich wie bei *Chamaeleon gummifer* um sommergrüne Pleiokormstauden (bei *Chamaeleon macrophyllus* nicht nachweisbar, da unterirdische Teile bei den von uns gesehenen Belegen fehlten), mit ähnlich aufgebauten Involukren. Da die beiden "*Atractylis*-Arten" in so vielen Merkmalen mit *Chamaeleon* übereinstimmen, haben wir uns dazu entschlossen, sie in diese Gattung zu stellen (siehe S. 74).

Die Testaepidermis, wie auch Merkmale des Pappus verweisen die Gattung eindeutig in die *Carlina*-Gruppe.

Untersuchte Arten (4/4):

C. cuneatus (Boiss.) Dittrich: Afghanistan, rte. de Kaboul à Panjas, col à 90 km à l'ouest de Kaboul, 3000 m, 14.10.1958, Pabot *A 1420* (G), **M, A**.

C. gummifer (L.) Cass.: Wildmaterial vom Bot. Gart. Coimbra, 1962 (FS-Dittr. 14), **M, A**; Sizilien, Palermo, in campsis aridis, in collibus apricis reg. inferioris, VIII. 1899, Ross 155 (G) **M, A**.

C. macrophyllus (Desf.) Petit: Algérie, Djebel El Kala, montagne, 24.8.1879, Havard-Moreau (G) **M**.

C. speciosus (DC.) Dittrich (= *Atractylis comosa* Sieb. ex Cass., vgl. S. 74): Liban, au dessus de Ghazir, 8.10.1961, Mouterde 12.552 (G), **M**; Flora Syriaca Exc. N° 1160, Beitméri, 1.10.1880, Peyron (G), **M**.

4. *Xeranthemum*-Gruppe

Amphoricarpos Vis., Fig. 7a-e, 18a.

a. Morphologische Beschreibung:

Die Achänen der Köpfchenmitte sind von länglich-keulenförmiger Gestalt, 4,0-6,0 mm lang, in der Mitte 0,7-1,0/0,5-0,7 (Bm/Bt) mm breit und im Querschnitt rundlich bis breit eiförmig.

Der apikale Achänenrand geht ohne Absatz in den einreihig angelegten Pappus über; im Zentrum des apikalen Fruchtkörpers befindet sich ein becherförmiges Nektarium mit 5-lappigem Rand.

Die hellbraune Perikarpoberfläche ist ± glatt, ohne deutlich hervortretende Längsrippen und dicht mit bis zu 0,7-1 mm langen, silbrigen Zwillingshaaren besetzt.

Die rundliche *Abbruchstelle* ist basal-lateral/adaxial orientiert; während die abaxiale Karpellbasis durch eine weißliche, hornig glänzende Gewebelasche gekennzeichnet ist, präsentiert sich die Gewebestruktur des adaxialen Karpellrandes wie die des übrigen Perikarps. Ein spezielles Ablösungsgewebe wird nicht entwickelt.

Der *Same* wird von einer papierdünnen Testa umgeben. Das Integument läuft an seinem Ende in eine verbreiterte Spitze aus; der relativ lange, in der Transversalen verbreiterte Funikulus verfügt über ein unverzweigtes Leitbündel.

Der *Pappus* ist einfach, strohfarben und nicht ab- oder zerfallend; seine meist 15, linealisch-schuppenförmigen (Fig. 7), in einer Reihe angeordneten Borsten sind 7-10 mm lang, ringsum rauh, zum Rande und zur Spitze hin allmählich abgeflacht.

Heterokarpie (Fig. 7c-d): Die randständigen Früchte sind steril, von der Ventralseite her abgeflacht, 6,0-8,0 mm lang und 1,5-2,5 mm breit; der oft spärlich behaarte, längsgeriefte Achänenkörper weist zwei transversal stehende, bis zu 0,5 mm breite, am apikalen Ende geöhrte Flügel auf; der Pappus entspricht dem der übrigen Achänen, jedoch ist er auf 6-8 vor den Öhrchen stehende Borsten reduziert (vgl. hierzu BLEČIĆ & MAYER, 1967).

Abweichungen treten nur bei *A. elegans* auf: Der Pappus besteht hier aus etwa 40 ungleichen, bis zu 9 mm langen, rauhen Borsten. Der schmal-obovate Achänenkörper erreicht nur eine Länge von 4,5-5 mm und eine Breite von 0,7 mm; die abaxiale Lasche der Ablösungsnarbe dieser Art ist relativ niedrig. Die randlichen Früchte sind von der Seite her abgeflacht, verfügen über zwei schmale, laterale Flügel und sind fertil (weibliche Blüten).

b. Anatomische Beschreibung:

Der *apikale Achärenteil* (Fig. 18a) besteht in seinem äußeren Teil aus einem ca. 6 Zellagen starken Sklerenchymgewebe, von dem die Längsrippen ausgehen; seine Zellen sind jedoch wesentlich kürzer und verfügen über ein viel größeres Lumen als die im lateralen Bereich; der innere Teil der Apikalplatte besteht aus einem zarten Parenchymgewebe, in dem das Ringgefäß eingebettet ist; es steht einerseits mit den Längsgefäßen in Verbindung und ist andererseits Ausgangsgefäß für die 5 Gefäßäste, die die Kron-Staubblatt-Röhre und die beiden in der Mediane stehenden Stylarbündel versorgen. Von dem zarten Parenchymgewebe des Nektariums bleibt an der reifen Frucht nur die Basis (unteres Drittel) erhalten, während sich der Rest mit der Kronröhre abhebt.

Das *Perikarp* wird nach außen von einer Schicht $\pm$ langgestreckter, parenchymatischer Epidermiszellen abgeschlossen, die nur an der Achänenbasis verkürzt, stark verholzt und getüpfelt sind, wodurch die weißlich-hornige (abaxiale) "Lasche" zustande kommt; einige der Epidermiszellen sind verkürzt und dienen als Fußzellen der Zwillingshaare, die das gesamte Perikarp bedecken (vgl. Fig. 7).

Das Mesokarp ist durch 15-25 Längsrippen, die aus verholzten, langgestreckten, fein getüpfelten Sklerenchymfasern bestehen und durch ein diese verbindendes, interzellularenreiches Parenchymgewebe gekennzeichnet; letzteres wird aus dünnwandigen, länglichen, bis zu 120 μ m langen und 20 μ m hohen Zellen mit armartig verlängerten und großflächig getüpfelten Wandvorstülpungen aufgebaut. Die Anzahl der in den Längsrippen eingebetteten Längsgefäße variiert zwischen 10-15.

Die *Perikarpbasis* ist durch ein kurzes Karpophor gekennzeichnet, in dem die Längsrippen zu einem Sklerenchymmantel verschmelzen; die Epidermiszellen des abaxialen Karkells verkür-

zen sich zur Basis hin stark und zeichnen sich durch stark verdickte und verholzte Zellwände aus; durch Förderung der abaxialen Seite erhält die Ablösungsstelle eine laterale Orientierung; die Zellen des adaxialen Karpellrandes bleiben parenchymatisch. Während die ca. 10 Längsgefäße im unteren Rand des Perikarps ihren Ausgang nehmen, mündet das verhältnismäßig dicke, in Parenchymgewebe gebettete Funikulargefäß im Zentrum der Ablösungsstelle; es kommuniziert an seiner Basis mit dem abaxialen (medianen) sowie mit je einem in der Transversalebene gelegenen Perikarpgefäß.

Sekretionsgefäße konnten nicht nachgewiesen werden.

Zelleinschlüsse: In den Perikarpzellen wurden hexagonale Ca-Oxalat-Platten gefunden.

Der *Same* zweigt mittels eines kurzen, in der Transversalen abgeflachten Funikulus vom abaxialen Karpell am oberen Ende des Karpophors ab. Das schwach schnabelartige Integumentende reicht fast bis zur Funikulusbasis. Das leicht gebogene, unverzweigte Funikularbündel verläuft bis zum chalazalen Ende und setzt sich von dort, ebenfalls unverzweigt, bis in die Integumentspitze fort. Von der Testa bleibt nach der Embryoentwicklung fast nur die Epidermis erhalten, an der eine Schicht zerquetschter Zellreste erkennbar sein kann. Die Zellen der Testaepidermis erscheinen auf Querschnitten gestaucht obovat mit etwas verdickten und verholzten Radial- und Tangentialwänden; an Längsschnitten erkennt man, daß es sich um prosenchymatische Zellen handelt, deren Radialwände stark zur Mikropyle bzw. zur Funikulusbasis geneigt sind und deren äußere Tangentialwände eine deutliche Kutikula aufweisen; alle Zellwände sind gleichmäßig aber nur wenig verdickt und verholzt; sie lassen eine feine, schräg-orientierte, schlitzförmige Tüpfelung erkennen.

Der Embryo verfügt über Kotyledonen, die über keine prokambialen Stränge und keine dorsalen Längsfalten verfügen. Vom Endosperm verbleibt lediglich ein 2-schichtiger Zellsack, der im Mikropylarbereich stärker sein kann. Die Mediane des Embryos steht im rechten Winkel zu der der Achäne.

Pappus: Die Sklerenchymzellen des Perikarps setzen sich direkt, ohne erkennbaren Absatz, in die 15 bzw. 40 Pappusborsten fort; ihre sklerenchymatischen Zellen verlängern und verschmälern sich allmählich zu den Borstenrändern und -spitzen hin. Eine Zelldifferenzierung des Pappusgewebes konnte nicht festgestellt werden.

Randständige Achänen:

Über die Geschlechterverteilung bei den randlichen und zentralen Blüten werden verschiedene Angaben gemacht: während SCHWARZ (1970) bei *A. elegans* und *A. neumayeri* von weiblichen Randblüten spricht, hebt GRIERSON (1975) in der allgemeinen Gattungsbeschreibung, ohne sich auf eine bestimmte Art zu beziehen, hervor, daß die ca. 10 Randblüten weibliche und die ca. 35 Scheibenblüten zwittrigen (funktionell männlichen) Geschlechts seien. Wir können diese Angaben besonders auf Grund der anatomischen Untersuchungen nur teilweise bestätigen: Während die Randblüten der drei Arten funktionell weiblich sind, ist das Geschlecht der zentralen Blüten eindeutig zwittrig. Querschnitte durch randständige Achänen von *A. autariatus* subsp. *autariatus* haben ergeben, daß die randständigen Früchte steril und die zentralen, ursprünglich hermaphroditen Blüten über Früchte mit vollentwickelten Embryonen verfügen; das Perikarp der randlichen, besonders ventral abgeflachten Achänen ist im mittleren Bereich auf der abaxialen Seite ebenfalls aus sklerenchymatischen, durch Parenchymgewebe verbundenen Längsrippen zusammengesetzt; die adaxiale Perikarpseite dagegen ist $\pm$ ungerippt und besteht aus schwach ver-

dicke und verholzten, in 2-3 Zelllagen angeordneten Sklerenchymzellen; lateral geht das Perikarp in die oben beschriebenen, in der Transversalebene angeordneten Flügel über, die ebenfalls aus schwach verholzten, langen Sklerenchymfasern aufgebaut werden. Das Perikarp umschließt einen Hohlraum, in dem sich eine stark reduzierte, aus undifferenziertem Parenchymgewebe aufgebaute Samenanlage befindet.

Bei *A. elegans* sind die randlichen Achänen ähnlich aufgebaut, jedoch fertil.

Systematische Stellung: *Xeranthemum*-Gruppe. Die drei untersuchten Arten dieser Gattung stimmen in allen ihren anatomischen Fruchtmerkmalen überein (vgl. auch S. 62).

Untersuchte Arten (3/3-4):

A. autariatus Blečić & Mayer subsp. *autariatus*: Herzegovina, in saxosis calcareis faucis "Ratitnica-Schlucht" prope Konjic, 400 m, Augusto 1908, Maly (G), **M, A**; Jugoslavien, Monte Negro, Gorge de Piva, 1981, C. Silić & D. Djuran (G), **M**.

A. elegans Alboff: Transcaucasie, Pl. d'Abchasie, Crete Bzybienne, 1900 m, Alboff 389 (G), **M, A**.

A. neumayeri Vis.: Flora Montenegrina, in alpebus m. Lovcen, 28.7.1908, Sagorski (Pforta), (G), **M, A**.

***Chardinia* Desf., Fig. 8, 18b und d-e, 19d-e.**

a. Morphologische Beschreibung:

Die *Achänen* sind länglich-obkonisch, 8,5-9,5 mm lang, 2,5/1,5-1,8 (Bm/Bt) mm breit, einen rundlich-elliptischen Querschnitt bildend.

Dem *apikalen Achänenende* sitzen ohne Absatz die Schuppen des einfachen Pappus auf (Fig. 8a); das normalerweise im Zentrum der Apikalplatte stehende Nektarium ist häufig nicht nachweisbar, da es sich zusammen mit der Korolle ablöst.

Die strohfarbene *Perikarpoberfläche* wird durch 5 stärkere und je 2-3 dazwischenliegende, feinere Längsrippen gekennzeichnet, zwischen denen, jedoch zerstreut angeordnet, 0,15-0,3 mm lange Zwillingshaare stehen, deren Zellenden verbunden bleiben, abgerundet und etwas keulig verdickt sind (Fig. 8c); das untere Viertel der Achäne ist als ein walzenförmiges im Durchmesser 0,5 mm breites Karpophor zu bezeichnen, auf dem, büstenförmig abgespreizt, spitz auslaufende, ca. 2 mm lange, weißlich-hyaline (später bräunlich schimmernde), am Ende gegabelte Zwillingshaare inseriert sind (Fig. 19d).

Die *Ablösungsstelle* ist rundlich, lateral/adaxial orientiert; der abaxiale Karpellrand präsentiert sich (durch Verholzung des Gewebes) als gelbliche hornig glänzende, ± lang ausgezogene Lasche.

Der *Same* (siehe anatomische Beschreibung, S. 50).

Der *Pappus* ist einfach und nicht abfallend (Fig. 8a); seine 9(-10), wohl in zwei Reihen angeordneten, länglich-lanzettlichen, strohfarbenen, am Rande und auf der Unterseite kurz gezähnelten Schuppen (Fig. 8b) erreichen eine Länge von 15 mm. Im Querschnitt flachen sie sich zu ihren Rändern und zur Spitze hin blattartig ab.

Heterokarpie: In den Köpfchen wurden randliche weibliche Blüten gefunden; die aus ihnen hervorgehenden Früchte sind steril, von der Bauchseite her abgeflacht, kahl und durch zwei laterale Hautsäume gekennzeichnet, die apikal in zwei spitze, 2 mm lange Zähnchen auslaufen; die Pappusschuppen sind vollständig reduziert; dazwischen stehen auch fertile, stark reduzierte ebenfalls abgeflachte Achänen ohne laterale Säume aber mit 6-8 schmalen Pappusschuppen von 5 mm Länge.

b. Anatomische Beschreibung:

Im *apikalen Fruchtfuß* zweigen vom Ringgefäß 5 ebenfalls horizontal verlaufende Gefäße ab, die sich unterhalb der Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre apikalwärts aufrichten und der Versorgung der Korolle dienen; vom adaxial-medianen und einem vorderen lateralen Ast zweigten vorher die beiden Stylargefäße ab. Unterhalb des Pappusansatzes besteht das Perikarpgewebe aus einem kompakten Gewebering, der aus langgestreckten, relativ dünnwandigen, getüpfelten Sklerenchymzellen aufgebaut wird; er umfaßt ein scheibenförmiges, aus großen isodiametrischen Zellen bestehendes Parenchymgewebe, in das die oben erwähnten Gefäße eingebettet liegen. Das Nektarium ist an ausgereiften Früchten nicht mehr nachweisbar.

Das *Perikarp*: Der sklerenchymatische Gewebering des apikalen Achänenendes gliedert sich in Höhe des chalazalen Bereichs des Samens in 18-20 ebenfalls sklerenchymatische Rippen, die durch dünnwandiges, ursprünglich parenchymatisches Gewebe miteinander verbunden sind (Fig. 18d-e): Ihre Zellen sind langgestreckt, 70 µm lang und 10 µm hoch und kommunizieren lediglich durch kurze armartige, an den Berührungspunkten grossflächig getüpfelte Vorstülpungen (wie bei *Amphoricarpos*), wodurch ein ausgedehntes Interzellularsystem entsteht; darüber und über den Längsrippen befindet sich eine 2-lagige, subepidermale Parenchymschicht, deren Zellen ähnlich aussehen aber zusätzlich ring- bzw. spiralige Wandversteifungen aufweisen. Nach außen hin wird dieses Parenchymgewebe von einer parenchymatischen Epidermis abgeschlossen, deren Radialwände von ± gleicher Länge sind, so daß sie in Aufsicht fast schuppenförmig erscheinen (vgl. auch Fig. 8c). Die Epidermiszellen der abaxialen Karpellbasis sind stark verkürzt, verholzt und getüpfelt, wodurch die gelbliche, hornig-glänzende Gewebespanne zustandekommt. Die Rippen sind im apikalen und mittleren Achänenbereich etwa 30 Zelllagen stark und werden von ähnlichen Sklerenchymzellen aufgebaut wie die der Apikalplatte. Vom apikalen Ringgefäß zweigen nach unten etwa ebensoviel Längsgefäße ab wie es Rippen gibt; sie verlaufen zunächst, in Parenchymgewebe eingelagert, auf der Innenseite der Rippen, um etwas unterhalb der Apikalplatte von Sklerenchymzellen umgeben zu werden und so geschützt bis zur Basis der Achäne zu verlaufen.

Die Achänen verfügen über zwei verschiedene Typen von Zwillingshaaren (Fig. 8, 18, 19d-e): Wie von HESS (1938) unter anderem auch für *Xeranthemum* beschrieben wurde, setzen sich die Zwillingshaare aus 4 Zellen zusammen, 2 Fußzellen (Basalzellen) und 2 Schaftzellen. Die beiden bei *Chardinia* gefundenen Haartypen unterscheiden sich nur durch ihre Schaftzellen und die Anordnung der Haare. Der Haartyp, der zerstreut auf der ganzen Oberfläche der Achäne, aber besonders zwischen den Rippen zu finden ist, verfügt über nur 0,2 mm lange Schaftzellen, deren Spitzen abgerundet und etwas keulig verdickt sind. Die Haare des 2. Typs bedecken nur die karpophorartige Basis (siehe unten); ihre Schaftzellen erreichen je nach Stellung eine Länge von 1-2 mm und laufen am apikalen Ende in feine Spitzen aus.

Perikarpbasis: Unterhalb der Insertion des Funikulus verringern sich die Längsrippen auf 5, eine abaxiale und 4 laterale, denen innen je ein Längsgefäß vorgelagert ist. Von hier an folgt

eine karpophorartige, ca. 1 mm lange, dicht behaarte Achänenbasis (Fig. 18b); das Innere des Karpophors wird von einem Gewebe ausgefüllt, das dieselbe Zellstruktur aufweist wie das zwischen den Rippen gelegene; im Inneren des Karpophors verläuft das im Durchmesser sehr starke Funikulargefäß, das dem abaxial-medianen Längsgefäß vorgelagert ist. Am oberen Rand der adaxialen Ablösungsstelle enden die beiden vorderen Längsrippen und -gefäße. Die 3 restlichen Längsrippen des abaxialen Karpells verschmelzen zur oben erwähnten Gewebelasche; kurz vor dem Karpellrand fusioniert das mediane Karpellgefäß mit dem des Funikulus und endet wie die beiden restlichen Karpellgefäße in der Achänennarbe.

Sekretionskanäle irgendwelcher Art oder Rudimente von solchen kommen in dieser Gattung nicht vor.

Zelleinschlüsse: Hexagonale und rechteckige Ca-Oxalat-Kristalle wurden vor allem im Parenchymgewebe der Testa gefunden.

Der *Same* wird von einer Testaepidermis umgeben, deren langgestreckte, 250 µm lange und 25 µm hohe Zellen über wenig aber gleichmäßig verdickte, feingetüpfelte und kaum verholzte Radial- und Tangentialwände verfügen (Fig. 18d-e). Die Radialwände sind stark zur Mikropyle bzw. zur Funikulusbasis hin geneigt. Nur im Bereich der Chalaza sind die Tangentialwände kürzer als die Radialwände. Auf der kurzen Integumentspitze sind die Radialwände derartig verlängert und orientiert, daß sie als Tangentialwände angesehen werden könnten. Das sich nach innen anschließende Testagewebe ist 4-6 Zelllagen stark und besteht aus relativ großen, langgestreckten Parenchymzellen. In ihm eingebettet verläuft das unverzweigte, bis in die Integumentspitze reichende Funikulargefäß.

Das Endosperm besteht nach der Entwicklung des Embryos nur noch aus einem 1 Zellige starken Gewebesack, der im Mikropylarbereich einen mehrschichtigen Zellkomplex aufweist. Die Mediane des Embryos steht im rechten Winkel zu der der Achäne.

