

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:	2
Artikel:	Die Gattung Adenocaulon (Compositae) : II. Ökologie, Verbreitung und Systematik
Autor:	Bittmann, Magdalena
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-879708

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): II. Ökologie, Verbreitung und Systematik

MAGDALENA BITTMANN

ABSTRACT

BITTMANN, M. (1990). The genus *Adenocaulon* (Compositae): II. Ecology, distribution and systematic. *Candollea* 45: 493-518. In German, English and German abstracts.

The author gives a survey on the ecology and distribution of the five species of *Adenocaulon*. *A. bicolor* (North America) and *A. himalaicum* (East Asia and Himalayas) are shown to be clearly distinct species. Specimens from Nepal and Sikkim are classified as a single species, *A. nepalense* M. Bittmann spec. nov. Based on new palynological evidence as well as on flower morphology *Adenocaulon* is considered to be a member of the *Mutisieae*. Description of the genus, key and a summary are given in English at the end of the text.

ZUSAMMENFASSUNG

BITTMANN, M. (1990). Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): II. Ökologie, Verbreitung und Systematik. *Candollea* 45: 493-518. Auf Deutsch, mit englischer und deutscher Zusammenfassung.

Der Autor gibt eine Übersicht über Ökologie und Verbreitung der fünf *Adenocaulon*-Arten. *A. bicolor* (Nordamerika) und *A. himalaicum* (Ostasien und Himalaya) stellen deutlich getrennte Arten dar. Belege aus Nepal und Sikkim werden als *A. nepalense* M. Bittmann spec. nov. abgetrennt. Die Gattung *Adenocaulon* ist aufgrund der Pollen- und Blütenmorphologie den *Mutisieae* zuzurechnen. Am Ende des Textes folgen Zusammenfassung, Gattungsbeschreibung und Artenschlüssel in englischer Sprache.

A. Ökologie und Verbreitung der Arten

Die Arealkarte von *Adenocaulon chilense* (Fig. 1) zeigt das Vorkommen der Art im südlichen Chile und angrenzenden Teilen Argentiniens. Zur Erstellung der Karte wurden neben den Fundorten der gesehenen Herbarbelege (mit geschlossenen Kreisen gekennzeichnet) fast ebensoviele Literaturangaben (offene Kreise) verwendet. Diese waren teils floristischer (z.B. SPEGAZZINI, 1896; SKOTTSBERG, 1916; CABRERA, 1971), teils aber auch pflanzensoziologischer Natur (z.B. OBERDORFER, 1960); die Pflanze ist nach HELLWIG (mündl. Mitt.) am Standort kaum zu verwechseln — auch als sterile Rosette nicht — so daß Angaben aus Vegetationsaufnahmen verwendet werden konnten.

Adenocaulon chilense besiedelt schattige, nicht zu trockene Standorte an Waldrändern oder in der Krautschicht von Südbuchen-Mischwäldern tiefer bis mittlerer Lagen der Küstenkordillere und der Anden im südlichen Chile und angrenzenden Argentinien, südlich des 37. Breitengrades bis nach Feuerland und der Staateninsel. Die Art stellt damit ein antarktisches Florenelement dar; das Areal ist deckungsgleich mit der humiden australen Zone des südlichen Südamerika (vgl. Karte zu SCHROEDER, 1983). Die Nordgrenze des Areals in den Kordilleren von Chillan (etwa 37° S) fällt zusammen mit dem Übergang von vorherrschender Hartlaubvegetation zu sommergrünen Laubwäldern, die Ostgrenze wird durch die niederschlagsarme ostpatagonische Steppe gebildet.

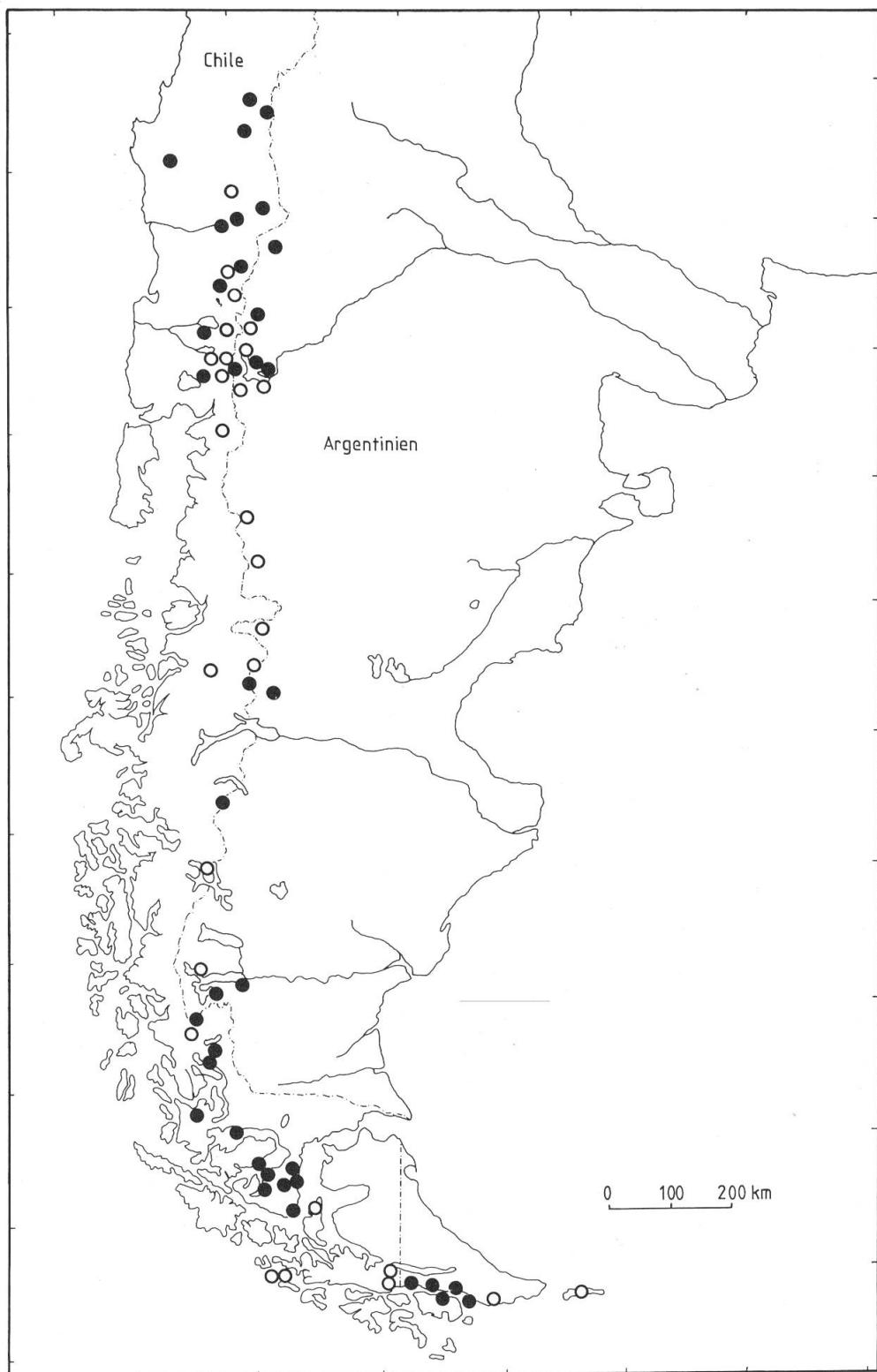


Fig. 1. — Verbreitungskarte von *Adenocaulon chilense*.
Geschlossener Kreis = Herbarbeleg, offener Kreis = Literaturnachweis.

Im Norden des Areals bevorzugt die Pflanze Höhenstufen zwischen 500 und 1800 m, gegen Süden zwischen 100 und 1000 m. *A. chilense* blüht im Norden, etwa in den Provinzen Nuble und Bio-Bio, von Mitte November bis Anfang Februar, reife Früchte finden sich von Dezember bis Ende Februar, im März ist die Fruchtverbreitung meist schon abgeschlossen. Auf Feuerland beginnt die Blütezeit mit kürzerer Vegetationsperiode erst im Dezember und endet schon im Januar, die Fruchtreife und -verbreitung erfolgt von Januar bis Februar.

Fig. 2 zeigt die bisher bekannten Vorkommen von *Adenocaulon lyratum*. Die Art besiedelt Standorte in 1900-2600 m Höhe der Zentralen Hochländer von Guatemala und der anschließenden Sierra Madre del Sur in Chiapas, dem südlichsten Staat Mexikos. Sie wächst im Vegetationsgebiet der Tierra Fria (KNAPP, 1965), dem Gebiet der Nebel-Wälder mit Eichen und der subalpinen Nadelwälder.

A. lyratum ist NASH & WILLIAMS (1976) zufolge sehr selten, bildet aber an seinen Wuchsorten individuenreiche Populationen. Die Blüte erfolgt von August bis Oktober, die Fruchtreife von September bis Oktober. Belege, die im Dezember oder Januar gesammelt wurden, weisen keine Früchte mehr auf, die vegetativen Organe sind schon stark vertrocknet.

Adenocaulon lyratum ist aufgrund seiner Verbreitung in Guatemala und Mexiko ein neotropisches Florenelement und damit die einzige tropische Art der Gattung. Die Erstbeschreibung war daher nach BLAKE (1934) eine "unexpected addition". Die Flora von Guatemala ist STEYER-MARK (1950) zufolge aber reich an Arten, die nah verwandte Vertreter in den Rocky Mountains des westlichen Nordamerika haben, so daß diese Arealanordnung nicht außergewöhnlich ist. Viele dieser Arten finden sich dann auch im angrenzenden Chiapas. Weiterhin ist zu bedenken, daß *A. lyratum* Standorte in der oreotropischen Stufe (SCHROEDER, 1983) besiedelt, somit analoge Klimaverhältnisse vorfindet wie etwa *A. bicolor* in der meridionalen Zone Nord-Californiens oder *A. chilense* in der australen Zone des südlichen Südamerika. *A. lyratum* zeigt also trotz tropischer Verbreitung ähnliche ökologische Ansprüche wie die extratropischen Vertreter der Gattung.

Die Arealkarte (Fig. 3) zeigt das disjunkte Vorkommen von *Adenocaulon bicolor* in den USA und Canada. Die Art hat ihre Hauptverbreitung im pazifischen Nordamerika: in Mittel- bis Nord-Californien, West- und Nord-Oregon, Washington, West- und Nord-Idaho und Nordwest-Montana sowie im südlichen British Columbia und dem äußersten Südwesten Albertas. Weiterhin tritt *A. bicolor* in den Black Hills im Grenzgebiet von Wyoming und South Dakota und in der Region der Großen Seen, in Minnesota, Nord-Wisconsin, Nord-Michigan und Ontario auf. Die Art ist damit ein holarktisches Florenelement und kommt in der humiden bis semihumiden Zone Nordamerikas (SCHROEDER, 1983), in Californien auch in der meridionalen Zone vor.

In Californien ist das Vorkommen auf die Gebirgszüge in der Mitte und im Norden des Bundesstaates begrenzt, da *A. bicolor* auf feuchte, schattige Waldstandorte angewiesen ist. Seine südliche Arealgrenze erreicht *Adenocaulon bicolor* in den South Coast Ranges im Santa Cruz County bei 37° N, in der niederschlagsreicherem Sierra Nevada erst bei etwa 36° N, im Tulare County.

A. bicolor besiedelt in Californien bevorzugt Höhenlagen zwischen 1000 und 1700 m, kommt aber auch in den Küstenregionen bis etwa 50 m vor und steigt in der Sierra Nevada bis auf 2100 m. Die Blütezeit liegt zwischen Mai und Anfang September, die Fruchtreife und -verbreitung erfolgt von Juni bis Ende September. *A. bicolor* ist in Californien — wie auch in Oregon und Washington — eine häufige und typische Pflanze der Krautschicht feuchter Nadelwälder. Im Westen der Staaten Oregon und Washington besiedelt *A. bicolor* neben Standorten in den Gebirgszügen Cascades und Coast Ranges auch solche im Längstal des Puget Trough und des Willamette Valley. Das Klima ist hier auch im Regenschatten des Küstengebirges noch semihumid. Östlich der Cascades nimmt der Niederschlag stark ab, hier tritt *A. bicolor* nur in den Blue Mountains Oregons und in den Okanagan Highlands in Nord-Washington auf, die noch höhere Niederschläge aufweisen. In Oregon wächst die Art in Höhenlagen von 200-1600 m, sie blüht von Mitte Juni bis August und fruchtet im Juli und August. In Washington ist die Höhenamplitude größer, *A. bicolor* kommt hier bis nahezu auf Meeressniveau vor und steigt im Gebirge bis auf 1800m, etwa am Mt. Rainier im Norden des Staates. Blütezeit ist hier ab Ende Juni bis September, die Fruchtreife und -ausbreitung erfolgt von Juli bis September. Im angrenzenden südlichen British Columbia tritt die Art ebenfalls ab Meeressniveau auf (Vancouver Island) und besiedelt Standorte bis etwa 1200 m Höhe. Sie blüht von Juni bis August, Fruchtreife ist von Juli bis September.

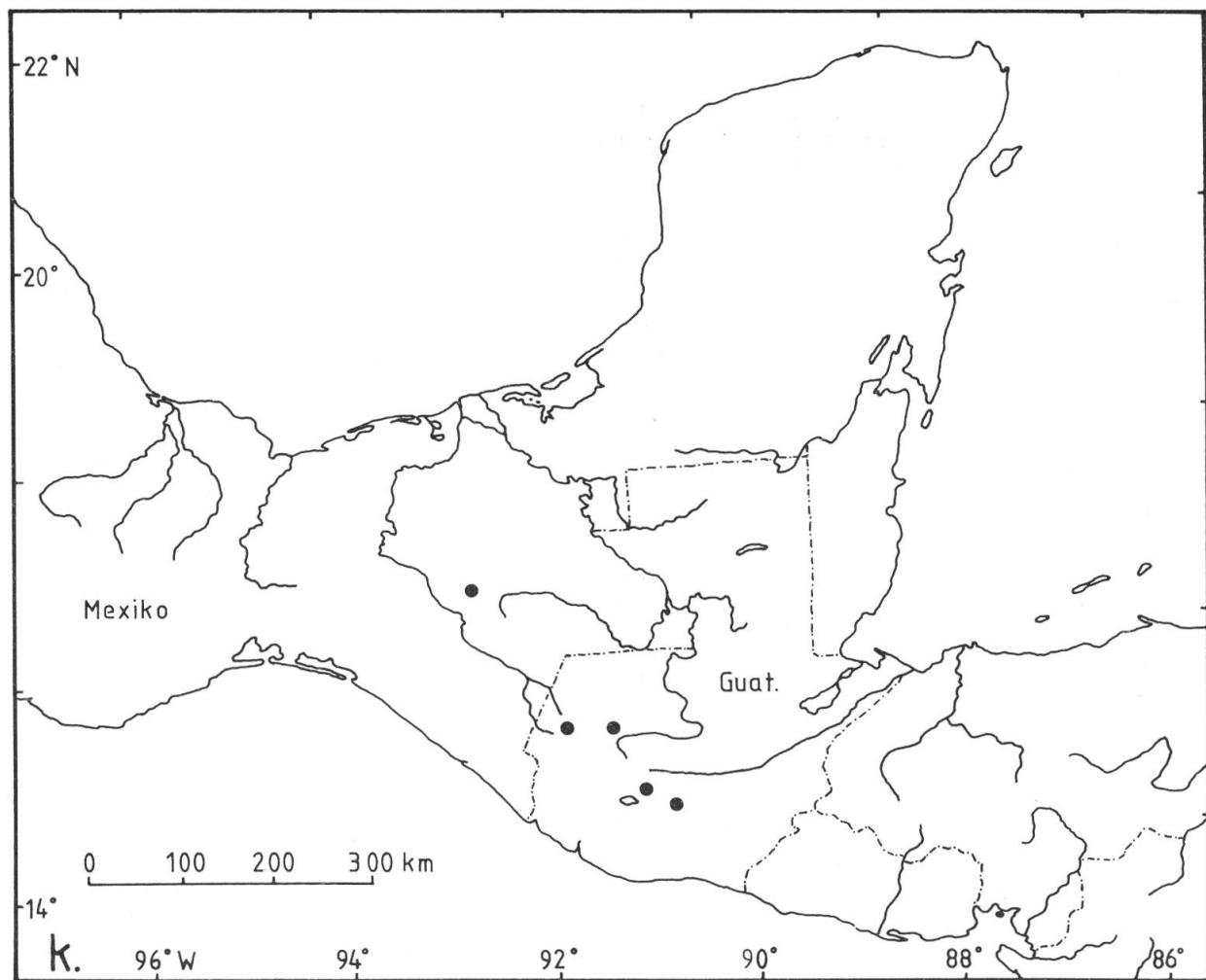


Fig. 2. — Verbreitungskarte von *Adenocaulon lyratum*.
Geschlossener Kreis = Herbarbeleg.

