

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 45 (1990)
Heft: 1

Artikel: Die Gattung Adenocaulon (Compositae) : I. Morphologie
Autor: Bittmann, Magdalena
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879701>

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: 12.01.2026

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

Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): I. Morphologie

MAGDALENA BITTMANN

ABSTRACT

BITTMANN, M. (1990). Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): I. Morphologie. *Candollea* 45: 389-420. In German, with English and German abstract.

On the basis of herbarium material the author presents a survey of the morphology of the five species of *Adenocaulon* illustrated by several plates. A key to the species is given as well as a detailed description of the genus.

ZUSAMMENFASSUNG

BITTMANN, M. (1990). Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): I. Morphologie. *Candollea* 45: 389-420. Auf Deutsch, mit englischer und deutscher Zusammenfassung.

Anhand zahlreicher Untersuchungen an Herbarmaterial gibt der Autor einen Überblick über die Morphologie der fünf *Adenocaulon*-Arten. Eine genaue Gattungsbeschreibung und ein Artenschlüssel sind enthalten.

A. Einleitung

I. Problemstellung

1830 beschrieb HOOKER eine neue, durch ihre drüsigen Früchte auffallende Compositen-Gattung: *Adenocaulon* Hook., mit der nordamerikanischen Typusart *Adenocaulon bicolor* Hook. Eine weitere neuweltliche Art wurde 1831 beschrieben, *Adenocaulon chilense* Less. aus dem südlichen Südamerika. 1851 wurde mit *Adenocaulon himalaicum* Edgew. aus Ostasien und dem Himalaya ein altweltlicher Vertreter der Gattung entdeckt. BLAKE fügte 1934 noch eine Art hinzu, *Adenocaulon lyratum* Blake aus Zentralamerika.

Die Gattung besitzt somit ein stark disjunktes Areal. Aber auch in weiterer Hinsicht ist *Adenocaulon* bemerkenswert: Die Gattung wurde seit ihrer Erstbeschreibung nicht weniger als fünf verschiedenen Tribus zugeordnet, den *Senecioneae*, *Inuleae*, *Heliantheae*, *Anthemideae* und *Mutisieae*. In der umfassenden Übersicht zu Morphologie und Systematik der *Compositae* von HEYWOOD & al. (1978) wird *Adenocaulon* keiner der Tribus zugerechnet. Die systematische Stellung innerhalb der Familie ist also unklar.

Auch die Artabgrenzung ist umstritten, vor allem hinsichtlich der holarktischen Sippen.

II. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden fast ausschließlich an Herbarmaterial durchgeführt. Es wurde von folgenden Botanischen Sammlungen zur Verfügung gestellt, wofür ich den Direktoren der Herbarien danken möchte (Abkürzungen nach Index Herbariorum: HOLMGREN & al., 1981): A, B, E, G, GH, GOET, JEPS, K, M, NY, PE, PHIL, UC. Zusätzlich waren mir Belege aus den Privat-

herbarien von Herrn Prof. Dr. J. GRAU und Herrn Dr. B. HELLWIG, beide München, zugänglich, wofür ich ihnen herzlich danken möchte. Die Herbarbelege aus Tokyo wurden mir leider nicht zur Verfügung gestellt.

Frisches Achänenmaterial erhielt ich von den Herren G. B. STRALEY, Botanical Garden, University of British Columbia, Vancouver, T. F. DANIEL, Golden Gate Park, San Francisco, und R. J. TAYLOR, Western Washington University, Bellingham, wofür ihnen herzlichst gedankt sei.

Blütenproben, Früchte und Sproßstücke wurden in entspanntem Wasser erweicht oder kurz aufgekocht. Von Blütenteilen wurden Präparate in einem Chloralhydrat/Gummi-arabicum-Gemisch (HERBORG, 1987) angefertigt. Zur Aufhellung der intensiv gefärbten Drüsenhaare wurde eine Chloralhydrat/Milchsäure (90%)/Phenol-Mischung im Verhältnis 1:3:1 benutzt. Die Untersuchungen und Zeichnungen wurden an einem WILD-Binokular mit Zeichentubus bzw. einem LEITZ-Mikroskop Laborlux K mit Zeichentubus ausgeführt. Habitus- und Blattzeichnungen wurden anhand von 1:1-Kopien von Herbarbelegen erstellt.

Ergänzende Untersuchungen zur Blütenmorphologie konnten an Mikrotomschnittserien von *A. himalaicum* durchgeführt werden, die mir dankenswerterweise von Frau Dr. E.-M. THIELE überlassen wurden. Die Schnittserien waren nach der üblichen Paraffin-Methode hergestellt und mit Safranin/Astrablau gefärbt worden.

Für die Betrachtung mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) wurden Achänen und Sproßstücke 24 Stunden in Extran neutral unter Vakuum erweicht, dann ebenso lange in FAA fixiert und bis zum 70%igen Alkohol hochgeführt. Anschließend wurden die Proben mit Formaldehyd-dimethyl-acetal entwässert (Methode nach GERSTBERGER & LEINS, 1978), in einer 'Critical-point'-Anlage getrocknet und mit Gold bedampft. Die REM-Aufnahmen wurden mit einem CAMSCAN III am Conservatoire botanique Genève durchgeführt.

Die untersuchten Pollenkörner wurden nach der Methode von ERDTMAN (1943) in Schwefelsäure und Essigsäureanhydrid acetolysiert und für die REM-Untersuchung mit Gold bedampft. Die Exinenschnitte wurden vor dem Bedampfen auf dem Objektträger mit einem feinen Skalpell ausgeführt. Von den Arten *A. nepalense* und *A. lyratum* stand nicht genügend Blütenmaterial zur Verfügung, um ein Acetolyse-Verfahren durchzuführen. Die pollenmorphologischen Untersuchungen beschränken sich daher auf die Arten *A. chilense*, *A. himalaicum* und *A. bicolor*.

Verwendete Abkürzungen und Maßstäbe:

a	—	Antheropodium	k	—	Konnektiv
aa	—	apikales Anhängsel	kn	—	Kommissuralnerven
ach	—	Achäne	mn	—	Mediannerven
ba	—	basales Anhängsel	n	—	Nektarium
f	—	Leitbündel, Faszikel	p	—	Narbenpapillen
fh	—	Fegehaare	pb	—	pistillate Blüte
fi	—	Filament	stb	—	staminate Blüte
h	—	Hüllblatt	t	—	Theke

Wenn nicht anders beschriftet, stehen die Maßstäbe für folgende Längenmaße: gestrichelte Linie = 100 µm, durchgezogene Linie = 1 mm, Pfeil = 5 cm. Ein auf die Spitze gestelltes Dreieck weist auf das mediane Kronblatt hin.

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen recht herzlich bedanken, die meine Arbeit ermöglicht und unterstützt haben, insbesondere bei Herrn Prof. Dr. G. Wagenitz, Systematisch-Geobotanisches Institut Göttingen, für die Überlassung und Betreuung der Arbeit und bei Herrn Dr. M. Dittrich, Conservatoire botanique Genève, der die REM-Aufnahmen ermöglichte.

B. Allgemeiner Teil

Habitus (Fig. 1a-e)

Die Pflanzen der Gattung *Adenocaulon* sind Stauden, die mit einem Wurzelsystem aus verdickter Hauptwurzel und fleischigen Seitenwurzeln (*A. lyratum*) oder einem plagiotrop wachsenden Rhizom mit zahlreichen faserigen, sproßbürtigen Wurzeln überdauern. Die fast immer

unverzweigte, aufrecht wachsende Sproßachse ist mehr oder weniger gleichmäßig wechselständig beblättert, bei *A. chilense* trägt sie nur eine grundständige Blattrosette. Die Sproßachse ist, zumindest an jungen Trieben, dicht behaart, bei *A. nepalense* M. Bittmann spec. nov. und *A. lyratum* zusätzlich durch herablaufende Blattbasen geflügelt.

Blätter

Die Laubblätter sind von unterschiedlicher, für die verschiedenen Arten charakteristischer Form. Außer bei *A. lyratum* mit ausschließlich sitzenden Blättern sind sie mit einem geflügelten Stiel versehen. Die Blattunterseite ist stets mit Peitschenhaaren besetzt, die einen mehr oder weniger dichten Filz bilden. Die Blattoberseite ist kahl oder nur auf den Hauptblattnerven spärlich behaart. Die Blattspreite ist von zarter, in getrocknetem Zustand papierartiger Konsistenz. Linealische oder schmal-lanzettliche, nur wenige Millimeter lange Schuppenblätter bilden die Bracteen der Synfloreszenz.

Haare

Adenocaulon besitzt die typischen Peitschenhaare der Compositen. Dieser Haartyp bildet die filzige Behaarung der Blattunterseiten und der Sproßachsen sowie bei einem Teil der Arten die der Hüllblätter. Nur bei *A. nepalense* finden sich Peitschenhaare auch an den Achänen.

Das auffälligste und namensgebende Merkmal der Gattung *Adenocaulon* (griech. aden, die Drüse; lat. caulis, der Stengel) sind die Drüsenhaare (Fig. 2c-g). Sie finden sich an den Früchten und Synfloreszenzachsen, bei *A. chilense* und *A. bicolor* auch an Achsen des vegetativen Bereichs. *A. lyratum* besitzt drüsenlose Achsen. Hüllblätter von *A. chilense* tragen in seltenen Fällen Drüsenhaare an der Spitze.

Die Drüsenhaare gehören zum Typ der mehrzellreihigen Haare. Während dieser bei den *Compositae* häufige Haartyp (HUMMEL & STAESCHE, 1962) meist zweizellreihig ist, werden die Drüsenhaare bei *Adenocaulon* von 3-6 Zellreihen gebildet. Sie bestehen aus einem Stiel aus mehr oder minder längsgestreckten Zellen und einem Köpfchen, dessen periphere Zellen drüsiger ausgebildet sind (Fig. 2c). Diese Drüsenzellen scheiden eine klebrige Substanz ab. Die Zahl der Köpfchenzellen ist für eine Composite ungewöhnlich hoch. Die Drüsenhaare von Sproß und Früchten unterscheiden sich in Form und Größe. Die Drüsenhaare am Sproß sind kleiner, der Stiel besitzt weniger Zellreihen, das Köpfchen ist oft schlanker. Ist das Drüsenköpfchen abgeflacht, wirken die Drüsenhaare nagelförmig (Fig. 2f,g), bei rundlichem Köpfchen stecknadelförmig (Fig. 2d,e). Die Form des Drüsenköpfchens stellt ein wichtiges Merkmal zur Artabgrenzung dar. Bei *A. nepalense* fällt das Köpfchen durch seine asymmetrische Form auf, da es dem Stiel nicht in der Mitte, sondern etwas seitlich aufsitzt. Der Drüsenstiel ist oft nach proximal gekrümmt, besonders ausgeprägt bei Drüsenhaaren der Achänen von *A. nepalense*. Die Köpfchen sind in ausgereiftem Zustand intensiv violett gefärbt, bei den asiatischen Arten ist auch der Drüsenstiel in die Färbung mit einbezogen.

KARRFALT & KREITNER (1980) untersuchten die Ontogenese der Drüsenhaare am Beispiel von *A. bicolor*: Die Drüsenentwicklung an der Synfloreszenzachse beginnt kurz nach der Bildung des zugehörigen Blütenköpfchens. Die Anlage der ersten Drüsenhaare erfolgt am Internodium basipetal, später werden die Zwischenräume "aufgefüllt". Aus einem epidermalen Primordium entsteht zunächst ein zweizellreihiger Stiel. Durch perikline Zellteilungen werden die Drüsenzellen des Köpfchens abgegliedert und die Zahl der Zellreihen im Drüsenstiel vermehrt. Die Entwicklung der Drüsenhaare am Fruchtknoten verläuft im Prinzip gleich, die Drüsen werden allerdings größer und die Zellen im Innern des Drüsenköpfchens sind stärker gestreckt. Die Entwicklung der ersten Drüsen beginnt am distalen Ende des Ovars und schreitet nach proximal fort.

Die ontogenetische Entwicklung zeigt, daß sich der komplexe Drüsenhaartyp von *Adenocaulon* von den zweizellreihigen Haaren, wie sie für Compositen typisch sind, ableiten läßt. CARLQUIST (1958) beschreibt ähnliche Drüsenhaare aus der Subtribus *Heliantheae-Madiinae*. Drüsenhaare mit vielzelligen Köpfchen sind in der Familie der *Compositae* sonst selten. So treten etwa bei den *Inuleae* und *Eupatorieae* nach DITTRICH (1989) an den Achänen Haare mit einzelligen Köpfchen auf, *Tanacetum*-Früchte besitzen mindestens vierzellige Drüsenköpfchen.

Synfloreszenz

Die Synfloreszenz besitzt stets ein Endköpfchen, ist als Traube, Thyrsus oder thyrsoide Rispe (Fig. 1a-e) ausgebildet und zeigt eine schirmrispige oder schmal-kegelförmige Gestalt. Die Synfloreszenzachsen sind außer bei *A. lyratum* mit Drüsenhaaren versehen.

Köpfchen

Die Köpfchen (Fig. 1f-h) der *Adenocaulon*-Arten haben eine einreihige Hülle aus nahezu gleichgestalteten, fast immer unverwachsenen, krautigen Hüllblättern. Diese sind meist zugespitzteiförmig, auch schmal-lineal oder annähernd rundlich, ganzrandig oder zur Spitze hin fein gezähnt.

Die Hülle ist zu Beginn der Anthese aufrecht schalenförmig (Fig. 1f); während der weiteren Entwicklung des Köpfchens werden die Hüllblätter nach außen umgeschlagen (Fig. 1g), um zur Fruchtreife dem Köpfchenstiel fast anzuliegen (Fig. 1h). Das Receptaculum besitzt keine Spreublätter oder -borsten und ist bei den Arten mit relativ wenigen Blüten eben oder schwach konisch, bei der reichblütigeren Art *A. himalaicum* abgerundet kegelförmig. Die Oberfläche des Köpfchenbodens ist durch die Ablösungsnarben der Fruchtknoten alveolisiert.

Die Köpfchen sind unscheinbar, nur 2,5-4 mm groß, wenigblütig und von fast halbkugelige Form. Sie sind heterogam mit einem Kreis weiblicher Randblüten und funktionell männlichen Scheibenblüten. Die Blüten sind weiß oder gelblich-weiß. Die Anthese erfolgt wie üblich acropetal. Wenn die Scheibenblüten voll ausgebildet sind und der Pollen ausgefegt ist, ist die Entwicklung der jungen Früchte schon relativ weit fortgeschritten. Die Bestäubung der weiblichen Blüten findet früh in der Vegetationsperiode statt, sodaß meist Köpfchen, die ein Stadium mit jungen Früchten und aufgeblühten staminierten Blüten zeigen, anzutreffen sind.

Die kleinen, wenigblütigen Köpfchen mit stark reduzierter Hülle sowie die ungewöhnlichen Früchte geben den *Adenocaulon*-Arten ein wenig korbblütlerähnliches Aussehen. So bemerkt schon HOOKER (1830) in der Erstbeschreibung der Gattung, daß die Synfloreszenz eher an die einer *Umbelliferae* erinnere und daß das Involucrum der Hülle von *Chaerophyllum* nicht unähnlich sei. PHILIPPI (1857) hält die südamerikanische Art *A. chilense* sogar für eine *Nyctaginaceae* und beschreibt sie als neue Art *Boerhavia nudicaulis* Phil.!

Randblüten

Die Randblüten sind weiblich und besitzen fast immer Staminodien, die nur aus dem Filament und einem Konnektivrest bestehen. Die Blüten sind etwa 2-3 mm groß, wobei die Korolle ungefähr die Hälfte der Länge einnimmt. Sie ist röhrig bis trichterförmig ausgebildet und besitzt vier bis fünf Kronzipfel. *A. chilense* zeigt eine zweilippige Korolle, wobei die drei abaxialen Zipfel die äußere, die ein oder zwei adaxialen die innere Lippe bilden. Bei den anderen Arten sind die Kronzipfel immerhin so unterschiedlich groß und tief eingeschnitten, daß die Korolle eine Tendenz zur Zweilippigkeit besitzt. Die Nervatur der Korolle ist artspezifisch, es treten noch in unterschiedlichem Maße Reste der Mediannerven auf. Gegenüber den Verhältnissen bei den staminierten Blüten ist die Nervatur insgesamt relativ reduziert.

Der Griffel ist in einen zylindrischen Griffelschaft und breit-lappige Griffeläste gegliedert. Die Griffeläste sind zungenförmig oder abgerundet-rechteckig. Am distalen Ende der Außenseiten sind sie mehr oder weniger dicht mit kurzen, papillösen Fegehaaren besetzt. Die Innenseiten der Äste sind vollständig papillös, bei vollkommen entwickelten Griffeln finden sich die sehr kurzen Narbepapillen auch an den Rändern der Außenseiten. Die Zygomorphie der Krone spiegelt sich oft in einer unterschiedlichen Ausbildung der Griffeläste wider. Der abaxiale Ast ist meist schmaler und kürzer und steht aufrecht, der größere adaxiale Ast ist zur Köpfchenmitte gebogen. An der Griffelbasis ist ein ringförmiges Nektarium ausgebildet. Es ist nur bei *A. chilense* deutlich vom Griffelschaft abgesetzt, zum Teil ist es vollständig reduziert. Die Ausbildung des Griffels ist innerhalb der Gattung recht einheitlich, Unterschiede gibt es in der Größe, bedingt durch die absolute Blütengröße, in der Ausprägung des Nektariums und der Länge und Dichte der Fegehaare. *A. chilense* repräsentiert mit relativ langen Fegehaaren und gut ausgebildetem Nektarium den ursprünglichsten Griffeltyp, der dem einer Zwitterblüte am ähnlichsten ist. Der Fruchtknoten ist elliptisch bis

verkehrt-eiförmig, lateral abgeflacht und an der Basis meist deutlich verjüngt. Die Leitbündel sind als Längsrippen auf der ansonsten glatten Ovaroberfläche zu erkennen. Am distalen Ende und oft auf die Rippen konzentriert sind Drüsenhaare vorhanden.

Scheibenblüten

Die Scheibenblüten besitzen einen abortiven Fruchtknoten, einen ungeteilten bis kurz geschlitzten Griffel, aber pollenfertile Antheren. Sie sind also funktionell männlich. Ihre Korolle ist röhrig ausgebildet, radiär und besitzt fünf Kronzipfel. Die Größe der Blüten variiert von 1,5-3,0 mm bei *A. lyratum* bis zu 3,0-4,0 mm bei *A. chilense*, wobei der Fruchtknoten etwa 1/4 der Länge einnimmt (nur bei *A. lyratum* etwa die Hälfte). Die Kronzipfel sind auf ungefähr die Hälfte der Korollenlänge oder etwas weniger eingeschnitten. Die Kronnervatur umfaßt bei *A. chilense* Mediannerven, die bis in die Spitze der Kronzipfel reichen, und kürzere Kommissuralnerven. Dieser Nervaturtyp entspricht der Situation der ursprünglichen Compositen-Korolle und ist für Scheibenblüten selten (KOCH, 1930); er tritt z.B. bei *Stemmacantha* auf. Die abgeleitete Form mit reduzierten Median- und in der Spitze der Kronzipfel vereinigten Kommissuralnerven kommt auch bei den anderen Arten der Gattung nicht vor. Die Mediannerven werden zwar in verschiedenem Maße reduziert, die Kommissuralnerven vereinigen sich jedoch nie.

