

Anatomische Untersuchungen an den Früchten von *Carthamus L.* und *Carduncellus Adans.* (Compositae)

Autor(en): **Dittrich, Manfred**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **24 (1969)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-880188>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Anatomische Untersuchungen an den Früchten von *Carthamus* L. und *Carduncellus* Adans. (Compositae)

MANFRED DITTRICH

RÉSUMÉ.

L'auteur a étudié l'anatomie du fruit de 20 espèces des "genres" mal définis *Carthamus* et *Carduncellus*. Pour la délimitation de groupes naturels, les caractères suivants surtout sont valables: structure et composition histologique du péricarpe, système sécréteur, structure de la plaque apicale, de l'aigrette et de la graine (hile et épiderme du testa).

Les espèces examinées forment trois groupes naturels très proches entre eux, non distincts au niveau générique. La position systématique controversée de deux espèces (*Carthamus mareoticus* Delile et *C. fruticosus* Maire) a pu être élucidée. D'après l'anatomie des akènes, le "complexe *Carthamus-Carduncellus*" s'apparente surtout aux genres *Serratula* L. et *Centaurea* L.

SUMMARY.

The author has studied the fruit anatomy of 20 species of the ill-defined "genera" *Carthamus* and *Carduncellus*. For the purpose of delimiting natural groups, the following characters have proved to be particularly useful: the structure and histological composition of the pericarp, the secretory system, the structure of the apical plate, of the pappus and of the seed (hilum and epidermis of the testa).

The species examined form three closely allied groups which cannot be separated generically. The controversial systematic position of two species (*Carthamus mareoticus* Delile and *C. fruticosus* Maire) has been elucidated. The anatomical features of the achenes indicate a close relationship of the whole "*Carthamus-Carduncellus*-complex" with the genera *Serratula* L. and *Centaurea* L.

ZUSAMMENFASSUNG.

Es wurden die Früchte von 20 Arten der merkmalsarmen "Gattungen" *Carthamus* und *Carduncellus* anatomisch untersucht. Für die Begrenzung der Sippen haben sich folgende Merkmale als besonders geeignet erwiesen: Die Struktur und histologische Zusammensetzung des Perikarps, das Exkretionssystem, der Bau der Apikalplatte, des Pappus und des Samens (Hilum und Testaepidermis).

Die untersuchten Arten bilden 3 nahe miteinander verwandte Artengruppen, die sich generisch nicht trennen lassen. Die umstrittene systematische Stellung zweier Arten (*Carthamus mareoticus* Delile und *C. fruticosus* Maire) konnte geklärt werden. Nach den anatomischen Merkmalen ihrer Achänen steht der gesamte "*Carthamus-Carduncellus*-Komplex" den Gattungen *Serratula* L. und *Centaurea* L. verwandtschaftlich am nächsten.

Einleitung

Ein Vergleich der Synonymie vieler *Carthamus*- und *Carduncellus*-Arten in den monographischen Bearbeitungen von de Candolle (1837) und Hanelt (1963) lässt die Schwierigkeit erkennen, die beiden nahe verwandten, merkmalsarmen Gattungen gegeneinander abzugrenzen. Als einziges trennendes Merkmal wird von verschiedenen Autoren die Form und Befiederung der Pappusborsten angegeben. Dieses mehr als fragwürdige Schlüsselmerkmal (vgl. S. 272) ist, wie auch Hanelt (1963) hervorhebt, für die Gattungsbegrenzung unzulänglich. Von ähnlichem Wert für das System von *Carthamus* s.l.¹ ist die Form der Hüllblattanhängsel.

Wie in den früheren Untersuchungen des Verfassers (Dittrich 1966, 1968b) gezeigt werden konnte, bieten die Früchte der *Cardueae-Centaureinae* eine Reihe von Merkmalen, die ihrer Gliederung in natürliche Sippen gute Dienste leisten.

In der vorliegenden Arbeit, die eine Fortsetzung der fruchtanatomischen Untersuchungen in dieser Subtribus darstellt, sollen anatomische Fruchtmerkmale ermittelt werden, die dazu beitragen, natürliche Artengruppen innerhalb des zu untersuchenden Verwandtschaftskreises und insbesondere die Beziehungen zwischen den "Gattungen" *Carthamus* und *Carduncellus* zu erkennen. Darüber hinaus soll versucht werden, die Stellung des gesamten Komplexes im System dieser Subtribus zu klären.

Der grösste Teil dieser Untersuchungen wurden im Rahmen eines Forschungsauftrages der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt, der ich für ihre Unterstützung danken möchte. Herrn Dr. P. Hanelt danke ich für seine Hilfe bei der Beschaffung von Früchten verschiedener *Carthamus*-Arten.

Material und Methoden

Das den Untersuchungen zugrunde liegende Material wurde entweder am natürlichen Standort eingesammelt oder im Botanischen Garten Berlin-Dahlem aus Früchten kultiviert, die mir Hanelt freundlicherweise zur Verfügung stellte. Von den kultivierten und auf Exkursionen eingesammelten Arten wurden Herbarbelege angefertigt, die im Conservatoire botanique, Genève, aufbewahrt werden. In der folgenden Zusammenstellung sind sämtliche untersuchte Arten beider "Gattungen" angeführt worden, mit Angabe der Herkunft des Materials und der Nummer des Herbarbelegs. Kultiviertes Material wurde durch die Bezeichnung "hort." gekennzeichnet. Das verwendete Herbarmaterial stammt aus den Herbarien des Botanischen Museums Berlin-Dahlem (B) und des Conservatoire botanique, Genève (G).

¹ Im folgenden als *Carthamus-Carduncellus*-Komplex bezeichnet.

Carthamus L.

- C. arborescens* L.: Spanien, Prov. Murcia, ad Puerto de la Cadena, 200-400 m, 1891, *Porta & Rigo* 239 (B).
C. creticus L.: Hort. Dijon (Berlin, 2.8.1968), *Dittrich* 105 (G).
C. dentatus Vahl: Hort. Berlin, 8.10.1968, *Dittrich* 102 (G).
C. fruticosus Maire: Marokko, Mesfioua, Ouinimsen, vallis Zat, 1600 m, 11.7.1924, *Maire* (G).
C. glaucus M. Bieb. ssp. *anatolicus* (Boiss.) Hanelt: Hort. Gatersleben (Berlin, 23.8.1968) *Dittrich* 107 (G).
C. gypsicolus Iljin: Hort. Gatersleben (Frucht-Sammlung), *Dittrich* 664 (G).
C. lanatus L.: Spanien, Prov. Almeria, Tabernas, 10.8.1967, *Dittrich* 5 (G).
C. leucocaulos Sm.: Hort. Kopenhagen (Berlin, 2.8.1968), *Dittrich* 103 (G).
C. mareoticus Delile: Aegypten, 55-60 km from Siwa Oasis, 29° 11' N, 25° 31' E, on the road to Matrûh, 25.10.1963, *Boulos* (G).
C. oxyacanthus M. Bieb.: Persien, Kerman, Dschupur, 2000 m, 17.6.1892, *Bornmüller* 4045 (G).
C. rhiphaeus Font-Quer et Pau: Marokko, Tamsamane, Axdir, 1931, *Sennen* 7902 (B).
C. tenuis (Boiss. et Bl.) Bornm. ssp. *foliosus* (Boiss.) Hanelt: Hort. Gatersleben (Berlin, 5.9.1968), *Dittrich* 104 (G).
C. tinctorius L.: Hort. Gatersleben (Berlin, 2.8.1968), *Dittrich* 106 (G).