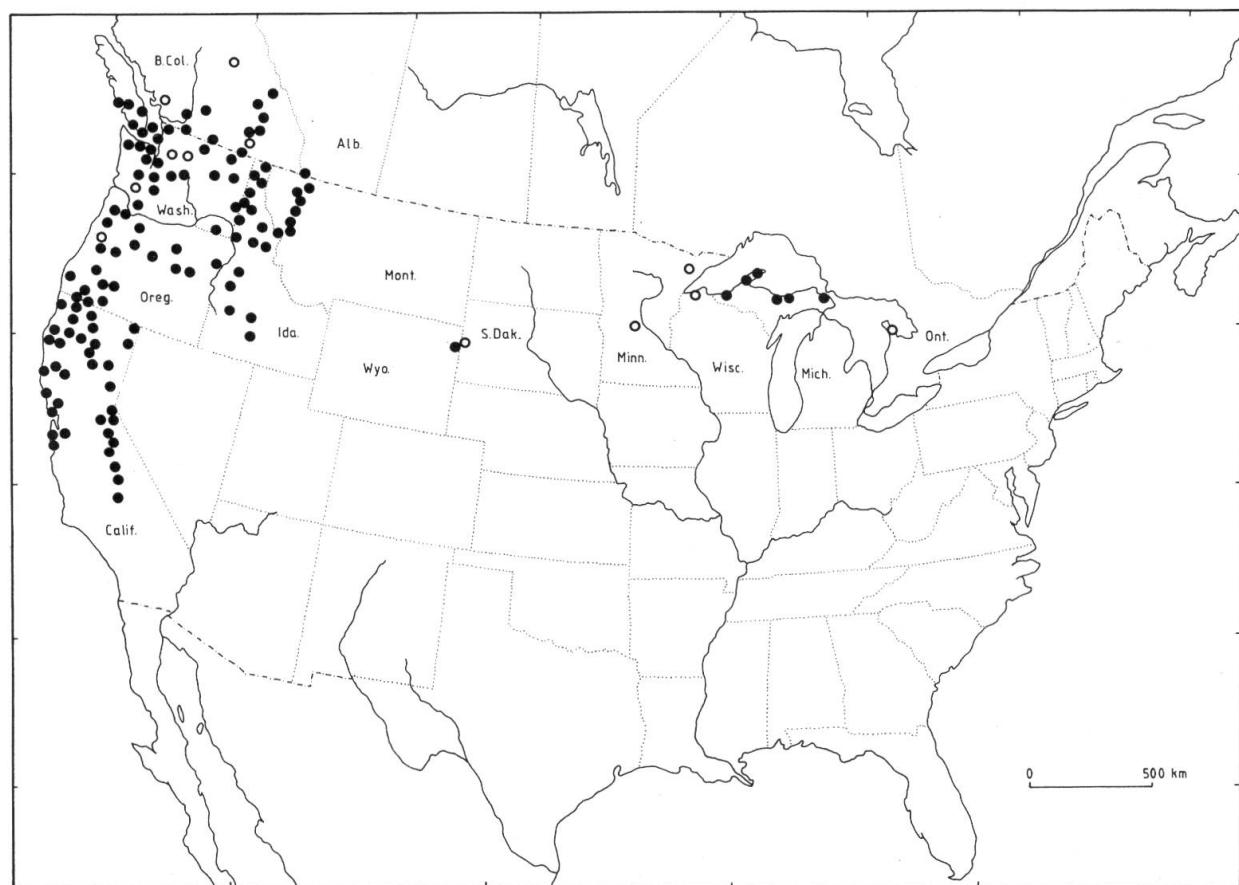


Fig. 3. — Verbreitungskarte von *Adenocaulon bicolor*.
Geschlossener Kreis = Herbarbeleg, offener Kreis = Literaturnachweis.

Auch im Nordwestteil des Areals wächst *Adenocaulon bicolor* als häufige Pflanze bevorzugt im Unterwuchs dichter Nadelwälder oder an deren Rändern. Zur nördlichen und östlichen Grenze des Hauptareals nimmt die Häufigkeit ab.

Das Hauptareal von *A. bicolor* zeigt die Gestalt einer typischen nordwestpazifischen Verbreitung. Die charakteristische "Ausstülpung" ins Innere des amerikanischen Kontinents entspricht einem Ausläufer des maritimen Küstenklimas, der sich entlang eines "storm track" (DAUBENMIRE, 1943) parallel zum 49. Breitengrad bis etwa nach Montana zieht. Östlich der Rocky Mountains verliert sich der klimatische Einfluß des Pazifik, es ist kein dichtwüchsiger Wald möglich. *Adenocaulon bicolor* erreicht dort die östliche Grenze seines Hauptareals.

Im westlichen Arealteil ist *A. bicolor* eine häufige Pflanze, besonders dichte Populationen finden sich an Waldwegen, Bachufern oder schattigen Straßenrändern. Sie ist oft eine der ersten Besiedler gestörter Flächen in montanen Wäldern, sobald diese genügend beschattet werden (STEBBINS, 1942). In den kleineren Teilarealen in den Black Hills und in der Region der großen Seen ist *A. bicolor* dagegen selten, bildet aber an den Wuchsarten meist größere Populationen. Die Black Hills bilden ein inselartiges, bis zu 2000 m hohes Gebirge an der Grenze von Wyoming und South Dakota. Sie erhalten relativ viel Niederschläge, so daß hier dichter Waldwuchs möglich ist, und stellen damit eine Waldinsel in der Grassteppe der Great Plains dar. *A. bicolor* wächst in höheren Lagen um 1600 m, meist an Bachufern, in Schluchten und anderen feuchten Standorten. Die Art ist durch ihre auf die Black Hills beschränkte Verbreitung in den genannten Bundesstaaten so selten, daß entsprechende Gebietsflore (z.B. DORN, 1977) *Adenocaulon bicolor* nicht aufführen. Für nur wenige Fundorte ist die Art im Gebiet der Großen Seen nachgewiesen. Am häufigsten tritt die Pflanze am Südufer des Lake Superior auf, nach BRUHIN (1877) und CURTIS (1959) in Nord-Wisconsin und nach mehreren Herbarbelegen auf der Upper Peninsula von Michigan. *A. bicolor* wächst in der Region der Großen Seen in geringen Höhen, blüht im Juli und August und fruchtet von Juli bis September. Die Art besiedelt Standorte in der Krautschicht von sommergrünen Laubwäldern.

FERNALD (1935) deutet disjunkte Vorkommen wie jene von *A. bicolor* als Reliktareale einer früheren weiteren Verbreitung, die sich während der letzten Eiszeit als "Inseln" im ansonsten vergletscherten Gebiet der Großen Seen erhalten haben. In einzelnen exponierten Felsgebieten ("cliffs") hat sich FERNALD zufolge Waldvegetation auch in Eisrandnähe befunden, ähnlich wie dies heute in Grönland der Fall ist. Dorthin zogen sich die Waldpflanzen zurück. Nach dem Rückzug der Eismassen und der Ausbildung der Steppengebiete in den Great Plains konnten sich dann die nordwestpazifischen Arten außerhalb ihres Hauptareals nur in den klimatisch begünstigten Black Hills und an den Großen Seen erhalten.

In der Nacheiszeit erfolgte aber keine weitere Ausbreitung von *A. bicolor* im östlichen Nordamerika, obwohl das Gebiet ausreichend Waldstandorte für eine Besiedlung bot und die Art sehr leicht verbreitet wird. Nach STEBBINS (1942) gehört *A. bicolor* zu den Arten, die in einem Teil ihres Areals "depleted", d.h. "erschöpft" sind. Bei Isolierung einzelner Vorkommen wird die genetische Variabilität durch Inzucht stark herabgesetzt, was zur Auslöschung von Öko- und Biotypen führt. Fallen wichtige Ökotypen aus, denen eine Besiedlung neuer Standorte möglich gewesen wäre, bleibt die Art selten und auf ihr Reliktareal begrenzt. Morphologisch unterscheiden sich die Populationen von *A. bicolor* an den Großen Seen nicht von denen des Hauptareals. Denkbar wäre, wie auch STEBBINS (1935) annimmt, daß es sich bei diesen Populationen um Ökotypen handelt, die nur bestimmte Bodentypen besiedeln können. Dies erscheint angesichts der weiten Toleranz gegenüber den vielfältigen Bodenverhältnissen im Hauptareal unwahrscheinlich. Eher denkbar ist, daß den Populationen der Großen-Seen-Region eine Art "weediness" verloren gegangen ist, eine Aggressivität oder Fähigkeit, gestörte Standorte zu besiedeln, von denen aus auch ein Eindringen in dichte Wälder möglich wäre.

Fig. 4 und Fig. 5 zeigen das Vorkommen von *Adenocaulon himalaicum* im indischen Himalaya und in Ostasien. (Zur Erstellung der Arealkarte wurden neben den Herbarbelegen eine große Zahl von Literaturangaben ausgewertet, z.B. für China CHEN, 1934; DIELS, 1901; FORBES & HEMSELEY, 1888, und HANDEL-MAZETTI, 1936; für die UdSSR FEDTSCHENKO & FEDTSCHENKO, 1907, und KOMAROV, 1907; für Korea NAKAI, 1911, und für Japan KITAMURA, 1942.)

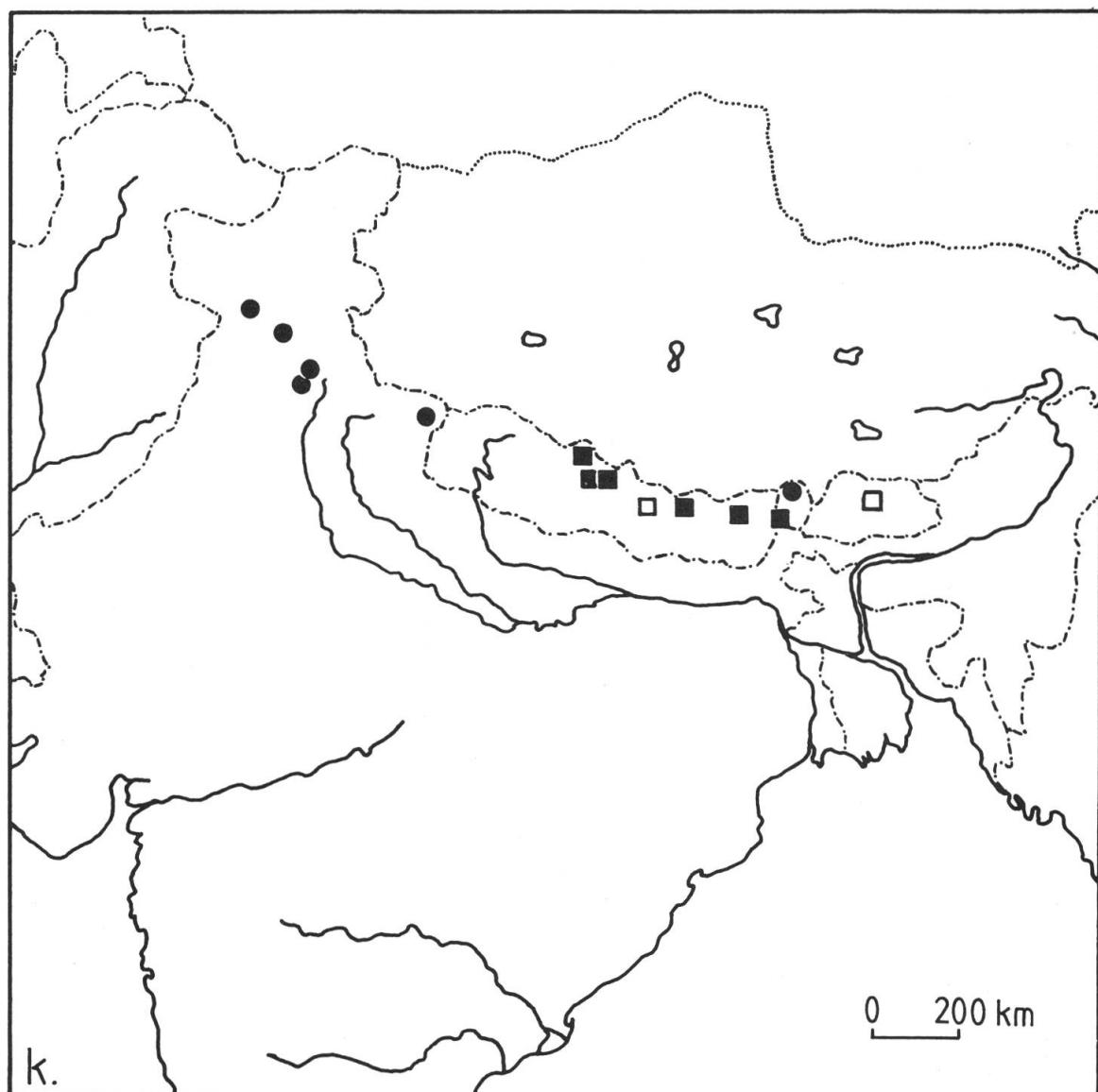


Fig. 4. — Verbreitung der asiatischen *Adenocaulon*-Arten im Himalaya.
Geschlossener Kreis = Herbarbeleg von *A. himalaicum*; geschlossenes Quadrat = Herbarbeleg von *A. nepalense*; offenes Quadrat = Literaturnachweis, Artzugehörigkeit ungeklärt.

