

**Die Testaepidermis der
Lactuceae (Asteraceae) – ihre Diversität und
systematische Bedeutung**

**Die Testaepidermis der
Lactuceae (Asteraceae) – ihre Diversität und
systematische Bedeutung**

Dissertation der Fakultät für Biologie
der Ludwig–Maximilians–Universität München

vorgelegt von
Friedrich Tegel

München, 28. Januar 2002

1. Prüfer der Dissertation: Prof. Dr. J. Grau
 2. Prüfer der Dissertation: PD Dr. habil. P. Döbbeler
- Tag der mündlichen Prüfung: 4. Juni 2002

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	1
2.	Die Stellung der Tribus Lactuceae im System der Asteraceae.....	6
3.	Die Tribus Lactuceae und ihre innere Gliederung	11
4.	Die Testaepidermis.....	20
5.	Die Testaepidermistypen und –varianten	25
5.1.	Allgemeines	25
5.2.	Die Grundtypen	26
5.2.1.	Der unstrukturierte Testaepidermistyp.....	26
5.2.2.	Der fenestrate Typ	29
5.2.2.1.	<i>Reichardia</i> – Variante	31
5.2.2.2.	<i>Hieracium</i> – Variante	31
5.2.2.3.	<i>Sonchus</i> – Variante	31
5.2.2.4.	<i>Lactuca</i> – Variante.....	32
5.2.3.	Der retikularte Typ	32
5.2.4.	Der helicoide Typ.....	34
5.2.4.1.	<i>Epilasia</i> – Variante.....	35
5.2.4.2.	<i>Tragopogon</i> – Variante	35
5.2.4.3.	<i>Pterachaenia</i> – Variante	36
5.3.	Spezielle Strukturtypen.....	36
5.3.1.	<i>Cichorium</i> – Typ.....	37
5.3.2.	<i>Taraxacum</i> – Typ.....	38
5.3.3.	<i>Lapsanastrum</i> – Typ	39
5.3.4.	<i>Krigia wrightii</i> – Typ	40
5.3.5.	<i>Pyrrhopappus</i> – Typ	41
6.	Material und Methoden.....	42

7.	Die Diskussion der verschiedenen Subtribus	49
7.1.	Gattungen ohne gesicherte Zuordnung zu einer bestehenden Subtribus...	49
7.2.	Catananchinae	55
7.3.	Crepidinae	60
7.4.	Dendroseridinae	74
7.5.	Hieraciinae.....	80
7.6.	Hypochaeridinae.....	84
7.7.	Lactucinae	97
7.8.	Malacothricinae	112
7.9.	Microseridinae	117
7.10.	Scorzonerinae	130
7.11.	Sonchinae.....	140
7.12.	Stephanomeriinae.....	150
8.	Untersuchung benachbarter Tribus	156
9.	Zusammenfassung	162
10.	Untersuchte Belege	169
11.	Literaturverzeichnis.....	191
12.	Curriculum Vitae	200

1. Einleitung

Die Lactuceae Cass. sind eine Tribus innerhalb der sehr großen Familie der Asteraceae. Es gibt immer wieder Schwierigkeiten bei der Gliederung dieser Familie und der Bezeichnung ihrer Untereinheiten, und da ihre Vertreter im Blüten- und Köpfchenbereich relativ wenig Merkmale zeigen, die systematisch zu verwerten sind, befassen sich viele Untersuchungen mit den vielfältigen Merkmalen der Achäne. Pappusmerkmale sind ebenso wie das Perikarp, welches Schutzfunktionen für den Embryo übernommen hat, stark dem Evolutionsdruck ausgesetzt; aus diesem Bereich sind daher keine wichtigen Merkmale für eine Großgruppierung der Tribus zu erwarten.

Wie ich durch die Gegenüberstellung verschiedener moderner Gliederungsversuche der Lactuceae zeigen werde, sind diese immer noch kontrovers, und die Suche nach unabhängigen Merkmalen hält an. Die große morphologische Einheitlichkeit der Lactuceae erschwert zusätzlich die Bewertung der bisher zur Verfügung stehenden Merkmale.

Aus den Schwierigkeiten, die sich bei den Klassifizierungsversuchen ergeben, erkennt man, dass es gerade in einer doch noch jungen Familie nötig ist, möglichst unabhängige, nicht dem Evolutionsdruck ausgesetzte Merkmale zu haben.

Bereits 1890 hat HEINECK (nach GRAU, 1980) festgestellt, dass sich gleiche Bautypen bei den Festigungselementen der Achäne in verschiedenen Tribus wiederholen. Bisherige anatomische Untersuchungen (DITTRICH, 1968, 1969, 1970) haben den zellulären dreidimensionalen Bau der Compositenachäne weitgehend vernachlässigt und damit Merkmalskategorien nicht genutzt, die interessante Zusammenhänge aufzeigen. Auch WAGENITZ (1979) hat bedauert, dass „die sippenspezifischen Unterschiede im anatomischen Bau der Achänenwand“ immer noch nicht genügend untersucht worden sind.

In den „Fruchtanatomischen Untersuchungen in der *Inula* – Gruppe (Asteraceae)“ von MERXMÜLLER & GRAU (1977) wurde eine erstaunliche und offensichtlich taxonomisch verwendbare Vielfalt an fruchtanatomischen Merkmalen festgestellt.

Deshalb wird dort auch gefordert, bei künftigen Gliederungsversuchen fruchtanatomische Merkmale mitzuverwerten.

Auch bei weiteren Untersuchungen an anderen Tribus, insbesondere den Mutisieae (GRAU, 1980) zeigte sich, dass aus dem vermeintlich einheitlichen Bereich der Frucht, der Achäne, nützliche und augenscheinlich unabhängige Merkmale gewonnen werden können. Dabei stellte sich heraus, dass auch dort das Perikarp sehr stark evolutiven Anpassungen unterworfen sein kann und kaum für die Gliederung signifikante Merkmale liefert. Bisher wurde jedoch bei fast allen Untersuchungen der Aufbau des Perikarps in den Vordergrund gestellt. Das Perikarp ist aber dem Evolutionsdruck stark ausgesetzt, da es ja Schutzfunktionen für den Embryo übernommen hat.

Es liefert also abhängige Merkmale, die somit kein ausreichendes Gewicht für die Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen haben. Dagegen erweist sich die Testaepidermis als ein sehr konservativer und daher wertvoller Merkmalsträger: Die Testa, bei allen Asteraceae kaum noch Schutzfunktion ausübend, hat nämlich Merkmale bewahrt, die unabhängig und daher besonders bedeutungsvoll sind. Besonders die Zellwände der Testaepidermis sind, bis auf wenige Ausnahmen, in der untersuchten Tribus oft charakteristisch strukturiert.

Jedoch liegen die Strukturmerkmale der Testaepidermis teilweise im Grenzbereich des Auflösungsvermögens eines Lichtmikroskops. Der Einsatz rasterelektronenmikroskopischer Methoden, insbesondere die Feinpräparation der Samenschale, haben daher die zur Gliederung nutzbaren Merkmale entscheidend erweitert. Günstig erweist sich außerdem bei dem Umfang der untersuchten Tribus, dass sich auch Herbarmaterial älteren Datums (das ja einen enormen wissenschaftlichen Wert besitzt) auf diese neue Merkmalskategorie hin untersucht werden kann, was ja bei molekularbiologischen Untersuchungen nur selten der Fall ist.

Daher könnte gerade diese Arbeit dazu dienen, bei strittigen Fragen in der Molekularbiologie, nämlich welche DNA – Sequenzen sich nun wirklich – und in welchem Maße – zur Verwandtschaftsanalyse eignen, eine wichtige Entscheidungshilfe zu sein, da ja erstmalig durch diese neue Technik Merkmale zur

Verfügung stehen, die bisher noch nicht verwendet wurden. Auch die zukünftige Auswertung dieser Merkmale bei anderen Tribus der Asteraceae kann von größtem Interesse sein.

Hinweise zum Verständnis dieser Arbeit

Im Rahmen dieser Arbeit wurden die genannten Gattungen aus zeit- und materialökonomischen Gründen nur stichprobenartig untersucht und es ist nicht auszuschließen, dass es bei weitergehenden Untersuchungen innerhalb der einen oder anderen Gattung zu neuen Ergebnissen und Strukturen in der Testaepidermis kommen kann. Bei einigen Gattungen, die mir besonders interessant erschienen, wurde jedoch eine größere Anzahl an Arten überprüft (z. B. *Cichorium*, *Hypochaeris*, *Krigia*, *Scorzonera*, *Taraxacum*). Es wurde darauf geachtet, dass innerhalb einer Gattung möglichst unterschiedliche Arten (eventuell verschiedener Sektionen) untersucht wurden. Aussagen über Gattungen beziehen sich deshalb ausdrücklich nur auf die untersuchten Arten einer Gattung.

Falls nicht ausdrücklich anders darauf hingewiesen wird, beziehen sich die Begriffe „Zellwand“ und „Strukturen“ immer auf die Zellwände der Testaepidermis.

Des Weiteren werden folgende Regelungen befolgt:

- Erfolgt ein Bezug auf das System von STEBBINS (1953), werden ohne weiteren Hinweis die korrigierten Taxonbezeichnungen nach SOLBRIG (1963) verwendet.
- Subtribusangaben beziehen sich immer, falls nicht ausdrücklich erwähnt, auf das System von BREMER (1994).
- Aufgrund der oft ähnlichen Strukturen in der Testaepidermis bei verschiedenen Gattungen (der gleichen Subtribus) werden diese des öfteren gemeinsam behandelt.
- Die Anordnung der Gattungen erfolgt in Reihungen stets alphabetisch; aus Reihungen darf nicht, falls nicht ausdrücklich erwähnt, auf Verwandtschaftsverhältnisse geschlossen werden.

- Bei den gezeigten rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen handelt es sich um die Testaepidermis, meist von außen betrachtet, mit Blick in die Zellen, bei zumeist entfernter äußerer Tangentialwand.

Abkürzungen von Autorennamen der verwendeten Pflanzen wurden mit Hilfe der Datenbank „The International Plant Name Index: Author Query“ unter der Internetadresse „http://www.uk.ipni.org/ipni/query_author.html“ überprüft (THE PLANT NAMES PROJECT, 1999). Diese Datenbank verwendet nach den Angaben auf der Internetseite der Royal Botanic Gardens, Kew, die Abkürzungen nach den Regeln von BRUMMITT & POWELL (1992) [<http://www.rbgkew.org.uk/data/authors.html>].

Danksagung

Für die freundliche Überlassung dieses äußerst interessanten Themas und die stete Hilfsbereitschaft möchte ich an dieser Stelle meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. J. Grau, ganz herzlich danken. Erst indem er auf die charakteristischen Strukturen in der Testaepidermis aufmerksam wurde, ist diese Arbeit ermöglicht worden. Sehr wertvoll waren für mich auch seine zwar oft sehr kurz formulierten, dafür aber sehr prägnanten und richtungsweisenden Ratschläge. Trotz seiner vielen Aufgaben konnte ich ihn jederzeit um Rat fragen. Und obwohl das Ende meiner Arbeit mit der Umstrukturierung der Institute in der Fakultät für Biologie und seiner Ernennung zum Leiter des Departments Biologie I zusammenfiel, nahm er sich für mich immer Zeit. Sehr wichtig war für mich auch die Möglichkeit, das institutseigene Rasterelektronenmikroskop in großzügigem Umfang nutzen zu können, um in Ruhe und ohne Zeitdruck die große Anzahl an Präparaten untersuchen zu können. Diese Arbeit lebte aber auch von der Möglichkeit, Herbarbelegen Materialproben entnehmen zu dürfen, weshalb ich besonders den Herbarien der Botanischen Staatssammlung München und des Instituts für Systematische Botanik, aber auch dem Botanischen Garten und Botanischen Museum Berlin – Dahlem und dem Herbar der Universidad de Concepción (Chile) zu Dank verpflichtet bin.

Meinen Dank möchte ich auch all den Botanikern aussprechen, die zwar mit meist großer Freude, jedoch ohne direkten persönlichen Nutzen Pflanzen auf den verschiedenen Erdteilen gesammelt, bestimmt und konserviert haben, um sie der Wissenschaft zugänglich zu machen. Diese Arbeit wäre ohne sie in diesem Umfang und zeitlichen Rahmen nicht möglich gewesen.

Mein Dank gilt auch

Frau Dr. E. Facher, die mir bei der Einarbeitung in die Bedienungen des REM und der Arbeit daran immer wieder hilfsbereit zur Seite stand und meine Präparate „besputterte“,

Frau E. Vosyka und Herrn E. Marksteiner, die mir Tipps zu lichtmikroskopischen Präparationsmethoden gaben,

Herrn Dr. A. Pazur, der als Systembetreuer des Computernetzes stets hilfsbereit auf seine „user“ aufpasste und mir zu vielen Einblicken in das Eigenleben der Computer verhalf,

den Herren Dr. N. Kilian und Dr. R. Vogt aus dem BGBM Berlin – Dahlem, die mir Tipps zu der zu bearbeitenden Tribus Lactuceae gaben,

all den anderen Mitarbeitern der Fakultät für manch anregendes Gespräch, insbesondere Herrn Dr. F. Schuhwerk für Auskünfte rund um die Asteraceae,

außerdem Herrn Prof. J.–M. Fernández–Palacios, Universidad de La Laguna, Tenerife, für orientierende Gedanken und Gespräche nicht nur im Hinblick auf diese Arbeit.

Für die Finanzierung möchte ich der Agnes–Amønt–Stiftung und der Ludwig–Maximilians–Universität München herzlich danken, die mich mit Stipendien, Reisekosten– und Sachmittelzuschüssen unterstützt haben.

Nicht zuletzt gilt mein Dank auch meiner Familie, die mich nicht nur finanziell, sondern auch moralisch auf diesem Weg begleitet hat.

2. Die Stellung der Tribus Lactuceae im System der Asteraceae

Die Lactuceae (Cichorieae) sind eine Tribus der Asteraceae (Compositae). Diese sehr große Familie der Angiospermen umfasst nach BREMER (1994) ca. 23 000 Arten in 1535 Gattungen.

Es gibt immer wieder Schwierigkeiten bei der Klassifizierung dieser Familie, und so hat es früher Bestrebungen gegeben, die Tribus Lactuceae als eigene Familie den restlichen Asteraceae entgegenzusetzen (JUSSIEU, 1789).

Bereits STEBBINS (1953) betont die Einheit der Asteraceae, da der Unterschied zwischen den Asteraceae und anderen Pflanzenfamilien viel größer ist als der zwischen den Lactuceae (Cichorieae) und dem Rest der Asteraceae. Er gibt den Lactuceae den Rang einer Tribus innerhalb der Asteraceae. Der Grund dafür ist, dass es einige Gattungen innerhalb der Lactuceae gibt, die Merkmale beider Gruppen vorweisen. So zeigt innerhalb der Lactuceae die Gattung *Scolymus* einen distelähnlichen Wuchs und Harzkanäle wie die Vertreter der Tribus Cynareae. Die Gattung *Gundelia*, die der Tribus Arctotideae zugeordnet wird, stimmt mit *Scolymus* im distelähnlichen Wuchs, dem Besitz von Milchröhren und Harzkanälen überein. Die fünfzählige zungenförmige Blütenkrone, die ja charakteristisch für die Lactuceae ist, tritt aber auch bei *Stokesia* (Tribus Vernonieae) und in einigen Gattungen der Mutisieae auf. Schließlich findet man echinolophate Pollenkörner, die charakteristisch für die Lactuceae sind, genauso bei den Vernonieae und Arctotideae (TOMB, 1977). Bisher ist noch kein einziges charakteristisches Merkmal gefunden worden, welches nur bei den Lactuceae auftritt und in anderen Gattungen der Asteraceae fehlt. Andererseits können die Lactuceae nicht einer anderen Tribus der Asteraceae zugeordnet werden: In der Blütenform ähneln sie eher den Mutisieae, im Bau der Antheren, Narben und Pollenkörner stehen sie den Vernonieae näher. Des weiteren haben sie wechselständige Blätter wie die Mutisieae und die Vernonieae, und auch im Bau des Involucrums treten Ähnlichkeiten auf. STEBBINS (1953) glaubt, dass es aber keine direkte Verbindung zwischen den Lactuceae und den Mutisieae oder den Vernonieae gibt, so dass man aus den ähnlichen Merkmalen nicht auf eine echte Verwandtschaft schließen kann. TOMB (1977) hält es aber für möglich, dass sie sich von den Vorfahren der Vernonieae und Mutisieae in der Phase der adaptiven Radiation der Compositae abgetrennt haben könnten. Im Gegensatz dazu glaubt

CARLQUIST (1976), dass die Gattungen *Scorzonera* und *Scolymus* Bindeglieder zu *Ursinia* und anderen Arctoteae sind. Er hält die Arctoteae für ein Ergebnis aus einer explosionsartigen Evolution aus einem Lactuceae–Cardueae–ähnlichen Urtyp in Südafrika. *Scorzonera* und *Scolymus* haben nach CARLQUIST einige Gemeinsamkeiten mit den Cardueae (Harzkanäle, Milchsaft), die ihren Ursprung (wie die Lactuceae) wohl in der nordhemisphärischen Alten Welt haben, obwohl sie heute ziemlich weit verbreitet sind. So äußert STEBBINS die Vermutung, dass sich die Lactuceae von den anderen Compositae bereits früh abgespalten haben, bevor sich diese weiterentwickeln konnten.

WAGENITZ (1976) hält ebenfalls an der Einheit der gesamten Asteraceae fest, deren verwandtschaftliche Beziehungen auf dem Grundbauplan der Blüte, der Frucht und der Infloreszenz beruhen. WAGENITZ setzt nun die Tribus der Lactuceae in eine eigene Unterfamilie, die Cichorioideae, und fasst alle anderen Tribus der Asteraceae zur Unterfamilie der Asteroideae zusammen, teilt diese aber in zwei Gruppen, wobei er meint, dass die erste Gruppe den Cichorioideae (sensu WAGENITZ) sehr nahe steht:

Asteraceae

1. UFam. Cichorioideae: Lactuceae

2. UFam. Asteroideae:

1. Gruppe: Vernonieae, Liabeae, Mutisieae, Cardueae, Echinopeae, Arctotideae

2. Gruppe: Eupatorieae, Heliantheae, Helenieae, Senecioneae, Calenduleae,
Astereae, Inuleae

Da die bisher untersuchten Merkmale sich jedoch auch aufgrund konvergenter Entwicklung ähnlich sein könnten, hat WAGENITZ noch weitere, feinere Merkmale herangezogen, um die Einheit der Asteraceae nachzuweisen: So untersuchte er Detailmerkmale in der Stamenstruktur und fand, dass Zwillingshaare auf den Achänen in allen Tribus der Familie vorkommen, aber nie außerhalb der Familie innerhalb der Asteridae. Auch gibt es Ähnlichkeiten in der Pollenstruktur: echinolopate Pollenkörner (v.a. Asteroideae) lassen sich von echinaten (v.a. Cichorioideae) ableiten. Die Unterschiede im Vorhandensein von Milchröhren oder

Harzkanälen hält WAGENITZ für überbewertet; er führt dabei die Gattungen *Scorzonera* und *Scolymus* (beide in der Tribus Lactuceae) an, bei denen neben Milchröhren auch noch Harzkanäle in den Wurzeln vorhanden sind; außerdem haben einige Asteroideae neben Harzkanälen auch milchsaftproduzierende Zellen (die aber nach WAGENITZ anscheinend nicht die gleiche Struktur wie die der Lactuceae haben). Viele Gruppen chemischer Substanzen (Inulin, sesquiterpene Lactone, Triterpene, Kautschuk, Polyacetylene) kommen sowohl bei den Asteroideae als auch bei den Cichorioideae vor (in mehr oder weniger starker Ausprägung).

WAGENITZ stellt fest, dass es keine primitiven Tribus gibt, sondern nur primitive Merkmale. In jeder Gruppe von Tribus gibt es eine Tribus, die mehr primitive Merkmale und gleichzeitig mehr Verbindungen zu anderen Tribus zeigt als die anderen; es sind dies die Mutisieae in der ersten Gruppe und die Heliantheae in der zweiten Gruppe.

Einige Autoren erweitern die Unterfamilie Cichorioideae (Lactucoideae) mehr oder weniger um die Tribus der ersten Gruppe der Asteroideae von WAGENITZ (1976). CARLQUIST (1976) schlägt folgendes System der Asteraceae vor:

Unterfamilie Cichorioideae:

- Mutisieae
- Vernonieae
- Cardueae
- Arctoteae
- Lactuceae
- Eupatorieae

Unterfamilie Asteroideae:

- Heliantheae
- Astereae
- Inuleae
- Anthemideae
- Senecioneae
- Calenduleae

CARLQUIST sieht den Ursprung der Asteraceae in der Neuen Welt, stimmt aber mit STEBBINS überein, dass der Ursprung der Lactuceae in der Alten Welt liegt.

CARLQUIST (1976) glaubt, dass die ungewöhnlichen Schwierigkeiten, die einem die Asteraceae bereiten, nicht nur in der Größe der Familie liegt (größte Familie der Angiospermen oder wenigstens der Dikotylen, wenn man die Orchidaceae als größte Angiospermenfamilie ansieht). Hinzu kommt eine extreme Zersplitterung, hervorgerufen durch eine explosionsähnliche Evolution, eine Anzahl von Parallelentwicklungen innerhalb der Familie und die Möglichkeit, sich den verschiedensten Habitaten anzupassen und sich in ihnen auszubreiten.

BREMER (1996) hat unter Zuhilfenahme kladistischer Untersuchungen sogar vier Unterfamilien gebildet:

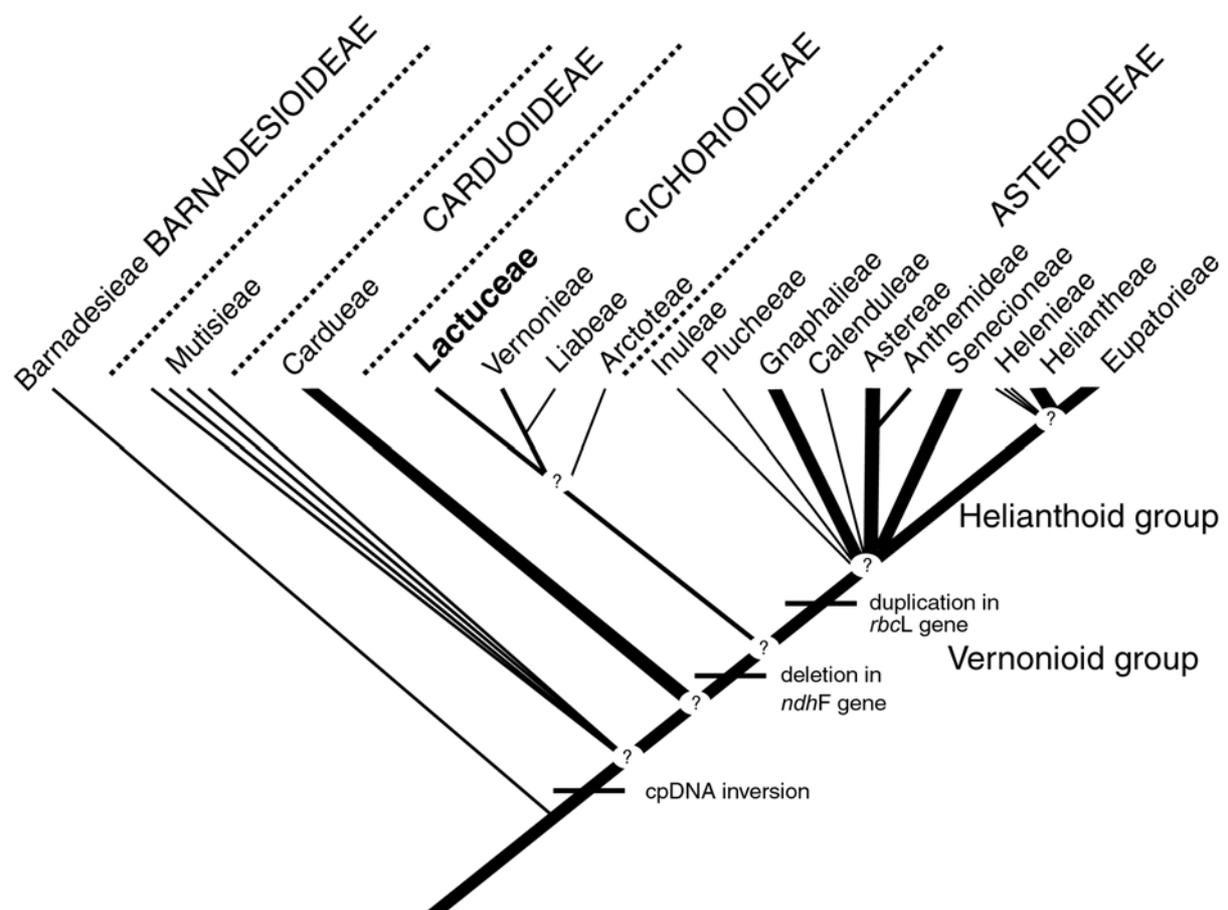


Abb. 1: Das System der Asteraceae (verändert, nach BREMER 1996)

So spaltete er zuerst (BREMER 1994) von der früheren Tribus Mutisieae die neue Unterfamilie Barnadesioideae ab, weil er fand, dass ihre bilaterale Blütenkrone (bisher als verbindendes Merkmal betrachtet) doch unterschiedlich gebaut ist. Weitere Merkmale, welche die Barnadesioideae, aber nicht die Mutisieae zeigen, sind die reichliche Behaarung im Blütenbereich, die federartigen Pappusborsten und die blattachselständigen Stacheln. Für ein besonders charakteristisches Merkmal hält er eine cpDNA–Inversion, die bei allen Asteraceae, außer den Barnadesioideae, gefunden wurde. Diese Inversion tritt aber auch bei einigen Mutisieae auf (bisher bei 12 Vertretern entdeckt), so dass BREMER einräumt, dass, wenn weitere Fälle bekannt werden, über eine Nachbesserung der von ihm entworfenen Verwandtschaftsverhältnisse nachgedacht werden muss.

Später (BREMER 1996, Abb. 1) gliedert er die Mutisieae aus der Unterfamilie Cichorioideae aus, hält ihren Status aber noch für so ungeklärt, dass er sie nicht in den Rang einer Unterfamilie erheben möchte. Ebenso nimmt er die Cardueae aus den Cichorioideae heraus, da sie für ihn eine neue Unterfamilie, die Carduoideae, bilden, wobei er sich auf molekularbiologische Untersuchungen stützt.

Die Schwestergruppe dazu nennt er die „Vernonioid group“, die eine Deletion von neun Basenpaaren im *ndhF*–Gen gemeinsam haben. Zu ihr gehören die Unterfamilie Cichorioideae mit den verbliebenen vier Tribus Lactuceae, Vernonieae, Liabeae, Arctoteae und die Unterfamilie Asteroideae mit insgesamt zehn Tribus. In dieser fasst er die Tribus Helenieae, Heliantheae und Eupatorieae zur „Helianthoid group“ zusammen, gekennzeichnet durch dreinervige Blätter und schwarze, carbonisierte Achänen. BREMER hält dabei die Tribus Lactuceae für eine monophyletische Gruppe.

Moderne Versuche zur systematischen Ordnung der Compositae beruhen neben molekularbiologischen Ansätzen auf der Mikromorphologie der Blüten, auf Untersuchungen im vegetativen Bereich (Holz, Haare, Milchröhren und Harzkanäle), auf der Pollenmorphologie, auf der Embryologie, auf der Phytochemie (Polyacethylene) und auf Untersuchungen der Chromosomenzahl. Ganz besonders vielversprechend für den Erfolg zukünftiger Untersuchungen hält WAGENITZ (1976) anatomische Untersuchungen der Achänen.

3. Die Tribus Lactuceae und ihre innere Gliederung

Die Tribus Lactuceae umfasst nach BREMER (1994) 98 Gattungen mit mehr als 1550 Arten, wobei die zahlreichen Kleinarten der Gattungen *Hieracium* und *Taraxacum* nicht gezählt wurden. Es handelt sich um einjährige oder mehrjährige Kräuter (manchmal Zwergsträucher bis hin zu kleinen Bäumen), die Milchsaft führen, mit meist wechselständiger Beblätterung, homogamen Köpfchen mit wenigen bis zahlreichen fünfzähligen Zungenblüten. Sie zeigen eine sehr große Achänenvielfalt. Sie lassen sich innerhalb der Asteraceae am deutlichsten von den anderen Tribus abgrenzen (CRONQUIST 1977, WAGENITZ 1976 und 1979).