Carduncellus Adans.

- C. calvus* Boiss. et Reuter: Algérie, Oran, dans les champs en friche, 15.6.1852, *Balansa* (G).
C. caeruleus (L.) DC.: France, Var, Roquebrune, jun. 1906, Herb. Bonati (B).
C. eriocephalus Boiss.: Sinai-Halbinsel, Wadi Wardan, oct. 1902, *Kneucker* 209 (B).
C. helenioides (Desf.) Hanelt: Algérie, Oran, Turenne, 15.6.1908, *Saint-Lager* (G).
C. mitissimus DC.: France, Loir-et-Cher, Marcilly, 28.6.1889, Herb. Engelhardt (B).
C. monspeliensium All.: Spanien, Llers et Lladó, 1907, *Sennen* 303 (B).
C. rhaponticoides Coss. et Dur.: Algérie, Plaine de Melila, entre Constantine et Batna, 18.5.1853, *Gallerand* 764 (G).

Nach Fixierung der ausgereiften Früchte in den Fixiergemischen CRAF V (Sass 1951) oder Formol-Propionsäure-Alkohol (FPA) wurden Längs- und Querschnittserien nach der üblichen Paraffinmethode über das Intermedium Benzol hergestellt. Als Einbettungsmittel diente Tissuemat. Wegen ihres harten Perikarps wurden die vorher angeschnittenen Früchte vor dem Schneiden für etwa 48 Stunden zum Erweichen in eine feuchte Kammer (bei 45°C) gebracht. Die Schnittbänder wurden nach der Methode von Haupt auf den Objektträgern befestigt, anschliessend mit einem Celloidinfilm überzogen und mit Fuchsin (basisch) und Fast Green (Johansen 1940) gefärbt. Das in einigen Fällen verwendete Herbarmaterial wurde vor dem Schneiden nach der Methode von Dawson (1961) vorbereitet.

Die Zeichnungen wurden mit dem Mikroskop M 20 und dem Zeichenapparat der Firma Wild angefertigt. Zur Herstellung der Mikrophotographien diente die Mikro-Photo-Automatik derselben Firma.

Der anatomische Bau der Früchte

Die vorliegende Arbeit stellt eine Fortsetzung der anatomischen Untersuchungen an Früchten der Subtribus *Cardueae-Centaureinae* dar; die verwendeten Fruchtanatomischen Merkmale werden aus diesem Grunde nicht noch einmal dargestellt. Man vergleiche hierzu Dittrich (1966 und 1968a, b).

Wie aus Tabelle 1 hervorgeht, lassen sich die untersuchten Arten aufgrund der Fruchtanatomie in drei natürliche Gruppen einteilen. Diese sollen im folgenden getrennt beschrieben und nach ihrer jeweiligen Leitart als *Fruticosus*-, *Leucocaulos*- und *Mitissimus*-Gruppe bezeichnet werden.

Fruticosus-Gruppe (fig. 1, 3c, 3e).

Diese Gruppe entspricht ihrem Umfang nach *Carthamus* sect. *Thamnacanthus* (DC.) Šostak., mit den Arten: *C. fruticosus* Maire, *C. mareoticus* Delile, *C. arborescens* L. und *C. rhiphaeus* Font-Quer et Pau. Im Aufbau ihrer Früchte konnten nur geringfügige Unterschiede ermittelt werden (vgl. Tab. 1).

Das ungegliederte *Perikarp* ist mit Ausnahme der parenchymatischen Epidermis, des Leitbündelphloems, des basalen Sternparenchyms und des Diskus aus Zellen aufgebaut, deren schwach verholzte Wände nur dünne, sekundäre Wandablagerungen aufweisen (nur *C. mareoticus* hat stark verdickte Wände); ein Interzellularsystem fehlt völlig, da die Perikarpzellen mit ihren allseitig ausgebildeten Wandausstülpungen eng miteinander verzahnt sind (Fig. 3c). Die Tüpfelung der Zellen ist zerstreut, der Tüpfeldurchmesser ist äusserst klein (unter 1μ). Im lateralen Bereich der Frucht wird das 0,3 mm starke Perikarp aus ca. 20 Zellagen aufgebaut. Vereinzelt in der Fruchtwandepidermis und reichlich in den beiden subepidermalen Zellagen werden Gerbstoffe eingelagert, die die dunkelbraune Färbung des Perikarps bedingen; über den 4 vertikal verlaufenden Gefässen in der Median- und der Transversalebene befinden sich *Exkretionskanäle*, bestehend aus einem zentralen, schizogen gebildeten Kanal, der von einem einschichtigen Sekretionsepithel ausgekleidet wird. Bei *C. arborescens* und *C. rhiphaeus* sind diese rudimentär. Die relativ grossflächige, am Rande aufgerichtete Apikalplatte (nur bei *C. mareoticus* abgerundet) wird von grosslumigen, etwa 30μ langen und 10μ hohen Parenchymzellen abgeschlossen, die von einer etwa 10μ dicken Kutikula bedeckt werden. Die Ausmasse und die Beschaffenheit der Epidermiszellen im lateralen Bereich der Frucht entsprechen der der Apikalplatte; auch in den nur schwach entwickelten Querrunzeln im oberen Drittel der Frucht sind die Epidermiszellen nicht vergrössert; ihre Radialwände sind etwas zur Apikalplatte hin geneigt, ihre apikalen Zellenden sind nur