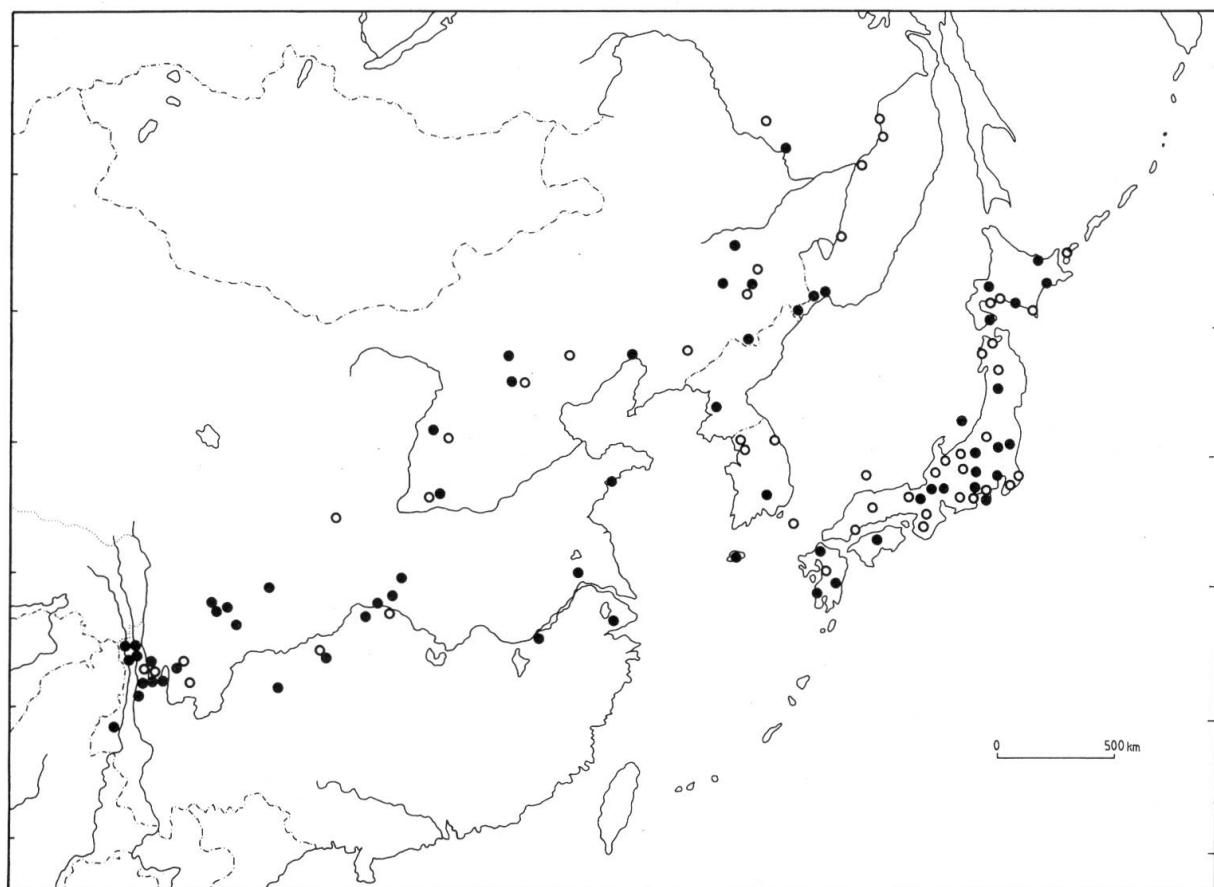


Fig. 5. — *Adenocaulon himalaicum*.
Verbreitung in Ostasien: geschlossener Kreis = Herbarbeleg; offener Kreis = Literaturnachweis.

Im Pandjab- und Garhwal-Himalaya in Nordindien besiedelt *A. himalaicum* Höhenlagen zwischen 1800 und 2400 m, blüht von August bis September und fruchtet im September und Oktober. Außer in Nordindien findet sich die Art auch noch in Sikkim. Dort überlappt das Areal mit dem von *A. nepalense*. Die Artzugehörigkeit der von HARA (1971) untersuchten Sippen aus Bhutan ist noch ungeklärt.

In Ostasien zeigt *A. himalaicum* folgende Verbreitung: über die südchinesischen Provinzen Yunnan, Kweichow und Szechwan, durch das östliche China (Provinzen Hupeh, Anhwei, Chekiang, Shensi, Shansi, Shantung, Hopeh und Liaoning), in den nordost-chinesischen Provinzen Kirin und Heilungkiang (Mandschurei) sowie im nach Norden und Osten angrenzenden Gebiet der Sowjetunion in der Region von Wladiwostok und im Stromtal des Amur und seiner Nebenflüsse; weiterhin kommt es in ganz Korea, auf den Inseln der Koreastraße und den Hauptinseln des Japanischen Archipels vor. Seine Nordgrenze auf dem japanischen Inselbogen findet *A. himalaicum* nach TATEWAKI (1957) auf Kunashiri, der südlichsten Insel der Kurilen. Wie weit die Art nach Süden verbreitet ist, ist noch unklar. NUMATA & ASANO (1969) geben sie für die Ryukyu-Inseln, die Inselkette zwischen Japan und Taiwan, und für Taiwan selbst an. KANAI (1963) zeigt auf seiner Verbreitungskarte von *A. himalaicum* ein Vorkommen im Norden Taiwans auf. LI (1978) und andere Bearbeiter der taiwanesischen Flora erwähnen die Art jedoch nicht, Herbarbelege lagen aus dem beschriebenen Gebiet ebenfalls nicht vor.

Die Verbreitung von *Adenocaulon himalaicum* in China und der angrenzenden UdSSR ist eng an die Verbreitung der Vegetationstypen geknüpft. Die von Südwest nach Nordost verlaufende Arealgrenze entspricht dem Übergang von Waldvegetation zur Steppe. Im Südwesten erfolgt dieser Übergang vom Vegetationsgebiet der subtropischen immergrünen Laubwälder zu den kalten Gebirgssteppen der Qinghai-Tibet-Hochebene (SONG, 1983), im Nordosten vom Vegetationsgebiet der gemäßigten sommergrünen Laubwälder zur gemäßigten Steppe der Mongolei. Die Südgrenze des Areals entspricht in etwa dem Übergang zum tropischen halbimmergrünen Laubwald, die Nordgrenze dem zum Vegetationsgebiet der borealen Nadelwälder.

In den südlichen Provinzen Szechwan und Yunnan besiedelt *A. himalaicum* Höhenlagen zwischen 1000 und 3400 m. Die Pflanze blüht hier von Mitte Juli bis Mitte Oktober und fruchtet von August bis Oktober. Häufig ist *A. himalaicum* in den Schluchten von Yangtze Kiang, Mekong und Salween in Nordwest-Yunnan im Grenzgebiet zu Burma und Tibet und in Südwest-Szechwan.

A. himalaicum besiedelt in den Provinzen Shensi, Shansi, Hopeh, Shantung und Liaoning Standorte in Höhenlagen zwischen 1300 und 2200 m. Die Art blüht hier im Juli und August, die Fruchtreife erfolgt von August bis September. In den nordöstlichen Provinzen Kirin und Heilungkiang (Mandschurei) sowie im angrenzenden nördlichen Korea und der Region um Wladiwostok wächst *A. himalaicum* in Lagen bis 2000 m als typisches Element der Krautschicht von Nadel-Mischwäldern. Im Amurgebiet findet sich *A. himalaicum* in Laubmischwäldern. Die Pflanze besiedelt hier oft Wälderränder und -wege, auch Flussufer.

In Japan wie in Korea zeigt *A. himalaicum* eine weite Verbreitung. Die Pflanze kommt auf allen vier Hauptinseln des Japanischen Archipels vor und besiedelt Standorte im Unterwuchs vieler Waldtypen vom Lorbeerwald Kyushus im Süden bis zum Nadelwald Hokkaidos im Norden. Blütezeit ist von Juli bis Oktober, Fruchtreife von August bis Oktober. Die bevorzugte Höhenstufe liegt zwischen 200 und 2000 m. Nach KANAI (1963) ist *A. himalaicum* ein typisches Element der temperaten Zone in Zentral-Japan. Auch in Japan wächst *A. himalaicum* besonders häufig an Waldwegen und rändern.

Mit seiner Verbreitung im indischen Himalaya, Süd- und Ost-China, Korea, angrenzenden Teilen der UdSSR und in Japan stellt *Adenocaulon himalaicum* ein typisches Element der sino-japanischen Florenregion dar, nach KANAI (1963) auch "Japono-Himalayan element" genannt. Ein Vergleich der Arealkarte mit der Vegetationskarte von SCHROEDER (1983) zeigt eine Begrenzung des Vorkommens auf die nemoriale und meridionale Zone des Himalaya und Ostasiens.

In Fig. 4 sind die bisher bekannten Fundorte von *Adenocaulon nepalense* angegeben. *A. nepalense* besiedelt Standorte im nepalesischen Himalaya und in Sikkim in (2500-)3000-3900 m Höhe. Ungeklärt ist die Artzugehörigkeit zweier Angaben aus Nepal und Bhutan von HARA (1971), sowie eines Nachweises von KANAI (1963) aus Südwest-Sikkim.

A. nepalense ist wie *A. himalaicum* ein Element der sino-japanischen Florenregion und ist in der meridionalen Vegetationszone (SCHROEDER, 1983) Nepals anzutreffen. Es blüht von Ende Juni bis Anfang August, die Fruchtreife erfolgt von Juli bis August.

B. Diskussion der Ergebnisse

I. Variabilität und Artabgrenzung (Tab. 1)

Adenocaulon chilense ist morphologisch deutlich von den anderen Arten der Gattung abgegrenzt. Die wichtigsten Merkmale sind dabei die rosettige Anordnung und die Form der Laubblätter, die deutlich zweilippigen Kronen der weiblichen Blüten sowie die linealen bis schmallanzettlichen Hüllblätter. *A. chilense* hat relativ große Blüten; die Antheren, die bei dieser Art auch nach der Anthese noch fest zusammenhaften, sind relativ lang und besitzen die längsten basalen und apikalen Anhängsel der Gattung. Die Zahl der staminaten Blüten ist sehr klein.

Die Variabilität der Art ist trotz eines über 2000 km langen, über mehr als 28 Breitengrade reichenden Areals gering. Blattform und -größe, Wuchshöhe, Zahl und Größe der reproduktiven Organe variieren nur wenig und sind völlig unabhängig von der geographischen Lage des Vorkommens. Die 1855 von SCHULTZ Bip. aus der Provinz Magallanes beschriebene Art *Adenocaulon lechleri* ist identisch mit *A. chilense*, sein Artname ist als Synonym von *A. chilense* zu betrachten. Das Typusmaterial von SCHULTZ Bip. zeigt früh in der Vegetationsperiode gesammelte Pflanzen mit noch stark gestauchten und dichtfilzig behaarten Synfloreszenzen.

Auch *Adenocaulon lyratum* ist klar von den anderen Arten der Gattung abtrennbar. Auffälligste Merkmale sind die leierförmig-fiederschnittigen Laubblätter, die drüsenhaarlose Sproßachse und die stark keulig verdickten Achänen, die stets mit noch anhaftenden Kronröhren und Griffeln verbreitet werden.

Adenocaulon bicolor zeigt — wie *A. chilense* — in Bezug auf Wuchshöhe oder Anzahl und Größe der reproduktiven Organe wenig Variabilität. Stärker variabel ist dagegen die Blattform, wobei jedoch die dreieckige mit herzförmigem Grund (Fig. 6g, l) überwiegt. Treten stärker abweichende Formen auf, etwa nahezu nierenförmige (Fig. 6m) oder solche mit keilförmigem Spreitengrund (Fig. 6n), so zeigen die Populationen meist alle Übergangsformen zur "Normalform"; Fig. 6m, p, q sowie Fig. 6n, o, r stellen Blattformen aus jeweils einer Aufsammlung dar. Die Blattgröße nimmt allgemein innerhalb des Areals nach Norden und Osten zu, es treten aber auch in Californien Pflanzen mit sehr großen Blättern auf. NUTTALL (1841) trennt eine Aufsammlung aus Oregon als eigene Art *Adenocaulon integrifolium* ab, die *A. bicolor* sehr ähnlich sähe, aber kleiner sei und ungelappte, nahezu ganzrandige, dreieckige bis herzförmige Blätter habe, die fast alle grundständig seien. Es handelt sich bei diesen Belegen um Jungpflanzen, die fast nur Primärblätter besitzen. Diese haben aber bei *A. bicolor* oft nahezu ganzrandige, herzförmige Blattspreiten (Fig. 6a). Auch die basale Häufung der Laubblätter sowie die Wuchshöhe von ca. 30 cm stellt keine Abweichung dar. Es handelt sich bei den angegebenen Unterschieden keinesfalls um Artunterschiede, sondern um eine Merkmalsvariabilität innerhalb der Ontogenese. Die von NUTTALL (1841) aufgestellte Art *Adenocaulon integrifolium* wie auch die von TORREY & GRAY (1838-43) beschriebene Varietät *A. bicolor* var. *integrifolium* sind nicht aufrechzuerhalten und fügen sich eindeutig in den Artbegriff von *Adenocaulon bicolor* ein.

So klar die Abgrenzung der amerikanischen Taxa voneinander ist, so unklar war bislang die Trennung der holarktischen Sippen.