Der *Pappus* besteht aus ca. 8-10 Schuppen, die in der Mitte ca. 20 Zellagen stark sind; bis auf die Parenchymzellen der 3 Längsgefäße bestehen die Schuppen aus äußerst langen, getüpfelten Sklerenchymfasern. Auf halber Höhe sind sie in der Mitte etwa 20 Zellagen stark und verringern sich zu den Rändern und zur Spitze hin allmählich. Die Wandablagerungen sowie die Lignifizierung der englumigen Sklerenchymzellen ist relativ gering. An der Basis verzweigen sich die Schuppen in ± obtrullate, in einem Ring angeordnete Stiele (also nur scheinbar in 2 Kreisen angeordnet), wo sie untereinander seitlich verwachsen und direkt ohne Zelldifferenzierung ins Gewebe der Apikalplatte übergehen. Die die Schuppen versorgenden Längsgefäße vereinigen sich hier und münden nun in das im Parenchymgewebe gelagerte horizontale Ringgefäß ein.

Systematische Stellung: Deutlich enge Beziehungen zu den Gattungen *Amphoricarpus*, *Sieberta* und *Xeranthemum*.

Untersuchte Arten (1/1):

C. orientalis (L.) O. Kuntze: Türkei, B7, Erzincan, Kemah, above Maksutusagi Köy, 1300 m, 26.5.1979, Yıldırımli 1544 (G), M, A.

Siebera* J. Gay, Fig. 9.*a. Morphologische Beschreibung:**

Die strohfarbenen *Achänen* von *S. pungens* sind lang-obkonisch, 8,0-9,0 mm lang, 1,5/1,2-1,4 (Bm/Bt) mm breit und bei *S. nana* länglich-obkonisch, 6,5-7 mm lang und 1,4/1-1,2 (Bm/Bt) mm breit, einen breit eiförmigen Querschnitt bildend (vgl. Fig. 9a mit 9d).

Das *apikale Achänenende* setzt sich ohne Absatz in die basal etwas verjüngten, kurz gestielten Pappusschuppen fort; im Zentrum der flachen Apikalplatte steht ein kleines, 0.1 mm hohes und 0,2 mm breites, 5-kantiges Nektarium mit wulstigem Rand.

Während die weißliche *Perikarpoberfläche* von *S. pungens* in den unteren 8/10 fein längs gerieft und zerstreut mit dicht anliegenden, hyalinen, 0,2 mm langen, an der Spitze flach zugespitzten Zwillingshaaren (Fig. 9e) bedeckt wird, ist ihr übriger Teil glatt und unbehaart; bei *S. nana* ist die gesamte Oberfläche gleichmäßig mit ebensolchen, 0,3 mm langen, $\pm$ anliegenden Haaren relativ dicht bedeckt (Fig. 9d).

Die *Ablösungsstelle* erhält durch die löffelförmig ausgezogene, abaxiale Karpellbasis eine lateral/adaxiale Orientierung und umfaßt mit ihrem spangenartigen, hornig glänzenden Rand die rundliche Ablösungsnarbe. Ein Ablösungsgewebe wird nicht entwickelt.

Same (vgl. anatomische Beschreibung, S. 52).

Der *Pappus* ist einfach und nicht abfallend; er setzt sich aus meist 8 hyalinen, 13 mm langen, eilanzettlichen, begrannnten, am Rande rauhen oder in der oberen Hälfte bewimperten (*S. nana*, Fig. 9c) Schuppen zusammen, die scheinbar in 2 Reihen angeordnet sind.

Heterokarpie: Die randständigen Blüten sind weiblich mit 5 Staminodien; die Achänen sind steril, von ähnlicher Gestalt, jedoch wesentlich kürzer und von der Bauchseite her abgeflacht. Ihr Pappus fehlt völlig oder die Anzahl der maximal 7 mm langen Schuppen ist reduziert.

b. Anatomische Beschreibung:

Das *apikale Ende* der Achänen besteht aus einem etwa 10 Zellagen starken Gewebering, der sich aus länglichen, apikalwärts orientierten, an den Enden spitz zulaufenden Zellen mit nur schwach verdickten und schwach verholzten Zellwänden zusammensetzt. Nach außen wird dieses Gewebe durch Epidermiszellen mit ring- und spiralförmigen Wandversteifungen und 3-4 Zellagen langgestreckter subepidermaler Zellen abgeschlossen, deren zahlreiche, rundliche Tüpfel ebenso hoch wie die Höhe der Zellen sind; nach innen wird dieser Gewebering durch 4 Zellagen $\pm$ länglicher Sklerenchymzellen verstärkt, die sich oberhalb der Apikalplatte verlängern und zusammen mit den übrigen Zellen das Pappusgewebe aufbauen; das Zentrum der Apikalplatte besteht aus polyedrischen Parenchymzellen, die einmal die ringförmige Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre und zum anderen das zarte Drüsengewebe des Nektariums tragen. Im parenchymatischen Gewebe liegt vor der Pappusbasis das horizontal orientierte Ringgefäß, in das erstens die 8 Pappusgefäße und zweitens die 5 die Kron-Staubblatt-Röhre und den Stylus versorgenden Gefäße abzweigen.

Das *Perikarp* des lateralen Achänenbereichs: Der apikale, zum Teil sklerenchymatische Gewebering gliedert sich unterhalb der chalazalen Ebene des Samens zunächst in 8-10, dann in 30-40 sklerenchymatische, die Perikarpgefäße schützenden Gewebestränge auf, die untereinander durch zunächst langgestreckte, apikalwärts orientierte Parenchymzellen verbunden werden;

im reifen Zustand der Achäne sind letztere abgestorben und zeichnen sich, wie oben bereits beschrieben, durch spiral- und ringförmige Wandverdickungen oder durch große, randlich verdickte Tüpfel aus; oft befinden sich diese tüpfelartigen Öffnungen auch zwischen kurzen, armartigen Zellwandvorstülpungen, wodurch das verzweigte Interzellulärsystem zustande kommt. Wie auch in der Gattung *Chardinia* sind die Epidermiszellen, bis auf die jeweils übereinander liegenden Basalzellen der Zwillingshaare, tote Zellen mit spiralförmigen Wandverdickungen und einer starken Kutikula. Die beiden ca. 200 µm langen Schaftzellen laufen jeweils in eine stumpfwinklige, kurze Spitze aus.

Vor der *Perikarpbasis* enden einige der feineren Rippen, die auch meist keine Gefäße enthalten, so daß lediglich 8 bis 10 von ihnen bis zur Basis reichen. Auf der Höhe der Ablösungsstelle besteht das 8 Zellagen starke perikarpale Gewebe auf der adaxialen Seite aus länglichen Parenchymzellen, die nach außen durch Epidermiszellen mit ring- oder fensterförmigen Wandverdickungen abgeschlossen werden. Auf der abaxialen Achänenseite befindet sich die oben beschriebene gelbliche, hornig glänzende Gewebelasse, die sich bis über die Achänenflanken hin erstreckt; sie wird aus langgestreckten Epidermiszellen mit stark verdickten, verholzten und getüpfelten Wänden aufgebaut; in basaler Richtung werden die Radialwände allmählich länger als die Tangentialwände. In der karpophorartigen Basis, die doppelt so hoch wie die Ablösungsnarbe ist, verlaufen, in Parenchymgewebe eingebettet, 5 abaxiale und 3 adaxiale Sklerenchymstränge mit ebensovielen Leitbündeln. Im Zentrum des Karpophors verläuft das mit den Perikarpgefäßen nicht kommunizierende Gefäß des Funikulus.

Sekretionskanäle oder -behälter kommen in der Gattung nicht vor.

Zelleinschlüsse: Im Perikarpgewebe kommen rechteckige und hexagonale Ca-Oxalat-Kristalle vor.

Der *Same* sitzt dem Karpophor mit einem relativ langen, geraden Funikulus auf; seine kleinen, parenchymatischen Epidemiszellen bleiben im Gegensatz zu denen der Testa des Samens unverdickt und unverholzt; die kurze, gerade bis zur Mikropyle reichende Integumentspitze wird dagegen wie der restliche Teil des Samens von einer Testaepidermis bedeckt, deren längliche Zellen (ca. 200 µm × 20 µm) sich durch wenig verdickte, verholzte und getüpfelte Zellwände auszeichnen, die im Querschnitt eine obovate Form aufweisen.

Die Testa besteht bei ausgereiften Früchten nur noch aus der Testaepidermis und einer Schicht vom Embryo zusammengeschiebener, subepidermaler Zellreste. Das ausgesprochen starke Funikulargefäß wird allseits von langgestreckten Parenchymzellen umhüllt und verläuft unverzweigt von der Ablösungsstelle über die Chalaza bis fast in die Integumentspitze.

Die Mediane des Embryos steht im rechten Winkel zu der der Frucht; das Endosperm ist einschichtig.

Der *Pappus* setzt sich aus meist 8 blattartig flachen und an der Basis halbmondförmigen bis transversal-dreieckigen Schuppen zusammen; das Gewebe der Schuppenbasis ist in der Mitte ca. 20 Zellagen stark und verringert sich allmählich zu den Rändern und zur Schuppenspitze hin; während die oberen 8 Zellagen aus langen englumigen Sklerenchymfasern bestehen, sind die übrigen Zellen von ähnlicher Gestalt, bleiben jedoch unverholzt. Jede Schuppe wird von einem vom Ringgefäß ausgehenden Parenchymstrang versorgt.

Systematische Stellung: Nach Form und Oberflächenstruktur der Achäne, den Pappusmerkmalen, den anatomischen Merkmalen des Perikarps und des Leitbündelverlaufs

bestehen eindeutige Beziehungen zu den Gattungen *Amphoricarpos*, *Chardinia* und *Xeranthemum*.

Untersuchte Arten (2/2):

S. pungens (Lam.) J. Gay: Turkey, Prov. Maras, distr. Elbistan, Kapidere, fallow fields, 31.7.1952, Davis, Dodds & Cetik D20416 (G), **M**; Türkei, Korky to Zok, Aug. 1906, Post 609 (G; FS-Dittr. 1006 und 1085), **M**, **A**; Syrie, au-dessus de Harim, 3.7.1955, Pabot (G), **M**.

S. nana (DC.) Bornm.: Persien, Azerbaijan occ., in colle argilloso SW Rezaijeh, 1500 m, 12.-13.7.1974, Rech. f. 49305 (G; FS-Dittr. 1007), **M**; Persia austro-orient., Kerman, in apricis m. Kuh Dshu-par, 2300-2500 m, 9.6.1892, Bornmüller 4037 (G, FS-Ditt. 1086), **M**, **A**.

Xeranthemum L., Fig. 10a-g, 18c.

a. Morphologische Beschreibung:

Die *Achänen* sind keilförmig bis länglich-keilförmig, von den Seiten her (nur die randlichen von der Bauchseite her) abgeflacht, wodurch ihr breit-elliptischer Querschnitt zustande kommt.

Am *apikalen Achänenende* werden die Pappusschuppen durch eine Verengung vom Perikarp abgegrenzt, ohne jedoch ein Krönchen zu bilden; das im Querschnitt rundliche Nektarium wird von der Basis der Kron-Staubblatt-Röhre umschlossen und löst sich zusammen mit letzterer von der Achäne leicht ab.

Die $\pm$ glatte *Perikarpoberfläche* ist hell- bis dunkelbraun; die ca. 30 feinen Längsrippen werden durch die größtenteils dicht stehenden, hyalinen Zwillingshaare verdeckt.

Die *Ablösungsstellen* der Achänen aller Arten sind sehr klein (ca. 0,1-0,2 mm hoch); ihre rundlichen bis elliptischen Ablösungsnarben sind lateral/adaxial orientiert (Fig. 10g) und werden durch eine weißliche, hornig glänzende, abaxiale Karpellrandlasche gekennzeichnet; spezielle Ablösungsgewebe fehlen.

Same (vgl. anatomische Beschreibungen, S. 54).

Der *Pappus* ist einfach, einreihig und nicht abfallend; er setzt sich aus 4-5, lanzettlichen, bei *X. cylindraceum* aus 10-11 hyalinen, länglich-lanzettlichen, begrannnten, ungleich langen (adaxiale kürzer) Schuppen zusammen, die am Rande und auf dem Rücken rauh bis unregelmäßig lang gewimpert sind.

Heterokarpie: Einige der randständigen Früchte sind steril, schmal ($4-4,5 \times 0,4$ mm bei *X. cylindraceum* und *X. inapertum*; $2 \times 0,3$ bei *X. annuum*), unentwickelt, behaart und tragen am apikalen Ende keine oder nur wenige, kurze Pappusrudimente; dazwischen stehen noch fertile Achänen, die von der Bauchseite her abgeflacht sind, sonst aber die gleichen Merkmale wie die der Köpfchenmitte aufweisen.

Abweichungen von der vorangegangenen Beschreibung treten bei *X. longipapposum* auf: sie prägen sich in der länglich-keilförmigen Form der Achänen, den 5 gleichlangen, länglich-lanzettlichen Pappusschuppen, sowie den Zwillingshaaren aus, die stark an die der *Siebera*-Achänen erinnern.

b. Anatomische Beschreibung:

Am *apikalen Ende* der Achäne wird das Perikarp von einem ringförmigen, ca. 6 bis 8 Zellagen starken Sklerenchymzellgewebe bestimmt, deren langgestreckte, fein getüpfelte Sklerenchymzellen im Bereich der Apikalplatte einen S-förmigen Verlauf nehmen, d.h. daß das die Pappusschuppen aufbauende Zellgewebe im apikalen Perikarpbereich horizontal orientiert ist, um dann wieder eine basalwärts gerichtete Orientierung einzunehmen. Der zentrale Teil des apikalen Achänenendes besteht aus parenchymatischem Gewebe, das aus polyedrischen Zellen aufgebaut wird; in ihm verlaufen auch die 5, vom Ringgefäß ausgehenden, die Kron-Staubblatt-Röhre versorgenden Gefäße; von zweien von ihnen, dem abaxial-medianen und einem der vorderen lateralen zweigen die beiden den Stylus innervierenden Gefäße ab. Die Sklerenchymzellen der Apikalplatte werden nach außen durch ein 1-2 Zellagen starkes Parenchymgewebe abgeschlossen.

Perikarp: Unterhalb des Apikalplatte teilt sich das oben beschriebene ringförmige Sklerenchymgewebe in etwa 30 Rippen auf, die wie bei *Chardinia* und ihr verwandte Gattungen durch parenchymatisches Gewebe verbunden sind. Bei *X. annuum* handelt es sich um prosenchymatische Zellen mit ring- bzw. spiralförmigen Wandversteifungen (Fig. 18c). Die Epidermis besteht aus ähnlichen Zellen, nur werden sie nach außen durch eine starke Kutikula abgeschlossen (HESS, 1938: stellte bei dieser Art ein ähnliches Perikarp fest, deren Epidermiszellen jedoch keine Wandversteifungen aufwiesen). Bei *X. cylindraceum* dagegen ist das die Längsrippen bedeckende und verbindende Parenchymgewebe aus langgestreckten, 70 µm langen und 10 µm hohen, nur durch kurze, perforierte "Arme" in Verbindung stehenden Zellen aufgebaut; durch die armartigen Zellwandvorstülpungen entsteht wiederum ein ausgedehntes Interzellularsystem. Nach außen wird das Perikarpgewebe durch Epidermiszellen abgeschlossen, deren Wände keine auffallenden Wandablagerungen haben. Ein ähnliches Gewebe wurde von HESS (1938) auch bei *X. inapertum* beobachtet, das er, wie auch das von *X. annuum*, als "Wasserverteilungsgewebe" bezeichnet.

Zur *Achänenbasis* hin verschmelzen die Längsrippen und die in ihnen verlaufenden Längsgefäße auf 10 und darunter im Karpophor auf 5 Rippen, die an der Basis seitlich und abaxial von den stark verholzten, den hornigen Gewebekragen aufbauenden Epidermiszellen umschlossen werden. Von den 5 Längsgefäßen sind 4 lateral und eins median-abaxial angeordnet; ob letzteres an der Karpellbasis mit dem starken Funikulargefäß fusioniert, ist unklar; das Funikulargefäß ist in dem zentralen Parenchymgewebe des Karpophors eingebettet.

Die Zwillingshaare erreichen je nach Insertion (die unteren sind am kürzesten) eine Länge von 350-500 µm; die obere Basalzelle weist ein das Zellumen fast ausfüllendes Schwellpolster auf.

Sekretionskanäle: kommen in dieser Gattung nicht vor.

Zelleinschlüsse: Im Parenchymgewebe der Testa konnten einige kleine Ca-Oxalat-Kristallplatten gefunden werden.

Der *Same* sitzt dem abaxialen Karpell oberhalb des Karpophors mit seinem kurzen Funikulus auf. Die Testaepidermis besteht aus langgestreckten, ca. 90 µm langen und 10 µm hohen Zellen (im Querschnitt ± breit elliptisch bis vierkantig-elliptisch), mit nur schwach verdickten, verholzten und schlitzförmig getüpfelten Zellwänden; im chalazalen Bereich sind ihre Tangentialwände etwa so lang bis kürzer als die Radialwände. Unter der Epidermis verbleiben

meist $2-3 \pm$ zerdrückte Zellagen parenchymatischen Testagewebes. Die abgerundete Integumentspitze reicht fast bis zur Funikulusbasis, wodurch das Hilum eine basale Orientierung erhält.

Das im Durchmesser starke Funikulargefäß verläuft unverzweigt bis zur Chalaza, von wo aus es sich, ebenfalls unverzweigt bis in die Integumentspitze fortsetzt.

Der Embryo, dessen Mediane im rechten Winkel zu der der Frucht liegt, wird von einem einschichtigen Endospermzellsack umhüllt.

Der *Pappus* setzt sich aus Schuppen zusammen, die einen plano-konkaven Querschnitt aufweisen; an der Basis ist ihr Gewebe in der Mitte 10-15 Zellagen stark und flacht sich zu den Seiten und zur Spitze hin allmählich ab. Das Gewebe wird von langen Sklerenchymzellen aufgebaut, deren relativ wenig verdickte Zellwände feine, schlitzförmige Tüpfel aufweisen. In den Schuppen konnten keine Gefäße wie bei *Chardinia* beobachtet werden.

Systematische Stellung: *Xeranthemum*-Gruppe. Sämtliche Arten verfügen über enge Beziehungen zu den Gattungen dieser Gruppe (vgl. S. 62).

Untersuchte Arten (5/5-6):

X. annuum L.: Grèce, Macédonie orientale, Serrès, Hrisopiji, friches, 200 m, 17.6.1973, Greuter 11271 (G), **A, M**; Tauria, in vicinitate oppidi Eupatoria, ripa australis lacus Sasyk, 1-10 m, 26.7.1977, Vasák (G), **M**.

X. cylindraceum Sibth. & Sm.: España, Prov. Santander, Magrovieja, talus de la route à la sortie du village, 1080 m, 20.7.1982, Charpin 1080 (G), **M**; Caucasus, Karabach, s.d., Hohenacker 1363 (G), **M**; Bulgaria, Central Rhodope mts., on the hills by village Kosarsko, distr. Pazardzik, 21.8.1976, Kuzmanov 76288 (G), **M**; Bot. Gart. Baku, Wildmaterial, coll. 1986 (FS-Dittr. 1056), **M, A**; France, Toulon, bords de champs, 7.11.1860, Timbal-Lagnaux (G), **M**.

X. inapertum (L.) Miller: France, dépt. Hautes Alpes, Saint Crépin, pelouses sèches, 910 m, 1.8.1970, Dittrich (G-Dittr.), **M**.

X. longipapposum Fisch. & Mey.: Armenien, in valle fluvii Razdan prope pagum Arzni, 1250-1300 m, 18.7.1975, Greuter 13014 (G, FS-Dittr. 1088), **M**; Persia, Hamadan, Montes Karaghan, in jugo Soltan Bolagh inter Avej et Razan, 2200-2400 m, 27.7.1974, Rech. f. 48430 (G, FS-Dittr. 1087), **M**; Persia, Kurdistan, in declivibus saxosis (Tonschiefer) inter Hoseynabadet et Divandarreh, 60-70 km Sanandaj, 1850 m, 2.7.1971, Rech. f. 42708 (G, FS-Dittr. 1089), **M**; Persia, Azerbaijan occidentalis, in valle fluvii Qotur in saxosis (Tonschiefer), 1350 m, 17.7.1974, Rech. f. 49497 (G), **M**.

X. squarrosus Boiss.: Iran, Ardebil, Fakhrabad, 1250 m, 29.7.1972, Foroughi 6753 (G), **M**; Aschkehabad, Wildmaterial (FS-Ditt. 174), **M**.

5. *Tugarinovia*-Gruppe

Tugarinovia Iljin, Fig. 12a-d, 19f.

(Erweiterte Beschreibung nach DITTRICH & al., 1987).

a. Morphologische Beschreibung:

Die *Achänen* sind keulenförmig, mit einer schwachen Vorwölbung im oberen, abaxialen Drittel, 8 mm lang und im oberen Drittel 2-3 mm breit; die im Zentrum stehenden sind im Querschnitt elliptisch bis rundlich und die übrigen, die meisten eines Köpfchens jedoch transversal-elliptisch (von der Bauchseite her abgeflacht).

Am *apikalen Achänenende* wird kein Krönchen gebildet, die Borsten des doppelten Pappus sitzen dem äußeren Rand des apikalen Achänenendes direkt auf; das Nektarium ist kurz-walzlich, im Querschnitt rundlich-5-kantig, 0,8 mm hoch und 0,5 mm breit; der obere Rand läuft in kurze, 5-lappige Fortsätze aus.