Die Lactuceae entstanden vermutlich im frühen Tertiär in Asien, entweder im zentralasiatischen Hochland (BABCOCK, 1947) oder näher an der östlichen Spitze des mediterranen Beckens (TOMB, 1977).

Die Tribus Lactuceae ist vor allem nordhemisphärisch verbreitet. Gattungs- und Artkonzentrationen sind besonders im Mittelmeerraum, Zentralasien und im Südwesten Nordamerikas zu beobachten. Nach BREMER (1994) sind die Subtribus Stephanomeriinae, Malacothricinae und Microseridinae nur in Nordamerika beheimatet, wo sie sich vor allem auf den Südwesten der Vereinigten Staaten konzentrieren. Die meisten anderen Subtribus haben eine rein altweltliche Verbreitung. Nur bei den Subtribus der Crepidinae, Hieraciinae und Hypochaeridinae findet man neben einer hauptsächlich eurasiatischen Verbreitung auch Vertreter in Nord- und Südamerika, Afrika und Australien/Neuseeland. Besonders die Sonchinae zeigen eine fast kosmopolitische Verbreitung.

Frühere Versuche einer Klassifizierung basierten hauptsächlich auf einer formalistischen Wertung von Merkmalen wie zum Beispiel der Anwesenheit von Spreublättern und der Pappusstruktur und entsprechen meist nicht den natürlichen Verhältnissen (CRONQUIST, 1977).

Es sollen jetzt einige wichtigen Gliederungsversuche der Lactuceae vorgestellt werden, um zu zeigen, wie unterschiedlich in der Vergangenheit manche Gattungen zueinander in Relation gesetzt wurden. In der Diskussion der Gattungen im Rahmen der Strukturmerkmale der Testaepidermis werde ich mich auch auf sie immer wieder

beziehen. Die Systeme von STEBBINS (1953) und JEFFREY (1966) wurden nach der von SOLBRIG (1963), BREMER (1994) und KIRSCHNEROVÁ & KIRSCHNER (1996) verwendeten Nomenklatur bezüglich der Gattungen verändert, um ein Vergleichen zu erleichtern.

Die frühere Systematik beruhte vor allem auf der Verwendung einiger weniger, dafür aber scheinbar besonders charakteristischer Merkmale. So ordnete HOFFMANN (1894) den größten Teil der heutigen Tribus Lactuceae in folgende drei Subtribus ein:

- Cichoriinae (ohne oder mit schuppigem Pappus)
- Leontodontinae (Pappusborsten fedrig)
- Crepidinae (Pappusborsten nicht fedrig)

STEBBINS (1953) hat eine neue Unterteilung in Subtribus durchgeführt. Die größte Neuerung bei STEBBINS war, dass er zwei neuweltliche Subtribus [Microseridinae, (deren Monophylie er für wahrscheinlich hält) und Stephanomeriinae, sehr heterogene Zusammensetzung] aufstellte. STEBBINS hält den Pappus für das beste Einzelmerkmal, um die Tribus Lactuceae zu unterteilen. Jedoch hat bereits schon er erkannt, dass es manchmal völlig unbrauchbar war: Einige Arten einer Gattung sind sich in fast allen Merkmalen ähnlich, jedoch nicht im Pappus. Ebenso ist das Fehlen eines Pappus ein sehr wenig brauchbares Merkmal, da der Pappus anscheinend öfters in verschiedenen Entwicklungslinien unabhängig voneinander verloren ging. Früher hatte LESSING (1832) die Gattungen ohne Pappus in die Subtribus Lampsaneae gestellt, während HOFFMANN (1894) sie zusammen mit den Vertretern, die einen schuppigen Pappus zeigen, in der Subtribus Cichoriinae vereinigte. STEBBINS verteilt sie über das ganze System und stellt sie zu den Gattungen, denen sie in anderen Merkmalen am nächsten stehen.

STEBBINS stellt weiter fest, dass in fast allen Gattungen der Lactuceae, die ursprünglich in der Alten Welt vorkamen, die Narbenäste lang und schlank und die Pollenkörner echinolopht sind, während die, die in der Neuen Welt endemisch sind, kurze und stumpfe Narbenäste und meist echinate Pollenkörner haben. Weitere brauchbare Unterscheidungskriterien sieht STEBBINS in den verschiedenen Typen der Behaarung und in karyologischen Merkmalen wie der Basischromosomenzahl. Morphologische Merkmale der Chromosomen sieht er eher dienlich für die

Artunterscheidung als zur Bestimmung der Stellung einer Gattung innerhalb der Tribus.

STEBBINS hat sich deshalb in der Gliederung der Tribus nicht nach Schlüsselmerkmalen gerichtet, sondern hat versucht, jede Gattung zu ihrer nächstähnlichen zu stellen (größte Übereinstimmung in morphologischen und karyologischen Merkmalen und geographischer Verbreitung). Aufgrund der Komplexität der Zuordnungsmerkmale erstellte STEBBINS keinen Schlüssel für seine Subtribus und Gattungen. Folgende Gliederung in acht Subtribus schlägt er vor (STEBBINS, 1953):

1. Subtribus: **Scolyminae**

Scolymus

2. Subtribus: **Hyoseridinae**

Hymenonema, Catananche, Cichorium, Rothmaleria, Tolpis, Hispidella, Arnoseris, Koelpinia, Hyoseris

3. Subtribus: **Microseridinae**

Microseris, Phalacroseris, Agoseris, Krigia, Pyrrhopappus, Picrosia

4. Subtribus: **Stephanomerinae**

Stephanomeria, Chaetadelpha, Lygodesmia, Thamnoseric, Pinaropappus, Malacothrix, Rafinesquia, Anisocoma, Calycoseris, Glyptopleura, Atrichoseris

5. Subtribus: **Dendroseridinae**

Dendroseris

6. Subtribus: **Scorzonerinae**

Scorzonera, Tragopogon, Tourneuxia

7. Subtribus: **Hypochoerinae**

Hypochaeris, Leontodon, Picris, Urospermum, Hedypnois, Garhadiolus, Rhagadiolus

8. Subtribus: **Crepidinae**

Gattungen: 25

Dubyaea–Soroseris Linie*Dubyaea, Soroseris*Launaea–Sonchus Linie*Launaea, Sonchus, Reichardia, Aetheorhiza, Dianthoseris*Hieracium Linie*Hieracium, Andryala*Prenanthes–Lactuca Linie*Prenanthes, Cicerbita, Cephalorrhynchus, Lactuca*Youngia–Ixeris Linie*Youngia, Ixeris, Lapsana, Aposeris, Taraxacum, Chondrilla, Willemetia, Heteroderis, Heteracia, Acanthocephalus*Crepis Linie*Crepis*

Gattungen mit relativ primitiven Merkmalen sind nach STEBBINS (1953) *Dubyaea* (Crepidinae), *Hymenonema* (Hyoseridinae), *Microseris* (Microseridinae) und *Hypochaeris* (Hypochoeridinae). TOMB (1977) zählt *Scolymus* (Scolyminae) und *Pinaropappus* (Stephanomerinae) dazu (aufgrund der Anzahl primitiver Merkmale wie Spreublätter und unspezialisiertem Involucrum). Diese sechs Gattungen haben wenig miteinander gemeinsam, sind nicht eng miteinander verwandt und besetzen voneinander isolierte Areale. STEBBINS meint dazu, dass die Evolution in dieser Tribus bereits ziemlich große Unterschiede geschaffen hat, bevor diese modernen Gattungen entstanden sind. Man muss also davon ausgehen, dass es in der Vergangenheit der Lactuceae viele Vertreter und Entwicklungslinien gegeben hat, die inzwischen ausgestorben sind. Aufgrund dieser Situation hält STEBBINS (1953) eine Erstellung eines phylogenetischen Stammbaums für sehr spekulativ.

Die unterschiedliche Einordnung von zunächst scheinbar ähnlichen Gattungen in unterschiedliche Subtribus begründet STEBBINS oft mit Unterschieden im Pappus und Achänenbau (v.a. Größe und Oberflächenbeschaffenheit) und im Pollenbau.

STEBBINS hat die Leontodontinae sensu HOFFMANN (1894) in die Subtribus Scorzonerinae und Hypochoeridinae aufgeteilt. STEBBINS erkannte auch, dass einige Subtribus Gruppen von möglicherweise nicht verwandten Gattungen beinhalten. So haben zum Beispiel innerhalb der Hyoseridinae die Gattungen *Catananche* und *Hymenonema* mit den Gattungen *Tolpis* und *Arnosseris* wenig gemeinsam. Innerhalb der Crepidinae gibt es mehrere evolutive Linien, die in den meisten Fällen monophyletische Gruppen darstellen im Gegensatz zum Subtribus selbst.

JEFFREY (1966) überarbeitete STEBBINS Klassifikation unter der Nutzung von Kleinstmerkmalen (z. B. Griffelformen, Haare auf der Narbenoberfläche, Behaarung der Blütenhülle). Er kommt auf 5 „groups“, 8 „subgroups“ und 18 „series“:

1. Scolymus – group

Scolymus

2. Tolpis – group

– Tolpis – subgroup

Tolpis – series: *Tolpis*, *Arnosseris*

Hieracium – series: *Hispidella*, *Andryala*, *Hieracium*

Koelpinia – series: *Koelpinia*

– Catananche – subgroup

Hymenonema, *Catananche*, *Rothmaleria*

– Stephanomeria – subgroup

Malacothrix – series: *Malacothrix*, *Pinaropappus*

Stephanomeria – series: *Rafinesquia*, *Lygodesmia*, *Stephanomeria*, *Chaetadelpha*

Atrichoseris – series: *Atrichoseris*

Calycoseris – series: *Calycoseris*, *Anisocoma*

Glyptopleura – series: *Glyptopleura*

– **Microseris** – subgroup

Agoseris – series: *Phalacroseris*, *Agoseris*

Microseris – series: *Picrosia*, *Pyrrhopappus*, *Krigia*, *Microseris*

3. Hypochaeris – group

– **Hypochaeris** – subgroup

Hyoseris – series: *Aposeris*, *Hyoseris*

Hypochaeris – series: *Picris*, *Hypochaeris*, *Leontodon*, *Urospermum*, *Hedypnois*,
Rhagadiolus, *Garhadiolus*

– **Scorzonera** – subgroup

Tragopogon, *Scorzonera*, *Epilasia*, *Tourneuxia*

4. Cichorium – group

– **Cichorium** – subgroup

Cichorium

– **Crepis** – subgroup

Dubyaea – series: *Dubyaea*, *Sorosseris*, *Dianthoseris*

Prenanthes – series: *Prenanthes*, *Lactuca*, *Cicerbita*

Crepis – series: *Lapsana*, *Crepis*, *Ixeris*, *Youngia*

Taraxacum – series: *Taraxacum*

Chondrilla – series: *Willemetia*, *Chondrilla*, *Heteracia*, *Heteroderis*, *Acanthocephalus*

Launaea – series: *Aetheorhiza*, *Launaea*, *Reichardia*

5. Sonchus – group

Sonchus, *Dendrosensis*, *Thamnoseris*

BREMER, der ja unter anderem die Lactuceae kladistisch aufbereitet hat, glaubt, dass außer den offensichtlich monophyletischen Subtribus Scolyminae (sensu STEBBINS) und Dendroseridinae unter den altweltlichen Vertretern (neuweltlich noch die Microseridinae) nur noch die Subtribus Scorzonarinae monophyletisch ist. So hat bereits ASKEROVA (1976) *Scolymus* und die *Scorzonera* – Gruppe aus der Tribus Lactuceae herausgenommen und sie in zwei neue Tribus gestellt. Mehrere Gattungen hält BREMER für paraphyletisch, so z. B. *Lactuca*, *Sonchus* und *Scorzonera*.

BREMER glaubt, daß JEFFREY's „series“ monophyletische Gruppen darstellen könnten, wogegen er die größeren „groups“ und „subgroups“ für sehr ungenau und teilweise künstlich hält.

Neben der von BREMER (1994) in seinem System aufgelisteten Gattungen wurden die in eckigen Klammern unter der jeweiligen Subtribus genannten Gattungen unterschieden, um Hinweise auf deren Einordnung in das System und die Beziehung zu anderen Gattungen zu erhalten. BREMER (1994) schlägt schließlich folgende systematische Ordnung der Tribus Lactuceae vor, wobei ich die Subtribus entsprechend der späteren Diskussion bereits alphabethisch geordnet habe:

Zwei Gattungen werden keiner Subtribus zugeordnet:

Scolymus

Cichorium

[*Phytosia*]

Catananchinae

Catananche, *Hymenonema*, *Rothmaleria*

Crepidinae

Acanthocephalus, *Chondrilla*, *Chorisis*, *Crepidiastrum*, *Crepis*, *Dianthoseris*, *Dubyaea*, *Heteracia*, *Heteroderis*, *Ixeridium*, *Ixeris*, *Lapsana*, [*Lapsanastrum*], *Soroseris*, *Spiroseris*, *Taraxacum*, *Willemetia*, *Youngia*

Dendroseridinae

Dendroseris, *Thamnoseris*

Hieraciinae

Andryala, Arnoseris, [Chlorocrepis], Hieracium, Hispidella, Hololeion, Pilosella, Tolpis

Hypochaeridinae

Aposeris, Garhadiolus, Hedypnois, Helminthotheca, Hyoseris, Hypochaeris, Leontodon, Picris, Rhagadiolus, Urospermum

Lactucinae

Cephalorrhynchus, Chaetoseris, Cicerbita, Lactuca, Lactucella, Lagedium, Mulgedium, Mycelis, Nabalus, Notoseris, Paraprenanthes, Prenanthes, Pterocypsela, Scariola, Stenoseris, Steptorhamphus, Syncalathium

Malacothricinae

Anisocoma, Atrichoseris, Calycoseris, Glyptopleura, Malacothrix, Munzothamnus, Pinaropappus

Microseridinae

Agoseris, Krigia, Microseris, Nothocalais, Phalacroseris, Picrosia, Pyrrhopappus, Stebbinsoseris, Uropappus

Scorzonerinae

Epilasia, Geropogon, Koelpinia, Pterachaenia, Scorzonera, Tourneuxia, Tragopogon

Sonchinae

Actites, Aetheorhiza, Babcockia, Embergeria, Kirkianella, Lactucosonchus, Launaea, Reichardia, Sonchus, Sventenia, Taeckholmia

Stephanomeriinae

Chaetadelphia, Lygodesmia, Prenanthea, Rafinesquia, Shinnersoseris, Stephanomeria

Wie ich durch die Gegenüberstellung verschiedener moderner Untergliederungsversuche der Lactuceae gezeigt habe, sind diese immer noch kontrovers, und die Suche nach unabhängigen Merkmalen hält an. Die große morphologische Einheitlichkeit der Lactuceae erschwert zusätzlich die Bewertung der bisher zur Verfügung stehenden Merkmale.

Aus dem Vergleich der drei vorgestellten Gliederungsversuche ergeben sich einige Gattungen, die eine besonders lockere Beziehung zueinander und zu den anderen Mitgliedern der Tribus haben. Dies sind z. B. die Gattungen der Hyoseridinae sensu STEBBINS (1953), wo augenfällig die Gattungen *Koelipinia* und *Cichorium* unsicher zugeordnet sind. Aber auch die Überprüfung der Monophylie der Scorzonerinae, die Zusammenhänge in der Subtribus Catananchinae, die Beziehungen der neuweltlichen Subtribus zueinander und die Beziehungen von *Reichardia* und *Launaea* zu *Sonchus* waren interessante Ansatzpunkte ebenso wie die Stellung der ostasiatischen Gattung *Lapsanastrum* zur Gattung *Lapsana*. Ausgehend von der Klärung dieser Fragestellungen arbeitete ich mich in andere interessante Gattungskomplexe vor.

Auf molekularbiologisch interessante Beiträge werde ich in der Besprechung der entsprechenden Subtribus und Gattungen eingehen, um sie in einem größeren Zusammenhang diskutieren zu können.

Obwohl molekularbiologische Arbeiten zur Zeit oft als die Lösung sämtlicher phylogenetischen Probleme angesehen werden, möchte ich sie zwar als einen sehr wertvollen, dennoch nur als einen von vielen Beiträgen in einem komplexen Merkmalsmosaik ansehen. Es gibt doch sehr viele Unsicherheitsfaktoren, wie zum Beispiel Hybridisierungsereignisse in der Entstehungsgeschichte entsprechender Verwandtschaftskreise, wodurch es zur Verfälschung der Ergebnisse kommen könnte. Auch die Tatsache, dass solche Ereignisse nur selten zu belegen sind, rechtfertigt nicht die oft zu starke Gewichtung molekularbiologisch angefertigter Arbeiten. Können doch allein durch die Verwendung einer anderen Methode oder durch die Analyse einer anderen DNA – Sequenz widersprüchliche Ergebnisse erzielt werden.

4. Die Testaepidermis

Die Frucht der Asteraceae ist eine einsamige Nuss, bei welcher der Same vom Perikarp schützend umschlossen wird (Abb. 2). Dadurch hat die Samenschale, die Testa, kaum noch eine Schutzfunktion zu übernehmen und hat daher Merkmale bewahrt, die unabhängig und deshalb besonders bedeutungsvoll sind.

Die Testa zeigt besonders in ihrer Epidermis oft charakteristische Strukturen, welche meist bei den Radialwänden und der inneren Tangentialwand zu finden sind, manchmal aber auch die äußere Tangentialwand betreffen. Sie sind von einer Konstanz, die meist über Gattungsgrenzen hinausgeht; sie sind oft für ganze Subtribus charakteristisch. Andererseits lassen sich so auch einige Gattungen charakterisieren, die sich deutlich von den übrigen ihrer Subtribus unterscheiden.

Die unter der Testaepidermis liegenden Zellschichten sind im ausgereiften Zustand oft nicht mehr sichtbar zellig ausgebildet, sondern meist kollabiert. Selbst wenn sie zellig ausgebildet sind, zeigen sie nur selten Strukturen in den Zellwänden, und dann spiegeln sie meist nur die gleichen wider, wie sie bereits in der Testaepidermis zu finden waren, zumeist jedoch in einer schwächeren Ausprägung. Gerade bei reifen Früchten war oft nur noch die Testaepidermis erkennbar. Die übrige Testa war nicht mehr zu erkennen.

Aus obengenannten Gründen habe ich auf eine weitere Auswertung der inneren Schichten der Testa verzichtet. Es ist bei herbarisiertem Material äußerst schwierig, den Reifegrad der Achänen genau festzustellen. Ergebnisse zum Aufbau dieser Schichten wären deshalb für eine Verwandtschaftsanalyse in diesem Rahmen viel zu spekulativ.

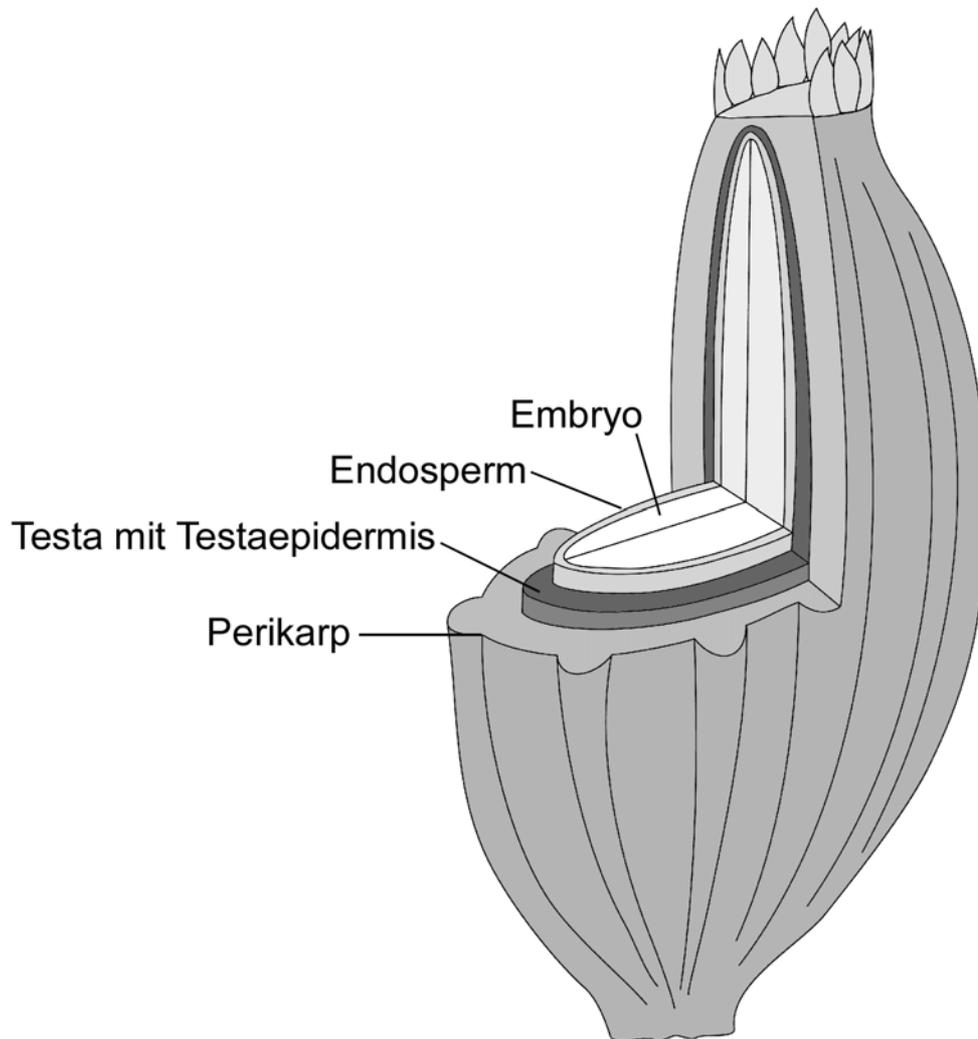


Abb. 2: Lokalisation der Testaepidermis innerhalb der Achäne

Die Testa entsteht während der Ontogenie aus dem Integument. Es ist deshalb durchaus möglich, dass Achänen keinen Embryo besitzen, die Achänen also taub sind, jedoch eine gut ausgebildete Testa haben. Diese Testae zeigen in ihrer Epidermis genau die gleichen Strukturen, wie sie auch bei voll entwickelten Achänen zu sehen sind. Gerade bei tauben Achänen ist deutlich zu erkennen, dass die Testaepidermis nicht mit dem Perikarp verwachsen ist. Dadurch, dass der Embryo fehlt, der sie sonst an das Perikarp anpressen würde, befindet sie sich locker im Inneren der Achäne ohne einen direkten Kontakt zum Perikarp.

Durch aufwändige Vergleichsuntersuchungen konnten Artefaktbildungen aufgrund der verwendeten Fixierungsmittel oder durch Verwendung von Herbar- statt Frischmaterial ausgeschlossen werden. Es ergaben sich auch keine Unterschiede in den Strukturen der Testaepidermis zwischen verschiedenen Individuen einer Art.

Die Präparationen für eine Untersuchung junger, unreifer Achänen verschiedenen Reifealters wurden nach der Ultraschallmethode mit anschließender Untersuchung im REM und der beschriebenen Anfertigung von Achänenlängsschnitten nach der hier speziell ausgearbeiteten Einbettung in Historesin für lichtmikroskopische Untersuchungen angefertigt. Die Anfertigung von solchen Achänenlängsschnitten wurde gewählt, um auch die Größe des inzwischen gebildeten Embryos feststellen zu können. Für die speziellen lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden *Taraxacum officinale* Weber in Wiggers, *Cichorium intybus* L. und *Picris hieracioides* L. gewählt.

Die Untersuchungen zeigten, dass erst, wenn sich die Testaepidermis ihrer endgültigen Größe nähert, in einem weiteren Schritt die Strukturen in den Zellwänden sichtbar werden. Bei sehr unreifen Achänen kann man deshalb noch keine Strukturen in der Testaepidermis erkennen. Die Bildung der Strukturen erfolgt dann allerdings sehr schnell; mit zunehmendem Reifegrad treten sie stärker hervor und werden sichtbar. Dabei konnten keine Veränderungen in den Strukturen während der Fruchtreife erkannt werden. Die Ausbildung der Strukturen ist bereits bei noch nicht ganz ausgewachsenen Achänen, die also noch nicht ihre Endgröße erreicht haben, abgeschlossen. Es bedeutet daher für Reihenuntersuchungen kein Problem, noch nicht ganz ausgereifte Achänen zu untersuchen. Dieser Tatbestand hat die Untersuchungen sehr erleichtert, da gerade bei herbarisierten Vertretern dieser Tribus vollkommen reife Achänen eher selten sind, da sie meist beim Sammeln und Herbarisieren abfallen würden. Andererseits konnte aber auch ein gewisses Nachreifen während des Trocknens des Pflanzenmaterials beobachtet werden. Falls man also sehr junge Früchte untersucht, dann kann das nur zur Folge haben, dass keine oder nur sehr schwache Strukturen zu erkennen sind, weil die Zellwände noch sehr schwach ausgeprägt sind. Man findet jedoch keine Strukturen, die bei einem späteren Reifezustand anders aussehen würden. Dieses Phänomen konnte besonders bei den Gattungen genutzt werden, deren Testaepidermis im vollreifen Zustand so stark verstärkt ist, dass keine Strukturen mehr zu erkennen sind. So

konnten zum Beispiel bei *Lapsana* nur bei der Untersuchung von Jugendstadien fenestrated Strukturen erkannt werden.

Bei einigen Testaepidermispräparaten, die aus wohl unreifen Achänen entstammten, treten im basalen Bereich der Testaepidermis in einigen Zellen fast retikuläre Strukturen auf, obwohl die übrigen Zellen der Testaepidermis alle dem fenestrated Typ folgten. Die retikulär strukturierten Zellen waren aber meist sehr klein und möglicherweise noch nicht ausdifferenziert. Vermutlich wurden sie von der Strukturbildungsphase während des Größenwachstums überrascht. Inwieweit es sich in diesen Fällen um natürliche Erscheinungen handelte oder um die Folgen einer Notreife, konnte nicht geklärt werden, da diese Fälle sehr selten waren. Sicherheitshalber wurden für die Untersuchung, wenn nicht anders erwähnt (so zum Beispiel bei *Launaea*), immer Ausschnitte aus dem medianen Bereich der Testaepidermis untersucht, um vergleichbare Ergebnisse zu erzielen.

Die Zellen der Testaepidermis haben nicht immer die gleiche Gestalt (GRAU, 1980). Da jedoch die Formen meist nicht charakteristisch für Gattungen oder Subtribus sind, werden Unterschiede nur im Einzelfall näher besprochen. Zumeist handelte es sich um mehr oder weniger prosenchymatische Zellen (mit gestreckten, geradwandigen Zellen) mit Übergängen hin zu parenchymatischen, isodiametrischen Formen. Nur in einem Fall, in der Gattung *Acanthocephalus*, sind die Zellen von epidermaler Gestalt mit mäandrierenden Radialwänden. In der Subtribus Scorzonerae sind sehr oft, aber nicht immer und regelmäßig, extrem lange Zellen anzutreffen, die bei entsprechender Strukturierung und Stärke der Zellwände manchmal sklerenchymatischen Charakter haben können.

Im Rahmen dieser Untersuchung und bei der Beobachtung der unterschiedlichen Strukturen in den Zellwänden habe ich mich immer wieder gefragt, ob diese Strukturen eine ökofunktionelle Bedeutung haben. Materialeinsparung durch Verdünnungen in der Testaepidermis halte ich nicht für sehr bedeutungsvoll, wenn man die Testaepidermis in Relation zum Rest der Achäne setzt. Es könnte jedoch sinnvoll sein, falls der Testaepidermis immer noch Schutzaufgaben zukommen, diese mit Hilfe von geringeren Zellwandstärken zu erfüllen, um dadurch eine beschleunigte Wasseraufnahme beim Keimungsvorgang zu ermöglichen. Auch könnte die Testaepidermis aufgrund ihrer unterschiedlichen Ausprägung einen Einfluss darauf

haben, ob der Same bereits bei einem einmaligen Niederschlag zu keimen beginnt oder ob dafür längerandauernde Niederschläge nötig sind. Zusammenhänge zwischen den unterschiedlichen Testaepidermistypen und einer Verbreitung in arideren oder humideren Gegenden der entsprechenden Gruppen konnten nicht bestätigt werden. Möglicherweise waren dies aber ausschlaggebende Argumente bei der Entstehung der verschiedenen Entwicklungslinien innerhalb der Lactuceae.