EDGEWORTH (1851) beschreibt Sippen aus dem nordwest-indischen Garhwal-Himalaya als eigene Art *Adenocaulon himalaicum*, die sich von *A. bicolor* durch die abgerundeten, fast nierenförmigen Blätter mit mucronatem Rand, reichblütigere Köpfchen, gestutzte Antheren ohne spitze apikale Anhängsel und kürzere Griffel unterscheiden soll. MAXIMOWICZ (1859) trennt noch eine dritte holarktische Art, *Adenocaulon adhaerescens*, ab, wobei das Typusmaterial aus der Amur-Region stammt. Diese Art unterscheidet sich von der nordamerikanischen durch kurze, schwach drüse Köpfchenstiele, reichblütigere Köpfchen, eine wenig verzweigte Synfloreszenz und rundlich-herzförmige Blätter mit gewelltem, mucronatem Spreitenrand und einem Blattstiel, der breite, gezähnte Flügel besitze. *A. himalaicum* sei von *A. bicolor* durch die abgerundeten, fast nierenförmigen

Merkmal	<i>A. chilense</i> Less.	<i>A. hyratum</i> Blake	<i>A. bicolor</i> Hook.	<i>A. himalaicum</i> Edgew.	<i>A. nepalense</i> Bitmann
Unterirdische Organe	Rhizom Rosette, Schaft blattlos	verdickte Pfahlwurzel Blätter basal rosietig gehäuft, Stiel begleitet; Laubblätter nach distal kleiner, Zahl der Fiederläppen abnehmend. Übergang zu Hochblättern allmählich	Rhizom Blätter auf unterem Sprossabschnitt begrenzt, z.T. rosietig; meist deutliche Differenzierung in Laub- u. Hochblätter, selten allmählicher Übergang	Rhizom Spross ± gleichmäßig beblättert, selten Blätter basal gehäuft, Sprossbasis oft blattlos, meist allmählicher Übergang von Laub- zu Hochblättern	Rhizom Spross ± gleichmäßig beblättert; allmählicher Übergang von Laub- zu Hochblättern
Blätter	gestiel; eiförmig bis oval; ganzrandig	gestiel; leierförmig fiederschnittig mit breit-dreieckigem Endabschnitt; entfernt gezähnt	gestiel; meist dreieckig mit herzförmigem Grund, selten fast nielenförmig; gezähnt, gebuchtet oder seicht gelappt	gestiel; meist nielenförmig, selten dreieckig mit herzförmigem Grund; grob gezähnt bis gezähnel, auch gekerbt oder ganzrandig	gestiel; breit-dreieckig mit herzförmigem Grund, selten fast nielenförmig; gezähnt
Blattunterseite	weissfilzig	grau- bis weissfilzig drüsenhaarlos	weissfilzig mit stecknadelförmigen Drüsenhaaren	graufilzig nur im Synfloreszenzbereich mit nagelförmigen Drüsenhaaren ungetrifft	graufilzig nur im Synfloreszenzbereich mit nagelförmigen Drüsenhaaren geflügelt
Sprossachse	mit stecknadelförmigen Drüsenhaaren	ungeflügelt	ungeflügelt	ungeflügelt	ungeflügelt
Synfloresenz	bracteos; Traube oder Thyrsus	frondo-bracteos; Thyrsus oder thyrsoid Rispe	bracteos 0 frondo-bracteos; Thyrsus 0. thyrsoid Rispe	bracteos 0 frondo-bracteos; Thyrsus 0. thyrsoid Rispe	bracteos 0 frondo-bracteos; Thyrsus 0. thyrsoid Rispe
Hülle	Form der Hüllblätter .. Länge × Breite (mm) ..	lineal bis schmal-lanzettlich; aus- sen behaart 1.6-2.4(2.8) × 0.5-1.2 eben	zugespitzt-eiförmig; Aussenseite behaart 1.5-2.0 × 0.8-1.2 eben	zugespitzt-eiförmig; Aussenseite kahl 1.1-2.0(3.0) × 0.6-1.4(1.7) eben bis schwach konisch	zugespitzt-eiförmig; kahl; die Blüten übertragend (3.5)4-5.0 × 1.5-2.7 schwach konisch
Receptaculum	Zahl der Blüten pro Köpfchen ..	Randblüten 4-8, meist 1-3 mehr als Scheibenblüten (2-3)	Randblüten 4-7, Scheibenblüten 4-9	Randblüten 6-12, ca. doppelt so- viele Scheibenblüten (7-12)	Randblüten 7-10, etwas weniger Scheibenblüten (6-9)
Randblüten	Form der Krone	deutlich zweilippig	nur wenig unterschiedliche Kron- zipfel	undeutlich zweilippig	undeutlich zweilippig
Scheibenblüten	Nervatur	Reste von Kommissural- oder Me- diannerven	Reste der Kommissurainnerven	Kommissurainnerven, z.T. Median- nerven	Mediannerven; Kommissuralner- ven oft nur adaxial
Antheren	Kronlänge	2.4-3.0 mm	1.4-1.6 mm	1.6-2.3 mm	1.5-2.0 mm
	Nervatur	Median- und Kommissuralnerven	Reste der Kommissurainnerven	Kommissurainnerven	Median- und Kommissuralnerven
Achänen	Apikale Anhängsel	200-350 µm	20-50 µm, stachelspitzig oder ganz reduziert ca. 150 µm	150-250 µm	50-100 µm, stachelspitzig
	Basale Anhängsel	300-400 µm	250 µm	100-250 µm	80-170 µm
	Zahl/Köpfchen	2-6	2-5(-8)	(3)-5(-17)	6-7
	Drüsenhaarbesatz	v.a. im oberen Drittel, mit steck- nadelförmigen Drüsenhaaren schwach gerieft	v.a. im oberen Drittel mit steckna- delförmigen Drüsenhaaren lang genieft	ab 1/3 der Höhe mit nagelförmigen Drüsenhaaren lang genieft	ab der Basis mit nagelförmigen Drüsensaaren geriebt, wulstig, mit Peitschen- haaren
Pollen	Form	subprolat, auch prolat-sphäroid	meist subprolat, auch prolat; sel- ten prolat-sphäroid	meist prolat-sphäroid, auch sub- prolat, s. selten prolat scabrat	meist prolat-sphäroid, auch sub- prolat-sphäroid
	Skulptur	mit innerer Stäbchenschicht	echinat	mit innerer Stäbchenschicht	mit innerer Stäbchenschicht
	Exine	(32-)36-40(45) µm	(34-)36-40(36) µm	26-30(32) µm	25-28 µm
	Polachse	(24-)28-34(36) µm	28-30 µm		

Tabelle 1. — Übersicht der diagnostisch wichtigsten Merkmale zur Artabgrenzung in der Gattung *Adenocaulon* Hook.

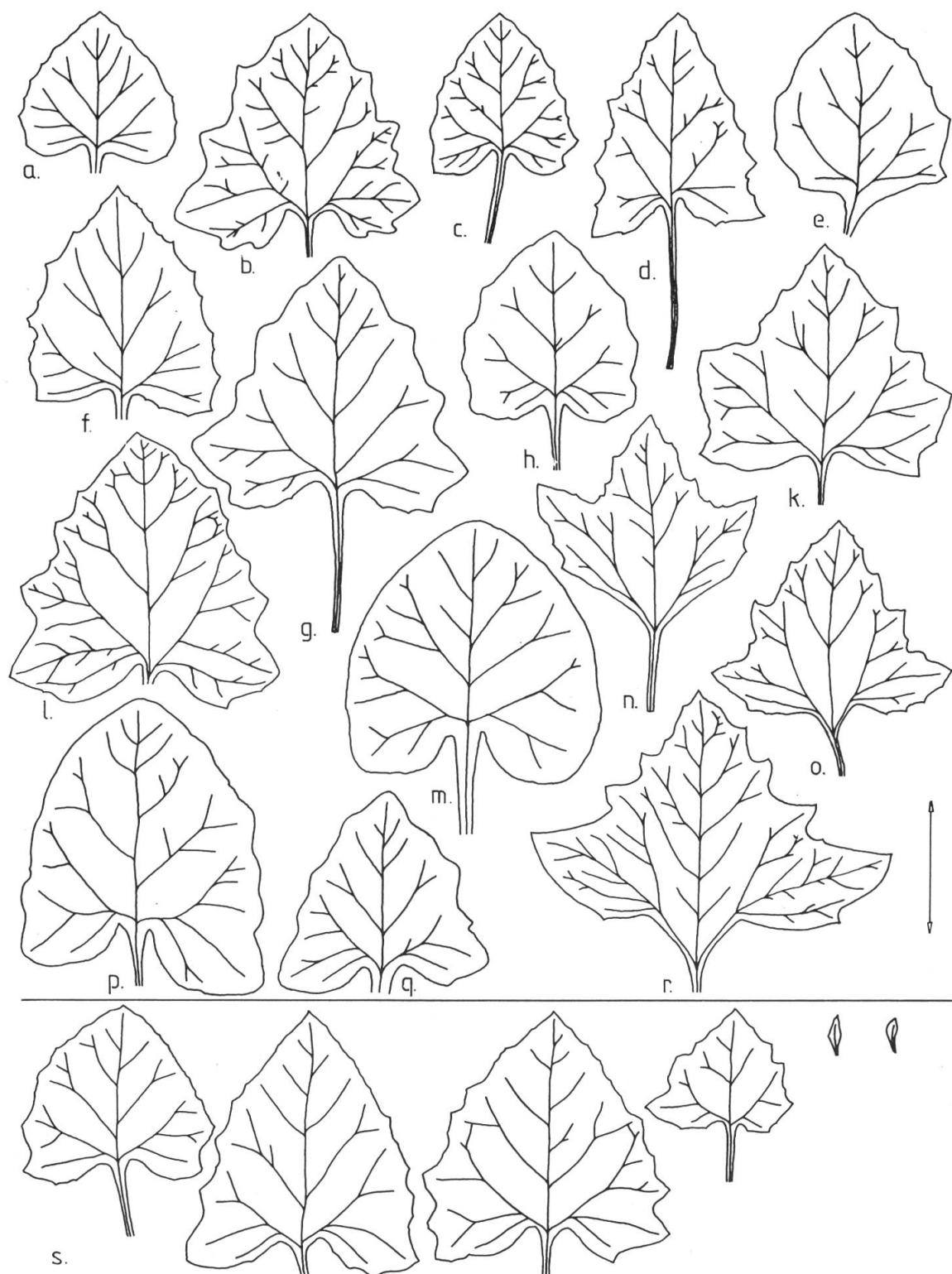


Fig. 6. — *Adenocaulon bicolor*.
a-r, Variabilität der Laubblattform bei *A. bicolor*; **s**, typische Blattfolge.

gen, unterseits weißfilzigen Blätter und die reichblütigeren Köpfchen abgrenzbar, von *A. adhaerescens* durch die gestutzten Antheren und durch männliche Blüten, deren Griffel die Krone übertrafen.

CLARKE (1876) hält die beiden aus Asien beschriebenen Arten dagegen für identisch, J. D. HOOKER (1881) faßt alle bis dahin bekannten holarktischen Arten unter dem Artnamen *A. bicolor* zusammen. MAKINO (1899) weist die von MAXIMOWICZ beschriebene Art als Varietät *A. bicolor* var. *adhaerescens* (Maxim.) Makino aus, ohne nähere Angaben zur Abgrenzung zu machen. Die unterschiedlichen Auffassungen zur Systematik dieser Sippen werden seither in Florenwerken und anderen Veröffentlichungen, oft völlig unabhängig von der betroffenen Region, nebeneinander vertreten. So gibt etwa HU (1965) sowohl *A. bicolor* als auch *A. adhaerescens* für China an.

Stellt man die Ergebnisse einer genauen morphologischen Untersuchung der holarktischen Sippen zusammen, ergibt sich für die Artabgrenzung folgendes Bild:

1. Die nordindischen und ostasiatischen Sippen zeigen in Bezug auf Wuchshöhe, Behaarung und Drüsenhaarbesatz der Sproßachse, Blattgröße und -folge, Zahl der Köpfchen und Blüten pro Köpfchen, Größe der Blüten und ihrer Organe nur wenig Variabilität und keine Differenzierung innerhalb des Areals. Variabel ist dagegen die Blattform (Fig. 7). Es treten abgerundete, nahezu nierenförmige und dreieckige Blätter ebenso auf wie herzförmige. Der Blattstiel ist meist schmal geflügelt, seltener breit mit gezähnten Flügeln (Fig. 7a, g). Häufigster Blatttyp ist im gesamten Verbreitungsgebiet der annähernd nierenförmige mit schwach gezähntem Rand und schmal geflügeltem Blattstiel (Fig. 7a). Blätter mit fast dreieckiger Spreite (Fig. 7k) sind allgemein selten, sie treten hauptsächlich in Nordost-China, im Amur-Gebiet und in Japan auf. Es läßt sich aber keine Tendenz zur Dominanz einer bestimmten Blattform in einem bestimmten Gebiet erkennen.

Ein Vergleich mit anderen Belegen aus der Amur-Region zeigt, daß die Blätter der Typusexemplare von *A. adhaerescens* mit ungewöhnlich breit geflügelten Blattstielen eine Ausnahme darstellen. Auch die weiteren angegebenen Unterschiede zu *A. himalaicum* wie Griffellänge und Form der Antheren lassen sich nicht bestätigen.

Die ostasiatischen und nordindischen Sippen gehören demnach zu ein und derselben Art, zu *Adenocaulon himalaicum*. Eine Varietät mit breit geflügeltem Blattstiel läßt sich nicht abgrenzen, da — auch im östlichen Arealteil — alle Übergangsformen zu schmal geflügelten Stielen vorhanden sind.

2. *Adenocaulon himalaicum* und *A. bicolor* sind als getrennte Arten aufzufassen. Während *A. himalaicum* eine meist gleichmäßig beblätterte Sproßachse besitzt, wobei die Sproßbasis oft blattlos ist, zeigt *A. bicolor* oft eine gedrängte Anordnung der Laubblätter im unteren Sproßabschnitt. Dabei weist *A. bicolor* meistens eine deutliche Differenzierung in Laub- und Hochblätter auf, seltener erfolgt ein allmäßlicher Übergang von Laub- zu Hochblättern, wie er für *A. himalaicum* typisch ist.

A. bicolor hat meist dreieckige Blätter mit herzförmigem Grund, seltener fast nierenförmige, die bei *A. himalaicum* am weitesten verbreitet sind. Der Blattrand ist bei den neuweltlichen Sippen gezähnt, seicht gelappt oder gebuchtet, bei den altweltlichen weniger tief eingeschnitten, meist nur gezähnt oder ganz ungeteilt. *A. bicolor* besitzt Blätter mit sehr dicht weißfilzig behaarter Unterseite, die Pflanzen wirken durch den Gegensatz der grünen Blattoberseiten und weißen -unterseiten zweifarbig, wie es das Epitheton ausdrückt. Die Blattunterseiten von *A. himalaicum* sind weniger dicht behaart und wirken daher graufilzig, der Farbunterschied zur Oberseite ist nicht so deutlich ausgeprägt.

Auch die Synfloreszenz der Arten ist unterschiedlich. Bei *A. bicolor* (BITTMANN, 1990, Fig. 1b) sind die Synfloreszenzachsen nur bis zum Beginn der Blütezeit auffällig behaart und, besonders zur Fruchtzeit, stark gestreckt, wobei die unteren Achsen im Wachstum besonders gefördert werden, die Verzweigungsgrade erreichen Seitenachsen bis zur 4. Ordnung. Die Synfloreszenz ist schirmrispig ausgebreitet. Bei *A. himalaicum* (BITTMANN, 1990, Fig. 1d) hat sie einen schmal-kegelförmigen Umriß, da die Achsen gleichmäßig und insgesamt nur gering gestreckt werden und höchstens dreifach verzweigte Seitenachsen zu beobachten sind. Die Behaarung ist auch zur Fruchtzeit noch dicht.

