

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
Kapitel:	C. Beschreibender Teil
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: 08.01.2026

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

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 Endospermmantel, 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 apikalnen Achänenrand bis zur Ablösungsstelle – die Pappuslänge wird separat angegeben), und dem Verhältnis von medianer zu transversaler Breite der Achäne (B_m/B_t) 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 (ovate) 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*.

Gekrümmte-walzenförmige Achänen entsprechen den vorigen, nur sind sie zur Abstammungssachse hin etwas gekrümmmt. 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 apikalnen 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 apikalnen 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. *Ovate* 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 (*Staehelina dubia*), bis hin zu halbmondförmigen (*Tugarinovia*) Achänenquerschnitten kommt.

In der Gattung *Amphoricarpus* kommt es bei den randständigen (z.T. funktionell weiblichen oder sterilen Blüten), ± 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 Gewebeänder.

Bei randständigen Achänen können die Pappuselemente, wie beispielsweise in den Gattungen *Amphoricarpos*, *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 fältigen bis kleinen warzenförmigen Wachsklumpchen bedeckt werden (Fig. 8c).

In den meisten Gattungen der *Carlineae* und bei den beiden der *Echinopeae* werden die Perikarpien 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 *Amphoricarpos*, *Chardinia*, *Siebera* und *Xeranthemum*; bei ihnen werden die z.T. parenchymatischen Perikarpien 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 Perikarpien. 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 Perikarpien 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 Drüsensaare 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 Fruchtende 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 *Cardueae* 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 fünflappigen 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 kegelstumpfförmige, 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 löfelförmigen 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. *Carlowizia*) 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 *Staelina*, 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>Staehelina</i>	x					x				x		18-20
<i>Amphoricarpos</i>	x			x ¹					x ²		x	15, 40
<i>Chardinia</i>	x							x		x	x	8-10
<i>Siebera</i>	x							x		x	x	ca. 8
<i>Xeranthemum</i>	x							x		x	x	5, 10
<i>Cardopodium</i>								x ³		x	x	8-10
<i>Cousiniopsis</i>												[30+10+5]
<i>Tugarinovia</i>												[40-45]
<i>Acantholepis</i>	x									x	x	30
<i>Echinops</i>	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-begrenzten, an ihren Basen deutlich eingeschnürten bis kurz gestielten Schuppen von trockenhäutiger starrer Textur; sie flachen sich zu den Rändern und zu den Spitzen hin ab; letztere wie auch die Schuppenunterseite sind gezähnelt 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 gezähnelt 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 ± 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. *Heracantheae*), 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 gezähnelt 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 lateral, 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 (einige Ausnahme: *Staehelina*) 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, kleinlumigen Parenchymzellen aufgebaut wird.

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

Bei den in den *Staehelina*- 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 *Staehelina* 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 *Staelhelia* 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 *Cardopatium* 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 (*Cardopatium*).

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 (*Amphoricarpos*) oder ± lateral/adaxial (*Xeranthemum*-Gruppe) orientiert.

Zur Basis hin sind die beiden Karpelle im allgemeinen mehrschichtig und setzen sich aus einer Epidermis und einem ± 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 weißen, glänzenden Gewebespangen 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 Längsgefäß 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 gedrungen 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 fünflappige 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, ± 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 bebarteten 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 Fruchtendes, die als Mesokarp zu bezeichnen sind, bestehen aus ± langgestreckten Zellen mit stark verdickten, verholzten und fein getüpfelten Zellen, zwischen denen ein großlumiges, mit Phytomelanen gefülltes Interzellulärsystem 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 ± 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 Gefäßen 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 vielzellige, mehrzellreihige, rauen 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 halbkuglichen oder kugeligen 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, Griffel spitze 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.: Turkei, près de Makrikeny, 18.10.1896, Aznavour (G), **M, A**; Wien, Alpengarten Belvedère, 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. *Staehelina*-, 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 gedrungen 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 Schatzellen bzw. mit einer teilweise reduzierten Schatzelle – 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 Schatzellen jedoch getrennt bleiben (Fig. 19a), oder die Schatzelle der unteren Basalzelle ist kürzer als die apikale und bleibt mit der der oberen verbunden; Schwelldolster, wie sie sonst in der oberen Basalzelle ausgebildet werden, fehlen hier. Die 1-2 subepidermalen Zelllagen 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.

Sekretionsgefäß 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 Zelllagen 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 *Staehelina* 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 ± deutliche Einschnürung festzustellen, ohne daß es zu einer eigentlichen Apikalplattenbildung kommt; durch eine darunter liegende, ± 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 *Perikaroberfläche* ist ± 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		(<i>Hirtellina</i>)			(<i>Staehelina</i>)	
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			kaul		
- längre	ca. 1.2	ca. 1.5		-		
- farbe	weißlich			-		
Pappus (mm)			einfach und einreihig			
Borsten	bleibend			abfallend		
- anzahl			18-20			
- längre	8.0-10			(14)-18-20		
- gliederung	Grundelement + 2-5 Teilborsten		Borstenhachis 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 Zelllagen 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* vergleiche; 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 Zelllagen, bestehen aus langen, englumigen, wenig getüpfelten Sklerenchymfasern mit stark verdickten und verholzten Zellwänden; auswärts folgen dann 4-6 Zelllagen 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. lobelia* 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, insbesondere 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, rauhen 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 & Burtt (= *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 Metozi, 12.8.1891, Sintenis & Bornmüller (G), **M**; Makedonien, 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 Gewebespange 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. lobelia*) 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. lobelia* 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 *Staelhelina* 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-Staubblat-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, weiße Gewebespange 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 anatomischen) 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 Längsgefäß 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 ± quadratischen, meist lang bewimperten (besondes 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 Ø von 0,5 mm; oft ist die Anzahl der Pappusborsten ± 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 Diki, Kras (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 gekrümmte, 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 Längsgefäß 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 perikarpiales 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.