Die *Perikarpoberfläche* ist glatt, ihre 5 wenig hervortretenden Längsgefäße (davon ein abaxial-medianes) sind dicht mit hyalinen, geraden, abstehenden, an der Spitze gegabelten, bis zu 5 mm langen Zwillingshaaren bedeckt (Fig. 12a).

Die basale *Ablösungsstelle* der meisten Achänen ist elliptisch bis halbmondförmig, seltener rundlich (nur bei denen der Köpfchenmitte) und basal orientiert; sie bilden weder differenzierte Karpellränder noch spezielle Ablösungsgewebe aus.

Der *Same*: siehe anatomische Beschreibung.

Der *Pappus* ist doppelt und nicht abfallend (Fig. 12b): Die ungegliederten, sehr feinen Borsten des äußeren Pappus (äP) sind rundum rauh, etwas tordiert, bis zu 11 mm lang und in einer Reihe angeordnet. Der innere Pappus (iP) besteht aus geraden, einfachen, am Rande rauhen, 18-20 mm langen Borsten, die in 2-3 Reihen der Apikalplatte inseriert sind.

Heterokarpie: Das Gynoeceum der männlichen Blüten bleibt rudimentär; es erreicht nur ein Drittel der Länge des Fruchtknotens einer weiblichen Blüte und weist nur eine völlig kahle Oberfläche auf. Die Zahl der Pappusborsten ist wesentlich geringer.

b. Anatomische Beschreibung:

Die gesamte Fläche des *apikalen Achänenendes* wird von den Pappusborsten, der Narbe der Kronröhre und dem Nektarium eingenommen (Fig. 12c); der apikale Perikarpteil ist ein parenchymatisches, interzellularenfreies Gewebe, dessen langgestreckte, apikalwärts orientierte Zellen sich direkt in das Gewebe der Pappusborsten fortsetzen; letzteres unterscheidet sich lediglich dadurch, daß seine Zellen verholzte und fein getüpfelte Zellwände aufweisen. Im Parenchymgewebe ist ein horizontal orientiertes Ringgefäß eingebettet, von dem apikalwärts die Borsten des inneren Pappus versorgt werden und außerdem die fünf Gefäße der Kron-Staubblatt-Röhre abzweigen; vom abaxial-medianen und einem der vorderen, lateralen Gefäße spaltet sich je ein bis in die Griffelspitzen reichender Ast ab. Die 5 Perikarpgefäße, ein abaxial-medianes und 4 laterale münden ebenfalls in das Ringgefäß ein.

Das Gewebe des *Perikarps* verschmälert sich unterhalb der Apikalplatte auf ein etwa 3-schichtiges, interzellularenfreies Parenchymgewebe, das sich aus länglichen, ca. 100 µm langen

und 20 µm hohen Zellen zusammensetzt. Nach außen wird das Perikarp durch eine Epidermis mit einer starken Kutikula abgeschlossen; einige ihrer Zellen, jeweils zwei übereinanderliegende, sind zu Basalzellen der Zwillingshaare umgebildet; auffallend an ihnen ist, daß die apikale Basiszelle in Richtung Haarspitze stark verlängert ist und auch über ein entsprechend langes Schwellpolster verfügt (Fig. 19f).

Die *Perikarpbasis* besteht aus einem stielartig verjüngten Teil, der als Karpophor (Fig. 12d) bezeichnet werden kann; abgesehen von den in ihm verlaufenden Perikarp- und Funikulargefäßen besteht das Karpophor aus undifferenziertem Parenchymgewebe, dessen Zellen, auch die Epidermiszellen, keine sekundären Wandablagerungen aufweisen; ihre Wände sind also weder verdickt noch verholzt. Da beide Karpellränder gleich stark gefördert sind, ist die Orientierung der Ablösungsstelle als basal zu bezeichnen.

Sekretionsgefäße: Kommen in den Achänen dieser Gattung nicht vor.

Zelleinschlüsse: In den Zellen des Perikarps konnten Phytomelankügelchen gefunden werden; Oxalatkristalle konnten nicht nachgewiesen werden.

Der *Same* zeichnet sich durch einen kurzen Funikulus aus, der am oberen Ende des Karpophors dem abaxialen Karpell inseriert ist. Die Testaepidermis besteht aus kurzen, kollenchymatischen Zellen (Fig. 19f), bei denen lediglich die Radial- und die inneren Tangentialwände schwach verdickt sind; im Längsschnitt erscheinen sie deshalb mehr oder weniger schüsselförmig. Unterhalb der Epidermis sind bei ausgereiften Achänen meistens noch 1-2 Schichten zerquetschter Zellen erkennbar. Das in der Mitte des Karpophors verlaufende, dem abaxialen Perikarpgefäß vorgelagte, starke Funikulargefäß verläuft unverzweigt bis in die Spitze des Integuments. Ob die beiden superponierten Gefäße vor dem Karpellrand fusionieren, konnte nicht festgestellt werden. Der Embryo, dessen Medianebene im rechten Winkel zu der der Frucht steht, wird von einer meist 2-schichtigen Endospermhülle umgeben.

Der *Pappus*: Die der Apikalplatte in 3 Reihen inserierten Borsten des inneren Pappus bestehen an der Basis aus in ca. 10 Zellagen angeordneten Sklerenchymzellen mit stark verholzten aber nur wenig verdickten, getüpfelten Wänden. In der Mitte dieses Gewebes tritt ein vom Ringgefäß ausgehendes Gefäß ein, das jedoch nur bis ins untere Viertel der Borsten hinaufreicht. Die apikalen Enden einiger Epidermiszellen sind zahnartig verlängert und abgebogen, wodurch die rauhe Oberfläche der Borsten zustandekommt. Die Borsten des in einer Reihe stehenden, äußeren Pappus sind nur 3-4 Zellagen stark und werden durch kein Gefäß versorgt.

Systematische Stellung: *Tugarinovia*-Gruppe. (Siehe Seite 63).

Untersuchte Arten (1/1):

T. mongolica Iljin: Südliche Mongolei, Bajanchongor Aimak, Zhinst sum, nördlich von Zhinst, am Wege nach Bajanchongor, 21.6.1979, Hilbig, Bumschaa & al. (HAL), **M**; Mongolisch-Deutsche Expedition, Südgobi-Aimak, Barun-coche-nuru, ca. 100 km S Nomgom, S-Hang eines Berges, Trockental, 17.5.1962, Hanelt 2041 (GAT), **A, M**; Mongolia, depressio lacus Orok-nor, montes Narynchara, 12.8.1926, Tugarinov (LE), **M**; Inner Mongolia, Zhong hou, rocky slope, desert grasslands, 1.6.1982, Zho 8201 (HIMC, G), **M**.

6. *Cousiniopsis*-Gruppe

Cousiniopsis Nevski, Fig. 11a¹-b¹, 19b-c.

a. Morphologische Beschreibung:

Die *Achänen* sind gedrunken obovat, 1,6-1,8 mm lang, 1,2-1,4/1,2 (Bm/Bt) mm breit, einen $\pm$ rundlichen Querschnitt bildend (Fig. 11a¹).

Das *apikale Achänenende* geht ohne Absatz in die Pappusschuppen über; das im Zentrum der flachen Apikalplatte stehende Nektarium ist sehr klein und abgerundet 5-kantig.

Die hellbraune *Perikarpoberfläche* ist glatt, ihre 5, wenig hervortretenden Längsrippen werden durch die aufrecht orientierten, anliegenden, hyalinen Zwillingshaare völlig verdeckt.

Die *Ablösungsstelle* ist rundlich, basal bis basal-lateral/adaxial orientiert und wird von einem flachen, unbehaarten Gewebering umschlossen.

Same (vgl. anatomische Beschreibung, S. 59).

Der *Pappus* ist 3-fach und nicht abfallend (Fig. 11b¹: a-c): während in der äußeren Reihe ca. 3 mm lange, rauhe, z.T. verwachsene Borsten (a) stehen, sind in der mittleren Reihe 8-10 hyaline, 3,5-4 mm lange, im oberen Drittel lang, aber unregelmäßig gezähnelte und 0,5 mm lang begrannete, freie Schuppen inseriert (b); die 5 Schuppen des inneren Pappus stehen ebenfalls in einer Reihe, sie sind jedoch seitlich zu einem ca. 1,5 mm hohen Saum (c) verwachsen, dessen oberer Rand unregelmäßig gefranst ist und 5 ca. 2,5 mm lange Grannen trägt.

Heterokarpie: Die randständigen, von der Bauchseite her abgeflachten, ebenfalls fertilen Achänen sind etwas dichter behaart.

b. Anatomische Beschreibung:

Das *apikale Achänenende* ist ein wenig zur Abstammungsachse hin geneigt und überragt den im apikalen Bereich verjüngten Achänenkörper mit einem tellerförmigen Rand, der in Längsschnitten als ein relativ flacher Gewebvorsprung erscheint; seine feinwandigen, länglichen und zum "Apikalplattenrand" hin orientierten Parenchymzellen setzen sich direkt in die sklerenchymfaserartigen Zellen der Borsten des äußeren Pappus fort, vor denen die Schuppen des mittleren Pappus inseriert sind. Sie bedecken mit ihrer mehrzellagigen Basis den größten Teil des tellerartigen Vorsprungs des apikalen Fruchttendes. Der Rest desselben wird von einer 2-lagigen Schicht von Sklerenchymzellen bedeckt, deren laterale Zellwände durch lange, schlitzförmige, parallel zu den Radialwänden orientierte Tüpfel gekennzeichnet sind; diese stark verholzten Zellagen bilden kurz vor der Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre zusammen mit $\pm$ parenchymatischen Perikarpzellen die zu einem Mantel verwachsenen Schuppen des inneren Pappus. Das heißt, daß im Gegensatz zu den Schuppen des mittleren Pappus die Abseite des inneren Pappus aus Sklerenchym- und die Oberseite aus Parenchymzellen aufgebaut wird. Der zentrale Teil der Apikalplatte wird vom parenchymatischen Ablösungsgewebe der Kron-Staubblatt-Röhre und dem des Nektariums eingenommen.

Das *Perikarpgewebe* ist im lateralen Bereich bis auf die Perikarpepidermis und eventuell noch eine subepidermale Zellage des Mesokarps aufgelöst (Fig. 19b). Die langgestreckten, 50 μ m langen und 10 μ m hohen Epidermiszellen sind parenchymatisch. Wie bei den übrigen

Gattungen sind an zahlreichen Stellen zwei übereinanderliegende Epidermiszellen zu Basalzellen der Zwillingshaare umgebildet; die apikale von ihnen zeichnet sich durch ein etwa der Zellhöhe entsprechendes, flaches aber langes Schwellpolster aus.

An der *Perikarpbasis* ist das Gewebe nur etwa 3-5 Zellen stark. Es besteht aus langgestreckten, zartwandigen Parenchymzellen. Auch die basalen Epidermiszellen bleiben unverholzt.

Das Perikarp wird von 5 Perikarpgefäßen versorgt, einem abaxial-medianen und 4 lateralen. Das ins Zentrum der Ablösungsstelle einmündende Funikulargefäß steht offenbar mit den Perikarpgefäßen nicht in Verbindung. Ein apikales Ringgefäß konnte nicht nachgewiesen werden.

Sekretionsgefäße oder -behälter kommen nicht vor.

Zelleinschlüsse: Sowohl in den Zellen des Perikarps wie auch in denen der Testa kommen reichlich schmale und breitflächige, hexagonale Ca-Oxalat-Kristalle vor. Gerbstoffeinschlüsse oder Phytomelane wurden nicht festgestellt.

Der *Same* verfügt über einen nur kurzen Funikulus und die abgerundete Integumentspitze reicht bis zur Basis des Funikulus, wodurch das Hilum eine basale Orientierung erhält.

Die Testaepidermiszellen sind langgestreckte Zellen, deren niedrige, verdickte Radialwände seitliche Zellwandausstülpungen entwickeln, mit denen sie sich mit denen der Nachbarzellen vernetzen (Fig. 19b-c). Ein subepidermales Testagewebe ist nur noch längs des starken Funikulargefäßes anzutreffen; es besteht aus feinwandigen, länglichen Parenchymzellen. Das Endosperm ist einschichtig und umschließt den Embryo wie ein hyaliner Zellsack, der nur an der Basis, rings um die Radicula, aus mehreren Zellen besteht.

In Abweichung von den übrigen Gattungen besitzt der Embryo dieser Gattung einen abweichenden morphologischen Bau: Während normalerweise das Hypokotyl allmählich in eine kaum abgesetzte Radicula übergeht, sitzen die relativ kurzen, breitflächigen, im Querschnitt $\pm$ halbkreisförmigen Kotyledonen einem entsprechend breiten aber niedrigem Hypokotyl auf, das sich an seiner Basis plötzlich verjüngt und in eine um die Hälfte dünnere Radicula übergeht.

Pappus (siehe oben unter apikales Achänenende).

Systematische Stellung: Eigene Gruppe (vergleiche Seite 64).

Untersuchte Arten (1/1):

C. atractyloides (Winkler) Nevski: Afghanistan, Prov. Baghlan, 15 km NO von Surkh-Kotal, 1100 m, 25.5.1971, Podlech 21658 (G), **M**; Asia centralis, in vicinitate pagi Annau, situ orientali ab appido Ashabad, 300-350 m, 13.9.1976, Vasák (G; FS-Dittr. 1300), **M, A**.

D. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

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

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

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

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

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

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

Im folgenden sollen die 6 Gruppen karpologisch charakterisiert werden:

1. *Cardopatium*-Gruppe

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

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

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

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

2. *Staezelina*-Gruppe

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

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

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

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

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

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

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

3. *Carlina*-Gruppe

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

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

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

4. *Xeranthemum*-Gruppe

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

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

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

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

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

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

5. *Tugarinovia*-Gruppe

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

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

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

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

6. *Cousiniopsis*-Gruppe

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

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

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

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

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

II. Wert der Achänenmerkmale auf Tribusebene

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

1. *Echinopeae*:

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

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

2. *Carlineae*:

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

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

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

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

III. Verwandtschaftliche Beziehungen der Carlineae und Echinopeae

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

E. DICHOTOMER BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL DER GATTUNGEN DER ECHINOPEAE UND CARLINEAE NACH ACHÄNENMERKMALEN

(Zur Bestimmung sind möglichst mehrere voll ausgereifte Achänen mit Pappus von der Köpfchenmitte erforderlich. Der Schlüssel wurde nur an Hand der untersuchten Arten zusammengestellt)

- A Achänen dicht mit vielzelligen, mehrzellreihigen, allseits rauhen Haaren bedeckt; Pappusborsten einreihig und je nach Art seitlich verschieden hoch verwachsen, der Achäne lateral, unterhalb des apikalen Achänenendes inseriert; Köpfchen stets mit nur einer Blüte **Echinopeae**
 - a Synfloreszenzen halbkugelig **Acantholepis**
 - a' Synfloreszenzen kugelig **Echinops**
- B Achänen mit Zwillingshaaren (bei *Atractylis* mit einzelligen Haaren vermischt, *Stachelina*-Arten völlig kahl) bedeckt; Pappusborsten oder -schuppen wenn nur einreihig, dann seitlich nie verwachsen, direkt dem Apikalplattenrand aufsitzend; Köpfchen stets mehrblütig **Carlineae (I)**
 - 1 Pappus schuppenförmig, eilanzettlich bis lineal-lanzettlich, seltener linealisch-schuppenförmig, zu den Rändern hin stets abgeflacht
 - 2 Pappusschuppen ± hyalin-durchscheinend, von unterschiedlicher Form, am Rande unregelmäßig tief eingeschnitten, 2-4 mm lang; Achänen breit spindel- bis verkehrt eiförmig, mit fast basaler Ablösungsstelle, ohne abaxiale, gelbliche Gewebelasche; basale Karpellränder nicht differenziert
 - 3 Achänen 4,0-4,5 mm lang; Pappus einreihig, aus 8-10 am Rande unregelmäßig lang gezähnelten bis gefransten, freien Schuppen bestehend *Cardopatum*
 - 3' Achänen 1,5-1,8 mm lang; Pappus 3-fach und in 3 Reihen angeordnet: die äußeren Elemente borstenförmig und randlich rauh, die 5-6 mittleren schuppenförmig und unregelmäßig gefranst, die 5 inneren seitlich zu einem gefransten und ca. 5 Grannen tragenden Saum verwachsen *Cousiniopsis*
 - 2' Die Pappusschuppen von meist starrer Textur, lanzettlich bis eilanzettlich (seltener linealisch), ganzrandig, rauh bis bebärtet, 7-15 mm lang, Achänen länglich-obkonisch, mit kleiner ± lateral/adaxialer Ablösungsstelle; letztere auf der abaxialen Seite mit gelblich-weißlicher Gewebelasche oder -kragen
 - 4 Pappuselemente linealisch-schuppenförmig, randlich rauh; randliche Achänen oft mit ± breiten, transversal stehenden apikal rundlich gehörnten Säumen *Amphoricarpos*
 - 4' Pappuselemente lanzettlich bis länglich-lanzettlich und oft begrannt; wenn randständige Achänen mit seitlichen Säumen, diese dann spitz gehört

- 5 Achänen dicht und etwas abstehend behaart *Xeranthemum*
- 5' Der größte Teil der Achänen spärlich und dicht anliegend behaart
 - 6 Unteres Viertel der Achänen mit büstenförmig abstehenden, dicht angeordneten Haaren, ihre apikalen Zellenden spitzwinklig gegabelt; die übrigen, zerstreut stehenden Haare $\pm$ anliegend und mit apikal abgerundeten nicht gegabelten Zellenden; Pappusschuppen strohfarben. *Chardinia*
 - 6' Unteres Viertel der Achäne nur mit spärlicher, aber anliegender, gleichartiger Behaarung; apikale Zellenden spitz aber obere Zellwände im Winkel von ca. 160° zueinander stehend; Pappusschuppen hyalin *Siebera*
- 1' Pappus borsten- oder haarförmig, Pappuselemente im Querschnitt trapezförmig bis trapezförmig-quadratisch
 - 7 Pappus doppelt: die 18-20 mm langen, rauhen, geraden Borsten des inneren Pappus in 2-3 Reihen stehend; die $\pm$ 10 mm langen, etwas tordierten, rauhen, haarförmigen Pappusborsten des äußeren Pappus in einer Reihe stehend *Tugarinovia*
 - 7' Pappus einfach, 1- bis 3-reihig
 - 8 Pappusborsten ungegliedert
 - 9 Ablösungsstelle der Achäne ohne differenzierte Karpellränder; die 3-4 mm langen Achänen mit dichter silbriger, oft gewellter und abstehender Behaarung (scheinbar einfache Haare) *Atractylis*
 - 9' Ablösungsstelle der Achäne von einem weißlichen bis gelblichen verholzten Gewebering umgeben; Behaarung aus anliegenden Zwillingshaaren bestehend
 - 10 Achänen 3,5-4,5 mm lang. *Thevenotia*
 - 10' Achänen 6,5-7 mm lang *Atractylodes*
 - 8' Pappusborsten in Borstenrhachis mit 3-5 seitlichen, langen Fiederpaaren oder in Pappusgrundelemente mit ihnen aufsitzenden Teilborsten gegliedert
 - 11 Pappusborsten mit 3-5 seitlichen, etwas aufgerichteten Fiederpaaren; Achänen kahl, ihre rundliche Ablösungsstelle ohne spezielle Gewebedifferenzierungen *Staezelina*
 - 11' Pappusborsten aus basalen, schuppigen Grundelementen und ihnen aufsitzenden, gefiederten Teilborsten zusammengesetzt; Achänen behaart, ihre Ablösungsstelle weißlich-ringförmig, weißlich-spangenförmig auf der abaxialen Seite, seltener undifferenziert
 - 12 Pappusborsten aus Grundelementen 1. und 2. Ordnung, und den ihnen aufsitzenden Teilborsten bestehend (vgl. Fig. 6) *Chamaeleon*
 - 12' Pappusborsten nur aus je einem Grundelement und den ihm aufsitzenden Teilborsten bestehend (vgl. auch 14').

- 13 Pappuselemente am Rande rauh *Hirtellina*
- 13' Pappuselemente randlich gefiedert
 - 14 Achänen 2,5-6 oder max. 7,5 mm lang, aber dann Pappusborsten in transversale und radiäre Teilborsten aufgegliedert; Pappus strohfarben, seltener weißlich, 8-10 mm lang *Carlina*
 - 14' Achänen 9,5 mm lang, ihre ca. 10 Pappusborsten 17-22 mm lang und grau-braun. *Chamaeleon cuneatus*
(Pappusgrundelemente bei *C. speciosus* fast völlig reduziert).

F. NOMENKLATORISCHE BEMERKUNGEN

I. Typisierung der Gattung *Atractylodes* und *A. lancea* (Thunb.) DC.

Als De CANDOLLE (1838) die Gattung *Atractylodes* aufstellte, stützte er sich auf THUNBERG's (1784) japanische *Atractylis*-Arten, *Atractylis lancea* Thunb. und *A. ovata* Thunb. Im Thunberg-Herbar liegen die beiden Taxa unter den Namen *Acarina lancea* (n° 18551) und *Acarina ovata* (n° 18552). De CANDOLLE übernimmt die beiden Arten für seine neue Gattung, ohne jedoch einen Typus-Beleg zu bestimmen. Auch in neueren Bearbeitungen (z.B. KITAMURA, 1937; SHIH CHU, 1987) wurde für die Gattung kein Typ ausgewählt. Das soll hier nachgeholt werden. **Typus:** *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC.