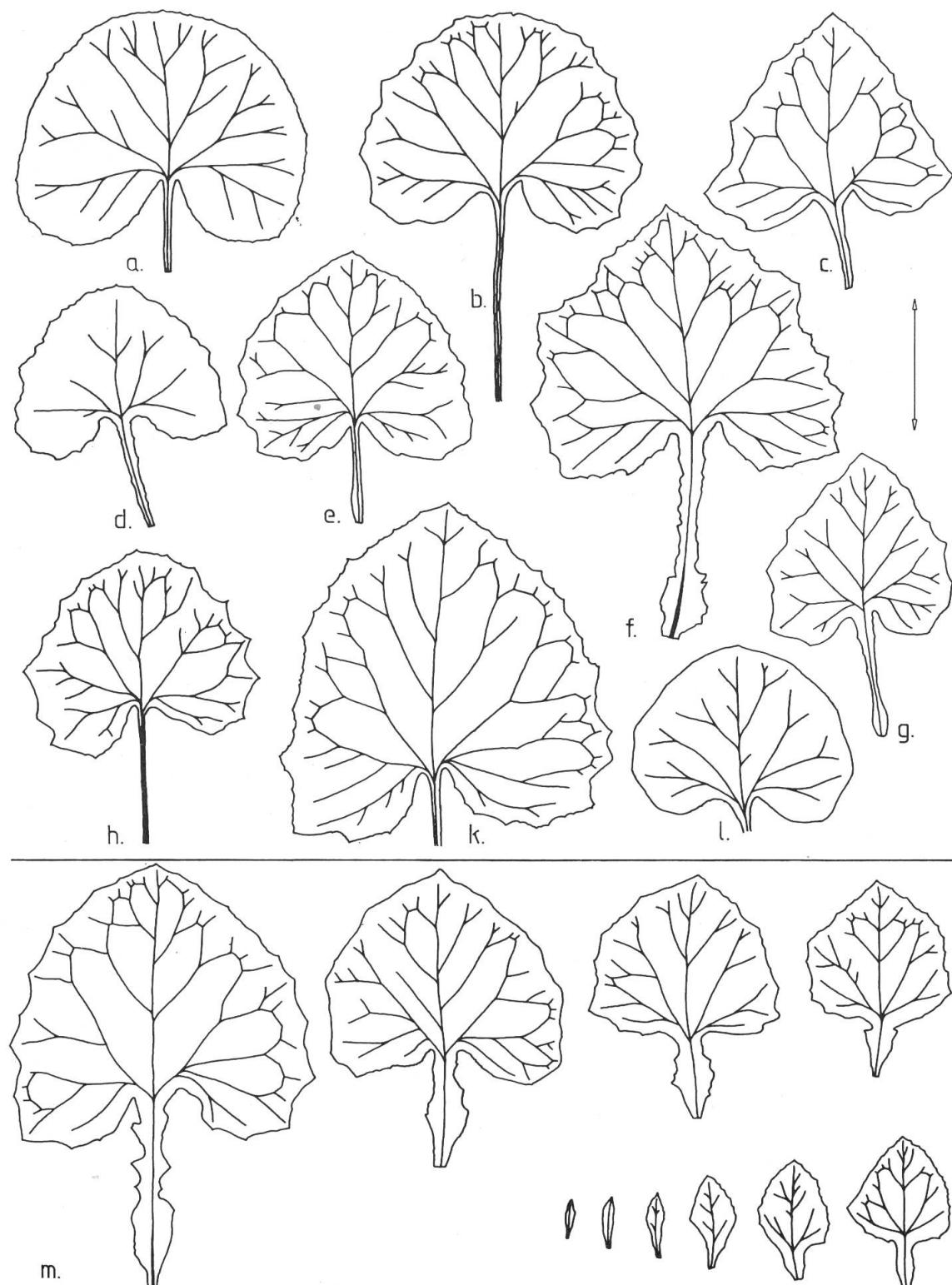


Fig. 7. — *Adenocaulon himalaicum*.
a-l, Variabilität der Laubblattform bei *A. himalaicum*; **m**, typische Blattfolge.

Die Köpfchen der altweltlichen Sippen sind reichblütiger, was vor allem auf eine größere Zahl weiblicher Blüten zurückgeht. Dementsprechend wird eine größere Anzahl Achänen ausgebildet, was wiederum eine kegelförmige Ausbildung des Receptaculum bedingt. Bei *A. bicolor* ist es nur schwach konisch geformt oder völlig eben. Das Involucrum ist nahezu gleichartig, *A. himalaicum* zeigt jedoch eine Behaarung auf den Außenseiten der Hüllblätter, die *A. bicolor* fehlt.

Die pistillaten Blüten sind bis auf die Art der Kronnervatur recht ähnlich, bei *A. bicolor* sind hauptsächlich die Kommissural-, bei *A. himalaicum* die Mediannerven vorhanden. Die staminaten Blüten unterscheiden sich ebenfalls in diesem Merkmal, während *Adenocaulon himalaicum* Kommissural- und Mediannerven aufweist, sind bei *A. bicolor* die Kommissuralnerven meist vollständig reduziert. Die Antheren der nordamerikanischen Art sind mit 150-250 µm langen, mehr oder weniger spitz zulaufenden apikalen Anhängseln versehen, die asiatische Art dagegen weist deutlich abgerundete, nur 50-120 µm lange apikale Anhängsel auf.

Die Pollenkörner von *A. himalaicum* sind häufig von subprolateral oder prolat-sphäroider Form, nur sehr selten treten prolate Formen auf. Die Polachse ist 26-30(-32) µm lang, die Länge der Äquatorialachse beträgt 25-28 µm. *A. bicolor* weist meist subprolate oder prolate Pollenkörner auf, selten sind sie prolat-sphäroid. Die Achsen sind länger, die Polachse misst (34-)36-40 µm, die Äquatorialachse 28-30 µm. Es treten Formen mit einer margo-ähnlichen Ausbildung der Colpi auf, die dadurch sehr deutlich abgegrenzt sind. Solche Bildungen sind bei *A. himalaicum* nicht beobachtet worden. Während die Pollenkörner von *A. bicolor* etwa 1 µm lange Stacheln besitzen, sind diese bei *A. himalaicum* meist etwas kürzer als 1 µm.

Einen weiteren Artunterschied liefert die Verteilung der Drüsenhaare an den reifen Achänen. Die Früchte von *A. himalaicum* sind etwa ab 1/3 der Länge mit Drüsenaaren besetzt, bei *A. bicolor* sind sie meist auf das obere Drittel der Frucht begrenzt.

Während die oben angeführten Unterschiede oft nur quantitativer Natur sind und häufig Überschneidungen auftreten, gibt es zwei qualitativ eindeutige Differenzierungsmerkmale, die eine klare Artzuweisung erlauben:

— Die Drüsenaare auf Sprossen und Früchten der neuweltlichen Art besitzen Drüsenköpfchen, die höher als breit oder ebenso hoch wie breit sind und dadurch eine stecknadelartige Form aufweisen. Bei der altweltlichen Art sind sie im Gegensatz dazu nagelförmig, da die Drüsenköpfchen breiter als hoch sind. Dieser Unterschied ist bereits mit bloßem Auge zu erkennen.

— *A. himalaicum* besitzt nur im Synfloreszenzbereich drüsige Sproßachsen, wobei der Drüsenaarbesatz nur unterhalb der Köpfchen dicht ist, während *A. bicolor* auch im vegetativen Bereich gleichmäßig dicht drüsig behaart ist.

3. Aus Nepal und Sikkim stammende Sippen der Gattung werden als neue Art *Adenocaulon nepalense* abgetrennt. Wichtige Merkmale zur Abgrenzung von den beiden anderen holarktischen Arten sind die auffallend großen, die Blüten überragenden Hüllblätter, die mit 50-110 µm Länge relativ kurzen, aber stachelspitzig ausgebildeten apikalen Anhängsel der Antheren und die nagelförmigen Drüsenaare der Sproßachse, deren Drüsenköpfchen dem Drüsenstiel asymmetrisch aufsitzen. Die Synfloreszenz (BITTMANN, 1990, Fig. 1a) ist fast immer traubig, während *A. himalaicum* und *A. bicolor* thyrsische oder rispige Köpfchenstände besitzen. Die untersuchten Belege von *Adenocaulon nepalense* zeigen weiterhin relativ kleine Früchte; wie deutlich dieser Unterschied zu den anderen Arten tatsächlich ist, müßte noch an umfangreicherem Material geprüft werden. Die Früchte sind neben den Drüsenaaren zusätzlich mit Peitschenhaaren besetzt, wie sie sonst in der Gattung nur an den Sproßachsen und Blättern auftreten. Die Laubblätter sind von breit-dreieckiger Form mit herzförmigem Grund, es gibt aber auch herzförmige oder fast nierenförmige Blätter, so daß hier Übergänge zu *A. himalaicum* gegeben sind. Auffälligstes Artmerkmal von *A. nepalense* sind die durch herablaufende Blattbasen geflügelten Sproßachsen. Die Flügel sind besonders im Synfloreszenzbereich stark ausgeprägt.

Mit letzterem sowie weiteren Merkmalen zeigt *Adenocaulon nepalense* erstaunlicherweise mehr Beziehungen zur mittelamerikanischen Art *A. lyratum* als zu den holarktischen Arten der Gattung. Neben den geflügelten Sproßachsen fallen bei beiden relativ kleine Antheren mit kurzen, stachelspitzig ausgebildeten apikalen Anhängseln auf. Die breit-dreieckigen Blattspreiten von *A. nepalense* sind dem Endabschnitt der leierförmig-fiederschnittenen Laubblätter von *A. lyratum* sehr ähnlich. Denkt man sich die Fiederlappen dieser Blätter reduziert, wie es schon im unteren Blattabschnitt der Fall ist, so erhält man einen mehr oder weniger breit geflügelten Blattstiel entsprechend dem von *A. nepalense*. Deutliche Unterschiede zu *A. lyratum* bestehen aber z.B. in der drüsigen Sproßachse, der Größe der Hülle und der Ausbildung der staminaten Blüten.

II. Systematische Stellung der Gattung *Adenocaulon* im System der Compositae (Tab. 2)

Die systematische Stellung der Gattung innerhalb der *Compositae* ist bislang sehr umstritten. LESSING (1832) gliedert *Adenocaulon* in die *Eupatoriaceae-Tussilagineae* ein, wahrscheinlich hauptsächlich aufgrund der huflattichähnlichen Laubblätter von *A. bicolor*. In der Tribusgliederung der Compositae von BENTHAM (1873a) wird die Gattung in die *Helianthoideae* (heute *Heliantheae*)-*Milleriae* gestellt. Hauptargument waren wohl die heterogamen Köpfchen mit funktionell männlichen Scheibenblüten, die Subtribus wurde aufgrund der geringen Blütenanzahl bestimmt. In den übrigen Merkmalen weicht *Adenocaulon* jedoch stark von der Tribusdefinition BENTHAMS ab. BENTHAM bemerkt dazu in seinen "notes" (1873b: 314), daß die Gattung neben *Tussilago* "would be a more perfect stranger than amongst Milleriae", wählt also sozusagen "das kleinere Übel". GRAY (1873) gibt BENTHAM darin recht, daß *Adenocaulon* wenig Übereinstimmungen mit *Tussilago* zeigt, lehnt aber wegen der wechselständigen Blätter und des nackten Köpfchenbodens eine Eingliederung in die *Heliantheae* ab. Er befürwortet dagegen eine Zuordnung zu den *Inuloideae* (heute *Inuleae*), da die Antheren stark sagittat ausgebildet seien, auch der Griffel (welcher?) gehe mit dieser Tribus konform. Aufgrund der Besonderheiten in Frucht, Hülle und Blütenkrone bilde die Gattung eine eigene Subtribus *Adenocauloneae*. In einem weiteren Beitrag zur Gattung *Adenocaulon* fügt GRAY (1882) die Beobachtung hinzu, daß die Antheren deutliche basale Anhängsel besäßen, was die Zugehörigkeit zu den *Inuleae* stützte.

HOFFMANN (1889-94) ordnet *Adenocaulon* der Subtribus *Inuleae-Inulinae* zu. Auch hier zeigen sich Abweichungen, so ist die Gattung in diesem Taxon die einzige mit funktionell männlichen Scheibenblüten sowie mit neuweltlichen Arten.

CRONQUIST (1955) gliedert *Adenocaulon* wiederum in die *Senecioneae* ein, was der Zuordnung LESSINGs (1832) entspricht, wohl hauptsächlich aufgrund der heterogamen Köpfchen mit einreihiger Hülle und der habituellen Ähnlichkeiten mit *Cacalia* und *Tussilago*. WAGENITZ (1964) übernimmt diese Eingliederung und gibt als Subtribus die *Senecioneae-Senencioninae* mit ein- oder zweireihiger, nicht verwachsener Hülle an.

1967 wird von STEBBINS in ORNDUFF & al. erstmals eine Zugehörigkeit der Gattung zu den *Mutisieae* diskutiert. *Adenocaulon* besitze mit anderen Vertretern dieser Tribus gemeinsame palynologische Merkmale. Die Tendenz der Korollen zur Zweilippigkeit, die Form und Behaarung der Blätter und die Chromosomenzahl unterstützen den Autoren zufolge diese Ansicht.

Betrachtet man die Situation der Gattung bezüglich ihrer systematischen Stellung in der umfassenden Darstellung der Compositen von HEYWOOD & al. (1978), so ergibt sich folgendes Bild: NORDENSTAM (1978a) schließt *Adenocaulon* aus den *Senecioneae* aus, da die Gattung keinerlei Beziehungen zu anderen Sippen dieser Tribus zeige und in den *Senecioneae* "no doubt anomalous" sei. MERXMÜLLER & al. (1978) schließt *Adenocaulon* aus den *Inuleae* ebenfalls aus; STUESSY (1978) und CABRERA (1978) erwähnen in ihren Bearbeitungen der *Heliantheae* bzw. der *Mutisieae* die Gattung nicht. SKVARLA & al. (1978) stellen *Adenocaulon* auf Grund der Pollenmorphologie in die *Anthemideae*.

Adenocaulon wurde also bislang fünf verschiedenen Tribus zugeordnet, womit die Gattung nach WAGENITZ (1976) wahrscheinlich einzigartig in der Familie ist. Auch eine eigene, monogeneische Tribus *Adenocauloneae* ist schon aufgestellt worden (RYDBERG, 1922).