5. Die Testaepidermistypen und –varianten

5.1. Allgemeines

Unter einem Typ der Testaepidermis verstehe ich in erster Linie eine bestimmte Grundstruktur mit Verwendung immer der gleichen Strukturelemente. Kleinere Variationen bzw. leichte Abweichungen von einem Typ werden als solche beschrieben, und zwar möglichst bei der Diskussion der betroffenen Gattungen. Handelt es sich um eine weiter verbreitete, stabile Variation, so werden sie in diesem Kapitel als Unterpunkt bei dem entsprechenden Strukturtyp behandeln. Es ist nicht sinnvoll, einen neuen Typ zu kreieren, der auf Strukturelementen eines bereits beschriebenen Typs aufbaut. Das Wesentliche bei den verschiedenen Strukturen der Testaepidermis ist nämlich die Art der Struktur (z. B. Fenster, Leisten, Helices) und der Ort des Auftretens (innere oder / und äußere Tangentialwand, Radialwände). Andere Merkmale wie die absolute Größe eines Fensters oder die absolute Breite von Leisten sind für die Typisierung der Testaepidermis eher unerheblich, da für einen gewissen Strukturtyp der Testaepidermis immer das relative Verhältnis der Elemente zueinander und zur Zelle in ihrer Gesamtheit zählt. Außerdem sind sie nicht nur schwer zu erfassen, sondern unterliegen auch einer sehr großen Variationsbreite, wodurch die so gewonnenen absoluten Daten nur noch einen geringen Wert haben würden.

Für die in dieser Arbeit gezeigten Verteilungsdiagramme wurden die von einer Gattung bzw. Subtribus untersuchte Artenzahl hochgerechnet auf die jeweilige Gesamtartenzahl. Daraus ergeben sich die gezeigten Sektorenanteile. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, dass bei weiteren Untersuchungen sich die Größe der einzelnen Anteile im Diagramm noch ändern kann.

Die Zeichnungen stellen Ausschnitte aus der Testaepidermis dar, wobei die äußere Tangentialwand teilweise entfernt wurde (Ausnahme: Helicoider Typ).

5.2. Die Grundtypen

Es gibt bei den Lactuceae nur vier Grundtypen an Testaepidermisstrukturen, die mit diversen Varianten in dieser Tribus auftreten und den größten Teil abdecken (unstrukturierter Typ, fenestrater Typ, retikulater Typ, helicoider Typ). Daneben treten noch einige spezielle Strukturtypen auf, die nur bei einer oder wenigen Gattungen vorkommen und keine erkennbare Beziehung zu den übrigen Lactuceae haben. Sie werden deshalb nach der Vorstellung der Grundtypen als eigenständige Typen besprochen (Abb. 3).

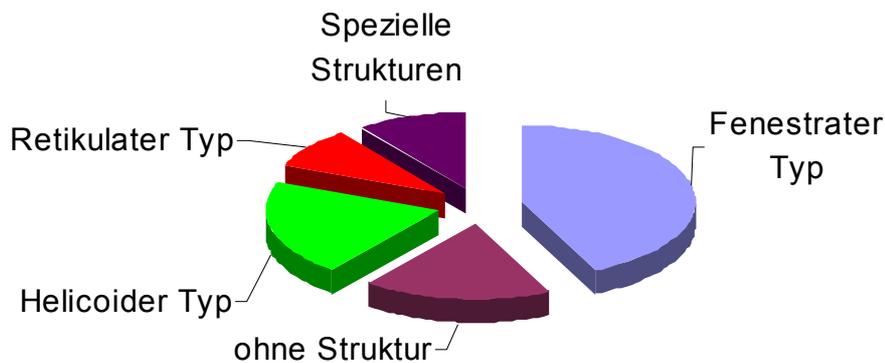


Abb. 3: Die Verteilung der Typen in der Tribus Lactuceae

5.2.1. Der unstrukturierte Testaepidermistyp

Man kann das Fehlen jeglicher Strukturen schlecht als einen einheitlichen Typ bezeichnen. Gibt es doch prinzipiell drei Möglichkeiten dafür, dass keine Strukturen zu erkennen sind (Abb. 4):

(1) Die Testaepidermiszellwände sind nur noch so schwach ausgeprägt, dass kein Spielraum mehr zur Ausbildung von Strukturen vorhanden ist. Dieser Fall scheint häufig aufzutreten: Gerade beim fenestraten Typ und seinen Varianten, die nur schwach ausgeprägt sind (also nicht die *Reichardia* – Variante!), sieht man häufiger eine solche Reduktion der Strukturen. Jedoch sei darauf hingewiesen, dass das

Fehlen einer Strukturierung sich auf diese Untersuchungsmethode (Licht- und Rasterelektronenmikroskopie) bezieht. Es ist nicht auszuschließen, dass bei anderen Untersuchungsmethoden (evt. Transmissionselektronenmikroskopie, Dünnschnitte der Zellwände) nicht doch noch Unterschiede herauszuarbeiten wären. Allerdings ist es fraglich, inwieweit man dann noch von einem für die Systematik brauchbaren Merkmal sprechen kann, wenn der Arbeitsaufwand zur Merkmalsgewinnung unverhältnismäßig stark ansteigt.

Diese Art der Reduktion habe ich beim fenestraten Typ feststellen können, nicht jedoch beim retikulaten oder helicoiden Typ oder den speziellen Strukturtypen.

(2) Eine andere Möglichkeit ist genau das Gegenteil des vorhin besprochenen Falles: Die Zellwände der Testaepidermis sind so massiv, d.h. es wurde soviel Zellwandmaterial eingebaut, dass eventuell vorhandene Strukturen überdeckt worden sind. Oft sind aber in diesem Fall die Strukturen noch in Jugendstadien der Achänen anzutreffen, solange die Zellwände der Testaepidermis nicht ausgereift sind. Konnte ich bei Jugendstadien diese Strukturen nachweisen (z. B. *Aposeris foetida* (L.) Less., *Lapsana communis* L.), die zumeist dem fenestraten Typ entsprachen, so habe ich diese Gattungen unter diesem Typ aufgeführt, jedoch extra vermerkt, dass es sich um einen Sonderfall handelt. Denn es widerstrebt mir, Strukturen eines Jugendstadiums mit denen einer ausgereiften Achäne zu vergleichen, obwohl ich zeigen konnte (siehe 4. Die Testaepidermis), dass, wenn Strukturen sichtbar werden, diese sich mit zunehmendem Reifealter nur noch in der Deutlichkeit ändern, jedoch nicht mehr in der Art der Struktur.

(3) Der dritte Fall, der anzunehmen ist, ist der, dass die Testaepidermis tatsächlich keine Strukturen zeigt. Sind die Zellwände nicht extrem gebaut (zu stark oder zu schwach ausgebildet), dann kann man von einem solchen Fall ausgehen. Die Strukturen von *Hyoseris* (Abb. 52) sind ein gutes Beispiel dafür.

Wie das Diagramm (Abb. 5) zeigt, kann es prinzipiell in fast allen Subtribus zum Fehlen jeglicher Strukturen in der Testaepidermis kommen. Es ist meist jedoch sehr schwierig, diese Fällen den oben genannten hypothetischen Ursachen zuzuordnen.

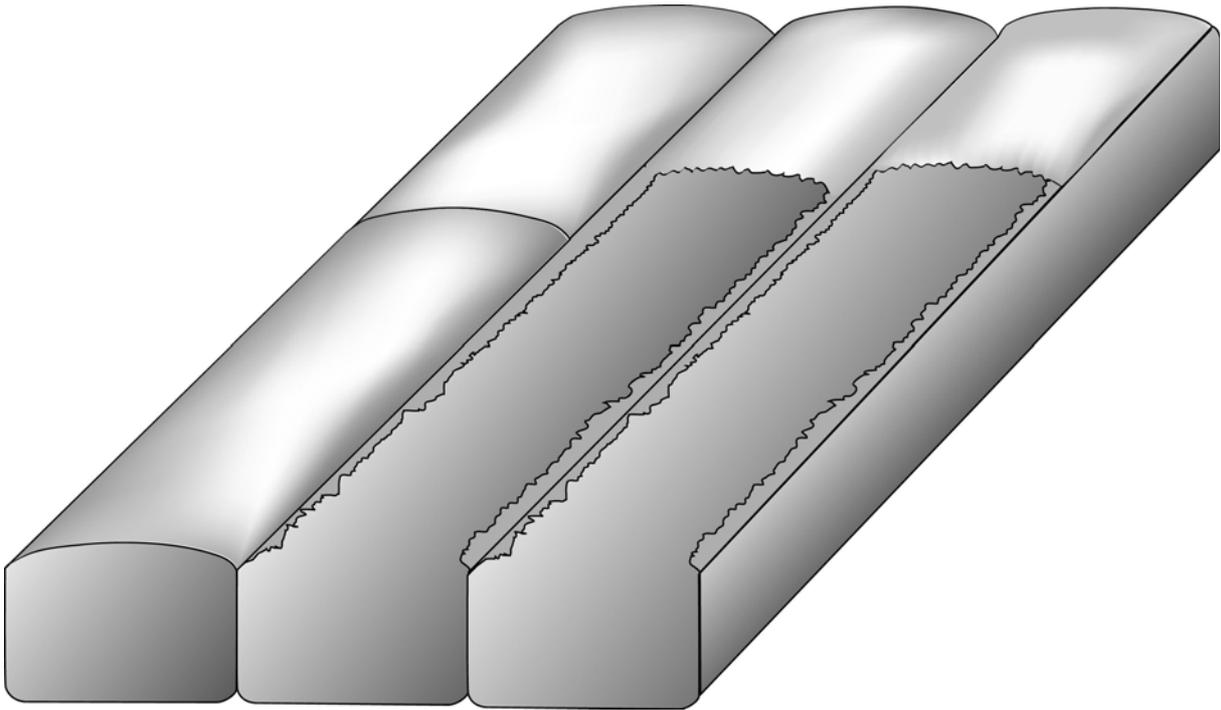


Abb. 4: Der unstrukturierte Typ

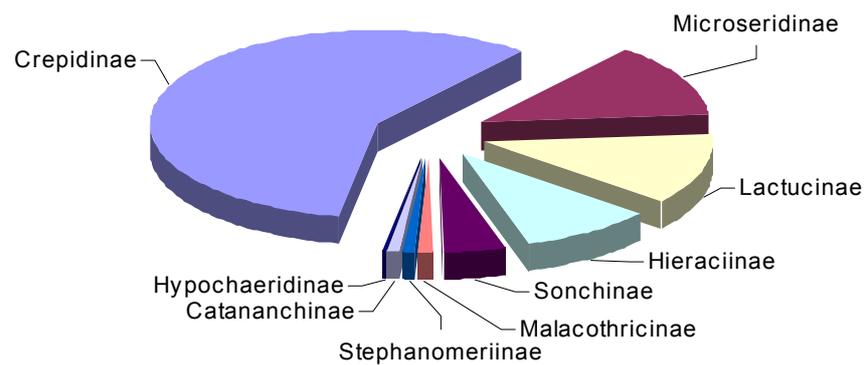


Abb. 5: Der jeweilige Anteil der verschiedenen Subtribus am unstrukturierten Typ in der Tribus Lactuceae

5.2.2. Der fenestrated Typ

Wohl der häufigste Strukturtyp, der in den Lactuceae auftritt, ist der fenestrated Typ (Abb. 6). Er setzt sich zum größten Teil aus den Vertretern der Subtribus Crepidinae, Hieraciinae, Lactucinae und Sonchinae zusammen (Abb. 7). Obwohl es unterschiedliche Ausprägungen dieser Strukturen gibt, haben sie doch alle eine Reihe von Gemeinsamkeiten:

Als wesentliches Strukturelement treten „Fenster“ auf: Dabei handelt es sich um Verdünnungen in der Zellwand von mehr oder weniger kreisförmiger Gestalt, die zumeist in den Radialwänden auftreten. Die Radialwände sind von unterschiedlich starker Dicke gebaut. Sie zeigen fenesterartige Verdünnungen. Diese Fenster sind meist rund oder elliptisch und meist so groß, dass nur eine Reihe solcher Fenster in den Radialwänden zu finden ist (z. B. *Reichardia* – Variante).

Die innere Tangentialwand ist nicht strukturiert. Nur selten passiert es, dass sich einzelne Fenster von der Radialwand in die innere Tangentialwand hineinziehen.

Die äußere Tangentialwand ist, bis auf die *Lactuca* – Variante, auch nicht strukturiert und meist sehr dünn.

Besonders auffällige und gut voneinander zu unterscheidende Varianten des fenestrated Typs habe ich eigens benannt. Ansonsten habe ich die Strukturen als fenestrated Typ bezeichnet und noch eventuelle Besonderheiten bei den entsprechenden Gattungen aufgeführt. Obwohl alle diese Fensterstrukturen sehr viel gemeinsam haben, so würde doch ein erheblicher Teil der Information verloren gehen, wenn man sie alle in einen Strukturtyp pressen würde. Deshalb wähle ich diese vielleicht etwas umständlichere, aber doch dem Informationsgehalt angepasste Form der Gliederung der Typen. Für zukünftige Arbeiten mögen nämlich diese Feinheiten interessante Hinweise sein.

Der fenestrated Typ kommt mit entsprechenden Modifikationen in allen Subtribus der Lactuceae vor. Jedoch möchte ich auf den Spezialfall, der bei den Scorzonarinae auftritt, bei der Besprechung der Gattung *Scorzonera* näher eingehen, da es sich um einen Spezialfall des helicoiden Typs handelt.

Im Lichtmikroskop sieht man in den Radialwänden der Testaeperidermis perlschnurartige Verstärkungen, welche von den Stegen zwischen den Fenstern herrühren.

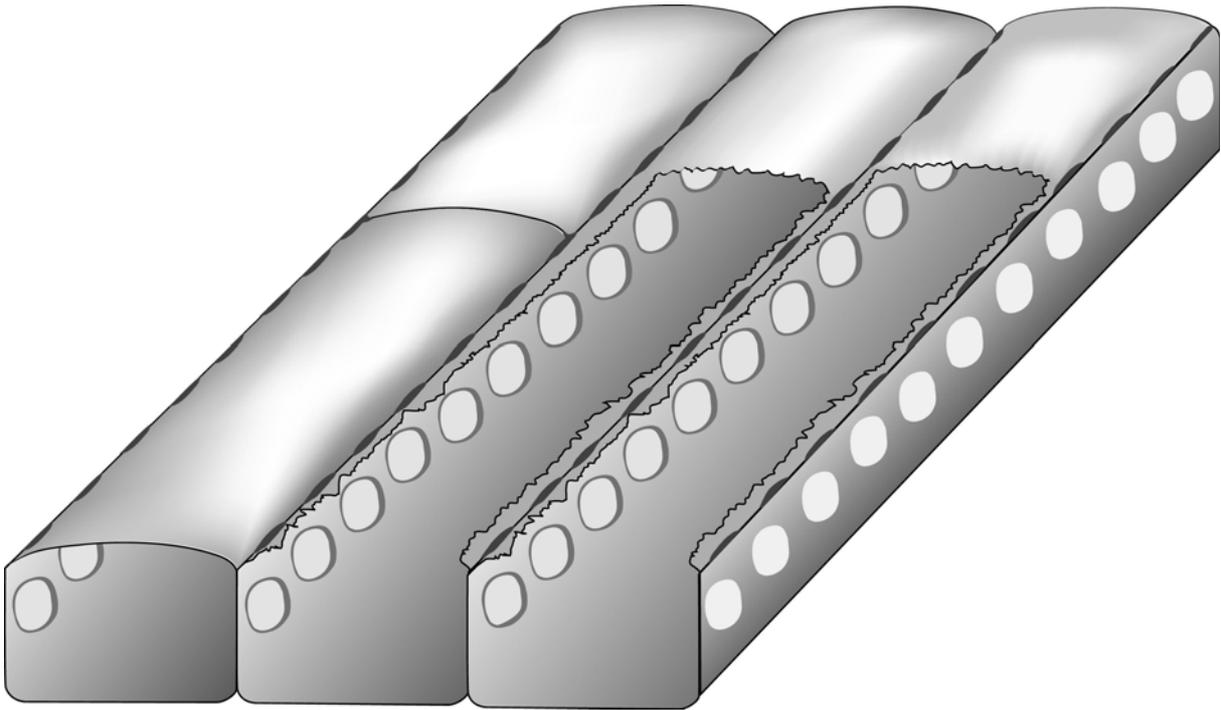


Abb. 6: Der fenestrated Typ

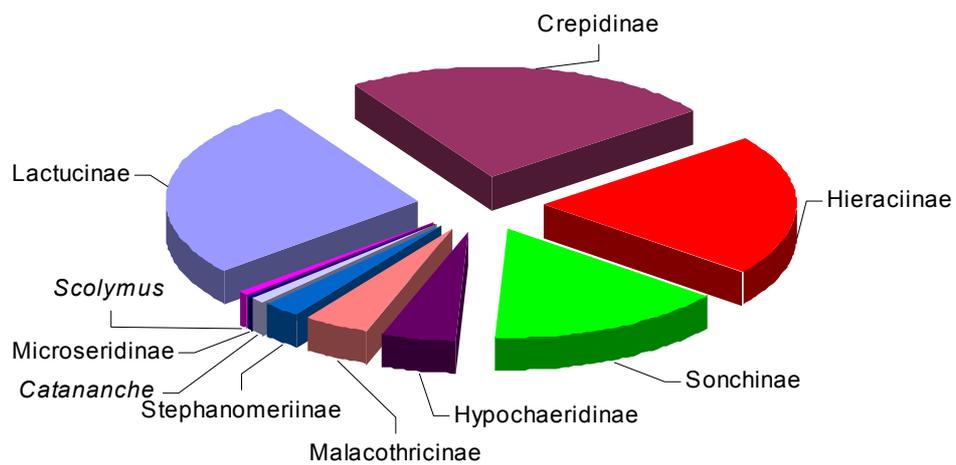


Abb. 7: Der jeweilige Anteil der verschiedenen Subtribus und Gattungen am fenestraten Typ in der Tribus Lactuceae

Ich möchte nun auf einige besonders charakteristische Formen des fenestraten Typs näher eingehen:

5.2.2.1. Reichardia – Variante

(Abb. 121)

Die Gattung *Reichardia* zeigt den wohl am deutlichsten strukturierten fenestraten Typ, da der Stärkenunterschied der Zellwand zwischen Fenster- und Nicht-Fenster-Bereich sehr groß ist.

Die Radialwände sind extrem stark strukturiert: sie sind von ganz deutlichen, sehr regelmäßigen und sehr großen, meist runden Fenstern durchbrochen. Ihr Durchmesser entspricht ungefähr der Höhenausdehnung der Radialwand. Die innere Tangentialwand ist deutlich ausgeprägt, aber nie strukturiert. Die äußere Tangentialwand ist auch nicht strukturiert, aber viel zarter ausgeprägt.

5.2.2.2. Hieracium – Variante

(Abb. 50, 51)

Dies ist die gewöhnlichste Ausprägung des fenestraten Typs. Die Zellwände, insbesondere die Radialwände, sind zwar deutlich, aber nicht allzu sehr verstärkt. Aufgrund der damit verringerten Möglichkeit, Kontraste zu bilden, treten die Fenster nicht so deutlich hervor wie bei der *Reichardia* – Variante. Sie entsprechen dieser aber in Form und Anordnung. Dieser Typ ist z. B. bei den Gattungen *Hieracium* und *Pilosella* (Hieraciinae) anzutreffen.

5.2.2.3. Sonchus – Variante

(Abb. 122, 123)

Die Zellwände, insbesondere die äußere Tangentialwand, sind meist relativ zart gebaut, die Strukturen sind von fenestratem Typ, aber nicht sehr deutlich ausgeprägt, wobei aber die Radialwände typischerweise zumeist unregelmäßig in Bezug auf die Größe und Anordnung der Fenster strukturiert sind. Die *Sonchus* – Variante zeigt somit eine etwas unregelmäßige Bauweise: die Fenster sind eigentlich nicht einreihig, sondern mehr oder weniger zufällig in den Radialwänden verstreut.

5.2.2.4. Lactuca – Variante

(Abb. 76, 77, 78)

Die Ausprägung der Zellwände und deren Strukturierung ist im Allgemeinen sehr schwach. Auch hier sind die Radialwände mit großen, regelmäßigen Fenstern ausgestattet. Jedoch ist die äußere Tangentialwand mit leichten Spangen verstärkt, die aber oft nur angedeutet sind. Die Spangen wachsen aus den verstärkten Bereichen zwischen den Fenstern in den Radialwänden in die äußere Tangentialwand hinein. Da diese spangenartige Verstärkung sehr schwach ist, ist sie auch nicht immer im REM zu erkennen. Es empfiehlt sich, ein wenig mit dem Neigungswinkel des Präparats und der Beschleunigungsspannung zu experimentieren. Die Strukturen werden vor allem dann sichtbar, wenn man sich bei der Betrachtung sehr hoher Beschleunigungsspannungen (ca. 30 kV) bedienen und sich so Durchstrahlungseffekte zu Nutze machen kann.

5.2.3. Der retikuläre Typ

Dieser Typ (Abb. 8) ist charakteristisch für einen Teil der Hypochaeridinae und der Sektion *Krigia* der Gattung *Krigia* (Abb. 9). Die äußere Tangentialwand ist unstrukturiert und sehr dünn. Die Radialwände und die innere Tangentialwand sind im Allgemeinen sehr deutlich verstärkt, aber von kleinen Fenstern durchbrochen. Diese Fenster sind in Form und Größe sehr variabel. Die Form ist im Allgemeinen rundlich oder ellipsoid, der Durchmesser aber nie so groß wie beim fenestrierten Typ und seinen Modifikationen.

Es gibt also in den strukturierten Zellwänden einerseits Fenster, andererseits die Stege zwischen den Fenstern. Dadurch entsteht der Gesamteindruck eines Netzes.

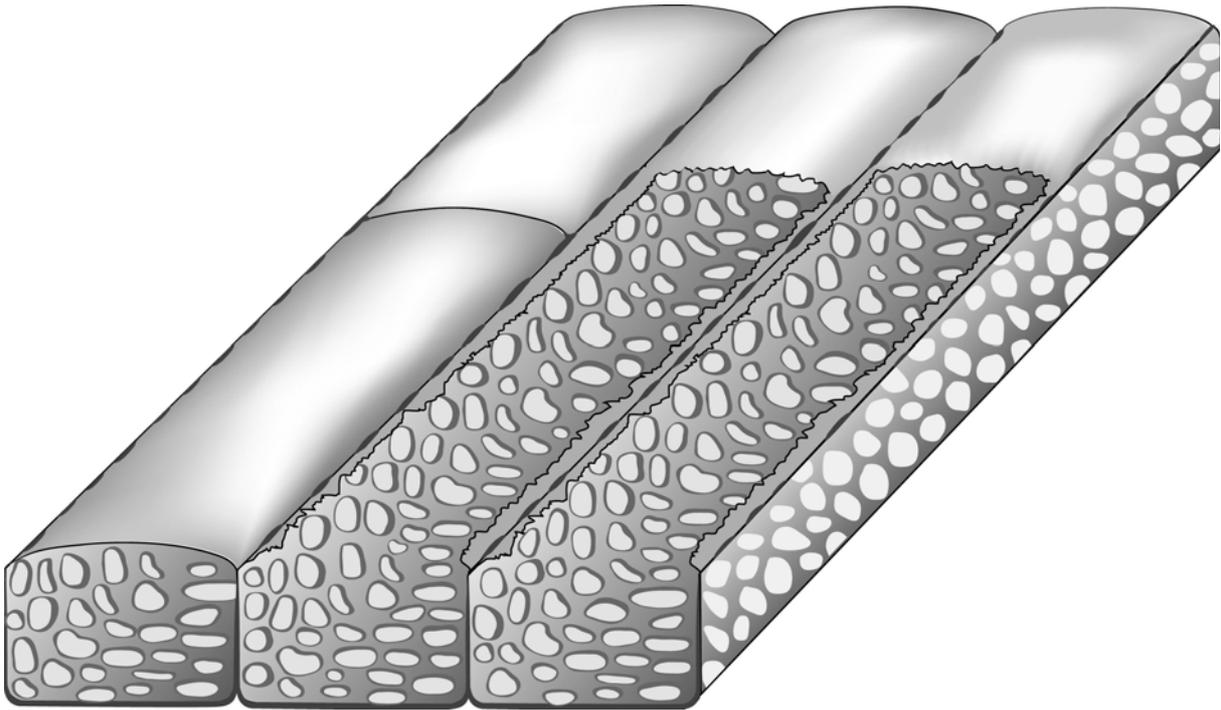


Abb. 8: Der retikulatte Typ

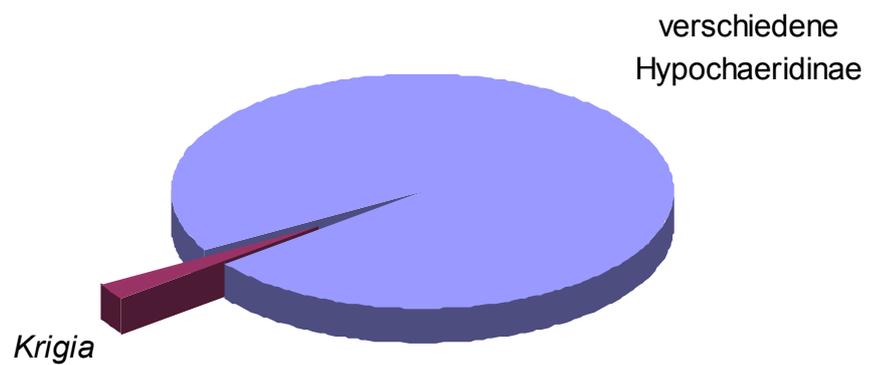


Abb. 9: Der jeweilige Anteil der verschiedenen Taxa am retikulaten Typ in der Tribus Lactuceae

5.2.4. Der helicoide Typ

Der helicoide Typ (Abb. 10) ist charakteristisch für die Scorzonerinae. Auffällig ist, dass die Zellen meist extrem langgestreckt sind. Die Strukturierung betrifft alle Zellwände. Es handelt sich dabei um eine (*Epilasia*) bis viele (z. B. *Tragopogon*) Helices, die sich an den Zellwänden entlang winden. Meist handelt es sich um linksdrehende Helices. Die Grenzen zwischen den Radialwänden und den Tangentialwänden verschwinden dabei sehr oft. Je größer die Anzahl der in einer Zelle gleichzeitig verlaufenden Helices ist, desto filigraner sind sie und desto schwächer wird die Strukturierung und gleichzeitig wird die Strecke, welche die Helix für eine volle Umdrehung benötigt, größer. Sinkt jedoch die Anzahl der Helices, die parallel nebeneinander die Zellwände verstärken, so steigt dafür die Anzahl der Windungen pro zurückgelegter Wegstrecke. Dieser Typ tritt außer bei den Scorzonerinae nur noch bei der monotypischen Gattung *Rothmaleria* auf (Abb. 11). Im Wesentlichen können hier drei Varianten voneinander unterschieden werden, die hier kurz vorgestellt werden. Die Abwandlungen des helicoiden Typs in der Gattung *Scorzonera* werden dort besprochen.