Die Antheren sind, entsprechend den verschiedenen Blütengrößen, von unterschiedlicher Größe. Sie sind oft nur schwach mit den benachbarten verklebt, in der vollständig entfalteten Blüte sind sie meist kaum noch verbunden. Bei *A. chilense* ist der Zusammenhalt dagegen auch nach der Anthese noch stark. Die Basis der zwei Pollensäcke umfassenden Theken ist stets caudat, wobei *A. himalaicum* die zur Gesamtlänge der Antheren relativ längsten basalen Anhängsel besitzt. Bei *A. lyratum* sind diese meist relativ kurz, es treten aber nie völlig ungeschwänzte Antheren auf. Die Oberfläche der basalen Anhängsel (Fig. 2a) ist durch papillenartig ausgezogene und abstehende Zellen unregelmäßig, was aber bei kleiner Vergrößerung nicht auffällig ist. Einige Zellen weisen spangenförmige Wandverdickungen — ähnlich denen der Antheropodiumzellen — auf. Die basalen Anhängsel sind wiederum nur bei *A. chilense* fest mit denen der benachbarten Antheren verklebt.

Das Antheropodium ist oft undeutlich. Es ist nur bei *A. lyratum* und *A. nepalense* durch eine Einschnürung vom übrigen Filament abgesetzt. Auch eine auffällige Verbreiterung zur Basis hin ist selten. Bei *A. bicolor* ist es meist nur auf der abaxialen Seite des Filaments ausgebildet, sonst zieht es sich spangenartig auf die adaxiale Seite herum oder umfaßt den gesamten Filamentquerschnitt. Die meist spangenförmigen Verstärkungen der Zellwand sind entweder bei allen Zellwänden ausgebildet oder auf die Radial- und Querwände beschränkt. Im letzteren, häufigeren Falle ist das Antheropodium kaum abzugrenzen. Die Abgrenzung zum Konnektiv wird noch zusätzlich dadurch erschwert, daß bei *Adenocaulon* auch die abaxiale Wand der Konnektivepidermis mit Wandverdickungen versehen ist. Nach THIELE (1988) bleibt diese Zellwand bei Compositen sonst meist unverdickt.

Die apikalen Anhängsel der Antheren sind zum Griffel hin gebogen. Sie sind je nach Art verschieden ausgebildet. Gemeinsames Merkmal ist das Fehlen einer basalen Einschnürung. *A. chilense* und *A. bicolor* besitzen lange apikale Anhängsel, die, im unteren Bereich mehr oder weniger parallelrandig, zur Spitze hin allmählich schmaler werden, abgerundet und länger als breit sind. Bei *A. himalaicum* sind die apikalen Anhängsel dagegen etwa so lang wie breit und von der Basis zur Spitze hin gleichmäßig verschmälert. *A. nepalense* und *A. lyratum* zeigen relativ kurze apikale Anhängsel, in denen das Konnektiv kaum verbreitert ist und die daher stachelspitzig wirken. Die Wandverdickungen der Konnektivepidermis sind auch in den apikalen Anhängseln noch vorhanden.

Der Griffel ist zylindrisch und an der Spitze abgerundet, seltener gestutzt. Die kurzen, papillenartigen Fegehaare (Fig. 2b) sind nur am distalen Ende vorhanden, das meist kurz geschlitzt ist. Oft ist die Griffelspitze auch völlig ungeteilt. Die Griffeläste spreizen niemals und besitzen nach THIELE (1988) kaum noch Narbenpapillen. An der Basis des Griffelschaftes ist immer ein Nektarium ausgebildet. *A. lyratum* besitzt einen Griffel mit keulig verdickten Ästen.

Der Fruchtknoten ist steril, AYRES (1915) zufolge ist eine Samenanlage auch in frühesten Entwicklungsstadien der Blüte nicht zu differenzieren. Das Ovar ist meistens abgeflacht und an den

Enden schwach verjüngt. Die Oberfläche ist glatt, Drüsenhaare treten nur sehr selten in geringer Anzahl auf. Die basale Ansatzstelle ist oft nach adaxial abgeschrägt.

Kristalle

Bei allen Arten findet man in Korolle und Griffel der Rand- und Scheibenblüten, teilweise auch in den Filamenten, 2-4 µm große, morgensternartige Kristalle. In der Familie der *Compositae* treten nach METCALFE & CHALK (1950:786) Kristalle nur relativ selten auf, vor allem in den Wurzeln und im Sproß. In Achänen sind sie häufiger, GRAU (1980) zufolge finden sich zum Beispiel bei den *Mutisieae* im subepidermalen Teil der Testa fast immer Oxalatkristalle. Sie treten auch in der Fruchtepidermis vieler Inuleen (z.B. MERXMÜLLER & GRAU, 1977) und bei *Centaurea* (DORMER, 1962) auf. Vegetativ findet man Kristalle z.B. in den Hüllblättern von *Centaurea* (KOPERA, unveröff.).

Früchte

Adenocaulon besitzt charakteristische Früchte ohne Pappus. Sie sind distal oder bereits von der Basis an mit Drüsenhaaren besetzt. Diese bewirken durch Abscheiden einer klebrigen Substanz ein leichtes Anheften der Achänen an Fell, Haut, Kleidung oder anderem und fördern damit eine epizoochore Verbreitung. Das Abstreifen der Früchte wird durch das Zurückschlagen der Hüllblätter erleichtert. Während der Fruchtentwicklung verändert sich zusätzlich die Ausrichtung der Achänen von schräg aufwärts gerichtet in eine waagerechte Lage, was die Früchte für potentielle Verbreiter noch günstiger exponiert. Weiterhin stehen auf der abaxialen Fruchseite die Drüsenhaare meist besonders dicht. Denkbar ist auch ein Anheften ganzer Synfloreszenzteile, da die Achsen ebenfalls mit Drüsen versehen und daher klebrig sind. Die Ausbreitung erfolgte in prähistorischer Zeit wahrscheinlich oft entlang von Wildwechsellern oder ähnlichen, von Tieren begangenen Waldstandorten. In historischer Zeit spielte außerdem sicher der Mensch eine Rolle als Verbreiter, da die *Adenocaulon*-Arten bevorzugt an Waldwegen dichtere Populationen bilden.

Die Achänen sind länglich verkehrt-eiförmig bis deutlich keulig, bei *A. bicolor* auch annähernd drehrund und wenig verdickt. Sie sind in der Transversalebene abgeflacht, die abaxiale Seite kann buckelartig vorgewölbt sein. Die Basis ist stielartig verjüngt. Eine ausgeprägte Apikalplatte ist nicht vorhanden, das distale Ende ist abgerundet, wie es nach DITTRICH (1989) häufig bei Früchten der Fall ist, die einen teilweise oder vollständig reduzierten Pappus aufweisen. Die Leitbündel treten zum Teil als deutliche Längsrippen hervor. Die Perikarpoberfläche ist, abgesehen von den Drüsenhaaren, kahl, die bei vielen Compositen zu findenden Zwillingshaare (HESZ, 1938) fehlen. Bei *A. nepalense* treten auf der Fruchtwand zusätzlich Peitschenhaare auf. Die Oberfläche ist längs gerieft oder unregelmäßig gekerbt. Die Ablösungsstelle der Achänen ist im Querschnitt elliptisch und adaxial abgeschrägt.

Nach GRAU (1980) besitzt *A. bicolor* eine zellig ausgebildete Testaepidermis, die Zellen des übrigen Testagewebes sind kollabiert. Die sklerenchymatischen Epidermiszellen sind stark radial gestreckt, die Innen- und Seitenwände u-förmig verdickt, wobei die Verdickungen zur Außenwand hin auslaufen. Dies entspricht dem Autor zufolge einer Testa vom sogenannten Gochnatia-Typ. GRAU (1987) bestätigt diese Ergebnisse auch für *A. chilense*. Nach eigenen Beobachtungen tritt bei *A. lyratum* eine ebenso gebaute Testa auf. Während der Fruchtreife wächst der Fruchtknoten auf das Drei- bis Siebenfache seiner ursprünglichen Länge an. Die Drüsenhaare werden schon am jungen Fruchtknoten angelegt und verändern ihre Größe während der Fruchtentwicklung nur noch wenig. Der Embryo hat zwei halbzyklindrische Speicherkotyledonen, die distal mehr oder weniger keulig verdickt sind. Seine Mediane steht im rechten Winkel zu der der Achäne.

Pollen

Die Pollenkörner der untersuchten Arten *A. chilense*, *A. himalaicum* und *A. bicolor* sind prolat-sphäroid, subprolat oder prolat (Nomenklatur nach ERDTMAN, 1954), wobei der Anteil der Formen je nach Art verschieden ist. Sie zeigen lange Colpi, der Durchmesser des Polarfeldes beträgt nur ca. 4-5 µm. Die etwa 3 µm breiten Colpi werden bei *A. bicolor* zum Teil von margoähnlichen Bildungen (Fig. 3b) begrenzt, in diesem Randbereich ist die Exine deutlich dünner als im restlichen Intercolpus. Die Pore ist äquatorial lang gestreckt; bei *A. himalaicum* rechteckig (Fig. 4a),

etwa 10 μm lang und 3 μm breit, bei *A. chilense* spindelförmig (Fig. 4f), etwa 12 μm lang und 4 μm breit, dabei oft etwas polwärts gebogen. Pollenkörner von *A. chilense* weisen im Äquatorialbereich oft Fortsätze an den Colpusrändern auf, die hakenartig ineinandergreifen und so die Pore verdecken (Fig. 4c). Wie ein Blick auf das Innere der Endexine zeigt (Fig. 4f), ist hier auch die Pore nicht vollständig offen. Die Pollenkörner von *A. bicolor* sind echinat, die spitzen Skulpturelemente sind ungefähr 1 μm hoch. *A. himalaicum* und *A. chilense* besitzen ebenfalls spitze Skulpturelemente, diese sind jedoch nur 0,8-0,9 bzw. um 0,5 μm hoch. Die Pollenkörner dieser Arten sind damit nach IVERSEN & TROELS-SMITH (1950) als scabrat zu bezeichnen. HEUSSER (1971) beschreibt in einer lichtmikroskopischen Untersuchung die Pollenkörner von *A. chilense* als echinat, wobei die Skulpturelemente polwärts regelmäßiger angeordnet seien als äquatorwärts und zum Äquator hin an Höhe abnehmen. Diese Beobachtungen ließen sich jedoch nicht bestätigen.

Die Exine ist "non-caveat" (SKVARLA et al., 1978), d.h. sie besitzt keinen Hohlraum in der "foot-layer", der Basis der Stäbchenschicht. Sie weist bei *A. chilense* zwei deutlich verschiedene Stäbchenschichten auf (Fig. 4e). Die innere Stäbchenschicht (WAGENITZ, 1954) umfaßt etwa die Hälfte der Gesamtdicke der Exine und besteht aus relativ dicken Columellae (von STIX, 1960, auch "Baculae" genannt), die distal meist gabelig verzweigt sind. Die äußere Stäbchenschicht ist wesentlich dünner und schwer zu erkennen. Die Exine der Pollenkörner von *A. bicolor* (Fig. 3c) ist ebenfalls in eine innere und eine äußere Stäbchenschicht gegliedert, wie auch TEM-Aufnahmen von SKVARLA & al. (1978) verdeutlichen konnten. Die äußere Schicht ist wiederum relativ dünn, mit kürzeren, schlankeren Columellae. Pollenkörner von *A. himalaicum* besitzen eine Exine mit nur einer Stäbchenschicht (Fig. 4b). Die Columellae sind unregelmäßig geformt und erreichen oft das Tectum nicht. Die Endexine ist perforiert. Die "non-caveaten" Exinen mit einer dickeren inneren und einer dünneren äußeren Stäbchenschicht entsprechen dem anthemoiden Exinentyp nach SKVARLA & al. (1978).

Chromosomenzahl

Tab. 1. — Chromosomenzahlen (Chr.) der Gattung Adenocaulon Hook.

Art	Chr.	Bearbeiter	Herkunft des Materials
<i>A. bicolor</i>	2 n = 46 n = 23 n = 23 2 n = 46	MOORE (1963) ORNDUFF & al. (1963) ORNDUFF & al. (1967) BAKER & al. (1982)	USA, Oregon, Benton County, near Corvallis, ca. 400 m, Chambers 1535 (LA) USA, Washington, Kittitas Co., ARK-5219 USA, Oregon, Hood River Co., French 2574 (UC) USA, Washington, Pierce Co., 1 km S of the confluence of Ollalie Creek and Ohanaperosh River. M.B. 3859
<i>A. lyratum</i>	2 n = 46	ORNDUFF & al. (1967)	Guatemala, Dpto. Chimaltenango, Cruden 62-020 (UC)
<i>A. chilense</i>	2 n = 46 2 n = 42	MOORE (1963) GRAU (1987)	Chile, Prov. Llanquihue, Perez Rosales Pass, ca. 200 m, Moore 327 (UCB,US) Chile, X. Region, Prov. de Valdivia, Furdo Chivio, ö. Lago Ranco, Quebrada Honda, <i>Nothofagus</i> -Wald, 700 m, GRAU (M)
<i>A. himalaicum</i>	2 n = 20 2 n = 38 2 n = 46 2 n = 46 2 n = 48	ARANO (1960) ARANO (1962) ARANO (1965) MOORE (1963) KOYAMA (1966)	— — — Japan, Honshu, Shinano-Oiwake, Mt. Asama, Nagano Prefecture, ca. 1000 m, Fukuda —
<i>A. nepalense?</i>	2 n = 46 2 n = 46	HARA (1971) HARA (1971)	Nepal, Pulchauki, Kathmandu, 2800 m Bhutan, Ritang Valley, 2000 m

A. bicolor und *A. lyratum* haben eine diploide Chromosomenzahl von $2n = 46$. Für *A. chilense* gibt GRAU (1987) $2n = 42$ an und deutet dies als dysploide Abweichung, geht aber nicht auf den unterschiedlichen Befund von MOORE (1963) ein. ARANO (1965) beschreibt den Karyotyp von *A. himalaicum* als symmetrisch mit $2n = 46$ kleinen Chromosomen, die von nahezu gleicher Größe sind. Seine früheren, abweichenden Zählungen erwähnt er nicht, er hält im Gegenteil diese Zahlenangabe für die erste in der Gattung überhaupt. KOYAMA (1966) gibt in einer kurzen Mitteilung (auf japanisch) für *A. himalaicum* $2n = 48$ an. HARA (1971) berichtet von den ersten Zählungen an Material aus dem Himalaya; hierbei handelt es sich — vor allem bei den Pflanzen aus Nepal — mit großer Wahrscheinlichkeit um Sippen der hier neubeschriebenen Art *A. nepalense*, für die also ebenfalls ein diploider Chromosomensatz mit $2n = 46$ anzunehmen ist. Nach den vorliegenden Angaben besitzt die Gattung *Adenocaulon* eine einheitliche Chromosomenzahl von $2n = 46$, wobei die Zählung für *A. chilense* zu überprüfen bleibt. Die Grundzahl $x = 23$ läßt sich nicht durch "normale" Auto- oder Allopolyploidie von den wahrscheinlich ursprünglichen Grundzahlen der Compositen $x = 8$ und $x = 9$ (STUESSY, 1978) ableiten, Dysploidie oder Aneuploidie-Vorgänge müssen bei der Evolution der Gattung oder ihres hypothetischen Vorfahren eine Rolle gespielt haben.

C. Spezieller Teil

I. Gattungsbeschreibung

Adenocaulon Hook., Bot. Misc. 1: 19. 1830.

Stauden; *Blätter* wechselständig oder in grundständiger Rosette vereinigt, fiedernervig, unterseits filzig behaart, oberseits \pm kahl; *Sproßachse* aufrecht, fast immer unverzweigt, \pm filzig behaart, Behaarung oft hinfällig, außer bei *A. lyratum* mit Drüsenhaaren besetzt; *Synfloreszenzachsen* wenigstens bis zum Beginn der Blütezeit \pm dicht filzig behaart, Synfloreszenz geschlossen, oft mit ein oder zwei Zwischenblättern; *Köpfchen* nahezu halbkugelig, heterogam, mit einem Kreis pistillater Randblüten, Scheibenblüten staminat, Blüten weiß oder gelblich-weiß; *Involucrum* schalenförmig, einreihig, aus 5-9 meist unverwachsenen, \pm gleichartigen, krautigen Hüllblättern, Hülle zur Fruchtzeit zurückgeschlagen; *pistillate Blüten* mit \pm deutlich zweilippiger Korolle mit 4-5 Kronzipfeln, fast immer mit einer isomeren Anzahl Staminodien; *Griffel* mit breit-lappigen, zungenförmigen bis fast rechteckigen Griffelästen, Fegehaare schwach und nur an der Griffelspitze entwickelt; *Fruchtknoten* oval bis verkehrt-eiförmig, meist lateral abgeflacht, mit \pm ausgeprägten Längsrippen, mit Drüsenhaaren besetzt; *staminate Blüten* mit radiärer Korolle, Antheren deutlich caudat, apikale Anhängsel zum Griffel einwärts gekrümmt, Griffel zugespitzt bis stumpf, apikal nicht oder nur in kurze Äste gegliedert, Fegehaare nur an der Griffelspitze entwickelt, Fruchtknoten abortiv, nur selten mit einigen Drüsenhaaren versehen; *Achänen* verkehrt-eiförmig bis keulenförmig, seitlich abgeflacht, mit Drüsenhaaren; *Pollenkörner* prolat-sphäroid bis prolat, echinat oder scabrat, Skulpturelemente kurz (0,5-1,0 μ m).

II. Schlüssel zu den Arten der Gattung *Adenocaulon* Hook.

- | | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|
| 1. Sproßachse durch herablaufende Blattbasen geflügelt | 2 |
| — Sproßachse nicht geflügelt | 3 |
| 2. Blätter gestielt, breit-dreieckig mit herzförmigem Grund, auch herzförmig oder annähernd nierenförmig; Sproßachsen im Synfloreszenzbereich mit nagelförmigen Drüsenhaaren | A. nepalense |
| — Blätter sitzend, leierförmig-fiederschnittig; Sproßachsen ohne Drüsenhaare | A. lyratum |
| 3. Alle Laubblätter in grundständiger Rosette, eiförmig bis oval, ganzrandig | A. chilense |
| — Sproßachse \pm gleichmäßig beblättert, Laubblätter höchstens an der Sproßbasis gehäuft, dreieckig mit herzförmigem Grund, herz- oder nierenförmig, mit gezähntem oder gebuchtetem Blattrand, selten fast ganzrandig | 4 |

4. Sproßachse nur im Synfloreszenzbereich mit Drüsenhaaren besetzt, Drüsenköpfchen breiter als hoch, Drüsenhaare dadurch nagelförmig **A. himalaicum**
- Sproßachse auch im vegetativen Bereich mit Drüsenhaaren besetzt, Drüsenköpfchen höher als breit oder ebenso hoch wie breit, Drüsenhaare dadurch stecknadelförmig
A. bicolor

III. Die Arten der Gattung *Adenocaulon* Hook.

- 1. *Adenocaulon chilense*** Less., *Linnaea* 6: 107. 1831. — **Typus:** In chil. austr. sylv. alpin. ad Antuco. Decb. lectum. Pöppig Coll. pl. Chil. III. (NY!, M!).
- ≡ *A. lechleri* Sch. Bip., *Flora* 38: 113. 1855. — **Typus:** Ad portum Port Famine. Flor. Dec. fruct. aprili m. W. Lechler pl. magellanicae. Ed. R.F. Hohenacker (G!, GH!, M!, NY!).
- ≡ *Boerhavia nudicaulis* Phil., *Linnaea* 29: 37. 1857. — **Typus:** Ex Andibus depart. Chillan attulit cl. Germain. (n.v.)