***Atractylodes lancea* (Thunb.) DC., Prodr. 7: 48. 1838 .**

- ≡ *Atractylis lancea* Thunb., Fl. Japon. 306. 1784. **Typus:** Iaponicae: Sofits, it. Okera; *Holotypus:* "*Acarina lancea*", s. loc., s. d. (UPS, n° 18551, v. microfiche!).
- = *Atractylodes ovata* (Thunb.) DC., Prodr. 7: 48. 1838.
- ≡ *Atractylis ovata* Thunb., Fl. Japon. 306. 1784. **Typus:** Crescit cum priori in Nagasaki; *Holotypus:* "*Acarina ovata*", (UPS, n° 18552, v. microfiche!).

Da *Atractylis ovata* Thunb. und *A. lancea* Thunb. völlig identisch sind, der Name *A. ovata* von mehreren Autoren aber verschieden angewendet wird, hat der Name *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC. die Priorität (vgl. auch SHIH CHU, 1987).

II. Neukombinationen in der Gattung *Chamaeleon*

***Chamaeleon speciosus* (DC.) Dittrich, comb. nova**

- ≡ *Atractylis speciosa* DC., Prodr. 6: 549. 1838. **Typus:** in Oriente leger. cl. Olivier et Bruguère; *Holotypus:* Cnicus, "Grèce ou Syrie", herb. Olivier 1822 (G-DC!).
- = *Atractylis comosa* Sieber ex Cass. nom. illeg., Dict. Sci. Nat. 50: 58. 1827.
- ≡ *Atractylodes comosa* (Sieber ex Cass.) Petit, Bull. Soc. Bot. France 134, Lettres Bot. 2: 179. 1987. **Typus:** Palestine, auprès de Bethléem, *Atractylis comosa* Sieber (nomen), in herb. M. GAY, n.v. (P).

Bei *A. comosa* Sieber ex Cass. nom. illeg. handelt es sich nach Artikel 34 (b) des ICBN (1989) um einen provisorischen Namen, da sich CASSINI (1827) über die Rangstufe von *Acarina* (Gattung oder Untergattung), der er das Taxon zuordnen wollte, nicht im klaren war; außerdem weist er am Schluß seiner Beschreibung darauf hin, daß seine dieses Taxon betreffenden Untersuchungen unvollständig und noch nicht abgeschlossen seien.

***Chamaeleon cuneatus* (Boiss.) Dittrich, comb. nova**

- ≡ *Atractylis cuneata* Boiss., Fl. Orient. 3: 454. 1875.
- ≡ *Atractylodes cuneata* (Boiss.) Petit, Bull. Soc. Bot. France 134, Lettres Bot. 2: 179. 1987. **Typus:** In Affghanià (Griffith exs. 3320); *Holotypus:* Affghanistan. Herbarium of the late East India Company, N° 3320, Herb. Griffith (G-BOIS!; iso: K, W, n.v.)

III. Die Wiedereinführung der Gattung *Hirtellina* (Cass.) Cass. und die erforderlichen Neukombinationen.

Hirtellina (Cass.) Cass., Dict. Sci. Nat. 60: 570. 1830.

- ≡ *Staehelina* L. subgen. *Hirtellina* Cass., Dict. Sci. Nat. 47: 499, 511. 1827. **Typus:** *Hirtellina fruticosa* (L.) Dittrich.

Hirtellina fruticosa (L.) Dittrich, **comb. nova**

- ≡ *Centaurea fruticosa* L., Syst. Nat. ed. 10: 1229. 1759.
- ≡ *Hirtellina lanceolata* Cass. nom. illeg., Dict. Sci. Nat. 50: 441. 1827. **Typus:** Hab. in Creta, Oriente, Gérard. *Lectotypus* (in hoc loco designato): *Staehelina fruticosa*, N° 11 (SAVAGE-Cat. 981/4), (LINN!).

Hirtellina kurdica (Merxmüller & Rech. f.) Dittrich, **comb. nova**

- ≡ *Staehelina kurdica* Merxmüller & Rech. f. in Rech. f., Ber. Deutsch. Bot. Ges. 72: 282. 1959. **Typus:** Iraq, Kurdistan, between Hora and Baibu in Raikan, near Wazi, Turkish frontier, 9.8.1951, Thesiger 1237. *Holotypus:* Flora of Iraqi Kurdistan, between Hora and Baibu in Raikan, near Wazi Turkish frontier, 9.8.1951, Thesiger 1237 (BM!).

Hirtellina lobelii (DC.) Dittrich, **comb. nova**

- ≡ *Staehelina lobelii* DC., Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 16: 194. 1810.
- ≡ *Staehelina apiculata* Labill., Ic. Pl. Syr. Dec. 4: 3, t. 1. 1812. **Typus:** Hab. in Syria, Labillardière. *Holotypus:* Syrie (G-DC!; iso: G!).

G. ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund des Fehlens von Merkmalen, die die Gattungen dieser beiden Tribus gegeneinander abgrenzen, wurden sowohl die beiden Gattungen der *Echinopeae* als auch sämtliche 14 Gattungen der *Carlineae* karpologisch untersucht. Für jede Gattung wurde eine Beschreibung des morphologischen und des anatomischen Baus der Achänen erstellt, die durch rasterelektronenmikroskopische und lichtmikroskopische Photos oder Strichzeichnungen illustriert werden.

Von besonderer Bedeutung für die Begrenzung der Gattungen und ihre Beziehungen zueinander haben sich folgende Merkmale erwiesen:

1. Morphologische Merkmale: Pappus (Zusammensetzung und Form seiner Elemente), apikales Achänenende, Oberfläche des Perikarps mit seiner Behaarung und Ablösungsstelle.

2. Anatomische Merkmale: Histologie des Perikarps im apikalen, lateralen und basalen Bereich, Samen (Bau der Testa, besonders die Form ihrer Epidermiszellen, Leitbündelverlauf).

Merkmalskomplexe, besonders solcher des Pappus (vgl. Tab. 1) und des Samens haben es uns gestattet, die Gattungen in 6 natürliche Gruppen zusammenzufassen und ihre möglichen Beziehungen zueinander zu diskutieren.

Es zeigte sich, daß die oben genannten Fruchtmerkmale auch auf Tribusebene von Wichtigkeit sind. Aus der Gegenüberstellung und Verteilung der Merkmale in Tab. 3 erkennt man deutlich, daß die Unterschiede zwischen den Tribus sehr auffallend sind. Ein polyphyletischer Ursprung der *Cardueae* sens.lat. ("*Cynareae*") ist deshalb am wahrscheinlichsten und bestätigt unsere schon früher aufgestellte Gliederung in die drei voneinander unabhängigen Tribus *Echinopeae* Cass., *Carlineae* Cass. und *Cardueae* Cass. mit den Subtribus *Carduinae* Dumort. und *Centaureinae* Dumort.

Auffallend sind die relativ nahen Beziehungen der *Carlineae* zu den *Mutisieae*, die sich insbesondere in Übereinstimmungen des Baus der Testaepidermiszellen ausdrücken.

Als einzige der untersuchten Gattungen war bisher die Typisierung der Gattung *Atractylodes* DC. ausgeblieben; dies wurde hier nachgeholt.

Die unnatürliche Zusammensetzung der Arten der Gattung *Staehelina* (Tab. 2) konnte auf Grund karpologischer Merkmale geklärt werden; dadurch wurde es nötig, die Gattung *Hirtellina* Cass. wieder einzuführen und die Neukombinationen der 3 ihr zuzurechnenden Arten (*H. fruticosa*, *H. kurdica* und *H. lobelii*) vorzunehmen.

Die Einfügung der "*Atractylis*-Arten" *A. comosa* Sieber ex Cass. und *A. cuneata* Boiss. in die Gattung *Atractylodes* konnte durch unsere Untersuchungen nicht bestätigt werden. Vielmehr sprechen die Merkmale der Achänen und die des Habitus für eine Zugehörigkeit zur Gattung *Chamaeleon*; die entsprechenden Neukombinationen wurden hier ebenfalls vorgenommen (S. 74).

Für die Gattungen der behandelten Tribus wurde auf der Grundlage von Merkmalen der Achänen und des Pappus ein Bestimmungsschlüssel zusammengestellt.

G. SUMMARY

In view of the absence of characters which would allow us to separate exactly the genera of the tribes *Echinopeae* and *Carlineae* from each other a carpological study of the two of the former tribes and all 14 genera of the later tribe was undertaken. A description of both the morphology and the anatomical structure of the achene for each genus was produced and illustrated by either stereoscan- or light-microscopical photographs or line drawings.

For the delimitation of the genera and the relationship between them the following characters proved to be of special importance.

1. Morphological characters: The pappus (composition and shape of its constituents), the apex of the achene, the perikarp surface with its indument and detachment area.

2. Anatomical characters: The histological structure of the apical, the lateral and the basal region of the pericarp; the seed (testa structure with special emphasis on the shape of its epidermal cells; the arrangement of vascular bundles).

Character combinations, especially those pertaining to the pappus (compare Tab. 1) and the seed made it possible to form natural groups of genera (one of the *Echinopeae* and 6 of the *Carlineae*) and discuss their correlation.

It was shown that the fruit characters, mentioned above, are also important at tribal level. The comparison of the characters in Tab. 3 demonstrates clearly the differences between the tribes. A polyphylletic origin of the *Cardueae* sens. lat. ("*Cynareae*" nom. illeg.) is therefore most probable and confirms our previously established arrangement of three independent tribes, namely the *Echinopeae* Cass., the *Carlineae* Cass. and the *Cardueae* Cass. with the two subtribes *Carduinae* Dumort. and *Centaureinae* Dumort.

Conspicuous are the relatively close relationships between the *Carlineae* and the *Mutisieae* evidenced by the structural similarity of the epidermis cells of the testa.

Amongst all the genera under study only *Atractylodes* DC. was not already typified; this was done here.

Based on carpological characters the unnatural classification of *Staehelina* species (Tab. 2) could be rectified. This necessitated the re-establishment of the genus *Hirtellina* Cass. The new combinations of its three species (*H. fruticosa*, *H. kurdica* and *H. lobelii*) were made.

We were not able to confirm the attribution of the *Atracylis* species *A. comosa* Sieb. ex Cass. and *A. cuneata* Boiss. to *Atractylodes*, but the structure of the achenes as well as the habits of these species indicate that they belong to the genus *Chamaeleon*; the necessary recombinations were established here (p. 74).

Using fruit and pappus characters, a key for the investigated genera was composed.

G. RÉSUMÉ

En raison de l'absence de bons caractères génériques, la délimitation des genres au sein des tribus des *Carlineae* (14 genres) et des *Echinopeae* (2 genres) était très problématique. Cette situation nous a conduit à entreprendre des investigations carpologiques dans l'ensemble des genres de ces deux tribus.

Pour chaque genre, la constitution morphologique et anatomique de l'akène est décrite et illustrée par des photographies prises au microscope électronique à balayage ou au microscope optique, ou encore par des dessins au trait.

Les caractères suivants se sont révélés d'une grande valeur dans la délimitation des genres et l'examen de leurs rapports réciproques:

1. Caractères morphologiques: pappus (constitution d'ensemble et forme de ses éléments); extrémité apicale de l'akène; surface extérieure, indument et configuration de la zone d'abscission du péricarpe.

2. Caractères anatomiques: histologie du péricarpe apical, latéral et basal, graine (constitution de la testa, en particulier forme des cellules épidermiques, disposition des faisceaux conducteurs).

Des complexes de caractères, en particulier parmi ceux du pappus (cf. Tab. 1) et de la graine, nous ont permis de réunir les genres en groupes naturels et d'en discuter les relations.

Les caractères énoncés ci-dessus se sont également avérés importants pour la délimitation des tribus. En effet, la comparaison de ces caractères et leur distribution (voir Tab. 3) fait clairement apparaître les différences entre tribus.

Cette constatation nous amène à penser que les *Cardueae* s.lat. (= "*Cynareae*", nom. illeg.) ont très probablement une origine polyphylétique (et donc à rejeter ce regroupement), et conforte notre proposition, formulée dans des travaux antérieurs, de considérer comme trois entités indépendantes les tribus des *Echinopeae* Cass., des *Carlineae* Cass. et des *Cardueae* Cass., cette dernière comprenant deux sous-tribus, *Carduinae* Dumort. et *Centaureinae* Dumort.

Ces investigations carpologiques nous ont également permis de déceler l'existence de liens assez étroits entre *Carlineae* et *Mutisieae* en ce qui concerne l'architecture des cellules épidermiques de la testa.

Un type a été désigné pour le genre *Atractylodes* DC., seul de tous les genres étudiés à n'avoir pas été typifié jusqu'ici.

L'étude des caractères carpologiques a permis de dissocier des espèces jusque là regroupées de façon peu naturelle dans le genre *Staehelina* (Tab. 2) et nous a conduit à rétablir le genre *Hirtellina* Cass.; les combinaisons nouvelles pour les trois espèces (*H. fruticosa*, *H. kurdica* et *H. lobelii*) reconnues dans ce genre sont proposées.

Nos recherches ne nous ont pas permis de justifier le rattachement par certains auteurs de *Atractylis comosa* Sieb. ex Cass. et *A. cuneata* Boiss. au genre *Atractylodes*. En fait, par les caractères de l'akène et leur habitus, ces deux espèces se rapportent plutôt au genre *Chamaeleon* Cass., dans lequel nous les combinons ici (p. 74).

Une clé de détermination des genres, établie sur la base des caractères de l'akène et du pappus, est présentée pour les tribus traitées dans ce travail.

DANKSAGUNG

In erster Linie möchten wir unserer technischen Assistentin, Frau Hélène Geser, für ihre fachkundige Unterstützung beim Präparieren des zu untersuchenden Materials und dem Anfertigen der mikroskopischen Schnitte vielmals danken.

Herrn Dr. E. Launert (London) und Herrn Dr. F. Jacquemoud (Genf) gilt unser Dank für ihre linguistische Unterstützung beim Abfassen der Zusammenfassungen. An dieser Stelle sei auch Miss Dr. Kit Tan (z.Zt. Copenhagen) und Herrn Dr. Hu Chi Ming für ihre Bereitschaft gedankt, den *Atractylodes* betreffenden Teil aus der "Flora Reipublicae Popularis Sinicae" zu übersetzen.

Herrn Prof. Y. Z. Zho von der Universität Hohhot danken wir für die Übersendung eines Belegs und Achänen von *Tugarinovia*.

H. LITERATURHINWEISE

- BENTHAM, G. (1873a). Compositae. In: BENTHAM, G. & J. D. HOOKER (eds.), *Genera plantarum...* Vol. 2,1. L. Reeve & Co., London.
- BENTHAM, G. (1873b). Notes on the classification, history, and geographical distribution of the Compositae. *J. Linn. Soc. Bot.* 13: 335-577.
- BLEČIĆ, V. & E. MAYER (1967). Die europäischen Sippen der Gattung *Amphoricarpos* Visiani. *Phyton (Austria)* 12: 150-158.
- BOISSIER, E. (1875). *Flora Orientalis*, Vol. 3. Genevæ & Basileæ.
- BORNMÜLLER, J. (1903). Plantae nonnullae ex Asia Media novae I. *Mitt. Thür. Bot. Ver., Neue Folge* 18: 50.
- BREMER, K. (1994). *Asteraceae, Cladistics & Classification*. Timber Press, Portland, Oregon.
- BRIQUET, J. (1930). Carpologie du genre *Mantisalca*. *Candollea* 4: 241-278.
- CABRERA, A. L. ("1977", Publ.: 1978). Mutisieae – systematic review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (eds.), *The biology and chemistry of the Compositae*, 1039-1066. London, New York, San Francisco.
- CANDOLLE, A. P. De (1838). *Prodromus systematis naturalis vegetabilis*. Pars sexta. Parisiis.
- CARLQUIST, S. (1961). *Comparative Plant Anatomy*. New York, Chicago, San Francisco, London.
- CASSINI, H. (1817). Cinarocéphales. In: CUVIER, F. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelles* 9: 226-227. Strasbourg et Paris.
- CASSINI, H. (1818). Cinquième mémoire sur l'ordre des synanthérées contenant les fondemens de la synanthérogaphie. In: CUVIER, F. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelles* 10: 131- 159. Strasbourg et Paris.
- CASSINI, H. (1819). Sixième mémoire sur l'ordre des synanthérées contenant les caractères des tribus. In: CUVIER, F. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelle* 20: 354-388. Strasbourg et Paris.
- CASSINI, H. (1827). Hirtellina Cass. In: CUVIER, F. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelles* 47: 499, 511. Strasbourg et Paris.
- CASSINI, H. (1827). Atractylis comosa Sieber. In: CUVIER, F. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelles* 50: 58. Strasbourg et Paris.
- CASSINI, H. (1829). Xéranthème L. In: CUVIER, F. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelles* 59: 112-127. Strasbourg et Paris.
- CASSINI, H. (1830). Hirtellina Cass. In: CUVIER, F. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelles* 60: 570. Strasbourg et Paris.
- DAWSON, J. W. (1961). A revision of the genus *Anisotome* (Umbelliferae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 33: 1-98.
- DITTRICH, M. (1968a). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. *Bot. Jahrb. Syst.* 88: 70-162.
- DITTRICH, M. (1968b). Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus Cardueae-Centaureinae (Compositae). *Willdenowia* 5: 67-107.
- DITTRICH, M. (1970). Morphologische und anatomische Untersuchungen an den Früchten der Carduinae (Compositae). I. Morphologischer Teil. *Candollea* 25: 45-67.
- DITTRICH, M. ("1977", Publ.: 1978). Cynareae – systematic review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (eds.), *The biology and chemistry of the Compositae*, 999-1015. London, New York, San Francisco.
- DITTRICH, M. (1985). Morphologische und anatomische Untersuchungen an den Blüten und Früchten der Gattung *Carlina* (Compositae). *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 591- 609.
- DITTRICH, M. & H. MEUSEL (1989). Weitere Untersuchungen zu den *Carlina*-Arten in Palästina und Libanon. *Candollea* 44: 531-542.

- DITTRICH, M., A. KÄSTNER & H. MEUSEL (1987). Tugarinovia – eine mongolische Carlineen-Sippe? *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 167-186.
- DITTRICH, M. (1996). Bemerkungen zur Tribuszugehörigkeit von *Berardia* Vill. *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Serie B* (in Vorbereitung).
- FISCHER, H. & U. JENSEN (1990). Phytoserological investigations of the tribe Cardueae s.l. (Compositae). *Pl. Syst. Evol., Suppl.* 4: 99-111.
- FOURMENT, P., E. STANISLAS & J. ARNOUD (1956). Le fruit du chardon à glu *Atractilis gummifera* L. (Compositae), I. – Morphologie et structure des poils tecteurs. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 47: 149-152.
- GRAU, J. (1980). Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 16: 269-332.
- GRIERSON, A. J. C. (1975). *Amphoricarpos* Vis. In: P. H. DAVIS (ed.), *Flora of Turkey and the East Aegean Islands* 5: 595-596. Edinburgh, University Press.
- GRIMBACH, P. (1913). *Vergleichende Anatomie verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies*. Diss., W. Engelmann, Leipzig & Berlin.
- GERSTBERGER, P. & P. LEINS (1978). Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blüten von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91: 381-387.
- HANAUSEK, T. F. (1910). Beiträge zur Kenntnis der Trichombildungen am Perikarp der Kompositen. *Österr. Bot. Z.* 60: 132-136 und 184-187 (Tafeln).
- HANDEL-MAZZETTI, H. (1937). Neue und bemerkenswerte chinesische Compositen, besonders aus dem Berliner Herbar. *Natizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 13: 607-661.
- HESS, R. (1938). Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen. *Bot. Jahrb. Syst.* 68: 435-496.
- HOFFMANN, O. (1890-1894). Compositae. In: ENGLER, A. & K. PRANTL (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 4/5: 87-391. W. Engelmann, Leipzig.
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. New York, London.
- KÄLLERSJÖ, M. (1985). Fruit structure and generic delimitation of *Athanasia* (Asteraceae-Anthemideae) and related South African genera. *Nord. J. Bot.* 5: 527-542.
- KITAMURA, S. (1937). Compositae Japonicae, pars I. *Mem. College Sci., Kyoto Univ., Ser. B*, 13: 18-20.
- LACK, H.-W. (1974). Die Gattung *Picris* L., sensu lato, im ostmediterran-westasiatischen Raum. *Diss. Univ. Wien* Nr. 116, Wien.
- LAVIALLE, P. (1912). Recherche sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. *Ann. Sci. Nat. Bot., Sér.* 9, 15: 39-141.
- LESSING, C. F. (1832a). *De generibus Cynarocephalarum atque de speciebus generis Arctotidis. Dissertatio inauguralis botanica...* Berolini.
- LESSING, C. F. (1832b). *Synopsis generum Compositarum...*, Berolini.
- MEINHEIT, K. (1907). *Der anatomische Bau des Stengels bei den Compositae Cynareae*. Diss. Phil. Fak. Univ. Göttingen.
- MERXMÜLLER, H. & J. GRAU (1977). Fruchtanatomische Untersuchungen in der *Inula*-Gruppe (Asteraceae). *Publ. Cairo Univ. Herb.* 7 & 8: 9-20.
- MEUSEL, H. (1968). Über Wuchsform und Verbreitung von *Atractylis humilis* L. und verwandten Arten. *Collectanea Bot.* 7: 799-816.
- MEUSEL, H. & A. KÄSTNER (1990). Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln, Band I. *Österr. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl., Denkschr.* 127. Band, Springer-Verlag Wien, New York.
- MEUSEL, H. & A. KÄSTNER (1994). Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln, Band II. *Österr. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl., Denkschr.* 128. Band, Springer-Verlag Wien, New York.
- NORDENSTAM, B. (1976). Reclassification of *Chrysanthemum* L. in South Africa. *Bot. Not.* 129: 137-165.
- PETIT, D. P. (1987a). Analyse cladistique du genre *Atractylis* L. (Compositae, Cardueae). *Bull. Soc. Bot. France (Lettres Bot.)* 134: 165-184.