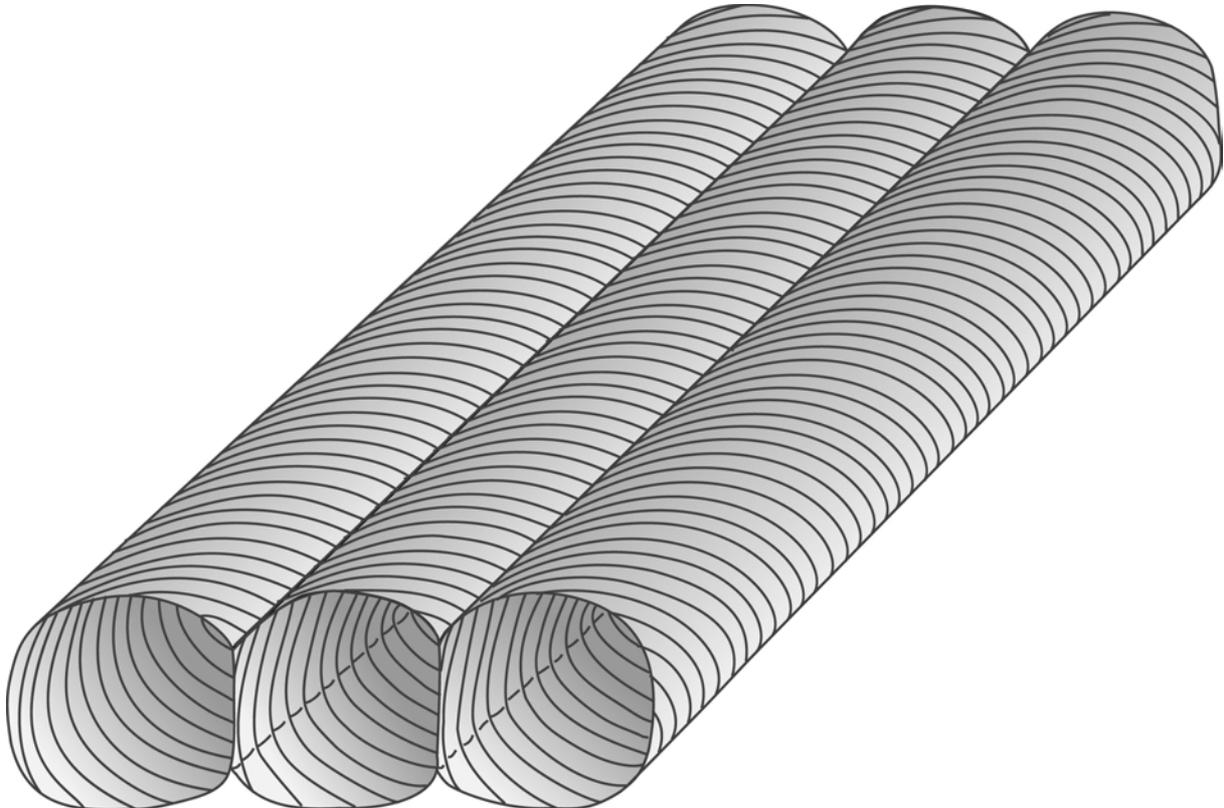


Abb. 10: Der helicoide Typ

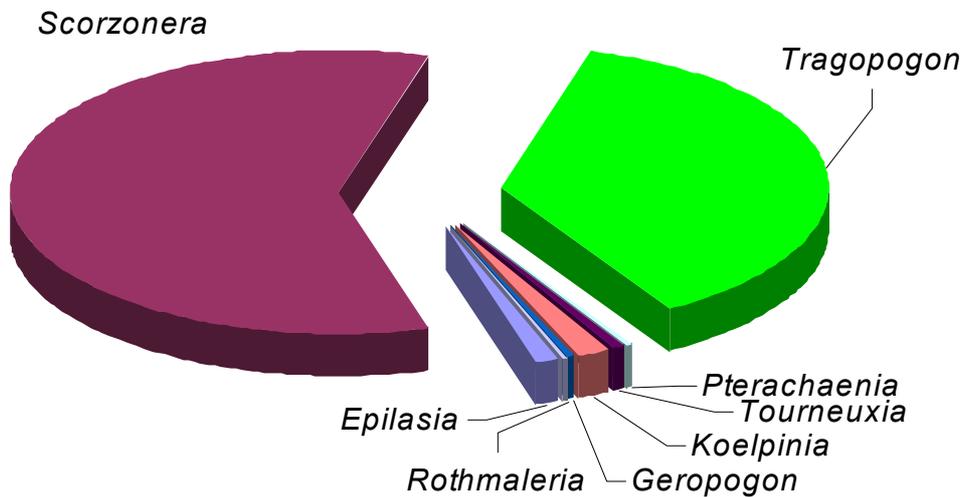


Abb. 11: Der jeweilige Anteil der verschiedenen Gattungen am helicoiden Typ in der Tribus Lactuceae

5.2.4.1. Epilasia – Variante

(Abb. 105, 106)

Die Vertreter der Gattung *Epilasia* (Scorzonerinae) zeigen in den Strukturen der Testaepidermis ebenfalls das helicoide Prinzip, jedoch verstärkt nur eine einzige Helix, die zudem noch äußerst massiv ausgebildet ist, die Zellwände.

5.2.4.2. Tragopogon – Variante

(Abb. 115)

Hier kommt ebenfalls das helicoide Prinzip ganz deutlich zum Ausdruck, jedoch handelt es sich um sehr viele, gemeinsam in den Zellwänden parallel verlaufende Helices, die zudem meist noch sehr filigran gebaut sind.

5.2.4.3. Pterachaenia – Variante

(Abb. 109)

Ebenfalls schraubig gebaut, sind bei diesem Testaepidermistyp die Abstände zwischen den einzelnen Helices deutlich größer als bei der *Tragopogon* – Variante. Damit geht einher, dass die Zellwände nur durch wenige Helices ausgekleidet sind. Ganz deutlich kann man erkennen, dass die Helices zum Teil miteinander vernetzt sind. Diese Variante tritt neben *Pterachaenia* noch bei *Tourneuxia* (Scorzonerinae) und bei *Rothmaleria* (Catananchinae) auf.

5.3. Spezielle Strukturtypen

Neben den zuvor besprochenen vier Haupttypen gibt es einige ganz spezielle Strukturtypen, die sich nicht diesen zuordnen lassen. Diese sind in ihrer Verbreitung sehr stark begrenzt und oft typisch für nur eine Gattung. Es sind dies die Strukturen der Gattungen *Cichorium* [nach BREMER (1994) ohne Subtribuszuordnung], *Taraxacum* (Crepidinae), *Lapsanastrum* (Crepidinae), *Pyrrhopappus* (Microseridinae) und der Sektion *Cymbia* der Gattung *Krigia* (Microseridinae).

5.3.1. Cichorium – Typ

Der *Cichorium* – Typ (Abb. 12) hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem retikulaten Typ. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert und sehr dünn, während die Radialwände und die innere Tangentialwand von einem System von Leisten durchzogen sind. Die Leisten ziehen sich meist von der einen Radialwand über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinauf und bilden dabei ständig Brücken zu anderen Leisten. Es entsteht der Eindruck eines Netzes mit extrem langgezogenen, schmalen Maschen (Abb. 17, 18).

Bei *Cichorium bottae* Deflers folgen die Leisten keiner bestimmten Orientierung; es entstehen des öfteren auch fingerbeerenartige Muster. Außerdem scheint die äußere Tangentialwand ebenfalls auf diese Weise, aber extrem schwach, strukturiert zu sein (Abb. 19).

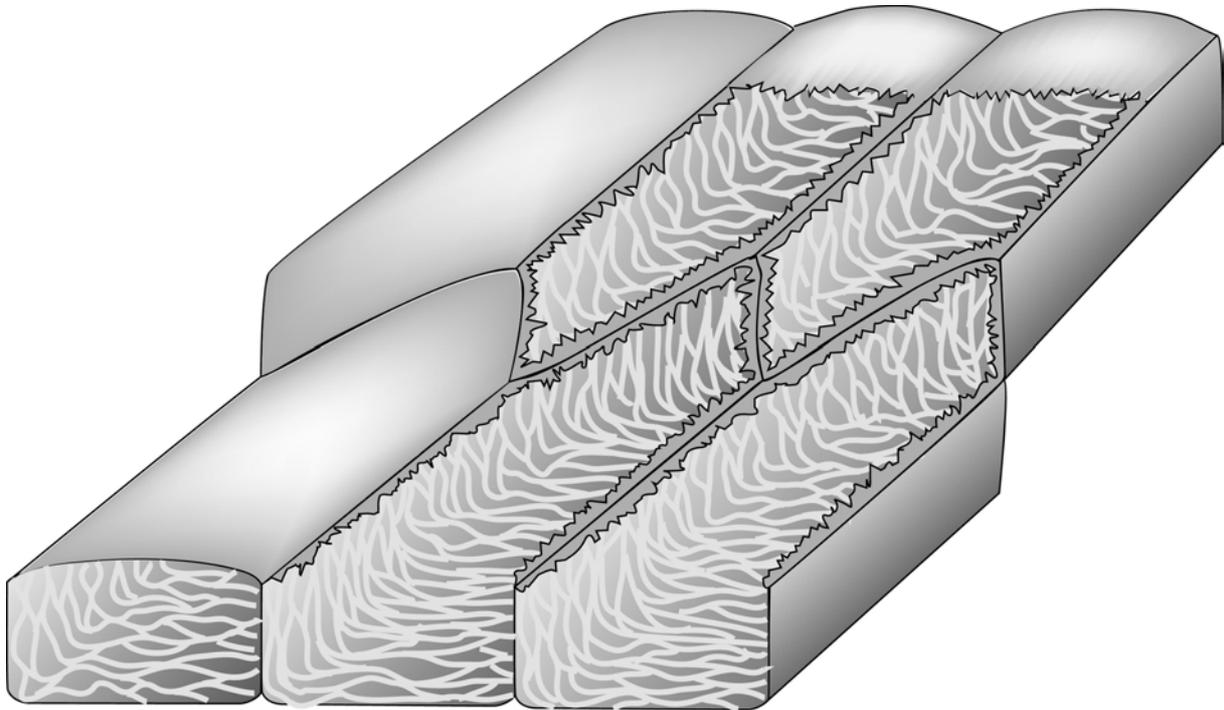


Abb. 12: Der *Cichorium* – Typ

5.3.2. Taraxacum – Typ

In den Radialwänden liegen Fenster, die von Leisten umflossen werden. Diese Leisten ziehen sich dann über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinüber. Die Leisten sind nur sehr selten vernetzt. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert. Dieser Strukturtyp kommt nur bei *Taraxacum* vor (Abb. 13, 41).

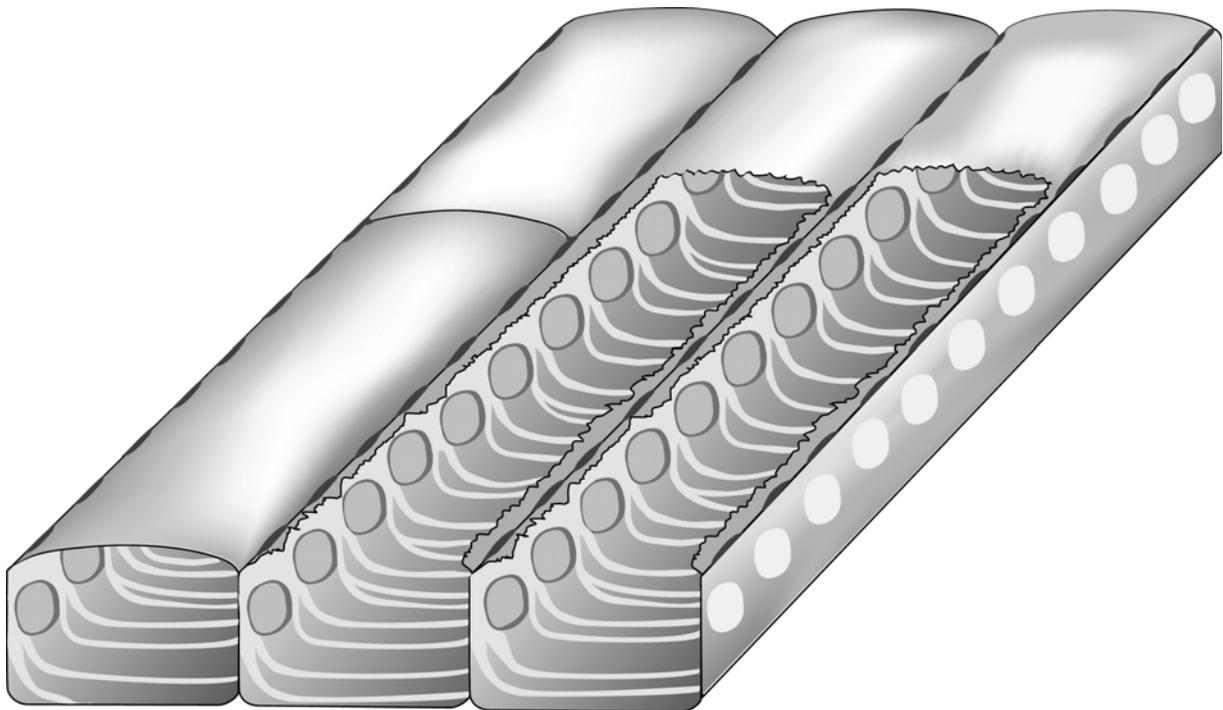


Abb. 13: Der *Taraxacum* – Typ

5.3.3. Lapsanastrum – Typ

Die Testaepidermis ist hier sehr deutlich strukturiert: Leisten ziehen sich hier von der einen Radialwand über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinüber. Diese Leisten sind außerdem etwas miteinander vernetzt. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert. Die Zellen sind aber wesentlich längergestreckt (Breite : Länge ca. 1 : 10) als beim *Cichorium* – Typ (Breite : Länge ca. 1 : 2). Die Leisten sind außerdem wesentlich fester gebaut und nicht so filigran wie beim *Cichorium* – Typ. Dieser Typ tritt in der Gattung *Lapsanastrum* (Abb. 14, 39, 40) und bei *Youngia japonica* (L.) DC. auf (Abb. 43).

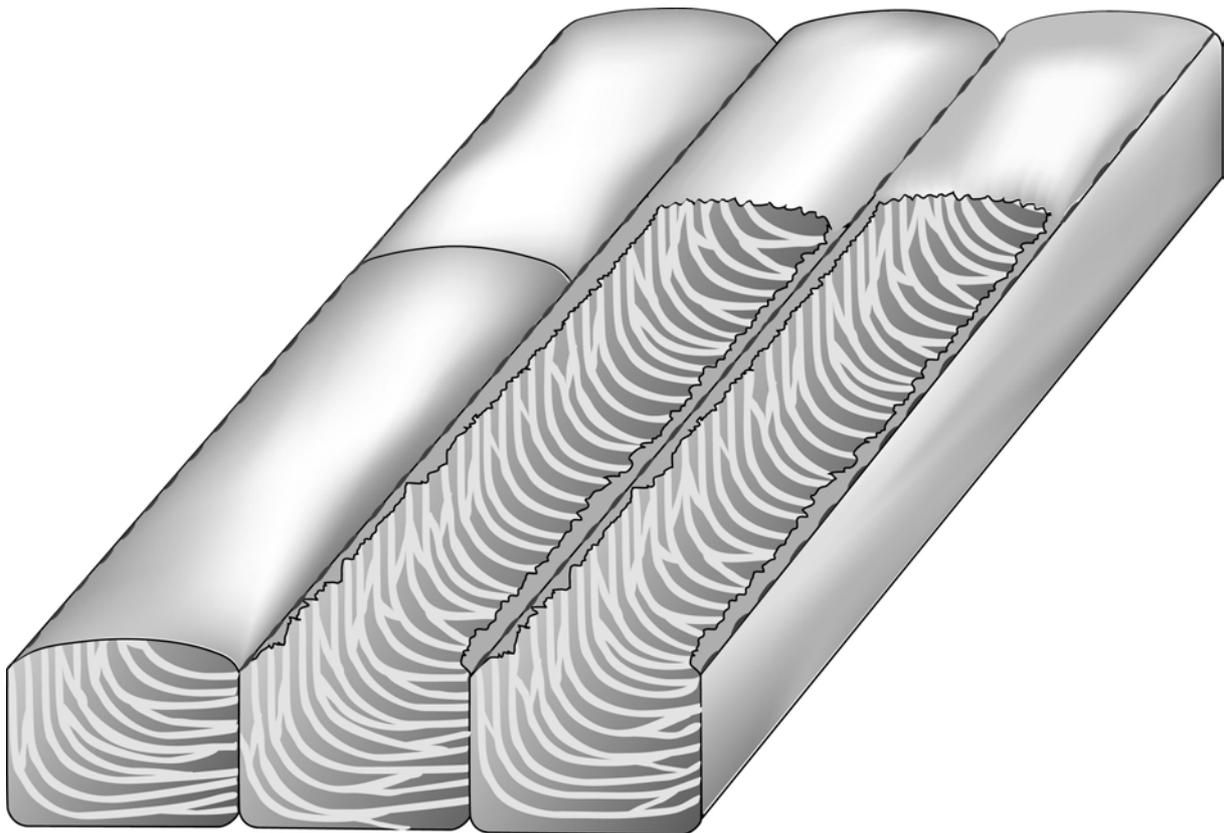


Abb. 14: Der *Lapsanastrum* – Typ

5.3.4. *Krigia wrightii* – Typ

Die Testaepidermiszellen sind stark flachgedrückt, die Höhe der Zelle ist bedingt durch die Höhe der Radialwände sehr gering im Vergleich zur Breite der Zelle. Über die innere Tangentialwand ziehen sich von der einen zur anderen Radialwand Spangen hinüber, die manchmal leicht miteinander vernetzt sein können. Durch die geringe Höhe der Radialwände ergeben sich nahezu fensterartige Strukturen. Genaueres zu diesen Strukturen wird bei der Diskussion der Gattung *Krigia* gesagt. Diesen Typ findet man in der Sektion *Cymbia* der Gattung *Krigia* (Microseridinae). (Abb. 15, 95).

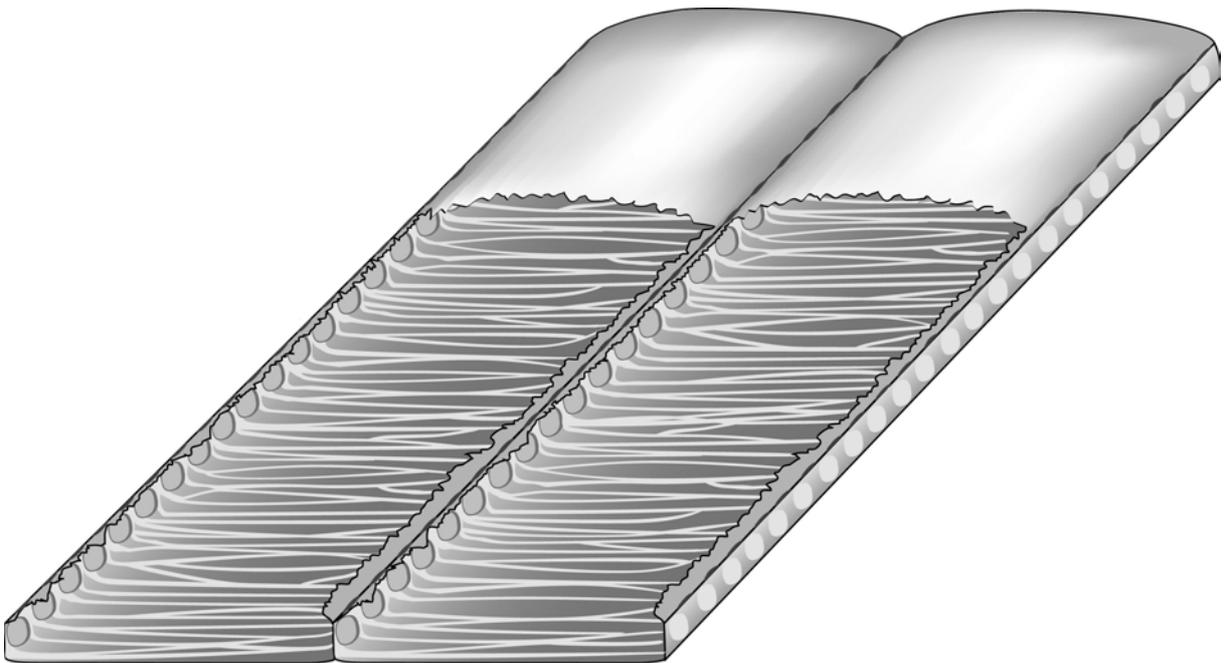


Abb. 15: Der *Krigia wrightii* – Typ

5.3.5. Pyrrhopappus – Typ

Dieser Typ der Testaeperidermis zeigt eine Strukturierung aller Zellwände. Die Strukturen sind zusammengesetzt aus einer Mischung von einem Netz, aus Spangen und aus Bögen, die Schleifen bilden. Zumeist sehr filigrane Leisten bilden eine unregelmäßig bogige Spielart eines retikulaten Typs. Die äußere Tangentialwand zeigt weniger verzweigte Strukturen; hier herrschen spangenartige Strukturen vor, die jedoch nur selten vernetzt sind (Abb. 16, 102, 103).

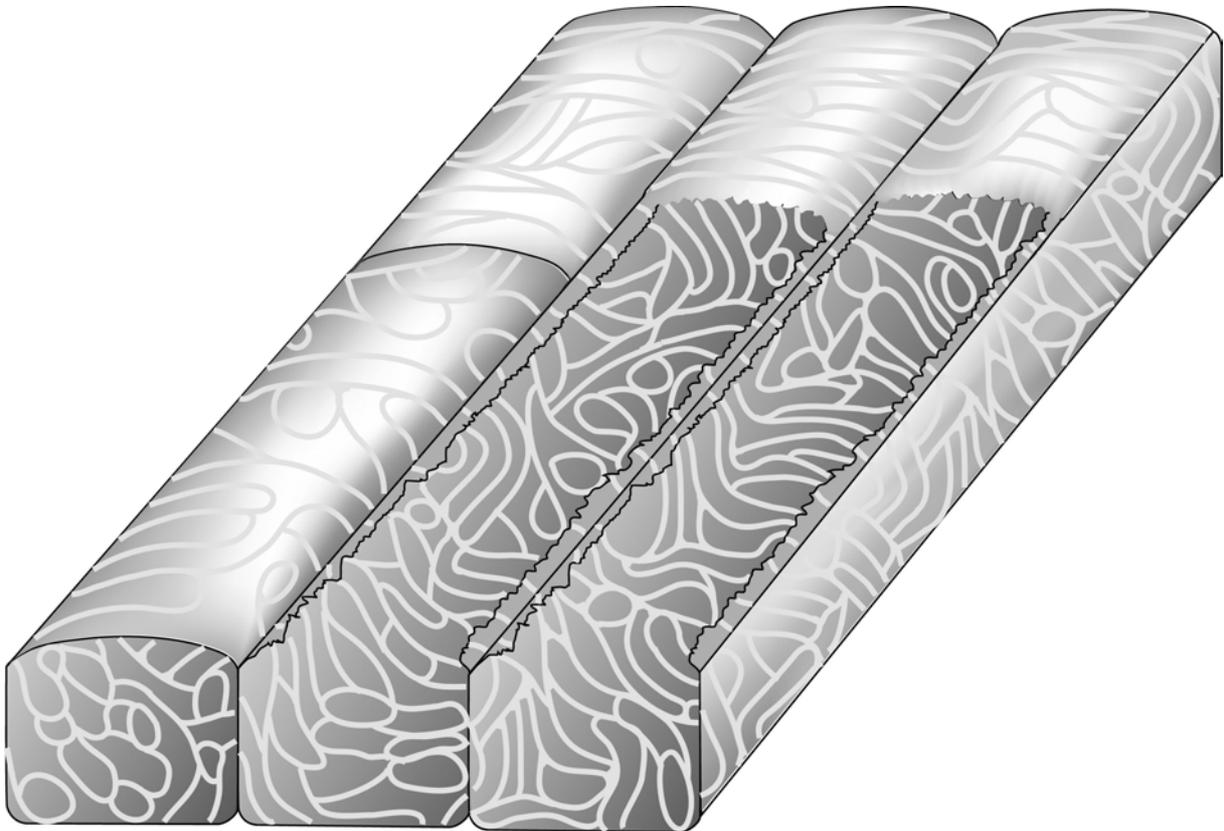


Abb. 16: Der *Pyrrhopappus* – Typ

6. Material und Methoden

Das Hauptziel der Präparation war das Öffnen der Testaepidermiszellen, um einen Einblick in die Zellen und um die Möglichkeit zu erhalten, die Zellwandstrukturen zu beobachten. Außerdem war es sehr wichtig, die Zellen innerhalb des Gewebeverbandes zu untersuchen, um Aussagen über die Lage der Zellwandstrukturen machen zu können. Des Weiteren dürfen die Zellwände nicht von störendem Zellinhalt verdeckt sein. Aufgrund der meist schwach ausgebildeten äußeren Tangentialwand bot sich eine Entfernung dieser an, wobei es nötig war, immer auch Präparate zu haben, bei welchen die äußere Tangentialwand noch intakt war, um eine Aussage über deren Strukturierung machen zu können.

Erreicht wurden diese Ziele durch die Behandlung der Testaepidermis mit Ultraschall und in Sonderfällen durch Anfertigen von Schnitten mit dem Gefriermikrotom. Des Weiteren wurden Achänenquerschnitte für die Rasterelektronenmikroskopie angefertigt. Für die Untersuchung von Jugendstadien mit dem Lichtmikroskop wurde eine Technik zur Anfertigung von Historesinschnitten ausgearbeitet.

Präparationen für die Rasterelektronenmikroskopie:

Öffnung der Testaepidermiszellen mit Ultraschall:

Einzelne, möglichst reife Achänen wurden dem Herbarbeleg mit größter Sorgfalt entnommen. Untersucht wurden stets mehrere Achänen einer Pflanze und falls möglich, aus mehreren Köpfchen. Sie wurden dann in 1,5 ml fassende, durchsichtige Reagiergefäße von Sarstedt aus Polypropylen (No. 72.690.550) gegeben, mit einem Tropfen Detergenz versetzt und mit 10%iger Kaliumhydroxidlösung (KOH – Lösung) aufgefüllt. Danach lässt man sie mindestens 2 h, besser über Nacht, quellen. Dies erleichtert das spätere Isolieren der Testa und hydrolysiert den größten Teil des Zellinhalts. Paralleluntersuchungen an nicht fixierten oder nicht mit KOH – Lösung behandelten Präparaten (die allerdings sehr aufwändig herzustellen waren) ergaben keine Hinweise auf Artefaktbildung in den Strukturen der Zellwände durch diese Reagenzien.

Falls Frischmaterial untersucht wurde, wurde es vor der Behandlung mit 10%iger KOH – Lösung bereits mit einer 3%igen Glutardialdehyd – Lösung in 0,15 m Phosphatpuffer (pH ca. 7) mindestens einen Tag lang vorfixiert. Somit konnte auch auf längeren Exkursionen gesammeltes und so fixiertes Material untersucht werden. Die Achänen wurden dann mit aqua dest. gewaschen und wie Herbarmaterial mit 10%iger KOH – Lösung weiterbehandelt. Ab hier waren die Präparationswege wieder dieselben.

Die Achänen wurden dann kurz mit aqua dest. gespült und auf einem Objektträger in etwas aqua dest., welches mit einem Detergenz versetzt wurde, aufpräpariert. Das Detergenz, welches ein handelsübliches Spülmittel sein kann, ermöglicht ein leichteres Präparieren, da Oberflächenspannungseffekte am Präparierbesteck reduziert werden. Die Testa wurde dann unter dem Binokular (Leica MZ6) isoliert. Die Achänenbestandteile wurden unter dem Lichtmikroskop (Wild, M20EB) bei 100–400 facher Vergrößerung identifiziert und dann die Testa in 3%iger Glutardialdehyd – Lösung in einem 0,15 m Phosphatpuffer (pH ca. 7) für mindestens 2 h, besser über Nacht, fixiert [verändert nach: OHNSORGE & HOLM (1978), NAGL (1981)]. Für die Fixierung genügte das günstigere Glutardialdehyd „zur Synthese“; das wesentlich teurere Glutardialdehyd „für die Elektronenmikroskopie“ brachte in diesem Fall keine besseren Ergebnisse, da wohl die zu untersuchenden Strukturen, zum größten Teil aus Cellulose bestehend, sehr stabil sind.

Durch die Fixierung der Testaepidermis wurde das Präparat gehärtet und somit brüchiger, was bei der späteren Ultraschallbehandlung von größter Bedeutung ist, weil erst bei einer gewissen Steifigkeit der Zellwände diese der Belastung nicht mehr standhalten können und somit meist aufbrechen.

Die fixierten Objekte werden dann mit aqua dest., versetzt mit einem Detergenz, gewaschen, in ein gut 2 ml fassendes Glasgefäß (Flachbodenglas mit Spiegelboden, AR–Klarglas, Höhe 52,5 mm, Durchmesser 8,0 mm, Wandstärke 0,5 mm) mit ca. 1,5 ml aqua dest. mit Detergenz umgefüllt. Die Probe wird dann, an einem Faden befestigt, in ein Ultraschallbad (Bandelin, Sonorex TK52, 60 kHz, 80/160W HF – Leistung) eingehängt und für wenige Sekunden bis einige Minuten, je nach Festigkeit und Elastizität der Probe, dem Ultraschall ausgesetzt. Es ist sinnvoll, gewisse Stellen im Ultraschallbad zu suchen, bei denen die Resonanz der Proben und damit ihrer Energieaufnahme am größten ist.

Bei sehr empfindlichen Materialien, also Testae mit sehr schwach ausgebildeten Zellwänden, empfiehlt sich eine Ultraschallbehandlung im Reagiergefäß aus Polypropylen, da der Kunststoff bereits einen gewissen Teil der Energie absorbiert. Man erkennt das auch an der Erwärmung des Kunststoffes während der Ultraschallbehandlung.

Ein ähnliches Ultraschallgerät, aber mit einer Frequenz von nur 35 kHz, führte zu größeren Zerstörungen am gesamten Gewebe, ohne die äußere Tangentialwand selektiv zu entfernen.

Wichtig ist bei dieser Behandlung eine wiederholte Sichtkontrolle der Probe im Gegenlicht. Es ist empfehlenswert, nicht alle Stücke der isolierten Testae der gleichen Behandlungszeit zu unterwerfen, sondern ca. drei unterschiedlich lange Zeiten zu wählen. Der erste Teil ist sofort zu entnehmen, nachdem der Inhalt des Glasgefäßes eine fast unmerklichen Trübung zeigt. Die Behandlungszeiten bewegen sich im Zeitrahmen von einigen Sekunden bis zu wenigen Minuten.