*Auswahl der gesehenen Belege:*¹

Chile: Provincia Nuble: Termas de Chillan, in laubabwerfendem Nothofagus-Wald, 1800m, *Hellwig* 8337, 8341, 8342, 8343, 8344, 8345, 8346, 8347, 8348 (GOET); Prov. Malleco: Küstenkordillere am Nahuelbuta, Sumpfstellen und Araukarien-Nothofagus-Wald, 1250m, *Merxmüller* 25035 (M); Prov. Cautin: Termas de Palguin, Nothofagus dombeyi-N. pumilio forest on hill immediately to E.S.E. of hotel at Termas de Palguin, assoc. incl. *Viola Reichei*, *Osmorhiza* sp. etc., strong shade, *Moore* 307 (UC); Prov. Valdivia: Valdivia, 1862, *Philippi* (G); L. Trevirames, *Philippi* 832 (NY); Prov. Osorno: Volcan Osorno, Weg zum Refugio, Urwaldreste, 900 m, *Grau* 2716 (Gru, M); Prov. Llanquihue: Perez Rosales Pass, ca. 200 m on Chilean side of frontier, open bankside by road, esp. on open soil of cuttings, volcanic ash-humus, assoc. *Viola Reichei*, *Acaena* etc., some of plants have purple flowers, chromosome numbers from this collection $2n = 46$ (root tip meiosis, MOORE, 1963), 980 m, *Moore* 327 (UC); Prov. Aysen: on the Chilean frontier with Argentina, near Aysen growing under *Araucaria araucana*, on very shadowy places, 1200 m, *Zöllner* 540 (GH); Prov. Magallanes: Seno Otway, Cabo Prat, *Seibert* 231 (M); Isla Navarino, by track to cascade along Rio Lanta Valley, ca. 2 km W. of Puerto Williams, shady places in N. antarctica woodland, assoc. *Viola magellanica*, *Osmorhiza*, *Acaena*, seeds and buds collected, *Moore* 349 (UC); Laguna El Parillar, Costa E., en el estrato herbaceo del bosque, *Pisano* 3935 (GH).

Argentinien: Prov. Neuquén: Villa Puerto Manzano, Hacienda von Diem, Nothofagus dombeyi-Wald, *Walter, H. & Walter, E.* 779 (B); Prov. Chubut: Valle de la Laguna Blanca (71 × 15'W, 45 × 52'S), *Koslowsky* 114 (K); Prov. Patagonia: Lago Argentino region, in mature Nothofagus forest (mixed N. pumilio and N. betuloides) on the west side of Laguna Fria, *Cantino* 155 (GH); Prov. Tierra del Fuego: Estancia Harberton, Harberton peninsula, in woods, *Goodall* 2024 (UC); Hauteurs au dessous d'Ushuaia, région des forêts, 9.11.1896, *Alboff* (M).

Artbeschreibung

Habitus (Fig. 5c,d): (10-)20-50(-80) cm hohe Rhizomstauden; (3-)5-8(-11) Laubblätter in grundständiger Rosette, diese fast immer mit nur einem Synfloreszenztrieb; **Laubblätter** lang gestielt, meist eiförmig oder oval, auch breitlanzettlich oder nahezu rundlich, apikal stumpf oder schwach zugespitzt, ganzrandig; **Blattgrund** allmählich in den Stiel verschmälert, abgerundet oder schwach herzförmig; **Blattunterseite** dicht weißfilzig behaart, -oberseite bis auf Hauptnerven kahl; **Blattspreite** 2-5 (-6,5) cm breit, (3-)4-10(-13) cm lang, Blattstiel 1,5-6(-10,5) cm lang, so lang wie oder etwas kürzer als Blattspreite, meist schmal geflügelt; **Sproßachse** ± dicht mit stecknadelförmigen Drüsenhaaren (Fig. 5b) besetzt, diese mit gelblich bis violett gefärbtem Stiel, 240-550 µm; **Achse**

¹Für *A. chilense*, *A. bicolor* und *A. himalaicum* wird jeweils nur eine möglichst repräsentative Auswahl des sehr umfangreichen Herbarmaterials angegeben. Ausführlichere Beleglisten finden sich in meiner unveröffentlichten Diplomarbeit im Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Göttingen.

zur Blütezeit vollständig weißfilzig behaart (dadurch Drüsenbesatz undeutlich), oft nickend (Fig. 5d); zur Fruchtzeit Behaarung im Synfloreszenzbereich hinfällig (Drüsen deutlich sichtbar), Achse aufrecht (Fig. 5c); *Synfloreszenz* mit 3-10(-20) Köpfchen, bracteos, Bracteen linealisch, ca. 4 mm lang und 0,5 mm breit; geschlossene Traube mit 3-4 gestielten Köpfchen (Fig. 1e) oder geschlossene Thyrsen, Streckung der zur Blütezeit stark gestauchten Synfloreszenzachsen während der Fruchtentwicklung; *Köpfchen* (Fig. 5a) 3-4 mm hoch, etwa 3-5 mm im Durchmesser, mit 4-8 pistillaten, 2-5 staminate Blüten; *Involucrum* (Fig. 6e) aus 5-8 unverwachsenen Hüllblättern, diese 1,6-2,4(-2,8) mm lang, 0,5-1,2 mm breit, lineal bis schmal-lanzettlich, zugespitzt, Blattspitze manchmal mit Drüsenköpfchen, Außenseite filzig behaart, später verkahlend; *Receptaculum* ± eben, mit alveolenförmigen Ablösungsnarben; *pistillate Blüten* (Fig. 6a) mit 1,2-1,5 mm langer, deutlich zweilippiger Korolle: adaxiale Lippe 0,5-0,7 mm lang, 0,2-0,3 mm breit, ungeteilt oder zweiteilig, gleichmäßig zugespitzt, oft nach außen eingerollt, abaxiale Lippe 0,7-1,0 mm lang, 0,6-0,7 mm breit, ungeteilt oder mit 2-3 kurzen Zipfeln, oval, löffelförmig gewölbt oder nach abaxial umgestülpt; *Kronröhre* zylindrisch, an der Basis etwas erweitert; *Kronnervatur* stark reduziert (Fig. 6d), nur Reste der Kommissural- oder Mediannerven vorhanden; *Griffel* (Fig. 6b,c) etwa so lang wie die Krone, leicht einwärts gekrümmt, Griffeläste 0,2-0,35 mm lang, der adaxiale Ast dabei meist etwas breiter und stärker gelappt; *Fruchtknoten* walzlich bis schwach keulenförmig, 1,5-2,0 mm hoch, ca. 0,6-1,2 mm im Durchmesser, im oberen Drittel mit stecknadelförmigen Drüsen besetzt; *staminate Blüten* (Fig. 6g) mit zylindrischer, etwas trichterförmig erweiterter Krone von 2,4-3,0 mm Länge und einem Durchmesser von 0,3-0,6 mm (in der Mitte), die 5 (sehr selten 4) Kronzipfel erreichen etwa die Hälfte der Kronlänge, Kronzipfel zur Spitze hin verschmälert, stumpf, nach der Anthese stark nach außen eingerollt; *Kronnervatur* (Fig. 6k) mit bis in die Spitze der Kronzipfel reichenden Mediannerven und meist viel kürzeren Kommissuralnerven; *Stamina* (Fig. 6f) 2,2-2,4 mm lang, Antheren 0,2-0,3 mm breit, basale Anhängsel 300-400 µm lang, apikale Anhängsel 200-350 µm lang, von der Basis zur Spitze hin gleichmäßig schmaler werdend, apikal abgerundet, Theken 0,6-0,8(-1,0) mm lang; Antheropodium etwa 200 µm lang, Zellen mit gleichmäßig verdickten Quer- und Radialwänden, Tangentialwände unverdickt, an der Basis mit einzelnen Zellen ohne Wandverdickungen durchsetzt, daher wenig deutlich vom übrigen Filament abgesetzt; *Griffel* (Fig. 6h) 2,3-2,9 mm lang, die kurzen Fegehaare abgerundet, auf die äußerste Spitze beschränkt, diese ungeteilt oder bis 0,2 mm eingeschnitten; *Fruchtknoten* 0,5-1,0 mm lang und 0,3-0,6 mm breit, nur sehr selten mit 1-2 Drüsenhaaren besetzt; *Achänen* (Fig. 5e) länglich verkehrt-eiförmig und kurz gestielt, 4,5-7,0(-8,0) mm lang und 1,1-2,0 mm breit, Oberfläche schwach längs gerieft, bis auf Drüsenhaare kahl, diese meist auf die obere Hälfte der Frucht beschränkt; 2-6 Früchte pro Köpfchen; *Drüsenhaare* (Fig. 5f) der reifen Frucht 390-700 µm, stecknadelförmig, mit ungefärbtem Stiel; *Pollenkörner* (Fig. 4c-f) meist subprolat, auch prolat-sphäroid, Polachse (32-)36-40(-45) µm, Äquatorialachse (24-)28-34(-36) µm, scabrat, mit sehr kurzen (etwa 0,5 µm), spitzen Skulpturelementen, Exine in dickere innere und dünnere äußere Stäbchenschicht gegliedert, innere Columellae distal gabelig verzweigt, Colpusränder in der Äquatorialregion oft mit Fortsätzen, die hakenartig ineinandergreifen.

2. *Adenocaulon lyratum* Blake, J. Wash. Acad. Sci. 24: 235. 1934. — **Typus:** Guatemala: in open oak woods, Chichavac, Dept. Chimaltenango, alt. 2530 m. (8300 ft.), 20 Sept. 1933, A. F. Skutch 622 (GH!).

Gesehene Belege:

Mexiko: Steep slope with *Quercus* and *Pinus* above Rancho Nuevo, 9 miles southeast of San Cristobal las Casas on Mexican Highway 190. Municipio of San Cristobal las Casas, ca. 2370 m, *Breedlove 14027* (NY); grassy slope with *Pinus* and *Quercus* along the bank of the reservoir of Rancho Nuevo, 9 miles southeast of San Cristobal las Casas on Mexican Highway 190, Municipio of San Cristobal las Casas, ca. 2340 m, *Breedlove & Raven 13424* (NY).

Guatemala: Departamento Chimaltenango: slopes of Volcan de Acatenango, above Las Caldeiras, moist forest, common, 2100-2400 m, *Standley 61774* (NY); Above Las Caldeiras, damp thicket, locally common, 1800-2100 m, *Standley 60003* (GH); Las Caldeiras, damp forested hillside, common, heads very sticky and adhering to clothing and fingers, 2000m, *Standley 74830* (GH); — Dept.

Huehuetenango: Cerro Pixpíx, above San Ildefonso Ixtahuacán, *Steiermark 50557* (GH); Mountains west of Aguacatan, on the road to Huehuetenango, oak forest, scarce, ca. 1950 m, *Standley 81312* (GH).

Artbeschreibung

Habitus (Fig. 7c): Stauden 25-80 cm hoch, mit verdickter Pfahlwurzel und zahlreichen \pm fleischigen Seitenwurzeln, mit 5-10 Laubblättern, diese größtenteils basal rosettig gehäuft, sonst wechselständig an den 1-4 Sproßachsen; **Laubblätter** sitzend, leierförmig-fiederschnittig, im Umriß länglich verkehrt-eiförmig, (7-)10-25 cm lang, Endabschnitt breit-dreieckig bis nahezu herzförmig, 2,5-8,5 cm breit; **Blattrand** entfernt gezähnt; **Blattbasis** keilförmig verschmälert; **Blattunterseite** dicht weißfilzig behaart, -oberseite kahl; Jugendblätter nur undeutlich fiederschnittig, Stengelblätter in distaler Richtung kleiner werdend, allmähliche Reduktion der Fiederlappen, dadurch Übergang zu linealischen Hochblättern; **Sproßachse** drüsenlos, zur Blütezeit vor allem im Synfloreszenzbereich dicht weißfilzig behaart, gegen Ende der Vegetationsperiode verkahlend; **Achse** durch herablaufende Blattbasen 2-3 mm breit geflügelt; **Synfloreszenz** mit 3-10(-16) Köpfchen, frondobracteos, Bracteen schmal-lineal, 5-10 mm lang; Thyrsus oder thyrsoider Rispe (vgl. Fig. 1c), Köpfchen zur Blütezeit fast sitzend, zur Fruchtzeit mit Köpfchenstielen von 2-4 cm Länge; **Köpfchen** (Fig. 7b) in Blüte 2-3 mm hoch, etwa ebenso breit, mit 4-7 pistillaten und 4-9 staminate Blüten; **Involucrum** (Fig. 8h) aus 6-9 zugespitzt-eiförmigen Hüllblättern, diese 1,5-2,0 mm lang und 0,8-1,2 mm breit, ganzrandig, mit filzig behaarter Außenseite; **Receptaculum** eben, mit kraterförmigen Ablösungsnarben; **pistillate Blüten** (Fig. 8a) mit 0,3-0,5 mm langer Kronröhre, nach distal konisch verjüngt, mit vier bis fünf 0,4-0,6 mm langen und etwa 0,3 mm breiten Kronzipfeln, die 2-3 abaxialen meist etwas länger als die adaxialen; **Nervatur** (Fig. 8b) bis auf Reste der Kommissuralnerven reduziert; **Griffel** (Fig. 8c) 0,5-0,6 mm lang, die Griffeläste gleich gestaltet, 0,2-0,3 mm lang, nahezu rechteckig bis zungenförmig; **Fruchtknoten** oval bis verkehrt-eiförmig, 1,2-1,6 mm lang, mit 0,2-0,3 mm langem "Stiel", mit 4-5 \pm deutlichen Längsrippen; **staminate Blüten** (Fig. 8g) mit 1,4-1,6 mm langer Korolle, diese zylindrisch und etwa 0,3-0,4 mm im Durchmesser, die Kronzipfel 0,7-0,8 mm lang, basal 0,3-0,4 mm breit, auf 2/5 bis 3/5 der Gesamtkronlänge eingeschnitten, abgerundet, aufrecht oder nach außen gebogen, **Kronnervatur** (Fig. 8f) bis auf geringe Reste der Kommissuralnerven reduziert; **Stamina** (Fig. 8e) 0,8-1,0 mm lang, davon 0,2-0,4 mm auf die Filamente entfallend, Antheren 0,2 mm breit, mit 150 μ m langen basalen Anhängseln, apikale Anhängsel nur 20-50 μ m lang, bis auf kleine Stachelspitze oder auch ganz reduziert, Theken 350 μ m lang, Antheropodium teils spangenförmig, teils ringförmig und nur wenige Zellreihen hoch, Wandverdickungen spangenartig, auch auf adaxialer Tangentialwand ausgebildet, Stamina nur in der unteren Hälfte der Theken verbunden; **Griffel** (Fig. 8d) 1,2-1,5 mm lang, Griffeläste keulenförmig, 0,1 mm tief eingeschnitten, aber wenig gespreizt; **Fruchtknoten** abortiv, 1-1,2 mm lang und 0,2-0,3 mm breit, umfaßt nahezu die Hälfte der gesamten Blütengröße; **Achänen** (Fig. 7a) verkehrt-eiförmig bis keulenförmig, 4,5-5 mm lang, etwa 2,5-4 mm breit, Längsrippen \pm stark hervortretend, Oberfläche unregelmäßig gekerbt und bis auf die Drüsenhaare kahl; die 2-5 Früchte der Köpfchen von der Basis an mit nagelförmigen Drüsenhaaren (Fig. 7d) besetzt (auf den Rippen und an der abaxialen Seite besonders dicht stehend); **Drüsenhaare** an der reifen Frucht 310-480 μ m, mit \pm farblosem Stiel; Kronröhre und Griffel persistieren an der reifen Frucht (Fig. 7e) und werden mit verbreitet.

3. *Adenocaulon bicolor* Hook., Bot. Misc. 1: 19. 1830. — **Typus:** Fort Vancouver, D. Scouler. (NY!)

≡ *A. integrifolium* Nutt., Trans. Am. Phil. Soc. (N.S.) 7: 289. 1841. — **Typus:** Shady woods of the Wahlamet, Nuttall. (PHIL!)

≡ *A. bicolor* var. *integrifolium* Torrey & Gray, Fl. N. Amer.: 94. 1838-43.

Auswahl der gesehenen Belege:¹

Californien: Tulare County: Hossack trail, N. Fk. Middle Fk. Tule R., ca. 1500-1600 m, *Hall & Hall 8355* (UC); Mariposa Co.: Mariposa Big Tree Grant, 11.10.1895, *Ward* (GH); Alpine Co.:

¹Höhenangaben in Fuß wurden in Meter umgerechnet und mit dem Zusatz "ca." versehen.

Ebbetts Pass, *Brewer 2094* (GH); Amador Co.: Sequoia Gigantea Region, Tiger Creek, ca. 1300 m, *Hansen 380* (E, G, GH); Butte Co.: Butte Meadows, moist shaded places in the yellow pine forest, 1260 m, *Heller 12830* (G, GH, PHIL, UC); San Mateo Co.: Pescadero, creek, *Elmer 4300* (E, G, NY, UC); Marin Co.: Cascade canyon, Mill Valley, shady woods, ca. 30 m, *Rose 42069* (GH); Sonoma Co.: Along Sonoma creek, at the foot of Mt. Hood, *Heller 5771* (E, G, GH, NY, PHIL); Napa Co.: Lokoya, shady stream banks, *Rose 32315* (B); Mendocino Co.: Little Lagoon, Big River, 6 1/2 miles back of Mendocino City, *Jepson 17816* (JEPS); Humboldt Co.: Upper Look Prairie, South Fork Eel River, ca. 360 m, *Constance 734* (JEPS); Trinity Co.: fir woods near Corral Prairie, ca. 1560 m, *Tracy 10650* (UC); Del Norte Co.: near Crescent City, alder thickets near beach, *Parks 8419* (UC); Modoc Co.: northeastern Modoc County, Miel Canyon, *Manning 312* (UC).