Merkmale	Adenocaulon	Mutisieae	Senecioneae	Inuleae	Heliantheae
Hülle.....	einreihig, ohne Calyx	mehrreihig, mehrere Gattungen mit Reduktionsstendenz variabel: blau, gelb, orange, rot, weiss oder violett	ein- oder zweireihig, 2. Reihe als Calyx	mehrreihig, häufig trockenhäufig	wenigreihig, oft nur zwei Reihen
Blütenfarbe	weiss oder gelblich-weiss		meist gelb oder orange, selten weiss oder rosa	meist gelb bis gelblich-weiss	gelb, Randblüten z.T. andersfarbig
Blattstellung	wechselständig oder rosettig	wechselständig, seltener rosettig	wechselständig	wechselständig	gegenständig
Receptaculum	nackt	nackt	nackt	nackt, seltener spreublättrig oder borstig	meist mit Spreublättern
Köpfchen	heterogam, Randblüten weiblich, Scheibenblüten funktionell männlich	homo- oder heterogam, Randblüten weiblich oder zwittrig, Scheibenblüten meist zwittrig	meist heterogam, Randblüten weiblich oder zwittrig, Scheibenblüten zwittrig oder funktionell männlich	meist heterogam, Randblüten meist weiblich, Scheibenblüten zwittrig oder funktionell männlich	meist heterogam, Randblüten weiblich oder steril, Scheibenblüten zwittrig oder funktionell männlich
Korolle der Randblüten	± zweilippig	zweilippig, seltener zungenförmig oder röhlig	zweilippig oder fadenförmig	weibliche Blüten zungen- oder fadenförmig	zweitrigig
Korolle der Scheibenblüten	röhlig mit langen Zipfeln	zweilippig oder röhlig mit langen Zipfeln, seltener zungenförmig	röhlig mit kurzen Zipfeln	röhlig mit kurzen Zipfeln	röhlig mit kurzen Zipfeln
Pappus	fehlend	Borsten, seltener als Schuppen oder fehlend	haarförmig	haarförmig, selten als Schuppen, kronchenförmig oder fehlend	wenige steife Grannen oder Schuppen, öfter fehlend, nie haarförmig
Basale Anhängsel der Antheren	± lang	± lang, selten Thekenbasis stumpf	sehr kurz oder fehlend	lang, auffällig gestaltet	sehr kurz oder fehlend
Pollenkörner	Skulptur	echinat bis scabrat	echinat	echinat	echinat
	Exine	“non-caveat“, meist mit innerer Stäbchenschicht	“caveat“, ohne innere Stäbchenschicht	“caveat“, ohne oder mit (“imuloider”) Stäbchenschicht	“caveat“, ohne oder mit (“imuloider”) Stäbchenschicht
Chromosomenzahl	$x = 23$	10 Gattungen mit $x = 9, 7$ mit $x = 8$, andere $x = 6, 7, 10, 11, 13, 15, 17, 23$ und 25 ; $x = 23$ bei Gereber p.p., Leibnitzia, Matisia p.p.	v.a. Vielfache von 10, eine Gruppe mit $x = 30$, eine mit $x = 5, 10$ und 20 ; ORNDUFF & al. (1963): einzige Senecio-Sectionen mit $x = 23$, die aber sonst keine Ähnlichkeit mit Adenocaulon aufweisen	je eine Entwicklungslinie mit $x = 15, 16$ und 17 , mit $x = 8$ und 9 und mit $x = 7$; keine Gattungen mit $x = 23$ nur in Gattungen mit sehr vielen verschiedenen Chromosomenzahlen (Wedelia p.p., Bidens p.p., Melampodium p.p.)	je eine Entwicklungslinie mit $x = 15, 16$ und 17 , mit $x = 8$ und 9 und mit $x = 12$, $x = 23$ nur in Gattungen mit sehr vielen verschiedenen Chromosomenzahlen (Wedelia p.p., Bidens p.p., Melampodium p.p.)

Tabelle 2. — Übersicht der diagnostisch wichtigsten Merkmale zur systematischen Stellung der Gattung *Adenocaulon* Hook.

Die Hauptgründe für die Schwierigkeit einer Einordnung der Gattung in die Tribus der *Compositae* sind:

- 1) Durch morphologische Besonderheiten, die auf Spezialbildungen zurückgehen, treten ganze Merkmalskomplexe in der Gattung nicht auf, die sonst in der klassischen Compositen-Systematik eine große Rolle spielen. Dazu gehören der Pappus sowie der Griffel von Zwitterblüten.
- 2) Die Pollenmorphologie und Chromosomenzahlen der betreffenden Sippen wurden bisher nur andeutungsweise berücksichtigt, die teilweise deutlich zweilippige Ausbildung der Randblüten von *Adenocaulon* wurde zu wenig beachtet.

In Tabelle 2 sind die in diesem Zusammenhang diagnostisch wichtigen Merkmale der Gattung *Adenocaulon* denen der diskutierten Tribus gegenübergestellt. (Zur Erstellung dieser Übersicht wurde für die Tribus auf folgende Literaturquellen zurückgegriffen: CABRERA, 1978; NORDENSTAM, 1978a; MERXMÜLLER & al., 1978; SKVARLA & al., 1978; STUESSY, 1978; THIELE, 1988, sowie WAGENITZ, 1976 und 1979).

Hülle: Einreihige Hülle aus krautigen, gleichartigen Hüllblättern sind ein charakteristisches Merkmal der *Senecioneae*. Eine zweite Hüllblattreihe ist, wenn vorhanden, meist sehr viel kleiner und anders gestaltet (nach NORDENSTAM, 1978a, "Calyculus" genannt). Für die *Mutisieae* ist eine mehrreihige Hülle typisch, es gibt aber Gattungen mit klarer Tendenz zur Reduktion der Hülle.

Blütenfarbe: Weiße Blüten sind nur bei den *Mutisieae* häufiger vertreten, gelblich-weiße finden sich auch bei den *Inuleae*.

Blattstellung: Eine wechselständige Blattstellung ist für die *Heliantheae* untypisch, eine rosettige Anordnung tritt, wenn auch nur selten, bei den *Senecioneae* und *Mutisieae* auf.

Receptaculum: Der nackte Köpfchenboden ohne Spreublätter oder -borsten macht eine nähere Beziehung zu den *Heliantheae* unwahrscheinlich.

Köpfchen: Heterogame Köpfchen mit weiblichen Randblüten kommen in allen hier diskutierten Tribus vor, funktionell männliche Scheibenblüten sind nur bei den *Senecioneae* und *Heliantheae* häufig.

Korolle der Rand- und Scheibenblüten: Zweilippige Korollen sind für die meisten *Mutisieae* typisch, sie treten in den anderen, in Frage kommenden Tribus nicht auf. Auch die röhrligen Korollen der Scheibenblüten, die sich durch lange, bis auf die Hälfte eingeschnittene Kronzipfel auszeichnen, sprechen für eine Zuordnung zu den *Mutisieae*.

Pappus: Ein Pappus fehlt nur bei den *Heliantheae* häufiger, selten tritt diese Situation bei den *Inuleae* und *Mutisieae* auf. Für die *Senecioneae* ist das Vorhandensein eines haarförmigen Pappus typisch.

Antheren: Die Ausbildung der apikalen Anhängsel und des Antheropodiums variiert nach THIELE (1988) innerhalb einer Tribus erheblich und kann daher hier nicht herangezogen werden. Einige Gattungen der *Mutisieae* (z.B. *Perezia*) besitzen schwächlich ausgebildete Antheropodien. Die Wandverdickungen der Epidermis sind dort fast vollständig reduziert; die Ausbildung ist aber nicht mit der Situation bei *Adenocaulon* vergleichbar, wo Wandverstärkungen stets vorhanden sind und nur die Abgrenzung des Antheropodiums zum Konnektiv undeutlich ist. Keinesfalls besitzt die Gattung ein "balusterformes" oder "senecioides" Antheropodium (NORDENSTAM 1978b), das am Übergang zum übrigen Filament stark erweitert ist und das charakteristische Antheropodium der *Senecioneae* darstellt.

Wichtig ist die Ausbildung der basalen Anhängsel der Theken. Die *Senecioneae* und *Heliantheae* besitzen meist keine oder sehr kurze basale Anhängsel, während *Adenocaulon* wie die *Inuleae* und *Mutisieae* mehr oder weniger lange Anhängsel zeigt. Einige Arten der *Mutisieae* weisen nach THIELE (1988) in den basalen Anhängseln Wandverdickungen auf. Dies ist auch bei

Adenocaulon der Fall. Die Antheren der *Heliantheae* weichen durch ihre dunkelbraune Färbung und den abaxialen "Kiel" (STUESSY, 1978) von denen der übrigen Taxa deutlich ab.

Pollen: Alle diskutierten Tribus besitzen echinate Pollenkörner, bei den *Mutisieae* treten, wie bei *Adenocaulon*, auch sehr kurze Skulpturelemente auf.

Die Pollenkörner der *Heliantheae*, *Inuleae* und *Senecioneae* haben "caveate" Exinen. Die *Mutisieae* zeigen wie *Adenocaulon* "non-caveate" Exinen, die eine innere Stäbchenschicht aufweisen. Eine innere Stäbchenschicht kann auch bei den *Inuleae* auftreten, wobei die *Columellae* aber noch spezielle basale Verzweigungen besitzen. Dieser "inuloide" Exinentyp (SKVARLA & al., 1978) unterscheidet sich durch diese Verzweigungen deutlich vom Exinentyp, der bei *Adenocaulon* auftritt. Auch LEINS (1968) weist darauf hin, daß *Adenocaulon* pollennmorphologisch nicht zu den *Inuleae* passe.

SKVARLA & al. (1978) stellen die Gattung wegen ihres "anthemoiden" Exinentyps zu den *Anthemideae*. Die mehr oder weniger deutlich zweilippigen Randblüten und die nie stark fiedrig geteilten Blätter sprechen jedoch gegen die Einordnung in diese Tribus, ebenso die einreihige Hülle aus Hüllblättern ohne trockenen Hautrand, wie er für die mehrreihigen Hüllen der *Anthemideae* typisch ist (WAGENITZ, 1979). *Adenocaulon* bildet, SKVARLA & al. (1978) zufolge, mit *Eriachaenium* eine eigene Subtribus der *Anthemideae*, da die beiden Gattungen sehr ähnliche Pollenkörner besäßen. CABRERA (1961) stellt sie zusammen als *Adenocaulinae* in die *Inuleae*. Die systematische Stellung der Gattung *Eriachaenium* ist bislang ebenfalls zweifelhaft, ROBINSON & BRETELL (1973) ordnen sie aufgrund der Pollenmorphologie in die *Mutisieae* ein.

Chromosomenzahl: Vor allem habituelle Ähnlichkeiten mit *Cacalia* und *Tussilago* führten nach ORNDUFF & al. (1963) zur Einordnung in die *Senecioneae*. Im Verwandtschaftskreis dieser Gattungen ist aber eine Chromosomenzahl von $2n = 60$ am häufigsten. $2n = 46$ ist für mehrere nordamerikanische *Senecio*-Sectionen typisch, mit denen *Adenocaulon* aber wenig Ähnlichkeit hat.

In einer späteren Arbeit von ORNDUFF & al. (1967) wird eine Zugehörigkeit zu den *Senecioneae* bezweifelt. Die Chromosomenzahl zeige dagegen Beziehungen zu den *Mutisieae* an.

Innerhalb der *Inuleae* tritt die Grundzahl $x = 23$ nicht auf, innerhalb der *Senecioneae* nur — wie oben erwähnt — in einigen *Senecio*-Sectionen und innerhalb der *Heliantheae* nur in drei Gattungen, in denen viele verschiedene Chromosomenzahlen vorkommen. In den *Mutisieae*-*Mutisiinae* gibt es drei Gattungen mit $x = 23$: *Gerbera* ($x = 23, 25$), *Mutisia* ($x = 13, 23, 26$) und *Leibnitzia*, deren vier Arten eine Grundzahl von $x = 23$ aufweisen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Gattung *Adenocaulon* deutliche Beziehungen zu den *Mutisieae* zeigt. Für eine Einordnung in diese Tribus sprechen vor allem die Ausbildung der Korollen, insbesondere die Zweilippigkeit der Randblüten, sowie die Gestalt der basalen Staubblattanhängsel und die pollennmorphologischen Merkmale. Auch andere, auf den ersten Blick *Mutisieen*-untypische Merkmale wie die einreihige Hülle oder der fehlende Pappus treten in dieser sehr variablen Tribus auf. GRAU (1980) unterstützt diese Zuordnung anhand seiner karpologischen Untersuchungen. *Inuleae*, *Heliantheae*, *Senecioneae* und *Anthemideae* scheiden nach Ansicht des Autors "aufgrund der spezifischen Testastruktur von *Adenocaulon* aus".

Aufgrund dieser Merkmale kann die Gattung *Adenocaulon* also in die Tribus der *Mutisieae* gestellt werden.

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Adenocaulon* zu den übrigen Gattungen der *Mutisieae* ließe sich nur nach weiteren Untersuchungen Genaues sagen. Eine Durchsicht der *Mutisieen*-Belege in Göttingen und Genève ergab auffallend viele Übereinstimmungen mit einigen Gattungen der *Mutisieae*-*Gochnatiinae*, mit *Onoseris*, *Ainsliaea* und *Stenopadus*.

Die Gattung *Onoseris* umfaßt nach CABRERA (1978) mehrjährige Kräuter und Halbsträucher, die hauptsächlich in Mittelamerika und den Anden verbreitet sind. Die Köpfchen sind FERREYRA (1944) zufolge heterogam, wobei die Randblüten weiblich und zweilippig sind, die Scheibenblüten röhlig, aber zwittrig. Die Hülle ist oft mehrreihig, bei *Onoseris costaricensis* nur ein- bis zweireihig. Diese Art hat fiederschnittige Blätter ähnlich denen von *A. lyratum*. Die Blätter sind meist basal gehäuft bis rosettig angeordnet, es treten dreieckige bis pfeilförmige Blätter mit

geflügeltem Stiel und weißfilziger Unterseite auf. So ähneln zum Beispiel *Onoseris purpurea*, *O. sagittata* und *O. alata* *Adenocaulon bicolor*. *Onoseris acerifolia* zeigt herz- bis fast nierenförmige Blätter, die denen von *A. himalaicum* gleichen. Bei *Onoseris discolor* und *O. glandulosa* treten am Sproß Drüsenhaare auf, die allerdings einzellreihig sind.

Ainsliaea ist eine asiatische Gattung mit relativ kleinen Köpfchen. Vor allem die Blätter erinnern deutlich an Arten der Gattung *Adenocaulon*. So zeigt *Ainsliaea acerifolia* aus Japan und der Mandschurei ähnliche Blätter wie *A. bicolor*. Ovale bis spatelförmige, in einer grundständigen Rosette vereinigte Blätter treten etwa bei der chinesischen Art *Ainsliaea cleistogama* oder der indischen Art *Ainsliaea angustifolia* auf. Breitgeflügelte Blattstiele weist *Ainsliaea pteropoda* aus Nepal, Bhutan und Yunnan auf. Unterschiede zu *Adenocaulon* bestehen hauptsächlich in der stets mehrreihigen Hülle und dem Auftreten eines Pappus. *Ainsliaea* besitzt einen ähnlichen Karyotyp (ARANO, 1965), nach GRAU (1980) ist auch die Testaepidermis von ähnlicher Struktur wie bei *Adenocaulon*.

Stenopadus besitzt radiäre Blüten, deren Korollen noch Mediannerven aufweisen. Die Pollenkörner zeigen eine Exinenstruktur, die der von *Adenocaulon* Pollenkörnern sehr ähnlich ist, und weisen ebenfalls nur kurze (1 µm oder weniger) Skulpturelemente auf (CARLQUIST, 1957). Auch hier zeigen sich also Beziehungen zu *Adenocaulon*. Habituell weicht *Stenopadus* als Strauch jedoch ebenso ab wie durch seine vielreihige Hülle und das mit Spreuschuppen besetzte Receptaculum.