Die Präparate werden wieder in die Reagiergefäße überführt und dort mit einer Acetonreihe entwässert (je 15 min: 15, 30, 50, 80, 100%, noch 2 mal 100%). Anschließend werden die Proben mit Kohlendioxid [CO₂] am kritischen Punkt getrocknet. Nach Montieren der Präparate auf Aluminium-Probenteller mittels Leit-Tabs (ein auf die Größe des Probentellers zugeschnittenes, elektrisch leitendes doppelseitiges Klebeband, Firma Plano, Artikel G3347) werden sie in einem BAL-TEC SCD 050 Sputter Coater 80 s lang mit Platin „besputtert“. Später stellte sich heraus, dass 120 s „besputtern“ mit Gold (selbes Gerät, die Proben wurden aber zusätzlich während des „Besputterns“ mit einem Planetengetriebe bewegt) bessere Ergebnisse hervorbringt, da damit fast keine Störungen durch Aufladungen mehr auftraten. Sonstige Veränderungen an den Ergebnissen konnten im Zuge von Paralleluntersuchungen des gleichen Materials nicht beobachtet werden.

Diese Präparationsmethode bietet einen großen Vorteil gegenüber Gefrierbrüchen in flüssigem Stickstoff, welche nur eine geringe Ausbeute an geöffneten Zellen liefern bzw. da bei zu starker Zerkleinerung nicht mehr erkannt werden kann, wie die Zellen innerhalb der Testae-epidermis orientiert waren. Außerdem waren die geöffneten Zellen meist noch durch denaturierten Zellinhalt verunreinigt.

Der größte Teil der Präparate wurde in einem Rasterelektronenmikroskop LEO 438VP, ein kleinerer Teil in einem LEO 962 untersucht.

Zur Bilderzeugung wurden Sekundärelektronen verwendet. Der Arbeitsabstand lag bei zumeist 7–15 mm, die Beschleunigungsspannung zumeist bei 10–15 kV, vereinzelt waren aber auch Spannungen bis 5 kV bzw. bis 30 kV von Vorteil.

Daneben wurden auch ständig Präparate untersucht, die keinem Ultraschall ausgesetzt waren, um die äußere Tangentialwand untersuchen zu können.

Versuche, die Zellwand zu kontrastieren, um Unterschiede in der Struktur herauszuarbeiten, haben zu keiner erkennbaren Verbesserung des Bildes beigetragen. Die sehr dünne Zellwand mit Hauptbestandteil Cellulose als hochpolymeres Molekül bietet zu wenige Vernetzungsmöglichkeiten mit Kontrastierungsreagenzien, ohne die Struktur der Zellwand erheblich zu gefährden. Wesentlich effektiver ist das Drehen bzw. Kippen der Proben im REM und die Anwendung unterschiedlich hoher Beschleunigungsspannungen, um bei einigen Objekten schwache Strukturunterschiede zum Beispiel mittels Durchstrahlungseffekten sichtbar zu machen. Dies war eine sehr erfolgreiche und zeitsparende Methode für die Untersuchung schwacher Strukturen.

Öffnen der Testaepidermiszellen durch Schnitte mit dem Gefriermikrotom

Bei den Vertretern, bei welchen alle Zellwände der Testaepidermis deutlich verstärkt waren und sich nicht durch Ultraschallbehandlung öffnen ließen, wurde die Testaepidermis mit dem Gefriermikrotom in Stücke zerlegt, um an den Schnittkanten Einblicke in die aufgeschnittenen Zellen zu haben.

Die wie vorhin (Ultraschallpräparation) isolierten und fixierten Testae wurden nach Spülen und Einfrieren in aqua dest. (mit Detergenz) mit einem Gefriermikrotom (Leica, Jung Histoslide 2000) bei einer Temperatur von ca. -12 bis -15°C in verschiedenen Orientierungen geschnitten. Die Dicke der Schnitte betrug $5\text{--}25\ \mu\text{m}$. Anschließend erfolgte eine Entwässerungsreihe mit Aceton und Kritisch-Punkt-Trocknung wie unter der Ultraschallpräparation aufgeführt.

Anfertigen von Achänenquerschnitten

Um Gewebezusammenhänge zu erkennen, wurden auch Schnitte quer und schräg durch ganze Achänen gelegt.

Dazu wurden die Achänen kurz in aqua dest. mit einem Detergenz aufgeköcht und anschließend ca. 24 h in 3%iger Glutardialdehyd – Lösung in 0,15 m Phosphatpuffer (pH ca. 7) fixiert. Anschließend wurden die Achänen mit aqua dest. gewaschen und auf einem Glasobjektträger im Gefrierfach bei ca. –18°C eingefroren. Danach wurden sie auf einer gekühlten Unterlage mit einer ebenfalls gekühlten Rasierklinge in der gewünschten Schnittrichtung geteilt. Die geschnittenen Hälften wurden in der bereits vorhin erwähnten Glutardialdehyd – Lösung nochmals über Nacht fixiert, dann gewaschen und nach einer Entwässerungsreihe mit Aceton (je 30 min: 15, 30, 50, 80, 100%, über Nacht 100%, nochmals 30 min 100%) am kritischen Punkt mit CO₂ getrocknet.

Die Achänenhälften wurden dann senkrecht auf den Probentellern montiert, um einen Einblick in das Innere der Achäne zu erlangen.

Präparation für die Lichtmikroskopie:

Historesin–Einbettung zur Untersuchung von Jugendstadien

Die Anfertigung von lichtmikroskopischen Präparaten erwies sich als sehr kompliziert: Die verschiedenen Gewebe der Achäne sind nicht oder nur sehr locker miteinander verbunden, so dass bei Schnitten mit dem Gefriermikrotom nach dem Auftauen nur noch Bruchstücke ohne jeglichen Gewebezusammenhang erhalten wurden. Auch eine Einbettung in Paraffin führte nicht zu erfolgreichen Schnitten. Einerseits sind sehr harte Gewebe (Perikarp) vorhanden, welche sehr leicht spröde werden. Zum anderen gibt es aber auch sehr zarte Gewebe (Testaepidermis, Endosperm, Embryo), wobei zusätzlich der Anteil an öligen Fetten im Embryo Schwierigkeiten verursacht. Ideal erwies sich dann eine Einbettung in das Kunstharz Historesin [Monomer: (2–Hydroxyethyl)–methacrylat] von Leica Microsystems Nussloch GmbH (D–69226 Nussloch/Heidelberg), welches einen gewissen Anteil Wasser enthält und somit harte Gewebe etwas aufweicht. Verwendet wurde der 7022 18500 LEICA HISTORESIN Embedding Kit. Da das Kunstharz in den Embryo

aufgrund des Gehaltes an öligen Fetten nicht eindringt, wurden diese mit Benzol zuvor herausgelöst. Ein Versuch, die Fette mit Aceton zu entfernen, war nicht effektiv.

Eingesetzt wurde in Glutardialdehyd – Lösung (s.o.) fixiertes Frischmaterial. Zuerst wurde das Perikarp der Achänen leicht geöffnet, indem entweder der Pappus mit dem Schnabel abgebrochen bzw. abgeschnitten wurde, die Achäne ganz leicht gequetscht wurde oder durch Behandlung mit Nadeln und Pinzetten ein leichtes Aufreißen des Perikarps verursacht wurde. Anschließend erfolgte eine Entwässerungsreihe mit Aceton (je 30 min: 15, 30, 50, 80, 100%, über Nacht 100%, nochmals 30 min 100%). Ab 80% Aceton wurde bei jeder Entwässerungsstufe jeweils 3–4 mal mit einem Wasserstrahlvakuum die Infiltration des Gewebes gefördert. Nach dem Erreichen der letzten Stufe mit 100% Aceton wurden die Proben in reines Benzol überführt und auf einem Rüttler bewegt. Nach 3 h erfolgte der erste Lösungsmittelaustausch, dann noch 4 mal innerhalb einer Woche. Die Proben wurden nicht ständig, aber immer wieder für mehrere Stunden auf dem Rüttler bewegt. Es erfolgte dann ein Austausch des Benzols gegen Aceton. Durch 5–fachen Austausch des Acetons innerhalb von zwei Tagen unter gelegentlichem Einsatz (jeweils für mehrere Stunden) des Rüttlers wurden die Proben für die Infiltration mit verdünntem Histoiresin (50% Histoiresin, 50% Aceton) vorbereitet. Hier erfolgte ebenso wie bei den nächsten Schritten stets ein Anlegen eines Wasserstrahlvakuum zur Erleichterung der Infiltration. Nach zwei Tagen erfolgte ein Überführen der Proben in 100%iges Histoiresin. Darin wurden sie dann unter gelegentlichem Rütteln für eine Woche belassen. Danach wurden die Achänen in entsprechende Formen überführt. Es erfolgte dann das Einpolymerisieren der Achänen in gut zu handhabende Kunstharzblöckchen mit Hilfe eines Radikalstarters (Dibenzoylperoxid). Die Präparate sollte man mindestens eine Woche, besser aber drei Wochen, aushärten lassen. Geschnitten wurden sie mit einem Mikrotom HM 340 (Mikrom GmbH Heidelberg) auf eine Dicke von 2–5 μm . Man erhält dadurch zwar sehr dünne Schnitte, jedoch wird ein Bröckeln der Schnitte während des Schneidens vermieden. Die Schnitte wurden anschließend sofort in aqua dest. in einer Petrischale überführt. Nach Entfernen des Wassers mit einer Pipette wurde Safranin–Lösung (1%ig in 50%igem Ethanol) zugegeben, und nach 30 s gegen eine Astrablau–Lösung (0,5 g Astrablau und 2 g Weinsäure in 100 ml aqua dest.) ausgetauscht (abgeändert nach: CHROMA–GESELLSCHAFT SCHMID & CO., 1962). Nach

1 min Einwirkzeit erfolgte ein Austausch gegen 70%iges Ethanol, welches noch 2-3 mal gewechselt wurde, bis sich kein Farbstoff mehr aus den Schnitten löst. Es erfolgte dann Zusatz von aqua dest.. Die Schnitte wurden anschließend auf Glasobjektträger überführt und bei 60°C im Trockenschrank für 1 h getrocknet. Anschließend erfolgte Einbettung in Euparal (3 C 239 Euparal, Einschlussmittel, Chroma-Gesellschaft Schmid GmbH & Co., D-73257 Köngen/N.) und nach einem Tag die Untersuchung im Lichtmikroskop.

Die durch diese lichtmikroskopischen Untersuchungen an verschiedenen Reifestadien von Achänen erzielten Ergebnisse (die Zellwandstrukturen bilden sich in einer relativ kurzen Zeitspanne, wobei nur die Deutlichkeit der Struktur mit der Reife zunimmt, sich aber nicht die Struktur an sich verändert) standen leider in keinem Verhältnis zu dem betriebenen Aufwand.

7. Die Diskussion der verschiedenen Subtribus

In den folgenden Kapiteln werden nun die Strukturen der Testaepidermis in den untersuchten Gattungen vorgestellt und ihre systematische Bedeutung diskutiert.

7.1. Gattungen ohne gesicherte Zuordnung zu einer bestehenden Subtribus

Allgemeines:

Im Folgenden werden drei Gattungen (*Cichorium*, *Scolymus*, *Phytosia*) vorgestellt, die sehr schwer in bestehende Subtribus einzuordnen sind (BREMER 1994, KAMARI & GREUTER 2000). Wie anfangs schon erwähnt, kann es sich dabei um durchaus alte Gattungen handeln, die noch ursprüngliche Merkmale bewahrt haben.

Spezielles:

Cichorium L.

Es ist sehr schwierig diese Gattung in das System der Lactuceae einzuordnen. Bei STEBBINS (1953) war sie noch mit den Vertretern der Catananchinae (wobei diese wohl auch sehr isolierte Stellungen besetzen, siehe dort), *Koelipinia* (Scorzonerinae) und einigen Hieraciinae vereint. JEFFREY (1966) hingegen stellte sie zu den Crepidinae. Auch aufgrund des schuppenförmigen, oft stark reduzierten Pappus ist eine Zuordnung nicht leicht. BREMER (1994) ordnet *Cichorium* wie auch *Scolymus* nicht einer Subtribus zu, da er sich nicht im Klaren darüber ist, ob diese Gattung den Crepidinae oder aber den Stephanomeriinae zuzurechnen sei. U.u. mag es sich sogar um eine sehr alte Gattung handeln, die sich bereits am Anfang der Evolution von den Lactuceae abgetrennt hat (BREMER, 1994). Aufgrund der einzigartigen Struktur der Testaepidermis (*Cichorium* – Typ, Abb. 12), die bei allen untersuchten Arten dieser Gattung zu finden ist, tendiere ich sehr zu letzterer Ansicht.

Lediglich bei *Krigia* Sektion *Cymbia* (Microseridinae) kann man eine Struktur finden, die der von *Cichorium* ähnelt, ihr aber nicht gleichzusetzen ist. Ansonsten konnte dieser Struktur keine vergleichbare innerhalb der Lactuceae zugeordnet werden.

Auch die molekularbiologischen Untersuchungen von KOOPMAN ET AL. (1998, ITS–1) und VERMEULEN ET AL. (1994, mtDNA) sind nicht aussagekräftig genug, um die Position von *Cichorium* innerhalb der Tribus festzulegen und schon gar nicht, wie VERMEULEN ET AL. (1994) es fordern, *Cichorium* in einer näheren Verwandtschaft von *Lactuca*, *Cicerbita* und *Tolpis* zu sehen.

WHITTON ET AL. (1995) finden einen schwachen Hinweis dafür, dass *Cichorium* Verwandtschaftsbeziehungen zu den Microseridinae (und damit zu den Stephanomeriinae und Malacothricinae) zeigt. Auch BREMER (1994) hält eine solche Beziehung nicht für ausgeschlossen. Vergleicht man nun den *Cichorium*–Typ (Abb. 12) mit dem *Krigia wrightii*–Typ (Abb. 15), so lassen sich zwar aufgrund der leistenartigen Strukturen gewisse Übereinstimmungen finden. Die beiden Typen sind trotzdem zu unterschiedlich, als dass man daraus eine Verbindung zu diesen Subtribus herstellen könnte; jedoch werden obige Hypothesen dadurch auch nicht widerlegt.

BREMERs Vorgehen kann deshalb nur unterstützt werden; jedoch gehören, wie man noch an anderer Stelle sehen wird, möglicherweise auch andere Taxa aus der BREMERschen Subtribuseinteilung herausgelöst und möglicherweise isoliert gestellt (z. B. *Rothmaleria granatensis* (Boiss. ex DC.) Font Quer, *Krigia*, *Lapsanastrum*, *Youngia japonica* (L.) DC., *Taraxacum*). Zwar sprechen molekularbiologische Ergebnisse öfters gegen einen solchen Schritt – trotzdem sollten diese Überlegungen auch in zukünftigen Untersuchungen nicht unberücksichtigt bleiben.

Die Gattung zeigt einheitlich eine Strukturierung nach dem *Cichorium*–Typ (Abb. 12, 17, 18), welche sonst bei keinem anderen Vertreter der Lactuceae gefunden werden konnte. Nur *Cichorium bottae* Deflers zeigt eine kleine Variation dieses Typs, auf die bereits bei der Charakterisierung des *Cichorium*–Typs eingegangen wurde. Die leistenartigen Strukturen verlaufen teilweise bogig und erzeugen fingerbeerenartige Muster (Abb. 19).

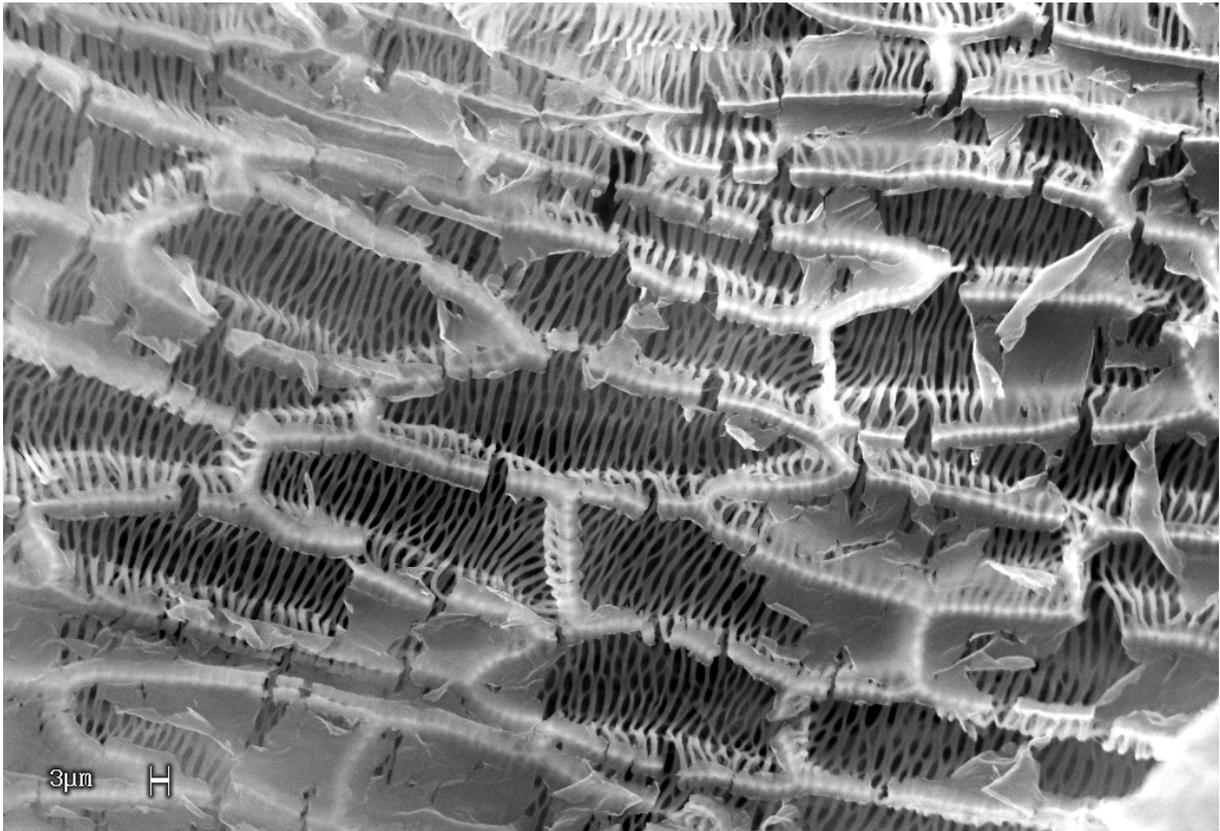


Abb. 17: *Cichorium calvum* Sch.Bip. ex Asch. in Schweinf. – Übersicht

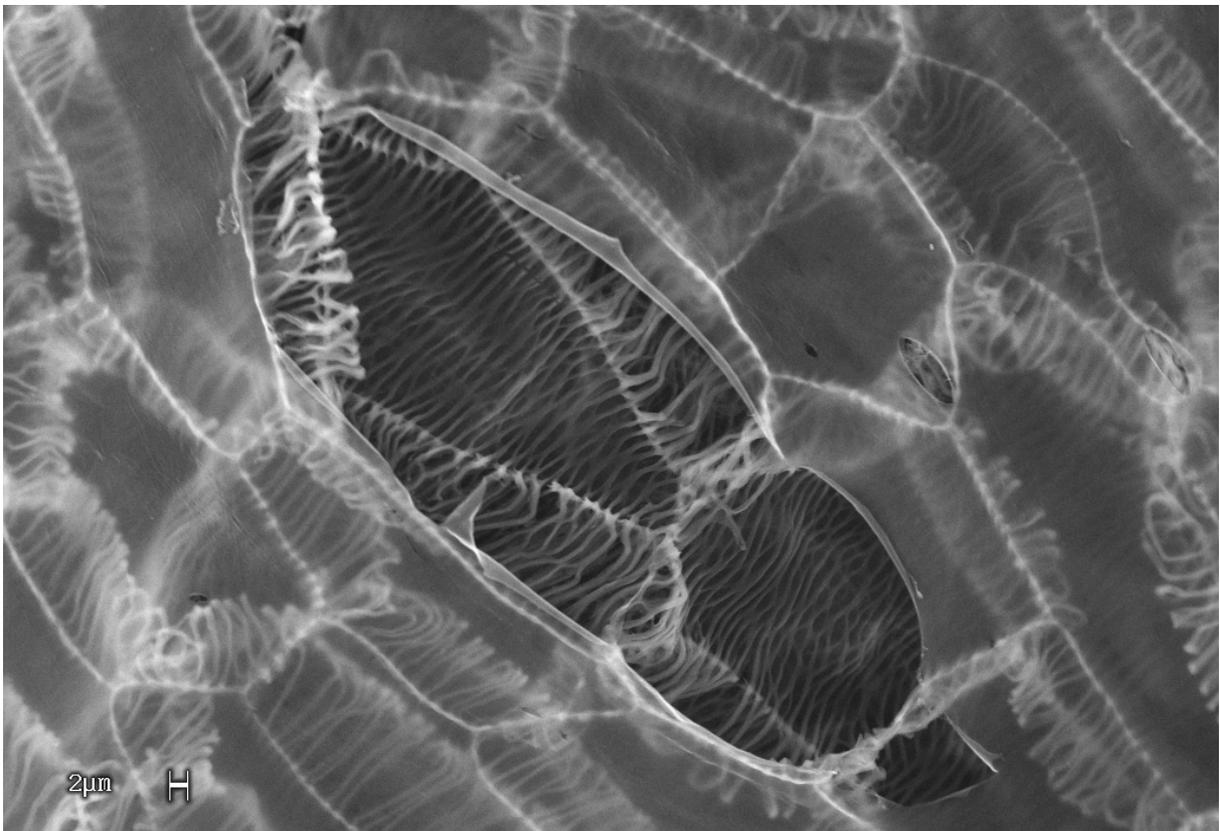


Abb. 18: *Cichorium calvum* Sch.Bip. ex Asch. in Schweinf. – Detailaufnahme

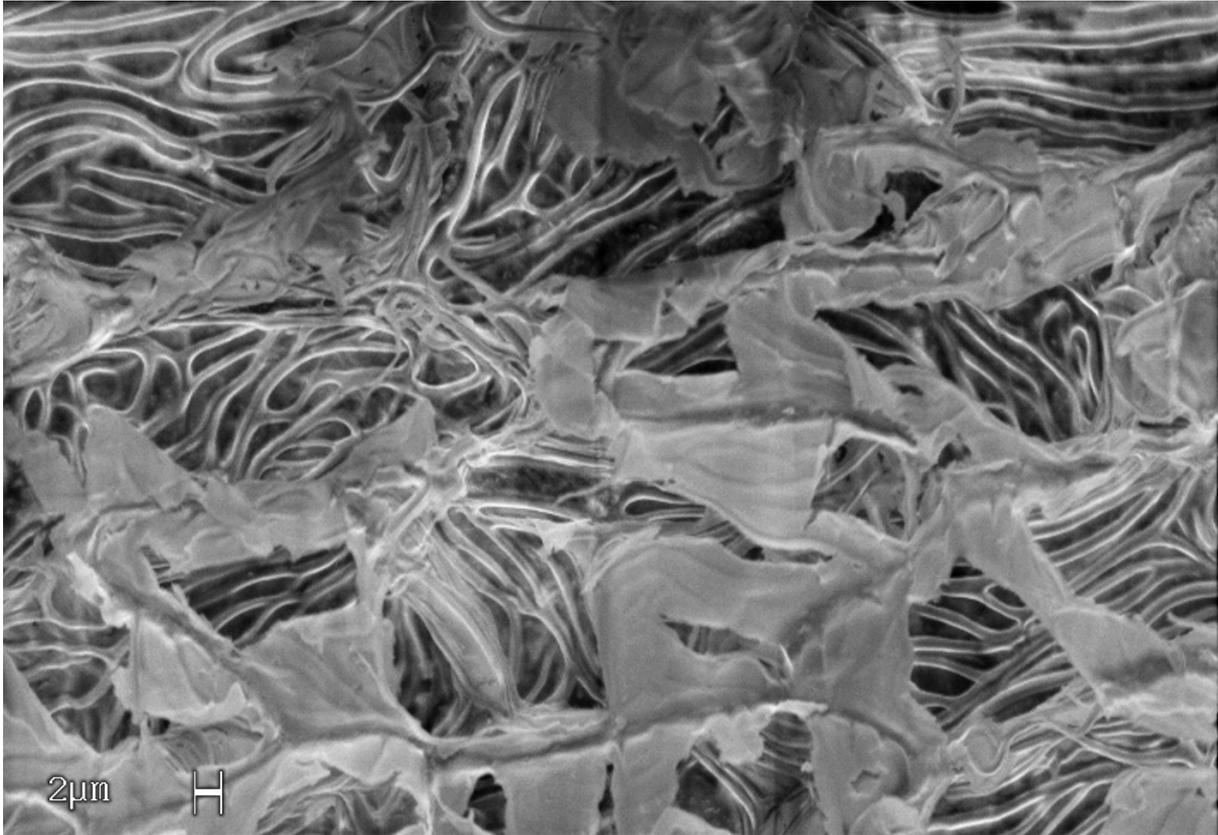


Abb. 19: *Cichorium bottae* Deflers

Scolymus L.

Die Gattung *Scolymus* besitzt innerhalb der Lactuceae eine sehr isolierte Stellung. So wurde bisher auch nie versucht, *Scolymus* mit anderen Gattungen in eine Subtribus zu pressen. ASKEROVA (1976) hat bei seiner Neugliederung der Ufam. Cichorioideae Kitam. *Scolymus* als eigene Tribus, die Scolymeae (Less.) Asker., den beiden anderen Tribus Cichorieae Spreng. und Scorzonereae D. Don gegenübergestellt. *Scolymus* zeigt primitive Merkmale wie Spreublätter und ein unspezialisiertes Involucrum und besitzt sowohl Harzkanäle in den Wurzeln als auch Milchröhren. Die Gattung hat auch einen typischen distelähnlichen Wuchs. Aus diesen Gründen wird *Scolymus* auch als mögliches Bindeglied zwischen den Tribus der Cardueae (Ufam. Carduoideae, BREMER 1996) und Lactuceae diskutiert (CARLQUIST 1976; BREMER 1994).

Die Zellwände der Testaepidermis sind aber im Allgemeinen so stark ausgeprägt, dass vorhandene Strukturen durchaus überlagert werden können. Außerdem war es nur sehr selten und in stark begrenztem Umfang möglich, einen Einblick in das Innere der Testaepidermiszellen zu erlangen. Die Ergebnisse beziehen sich deshalb

auch auf die Untersuchung der Zellwände von außen mit Hilfe von Durchstrahlungseffekten bei sehr hohen Beschleunigungsspannungen. Danach zeigt die Testaepidermis normalerweise keine, manchmal jedoch Strukturen in Form einer leichten Abwandlung eines fenestraten Typs, bei dem die Radialwände und auch die innere Tangentialwand ab und zu von kleineren Fenstern durchsetzt sind (Abb. 20). Nicht verwechseln darf man die Testaepidermis gerade in dieser Gattung mit der innersten Zellschicht des Perikarps, dem Endokarp, in der jede Zelle mit einem großen Einkristall aus einer bisher noch nicht identifizierten Verbindung ausgefüllt ist. Der Kristall füllt fast die ganze Zelle aus. Dies kann gerade bei lichtmikroskopischen Untersuchungen zu Fehlinterpretationen führen: Man meint, einen Zellverband mit extrem stark verdickten Radialwänden vor sich zu haben (GRIEßL 1980). Durch zahlreiche Achänenquerschnitte und durch die Untersuchung des Gewebezusammenhangs konnte jedoch die Zugehörigkeit dieser kristallhaltigen Schicht zum Perikarp festgestellt werden.