Oregon: Klamath Co.: Lake of the Woods, in the fir woods, *Coville & Applegate 140* (GH); Lane Co.: near "the Braes", 2 miles southwest of Eugene, in shade of *Pseudotsuga taxifolia* grove, humus soil, ca. 210 m, *Constance 958* (GH, NY, UC); Benton Co.: Mc Donald Forest 1/2 mile west of Lewisburg Saddle, in Douglas fir forest, 29.6.1960, *La Rea & Johnson* (G, GH, NY, PHIL); Wheeler Co.: Blue Mts., 15 miles northeast of Spray, Twp. 7 S., R. 25 E., in coniferous shade, ca. 1300 m, *Cronquist 6600* (G, NY); Grant Co.: in shade of mixed conifers in flats along upper Beech Creek, north of Mt. Vernon, ca. 1470 m, *Cronquist 7731* (GH, NY, UC).

Washington: Pierce Co.: Ex sylvis juxta Wilkeson, 9.8.1884, *Ball* (E); King Co.: Seattle, *Piper 122* (PHIL); Kitsap Co.: Keyport, in coniferous forest, *Eyerdam 1197* (G); Jefferson Co.: on road up Dorewallips, *Beattie 3041* (PHIL); Clallam Co.: moist shaded woods on Mt. Angeles, ca. 600 m, *Thompson 7383* (K, PHIL); Whatcom Co.: Mt. Baker National Forest, Nooksack Valley "Trail 670", feuchter Nadel-Mischwald, 550 m, *Schroeder, F.-G.* (GOET); Skagit Co.: Rosarion beach, Fidalgod, in open woods, 16.8.1936, *Eyerdam* (G); Okanogan Co.: Wenatchee Valley, 480 m, *Sandberg & Leiberg 598* (GH, NY, PHIL, UC).

Canada: Vancouver Island: Thomas S. Francis Park ca. 10 km NW von Victoria, *Thuja occidentalis*-Wald auf Urgestein, 80-100 m, *Greuter 17656* (B); Südliches British Columbia: M. Pt. Texada Island, *Dawson, G. M.* (NY); Big Eddy of Columbia River, near Revelstoke, Eagle Pass Mountains, 460 m, 1.8.1921, *Cleland* (PHIL); moist woods in mountains between Cascade and Rossland, *Thompson 14417* (GH, NY, PHIL, UC); Alberta: Bertha Mt., Waterton Park, coniferous woods, *Moss 3017* (GH).

Idaho: Boise Co.: growing in moist wooded areas along Cascade River north of Banks, *Anderson 2* (NY); Valley Co.: Mc Call, *Tucker 9113* (NY); Idaho Co.: on the Lochsa River, *Jones, Q. 321* (GH); Nez Perce Co.: about Lake Waha, ca. 600-1000 m, *Heller & Heller 3383* (G, NY); Latah Co.: Viola, mostly along creeks in dense woods, *Elmer 332* (G, NY); Benewah Co.: 11 miles south of St. Maries, in creek bottom, *Christ 12425* (NY); Bonner Co.: Sandpoint, in wooded draw, *Christ 795* (NY); Boundary Co.: White Pine forest near Copeland, Pend Oreille National Forest, *Ehlers & Erlanson 187* (UC).

Montana: Missoula Co.: Eramith Canyon near Missoula, *Watson 210* (GH); Flathead Co.: Vicinity of Fish Creek R.S. Lake Mc Donald, woodland, *Maguire et al. 15700* (GH); Glacier Co.: along the trail in the forest, between Rainbow Falls (Glacier Park) and the boat landing (U.S. side) of Waterton Lake, *Nelson & Nelson 4741* (GH,UC).

Wyoming: Crook Co.: T 51 N, R 60 W, Sec 20, wet ravine with *Rubus parviflora*, *Mitella petandra*, *Carex*, ca. 1620 m, *Dorn 3798* (NY).

Michigan: Ontonagon Co.: abundant in rich woods near Carp Lake, Porcupine Mts., *Pease & Ogden 24944* (GH); Houghton Co.: Ravine in rich deciduous woods, 1 mile S.W. Lake Linden, *Hermann 7927* (NY, PHIL, UCC); Chippewa Co.: Sault Ste. Marie, 6.7.1897, *Harper & Harper* (GH).

Artbeschreibung

Habitus (Fig. 9c): (20-)30-80(-160) cm hohe Rhizomstauden, mit (3-)5-8(-12) wechselständigen Laubblättern, diese meist an der Basis gehäuft, bei Jungpflanzen nahezu rosettig; *Laubblätter* gestielt, meist dreieckig, auch pfeilförmig, herzförmig oder ahornblattähnlich, selten fast nierenförmig, Blattgrund meist herzförmig, selten stumpf oder keilförmig, Blattrand unregelmäßig gezähnt, gebuchtet oder seicht gelappt (Lappen dann oft mucronat), selten schwach gebuchtet bis

ganzrandig; *Blattunterseite* dicht weißfilzig behaart, -oberseite kahl; *Blattspreite* (3,5-)5,5-10(-13) cm lang, (3,5-)5-11(-19) cm breit, Blattstiel meist schmal geflügelt, (3-)5-10(-15) cm lang, Stiellänge apikalwärts kürzer werdend; *Sproßachse* locker wollig behaart, Behaarung früh hinfällig, zur Blütezeit nur noch an der Basis deutlich erkennbar; über die gesamte Länge — besonders im Synfloreszenzbereich — mit stecknadelförmigen Drüsenhaaren besetzt; *Drüsenhaare* mit farblosem Stiel, 250-400 µm lang; *Synfloreszenz* mit (1-)5-20(-35) Köpfchen, an sehr kräftigen Exemplaren mit über 100; eine geschlossene thyrsoid Rispe oder Thyrsus (Fig. 1b), das Hauptgerüst der Synfloreszenz hauptsächlich von den Seitenachsen 1. und 2. Ordnung aufgebaut; Synfloreszenz meist schirmrispig ausgebreitet; bracteos oder frondo-bracteos, Seitenachsen in den Achseln normaler Laubblätter oft wenig entwickelt oder schwächer verzweigt; *Blattfolge*: Grundblätter oft einfacher gestaltet, oval bis rundlich, mittlere Laubblätter am stärksten entwickelt, selten allmählicher Übergang zu Hochblättern, meist abrupter Wechsel von Laubblättern zu Hochblättern, dazwischen oft auch ein laubblattähnliches, aber deutlich kleineres Blatt, das dann meist das erste Tragblatt der Synfloreszenz darstellt; *Köpfchen* (Fig. 9b) zur Blütezeit 3-4 mm hoch, etwa 3,5-4,5 mm im Durchmesser, mit 4-7 pistillaten und etwa doppelt so vielen staminate Blüten, im Endköpfchen der Hauptachse oft zahlreicher; *Involucrum* aus 5-6(10) Hüllblättern bestehend, die im unteren Viertel seitlich miteinander verwachsen sein können, 1,1-2,0(-3,0) mm lang und (0,6-)0,8-1,4(-1,7) mm breit, zugespitzt-eiförmig, kahl, ganzrandig oder zur Spitze hin entfernt gezähnt; *Receptaculum* flach bis schwach konisch, mit alveolenartigen Ablösungsnarben; *pistillate Blüten* (Fig. 10a) mit 0,5-1,2 mm langer, trichterförmiger Korolle mit 4 oder 5 Kronzipfeln, dabei die 3 abaxialen länger und breiter als die 1 oder 2 adaxialen, Korolle daher andeutungsweise zweilippig, Kronzipfel 0,3-0,7 mm lang, basal 0,3-0,6 mm breit, apikal abgerundet; Kommissuralnerven nahezu bis in die Spitze der Kronzipfel reichend, Mediannerven z.T. vorhanden (Fig. 10b); *Griffel* (Fig. 10c) 0,9-1,0 mm lang, Griffeläste breit-lappig, annähernd rechteckig, 0,3-0,5 mm lang, abaxialer Ast ± aufrecht, meist etwas kleiner als der adaxiale Ast, dieser in adaxialer Richtung gebogen; *Fruchtknoten* verkehrt-eiförmig, 1,2-2,4 mm hoch, im oberen Drittel mit stecknadelförmigen Drüsenhaaren besetzt; *staminate Blüten* (Fig. 10d) mit röhrenförmiger bis schwach trichterförmiger Korolle von 1,6-2,3 mm Länge, die Kronzipfel auf 1/4 bis 2/5 eingeschnitten, zur Spitze hin verschmälert, abgerundet, Kronnervatur (Fig. 10e) umfaßt Kommissuralnerven, die selten bis in die Kronzipfelspitzen reichen, sehr selten treten noch Reste der Mediannerven auf; *Stamina* (Fig. 10g) 1,5-2,0 mm lang, davon 1,0-1,3 mm auf die Filamente entfallend, Antheren etwa 0,2 mm breit, basale Anhängsel 150-250 µm lang, apikale von ungefähr gleicher Länge, zur Spitze hin allmählich schmaler werdend, abgerundet, Theken 0,5-0,6 mm lang, Antheropodium 200 µm lang, Zellen mit spangenförmigen Verdickungen auf den Radial- und Querwänden sowie auf der adaxialen Tangentialwand; *Griffel* (Fig. 10f) 2,0-2,5 mm lang, Fegehaare kurz, abgerundet, Griffelspitze ungeteilt oder nur sehr wenig; *Fruchtknoten* 0,6-1,0 mm lang und 0,3-0,4 mm breit; *Achänen* schmal verkehrt-eiförmig, auch nahezu drehrund und nur wenig verdickt; die 2-5(-8) Früchte (Fig. 9e) jedes Köpfchens (5-)6-8,5(-9) mm lang, (0,8)1,2-1,6(-2,3) mm breit, größte Breite etwas oberhalb der Mitte, ab dieser Höhe mit stecknadelförmigen Drüsenhaaren (Fig. 9a,d) besetzt; Perikarpoberfläche (Fig. 9f) längs gerieft, bis auf die Drüsenhaare kahl; diese an der reifen Frucht mit ungefärbtem Stiel, 390-580 µm lang; *Pollenkörner* (Fig. 3a-d) meist subprolat, auch prolat, seltener prolat-sphäroid, Polachse (34)36-40 µm, Äquatorialachse 28-30 µm, echin, Stacheln um 1 µm lang, Exine in dickere innere und dünnere äußere Stäbchenschicht gegliedert, innere Columellae distal gabelig verzweigt; bei einem Teil der Pollenkörner Exine im Colpusrandbereich deutlich dünner, Colpi dadurch mit margo-ähnlicher Bildung, scharf von Intercolpi abgesetzt.

4. *Adenocaulon himalaicum* Edgew., Trans. Linn. Soc. London, Bot. 20: 64. 1851. — **Typus:** in sylvis infra Nagkanda, Himalaya, altit. 7-9000 ped. M.P. Edgeworth, 1844. (K!)
 = *A. adhaerescens* Maxim., Prim. fl. amur., Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg Divers Savans 9: 152. 1859. — **Typus:** Amur, Maximowicz. (G!)
 = *A. bicolor* var. *adhaerescens* (Maxim.) Makino, Bot. Mag. (Tokyo) 13: 240. 1899.

*Auswahl der gesehenen Belege:*¹

Nord-Indien (Himalaya): Sara, Chumba, ca. 2400 m, *Clarke 24159A* (K); Chhachpur, Rawin-garh State, Simla District, in damp forest, ca. 1800 m, *Parker, R. N. 3430* (B, GH, K); near Kotgurh, also in Garhwal, ca. 2280 m, *Madden* (K); North-Western Himalayas, Chamba State, Changju Valley, bassued forest, ca. 1800 m, *Lace 1983* (A, E); Paton, Kumaun, ca. 2100 m, *Strachey & Winterbottom* (GH).

Sikkim: Lachen, 2580 m, *Smith & Cave 2434* (E).

China: Provinz Yunnan: Mengtze, S.E. mts., 1800 m, *Henry 9199* (E, NY); lieux ombragés, lisières des bois de Ma-eul-chan, 2500-3000 m, *Abbé Delavay 3839* (A, B, K); Litiping between Likiang and Weihsi, on open pasture, *Ching 22023* (A); Huann-fu-ping, A-tun-tze, grassy slope, 3400 m, *Wang 69219* (A); Salwin Valley, Hahanlo, under mixed forests, 2800 m, *Yü 23110* (A, E); Tsekou (Thibet oriental), *Soulié* (K, UC); Prov. Kweichow: Tating, on open hillsides, *Tsiang 8882* (GH, UC); Prov. Szechwan: Chin-fu-shan, *Pei 10350* (K); Mt. Omei, margin of thicket, 2500-2700 m, *Wang 23479* (GH); Doola, Tsa-wa-rung, under forest in ravine, 2700 m, *Wang 65549* (A); Shennongjia Forest District (31°30'N; 110°30'E), vicinity of Duanjiangping, open slope on roadside, *1980 Sino-American Expedition 1042* (NY, PE, UC); Ts'ien-shan, Fangtien, 210 m, *Kung 813* (E); Chienshih Hsien, *Chow 1144* (E); Prov. Shansi: Hsiatschuan ad mtem. Yao-shan, Shansi austr., 1500 m, *Licent 12724* (GH); Prov. Shantung: Lao-shan Gebirge, Lao-ding, Tsingtau, hoher grasiger Bergrücken, sandiger Lehm und verwittertes Gestein, 1100 m, *Zimmermann 496* (G, K); Prov. Hopeh: T'angch'iheze, Hsiaowut'ai-shan, in southwestern valley, *Wang 709* (NY); Tyehchiaoshan, 1300 m, *Hsia, W. Y. 2308* (E); Prov. Liaoning: Chanbaishan, forests, 800 m, *Wan & Chow 81126* (E, K, NY); Prov. Kirin: O-mu Hsien, Tashantsuitzu, under forest, 400 m, *Kung 2149* (NY); Prov. Heilungkiang: Ertsentientze, forest, 14.8.1927, *Skvortzov* (GH).

Sowjetunion (Amur-Region und Prov. Primorje): Amur, Burejae-Gebirge, *Radde 75* (GH); Krasnaja-Rjetschka, dichter Mischwald, meist Bachränder, 7.8.1919, *Zedtwitz* (M); Prov. Primorje, in vicin. urb. Vladivostok, Academoppidulum, in silva frondosa, [in Misch- und Laubwäldern, an Bach- und Flußufern, auf alten Waldwegen], *Beljaeva 5850* (A, E, G, K, M, NY); [Küstengebiet, Naturschutzpark "Kedrowaja nad", im Laubwald], 1.9.1964, *[Necaeva]* (A).

Korea: Koang-neung, 14.10.1954 (GH); Chirisan, S. Chulla, 26.8.1934, *Smith, R. K.* (GH); Quelpaert, in sylvis, *Taquet 9730* (E).

Japan: Kyushu: Mt. Hikosan, prov. Buzen, 7.10.1932, *Takenouchi* (B); Shikoku: Nanokawa, Tosa, 13.9.1887, *Watanabe* (GH); Honshu: Yugashima, Izu Peninsula, Shizuoka Pref., 170 m, *Kanai et al. 10087* (A); Mt. Togazi, Prov. Ugo, 23.7.1905, *Yushun* (NY); Yose-Kabotoke pass, Prov. Musashi, *Mizushima 506* (E); Valley Unazawa, Mt. Ohtake, Tokyo Pref., in forest, rather wet place, 400 m, *Suzuki, S. 167* (GH); Mt. Shiritaka, Ishikawa-gun, Prov. Kaga, *Masamune 1534* (A); Pref. Kyoto, Mt. Kurama, 270-560 m, *Hiroe 13115* (UC); Tokyo, Prov. Musashi, 15.10.1935, *Kobayashi* (UC); Ikaho in Kotsuke, *Ohwi 70* (A, B, E, G, K, NY, UC); Hokkaido: Hakodate, 1861, *Maximowicz* (GH, K); Abashiri, *Uno 21683* (G, GH); Sapporo, 29.8.1903, *Arimoto* (GH); Moiwayama region, near Sapporo, *Dorsett & Morse 1179* (B, NY).

Artbeschreibung

Habitus (Fig. 11c): (10-)20-80(-100) cm hohe Rhizomstauden, mit \pm gleichmäßig und wechselständig beblätterter Sproßachse, selten Blätter im unteren Sproßabschnitt gehäuft; von den 4-8(-11) Laubblättern untere früh hinfällig, dadurch Sproßbasis oft blattlos; **Laubblätter** meistens nierenförmig, auch breit-herzförmig bis fast fünfeckig, seltener dreieckig mit herzförmigem Grund; **Blattrand** grob gezähnt bis gezähnelt, auch schwach gekerbt oder ganzrandig; **Blattunterseite** durch dünne filzige Behaarung graugrün wirkend, Blattoberseite fast kahl; **Blattspreite** 4-11(-13,5) cm lang und (4-)6,5-12,5(-18) cm breit; untere Blätter 5-15 cm lang gestielt, Länge des Stiels apikalwärts abnehmend, obere Blätter sehr kurz gestielt oder sitzend, Blattstiel meist schmal geflügelt, seltener auffallend breit, Flügel dann mit gezähntem Rand und der größten Breite etwas oberhalb der Stielbasis; **Sproßachse** besonders im Synfloreszenzbereich dicht filzig behaart, gegen Ende der Blütezeit

¹Angaben in russischer Sprache wurden ins Deutsche übersetzt und durch eckige Klammern gekennzeichnet.