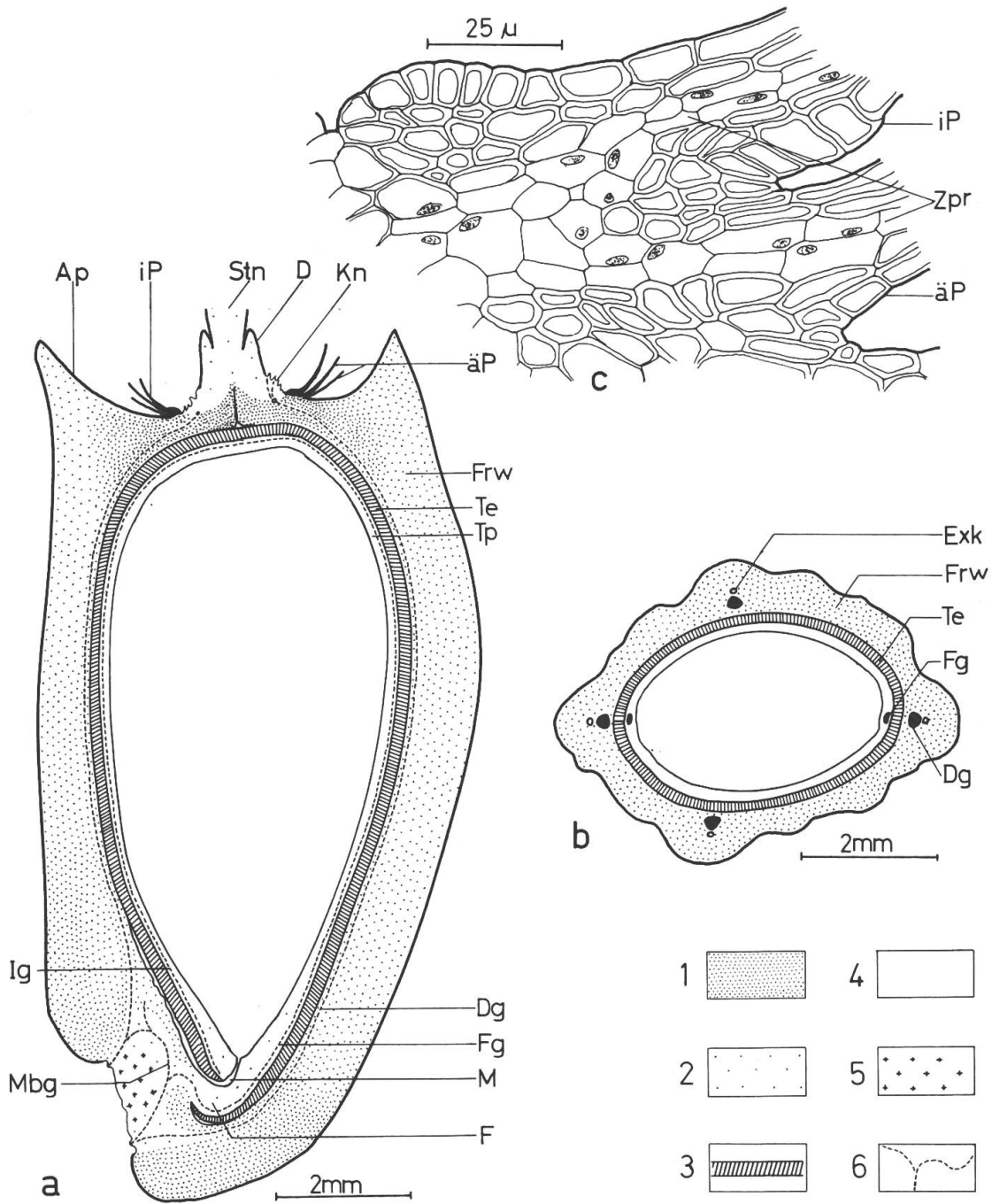


Fig. 1. - *Carthamus arborescens* L.

a, Halbschematischer Längsschnitt durch die Frucht; b, halbschematischer Querschnitt durch die Achäne; c, Längsschnitt durch die Basis des doppelten Pappus (Abkürzungs- und Signaturerklärungen auf Seite 269).

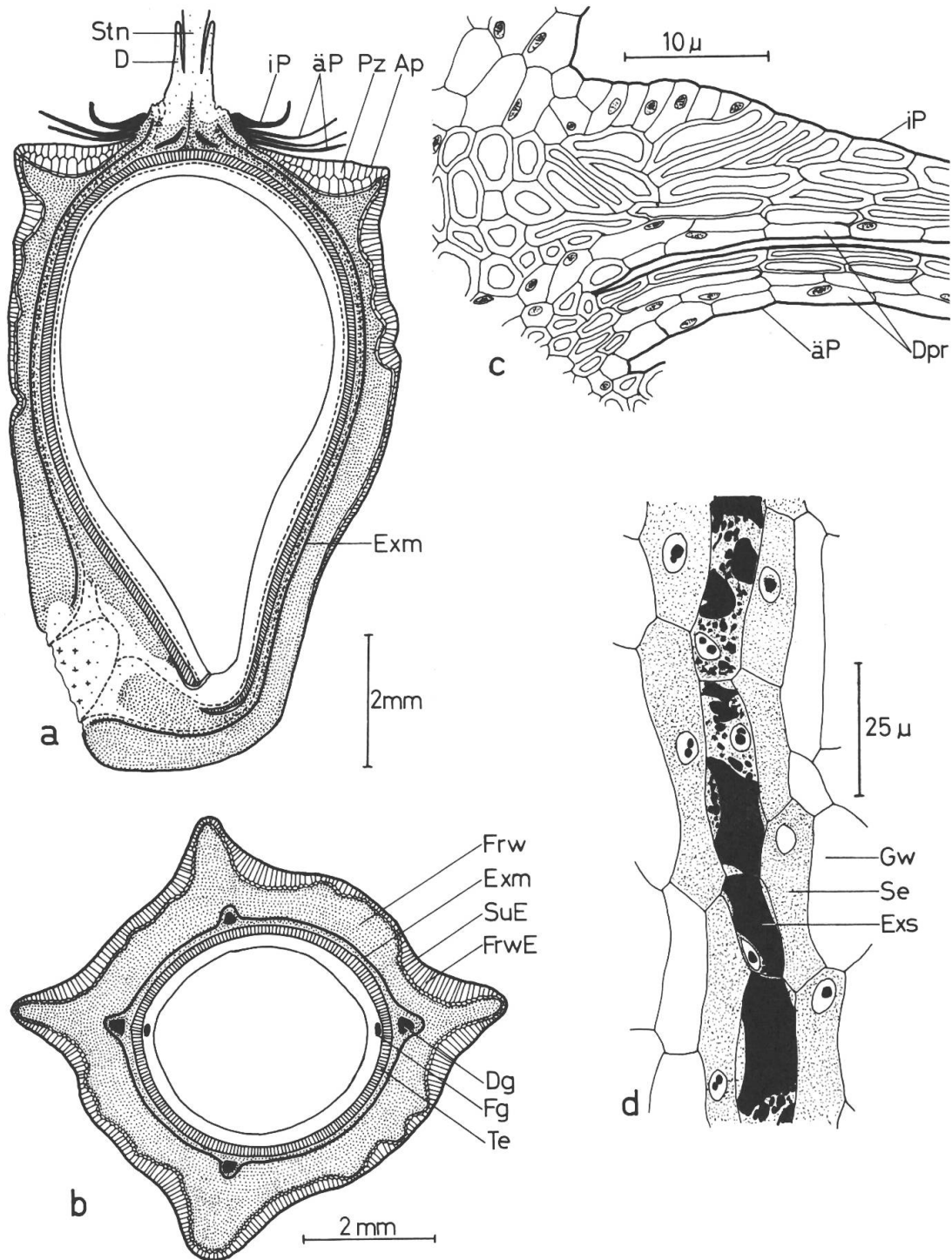


Fig. 2. — *Carthamus lanatus* L.