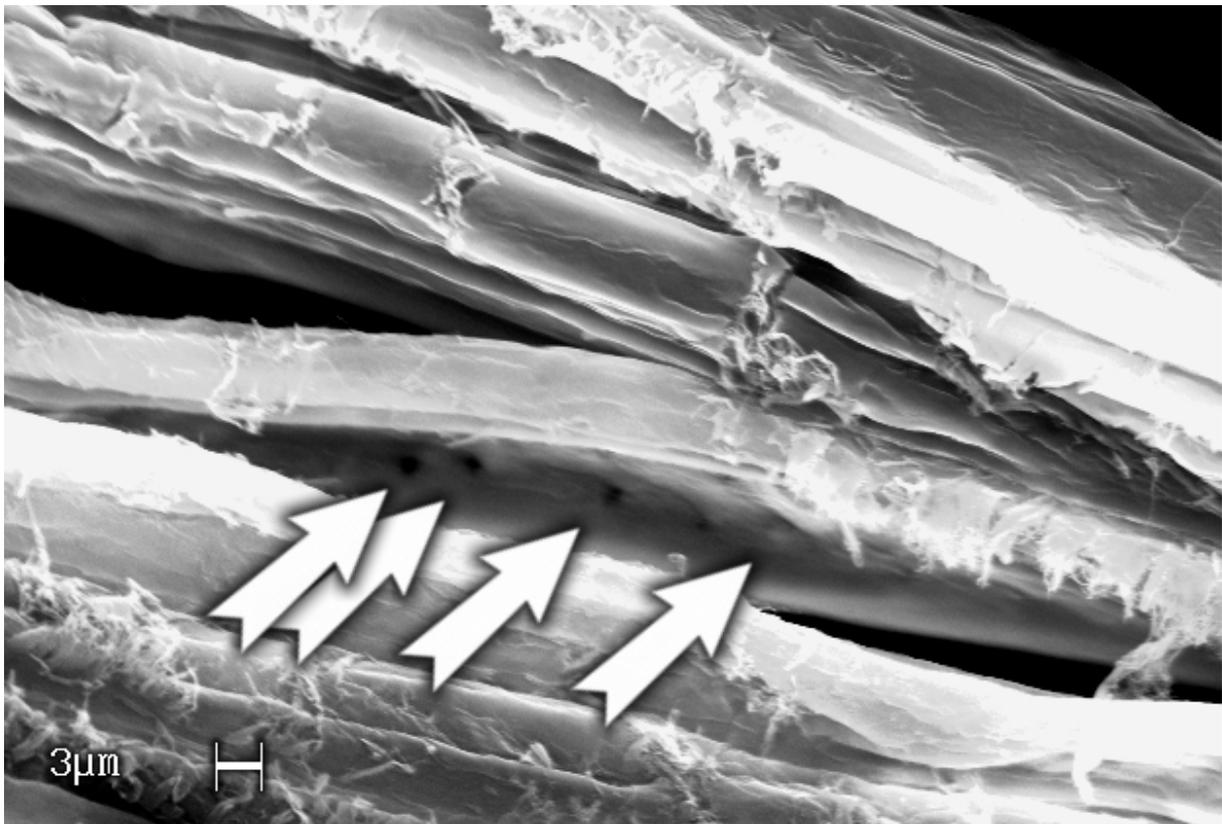


Abb. 20: *Scolymus hispanicus* L.

Phitosia Kamari & Greuter

Diese monotypische Gattung lässt sich bisher in bestehende Systeme nicht einordnen (KAMARI & GREUTER, 2000). Zuvor als *Crepis crocifolia* Boiss. & Heldr. beschrieben, wurde sie den Crepidinae zugeordnet. Es wird vermutet, dass es sich um eine isolierte Art handelt, die möglicherweise Beziehungen hat zu den Subtribus der Crepidinae, Lactucinae, Sonchinae oder Hieraciinae. Die Strukturen der Testaepidermis entsprechen einem fenestraten Typ; aufgrund der deutlichen Strukturierung kann man sogar von der *Reichardia* – Variante sprechen (Abb. 21). Da aber in den vier eben genannten Subtribus ein fenestrater Typ die Regel ist, unterstützen die gefundenen Strukturen zwar die Hypothese von KAMARI & GREUTER (2000), geben aber keine Hinweise auf eine nähere Beziehung zu einer der vier Subtribus: Die Anlehnung an die *Reichardia* – Variante soll im Hinblick auf eine diskutierte Beziehung zu den Sonchinae nicht überbewertet werden.

Es ist zu begrüßen, dass andere Autoren dem Ansatz BREMERS (1994) folgen und wie hier KAMARI & GREUTER (2000) von einer Einordnung in eine Subtribus vorläufig absehen, da die bisherigen intensiven Untersuchungen keine andere Schlussfolgerung zulassen.

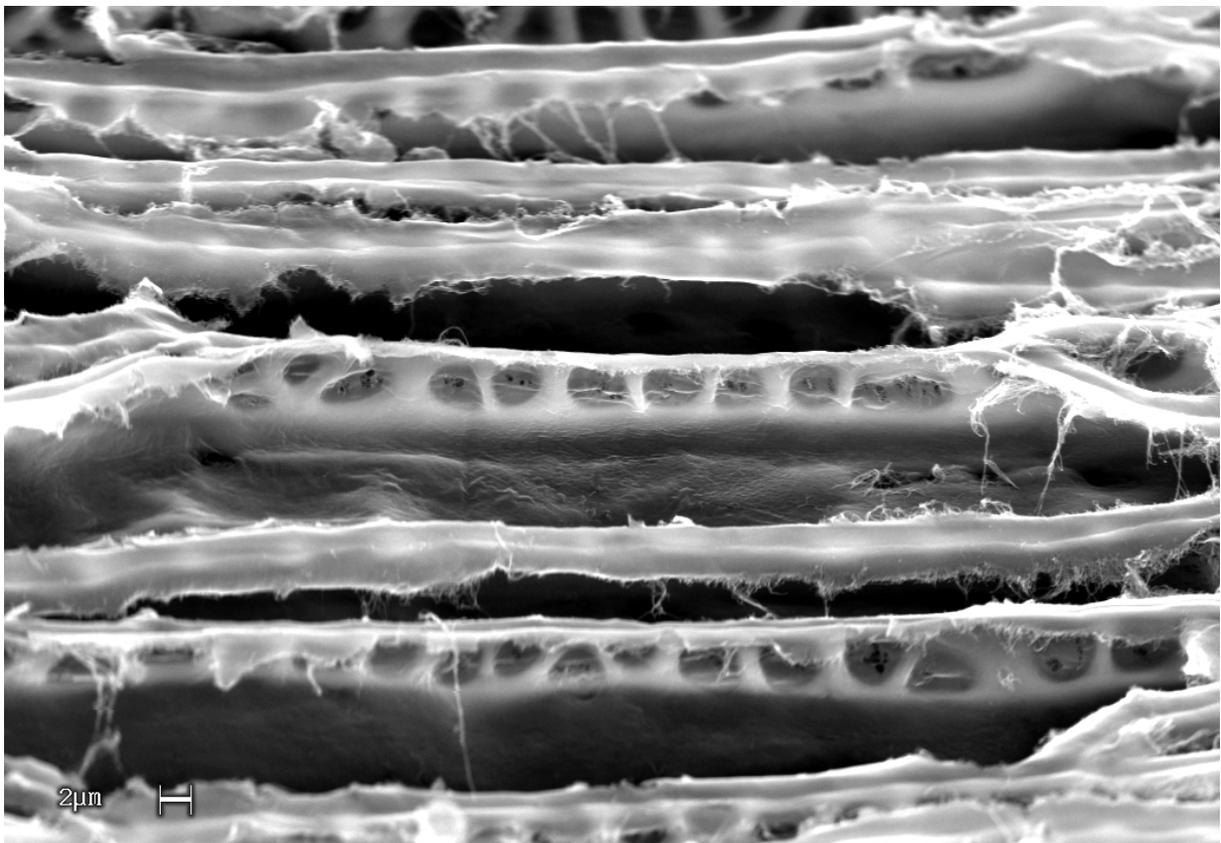


Abb. 21: *Phitosia crocifolia* (Boiss. & Heldr.) Kamari & Greuter

7.2. Catananchinae K. Bremer

Allgemeines:

Die Subtribus der Catananchinae besteht aus nur drei Gattungen mit insgesamt acht Arten. In Bezug auf die Strukturen der Testaepidermis ist diese Subtribus absolut heterogen zusammengesetzt. Bei *Catananche* ist eine Art schwacher fenestrater Typ (Abb. 6) ausgebildet und *Hymenonema* ist fast ohne Struktur (Abb. 4), aber die Zellwände sind verstärkt. Diese zwei Gattungen unterscheiden sich zwar in ihren Strukturen, aufgrund ihrer nur schwachen Ausprägung kann man aber dieses Merkmal nicht verwenden, um die Zugehörigkeit der zwei Gattungen zu dieser Subtribus in Frage zu stellen. Die monotypische Gattung *Rothmaleria* setzt sich jedenfalls mit ihrem helicoiden Typ (Abb. 10) deutlich von den beiden anderen Gattungen mit schwach bis nicht strukturierter Testaepidermis ab.

Diese drei Gattungen wurden schon immer in verwandtschaftlicher Beziehung zueinander gesehen, so bei den Hyoseridinae sensu STEBBINS (1953) und bei JEFFREY (1966) als *Catananche*-subgroup innerhalb der *Tolpis*-group. BLACKMORE (1981) stellt bei seinen palynologischen Untersuchungen fest, dass sich *Catananche* zwar von *Hymenonema* und *Rothmaleria* etwas unterscheidet, hält die Differenzen aber nicht für gravierend genug, um deren Zusammengehörigkeit anzuzweifeln. Außerdem zeigen *Hymenonema* und insbesondere *Rothmaleria* deutliche palynologische Beziehungen zu *Scolymus* (BLACKMORE 1981). Dies mag ein Hinweis auf eine ebenfalls basale Stellung dieser Gattungen sein. Jedoch ist zu beachten, dass diese Gattungen bei STEBBINS (1953) und JEFFREY (1966) in naher Verwandtschaft zu *Koelpinia* gesehen wurden, welche jetzt bei den Scorzonerae steht (ASKEROVA 1976, BLACKMORE 1981). Es sind aber *Rothmaleria* und *Koelpinia* die einzigen Gattungen aus diesem Verwandtschaftskreis, die hinsichtlich der Testaepidermis eindeutig Strukturen zeigen, die sonst nur bei den Scorzonerae auftreten. Es sollte daraus aber nun nicht sofort der Schluss gezogen werden, *Rothmaleria* wäre den Scorzonerae zuzurechnen, andererseits muss aufgrund dieser extremen Unterschiede innerhalb der Catananchinae deren Einheit in Frage gestellt werden. Es wäre durchaus überlegenswert, *Rothmaleria*, wie es BREMER (1994) schon mit *Cichorium* und *Scolymus* gemacht hat und was auch sehr zu unterstützen ist, keiner Subtribus zuzuordnen und sie als isolierte, monotypische Gattung den anderen Subtribus gegenüberzustellen. In diesem Zusammenhang

sollte die Zugehörigkeit von *Koelpinia* zu den Scorzonerinae nochmals überprüft werden.

BREMER (1993, 1994) hat u.a. die Bildung der Subtribus Catananchinae damit begründet, dass diese drei Gattungen möglicherweise mehrere Synapomorphien haben, die recht ursprünglicher Natur zu sein scheinen (z. B. Pappus aus wenigen, großen Schuppen, trockenhäutig berandeten Hüllblättern, mit Spreublättern versehener Köpfchenboden) und einen frühen Ast der Lactuceae widerspiegeln. Auch bei WHITTON ET AL. (1995) ist *Catananche* zusammen mit *Scolymus* an der Basis der Lactuceae zu finden. Insofern wäre es durchaus im Bereich des Möglichen, dass *Rothmaleria* zwar eine Gattung mit ursprünglichen Merkmalen ist, sich aber bereits auf einer gemeinsamen Entwicklungsschiene zusammen mit den Scorzonerinae befunden hat.

Könnte es denn nicht auch so sein, dass es einige ganz frühe Vertreter der Lactuceae aus unterschiedlichen Entwicklungslinien geschafft haben, sich bis in die Neuzeit hinüberzuretten und dass sie nur aufgrund ihrer ursprünglichen Merkmale als zusammengehörige Gattungen bezeichnet werden? Neben diesen ursprünglichen Merkmalen lässt auch das eng begrenzte Verbreitungsareal der einzelnen Gattungen darauf schließen, dass es sich bei den Gattungen der Catananchinae um Paläoendemiten handeln könnte. Hier ist ein Ansatzpunkt für weitergehende Untersuchungen gegeben.

Spezielles:

Catananche L.

In dieser Gattung sind die Zellwände relativ stark ausgebildet, aber nicht immer deutlich strukturiert. Die Zellen besonders von *C. lutea* L. sind aufgrund ihrer verstärkten Zellwände sehr schwer zu öffnen. Es sind, vor allem bei nicht ganz reifen Achänen, in den Radialwänden kleinere Fenster eingestreut, wobei es für die Größe und Form dieser Fenster keine besonderen Regeln zu geben scheint. Sie sind jedoch hauptsächlich am oberen Rand der Radialwände in mehr oder weniger einreihiger Ausprägung vorhanden. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert und relativ dünn ausgeprägt, in der inneren Tangentialwand sind vereinzelt einige

Fenster zu finden, ansonsten ist auch sie nicht strukturiert (Abb. 22). Besonders reife Achänen zeigen einen Strukturverlust, welcher wohl durch die Verdickung der Zellwand bedingt ist.

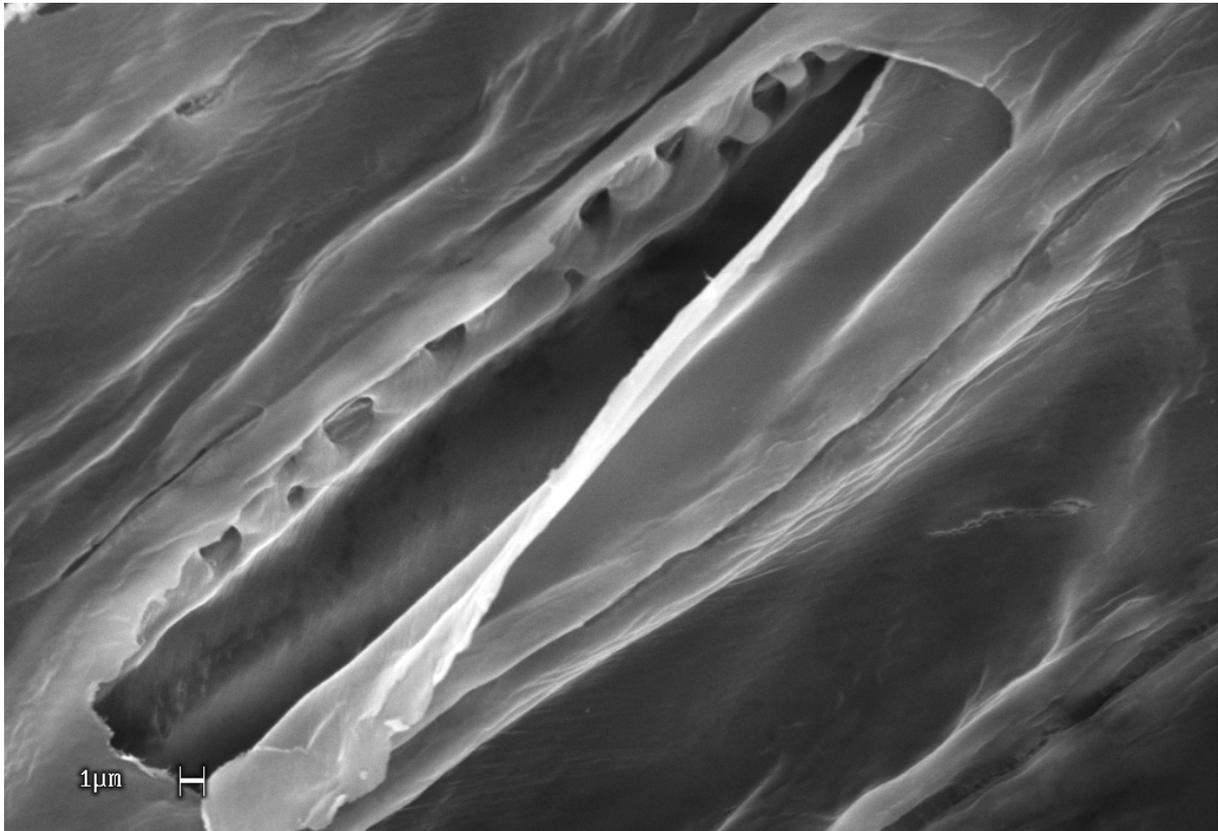


Abb. 22: *Catananche caerulea* L.

Hymenonema Cass.

Diese Gattung zeigt in der Testaepidermis meist keine Strukturen; nur selten sind sehr schwache Strukturierungen wie beim fenestraten Typ sichtbar. Im Lichtmikroskop sind keine Strukturen zu erkennen. Die Zellwände sind relativ stark ausgeprägt. Dadurch wurden die Untersuchungen erschwert. Wie bereits eingangs erwähnt, kann aus dem Fehlen von Strukturen nicht unbedingt auf Verwandtschaftsverhältnisse geschlossen werden.

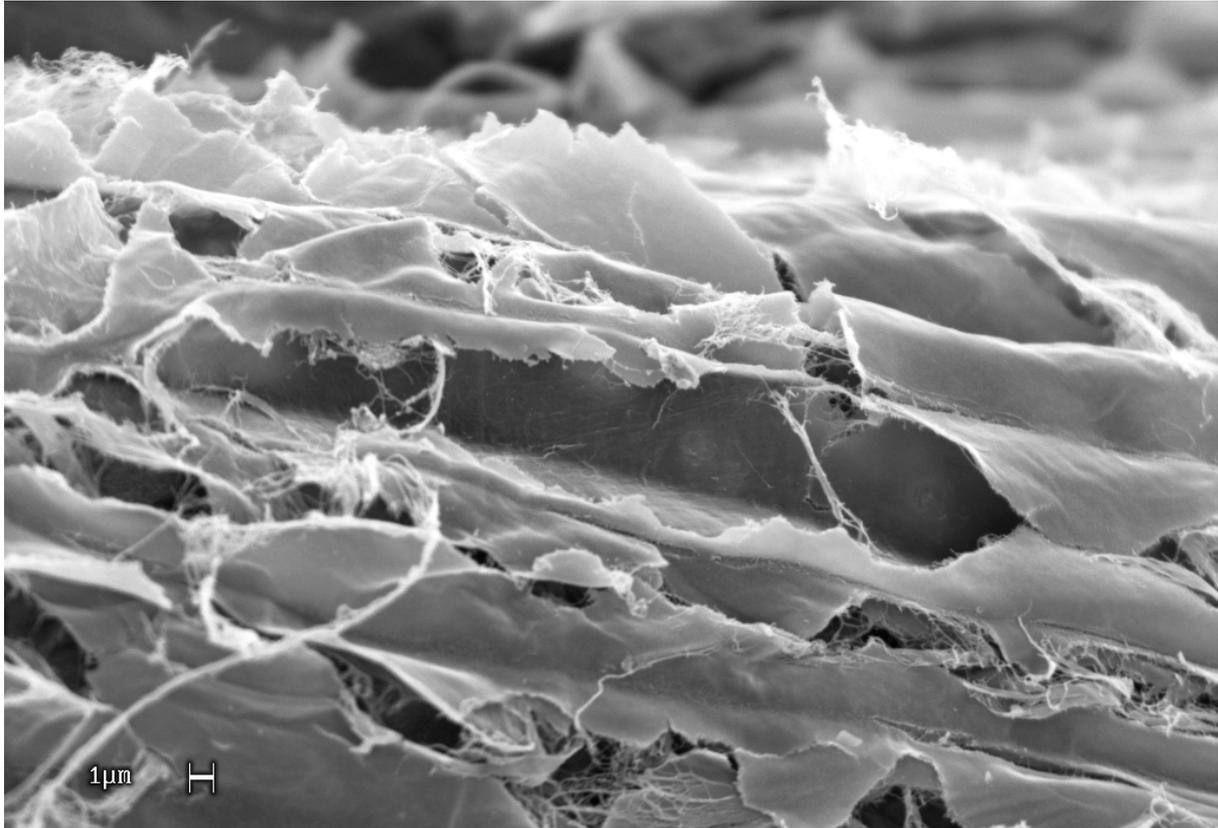


Abb. 23: *Hymenonema laconicum* Boiss. & Heldr.

Rothmaleria Font Quer

Diese monotypische Gattung hebt sich in dieser Subtribus mit ihrer helicoid verstärkten Testaeperidermiszellwand ganz deutlich ab (Abb. 10, 24, 25). Der Typ entspricht in der Struktur der Zellwand dem von *Pterachaenia* (Scorzonerinae), ist also als *Pterachaenia* – Variante des helicoiden Typs zu bezeichnen. Zusätzlich sind aber hier die einzelnen Helices von noch massiverer Ausprägung. Bereits STEBBINS (1953) findet, dass *Rothmaleria* (*Haenselera* Boiss. ex DC.) eine isolierte Stellung besitzt und keine klaren Beziehungen zu anderen Gattungen hat. LACK ET AL. (1980) finden bei dieser relikitär vorkommenden, primitiven Gattung erhebliche Abweichungen von *Catananche* und *Hymenonema*. Trotzdem halten sie *Rothmaleria* den Catananchinae für zugehörig. Aufgrund der fruchtmorphologischen Merkmale erwägen sie eine verwandtschaftliche Beziehung zu *Cichorium*. Die Strukturen der Testaeperidermis geben dafür aber keine Hinweise.

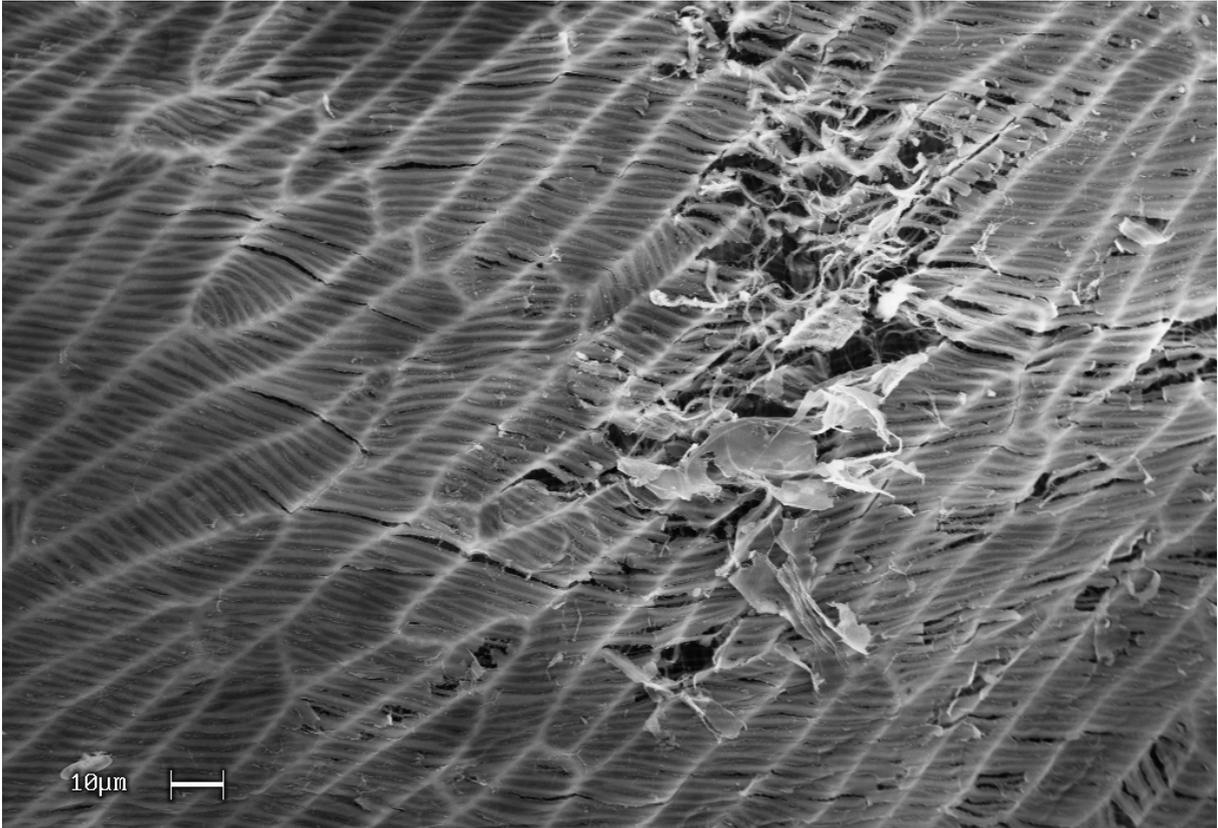


Abb. 24: *Rothmaleria granatensis* (Boiss. ex DC.) Font Quer – Übersicht

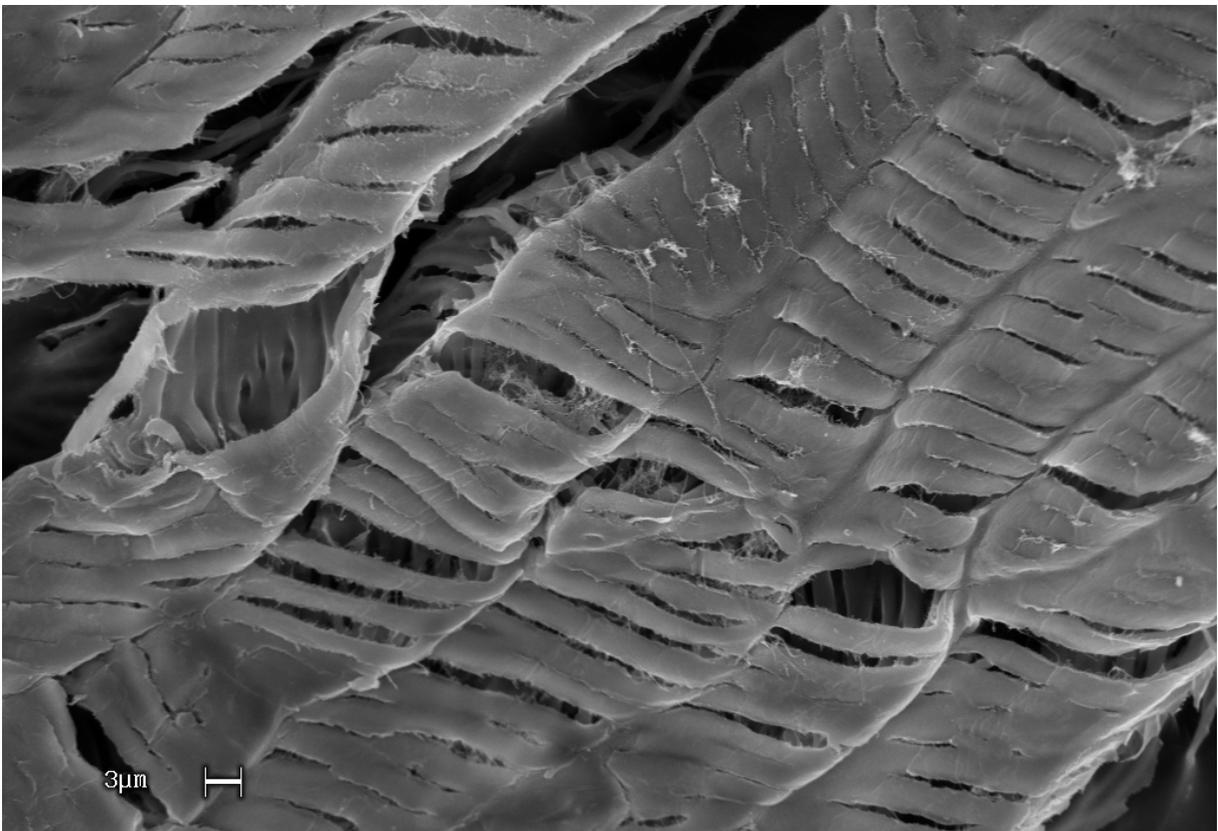


Abb. 25: *Rothmaleria granatensis* (Boiss. ex DC.) Font Quer – Detailansicht

7.3. Crepidinae Dumort.

Allgemeines:

Die Gattungen dieser Subtribus wurden von STEBBINS (1953) noch Gattungen zugeordnet, die BREMER (1994) in die Subtribus der Lactucinae, Hieraciinae und Sonchinae stellte. Generell unterscheiden sich diese drei Subtribus aber nicht sonderlich in den Testaepidermisstrukturen.