- PETIT, D. P. (1987b). Révision des genres *Atractylis*, *Carlina*, et *Chamaeleon* (Compositae, Cardueae) au Maroc. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris), sect. B, Adansonia* 4: 407-440.
- RECHINGER, K. H. (1959). Neue und bemerkenswerte Compositen aus Iraq. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 72: 277-286.
- REESE, H. (1989). Die Entwicklung von Perikarp und Testa bei *Calenduleae* und *Arctotideae* (Asteraceae) – ein Beitrag zur Systematik. *Bot. Jahrb. Syst.* 110: 325-419.
- SHIH CHU (1987). Compositae (7), Echinopsidae, Cynareae. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Tomus 78(1). Science Press.
- SINGH, R. P. & A. K. PANDEY (1984). Development and Structure of Seeds and Fruits in Compositae-Cynareae. *Phytomorphology* 34: 1-10.
- SCHWARZ, O. (1970). Eine bemerkenswerte neue *Amphoricarpos*-Art aus Südwest-Anatolien. *Phyton (Austria)* 14: 125-133.
- SUSANNA, A., N. G. JACAS, D. E. SOLTIS & P. S. SOLTIS (1995). Phylogenetic relationships in the tribe Cardueae (Asteraceae) based on ITS sequences. *Amer. J. Bot.* 82: 1056-1068.
- VELEZ, M. C. (1981). Karpologische Untersuchungen an Amerikanischen Astereae (Compositae). *Mitt. Bot. Staatsamml. München* 17: 1-170.
- WAGENITZ, G. (1964). Compositae. In: A. ENGLER's, *Syllabus der Pflanzenfamilien*, 12. Ed., Gebr. Bornträger, Berlin-Nikolassee.
- WAGENITZ, G. (1976). Systematics and Phylogeny of the Compositae (Asteraceae). *Pl. Syst. Evol.* 125: 29-46.
- WAGNER, H. (1977). Cynareae – chemical review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (eds.), *The biology and chemistry of the Compositae*, 1017-1038. London, New York, San Francisco.

I. GATTUNGSREGISTER DER ECHINOPEAE UND CARLINEAE

I. ECHINOPEAE

Acantholepis Less.	23
Echinops L.	24

II. CARLINEAE

Amphoricarpos Vis.	45
Atractylis L.	35
Atractylodes L.	40
Cardopatium Juss.	27
Carlina L.	38
Chamaeleon Cass.	42
Chardinia Desf.	48
Cousiniopsis Nevski	58
Hirtellina (Cass.) Cass.	33
Siebera J. Gay	51
Stachelina L., non Haller	28
Thevenotia DC.	36
Tugarinovia Iljin	56
Xeranthemum L.	53

LEGENDEN

In den Figuren wurden folgende Abkürzungen verwendet: End = Endosperm, F = Funikulus, Fg = Funikulargefäß, Frw = Perikarp, Hz = Zwillingshaar, ikP = interkostales Parenchym, K = Karpophor, N = Nektarium, P = Pappus, Sw = Schwellpolster, T = Testa, Te = Testaepidermis.

In den schematischen Figuren wurden folgende Symbole benutzt: parenchymatisches Gewebe: weitläufig und verholztes Gewebe eng punktiert; Gefäße wurden durch unterbrochene Linien gekennzeichnet.

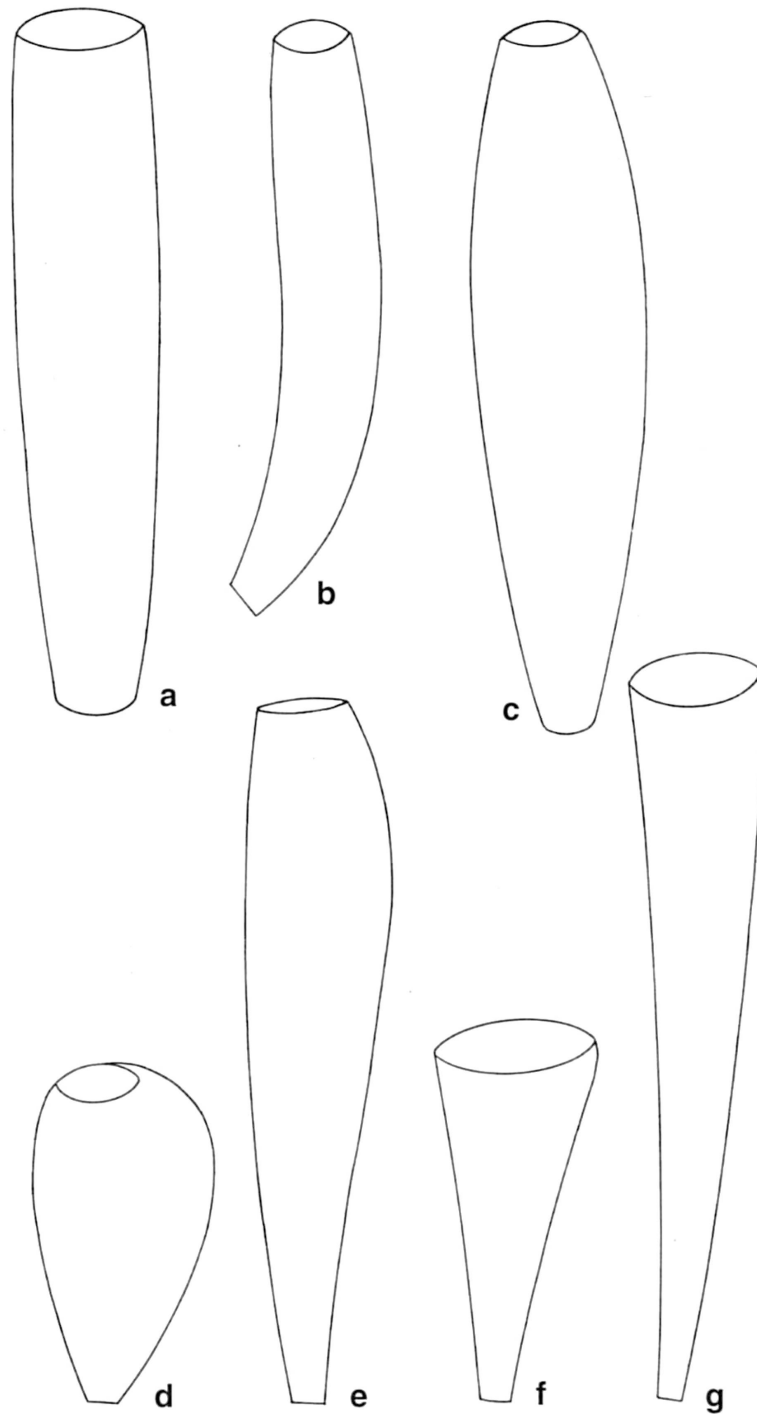


Fig. 1. – Grundformen der Achänen: **a**, walzenförmig; **b**, gekrümmt-walzenförmig; **c**, spindelförmig; **d**, obovat; **e**, keulenförmig; **f**, obkonisch; **g**, länglich-obkonisch.

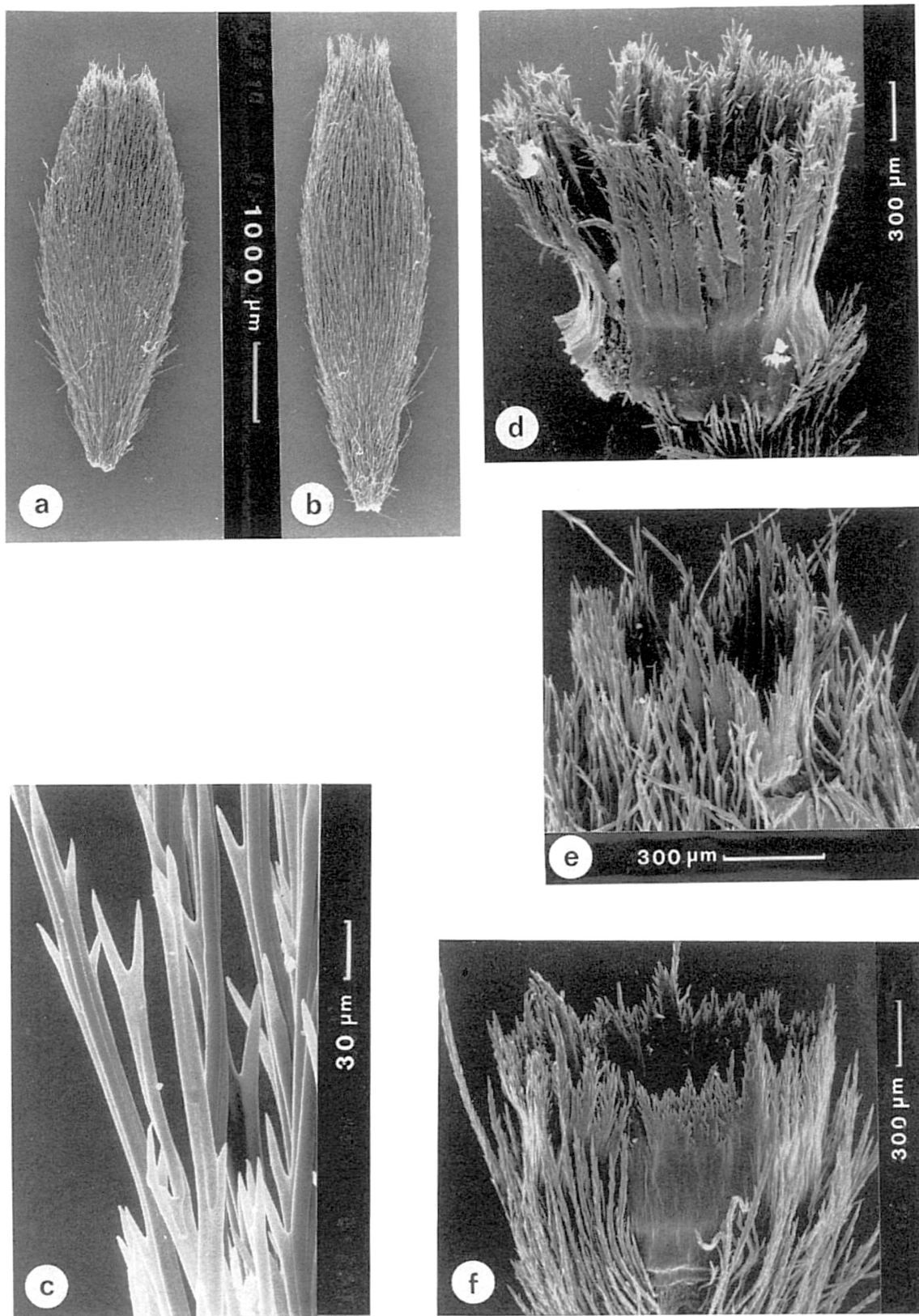


Fig. 2. – *Echinopeae*: **a**, *Acantholepis orientalis* Less., Achäne, leg. Gabrielian 1965; *Echinops ritro* L., **b**, Achäne, **c**, die vielzelligen, mehrzellreihigen Haare der Achäne, leg. Aznavour 1896; Pappusformen in der Gattung *Echinops*, **d**: *E. chlorophyllus* Rech. f., leg. Podlech 19182; **e**, *E. orientalis* Trautv., leg. Rech. f. 11837; **f**, *E. pungens* Trautv., leg. Schmid 6511.

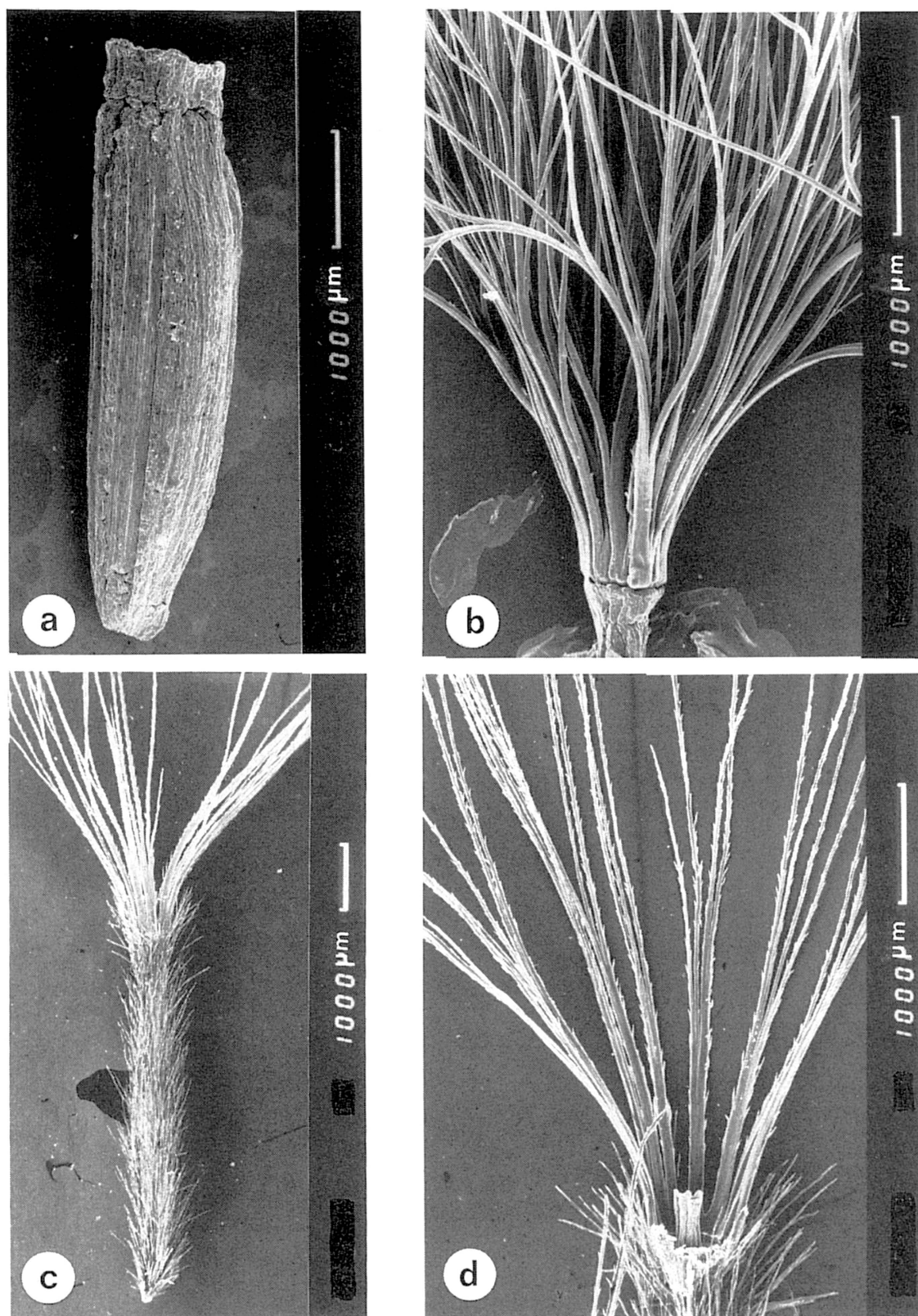


Fig. 3. – *Staehelina*: **a**, Achäne und **b**, Pappus von *S. dubia* L., leg. Damboldt & Dittrich, 1968; *Hirtellina*: **c**, Achäne und **d**, Pappus (teilweise entfernt) von *H. fruticosa* (L.) Dittrich, leg. Greuter 7791.

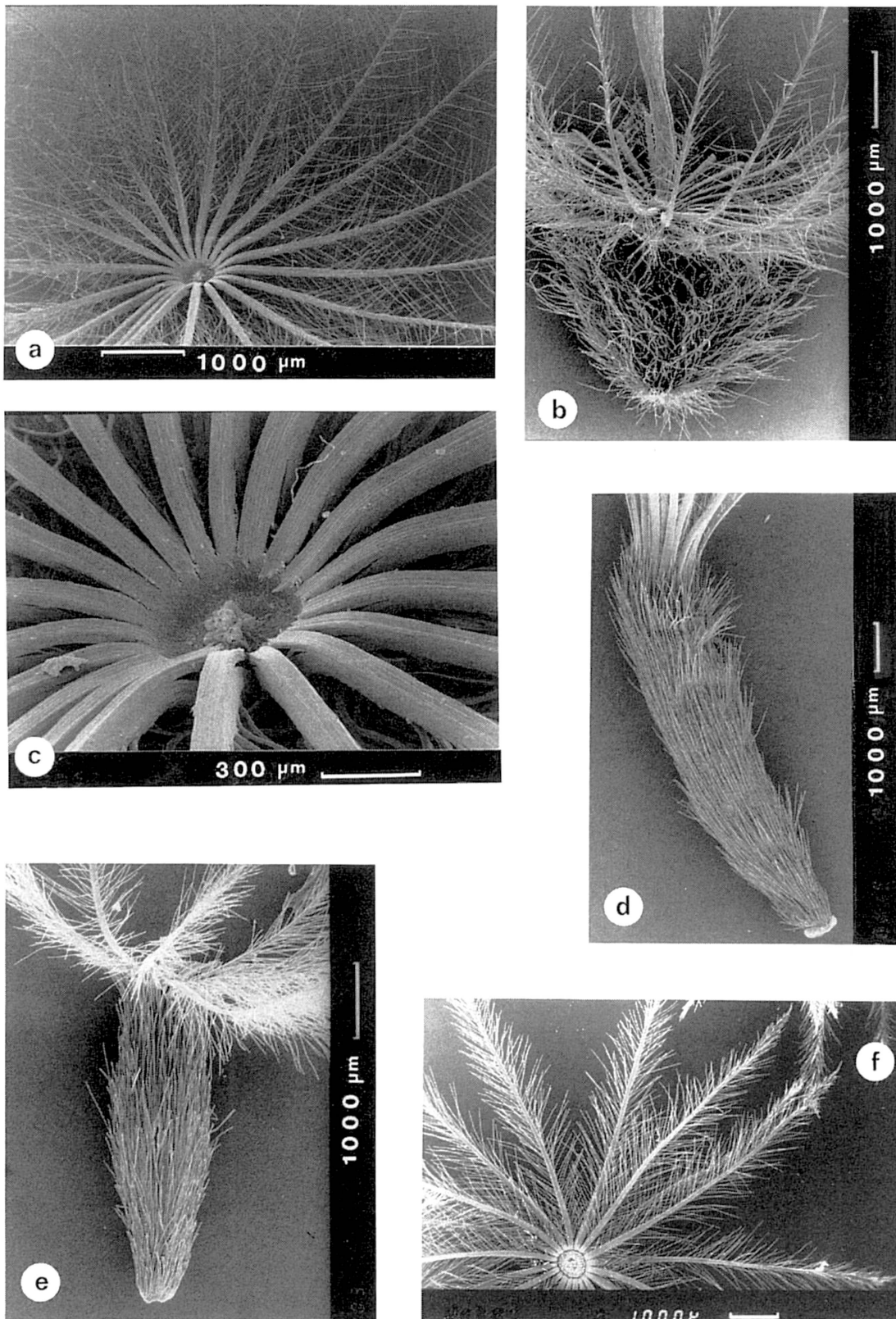


Fig. 4. – *Atractylis humilis* L.: **a**, Pappus; **b**, Achäne; **c**, apikales Achänenende mit Pappusinsertion, leg. Dittrich 17; **d**, *Chamaeleon cuneatus* (Boiss.) Dittrich, Achäne, leg. Pabot A 1420; *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC., **e**, Achäne; **f**, Pappus (Aufsicht), leg. Zimmermann 268.