verkahlend; nur in der Synfloreszenz mit nagelförmigen Drüsenhaaren (Fig. 11e) besetzt, an den Seitenachsen nur unterhalb der Köpfchen, Synfloreszenz manchmal auch völlig drüsenlos; *Drüsenbesatz* bis zum Ende der Blütezeit meistens durch dichte Behaarung unauffällig, erst zur Fruchtzeit deutlicher; *Drüsenhaare* 340-510 µm lang, mit \pm stark violett gefärbtem Stiel; *Synfloreszenz* (Fig. 1d) mit 3-30 Köpfchen (an kräftigen Exemplaren bis ungefähr 100), als geschlossene thyrsoid Rispe oder geschlossener Thyrsus ausgebildet; *Seitenachsen* erreichen Verzweigungsgrade bis zur 2., selten bis zur 3. Ordnung; Achsen auch zur Fruchtzeit nur wenig gestreckt, Synfloreszenz mit schlank kegelförmigem Umriß; frondo-bracteos oder bracteos, oft sämtliche Blattachsen mit floralen Trieben, Seitenachsen in den Achseln typischer Laubblätter aber oft wenig entwickelt; *Blattfolge*: Grundblätter frühzeitig hinfällig, dadurch scheinbare Häufung der größeren Laubblätter in der Stengelmittle; apikalwärts meistens allmählicher Übergang von Laub- zu Hochblättern, wenn deutlich voneinander abgesetzt, dann ein laubblattähnliches, aber kleineres Übergangsblatt vorhanden, sehr selten abrupter Wechsel von Laub- zu Hochblättern, Bracteen lanzettlich; *Köpfchen* (Fig. 11b) zur Blütezeit 2,5-4 mm hoch, ca. 4-6 mm im Durchmesser, mit 6-12 pistillaten und etwa gleichvielen (4-13(-22)) staminate Blüten, Endköpfchen mit gleicher Blütenzahl; *Involucrum* (Fig. 12h) aus 5(-7) unverwachsenen Hüllblättern aufgebaut, diese zugespitzt-eiförmig, auch oval oder nahezu rundlich, mit filzig behaarter Außenseite, 2,0-3,0 mm lang und 1,3-2,2 mm breit, ganzrandig bis schwach gezähnt; *Receptaculum* abgerundet kegelförmig, mit alveolenartigen Ablösungsnarben; *pistillate Blüten* (Fig. 12c) mit 0,7-1,2 mm hoher, trichterförmiger Korolle, mit 5 (selten 4) Kronzipfeln, von denen die 3 abaxialen Zipfel länger und breiter als die beiden adaxialen (0,7-0,9 mm \times 0,4-0,6 mm) sind, Korolle dadurch undeutlich zweilippig; Mediannerven meist vollständig ausgebildet, Kommissuralnerven oft nur noch auf der adaxialen Kronenseite vorhanden (Fig. 12a); *Griffel* (Fig. 12b) 0,9-1,0 mm lang, Griffeläste breit-lappig, nahezu rechteckig, 0,15-0,3 mm lang, abaxialer Ast oft etwas kürzer und schmaler als der adaxiale; *Fruchtknoten* elliptisch, mit 4-5 Längsrippen, 1,3-1,7 mm hoch, in der oberen Hälfte (z.T. auch auf gesamter Länge) mit nagelförmigen Drüsenhaaren besetzt; *staminate Blüten* (Fig. 12g) mit 1,5-2,0 mm langer, zylindrischer bis schwach trichterförmiger Korolle, Kronzipfel 0,7-0,9 mm lang und basal 0,4-0,5 mm breit, zur Spitze hin allmählich schmaler werdend, abgerundet, die Kronnervatur (Fig. 12e) umfaßt \pm vollständig erhaltene Median- und Kommissuralnerven; *Stamina* (Fig. 12f) 1,4-2,0 mm lang (davon entfallen 0,8-1,2 mm auf die Filamente), Antheren 0,2-0,3 mm breit, apikale Anhängsel 50-120 µm lang, von der Basis zur Spitze gleichmäßig schmaler werdend, apikal abgerundet; *basale Anhängsel* 100-250 µm lang, Antheropodium 100-200 µm lang, spangen- oder ringförmig um das Filament ausgebildet, Zellen mit spangenförmigen Wandverdickungen auf den Tangentialwänden, Quer- und Radialwände gleichförmig verdickt, Theken 0,35-0,55 mm lang; *Griffel* (Fig. 12d) 1,7-2,1 mm lang, Fegehaare kurz, abgerundet, nur an der Griffelspitze, diese meist abgerundet oder gestutzt, oft ungeteilt oder bis 0,2 mm eingeschnitten; *Fruchtknoten* 0,5-1,2 mm lang und 0,3-0,5 mm breit, selten mit einigen Drüsenhaaren besetzt; *Achänen* (Fig. 11a) verkehrt-eiförmig bis keulig, Perikarpoberfläche längs gerieft, bis auf Drüsenhaare kahl, (3)5-11(-17) Früchte pro Köpfchen, Achänen (4)5-8 mm lang und (1,2)1,4-2,3(-3,0) mm breit, größte Breite etwas oberhalb der Mitte, Früchte 2,5-4 mal so lang wie breit; ab 1/3 der Höhe mit nagelförmigen Drüsenhaaren (Fig. 11d) besetzt, diese an der reifen Frucht oft mit violett gefärbtem Stiel, 490-610(710) µm lang, Stiel distal kegelförmig zugespitzt, Überlappungsbereich mit Köpfchen besonders intensiv gefärbt; *Pollenkörner* (Fig. 3e,f und Fig. 4a,b) meist prolat-sphäroid, auch subprolat, sehr selten prolat; Polachse 26-30(-32) µm lang, Äquatorialachse 25-28 µm lang; scabrat mit 0,8-0,9 µm langen, spitzen Skulpturelementen; Exine mit nur einer Stäbchenschicht, Columellae unregelmäßig geformt, erreichen oft das Tectum nicht.

5. *Adenocaulon nepalense* M. Bittmann, spec. nov. — Typus: Nepal, Jaljale Himal, Crête du sud-est de Jaljale, Forêt hygrophile à Rhododendron géants, 3400 m, Farille & Lachard 847509 (Holotypus in GOET, Isotypus in G).

Gesehene Belege:

Nepal: Rambrong, Lamjung Himal, in shade of wet rhododendron forest, ca. 3450 m, *Stainton, Sykes & Williams 5984* (A, E); above Lumsum, common in upper forest, ca. 3000 m, *Stainton et al. 3500* (A, E); Arun Valley, Maghang Khola E. of Num, beneath trees, ca. 3000 m, *Stainton*

833 (E); Annapurna Himal, Seti Khola, among shrubs, ca. 3750 m, *Stainton et al.* 6629 (E); near Gurjakhani, deep shady ravine gorge, ca. 2550 m, *Stainton et al.* 3558 (E).

Sikkim: Joong, on sandy moist stretches under trees, ca. 3000 m, *Cooper* 889 (A, E); Jari, ca. 3900 m, *Ribu & Rhomoo* 1135 (E); Chowbhanjan, ca. 3300 m, *Ribu & Rhomoo* 6358 (E).

Diagnosis

Herba perennis, caulis erectus, 40-80 cm altus, folia caulina alterna triangulata, basi truncata vel breviter cordata petiolo anguste alato provisa, in alis 0,5-3,5 mm latis decurrentes. Inflorescentia paniculata vel thyrsiformis cum 3-15 capitulis glandulosa: glandulae cum capitulis applanatis. Capitula cum 7-10 floribus feminis et 6-9 functionaliter masculis. Receptaculum parvum conicum. Phyllaria 5-7, flores superantia, 4,0-5,0 mm longa et 1,5-2,7 mm lata, ovata, acuminata margine integerrimo. Flores 1,5-3,0 mm longi. Achenia 3,0-4,5 mm longa et 1,0-1,8 mm lata, dense glandulosa et pilosa solum in parte basali glabra.

Habitatio in Nepalia et Sikkim.

Differt ad *A. himalaicum* ante omnia caulibus alatis et phyllariis flores superantes.

Habitus (Fig. 13c): (20-)40-80 cm hohe Rhizomstauden; mit 5-9 wechselständigen, \pm gleichmäßig verteilten Laubblättern; **Laubblätter** (Fig. 13a) breit-dreieckig mit herzförmigem Grund, auch herzförmig, selten nahezu nierenförmig, Blattrand gezähnt bis gezähnt; **Blattunterseite** dünn filzig behaart, dadurch graugrün wirkend, Blattoberseite kahl; **Blattspreite** (3,5)5,5-8,5 cm lang und 5,5-10,5 cm breit; untere Blätter lang gestielt (5-15 cm), Länge des Stiels apikalwärts abnehmend, obere Blätter sehr kurz gestielt oder sitzend; **Blattstiel** geflügelt, Flügel oberhalb der Stielbasis oft am breitesten; **Sproßachse** durch herablaufende Blattbasen 0,5-3,5 mm breit geflügelt, Flügel im oberen Sproßbereich besonders deutlich (Fig. 13b); **Achse** locker filzig behaart, im Synfloreszenzbereich dichter, Behaarung bleibend, zur Fruchtzeit dunkler gefärbt und dadurch weniger auffällig; nur im Synfloreszenzbereich, besonders unterhalb der Köpfchen, mit nagelförmigen Drüsenhaaren (Fig. 14k) besetzt; **Drüsenhaare** (230)280-420 μ m lang, mit schwach violett gefärbtem Stiel, Drüsenköpfchen dem Stiel asymmetrisch aufsitzend; **Synfloreszenz** (Fig. 1a) frondobracteos, mit 3-15 Köpfchen, meist als geschlossene Traube, nur selten als geschlossener Thyrsus mit sehr wenig verzweigten Seitenachsen ausgebildet; **Blattfolge**: allmählicher Übergang von dreieckigen Laubblättern mit herzförmigem Grund über breit- zu schmallanzettlichen Hochblättern; **Köpfchen** (Fig. 13d) zur Blütezeit 3-3,5 mm hoch, 5,5-6 mm im Durchmesser, mit 7-10 pistillaten und 6-9 staminate Blüten; **Involucrum** aus 5-7 unverwachsenen Hüllblättern (Fig. 14f), diese zugespitzt-eiförmig, seltener breitlanceolatisch, kahl, ganzrandig, (3,5-)4,0-5,0 mm lang und 1,5-2,7 mm breit, 1,5 bis 3 mal so lang wie breit; **Hülle** die Blüten überragend; **Receptaculum** schwach konisch gewölbt, mit alveolenartigen Ablösenarben; **pistillate Blüten** (Fig. 14e) mit 0,9-1,1 mm hoher, zylindrischer bis breit-trichterförmiger Korolle, mit 5, selten 4 schmal linealischen, zur Spitze hin abgerundeten Kronzipfeln, von denen die 3 abaxialen Zipfel länger und breiter als die beiden adaxialen sind, Korolle dadurch undeutlich zweilippig; die **Kronnervatur** besteht nur aus den meist vollständig erhaltenen Mediannerven (Fig. 14c); **Griffel** (Fig. 14b) 0,8-0,9 mm lang, Griffeläste 0,2-0,25 mm lang, nahezu dreieckig, der adaxiale Ast teilweise etwas stärker entwickelt; **Fruchtknoten** elliptisch, ohne deutliche Längsrippen, 0,8-1,8 mm hoch, von der Basis an mit nagelförmigen Drüsenhaaren besetzt; **staminate Blüten** (Fig. 14d) mit 1,5-2,0 mm langer Korolle, Kronzipfel etwa halb so lang wie die Gesamtlänge der Korolle, breit lineal, zur Spitze hin abgerundet; die **Kronnervatur** (Fig. 14h) umfaßt, \pm vollständig erhalten, Median- und Kommissuralnerven, die sich oft in der Spitze vereinigen; **Stamina** (Fig. 14g) 1,6-1,9 mm lang (davon entfallen 0,8-1,1 mm auf die Filamente), Antheren 0,25-0,3 mm breit, apikale Anhängsel 50-110 μ m lang, Konnektiv hier nur wenig verbreitert, dadurch als Stachelspitze ausgebildet, basale Anhängsel 80-170 μ m lang, Antheropodium 100-150 μ m lang, Zellen mit nur sehr wenig, \pm gleichmäßig verdickten Wänden, Theken 0,35-0,5 mm lang; **Griffel** (Fig. 14a) 1,7-2,2 mm lang, Fegehaare kurz, abgerundet, Griffelspitze ungeteilt oder 50-100 μ m tief geschlitzt; **Fruchtknoten** 0,4-0,7 mm lang und 0,4-0,5 mm breit, teilweise mit einigen Drüsenhaaren besetzt; **Achänen** (Fig. 14m): die 6-7 Früchte pro Köpfchen schmal oval bis länglich verkehrt-eiförmig mit relativ langer, stielartig verschmälelter Basis, Achänen 3-4,5 mm lang und 1,0-1,8 mm breit, etwa dreimal so lang wie breit (größte Breite etwas oberhalb der

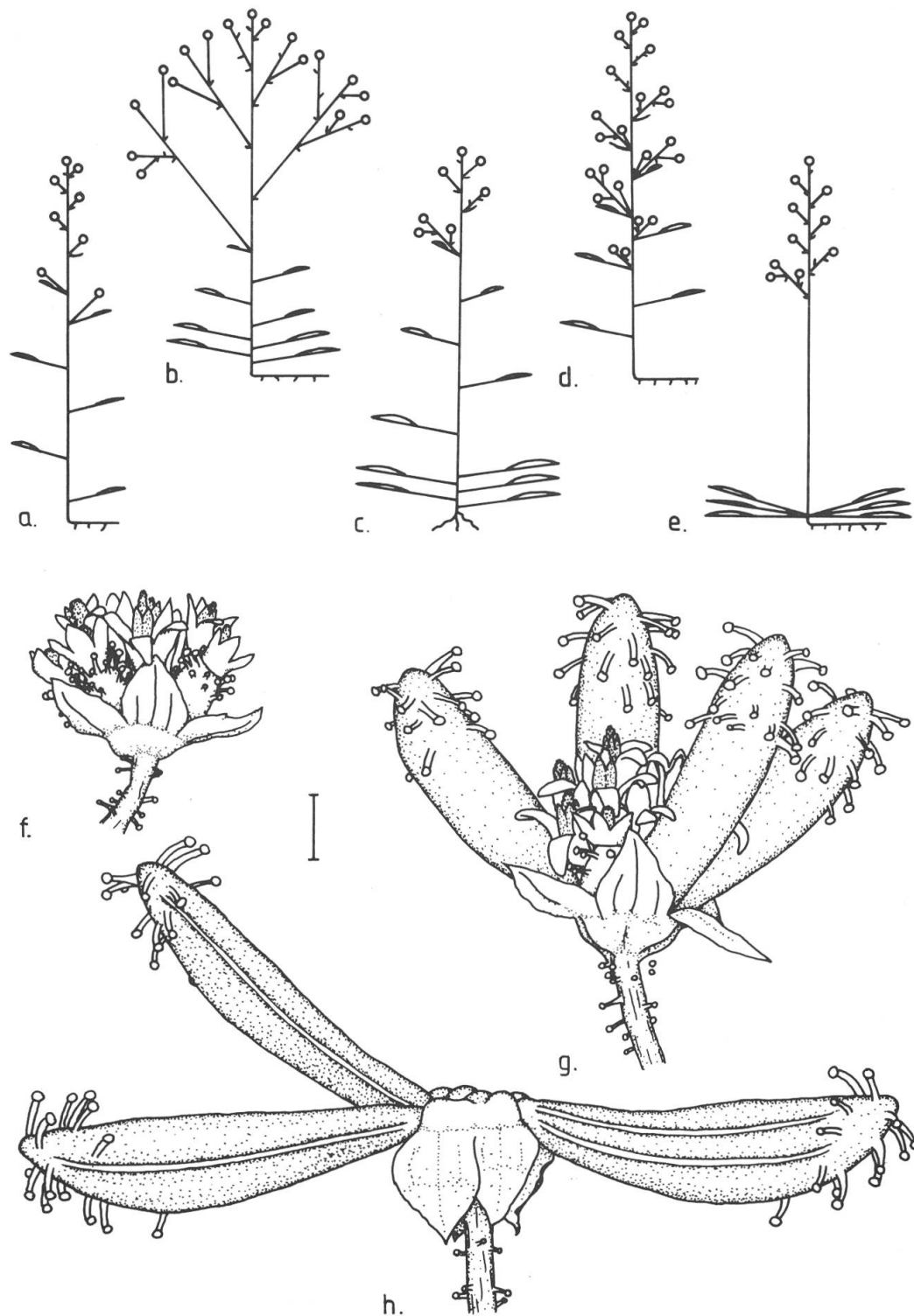


Fig. 1. — Habitus, Synfloreszenz und Köpfchen der Gattung *Adenocaulon*.
 Habitus und Synfloreszenz (Kreis = Köpfchen): a, *Adenocaulon nepalense*; b, *A. bicolor*; c, *A. lyratum*; d, *A. himalaicum*;
 e, *A. chilense*. Köpfchenentwicklung am Beispiel von *A. bicolor*: f, Köpfchen in Blüte; g, junge Früchte und vollständig entfalte-
 tete Scheibenblüten; h, reifer Fruchtstand.

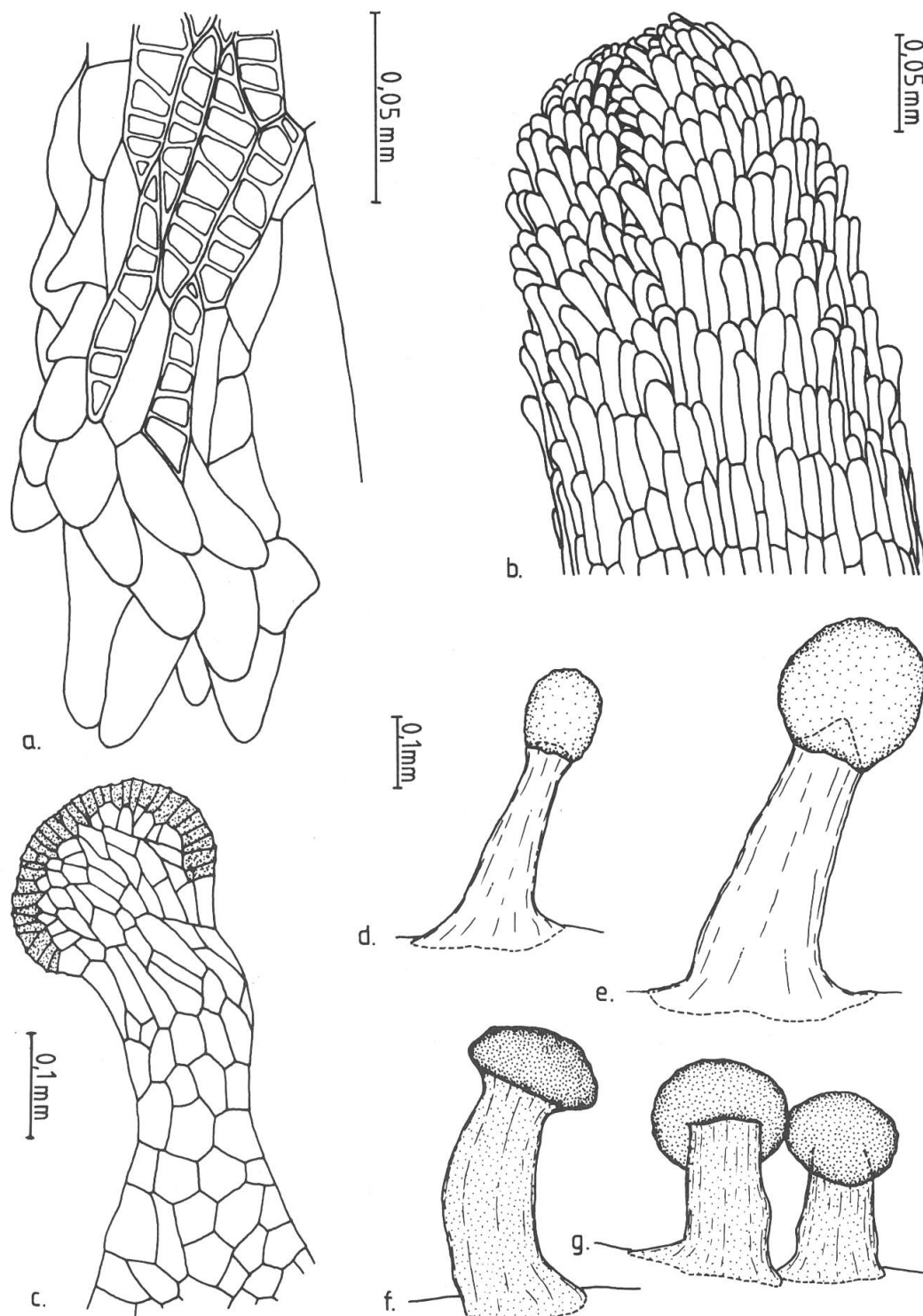
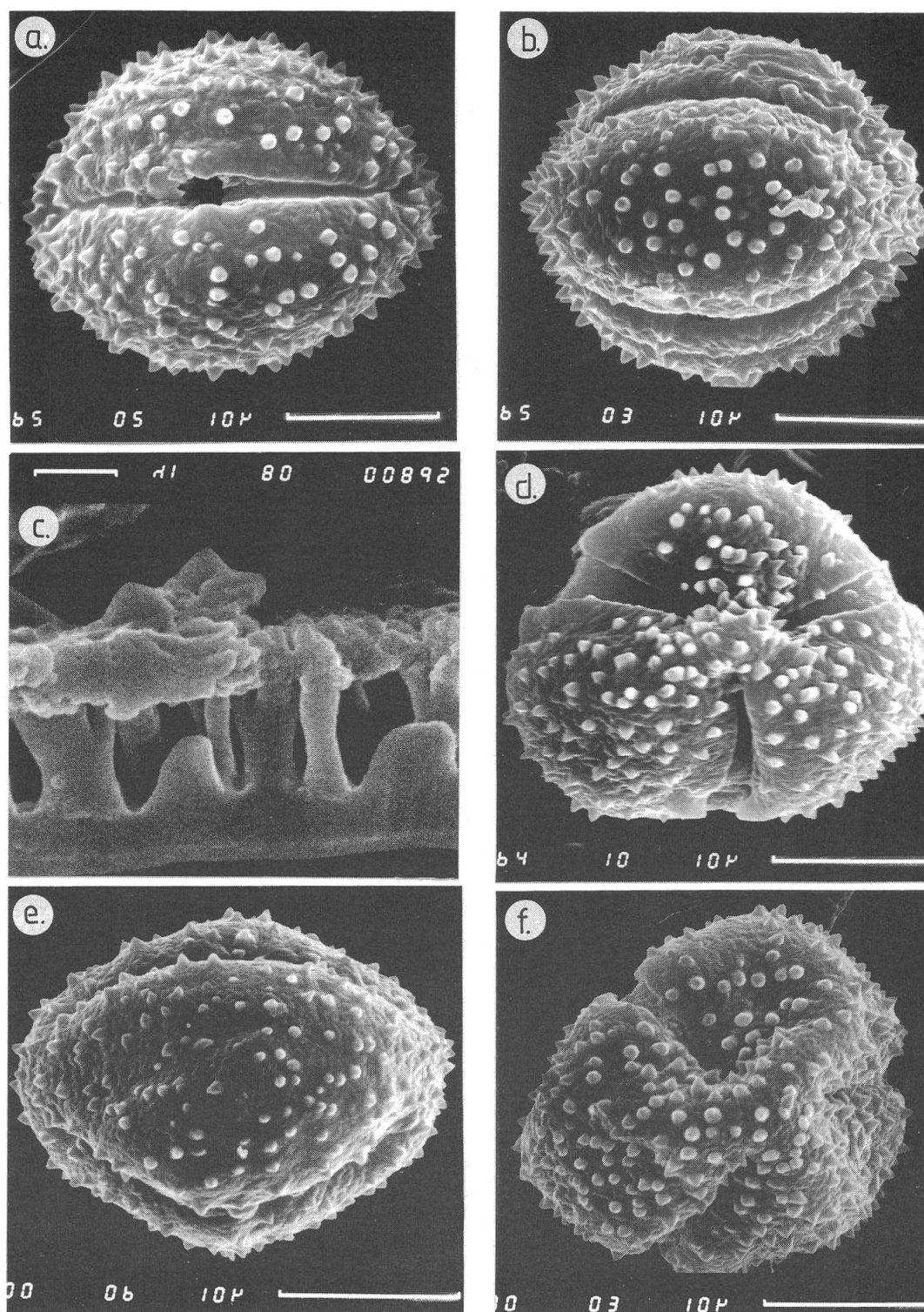