a, Längsschnitt durch die Frucht (halbschematisch); b, halbschematischer Querschnitt durch die Achäne; c, Basis der beiden innersten Borsten des doppelten Pappus, längsgeschnitten; d, *Carthamus leucocaulos* Sm., Ausschnitt aus dem Exkretionsgewebe, längsgeschnitten (Abkürzungs- und Signaturreklärungen auf Seite 269).

wenig ausgesackt und tragen nie Haare. Eine parenchymatische Subepidermis (vgl. S. 270) fehlt. Die *Abbruchstelle* der Früchte wird von den ausserordentlich stark entwickelten Karpellbasen gebildet; diese umschliessen ein lockeres Sternparenchym (Ablösungsgewebe der Achänen), in dem das die beiden Dorsalmediani verbindende, mediane Basalgefäss eingebettet ist, von dem abaxial der S-förmig gekrümmte Funikularstrang und auf der entgegengesetzten Seite ein kurzes, vor dem Integument endendes Bündelrudiment abzweigen (Fig. 1a). *Elaiosome* fehlen. Der *Pappus* ist doppelt; die Borsten des inneren Pappus sitzen einer kleinen, keuligen Basis auf (Fig. 1c), die bis auf das zentrale Parenchym aus verdickten und verholzten Zellen aufgebaut ist. Die in 3- bis 2-zähligen Schrägzeilen angeordneten Borsten des äusseren Pappus zeichnen sich durch eine zentrale Innervation und die Tendenz zur Bildung eines dorsalen Parenchyms aus. Durch Unterdrückung der Zellwandverholzung bleiben sämtliche Borsten in ihrem unteren Drittel parenchymatisch, weswegen sie zur Zeit der Fruchtreife leicht abfallen. Der *Same* ist an seiner Basis durch ein hilum laterale gekennzeichnet. Die Testaepidermis besitzt wenig zur Mikropyle hin geneigte Radialwände, die durch schräggestellte, linsenförmige, etwa 3 μ lange Tüpfel perforiert sind.

Leucocaulos-Gruppe (Fig. 2, 3a, b, d, f).

Diese Gruppe umfasst die *Carthamus*-Sektionen *Odontagnathius* (DC.) Hanelt, *Atractylis* Reichenb., *Lepidopappus* Hanelt und *Carthamus* (im Sinne von Hanelt 1963) mit den Arten: *C. dentatus* Vahl, *C. lanatus* L., *C. creticus* L., *C. glaucus* M. Bieb., *C. leucocaulos* Sm., *C. tenuis* (Boiss. et Bl.) Bornm., *C. gypsiculus* Iljin, *C. oxyacanthus* M. Bieb. und *C. tinctorius* L. Der anatomische Bau der Früchte aller hier aufgeführten Arten ist bis auf wenige Merkmale, die zum Teil durch Reduktion bedingt sind, einheitlich.

Im Unterschied zu den übrigen Gattungen dieser Subtribus ist das *Perikarp* dieser und der folgenden Artengruppe aufgrund geweblicher Beschaffenheit in Exo-, Meso- und Endokarp zu gliedern. Das *Exokarp* ist zweischichtig, es besteht aus

Fig. 1 und 2. – Abkürzungs- und Signaturreklärungen

Signaturen: 1, Verholztes Perikarpgewebe (Punktdichte steigt mit dem Verholungsgrad). 2, Parenchymatisches Perikarpgewebe. 3, Testaepidermis. 4, Testaparenchym. 5, Sternparenchym (Ablösungsgewebe). 6, Gefässe.

Abkürzungen.

| | | | |
|------|---|-----|---------------------------------------|
| Ap | Apikalplatte | Ig | Integumentgefäss |
| äP | Ausserer Pappus | iP | Innerer Pappus |
| D | Diskus | Kn | Narbe der Kronröhre |
| Dg | Dorsalgefäss (mediane Vertikalgefässe) | M | Mikropyle |
| Dpr | Dorsales (abseitiges) Parenchym der Pappusborsten | Mbg | Medianes Basalgefäss |
| Exk | Exkretionskanal | Pz | Polsterzellen der Apikalplatte |
| Exm | Exkretionsmantel | Se | Sekretionsepithel |
| Exs | Exkretschicht | Stn | Narbe des Stylus |
| F | Funikulus | SuE | Subepidermis |
| Fg | Funikulargefäss | Te | Testaepidermis |
| Frw | Fruchtwand (Perikarp) | Tp | Testaparenchym |
| FrwE | Fruchtwandepidermis | Zpr | Zentrales Parenchym der Pappusborsten |
| Gw | Grundgewebe des Perikarps (Endokarp) | | |