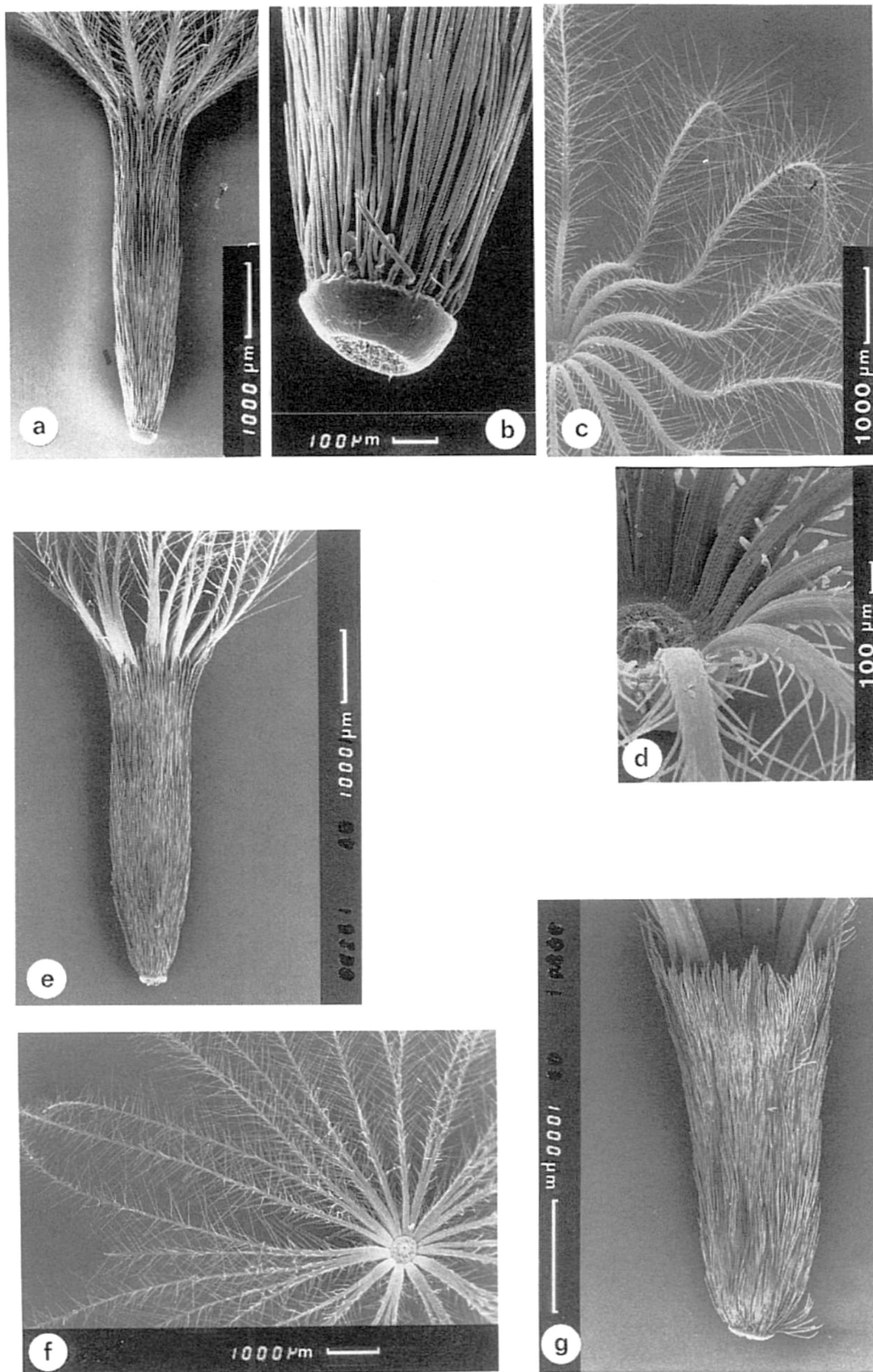


Fig. 5. – *Thevenotia scabra* Boiss., **a**, Achäne und **b**, deren Basis, leg. Bornmüller 4063; *Thevenotia persica* DC., **c**, Pappus und **d**, dessen Insertion am apikalen Achänenende, leg. Pabot 1960; **e**, *Carlina frigida* Boiss. & Heldr. subsp. *frigida*, Achäne, leg. Guiccardi 397; *Carlina frigida* Boiss. & Heldr. subsp. *renatae* Dittrich & Meusel, **f**, Aufsicht auf den Pappus; **g**: Achäne, leg. Davis 9721.

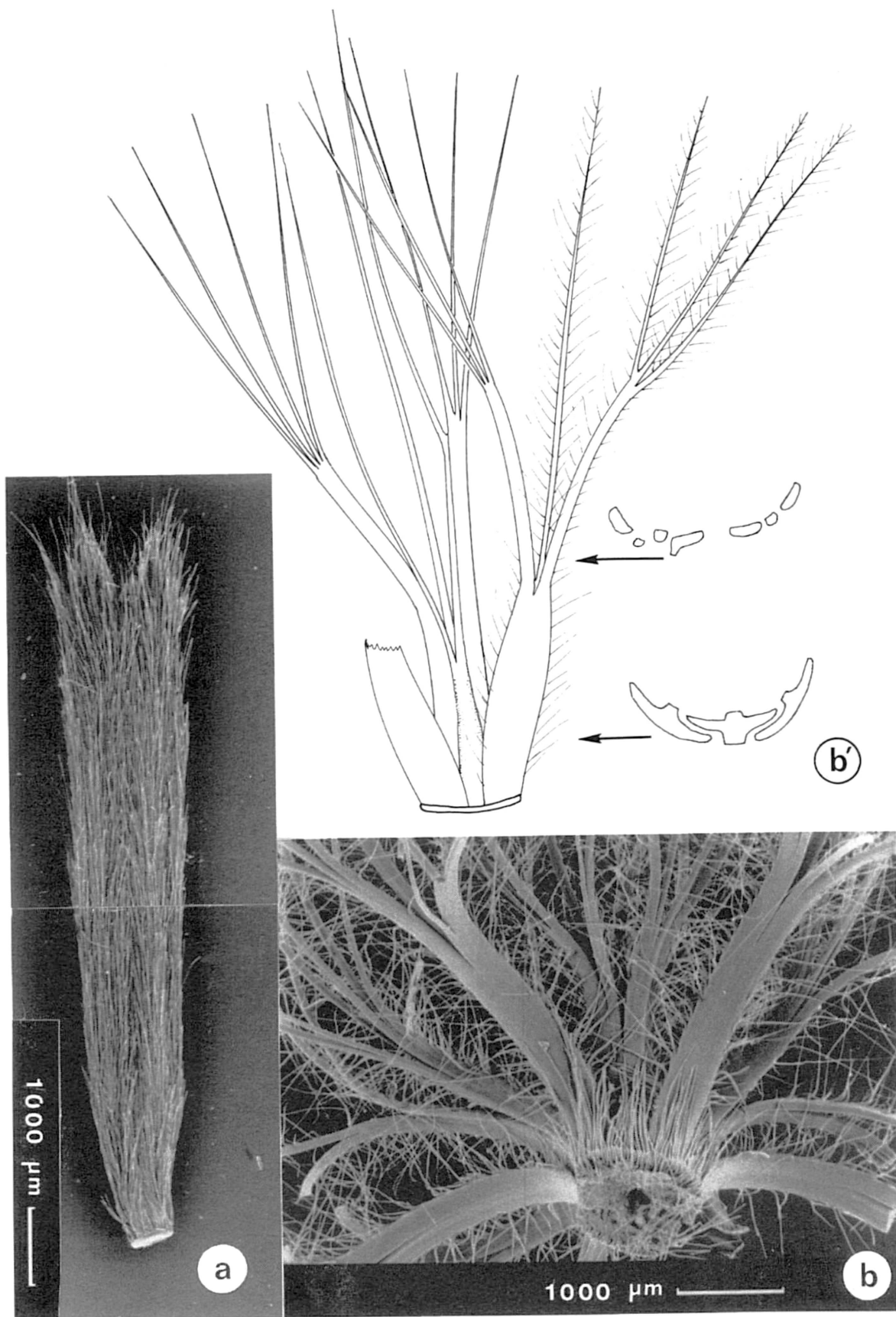


Fig. 6. – *Chamaeleon gummiifer* (L.) Cass., **a**, Achäne ohne obere Perikarpkalotte; **b**, Aufsicht auf den Pappus und das sich bei der Reife mit ablösende apikale Perikarpende; **b'**, Pappus halbschematisch, leg. Ross 155.

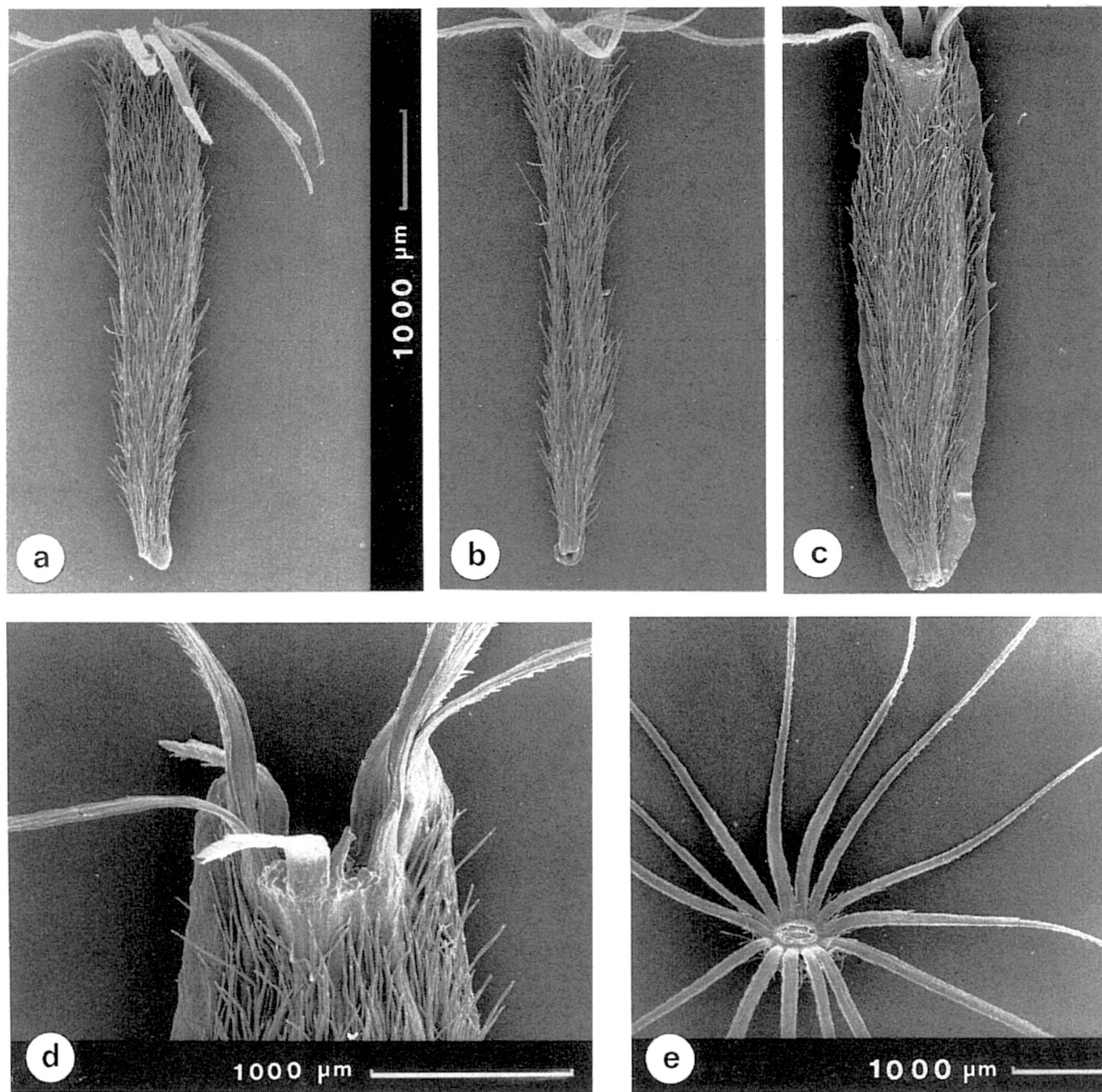


Fig. 7. – *Amphoricarpos autariatus* Blečić & Mayer, **a**, laterale und **b**, ventrale Ansicht einer Achäne der Köpfchenmitte; **c**, ventrale Ansicht einer randständigen Achäne und **d**, apikales Ende einer solchen; **e**, Aufsicht auf den Pappus. Maßstab bei a-c der gleiche, leg. Maly 1908.

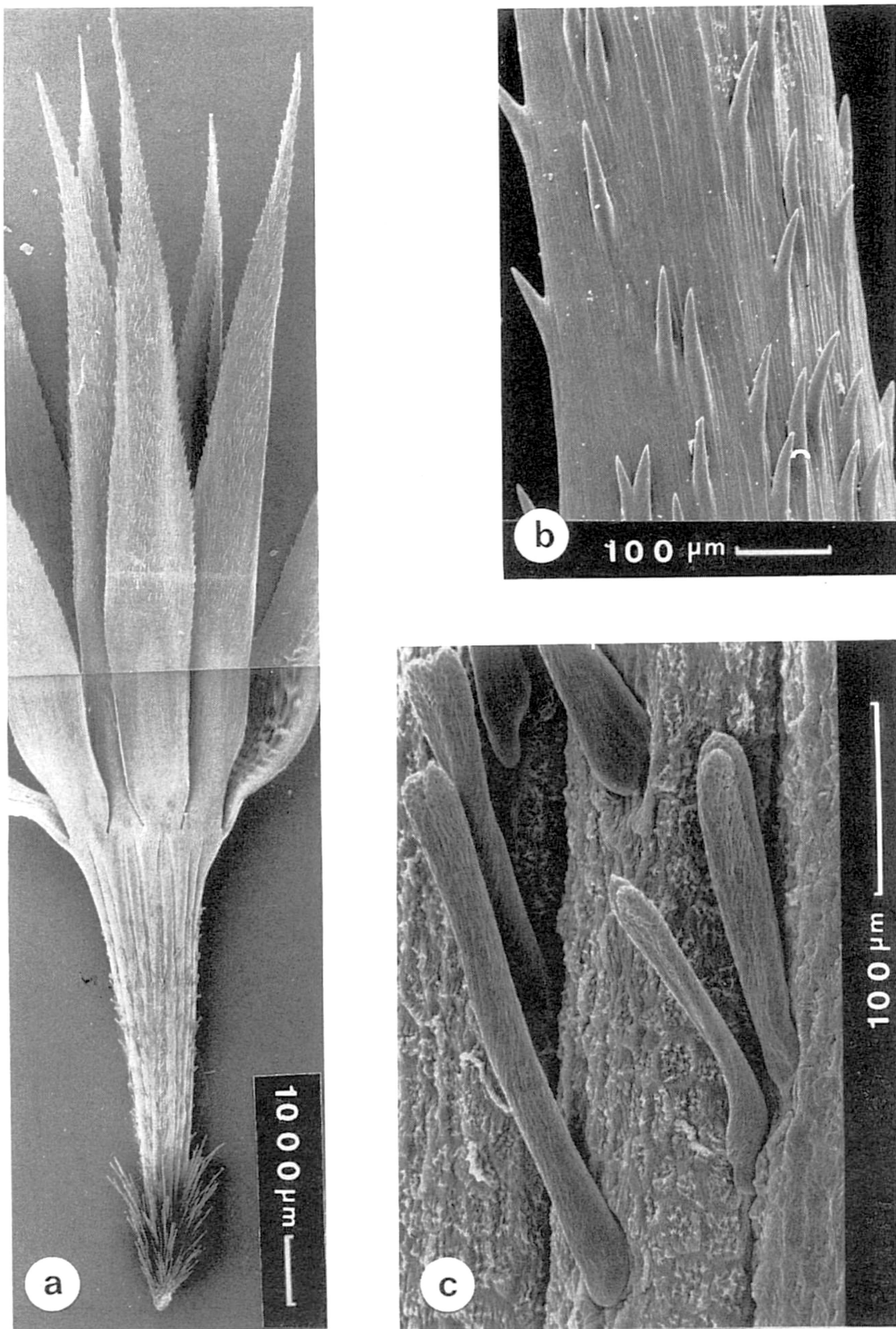


Fig. 8. – *Chardinia orientalis* (L.) O. Kuntze, **a**, Achäne; **b**, Außenseite einer Pappusschuppe (Ausschnitt); **c**, Zwillingshaare aus dem mittleren Achänenbereich, leg. Yıldırım 1544.

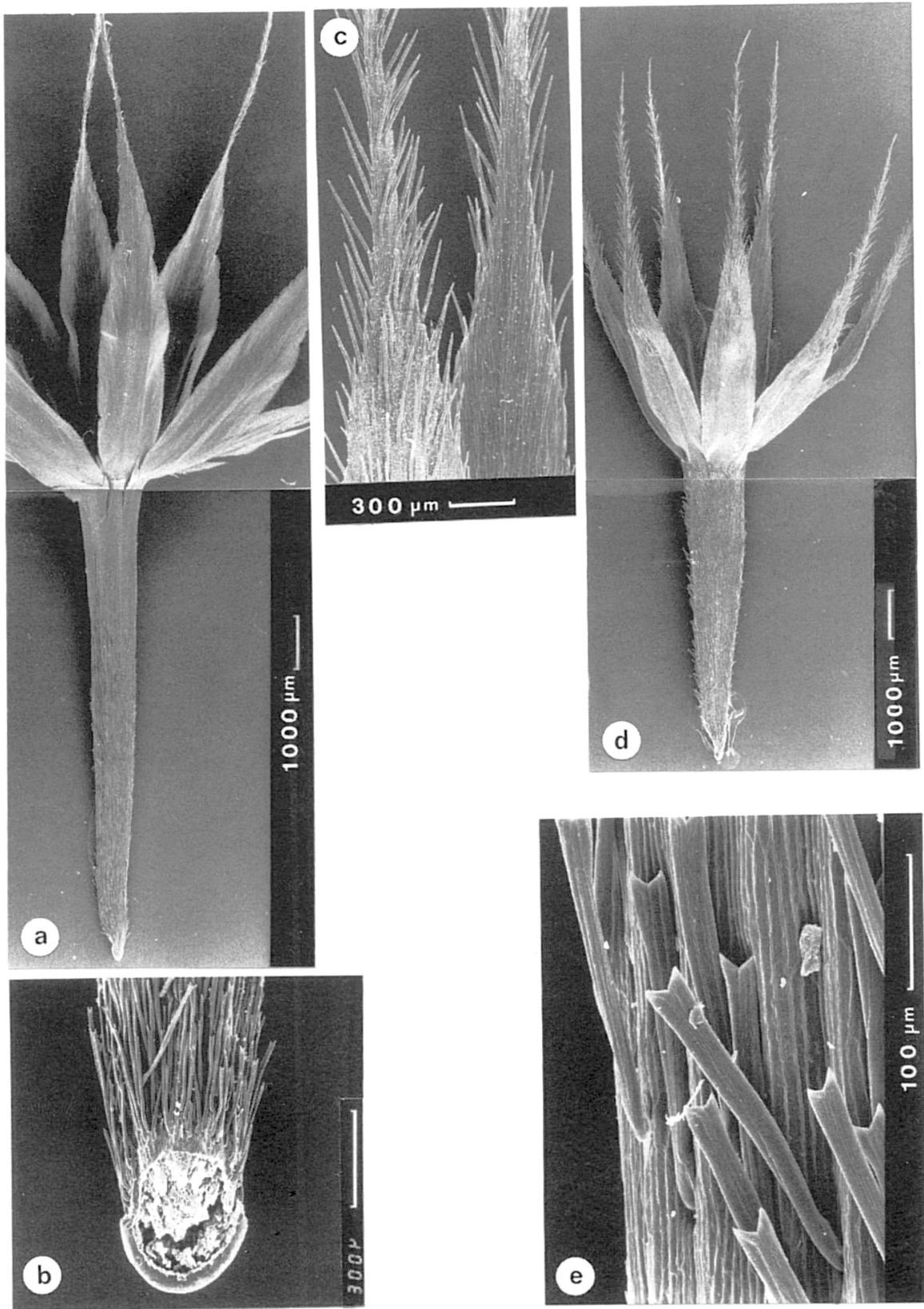


Fig. 9. – *Siebera pungens* (Lam.) J. Gay, **a**, Achäne und **b**, deren Ablösungsstelle, leg. Post 609; *Siebera nana* (DC.) Bornm.: **c**, Pappusschuppen (Ausschnitt aus dem apikalen Teil); **d**, Achäne; **e**, Zwillingshaare der Achänenoberfläche, leg. Rech. f. 49305.