Fig. 2. — Anatomie der Gattung *Adenocaulon*.
Adenocaulon bicolor: a, basales Staubblattanhängsel; b, Griffelspitze der staminate Blüte. Drüsenhaare: c, Längsschnitt, Frucht von *A. lyratum*; d und e, Sproß bzw. Frucht von *A. bicolor*; f und g, Frucht bzw. Sproß von *A. nepalense*.

Fig. 3. — Pollen der Gattung *Adenocaulon*.

Adenocaulon bicolor: a und b, Äquatorialansicht; c, Exinenquerschnitt; d, Polaransicht. *A. himalaicum*: e, Äquatorialansicht; f, Polaransicht.

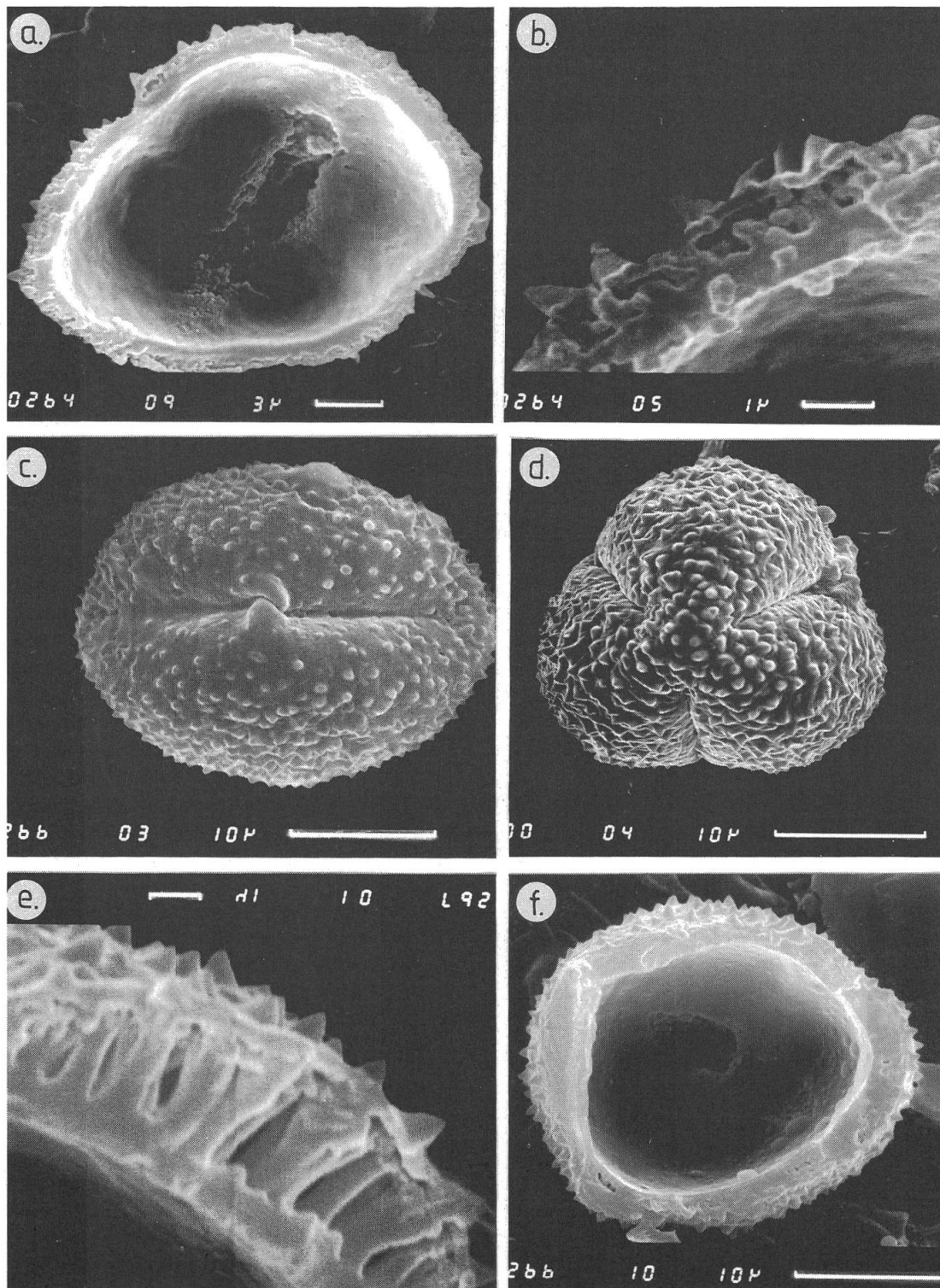
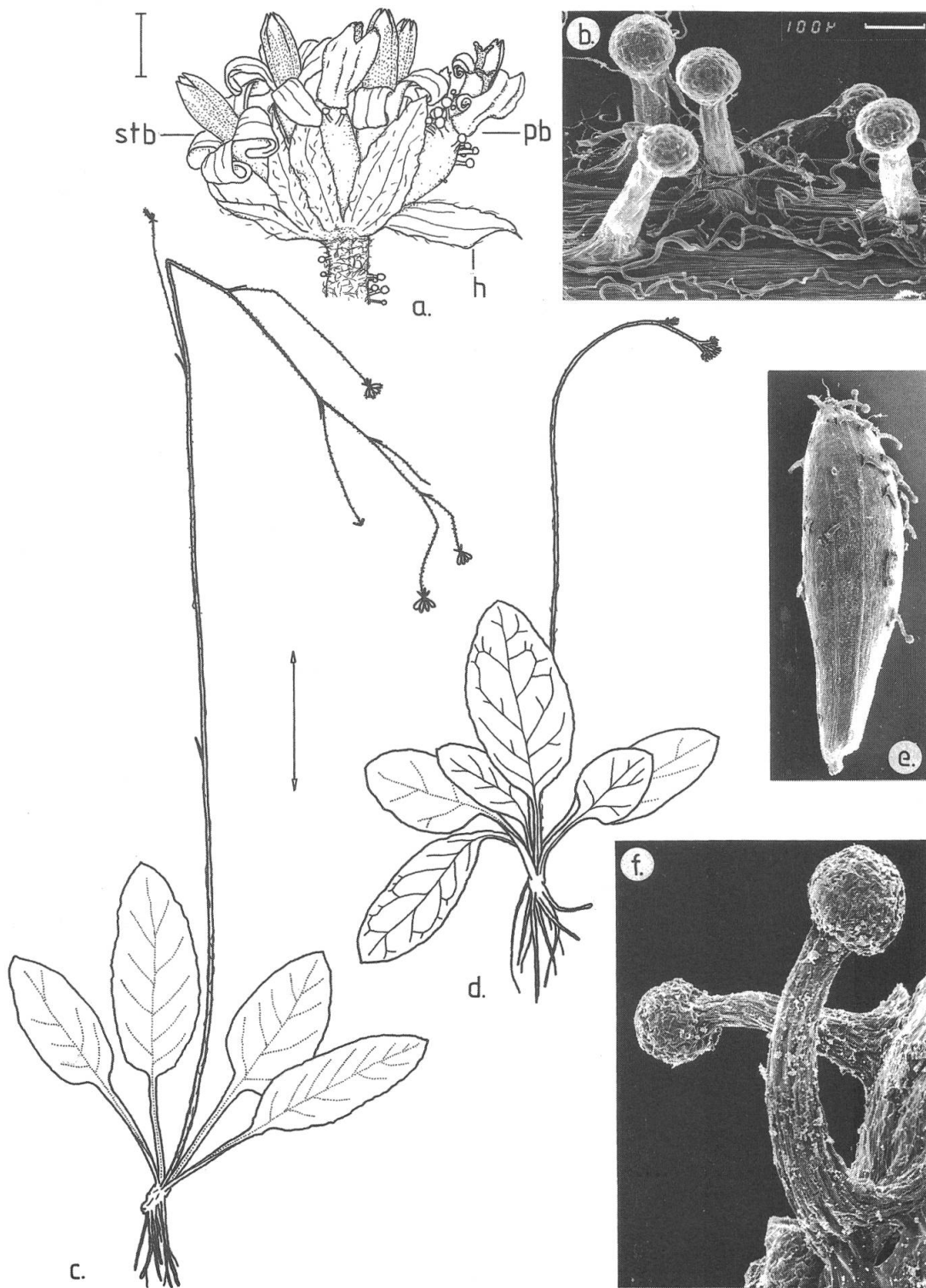


Fig. 4. — Pollen der Gattung *Adenocaulon*.

Adenocaulon himalaicum: a, Innenansicht der Endexine mit Pore; b, Exinenquerschnitt. *A. chilense*: c, Äquatorialansicht; d, Polaransicht; e, Exinenquerschnitt; f, Innenansicht der Endexine mit Pore.

Fig. 5. — *Adenocaulon chilense*.

a, Köpfchen; b, Sproßachse mit Drüsen- und Peitschenhaaren; c, Habitus zur Frucht- und d, Blütezeit (c und d leg. Moore 349); e, Frucht; f, Drüsenhaare der Frucht.

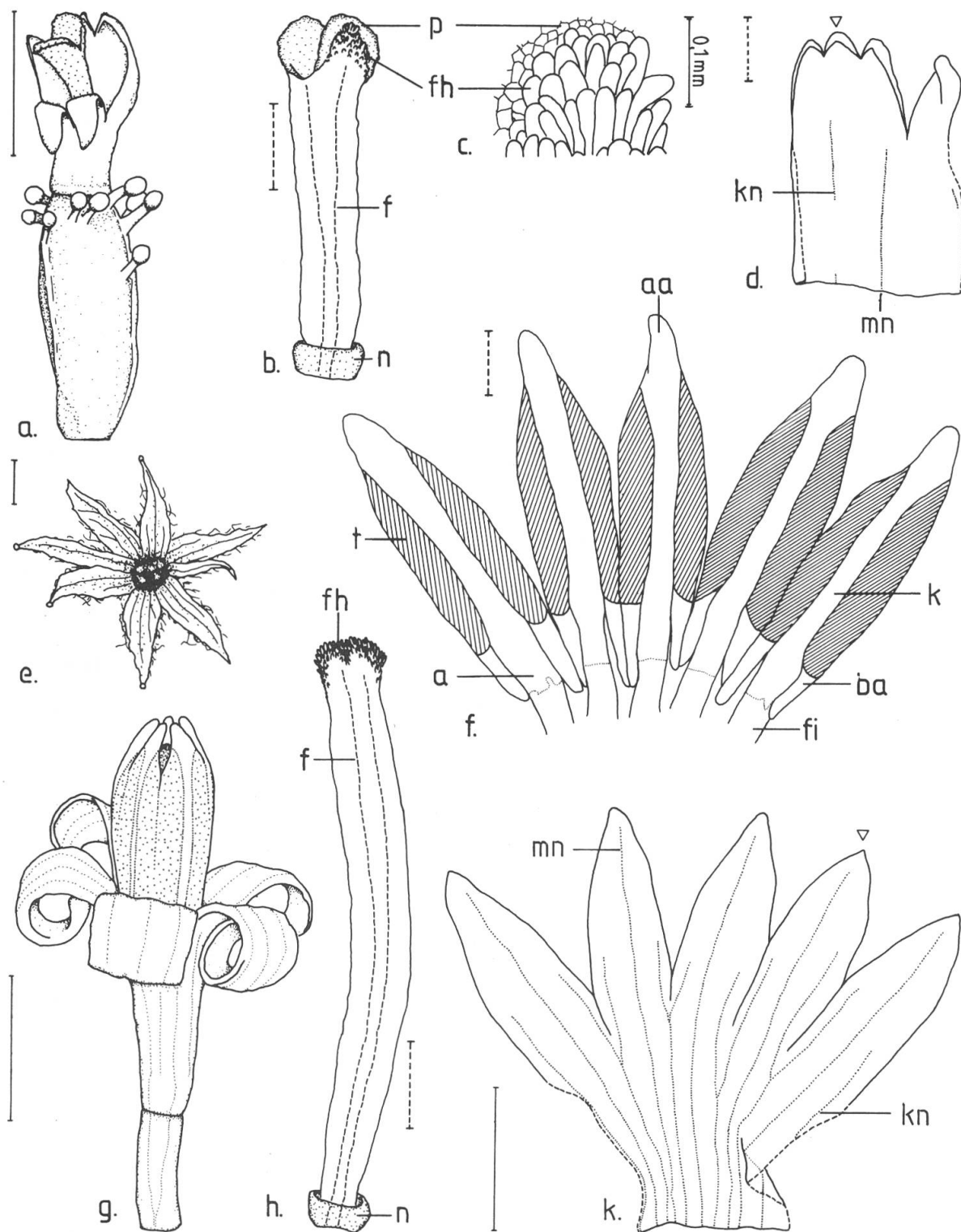


Fig. 6. — *Adenocaulon chilense*.

Pistillate Blüte: a, Gesamtansicht; b, Griffel; c, Fegehaarregion; d, Korolle, längs aufgeschlitzt. e, Aufsicht auf Receptaculum und Involucrum. Staminate Blüte: f, Antherenbereich der Stamina; g, Gesamtansicht; h, Griffel; k, Korolle, längs aufgeschlitzt.

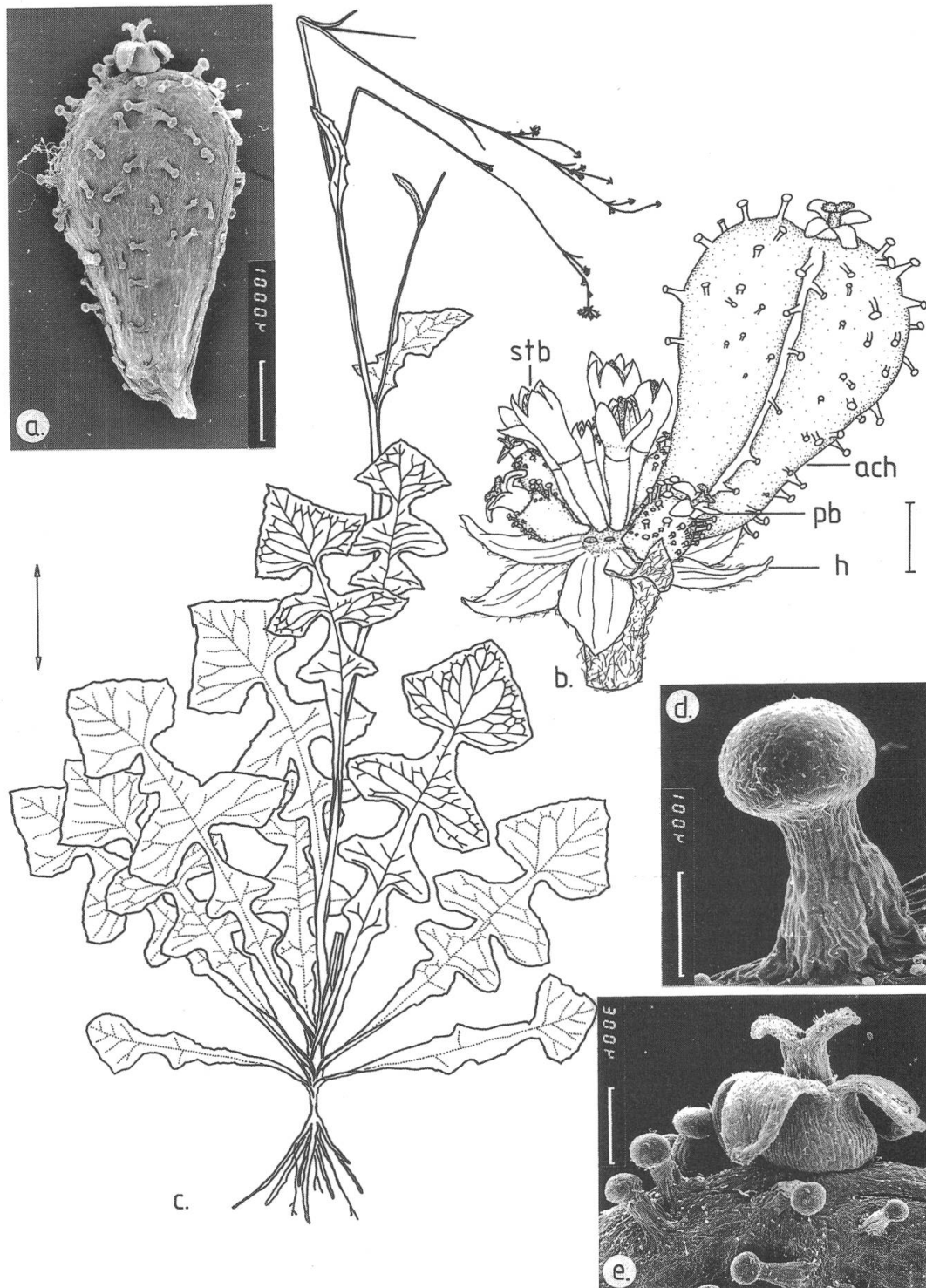


Fig. 7. — *Adenocaulon lyratum*.

a, Frucht; b, Köpfchen; c, Habitus (leg. Skutch 622); d, Drüsenhaar der Frucht; e, Apikalregion der Achäne mit Korolle und Griffel.