einer grösstenteils parenchymatischen Epidermis und einer ebenfalls parenchymatischen subepidermalen Zellage. Die Epidermiszellen, deren Radialwände wenig zur Apikalplatte hin geneigt sind, keine Haare tragen und nach aussen von einer dünnen Kutikula abgeschlossen werden, sind von rechteckiger Gestalt ($20 \times 5 \mu$). Nur in den im oberen Drittel der Frucht gelegenen Querrunzeln kehrt sich das Längen-Breiten-Verhältnis um ($5 \times 15 \mu$). Derartige Querrunzeln fehlen den Früchten der Sektion *Carthamus*; die Gestalt ihrer Epidermiszellen ist somit völlig gleichmässig. An der Basis der Karpelle sind die äusseren Tangentialwände (besonders über den Dorsalmediani) verdickt und verholzt. Die langgestreckten, parenchymatischen Zellen der Subepidermis grenzen lediglich mit ihren seitlichen Zellwandvorwölbungen aneinander, wodurch ein grosslumiges Interzellularsystem innerhalb des Exokarps entsteht. Weiterhin sind die subepidermalen Zellen durch grosse Tüpfel (ca. 3μ) und durch feine, spangenförmige Wandversteifungen gekennzeichnet. Das nach innen anschliessende, etwa 7-10 Zellagen starke *Mesokarp* ist ein interzellularenfreies Stützgewebe, dessen stark verdickte und verholzte Zellen durch allseitige Vorwölbungen miteinander verzahnt sind (Fig. 3b, 3f); die zahlreichen Tüpfel der Zellwände sind äusserst fein und zerstreut angeordnet. Im Gegensatz zum Mesokarp besteht das *Endokarp* nur aus den langgestreckten Zellen des 3-schichtigen Exkretionsgewebes, das dem gesamten Perikarp mantelartig eingelagert ist (bei *C. tinctorius* besser netzartig – vgl. Hanausek 1911) und denen der 4 Vertikalgefässe (Fig. 2a und 2b). Der Exkretionsmantel wird aussen von in 1-2 Zellagen und innen von in 4 Zellagen angeordneten, langgestreckten Sklerenchymzellen umschlossen. Das *Exkretionsgewebe* selbst setzt sich aus 3 Zellagen zusammen; die beiden äusseren bestehen aus zunächst noch parenchymatischen, plasmareichen Zellen des Sekretionsepithels, die die als "Phytomelane"¹ bezeichneten Stoffe in die parenchymatischen Zellen der mittleren Zellschicht, der Exkretschicht abgeben (Fig. 2d). Die Angaben von Hanausek (1911), dass sich die Phytomelane in Interzellularräumen ansammeln, muss nach den vorliegenden Untersuchungen abgelehnt werden, da solche weder im Meso- noch im Endokarp auftreten. Die in die Exkretzellen als lichtbraune Kügelchen abgegebenen Stoffe fliessen später zu einer sich allmählich schwarzfärbenden, chemisch äusserst resistenten Masse zusammen. Zur Zeit der Fruchtreife werden die zarten Zellwände der Exkretzellen aufgelöst, es entsteht somit ein lysigener Exkretbehälter, während die Zellwände des nun funktionslosen Sekretepithels verholzen. Nach Sörensen und Sörensen (1954) und Hegnauer (1964) sind die Phytomelane als Kondensationsprodukt ungesättigter Kohlenwasserstoffe vom Typ des Dodeca-1, 11-dien-3, 5, 7, 9-tetraens zu bezeichnen. Gerbstoffe wurden in den Perikarprien der hier beschriebenen Arten nicht gefunden (in geringen Mengen nur bei *C. oxyacanthus*). Wie auch das Perikarp ist der Bau der Apikalplatte einheitlich gestaltet. Sie ist mehr oder weniger horizontal zur Längsachse der Frucht orientiert und wird nach aussen von *Polsterzellen* abgeschlossen. Diese sind bei *C. lanatus* (Fig. 2a und 3d) und *C. dentatus* in einer 2-schichtigen Zellage, bei den übrigen Arten in einer 1-schichtigen Zellage (Fig. 3b) angeordnet. Unter den Polsterzellen befindet sich wie bei der Epidermis im lateralen Perikarpbereich eine gleichgestaltete Subepidermis (Fig. 3d). Die stark reduzierten Früchte von *C. tinctorius* und *C. oxyacanthus* sind am apikalen Ende abgerundet, die apikale Epidermis unterscheidet sich nicht von jener im lateralen Bereich (Fig. 3a). Früchte von *C. tinctorius* mit Pappusrudimenten weisen auch noch die Reste einer 1-schich-

¹ Die Bezeichnung "Phytomelan" wurde von Dafert und Miklauz (1912) eingeführt.

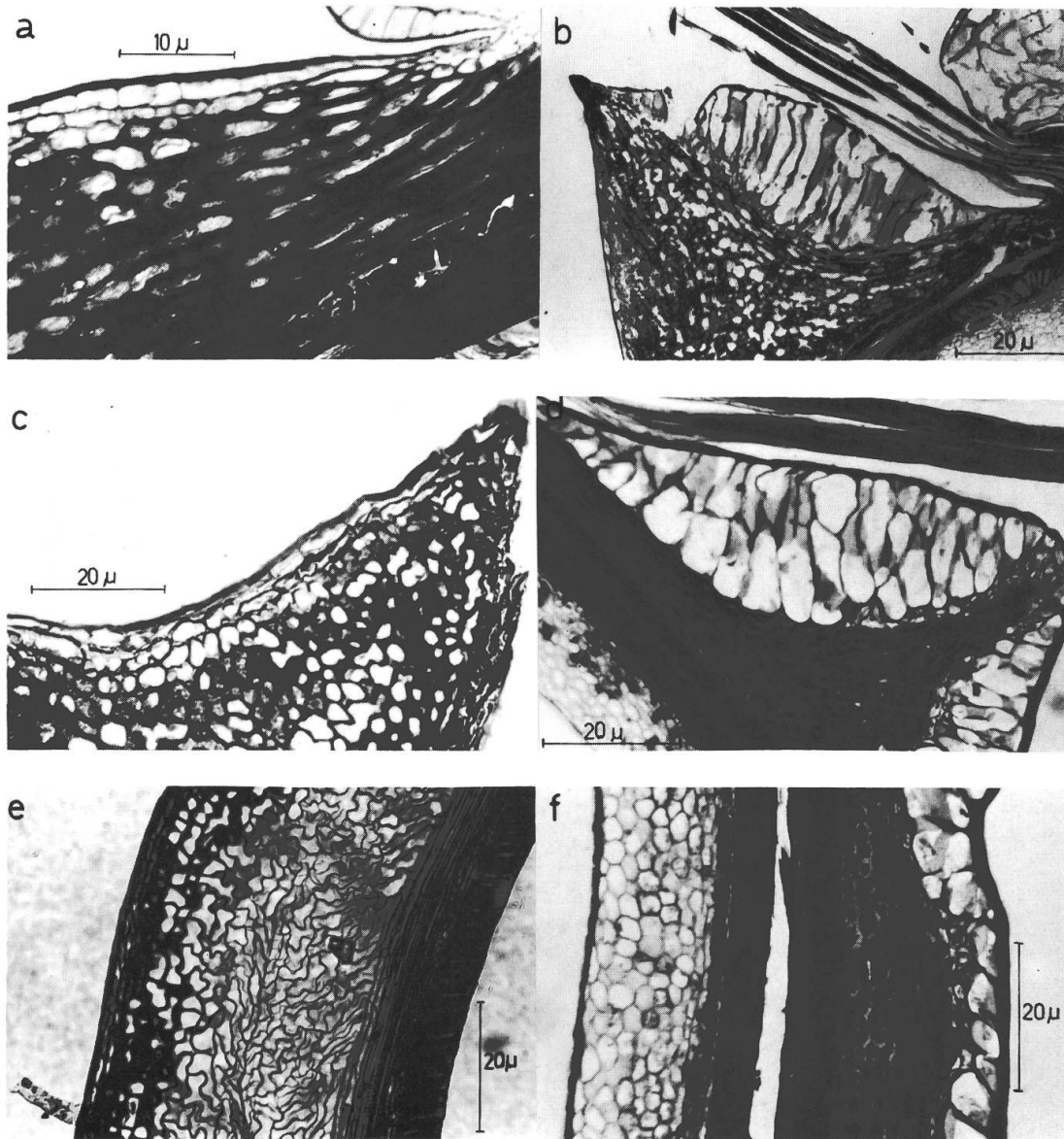


Fig. 3. — Mediane Längesschnitte durch den apikalen (a-d) bzw. lateralen (e, f) der Achänen.
 a, *Carthamus tinctorius* L.; b, *Carthamus creticus* L.; c, *Carthamus arborescens* L.; d, *Carthamus lanatus* L.; e, *Carthamus arborescens* L.; f, *Carthamus lanatus* L.