Im Allgemeinen zeichnen sich die Crepidinae durch eine relativ schwache Strukturierung der Testaepidermis aus. Meist ist eine Struktur in Form eines leicht ausgeprägten fenestraten Typs vorhanden. Diese kann aber auch so stark reduziert sein, dass die Testaepidermis ohne Struktur erscheint. Es gibt jedoch einige Gattungen, die sich von der Grundform abheben. Schwach weichen z. B. *Acanthocephalus*, *Chondrilla*, *Ixeris* und *Willemetia* ab, besonders stark *Taraxacum*, *Lapsanastrum* und *Youngia japonica* (L.) DC.. Gerade letztere passen aufgrund dieser Merkmale nicht in das sonst so einheitliche Erscheinungsbild dieser Subtribus. Da es bei ihnen keine verwandten Gattungen zu geben scheint, die ebenfalls ähnliche Merkmale zeigen, ist man in Versuchung, von isolierten Gattungen zu sprechen, die sich unter Umständen bereits an der Basis der Crepidinae abgespalten haben. Dem widersprechen jedoch einige molekularbiologische Untersuchungen, die z. B. die Gattung *Taraxacum* eher für einen jungen Zweig innerhalb der Subtribus halten. WHITTON ET AL. (1995, cpDNA) sehen *Taraxacum* eher im Bereich der Crepidinae und Lactucinae, VERMEULEN ET AL. (1994, mtDNA) eher im Bereich der Crepidinae und Sonchinae. Man muss also auch die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass es durch eine wohl geringe Anzahl von Mutationen bereits zu einer drastischen Veränderung morphologisch–anatomischer Merkmale kommen kann. Es muss sich in Fällen mit extremen Merkmalsabweichungen also nicht notwendigerweise um ursprüngliche Gattungen handeln. Ganz automatisch stellt sich damit die Frage nach der Bedeutung und dem Gewicht molekularbiologisch und morphologisch–anatomisch gewonnener Merkmalsdaten. Da es im Falle von *Taraxacum* absolut keine verwandten Gattungen mit ähnlichen Strukturen oder wenigstens Übergängen gibt, steht diese Gattung mit diesem Merkmal, welches sich sonst in der ganzen Tribus im Allgemeinen als extrem stabil erwiesen hat, vollkommen isoliert da. Hier wie auch im Falle von *Lapsanastrum* sind deshalb dringend weitergehende

Untersuchungen nötig, um diese Diskrepanz unterschiedlicher Merkmalsanalysen zu erforschen.

Spezielles:

Zuerst werden die Gattungen besprochen, die in der Testaepidermis keine Strukturen haben oder dem fenestraten Typ zuzuordnen sind:

Acanthocephalus Kar. & Kir.

In dieser Gattung findet man auch den fenestraten Typ, jedoch hebt sich die Form der Epidermiszellen ganz deutlich von der aller anderen Arten in den Lactuceae ab, sind also von typisch epidermaler Art mit verzahnten und mäandrierenden Radialwänden (Abb. 26). Dies trifft sonst auf keine einzige Gattung der Lactuceae zu.

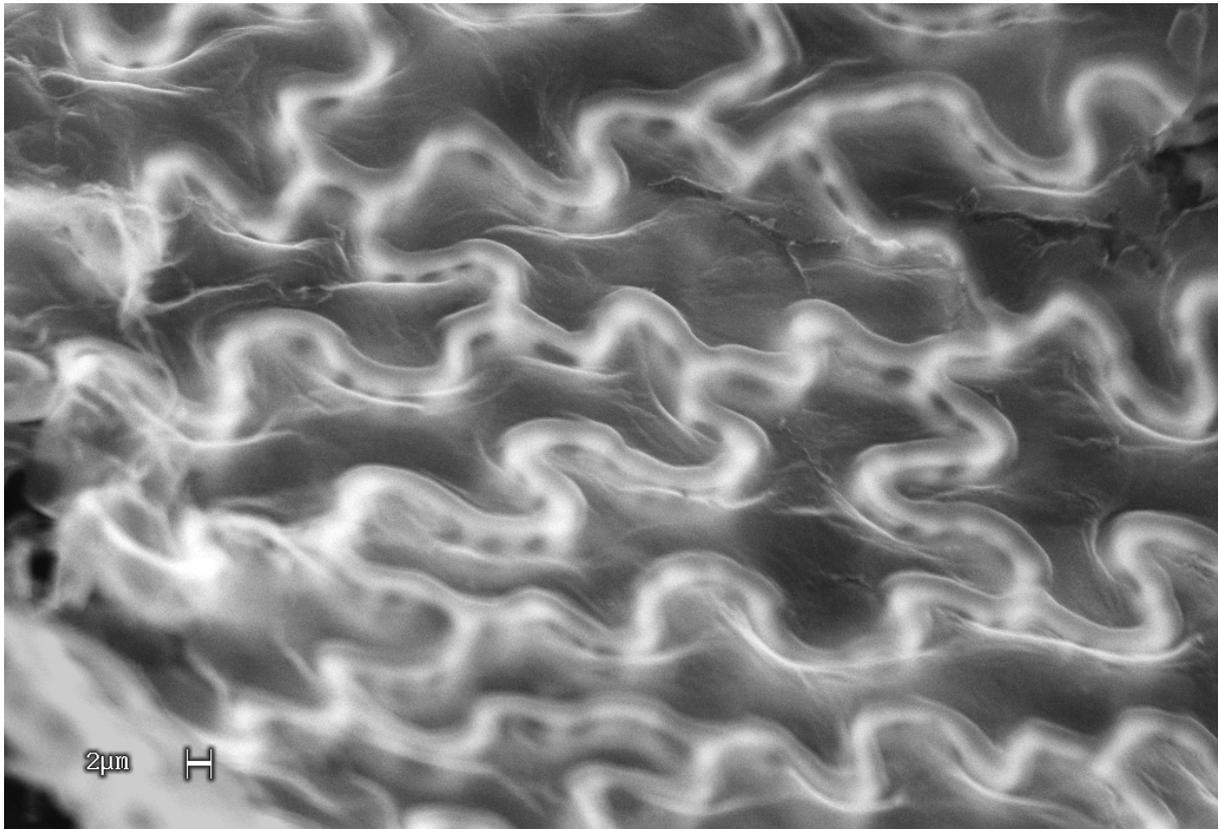


Abb. 26: *Acanthocephalus amplexifolius* Kar. & Kir.

Chondrilla L.

Der fenestrated Typ entspricht mehr oder weniger der *Reichardia* – Variante. Jedoch sind ähnlich wie bei *Willemetia* auch manchmal Fenster in der inneren Tangentialwand zu sehen (Abb. 27).

Crepidiastrum Nakai

Eindeutiger fenestrated Typ. Die äußere Tangentialwand ist sehr dünn ausgeprägt (Abb. 28).

Crepis L.

Die Testaepidermis dieser Gattung ist sehr zart strukturiert. Bei *C. biennis* L. ist ein schwach ausgeprägter fenestrated Typ (Abb. 29) vorhanden, sonst [*C. capillaris* (L.) Wallr., *C. nana* Richardson, *C. rubra* L., *C. sancta* (L.) Babco., *C. sibirica* L.] erscheint die Testaepidermis unstrukturiert (Abb. 30).

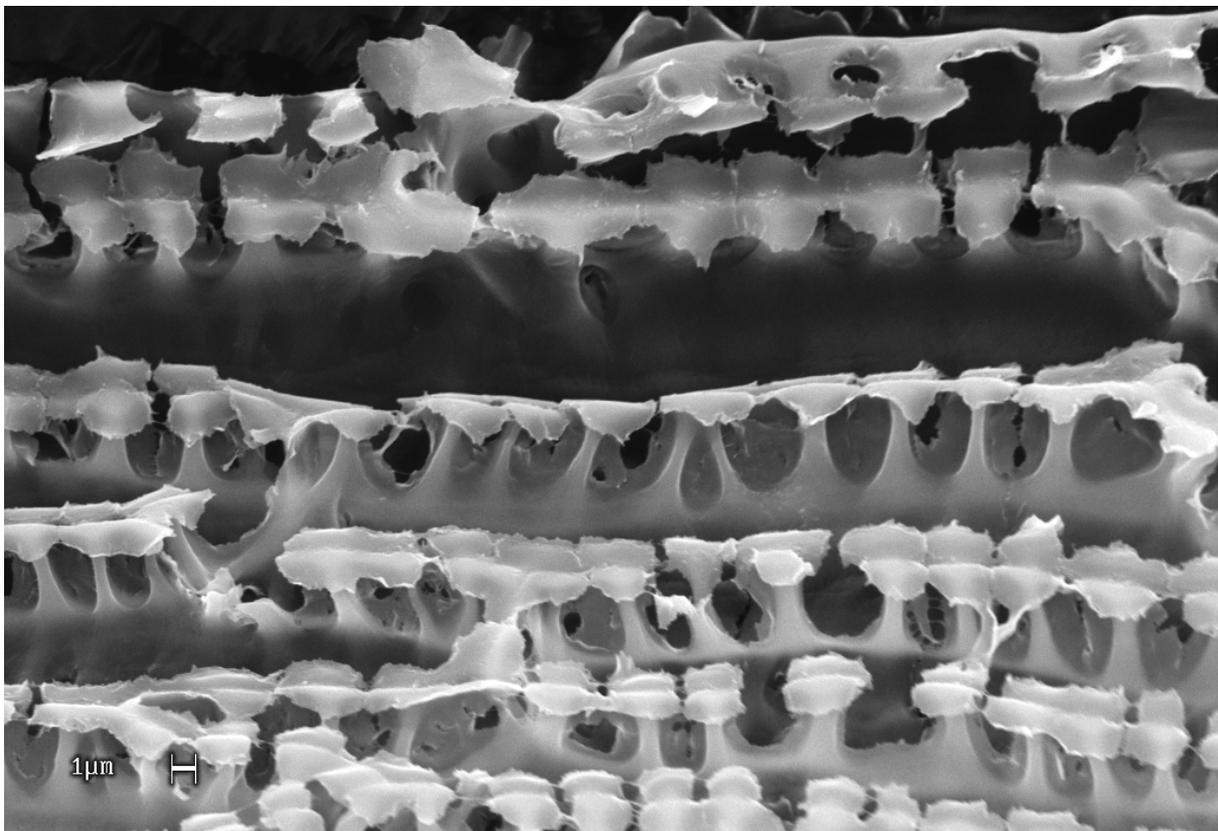


Abb. 27: *Chondrilla juncea* L.

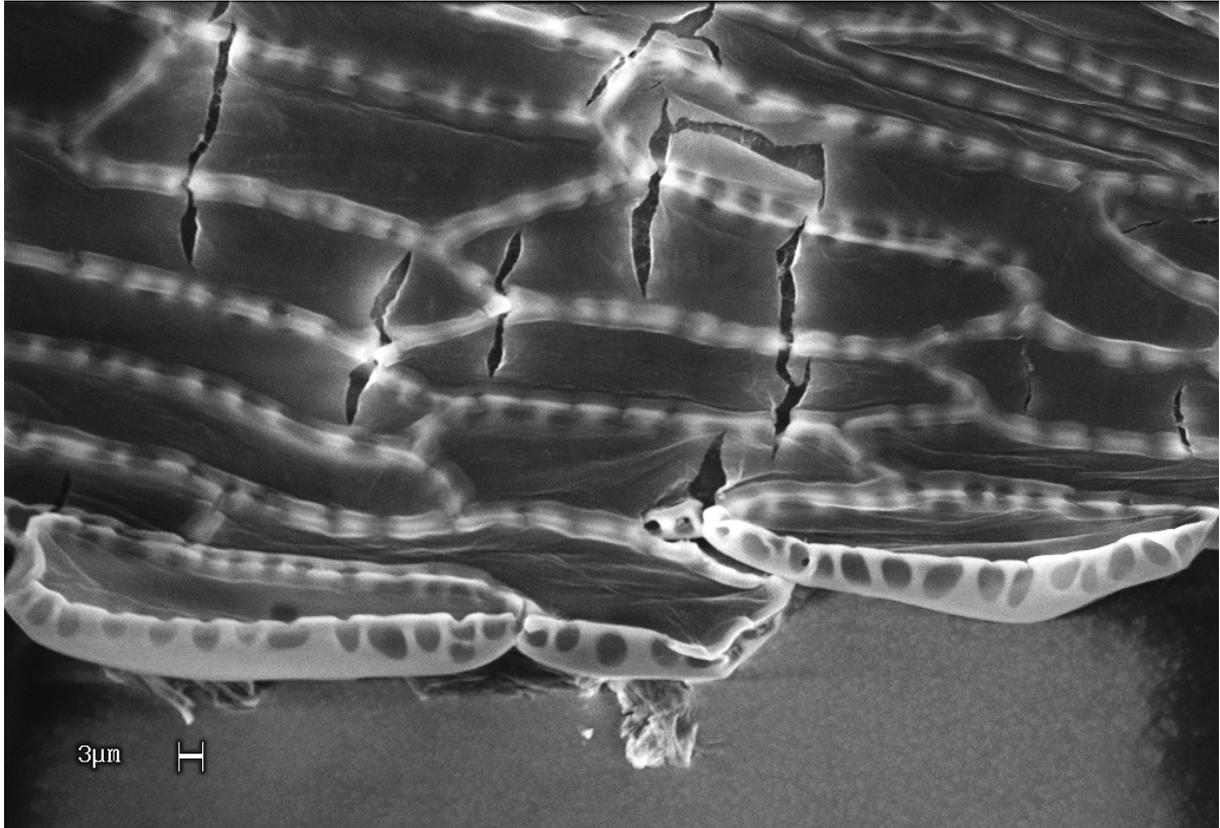


Abb. 28: *Crepidiastrum lanceolatum* Nakai

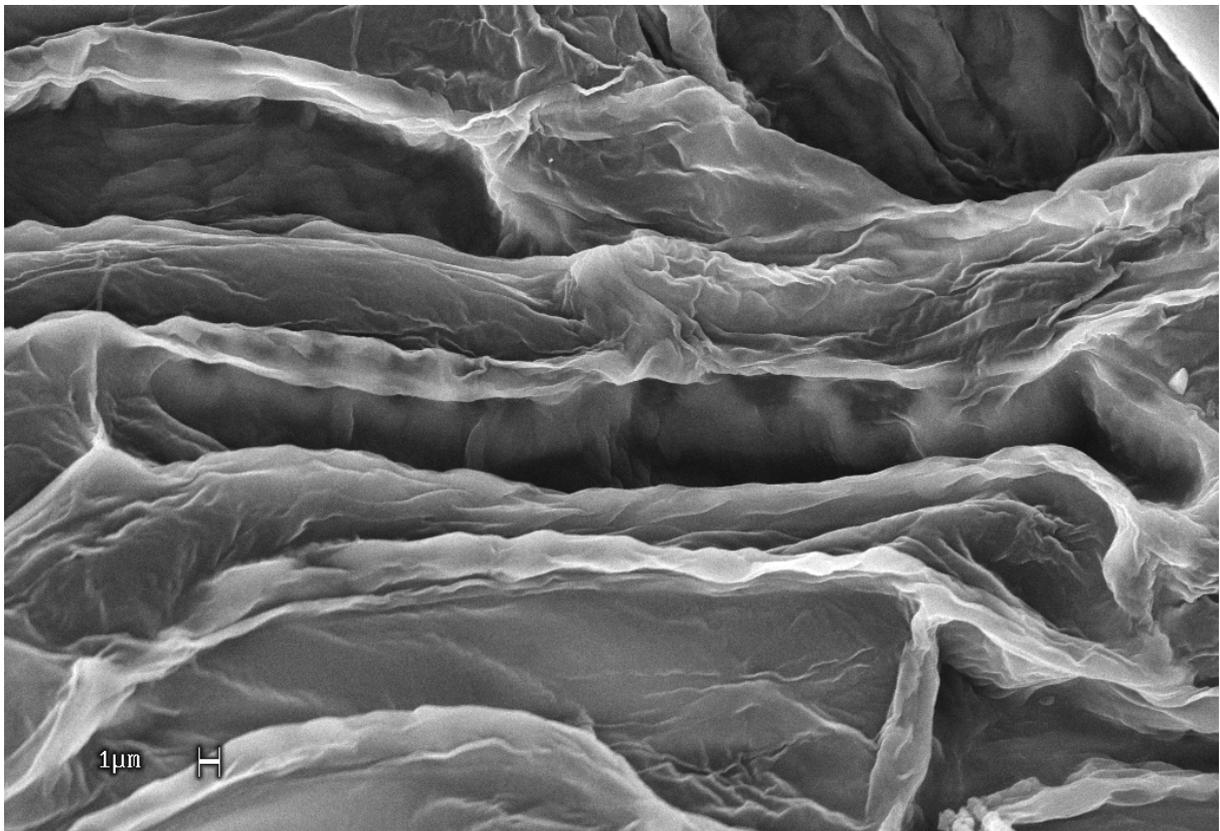


Abb. 29: *Crepis biennis* L.

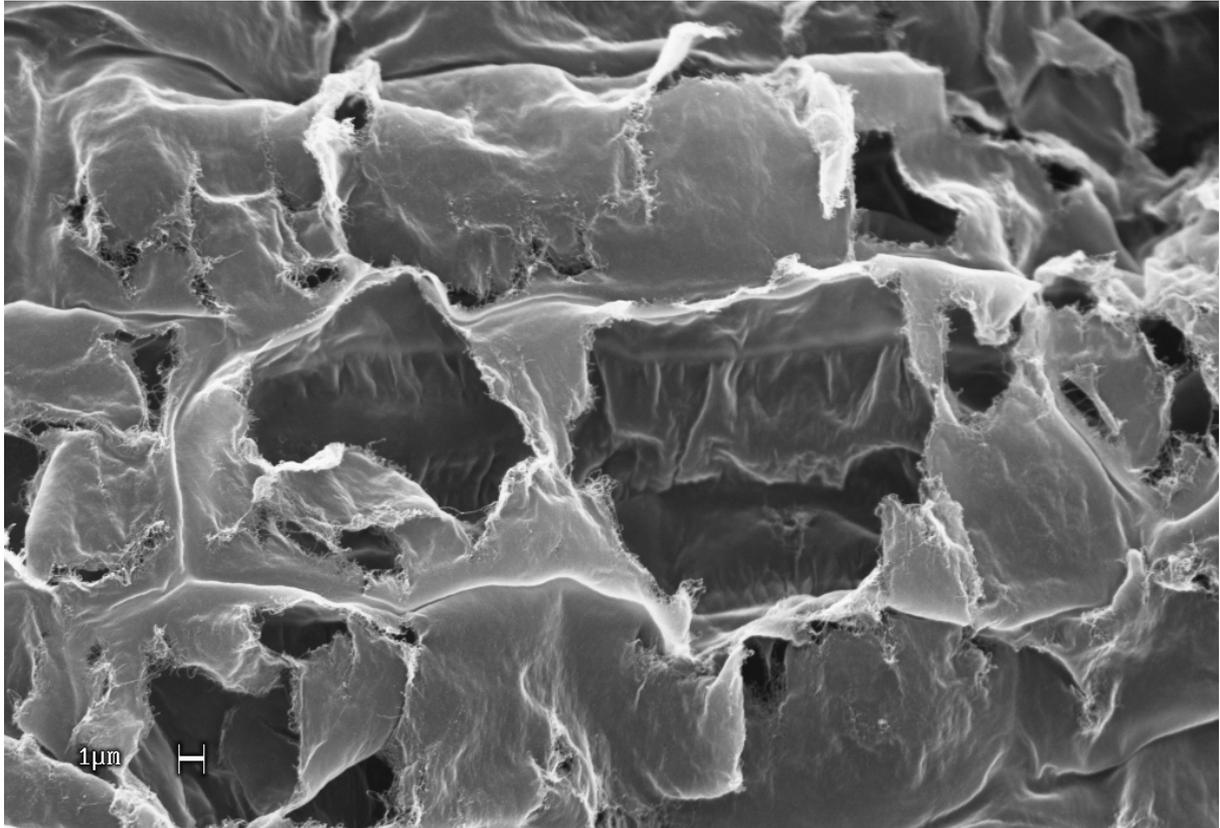


Abb. 30: *Crepis capillaris* (L.) Wallr.

Dubyaea DC.

Die Zellwände der Testae der Epidermis sind meist zart gebaut. Es sind teilweise schwache Strukturen nach dem fenestraten Typ erkennbar (Abb. 31).

Heteracia Fisch. & C. A. Mey.

Die Radialwände sind etwas fester gebaut. Es ist ein fenestrater Typ zu erkennen, der aber auch sehr schwach ausgeprägt sein kann (Abb. 32).

Heteroderis (Bunge) Boiss.

Die Testae der Epidermis ist recht zart gebaut und entspricht einem zarten fenestraten Typ (Abb. 33).

Ixeridium (A. Gray) Tzvelev

Es sind oft nur sehr schwache Strukturen zu erkennen. Diese entsprechen dann dem fenestraten Typ (Abb. 34).

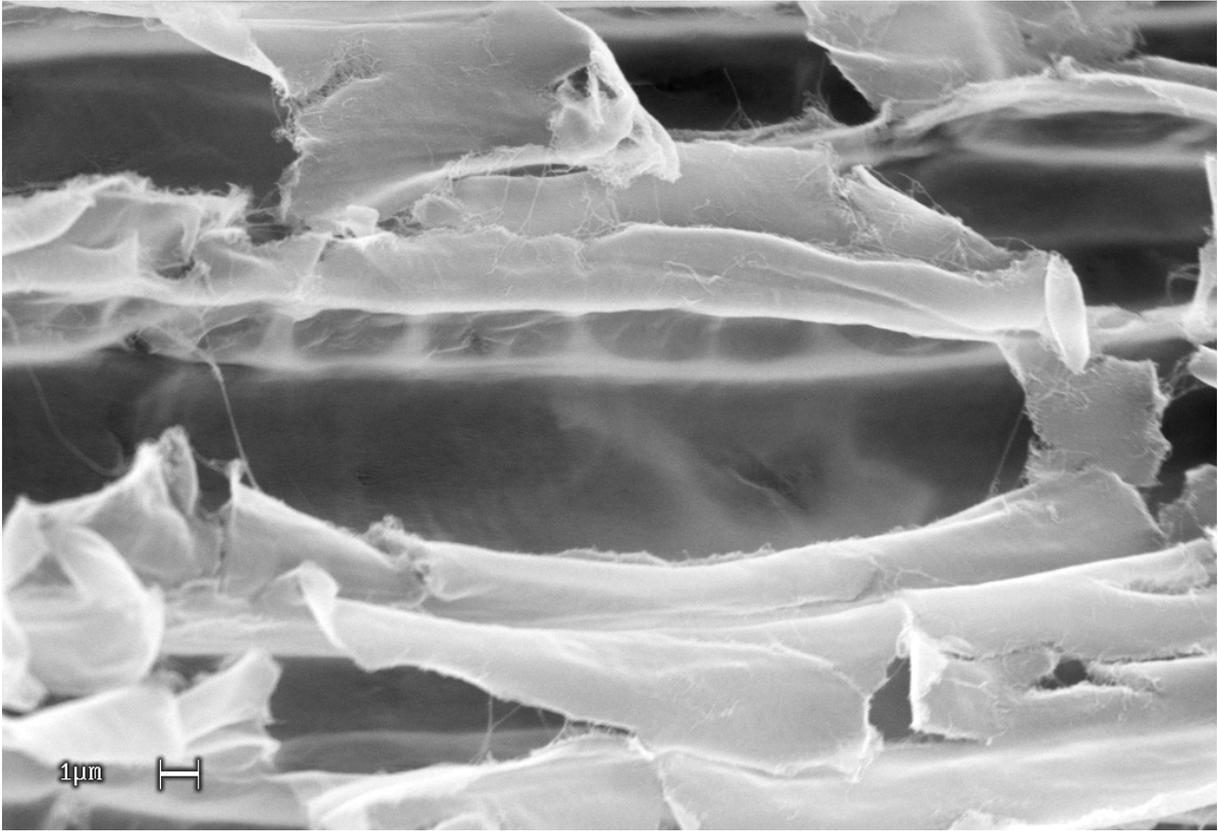


Abb. 31: *Dubyaea hispida* (D. Don) DC.

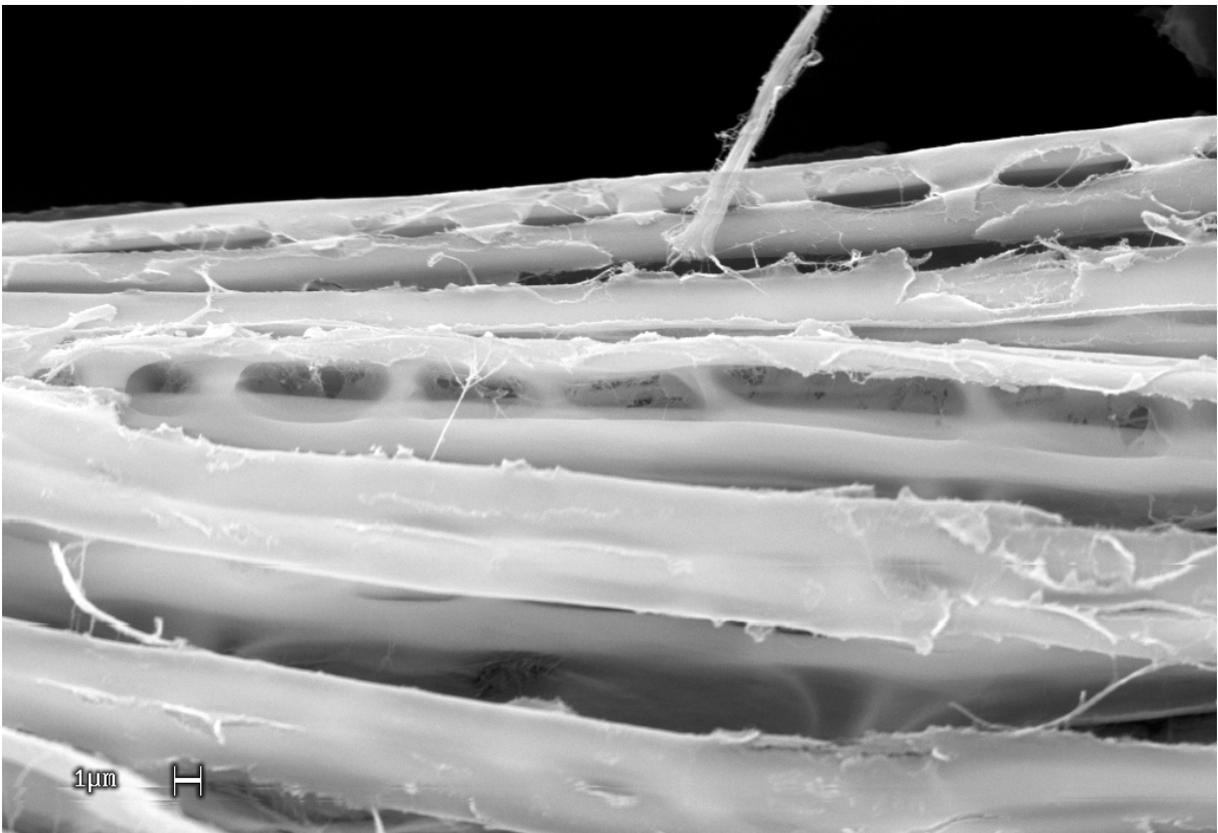


Abb. 32: *Heteracia epapposa* (Regel & Schmalh.) Popov



Abb. 33: *Heteroderis pusilla* (Boiss.) Boiss.

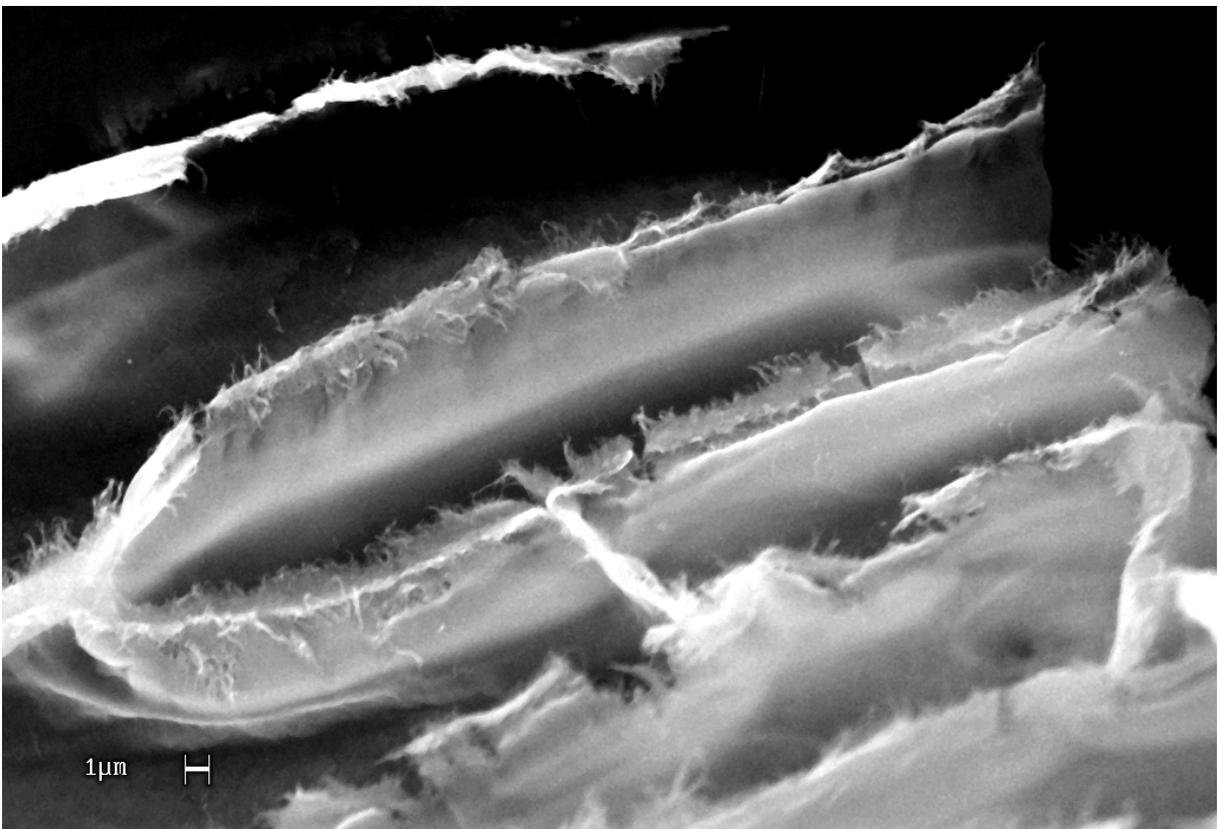


Abb. 34: *Ixeridium dentatum* (Thunb.) Tzvelev

Ixeris Cass.