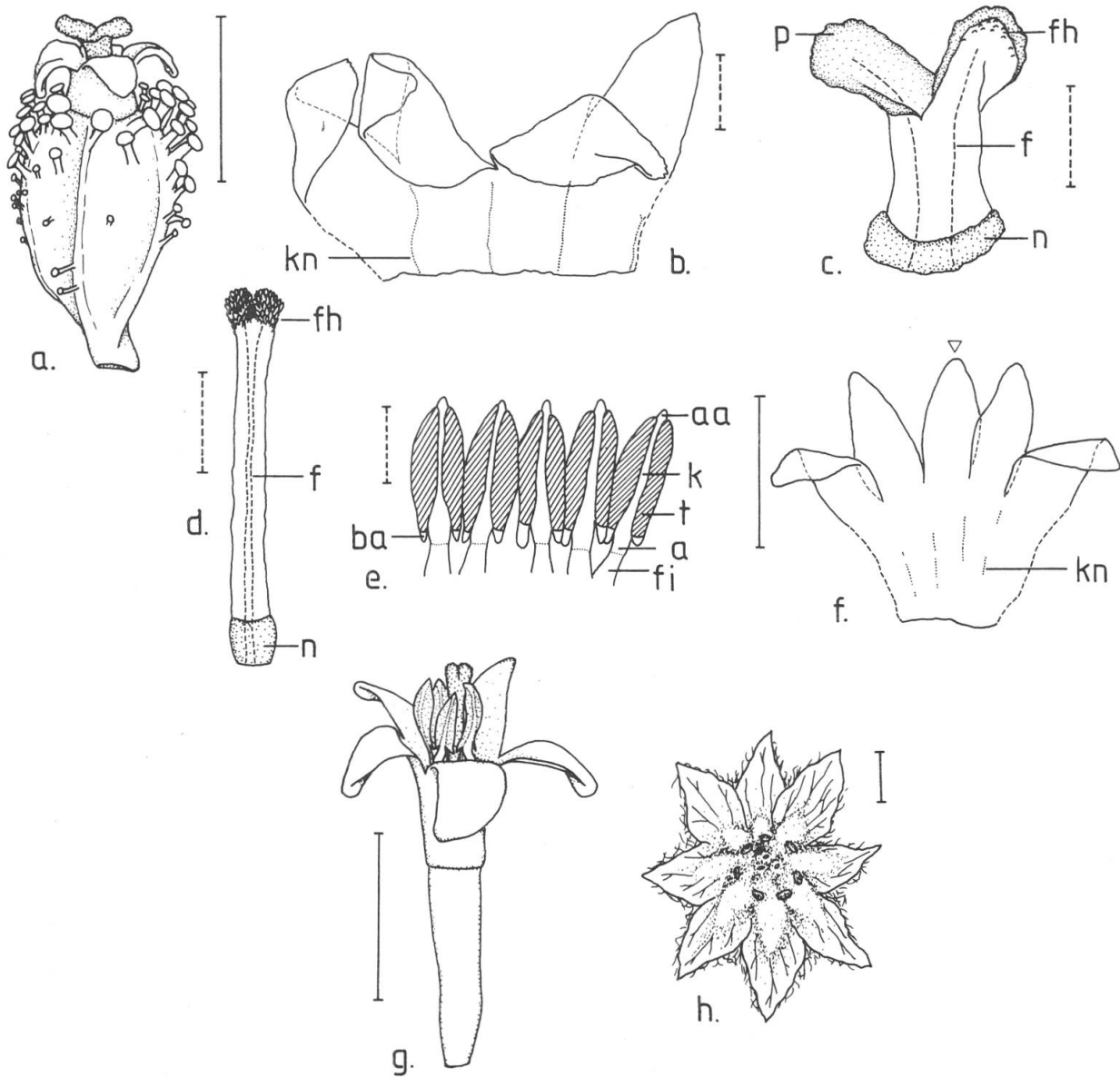
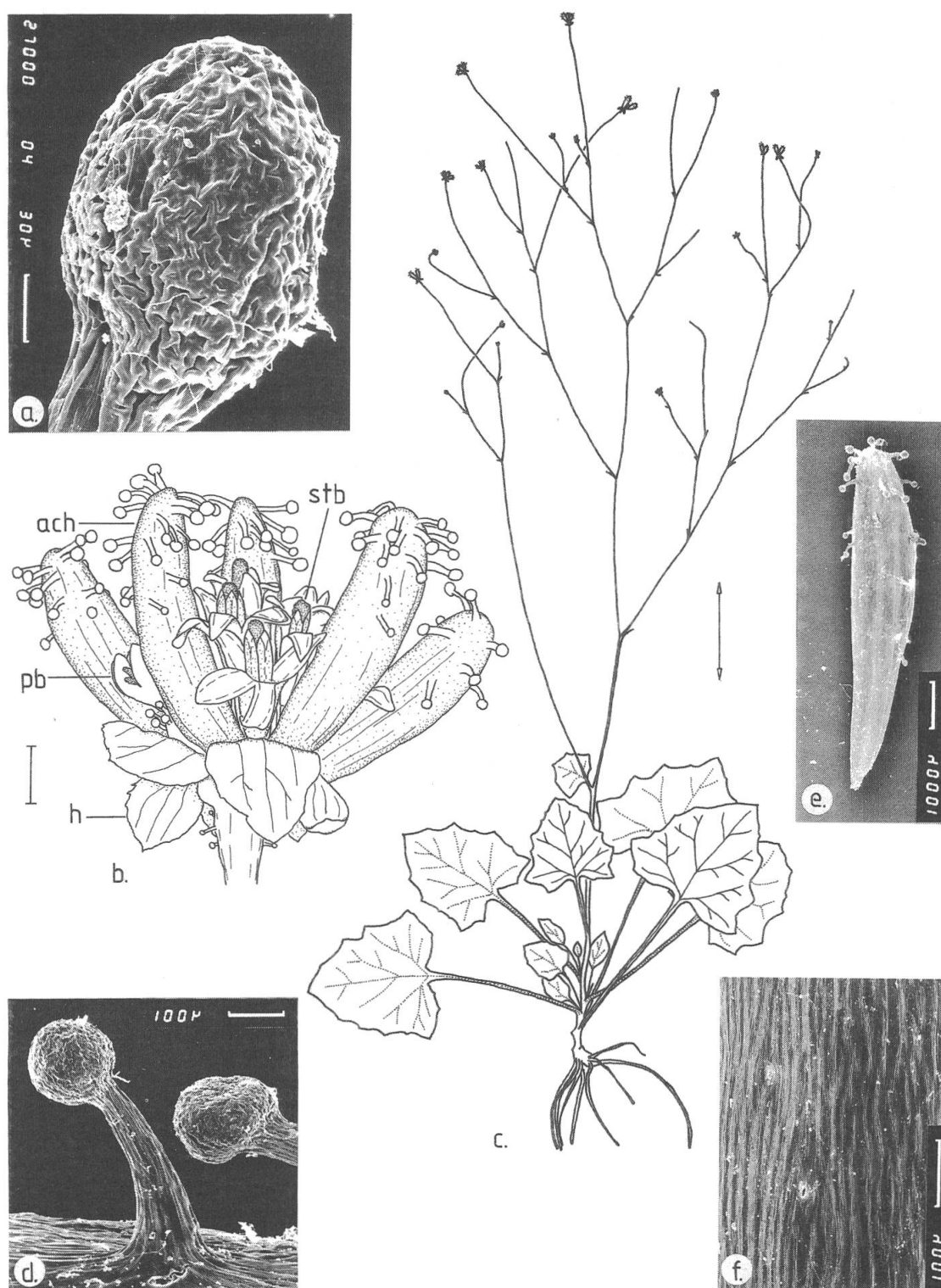


Fig. 8. — *Adenocaulon lyratum*.

Pistillate Blüte: a, Gesamtansicht; b, Korolle, längs aufgeschlitzt; c, Griffel; staminate Blüte: d, Griffel; e, Antherenbereich der Stamina; f, Korolle, längs aufgeschlitzt; g, Gesamtansicht. h, Aufsicht auf Receptaculum und Hülle.

Fig. 9. — *Adenocaulon bicolor*.

a, Drüsenköpfchen der Frucht; b, Köpfchen; c, Habitus (leg. Jepson 17816); Achäne: d, Drüsenhaar; e, Gesamtansicht; f, Perikarpoberfläche.

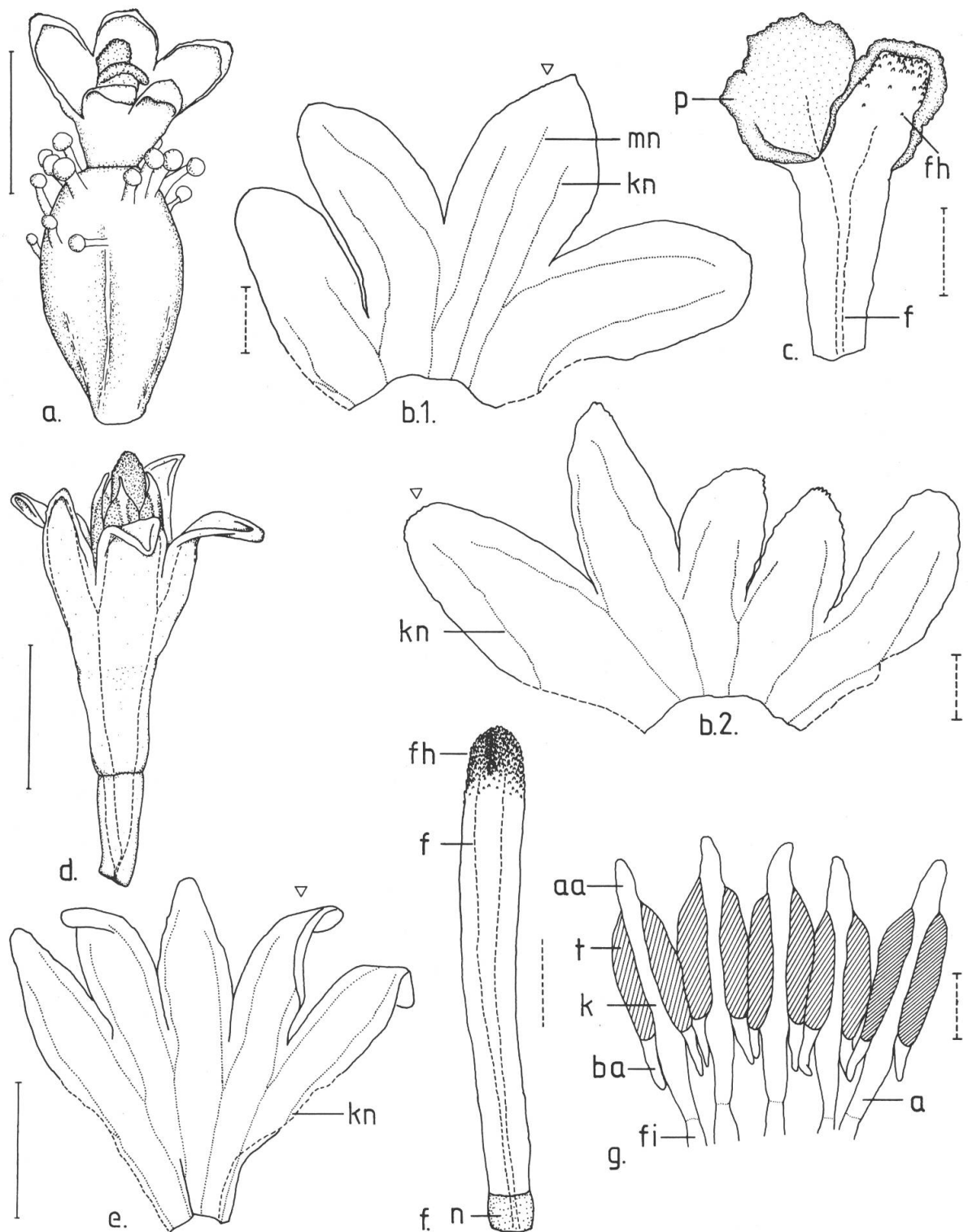
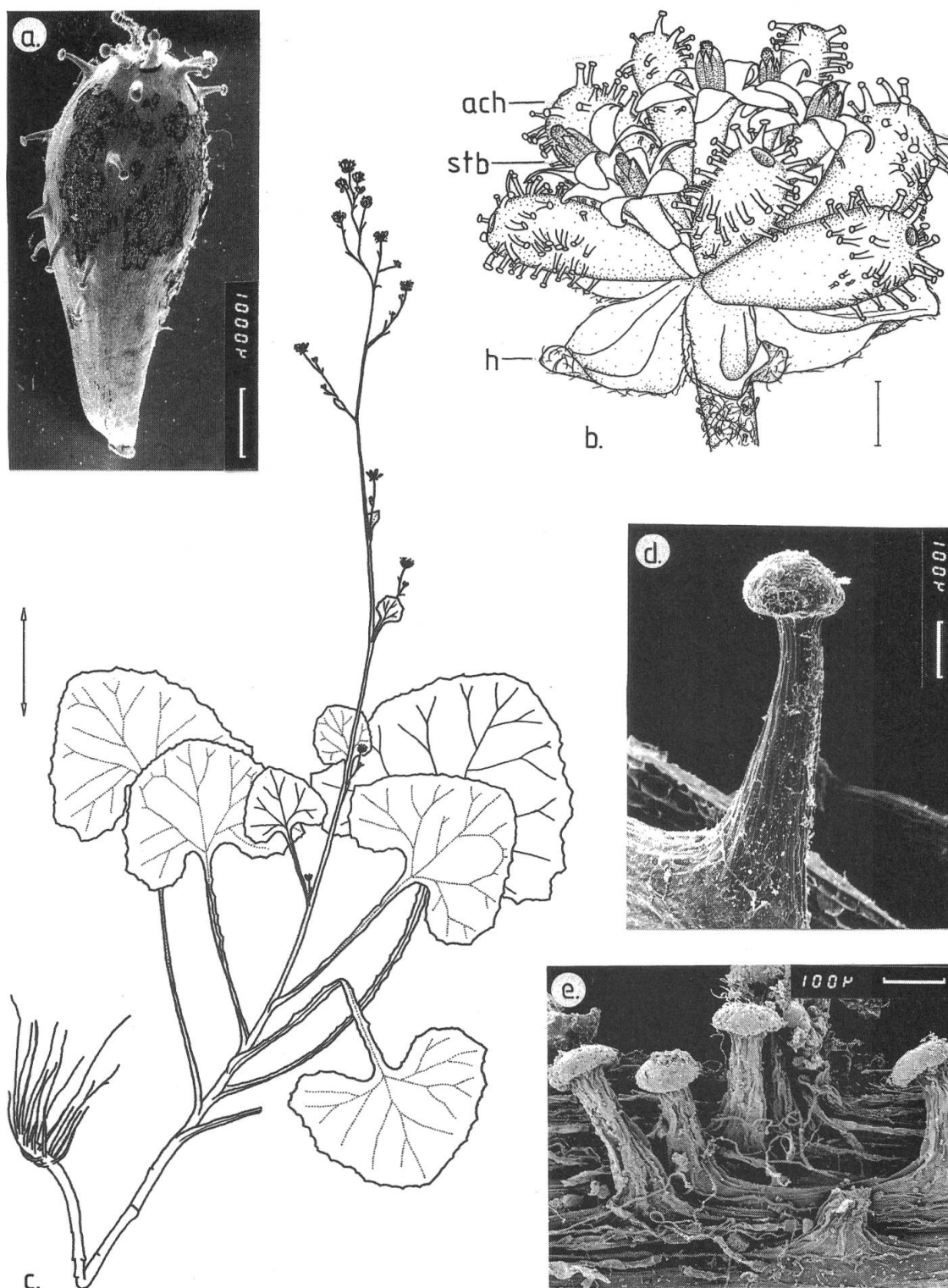
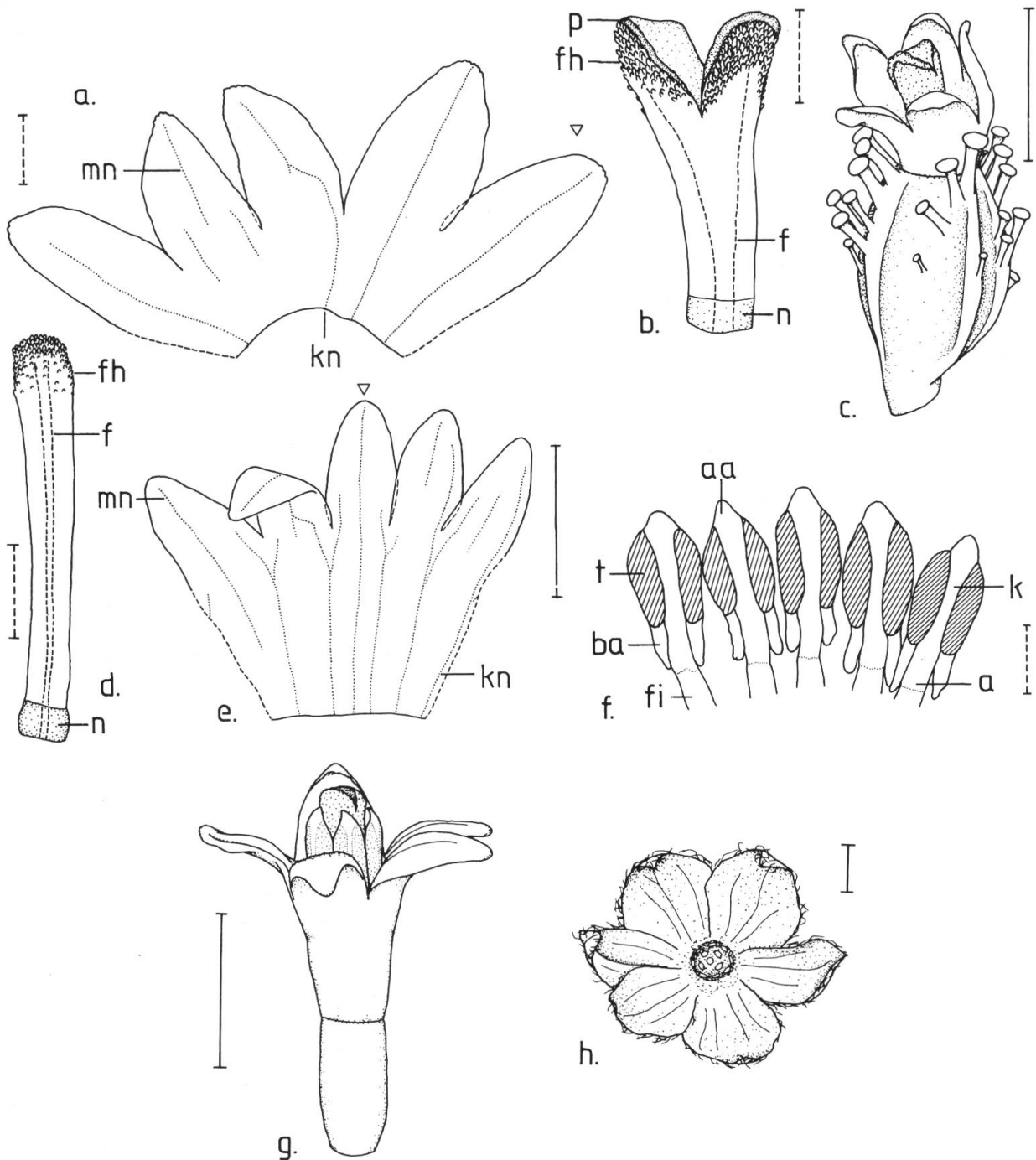


Fig. 10. — *Adenocaulon bicolor*.