tigen Polsterzellige auf. Der *Pappus* ist stets doppelt. Die inneren Borsten sind basal keulenförmig erweitert; die aus mehr oder weniger langgestreckten Sklerenchymzellen gebildete Borstenbasis ist, im Gegensatz zu der anderer Gattungen dieser Subtribus, durch 6-8 parenchymatische Epidermiszellen auf der Borstenoberfläche gekennzeichnet (Fig. 2c). Die Abseiten sämtlicher Borsten, also auch die des in 8- bis 3-zähligen Schrägzeilen angeordneten äusseren Pappus, bestehen aus langgestreckten Parenchymzellen. Der Pappus von *C. tinctorius* ist meist vollständig reduziert (Reste der Basen des inneren Pappus sind an einigen Früchten noch deutlich nachweisbar). Bei *C. oxyacanthus* ist die Ausbildung des Pappus vollständig unterdrückt. Die *Abbruchstelle* der Früchte wird von den stark verdickten und verholzten Karpellbasen gebildet; sie umschliessen ein lockeres Sternparenchym, das zur Zeit der Fruchtreife ein leichtes Ablösen der Achänen vom Köpfchenboden gewährleistet. *Elaiosome* fehlen. Die beiden Dorsalmediani werden durch ein median verlaufendes, spangenförmiges Basalgefäss verbunden, von dem abaxial das s-förmig verlaufende Funikularbündel und adaxial ein kurzes, vor dem Integument endendes Gefäss abzweigen (Fig. 2a). Der *Same* der Frucht sitzt basal mittels eines hilum laterale der Basis des abaxialen Karpells auf (Fig. 2a). Die Testaepidermis entspricht der der übrigen Gattungen dieser Subtribus, ihre schräg zur Mikropyle geneigten Radialwände sind stark verdickt, verholzt und ungetüpfelt.

Mitissimus-Gruppe.

Diese Gruppe entspricht der "Gattung" *Carduncellus* Adans. im Sinne von Hanelt (1963), jedoch mit Ausschluss von *C. fruticosus* und *C. mareoticus*. Es verbleiben ihr die Arten: *C. calvus* Boiss. et Reuter, *C. caeruleus* (L.) DC., *C. eriocephalus* Boiss., *C. helenioides* (Desf.) Hanelt, *C. mitissimus* DC., *C. monspeliensium* All. und *C. rhaponticoides* Coss. et Dur.

Das *Perikarp* zeigt eine deutliche Zonierung in Exo-, Meso- und Endokarp. Das *Exokarp* gliedert sich in eine parenchymatische Epidermis (nur an den Karpellbasen verholzen besonders die äusseren Tangentialwände) und eine ebenfalls parenchymatische, 1-schichtige Subepidermis. Die Epidermiszellen sind im Durchschnitt 10 μ lang und 6 μ hoch, ihre Radialwände sind mehr oder weniger rechtwinklig zur Perikarpoberfläche hin orientiert; ihre äusseren Tangentialwände werden von einer etwa 10 μ starken Kutikula bedeckt. Haare fehlen. Die Epidermiszellen der am Rande aufgerichteten Apikalplatte unterscheiden sich weder durch ihre Ausmasse noch durch ihre Beschaffenheit von denen des lateralen Perikarpbereichs, Polsterzellen fehlen somit. Das *Mesokarp* setzt sich aus in ca. 6 Zellagen angeordneten, langgestreckten Zellen zusammen, deren wenig verdickte und verholzte Zellwände durch allseitige Zellwandvorwölbungen ein in sich verzahntes, interzellularenfreies Gewebe bilden; die Zellen sind durch relativ viele, zerstreut angeordnete, feine Tüpfel miteinander verbunden. Das *Endokarp* besteht aus einem Grundgewebe mit 6-8 Lagen langgestreckter, später verholzender Zellen, in welches das 3-schichtige *Exkretionssystem*, die beiden Dorsalmediani und die zwei Transversalgefässe eingebettet sind. Der Aufbau des Exkretionssystems, in deren mittlerer Zelllage ebenfalls Phytomelane abgelagert werden, entspricht dem der *Leucocaulos-Gruppe* (vgl. S. 270 und Fig.

2a, c und d). Der *Pappus* ist doppelt; seine Borsten sind abseitig aus langgestreckten Parenchymzellen und auf ihrer Oberseite aus ebensolchen Sklerenchymzellen aufgebaut; die Borsten des inneren Pappus sitzen einer aus isodiametrischen Sklerenchymzellen gebildeten, keulenförmigen Basis auf. Bei *C. mitissimus* und *C. monspeliensium* ist der Pappus noch einfach, seine verholzten Borsten sind alle gleichgestaltet und besitzen einen zentralen Parenchymstrang. Der *Same* ist durch ein Hilum laterale gekennzeichnet. Die Testaeperidermis hat stark verdickte und verholzte Radialwände, die zur Mikropyle hin geneigt und vereinzelt getüpfelt sind.

Zur Gattungsbegrenzung von Carthamus und Carduncellus

Das wichtigste die "Gattungen" *Carthamus* und *Carduncellus* trennende Merkmal ist der Bau des Pappus (vgl. de Candolle 1837; Bentham 1873; Hoffmann 1894): Bei *Carduncellus* ist dieser borstig und am Rande lang bewimpert, während er bei *Carthamus* aus am Rande kurz bewimperten Schuppen zusammengesetzt ist. Dieses Merkmal ist jedoch aus zweierlei Gründen fragwürdig: Einmal kommen bei *Carthamus* (sect. *Carthamus*) ebenfalls Früchte mit borstigem Pappus vor und zum anderen gibt es, wie in letzter Zeit mehrfach nachgewiesen werden konnte, bei den *Centaureinae* zwischen nahverwandten Arten gleitende Übergänge in der Ausbildung seitlicher Borstenbefiederung (Iljin 1933; Wagenitz 1960).

Von Hanelt (1963) wird zudem noch als gattungstrennendes Merkmal die Form der mittleren Involucralblätter angegeben: Bei *Carduncellus* sitzen ihnen rundlich-ovale, wenig abgesetzte, bräunliche und gefranste Anhängsel auf, während solche bei *Carthamus* entweder vollständig fehlen oder durch eine Einschnürung ein lanzettlich-ovales, zugespitztes Endteil abgesetzt wird, das am Rande bewimpert oder glatt sein kann. Auch dieses Merkmal ist, wie Hanelt selbst betont, "etwas künstlich und unbefriedigend", denn gleichgestaltete Hüllblattanhängsel können innerhalb dieser Subtribus bei den verschiedensten Sippen (sogar innerhalb und der selben Gattung) konvergent entstehen und lassen sich allenfalls als Sektionsmerkmal verwenden.