*Sekretionsgefäß*e 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 gekrümmmt (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, kegelstumpfförmiges 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, weißen Gewebering (Fig. 16d) oder einer abaxial stehenden Gewebespange 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 Fruchtdimorphismus 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 Perikarpende 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 Perikarpgefäß und das Funikulargefäß eingebettet sind.

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

Zelleinschüsse: 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 eingeengt 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 \pm 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 \pm 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 umgebogen 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 auseinander spreizende Spitzen aus. Die subepidermalen Zellen sind ebenfalls langgestreckt und parenchymatisch.

Die *Perikarbasis* verfügt über kein Karpophor. Sie wird von einem äußerst niedrigen, interzellularfreien 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 gedrungen 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 Zelllagen 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 trügen; 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, ± 5-kantig, mit einem 5-lappigen, apikalen Rand.

Die *Perikarpoberfläche* ist sandfarben und völlig glatt; die meist 5 ± 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, weißen, 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 ± 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* ± 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 Perikarpgefäß abzweigen.

Das *Perikarpgewebe* besteht im lateralen Fruchtbereich zwischen den Längsrippen aus der Epidermis (Fig. 17c): Ihre langestreckten 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 Epideriskragen, 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 Karpellgefäß 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) Längsgefäß 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 μm langen und 30 μm hohen Epidermiszellen sind von prosenchymatischer Gestalt; ihre inneren Tangential- und Radialwände sind durch spangenförmige, ventral oft untereinander verbundene Wandablagerungen verstieft (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 Endospermmantel 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 Gwebering 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 apricic 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 Fruchtes 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 Gewebeläsche 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-ovovate 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 fertig (weibliche Blüten).

b. Anatomische Beschreibung:

Der *apikale Achänenanteil* (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 μm langen und 20 μm 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 Längsgefäß 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.

*Sekretionsgefäß*e 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 Integument spitze 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 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 zusammensetzt; die adaxiale Perikarpseite dagegen ist ± ungerippt und besteht aus schwach ver-

dickten und verholzten, in 2-3 Zellagen 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, Augosto 1908, Maly (G), **M, A**; Jugoslavien, Monte Negro, Gorge de Piva, 1981, C. Silić & D. Djuran (G), **M**.

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

A. neumayeri Vis.: Flora Montenegrina, in alpibus 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, bürstenförmig 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 Fruchtende* 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 Interzellulärsystem entsteht; darüber und über den Längsrippen befindet sich eine 2-lagige, subepidermale Parenchymsschicht, 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 Gewebespange 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 Längsgefäß 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 -gefäß. Die 3 restlichen Längsrippen des abaxialen Karpells verschmelzen zur oben erwähnten Gewebeläsche; kurz vor dem Karpellrand fusioniert das mediane Karpellgefäß mit dem des Funikulus und endet wie die beiden restlichen Karpellgefäß 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 Tangetialwände 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 Zellagen 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 Zellage starken Gewebesack, der im Mikropylarbereich einen mehrschichtigen Zellkomplex aufweist. Die Mediane des Embryos steht im rechten Winkel zu 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 Längsgefäß 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 verjüngen 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 Längsgefäß vereinigen sich hier und münden nun in das im Parenchymgewebe gelagerte horizontale Ringgefäß ein.

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

Untersuchte Arten (1/1):

C. orientalis (L.) O. Kuntze: Türkei, B7, Erzincan, Kemah, above Maksutusagi Köy, 1300 m, 26.5.1979, Yıldırımlı 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, ± anliegenden Haaren relativ dicht bedeckt (Fig. 9d).

Die *Ablösungsstelle* erhält durch die löffelartig 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, begrannten, 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, runde Tüpfel ebenso hoch wie die Höhe der Zellen sind; nach innen wird dieser Gewebering durch 4 Zellagen ± 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 Pappusgefäß und zweitens die 5 die Kron-Staubblatt-Röhre und den Stylus versorgenden Gefäß 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 Perikarpgefäß 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 Gewebeläsche, 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 zusammengeschobener, subepidermaler Zellreste. Das ausgesprochen starke Funikulargefäß wird allseits von langgestreckten Parenchymzellen umhüllt und verläuft unverzweigt von der Ablösungstelle 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 ± 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 weiße, 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, begrannten, 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 Interzellulärsystem. 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 ± zerdrückte Zellagen parenchymatischen Testagewebes. Die abgerundete Integument spitze 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 Integument spitze 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. annum 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. squarrosum Boiss.: Iran, Ardebil, Fakhrabad, 1250 m, 29.7.1972, Foroughi 6753 (G), **M**; Aschkhabad, 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 Längsgefäß (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 Gynoecium 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 Perikarpgefäß, 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 Epideriszellen, 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 vorgelagerte, 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 Epideriszellen 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 gedrungen obovat, 1,6-1,8 mm lang, 1,2-1,4/1,2 (Bm/Bt) mm breit, einen ± 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 begrannte, 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 Abstammungssachse hin geneigt und überragt den im apikalen Bereich verjüngten Achänenkörper mit einem tellerförmigen Rand, der in Längsschnitten als ein relativ flacher Gewebevorsprung 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 mehrzelligen Basis den größten Teil des tellerartigen Vorsprungs des apikalen Fruchtes. 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 ± 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 µm langen und 10 µm 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 Zellagen 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.

Sekretionsgefäß 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 Zellagen 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 dünnerne 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**.