Pistillate Blüte: **a**, Gesamtansicht; **b.1** und **b.2**, Korolle, längs aufgeschlitzt; **c**, Griffel. Staminate Blüte: **d**, Gesamtansicht; **e**, Korolle, längs aufgeschlitzt; **f**, Griffel; **g**, Antherenbereich der Stamina.

Fig. 11. — *Adenocaulon himalaicum*.

a, Achäne; b, Köpfchen; c, Habitus (leg. Suzuki 167); d, Drüsenhaar der Frucht; e, Sproßachse mit Drüsen- und Peitschenhaaren.

Fig. 12. — *Adenocaulon himalaicum*.

Pistillate Blüte: **a**, Korolle, längs aufgeschlitzt; **b**, Griffel; **c**, Gesamtansicht; staminate Blüte: **d**, Griffel; **e**, Korolle, längs aufgeschlitzt; **f**, Antherenbereich der Stamina; **g**, Gesamtansicht. **h**, Aufsicht auf Receptaculum und Involucrum.

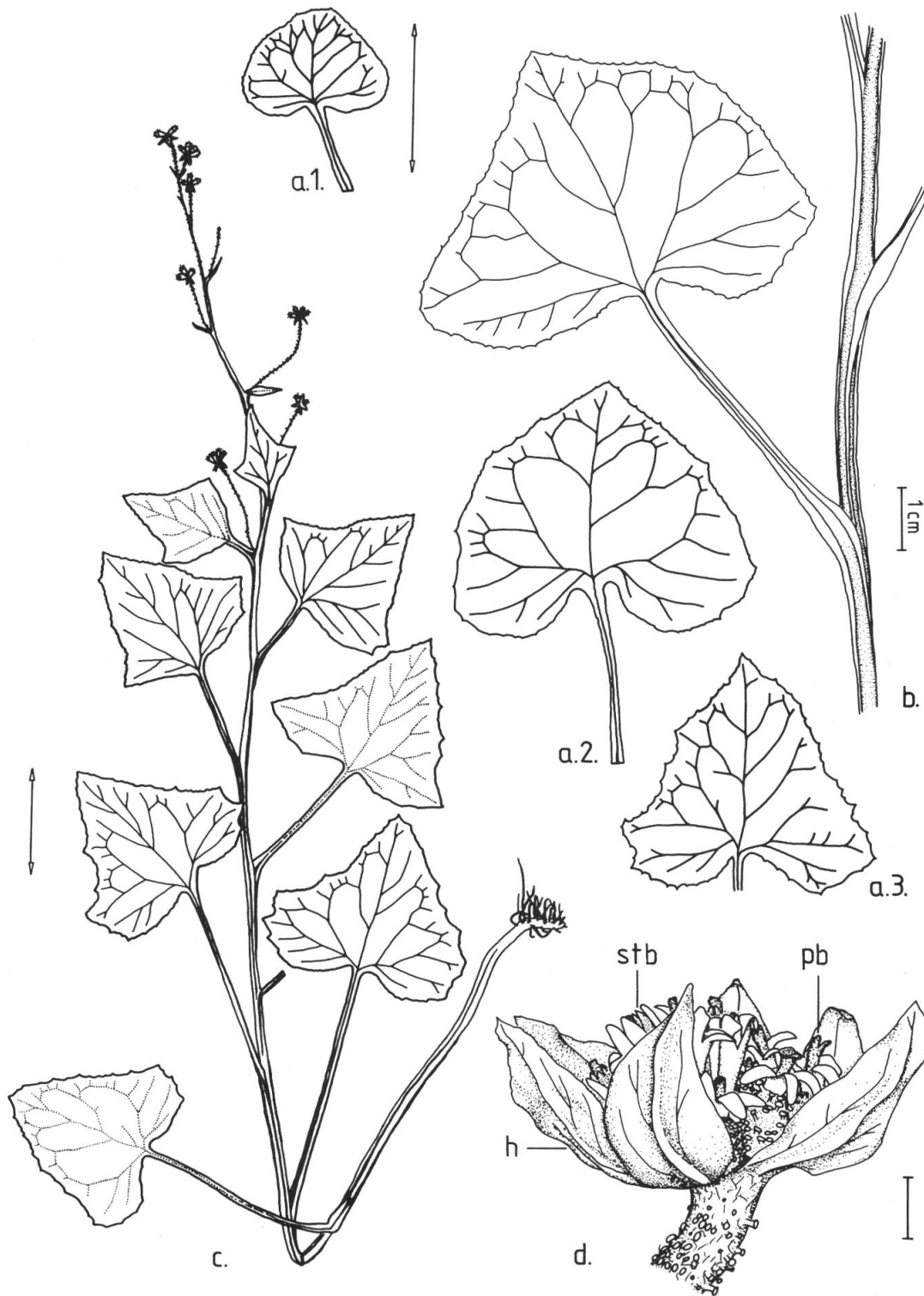


Fig. 13. — *Adenocaulon nepalense*.

a.1-a.3, Typische Blätter; b, geflügelte Sprossachse; c, Habitus (leg. Farille & Lachard 847509, Holotypus!); d, Köpfchen.

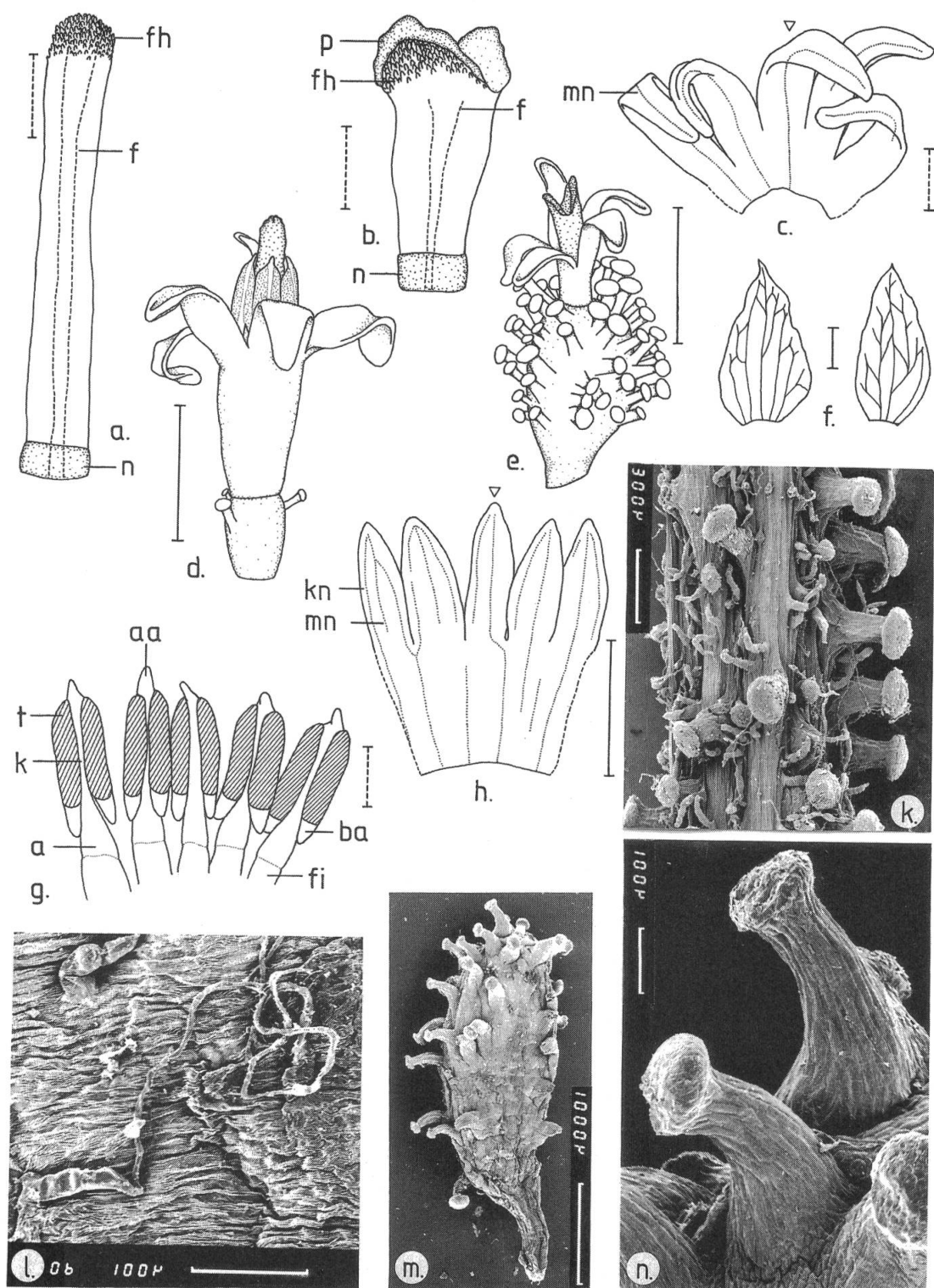


Fig. 14. — *Adenocaulon nepalense*.

Pistillate Blüte: **b**, Griffel; **c**, Korolle, längs aufgeschlitzt; **e**, Gesamtansicht. Staminate Blüte: **a**, Griffel; **d**, Gesamtansicht; **g**, Antherenbereich der Stamina; **h**, Korolle, längs aufgeschlitzt. **f**, Hüllblätter; **k**, Sproßachse mit Drüsen- und Peitschenhaaren; Achäne: **i**, Perikarpoberfläche mit Peitschenhaar; **m**, Gesamtansicht; **n**, Drüsenhaare.

Mitte), von der Basis an dicht mit nagelförmigen Drüsen- sowie mit Peitschenhaaren (Fig. 14l) besetzt, Perikarpoberfläche längs gekerbt, durch herablaufende Basen der Drüsenhaare wulstig; *Drüsenhaare* an der reifen Frucht (Fig. 14n) 340-500 µm, mit schwach violett gefärbtem Stiel, Drüsenköpfchen dem Stiel symmetrisch aufsitzend.

Hinweis: Ökologie, Verbreitung und Systematik der Gattung *Adenocaulon* werden in Teil II (*Candollea* 45/2, November 1990) dargestellt.

LITERATURVERZEICHNIS

- ARANO, H. (1960). In: *Proc. 1960 Meetings Bot. Soc. Japan*: 42. (zitiert nach ORNDUFF & al. 1967).
- ARANO, H. (1962). Cytotaxonomic studies in subfamily Carduoideae. V. Karyotype analysis and its karyological considerations in some genera. *La Kromosomo* 53-54: 1794-1810. (zitiert nach ORNDUFF & al. 1967).
- ARANO, H. (1965). The karyotypes and the speciations in subfamily Carduoideae (Compositae). *Japan. Jap. J. Bot.* 19: 31-67.
- AYRES, J. A. (1915). Flower of *Adenocaulon bicolor*. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 59: 154-156.
- BAKER, M. A. & B. D. PARFITT (1982). *Adenocaulon bicolor* Hook. In: IOPB chromosome number reports. *Taxon* 31: 761-777.
- BLAKE, S. F. (1934). New Asteraceae from Guatemala collected by A. F. Skutch. *J. Wash. Acad. Sci.* 24: 432-438.
- CARLQUIST, S. (1958). Structure and ontogeny of glandular trichomes of Madinae (Compositae). *Amer. J. Bot.* 45: 675-682.
- DITTRICH, M. (1989). *Synopsis compositarum. Compositae VII. Flora Iranica*. Graz.
- DORMER, K. J. (1962). The taxonomic significance of crystal forms in Centaurea. *New Phytol.* 61: 32-35.
- EDGEWORTH, M. P. (1851). Descriptions of some unpublished species of plants from North-Western India. *Trans. Linn. Soc. London* 20: 23-91.
- ERDTMAN, G. (1943). *An introduction to pollen analysis*. Waltham, Mass.
- ERDTMAN, G. (1954). Pollenmorphology and plant taxonomy. VI. On pollen and spore formulae. *Svensk Bot. Tidskr.* 40: 70-76.
- GERSTBERGER, P. & P. LEINS (1978). Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blüten von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91: 381-387.
- GRAU, J. (1980). Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 16: 269-332.
- GRAU, J. (1987). Chromosomenzahlen chilenischer Mutisieen (Compositae). *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 229-237.
- HARA, H. (1971). *Flora of eastern Himalaya. Second Report*. Tokyo.
- HERBORG, J. (1987). Die Variabilität und Sippenabgrenzung in der *Senecio nemorensis*-Gruppe (Compositae) im europäischen Teilareal. *Dissertationes Botanicae* 107. Berlin etc.
- HESZ, R. (1938). Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen. *Bot. Jahrb. Syst.* 68: 435-496.
- HEUSSER, C. J. (1971). *Pollen and spores of Chile*. Tucson, Arizona.
- HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & E. K. SCHOFIELD (Eds.) (1978). *The biology and chemistry of the Compositae*. 2 vols. London, etc.
- HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD (1981). *Index Herbariorum*. ed. 7(1). Utrecht.
- HOOKER, W. J. (1830). *Adenocaulon bicolor*. *Bot. Misc.* 1: 19-20.
- HUMMEL, K. & K. STAESCHE (1962). Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. In: ZIMMERMANN, W. & P. G. OZENDA: *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 2. Aufl. IV (5): 207-250. Berlin.
- IVERSEN, J. & J. TROELS-SMITH (1950). Pollenmorphologische definitioner og typer. *Danm. Geol. Unders.* IV. Raekke. Bd. 3.
- KARRFALT, E. E. & G. L. KREITNER (1980). The development of the glandular trichomes of *Adenocaulon bicolor*. *Can. J. Bot.* 58: 61-67.
- KOCH, M. F. (1930). Studies in the anatomy and morphology of the Composite flower. *Amer. J. Bot.* 17: 938-952, 995-1010.
- KOPERA, H. (unveröff.). *Morphologische Untersuchungen zum Bau der Hüllblätter in der Gattung Centaurea L. (Compositae)*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Systematisch-Geobotanisches Institut der Universität Göttingen.
- KOYAMA, S. (1966). Anhang zu: On Japanese Ligularia (Sect. Ligularia) and its related species. *Acta Phytotax. Geobot.* 22: 80.
- LESSING, C. F. (1831). De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatoris disere per gunt Ad. de Chamisso et D. de Schlechtendahl. *Synanthereae Rich. Linnaea* 6: 83-170.
- MAKINO, T. (1899). Contributions to the study of the flora of Japan, XVII. *Bot. Mag. (Tokyo)* 13: 240-242.
- MAXIMOWICZ, C. J. (1859). Primitae florum Amuresis. Versuch einer Flora des Amurlandes. *Mém. Acad. Imp. St.-Petersbourg Divers Savans* 9: 1-504.
- MERXMÜLLER, H. & J. GRAU (1977). Fruchtanatomische Untersuchungen in der Inula-Gruppe (Asteraceae). *Publ. Cairo Univ. Herb.* 7 & 8: 9-20.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1950). *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford.
- MOORE, D. M. (1963). Chromosome numbers of some phytogeographically interesting Chilean plants. *Madroño* 17: 52-53.

- NUTTALL, T. (1841). Descriptions of new species and genera of plants in the natural order of the Compositae. *Trans. Am. Phil. Soc. (N.S.)* 7: 283-453.
- ORNDUFF, R., P. H. RAVEN, D. W. KYHOS & A. R. KRUCKEBERG (1963). Chromosome numbers in Compositae. III. Senecioneae. *Amer. J. Bot.* 50: 131-139.
- ORNDUFF, R., T. MOSQUIN, D. W. KYHOS & P. H. RAVEN (1967). Chromosome numbers in Compositae. VI. Senecioneae. II. *Amer. J. Bot.* 54: 205-213.
- PHILIPPI, R. A. (1857). Plantarum novarum Chilensium. Centuria quarta. *Linnaea* 29: 1-47.
- SCHULTZ Bip., C. H. (1855). Über die von W. Lechler an der Magellansstraße gesammelten, von Hohenacker herauszugebenden Cassiniaceen. *Flora* 38: 113-123.
- SKVARLA, J. J., B. L. TURNER, V. C. PATEL & A. S. TOMB (1978). Pollen morphology in the Compositae and morphologically related families. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (Edit.), *The biology and chemistry of Compositae*: 141-248. London etc.
- STIX, E. (1960). Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. *Grana Palynol.* 2: 41-114.
- STUESSY, T. F. (1978). Heliantheae — systematic review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (Edit.), *The biology and chemistry of the Compositae*: 621-672. London etc.
- THIELE, E.-M. (1988). Bau und Funktion des Antheren-Griffel-Komplexes der Compositen. *Dissertationes Botanicae* 117. Berlin etc.
- TORREY, J. & A. GRAY (1838-43) (repr. 1969). *A flora of North America*. Vol. II. New York etc.
- WAGENITZ, G. (1954). Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung Centaurea L. s.l. *Flora* 142: 213-279.