Aus den vorliegenden Untersuchungen hat sich eine Reihe von Merkmalen ergeben, die zur Lösung der Frage nach der Gattungsbegrenzung mit herangezogen werden können. Vergleicht man in Tabelle 1 die Verteilung der einzelnen Fruchtmerkmale auf die untersuchten Arten beider Gattungen, so stellt man fest, dass sich der "*Carthamus-Carduncellus-Komplex*" in drei Artengruppen aufgliedert, die hier nach jeweils typischen Vertretern als *Fruticosus*-Gruppe, *Leucocaulos*-Gruppe und *Mitissimus*-Gruppe bezeichnet wurden. Im folgenden soll die Verteilung der wichtigsten Merkmale auf die 3 zu besprechenden Sippen erläutert werden.

Perikarp:

Die Achänen aller 3 Fruchttypen unterscheiden sich von denen der übrigen Gattungen dieser Subtribus durch ein interzellularenfreies Perikarp, dessen mehr oder weniger stark verholzte Zellen durch Zellwandvorwölbungen ineinander ver-

| Arten | Merkmale |
|--|--|
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | wenig verholzt stark verholzt ungegliedert gegliedert Perikarp |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | Exkretionskanäle Exkretionsmantel Exkretions- gewebe |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | fehlen in 1 Zelle in 2 Zellen reduziert Polster- zellen |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | am Rande aufgerichtet horizontal abgerundet Apikal- platte |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | Radialwände schräg Radialwände rechtw. klig Kutikula < 5 μ Kutikula > 5 μ Perikarp- epidermis |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | fehlt vorhanden Sub- epidermis |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | einfach doppelt zentrales Parenchym dorsales Parenchym Pappus |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | Basis oberseits parenchymatisch Basis oberseits verholzt Innerer Pappus |
| <i>Cardun- cellus</i> <i>caebus</i> <i>er- tocephalus</i> <i>helenoides</i> <i>mitissimus</i> <i>montspeliensium</i> <i>rhaponticoides</i> | Radialwände ungetüpfelt Radialwände getüpfelt Testa- epidermis |

Tabelle 1. – Merkmalstabelle für die untersuchten Arten von *Carthamus* und *Cardun-
cellus*. ±: Merkmal nur teilweise oder undeutlich ausgeprägt. ?: Merkmal nicht eindeutig nach-
weisbar (Herbarmaterial). -: Merkmal fehlt.

zahnt sind. Während das Perikarp beim *Fruticosus*-Typ völlig ungegliedert ist, weisen die des *Leucocaulos*- und des *Mitissimus*-Typs eine Zonierung in Exo-, Meso- und Endokarp auf. Von gleicher Verteilung sind die beiden hier gefundenen Exkretionssysteme: Wie in der Gattung *Serratula* befinden sich in den Früchten des *Fruticosus*-Typs über den 4 vertikal verlaufenden Perikarpgefässen 4 Exkretionskanäle (oder deren Rudimente, vgl. S. 266); die Achänen der übrigen beiden Fruchttypen dagegen sind durch den im Mesokarp gelegenen Exkretionsmantel charakterisiert (vgl. Fig. 1b mit Fig. 2b). Im Verholzungsgrad ihrer Perikarprien stehen dagegen die Arten der *Fruticosus*- sowie die der *Mitissimus*-Gruppe mit wenig verholzten Fruchtwänden den Arten der *Leucocaulos*-Gruppe mit stark verholzten Perikarprien gegenüber. Hierbei muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass innerhalb der *Fruticosus*-Gruppe eine Tendenz zur Verholzung des Perikarps besteht (z. B. bei *C. caeruleus*).

Polsterzellen und Perikarpepidermis:

Die horizontal orientierten Apikalplatten der Früchte des *Leucocaulos*-Typs werden, sofern sie nicht reduziert sind (z. B. bei *C. oxyacanthus*), von dünnwandigen, parenchymatischen Polsterzellen bedeckt, die meist in einer oder bei *Carthamus dentatus* und *C. lanatus* in zwei Zellagen angeordnet sind (vgl. Fig. 3b und d). Im lateralen Bereich des Perikarps sind die Epidermiszellen der Fruchtwand von langgestreckter Gestalt, in den Querrunzeln dagegen tragen sie den Charakter von Polsterzellen. Bei den Arten der *Fruticosus*- und der *Mitissimus*-Gruppe werden die zu den Rändern hin aufgerichteten Apikalplatten von keinen Polsterzellen sondern von langgestreckten Epidermiszellen bedeckt, die sich von denen im lateralen Perikarpbereich und in den Querrunzeln nicht unterscheiden (Fig. 3c). Ausserdem wird die gesamte Epidermis nach aussen durch eine etwa 10 μ starke Kutikula abgeschlossen, die den Früchten des *Leucocaulos*-Typs fehlt.

Pappus:

Wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist, besitzt das Merkmal "einfacher oder doppelter Pappus" für das System der hier untersuchten Sippen keinen Wert. Das einzige verwendbare Pappusmerkmal sind die 6-8 parenchymatischen Epidermiszellen auf der Oberseite der Borstenbasis des inneren Pappus bei den Arten der *Leucocaulos*-Gruppe (vgl. Fig. 1c und 2c).

Same:

Die Samen der hier untersuchten Sippen zeichnen sich durch ein Hilum laterale aus, das innerhalb der Subtribus nur noch bei *Serratula* (sect. *Mastrucium* und *Sarreta*), *Centaurea* und *Zoegea* anzutreffen ist. Eine Besonderheit kennzeichnet die Testaepidermis der Arten der *Fruticosus*- und der *Mitissimus*-Gruppe: Ihre Radialwände weisen relativ grosse, linsenförmige Tüpfel auf.

Die wechselseitigen Beziehungen zwischen den drei Artengruppen sowie das für alle drei Fruchttypen im Prinzip gleichgestaltete perikarpale Grundgewebe deuten darauf hin, dass es sich um nahe miteinander verwandte Sippen handelt, die sich unabhängig voneinander aus einer gemeinsamen Basis heraus entwickelt haben. Eine generische Trennung der Arten der *Mitissimus*-Gruppe von denen der *Leucocaulos*-Gruppe erscheint nach den vorliegenden Untersuchungen wesentlich unnatürlicher als eine Trennung der Sektion *Thamnacanthus* von den übrigen Sektionen der Gattung *Carthamus*. Vom Verfasser wird deshalb die Einbeziehung von *Carduncellus* in die Gattung *Carthamus* vorgeschlagen. Die Bildung bzw. die Wiedereinführung der Grossgattung *Carthamus* im Sinne Linnés (1753) scheint nach diesen Untersuchungen natürlicher zu sein als die Trennung in zwei Gattungen, die sich lediglich durch ein Schlüsselmerkmal unvollkommen gegeneinander abgrenzen lassen. Für eine endgültige Gliederung des "Carthamus-Carduncellus-Komplexes" sind jedoch noch weitere fruchtanatomische und zytologische Untersuchungen nötig.