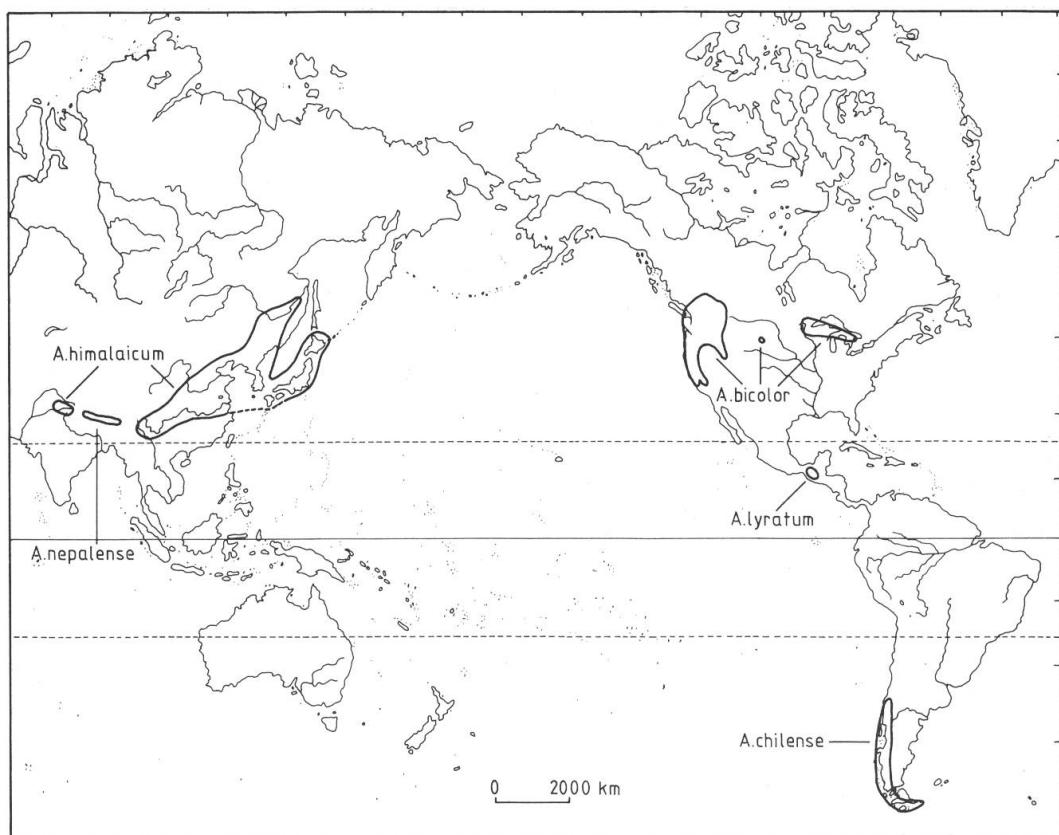
III. Zu Areal und Ursprung

Die Gattung *Adenocaulon* besitzt ein stark zerteiltes Areal (Fig. 8). Es zeigt gleich zwei klassische Disjunktionsmuster, die transtropische Disjunktion in der Neuen Welt (*A. bicolor* und *A. chilense*) und die transpazifische Disjunktion zwischen Nordamerika und Ostasien (*A. bicolor* und *A. himalaicum* bzw. *A. nepalense*). Neben diesen intragenerischen Disjunktionen ist das Verbreitungsgebiet der Arten *A. himalaicum* und *A. bicolor* zusätzlich intraspezifisch zerteilt. Im folgenden sollen nun noch einige Überlegungen dazu angestellt werden, wo die Gattung möglicherweise entstanden ist und wie ihre ungewöhnliche Verbreitung zustande gekommen sein mag. Diese Überlegungen müssen aber notgedrungen spekulativ bleiben.

Es ist zunächst notwendig, festzustellen, welche Arten der Gattung ursprünglicher und welche stärker abgeleitet sind. Das Areal der ursprünglichsten Art liegt dem hypothetischen Areal eines hypothetischen Gattungsvorfahren dann näher als das einer stärker abgeleiteten Art. WAGENITZ (1976) und CRONQUIST (1977) geben eine Übersicht über ursprüngliche und abgeleitete Merkmalsausprägungen bei den *Compositae*. Legt man diese Übersicht zugrunde, gelten folgende Merkmale der Gattung als ursprünglich: krautiges Involucrum, Korolle der Scheibenblüten mit Medianerven (zumindest bei dem Hauptteil der Arten) und fest verbundene Antheren (zumindest bei *A. chilense*). Sonst zeigt *Adenocaulon* überwiegend abgeleitete Merkmale: relativ wenigblütige, kleine Köpfchen, einreihiges Involucrum, funktionell männliche Blüten, Früchte ohne Pappus, Pollenkörner mit sehr kurzen Skulpturelementen. *A. chilense* besitzt in Bezug auf den Bau der Exine die ursprünglichsten Pollenkörner, diejenigen von *A. himalaicum* haben nur noch eine Stäbchenschicht, was nach WAGENITZ (1976) als abgeleitetes Merkmal anzusehen ist.

JEFFREY (1978) zufolge stellt die zweilippige Korollenform, wie sie bei *A. chilense* auftritt, die ursprüngliche innerhalb der *Compositae* dar, von der sich radiäre und ligulare Korollen ableiten lassen; LEPPIK (1978) und andere Autoren halten jedoch radiäre Blüten für die Ausgangsform. Nach JEFFREY ist für die zweilippige Blüte kein Selektionsvorteil erkennbar, da die Lippen meist eingerollt sind, dadurch weder "Landeplatz"- noch Schaufunktion besitzen und eher einen unnötigen "Materialverbrauch" darstellen. Für die radiären und ligulaten Blütenformen habe aber ein hoher Selektionsdruck zur Entwicklung eines als eine Blume agierenden Köpfchens bestanden.

Adenocaulon chilense besitzt demnach die meisten ursprünglichen Merkmale innerhalb der Gattung: zweilippige Randblüten, Pollenkörner mit zwei Stäbchenschichten, stets fest verbundene Antheren und Scheibenblüten mit Mediannervatur. Auch der Griffel der Randblüten ist mit relativ langen Fegehaaren und deutlich abgesetztem Nektarium am ursprünglichsten. Gleichzeitig hat die Art aber mit ihrer rosettigen Beblätterung den wohl am stärksten abgeleiteten Habitus. MAGUIRE (1956) sieht den Ursprungsort der *Mutisieae* im Guayana-Hochland im südlichen Venezuela und angrenzenden British Guiana und Brasilien. Das Areal von *A. chilense* liegt, nach dem von

Fig. 8. — Areal der Gattung *Adenocaulon*.

A. lyratum, diesem vermuteten Ursprungsort am nächsten. *A. lyratum* ist aber mit annähernd radiären Randblüten, nur lose verbundenen Antheren und Blüten ohne Mediannerven relativ abgeleitet. Nimmt man *A. chilense* als die ursprünglichste Art an, so wird ein Ursprung der Gattung in Südamerika wahrscheinlich.

Nach RAVEN & AXELROD (1974) gibt es die *Compositae* wahrscheinlich seit dem mittleren Oligozän, als Herkunftsart der Familie wird das nördliche Südamerika angenommen; im unteren Miozän gibt es Compositen schon in Ostasien. Die Wanderungsbewegungen der Korbblütler allgemein und von *Adenocaulon* im besonderen können daher im Lichte der heutigen geographischen Lage der Kontinente zueinander betrachtet werden. Im Miozän erfolgte den Autoren zufolge eine Hebung Zentralamerikas, so daß eine Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika bestand.

Für die Entstehung einer transtropischen Disjunktion in Amerika gibt es mehrere Erklärungsmöglichkeiten. Dabei gilt es hauptsächlich das Problem zu lösen, wie die extratropischen Arten den breiten Gürtel der tropischen Zone überbrücken konnten. Dies kann durch Langstreckentransport durch Zugvögel oder durch Wanderung entlang der Kordillere geschehen. Ein Langstreckentransport scheint für *Adenocaulon*-Sippen recht unwahrscheinlich:

1. Die Pflanzen der Gattung sind Waldpflanzen. Sippen, deren Diasporen epizoochor — etwa in anhaftendem Schlamm — weit verbreitet werden können, sind dagegen meist Pflanzen der Küstengebiete oder anderer offen zugänglicher Standorte (RAVEN, 1963).
2. Ein Abstreifen der Früchte von den meist im Unterwuchs wachsenden Pflanzen durch Vögel ist unwahrscheinlich.
3. Für Langstreckentransport geeignete Sippen besitzen oft Unkrautcharakter und sind häufig autogam, so daß auch einzelne Diasporen größere Populationen bilden können. *Adenocaulon* besiedelt zwar gestörte Flächen, diese müssen jedoch ausreichend beschattet sein.

tet sein. In offenen Unkrautgesellschaften wachsen die Sippen nicht. Auch ist sicher eine relativ große Anzahl von Achänen zur Gründung einer Population nötig, da die Früchte erstaunlich schwer keimen und nach eigenen Beobachtungen überliegen müssen. Andererseits sind die *Adenocaulon*-Sippen wahrscheinlich autogam, da die Fruchtentwicklung schon bald nach der Anthese deutlich sichtbar wird.

Sippen, die die obengenannten Voraussetzungen für einen Langstreckentransport nicht erfüllen, sind meist temperate Waldpflanzen wie *Adenocaulon*. Sie haben sich nach RAVEN (1963) und anderen wahrscheinlich durch Wanderung entlang der Kordillere im Westen Amerikas ausgebreitet. Nach MOORE (1972) existierten in den Gebirgen der niederen Breiten Gegenden mit quasitemperaten Bedingungen, die die Verbindung zwischen den temperaten Gebieten Süd- und Nordamerikas herstellten. Solche quasi-temperaten Bedingungen herrschen heute etwa in den höheren Gebirgsregionen Guatamalas (oreotropische Zone), also im Wuchsgebiet von *A. lyratum*. Eine Wanderung entlang der amerikanischen Kordillere in Form eines "mountain hopping" durch diese Gebiete erscheint für *Adenocaulon* wesentlich wahrscheinlicher. Die Ausbreitung von einem geeigneten Habitat zum anderen erfolgte dann nicht über große Distanzen und kann etwa durch größere Säugetiere bewerkstelligt worden sein. Als "Spur" dieser Wanderung lässt sich das Vorkommen von *A. lyratum* in Guatamala erklären. Einige der in Nord- und Südamerika disjunkt verbreiteten, sonst temperaten Gattungen besitzen wie *Adenocaulon* tropische Vertreter (CONSTANCE, 1963), zum Beispiel die *Umbelliferae* *Osmorhiza*. Dies spricht zusätzlich für eine Ausbreitung entlang der Kordillere, da ein Langstreckentransport sonst mit "Zwischenhalt" oder zweimal unabhängig voneinander erfolgt sein und immer zur Artbildung geführt haben müsste!

Nach WOLFE & LEOPOLD (1967) existierte im frühen und mittleren Miozän rund um den nördlichen Pazifik, von Oregon nach Japan, ein "mixed mesophytic forest", ein Mischwald aus Laubhölzern (z.B. *Carya*, *Juglans*, *Alnus*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Acer*) und Nadelbäumen (z.B. *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*). Im späten Miozän und frühen Pliozän wurde dieser Waldtyp in Asien wie in Nordamerika nach Süden verdrängt, in Alaska und Sibirien herrschte borealer Nadelwald, an der Beringstraße zu Beginn des Pleistozän Tundra vor. Geht man nach dem Aktualitätsprinzip von den ökologischen Ansprüchen der rezenten *Adenocaulon*-Arten aus, können Sippen dieser Gattung nur im frühen und mittleren Miozän über die Beringstraße nach Asien gelangt sein. Inwieweit das Areal der Gattung zu dieser Zeit um den Nordpazifik herum geschlossen war, lässt sich natürlich nicht sagen, mit dem Rückzug des temperaten Laubwaldes nach Süden wurde es jedoch auf Asien und Amerika aufgegliedert; die seither stark isolierten Sippen entwickelten sich zu distinkten Arten. Nach WOOD (1972) gibt es aufgrund der langen Isolation der Floren nur wenige Arten, die die typische amhipazifische Disjunktion zeigen, meist handelt es sich um Artenpaare.

Zu möglichen Ausbreitungsrouten innerhalb Asiens lässt sich folgendes sagen: Nach HU (1958) verlief die Wanderung von Compositen hauptsächlich von China über Korea nach Japan oder auch über Taiwan, diese Arten fehlen dann in Korea. Nimmt man eine Ausbreitung der *Adenocaulon*-Sippen über die Beringstraße an, so ist auch eine Wanderung über Kamchatka und die Kurilen nach Japan und von dort auf den Kontinent vorstellbar, auf der südlichsten Kurilen-Insel Kunashiro kommt heute noch *A. himalaicum* vor (TATEWAKI, 1957). Die Ausbreitung entlang der äußeren Himalaya-Ketten nach Indien resultierte in dem oft auftretenden Arealtyp des sino-japanischen Florenelements. Nach HU (1958) treten 74% der indischen Compositen-Gattungen auch in China auf. Bei der Besiedlung der großen, oft recht isolierten Täler im nepalesischen Himalaya können wahrscheinlich Gründereffekte ähnlich denen bei der Besiedlung isolierter Inseln eine Rolle spielen. Eine Artbildung wie hier im Falle von *A. nepalense* ist daher nicht unwahrscheinlich. Andere Populationen blieben als *A. himalaicum* erhalten und besiedelten Standorte in Indien und Sikkim.

C. Description of genus with key to the species and summary

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

Perennial herbs; leaves alternate or rosulate, glabrate above, tomentose beneath; stem erect, generally not branched, more or less tomentose, pubescence often deciduous, covered with glandu-

lar hairs (except *A. lyratum*); *synflorescence* branches tomentose, at least until flowering period; *heads* approximately hemispherical, heterogamous, with one row of pistillate marginal flowers, disc flowers staminate, flowers white or yellowish-white; *involucre* cup-shaped, uniserrate, phyllaries subequal, herbaceous, free or rarely united at the base, reflexed in age; *pistillate flowers* with bilabiate to near radiate corolla, corolla lobes 4-5, with an isomerous number of staminodes; style with tongue-shaped to nearly rectangular branches, collecting hairs weakly developed; ovary oval to obovoid, usually compressed, with \pm prominent longitudinal ribs, provided with glandular hairs; staminate flowers with radiate corolla, anthers distinctly caudate, apical appendices curved inward, style acute to obtuse, apex not incised or with very short branches only, ovary abortive, without glandular hairs; *achenes* without pappus, obovoid to club-shaped, with glandular hairs; *pollen grains* prolate-spheroidal to prolate, echinate to scabrate, elements of sculpture short (0.5-1.0 μ m).