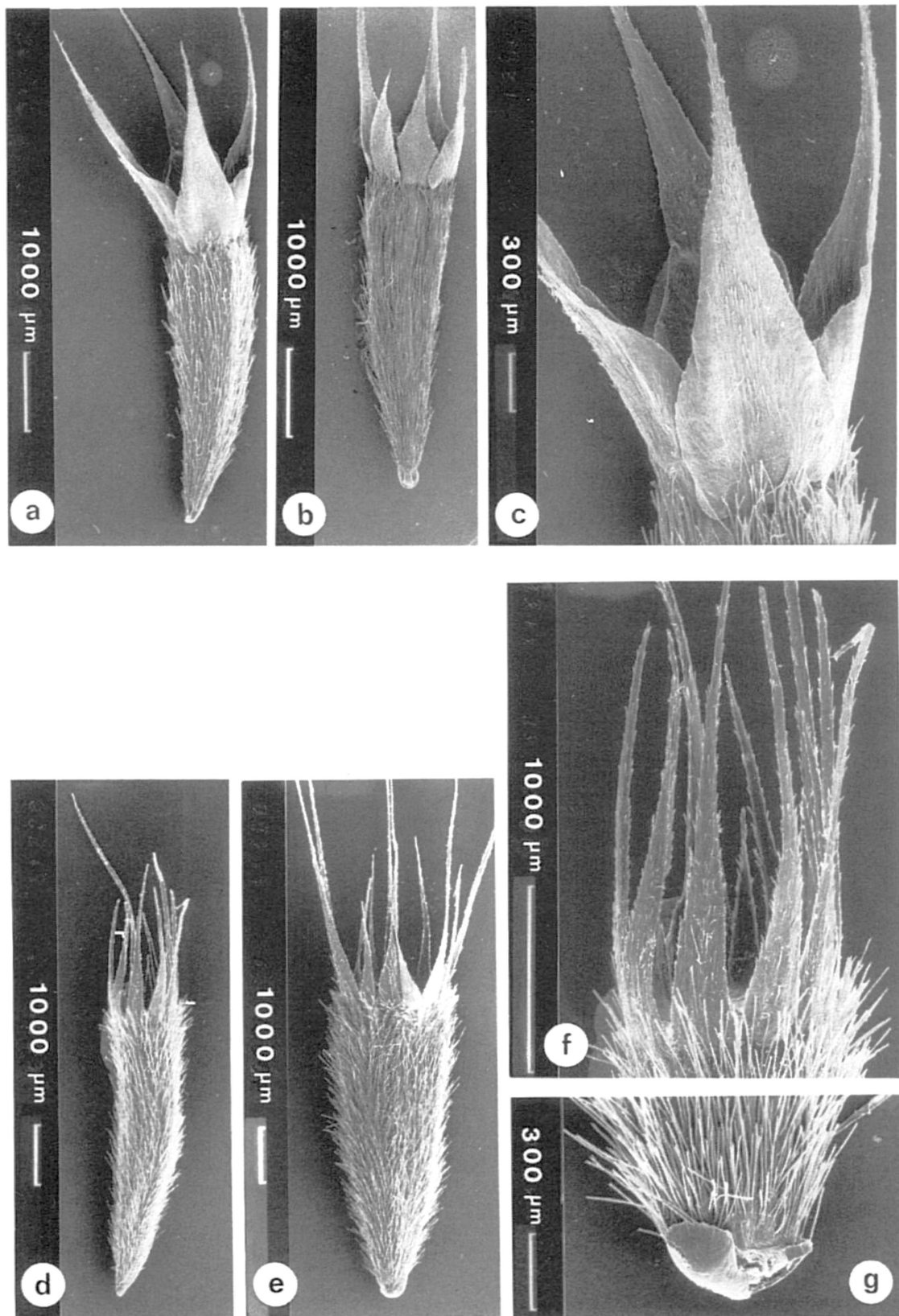


Fig. 10. – *Xeranthemum annuum* L., **a**, laterale und **b**, ventrale Ansicht der Achäne; **c**, Pappus, leg. Greuter 11271; *Xeranthemum cylindraceum* Sibth. & Sm., **d**, laterale und **e**, ventrale Ansicht der Achäne; **f**, Pappus; **g**, Ablösungsstelle (zur rechten Bildseiteweisend), leg. Hohenacker 1363.

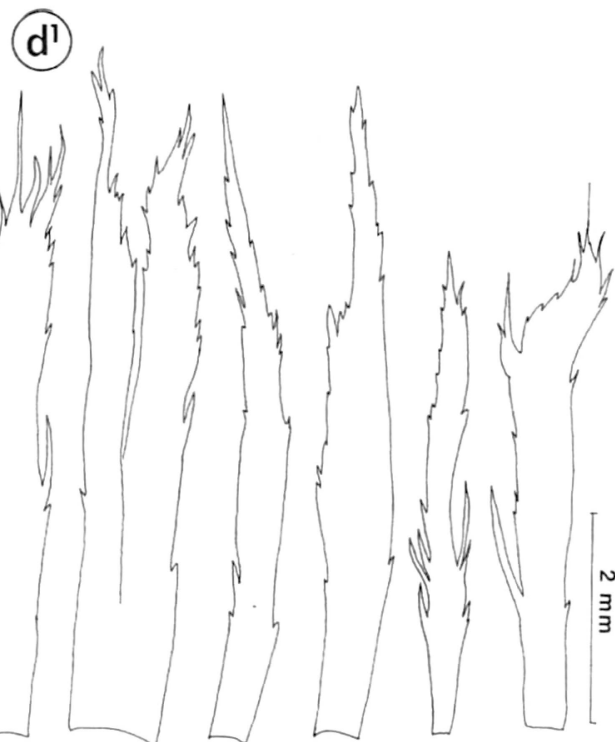
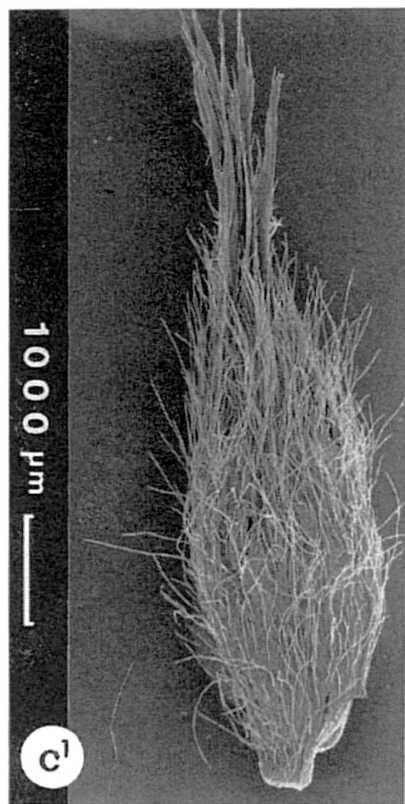
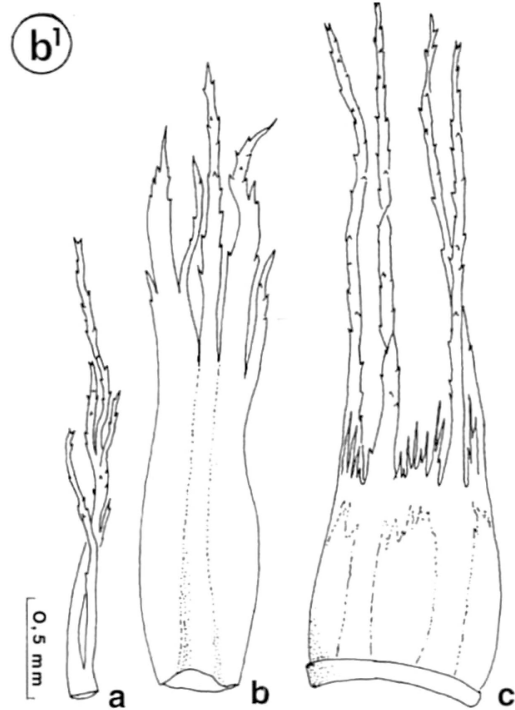
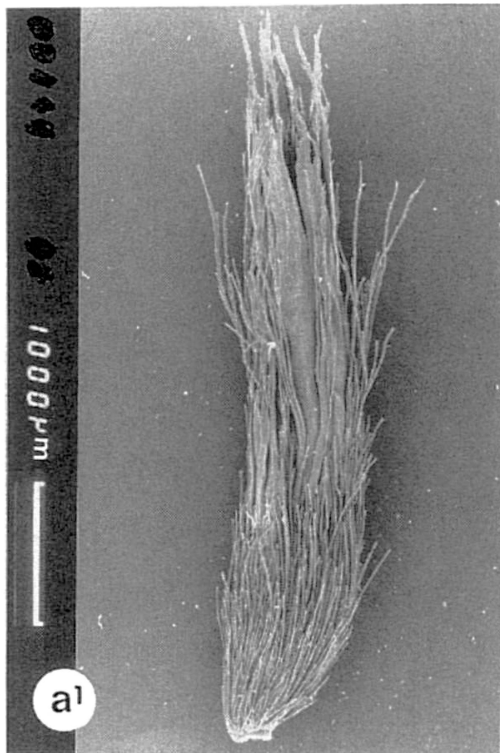


Fig. 11. – *Cousiniopsis atractyloides* (Winkler) Nevski, **a'**, Achäne; **b'**, ihr dreifacher Pappus, **a**, Borste des äußeren, **b**, eine der 5 freien Schuppen des mittleren und **c**, 4 der 5 verwachsenen Schuppen des inneren Pappus, leg. Podlech 21658; *Cardopatum corymbosum* Pers., **c'**, Achäne; **d'**, Pappusschuppen einer Achäne, leg. Pabot 1951.

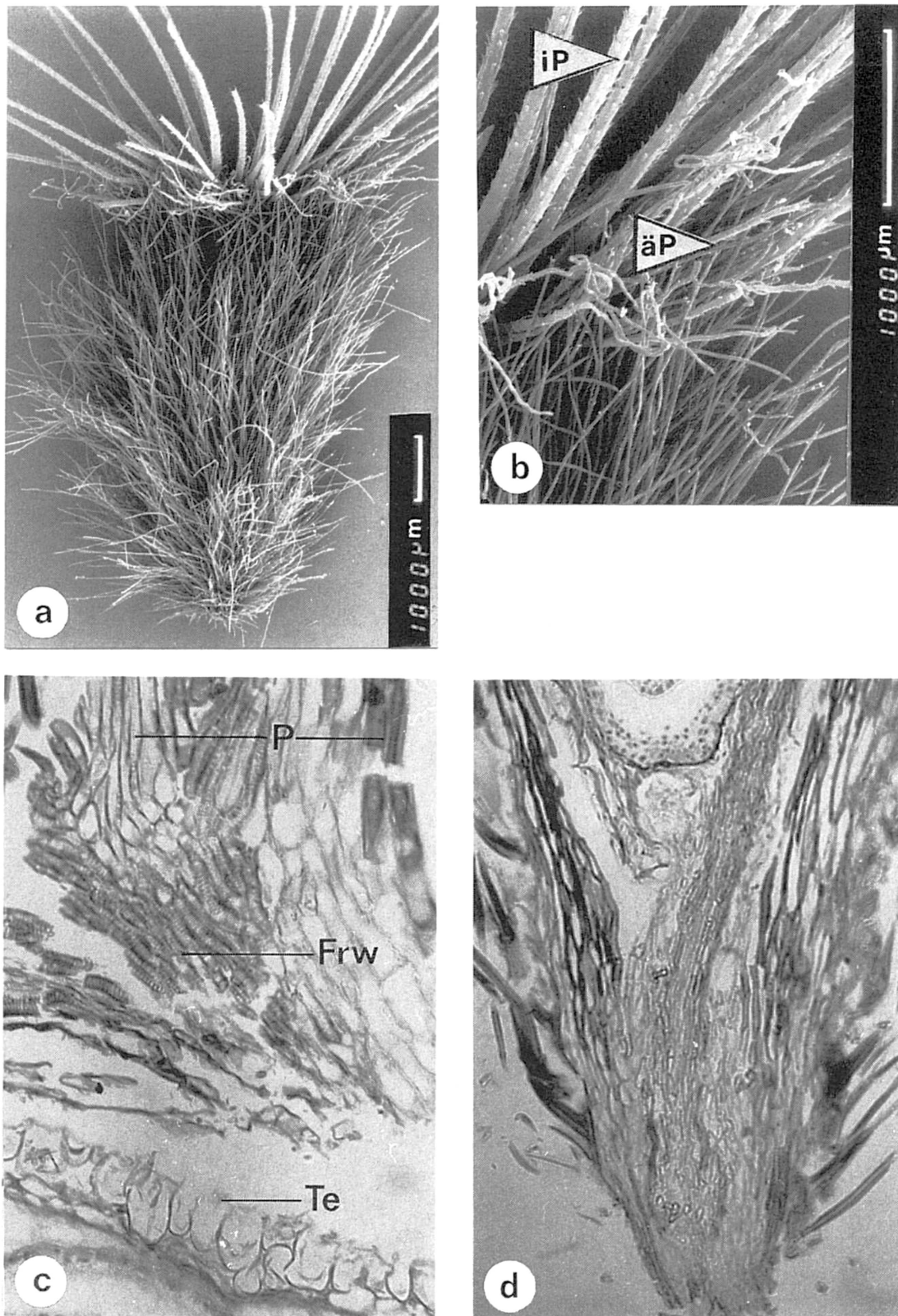


Fig. 12. – *Tugarinovia mongolica* Iljin: **a**, Achäne; **b**, Apikaler Teil der Achäne mit doppeltem Pappus (Pfeile: äP = äußerer und iP = innerer Pappus); **c-d**, Längsschnitt durch den apikalen (**c**) und den basalen (**d**) Bereich der Achäne, leg. Zho 8201. Abbildungsmaßstab von **c**: 168:1 und von **d**: 80:1.

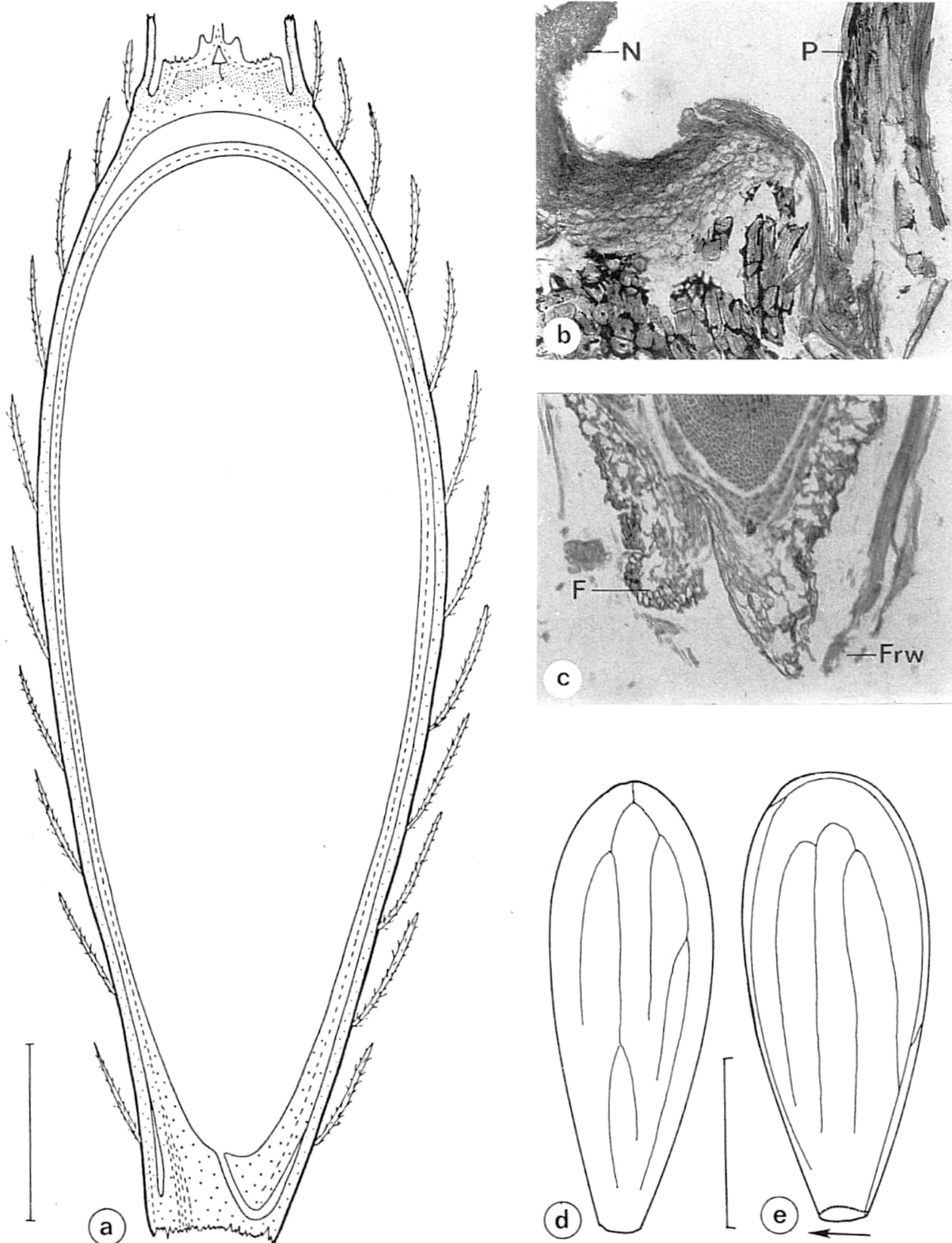


Fig. 13. – *Echinops chlorophyllus* Rech. f.: **a**, Halbschematischer Längsschnitt durch die Achäne; **b**, Apex und **c**: Basis der Achäne; **d-e**, Leitbündelverlauf in der Testa: laterale (**e**) und adaxiale (**d**) Ansicht; leg. Podlech 19182/N° 1077. Maßstab von **a**: 1 mm, von **d-e**: 0,5 mm. Abbildungsmaßstab von **b**: 168:1 und von **c**: 80:1. Pfeil: adaxiale Orientierung.

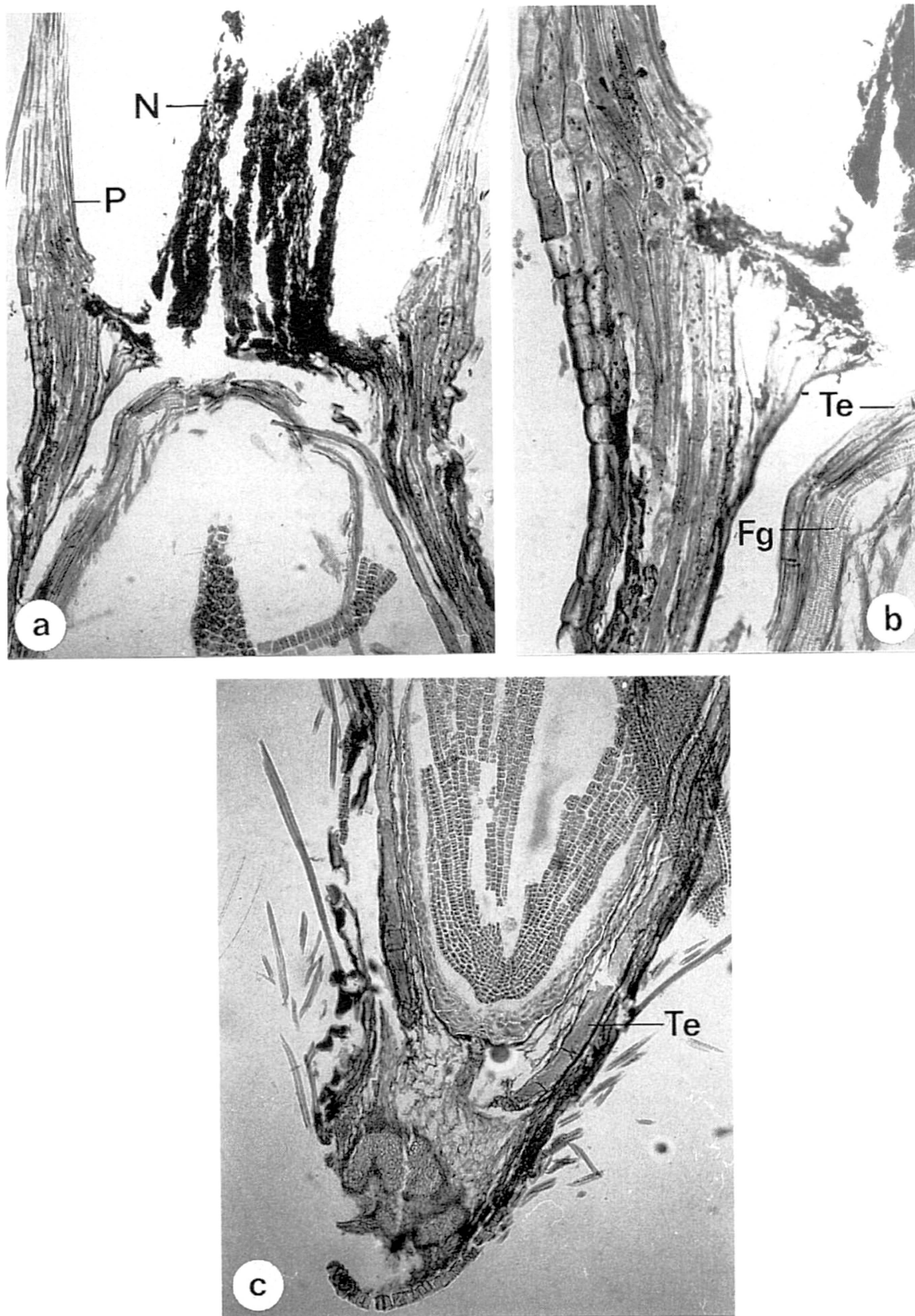


Fig. 14. – *Hirtellina fruticosa* (L.) Dittrich: a-b, Längsschnitt durch den apikalen Achänenbereich und c, Achänenbasis längs; leg. Greuter 7791. Abbildungsmaßstab von a. und c. 80:1; von b. 200:1.