Im Verwandtschaftskreis von *Centaurea* konnte festgestellt werden (Dittrich 1966), dass Arten oder Artengruppen mit reduzierten Früchten (z. B. Reduktion des Pappus, der Apikalplatte, des Exkretionssystems) häufig über gleichgestaltete, ganzrandige, bräunlich-hyaline Hüllblattanhängsel verfügen, wie sie in ähnlicher Form auch bei *Carthamus mareoticus* und *C. fruticosus* vorkommen. Von Hanelt (1963) wurden diese beiden Arten eben wegen ihrer Hüllblattanhängsel in die Gattung *Carduncellus* verwiesen. Nach den anatomischen Merkmalen ihrer ebenfalls stark reduzierten Früchte gehören sie jedoch eindeutig in die Verwandtschaft von *Carthamus arborescens* (*Fruticosus*-Typ). Dagegen wird die von Hanelt vorgenommene Umstellung von *Carthamus helenioides* in die "Gattung" *Carduncellus* durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt.

Die untersuchten Arten des *Carthamus-Carduncellus*-Komplexes lassen sich durch einige Fruchtmerkmale gut gegen die übrigen Sippen der Subtribus *Cardueae-Centaureinae* abgrenzen (vgl. auch Tab. 2):

1. perikarpales Gewebe aus mehr oder weniger verholzten, allseitig gewellten und in sich verzahnten Zellen zusammengesetzt;
2. Perikarpgewebe ohne Interzellularen;
3. mantelartiges Exkretionssystem;
4. Phytomelane;
5. parenchymatische Subepidermis;
6. hilum laterale.

Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, weichen nur die 4 halbstrauchigen, perennierenden Arten der Sektion *Thamnacanthus* (*Fruticosus*-Gruppe) in einigen Merkmalen von den übrigen untersuchten Arten der *Mitissimus*- und der *Leucocaulos*-Gruppe ab. Sie besitzen noch ein ungegliedertes Perikarp, anstelle des Exkretionsmantels befinden sich über den 4 Vertikalgefäßen des Perikarps noch Exkretionskanäle, die im Bau denen der Gattungen *Serratula* und *Centaurea* gleichen. Weitere primitive Merkmale wie der geringe Verholzungsgrad der Fruchtwände, die am Rande aufgerichteten Apikalplatten, das Fehlen von Polsterzellen, die zentral innervierten Pappusborsten und das hilum laterale deuten darauf hin, dass besonders die Arten der *Fruticosus*-Gruppe den Gattungen *Serratula* (besonders den Sektionen *Mastrucium* und *Sarreta*) und *Centaurea* verwandtschaftlich nahestehen.

| Arten | Merkmale | | | | | | | | | | |
|--|-----------------|-----------------------|---------------------------------------|------------------------------|------------------|--------------------------------|-----------------------------------|-------|-----------|--------------------------------|-------|
| | Zellen verzahnt | Zellen nicht verzahnt | Perikarp Interzellularen fehlen | Interzellularen vorhanden | Exkretionskanäle | Exkretions- mantel fehlt | Subepidermis (parenchymatisch) | fehlt | vorhanden | laterale basale caudatum | Hilum |
| <i>Serratula</i> | + | | | + | + | | | + | | + | + |
| <i>Rhaponticum</i> | + | | | + | ± | | | + | | | + |
| <i>Amberboa</i> | + | | | + | + | | | + | | | + |
| <i>Volutaria</i> | + | | | + | + | | | + | | | + |
| <i>Mantiscalca</i> | + | | | + | + | | | + | | | + |
| <i>Crupina</i> | + | | | + | | + | | + | | | + |
| <i>Cnicus</i> | + | | | + | | + | | + | | | + |
| <i>Oligochaeta</i> | + | | | + | | + | | + | | + | |
| <i>Centaurea</i> * | + | | | + | + | + | | + | | + | |
| <i>Zoegea</i> | + | | | + | | + | | + | | + | |
| <i>Carthamus</i> sect. <i>Thamnacanthus</i> | + | | + | | ± | | | + | | + | |
| <i>Carthamus</i> ** | + | | + | | | + | | | + | + | |
| <i>Carduncellus</i> | + | | + | | | + | | | + | + | |

Tabelle 2. – Merkmale zur Begrenzung des *Carthamus-Carduncellus*-Komplexes.
 *: die meisten Sektionen der Gattung. **: Arten der *Leucocaulos*-Gruppe. ±: Merkmal nur bei einigen Arten oder rudimentär.

BIBLIOGRAPHIE

- Bentham, G. (1873) Compositae. In G. Bentham & J. D. Hooker, *Genera Plantarum* 2: 163-533. London.
- Candolle, A. P. de (1837) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 6. Paris.
- Dafert, F. W. & R. Miklauz (1912) In: T. F. Hanausek (1912).
- Dawson, J. W. (1961) A revision of the genus *Anisotome* (Umbelliferae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 33: 1-98.
- Dittrich, M. (1966) Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. *Bot. Jahrb. Syst.* 88: 70-162.
- (1968a) Morphologische Untersuchungen an den Früchten der Subtribus Cardueae-Centaureinae (Compositae). *Willdenowia* 5: 67-107.
 - (1968b) Fruchtanatomische und zytologische Untersuchungen an einigen Arten der Gattungen *Rhaponticum* Adans. und *Leuzea* DC. (Compositae). *Osterr. Bot. Z.* 115: 379-390.
- Hanausek, T. F. (1911) Über das Perikarp und das Perikarpsekret der Gattung *Carthamus*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 29: 13-18.
- (1912) Untersuchungen über die kohleähnliche Masse der Kompositen. *Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl.* 87: 93.
- Hanelt, P. (1963) Monographische Übersicht der Gattung *Carthamus* L. (Compositae). *Feddes Repert.* 67: 41-180.
- Hegnauer, R. (1964) *Chemotaxonomie der Pflanzen*, vol. 3. Basel & Stuttgart.
- Hoffmann, O. (1894) Compositae. In A. Engler & K. Prantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 4/5: 87-387.
- Iljin, M. M. (1933) Kritičeski obsor sredneasiatskich predstavitelei roda *Rhaponticum* DC. *Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR* ser. 1, 1: 203-206.
- Johansen, D. A. (1940) *Plant microtechnique*. New York & London.
- Linné, C. (1753) *Species Plantarum*. Stockholm.
- Saas, J. E. (1951) *Botanical microtechnique*, ed. 2. Iowa.
- Sörensen, J. S. & N. A. Sörensen (1954) A preliminary communication of some polyacetylenic pigments from Compositae plants (Inuleae und Heliantheae) *Acta Chem. Scand.* 8: 1769.
- Wagenitz, G. (1960) Über einige Arten der Gattung *Centaurea* aus der Türkei. *Willdenowia* 2: 456-469.