Key to the species

1. Stem winged by decurrent leaf bases 2
- Stem not winged 3
2. Leaves petiolate, broad-triangular with cordate base; *synflorescence* branches with nail-shaped glandular hairs *A. nepalense*
- Leaves sessile, lyrate-pinnatifid; stems without gland hairs *A. lyratum*
3. All leaves in a basal rosette, ovoid to oval, entire *A. chilense*
- Stem \pm regularly leaved or at most leaves concentrated at the base; leaves triangular with cordate leaf base, heart- or kidney-shaped, with dentate or sinuate margin, rarely almost entire 4
4. Only *synflorescence* branches provided with glandular hairs; head of glands broader than long, thus gland nail-shaped *A. himalaicum*
- Vegetative part of stem provided with glandular hairs too, head of glands longer than broad, thus gland pin-shaped *A. bicolor*

Summary

The genus *Adenocaulon* Hook. (*Compositae*) includes five species of perennial herbs growing in the herb layer of temperate forests. They are characterized by their small, few flowered heads and their typical glandular fruits without pappus. The leaves are covered below with a white or grey tomentum as are the stem and the *synflorescence* branches. With the exception of one species these branches bear gland hairs too. The heads are heterogamous with one row of pistillate marginal flowers and staminate disc flowers.

A. chilense Less. from southern Chile and neighbouring Argentine shows petiolate entire leaves in a rosulate order. The pistillate flowers have a distinct bilabiate corolla. The scabrate pollen grains exhibit two layers of columellae with a larger inner one. *A. lechleri* Sch. Bip. is considered as a synonym, the type specimen is a juvenile plant with strongly contracted axis.

The most remarkable features of *A. lyratum* Blake from Guatemala and adjoining Mexico are lyrate-pinnatifid sessile leaves and distinct clubshaped achenes always dispersed with adhering corolla tube and style. The stems are not glandulous and have wings formed by decurrent leaf bases.

The North American species *A. bicolor* Hook. inhabits forests in the western USA, Canada and the Great Lakes region. Petiolate triangular leaves with cordate bases, large *synflorescences* with up to hundred heads spread in an umbel-like panicle and stems densely covered with glands distinguish this species. *A. integrifolium* Nutt. (= *A. bicolor* var. *integrifolium* (Nutt.) Torrey & Gray) can not be maintained as a taxon of its own. The nearly entire leaves of the type specimen are the typical primary leaves.

A. himalaicum Edgew. from East Asia and northern India also has petiolate leaves, generally with a more kidney-shaped form. In most cases the petioles are narrowly winged but broad-winged forms may occur, as the type material of *A. adhaerescens* Maxim. shows. *A. adhaerescens* (= *A. bicolor* var. *adhaerescens* (Maxim.) Makino) is considered synonym of *A. himalaicum*.

A. bicolor and *A. himalaicum* are clearly distinct species. The most conspicuous differences are: the gland hairs of *A. bicolor* are pin-shaped, they can be found on the synflorescence branches as well as in the vegetative part. *A. himalaicum* shows nail-shaped glands restricted to the synflorescence. Other differences are of more quantitative nature, concerning the number of florets, form and size of the apical appendices of the anthers etc.

Plants from Nepal and Sikkim are classified as a separate species, *Adenocaulon nepalense* M. Bittmann, spec. nov. This species has relatively large phyllaries which overtop the florets, short mucronate apical appendices and nail-shaped glands with — concerning the stem glands — asymmetrical heads. The achenes are the only ones within the genus which bear whip hairs. Another striking difference to the other holarctic species is represented by the stems winged by decurrent leaf bases.

The tribal relationship of *Adenocaulon* has been discussed since the first description of this genus. Summarizing the results of the morphological and anatomical investigations with the main features of the discussed tribes *Adenocaulon* is proposed to be a member of the *Mutisieae*. Main evidence for this relationship is given by: the bilabiate marginal flowers of *A. chilense*, the tubular disc flowers with long incised lobes, the long basal appendages of the anthers and, first of all, the pollen morphology. The pollen grains have "non-caveat" exines with an inner row of columellae (*A. bicolor* and *A. chilense*) as it is usual in the *Mutisieae*.

A. chilense is probably the most primitive species of the genus. Primitive features are the bilabiate marginal flowers, pollen grains with two rows of columellae and anthers which are always strongly attached. If we consider that *A. chilense* is the most primitive species, then a South American origin for the genus is most likely. Fruits of *Adenocaulon* are easily dispersed sticking by their viscid glands. Migration along the cordillera, perhaps as "mountain-hopping", could have led to speciation of the other American species. Following the Bering land bridge populations could have been spread to Asia and further to the Himalayas.

LITERATURVERZEICHNIS

ARANO, H. (1965). The karyotypes and the speciations in subfamily Carduoieae (Compositae). *Japan. Jap. J. Bot.* 19: 31-67.

BENTHAM, G. (1873a). Compositae. In: BENTHAM, G. & J. D. HOOKER, *Genera Plantarum*, Vol. 2: 163-553. London.

BENTHAM, G. (1873b). Notes on the classification, history and geographical distribution of the Compositae. (Reprint 1970 in: BENTHAM, G., *Supplemental papers to Bentham et Hooker's Genera Plantarum*: 216-458.)

BITTMANN, M. (1990). Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae). I. Morphologie. *Candollea* 45: 389-420.

BLAKE, S. F. (1934). New Asteraceae from Guatemala collected by A. F. Skutch. *J. Wash. Acad. Sci.* 4: 432-438.

BRUHIN, T. A. (1877). Vergleichende Flora Wisconsins. *Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien* 26: 229-286.

CABRERA, A. L. (1961). Compuestas Argentinas. *Revista Mus. Argent. Ciec. Nat. Bernardino Rivadavia Ci. Bot.* 2: 291-362 (zitiert nach CABRERA, A. L. 1978).

CABRERA, A. L. (1971). Compositae. In: CORREA, M. N. (Edit.), *Flora Patagonica*. Buenos Aires.

CABRERA, A. L. (1978). Mutisieae — systematic review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (Edit.), *The biology and chemistry of the Compositae*: 1039-1066. London, etc.

CARLQUIST, S. (1957). Anatomy of Guayana Mutisieae. *Mem. New York Bot. Gard.* 9: 441-476.

CHEN, F. H. (1934). A preliminary study of the Compositae in Hopei Province. *Bull. Fan Mem. Inst. Biol.* 5: 31-110.

CLARKE, C. B. (1876). *Compositae indicae*. Calcutta, etc.

CONSTANCE, L. (1963). Amphitropical relationships in the herbaceous flora of the Pacific Coast of North and South America: A symposium. Introduction and historical review. *Quart. Rev. Biol.* 38: 109-116.

CRONQUIST, A. (1955). Part 5: Compositae. In: HITCHCOCK, A., A. C. CRONQUIST, M. OWNBEY & J. W. THOMPSON (Edit.), *Vascular plants in the Pacific Northwest*. Seattle.

CRONQUIST, A. (1977). The Compositae revisited. *Brittonia* 29: 137-153.

CURTIS, J. T. (1959). *The vegetation of Wisconsin*. Madison.

DAUBENMIRE, R. F. (1943). Vegetational zonation in the Rocky Mountains. *Bot. Rev. (Lancaster)* 9: 325-393.

DIELS, L. (1901). Die Flora von Central-China. *Bot. Jahrb. Syst.* 29: 169-659.

DORN, R. D. (1977). *Manual of the vascular plants of Wyoming*. New York.

EDGEWORTH, M. P. (1851). Descriptions of some unpublished species of plants from North-Western India. *Trans. Linn. Soc. London* 20: 23-91.

FEDTSCHENKO, O. A. & B. A. FEDTSCHENKO (1907). Verzeichnis der insbesondere von I. Krükow im Amur-Gebiete aufgesammelten Pflanzen. *Bot. Zurn. (St. Petersburg)* 2: 211-277.

FERNALD, M. L. (1935). Critical plants of the upper Great Lakes region of Ontario and Michigan. *Rhodora* 37: 195-341.

FERREYRA, R. (1944). Revision del genero Onoseris. *J. Arnold Arbor.* 25: 349-395.

FORBES, F. B. & W. B. HEMSLEY (1888). An enumeration of all plants known from China proper, Formosa, Hainan, Corea, the Luchu Archipelago, and the island of Hongkong, together with their distribution and synonymy pp. *J. Linn. Soc., Bot.* 23: 1-521.

GRAU, J. (1980). Die Testa der Mutisiæ und ihre systematische Bedeutung. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 16: 269-332.

GRAY, A. (1873). Notes on Compositæ and characters of certain genera and species. *Proc. Amer. Acad. Arts* 8: 631-661.

GRAY, A. (1882). Contributions to North American botany. II. Novitiae Arizonicae, etc.: Characters of the new plants of certain recent collections, mainly in Arizona and adjacent districts, etc. *Proc. Amer. Acad. Arts* 17: 199-230.

HANDEL-MAZETTI, H. (1936). *Symbolæ sinicæ. Botanische Ergebnisse der Expedition der Akademie der Wissenschaften in Wien nach Süd-China 1914/18. VII. Teil Anthophyta*. Wien.

HARA, H. (1971). *Flora of eastern Himalaya. Second Report*. Tokyo.

HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (Edit., 1978). *The biology and chemistry of the Compositæ*. 2 Vols. London, etc.

HOFFMANN, O. (1889-94). Compositæ. In: ENGLER, E. & K. PRANTL (Edit.), *Natürliche Pflanzenfamilien* IV, 5: 87-391. Leipzig.

HOOKER, J. D. (1881). *The flora of British India*. Vol. III. Kent.

HU, S.-Y. (1958). Statistics of Compositæ in China. *J. Arnold Arbor.* 39: 347-419.

HU, S.-Y. (1965). The Compositæ of China. II. A bibliographic enumeration of the genera and species of Compositæ in China. *Quart. J. Taiwan Mus.* 18: 87-333.

JEFFREY, C. (1978). Corolla forms in Compositæ — some evolutionary and taxonomic speculations. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (Edit.), *The biology and chemistry of the Compositæ*: 111-118. London, etc.

KANAI, H. (1963). Phytogeographical observations on the Japono-Himalayan elements. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot.* 8: 305-339.

KITAMURA, S. (1942). Compositæ japonicae. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B, Biol.* 16: 155-292.

KNAPP, R. (1965). *Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln*. Stuttgart.

KOMAROV, V. (1907). Flora Manshuriae. *Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada* 25: 1-853.

LEINS, P. (1968). Versuch einer Gliederung der Inulinae und Buphtalmiae nach den Pollenkörntypen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 81: 498-504.

LEPPIK, E. E. (1978). The evolution of capitulum types of the Compositæ in the light of insect-flower interaction. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (Edit.), *The biology and chemistry of the Compositæ*: 61-90. London, etc.

LESSING, C. F. (1832). *Synopsis generum compositarum*. Berlin, etc.

LI, H.-L. (1978). Compositæ. In: *Flora of Taiwan*. Taipeh.

MAGUIRE, B. (1956). Distribution, endemicity and evolution patterns among Compositæ of the Guayana Highland of Venezuela. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 100: 467-475.

MAKINO, T. (1899). Contributions to the study of the flora of Japan, XVII. *Bot. Mag. (Tokyo)* 13: 240-242.

MAXIMOWICZ, C. J. (1859). Primitæ floræ Amuresis. Versuch einer Flora des Amurlandes. *Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg Divers Savans* 9: 1-504.

MERXMÜLLER, H., P. LEINS & H. ROESSLER (1978). Inuleae — systematic review. In: HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE & B. L. TURNER (Edit.), *The biology and chemistry of the Compositæ*: 577-602. London, etc.

MOORE, D. M. (1972). Connections between cool temperate floras, with particular reference to southern South America. In: VALENTINE, D. H. (Edit.), *Taxonomy, phytogeography and evolution*: 115-138. London, etc.

NAKAI, T. (1911). Flora Koreana, Pars secunda. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo* 31: 1-573.

NASH, D. L & L. O. WILLIAMS (1976). Adenocaulon Hooker. In: Flora of Guatemala. *Fieldiana, Bot.* 24(12): 165-166.

NORDENSTAM, B. (1978a). Senecioneae and Liabeae — systematic review. In: HEYWOOD, V. H., HARBORNE, J. B. & B. L. TURNER (Edit.), *The biology and chemistry of the Compositæ*: 799-830. London, etc.

NORDENSTAM, B. (1978b). Taxonomic studies in the tribe Senecioneae (Compositæ). *Opera Bot.* 44: 1-83.

NUMATA, M. & S. ASANO (1969). *Biological flora of Japan. Sympetalae — I*. Tokyo.

NUTTALL, T. (1841). Descriptions of new species and genera of plants in the natural order of the Compositæ. *Trans. Am. Phil. Soc. (N.S.)* 7: 283-453.

OBERDORFER, E. (1960). *Pflanzensoziologische Studien in Chile. — Ein Vergleich mit Europa*. Weinheim.

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.

RAVEN, P. H. (1963). Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *Quart. Rev. Biol.* 38: 151-177.

RAVEN, P. H. & D. I. AXELROD (1974). Angiosperm biogeography and past continental movement. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.

ROBINSON, H. & R. D. BRETELL (1973). Tribal revisions in the Asteraceae. VI. The relationships of Eriachaenium. *Phytologia* 26: 71-72.

RYDBERG, P. A. (1922) (repr. 1954). *Flora of the Rocky Mountains and adjacent plains*. New York.

SCHROEDER, F.-G. (1983). Die thermischen Vegetationszonen der Erde. *Tuexenia* 3: 31-46.

SCHULTZ Bip., C. H. (1855). Über die von W. Lechler an der Magellansstraße gesammelten, von Hohenacker herauszugebenden Cassiniaceen. *Flora* 38: 113-123.

SKOTTSBERG, C. (1916). Die Vegetationsverhältnisse der Cordillera de Los Andes, südl. von 41° s.Br. Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907-1909. *Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.* 56: 3-366.

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.

SONG, Y. (1983). Die räumliche Ordnung der Vegetation Chinas. *Tuexenia* 3: 131-157.

SPEGAZZINI, C. L. (1896). Plantae per Fuegiam a Carolo Spegazzini anno 1882 collectae. *Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires* 5: 39-103.

STEBBINS, G. L. (1935). Some observations on the flora of the Bruce Peninsula, Ontario. *Rhodora* 37: 63-74.

STEBBINS, G. L. (1942). The genetic approach to problems of rare and endemic species. *Madroño* 6: 241-272.

STEYERMARK, J. A. (1950). Flora of Guatemala. *Ecology* 31: 368-372.

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.

TATEWAKI, M. (1957). Geobotanical studies on the Kurile Islands. *Acta Horti Gothob.* 21: 43-123.

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. (1964). Reihe Campanulales. In: MELCHIOR, H. (Edit.), *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien* 12. Aufl. 2: 478-497. Berlin Nikolassee.

WAGENITZ, G. (1976). Systematics and phylogeny of the Compositae (Asteraceae). *Pl. Syst. Evol.* 125:29-46.

WAGENITZ, G. (1979). Compositae I: Allgemeiner Teil. In: HEGI, G., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 5. Lieferung VI/3: XI-XXXVII. München.

WOLFE, J. A. & E. B. LEOPOLD (1967). Neogene and early quaternary vegetation of northwestern North America and northeastern Asia. In: HOPKINS, D. M. (Edit.), *The Bering land bridge*: 193-206. Stanford.

WOOD, C. E. (1972). Morphology and phytogeography: the classical approach to the study of disjunctions. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59: 107-124.