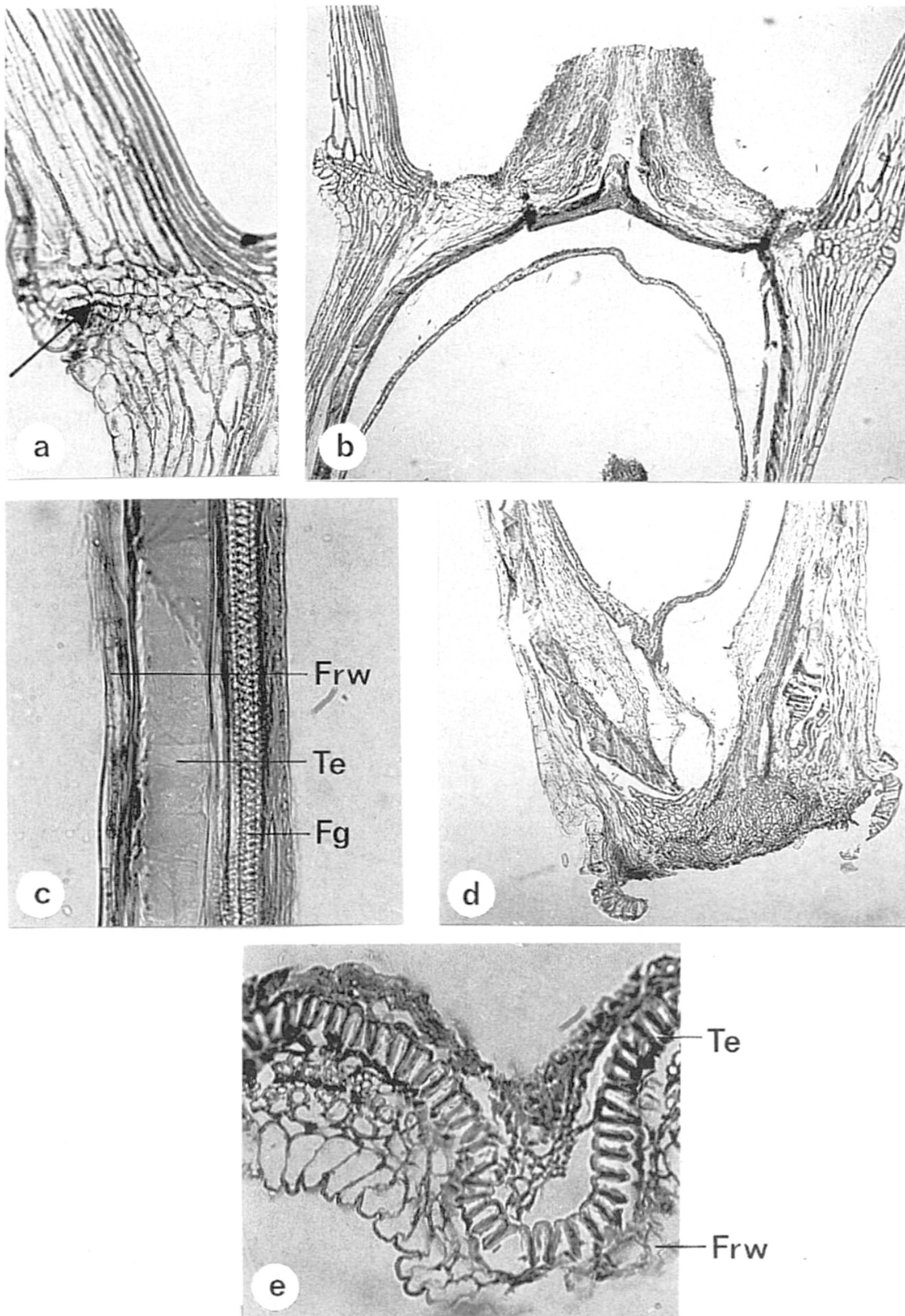


Fig. 15. – *Staehelina dubia* L.: **a-b**, Längsschnitt durch den apikalen Achärenteil, in **(a)** das Ablösungsgewebe des Pappus zeigend (Pfeil); **c**, Achänenwand im lateralen Achänenbereich längs; **d**, Achänenbasis längs; **e**, Achäne quer (Ausschnitt); leg. Damboldt & Dittrich 1968. Abbildungsmaßstab von **a** und **c**. 200:1, von **b** und **d**. 80:1 und von **e**. 410:1.

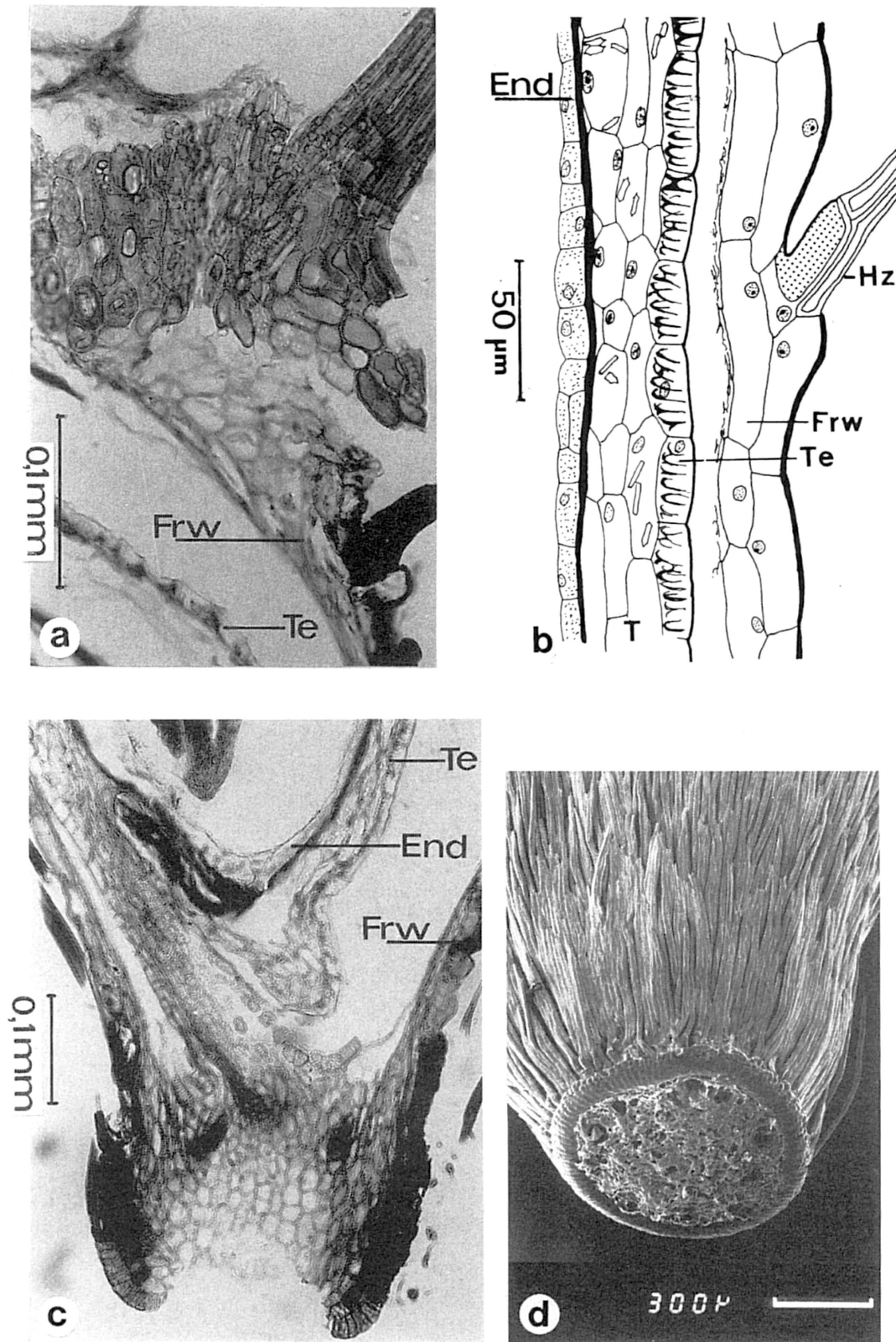


Fig. 16. – *Carlina canariensis* Pit. in Pit. & Proust: **a-c**, mediane Längsschnitte durch den apikalen Bereich der Achäne (**a**), durch den lateralen Bereich (**b**) der Frucht (verändert nach Dittrich, 1985) und (**c**) durch die Fruchtbasis; **d**, Abbruchstelle der Frucht von *Carlina acanthifolia* All.subsp. *utzka* (Hacq.) Meusel & Kästner, die ringförmig verstärkten Karpellränder und die Einmündungen der 10 Längsgefäße zeigend.

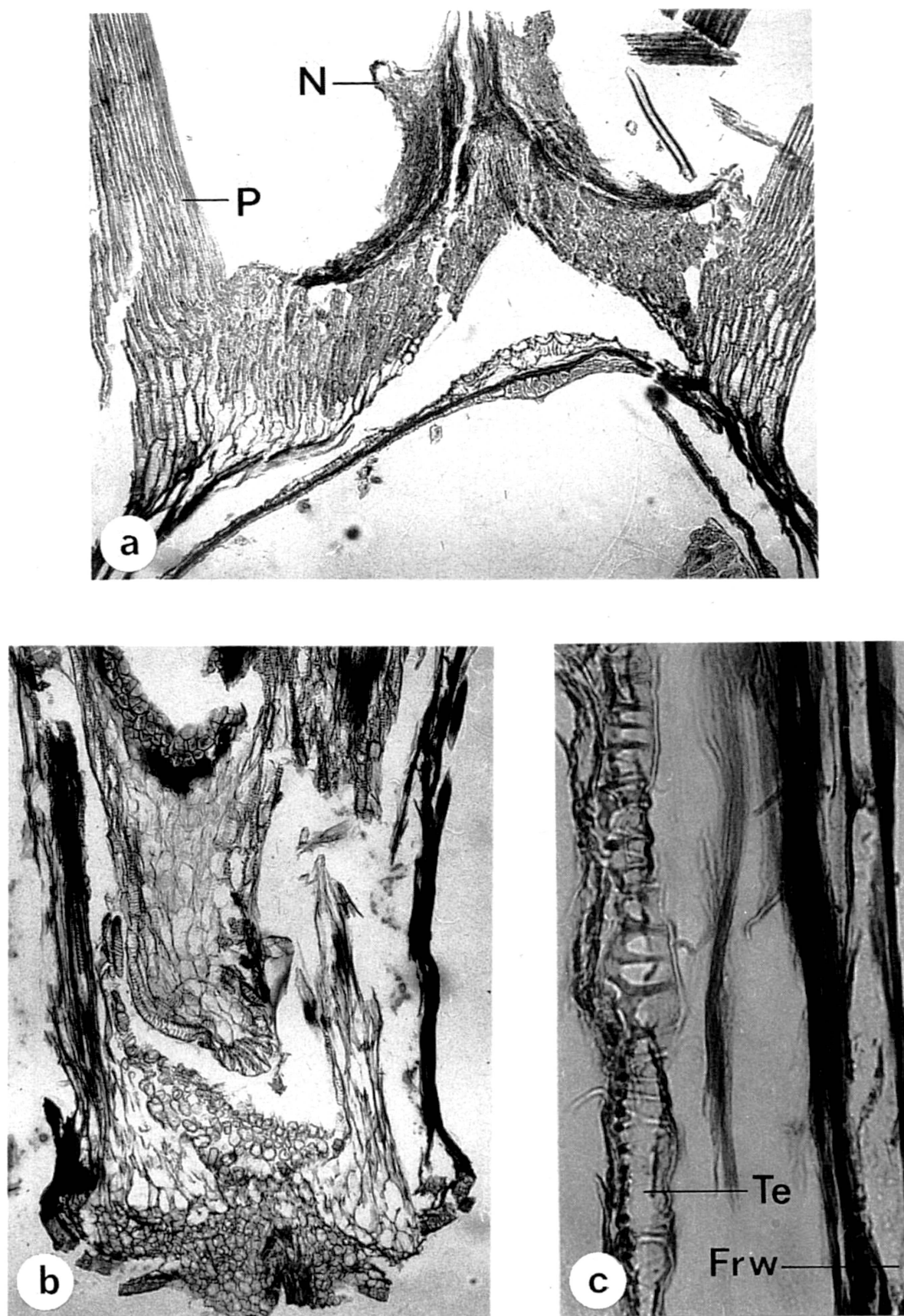


Fig. 17. – *Chamaeleon cuneatus* (Boiss.) Dittrich: **a**, apikaler Achänenbereich längs; **b**, Längsschnitt durch die Basis einer Frucht; **c**, Achänenwand im mittleren Bereich längs; leg. Pabot *A 1420*. Abbildungsmaßstab von a,b. 80:1 und von c. 410:1.

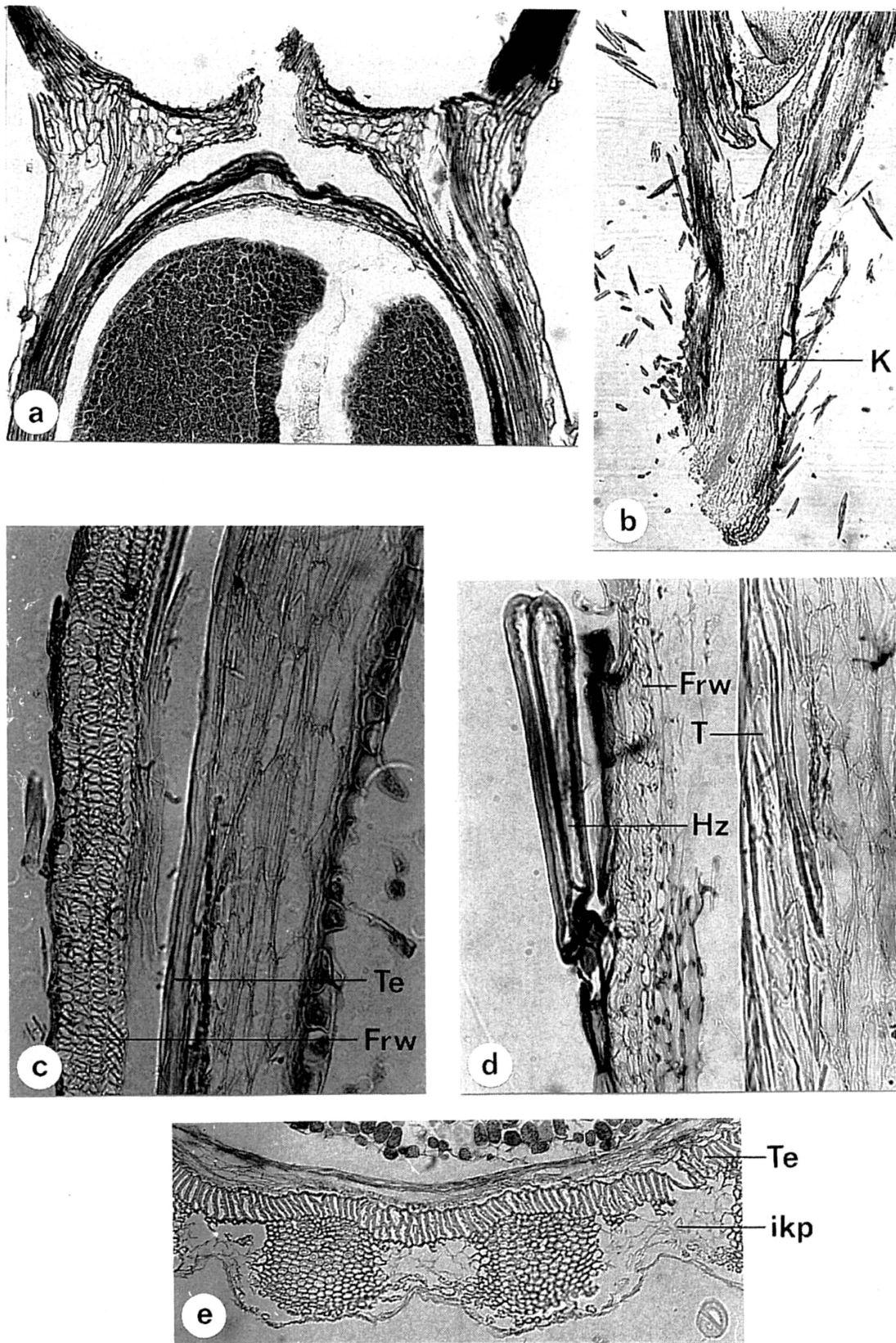


Fig. 18. – Achänenmerkmale in der *Xeranthemum*-Gruppe: a, Längsschnitt durch den Apex einer Achäne von *Amphoricarpos autariatus* Blečić & Mayer subsp. *autariatus*, leg. Maly 1908; b, Längsschnitt durch die Achänenbasis mit dem Karpophor von *Chardinia orientalis* (L.) O. Kuntze, leg. Yıldırım 1544; c: *Xeranthemum annuum* L., laterale Achänenwand längs, leg. Greuter 11271; d-e, *Chardinia orientalis* (L.) O. Kuntze, Achänenwand im mittleren Bereich längs (d) und Achäne quer (e), Material wie bei b.; Abbildungsmaßstab von a. 80:1, b. 41:1, c. 410:1, d. 320:1 und von e. 168:1.

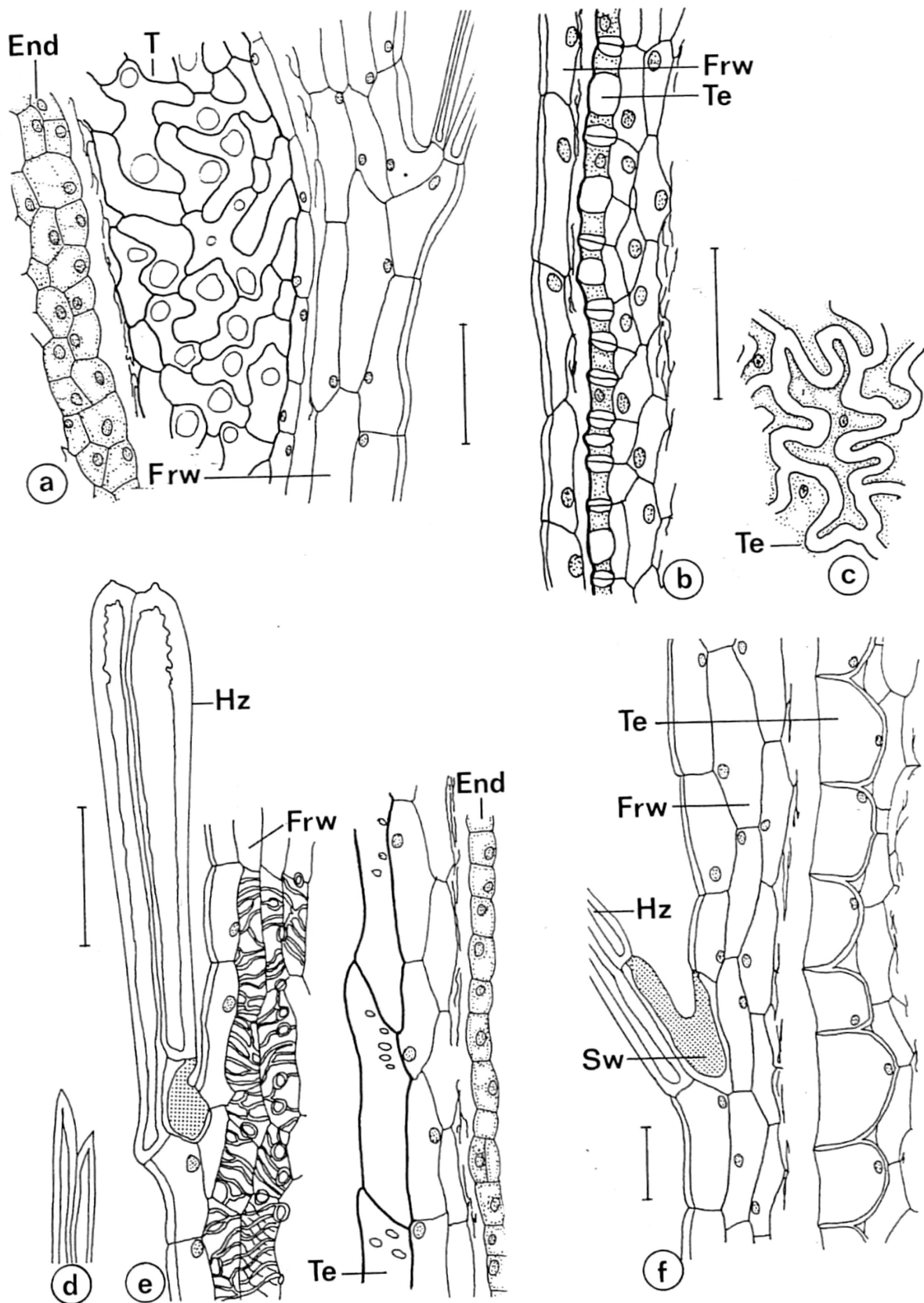


Fig. 19. – Mediane Längsschnitte durch die Achänenwände im lateralen Bereich von: **a**, *Cardopatum corymbosum* Pers., leg. Gandoger 1907; **b-c**, *Cousiniopsis atractyloides* (Winkler) Nevski, mit einem Tangentialschnitt (**c**) durch die Testaepidermis, leg. Vasák 1976; **d-e**, *Chardinia orientalis* (L.) O. Kuntze, mit einer Haarspitze (**d**) von der bürstenartigen Karpophorbehaarung, leg. Yıldırım 1544; **f**, *Tugarinovia mongolica* Iljin, leg. Hanelt 2041. Maßstäbe: 50 µm.