Auch hier ist ein fenestrater Typ vorhanden. Die verstärkte Zellwand zwischen den Fenstern zieht sich aber noch etwas in den Bereich der äußeren Tangentialwand hinein, sodass der Eindruck entsteht, als ob Stützen bzw. Säulchen in den Radialwänden die äußere Tangentialwand tragen würden (Abb. 35, 36).

Lapsana L.

Da in dieser monotypischen Gattung die Zellwände extrem verstärkt sind, konnten zuerst keine Strukturen beobachtet werden. Unter anderem war es fast unmöglich, die Zellen zu öffnen. Nach der Untersuchung von Jugendstadien und durch die Verwendung von sehr hoher Beschleunigungsspannung (30kV) konnten jedoch eindeutig fenestrated Strukturen in den Radialwänden erkannt werden (Abb. 37). Eine Ähnlichkeit mit Strukturen, wie sie bei den Arten von *Lapsanastrum* auftreten, die vormals der Gattung *Lapsana* zugerechnet wurden, ist ausgeschlossen. Dieses Beispiel zeigt, wie schwierig es ist, Vertreter, die keinen Pappus oder nur rudimentäre Pappusreste besitzen, einzuordnen.

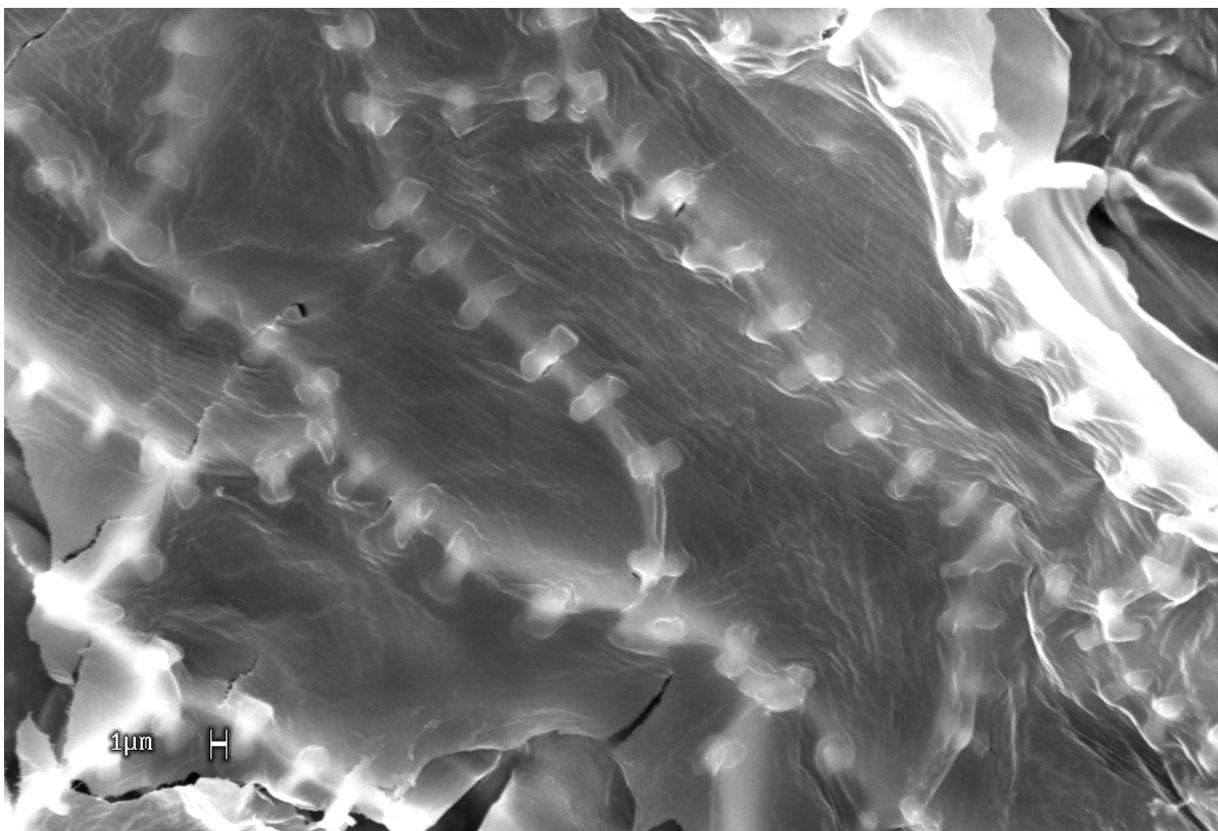


Abb. 35: *Ixeris podlechii* Rech.f.

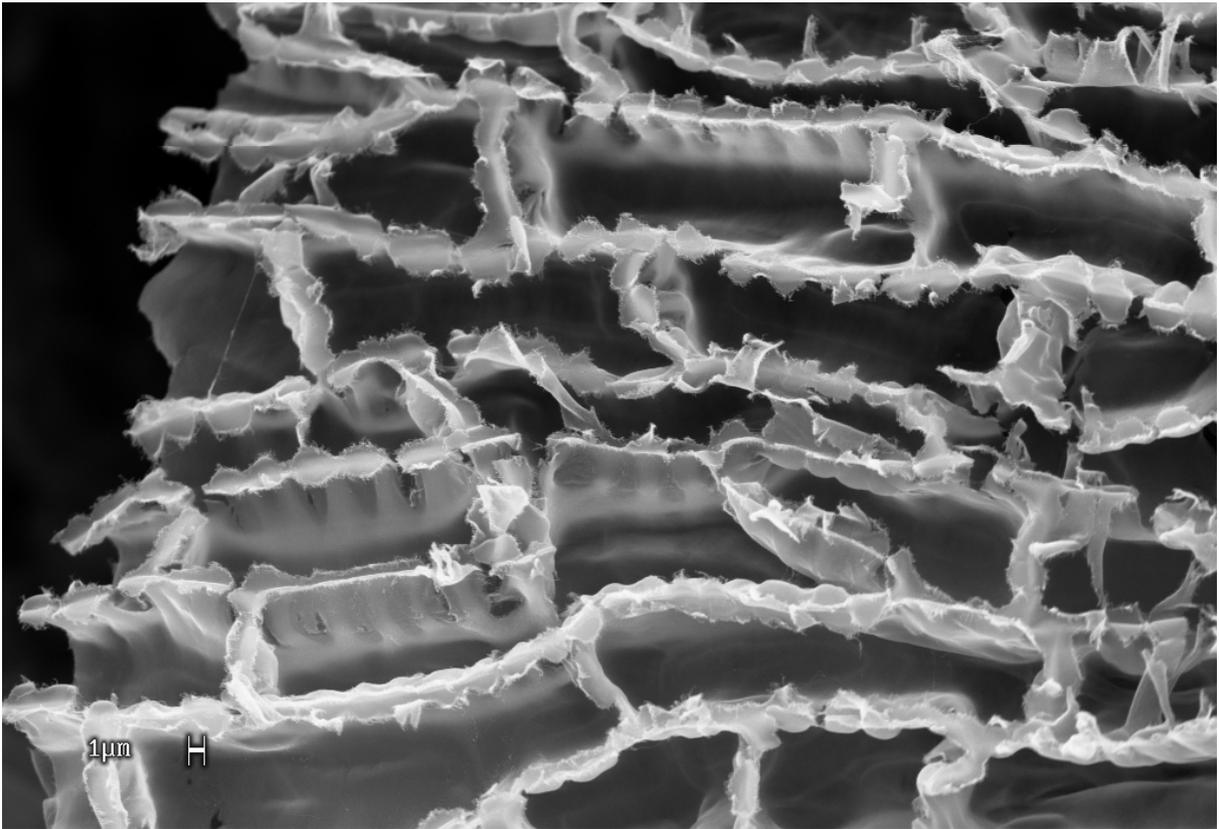


Abb. 36: *Ixeris chinensis* (Thunb.) Nakai

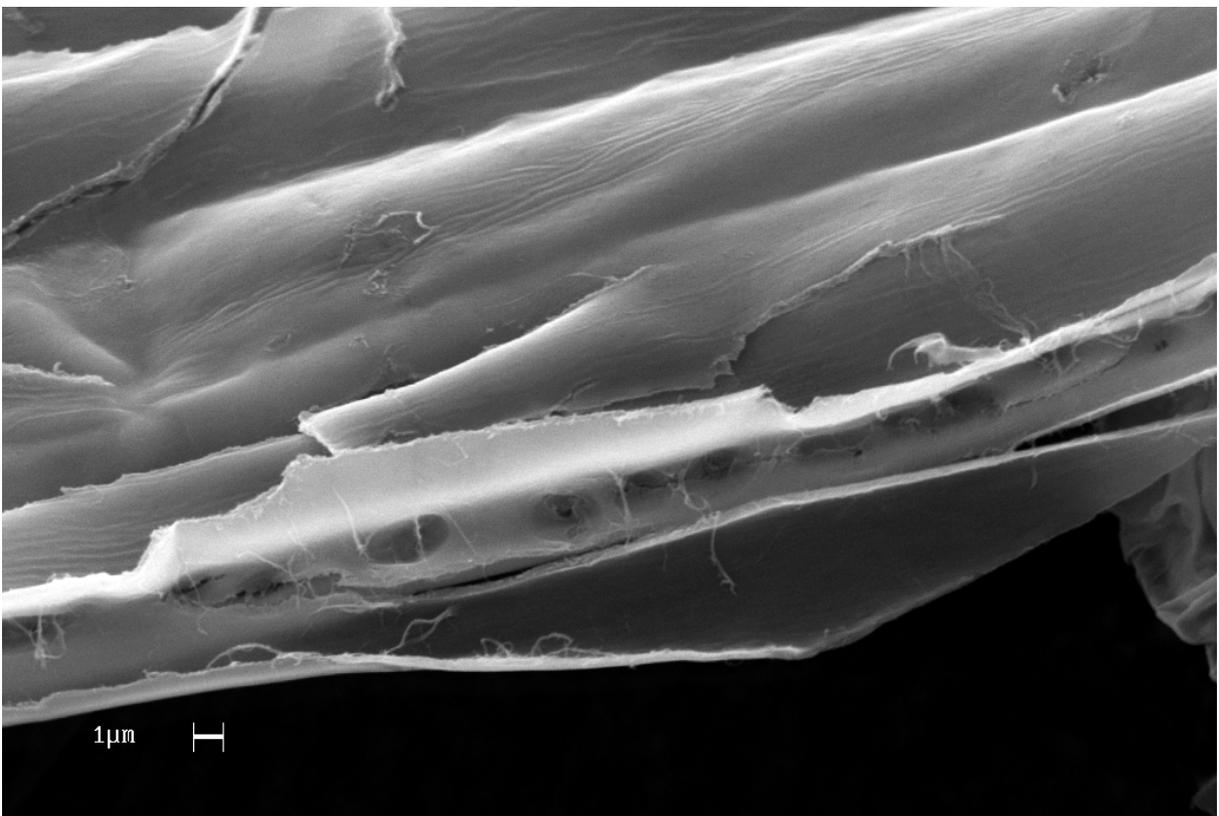


Abb. 37: *Lapsana communis* L.

Sorosaris Stebbins

Die Testaeperidermis ist extrem zart gebaut und nicht strukturiert.

Willemetia Neck.

Hier ist ebenfalls ein fenestrater Typ vorhanden, jedoch variieren die Fenster in Form und Größe. Sie haben des öfteren ein tropfenförmiges Aussehen. Vereinzelt sind auch in der inneren Tangentialwand diese Fenster zu sehen (Abb. 38).

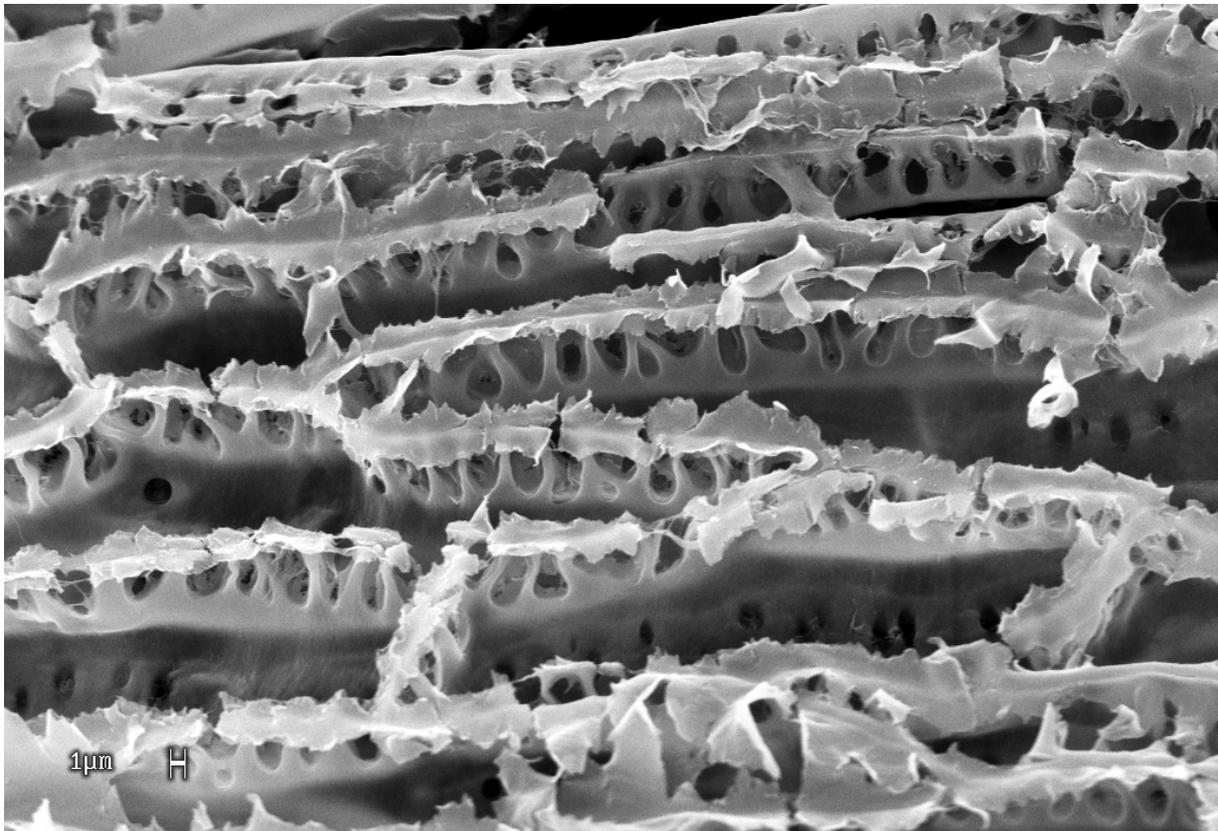


Abb. 38: *Willemetia stipitata* (Jacq.) Dalla Torre in Sonklar & al.

Es folgen nun Gattungen, die in der Testaepidermis besondere Strukturen zeigen und sich damit von den übrigen Crepidinae deutlich unterscheiden:

Lapsanastrum J. H. Pak & K. Bremer

Diese ostasiatischen Vertreter, die vormals *Lapsana* zugerechnet wurden, sind zu Recht von dieser abgetrennt worden. Die Testaepidermis ist hier sehr deutlich strukturiert: Leisten ziehen sich von der einen Radialwand über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinüber. Diese Leisten sind außerdem etwas miteinander vernetzt. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert. Aufgrund dieser so markanten und eigenständigen Strukturen sind diese einem eigenen Typ (*Lapsanastrum* – Typ, Abb. 14) zuzuordnen (Abb. 39, 40).

Taraxacum F. H. Wiggers

Diese Gattung hebt sich, ebenso wie *Lapsanastrum*, vollkommen von den anderen Crepidinae ab. So befinden sich in den Radialwänden Fenster, die von Leisten umflossen werden. Diese ziehen sich dann über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinüber. Die Leisten sind nur sehr selten vernetzt. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert. Diese so typischen Strukturen, als *Taraxacum* – Typ (Abb. 13) bezeichnet, waren bei allen untersuchten Arten vorhanden. Aufgrund dieser Strukturen muss man die Gattung *Taraxacum* von den übrigen Crepidinae zunächst für sehr isoliert halten, zumindest sind durch diese Strukturen die Gattungsgrenzen deutlich festgelegt. Nach den molekularbiologischen Untersuchungen von WHITTON ET AL. (1995) scheint aber eine gewisse Beziehung zu *Youngia* (untersucht wurde *Youngia dentata* DC.) vorhanden zu sein. *Youngia dentata* (Thunb.) DC. [= *Ixeridium dentatum* (Thunb.) Tzvelev] zeigt jedoch in den Strukturen der Testaepidermis keine Ähnlichkeiten mit *Taraxacum*. Nur im Falle von *Youngia japonica* (L.) DC. könnte man von den Strukturen her Ähnlichkeiten erkennen: hier treten ebenfalls leistenartige Strukturen auf.

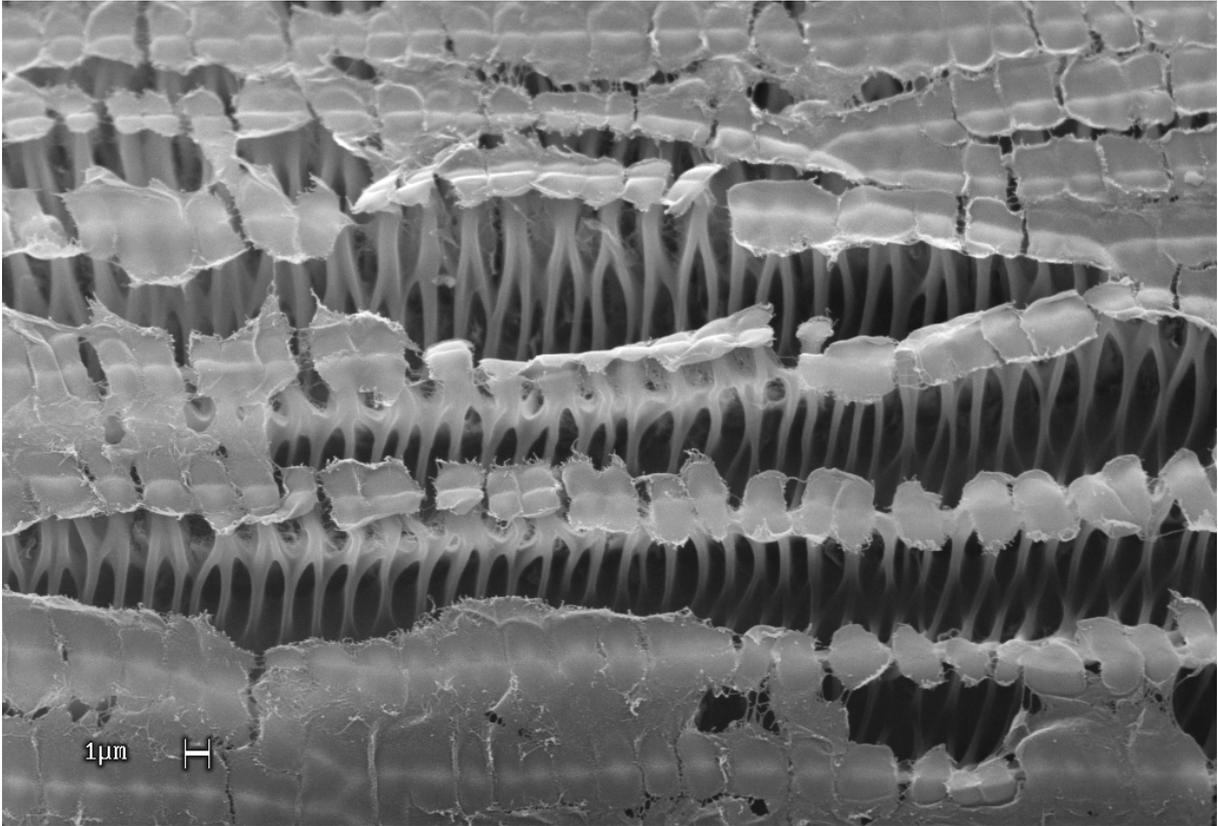


Abb. 39: *Lapsanastrum humile* (Thunb.) Pak & K.Bremer

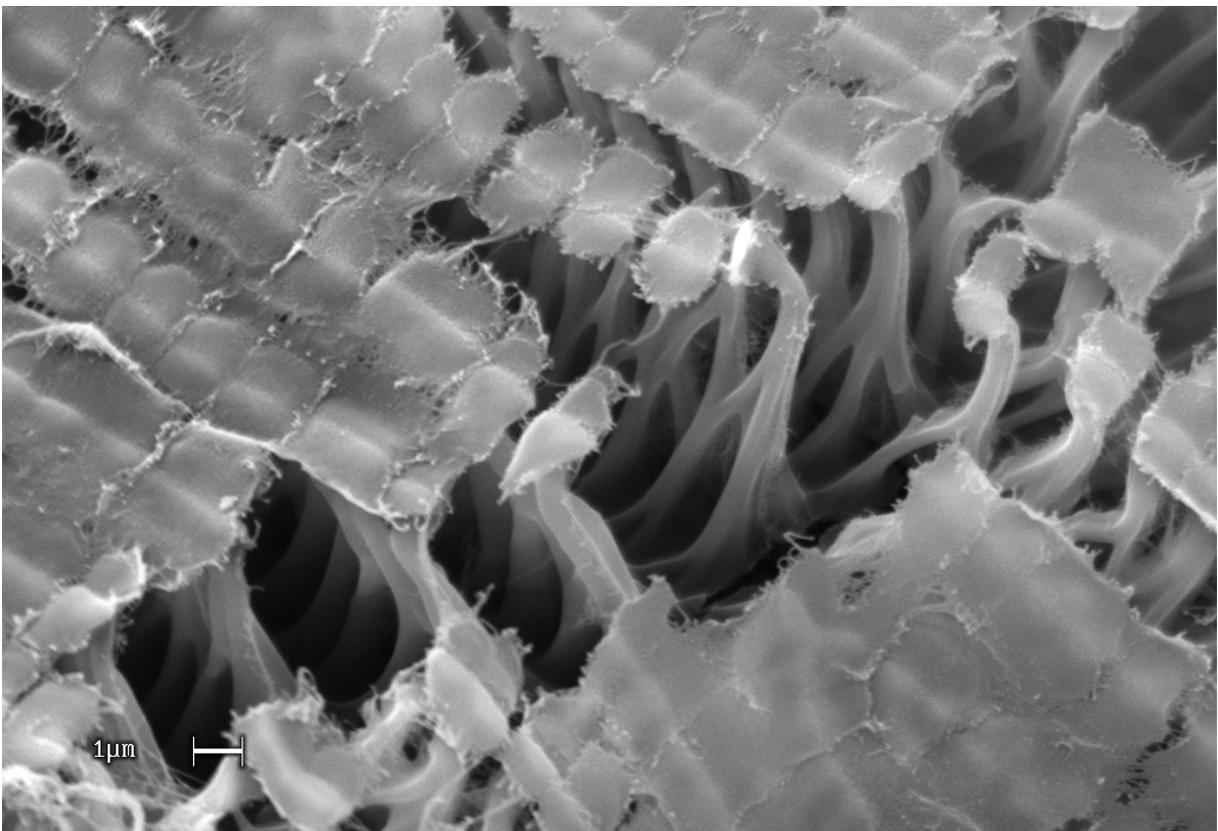


Abb. 40: *Lapsanastrum humile* (Thunb.) Pak & K.Bremer

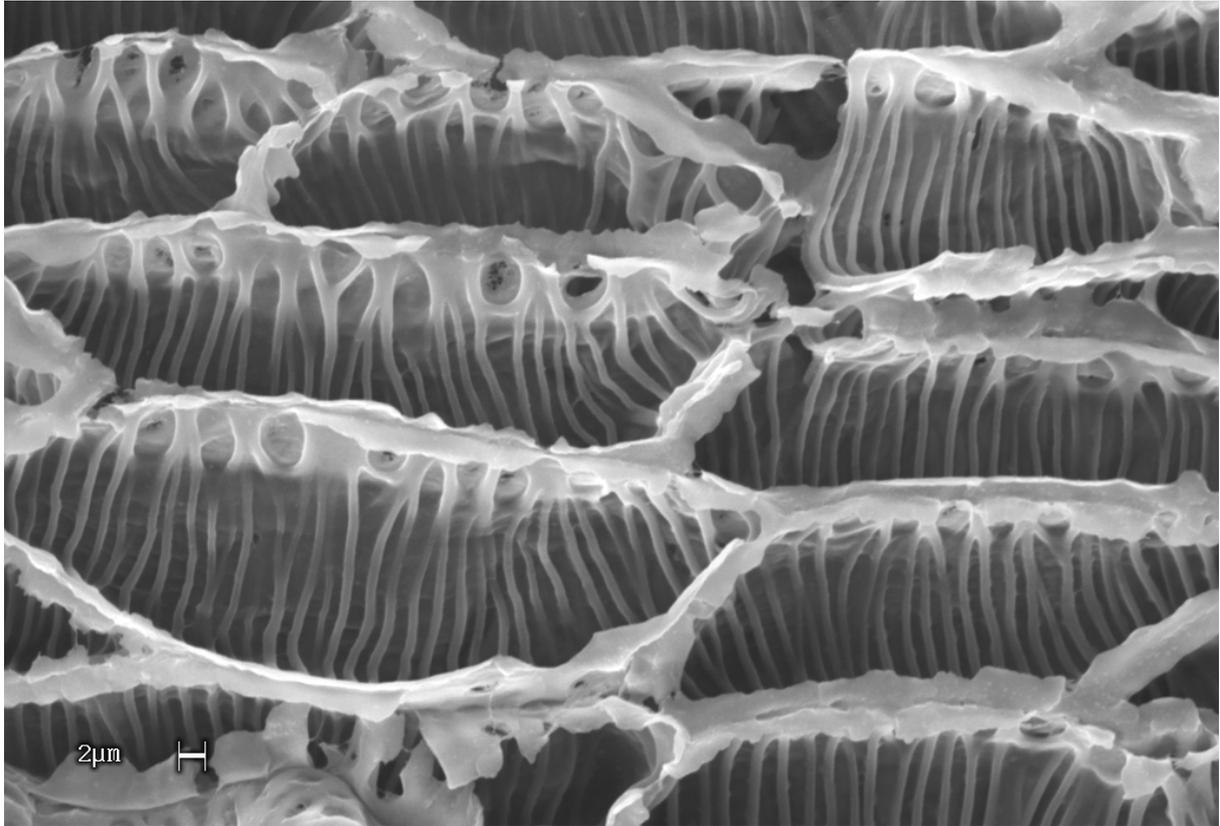


Abb. 41: *Taraxacum officinale* Weber in Wiggers

Youngia Cass.

Diese Gattung zeigt im Allgemeinen Strukturen der Reichardia – Variante des fenestraten Typs, also große Fenster von hoher Regelmäßigkeit in den Radialwänden bei gleichzeitig deutlichem Kontrast (Abb. 42). Nur bei *Y. japonica* (L.) DC. konnte ein vollkommen anderer Testaepidermistyp gefunden werden: Hier ziehen sich Leisten von der einen Radialwand über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinüber. Diese Leisten sind außerdem etwas miteinander vernetzt. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert. Diese Strukturen (Abb. 43) entsprechen also ganz dem *Lapsanastrum* – Typ (Abb. 14). Aufgrund dieser extrem unterschiedlichen Strukturen innerhalb dieser Gattung ist es nicht gerechtfertigt, *Y. japonica* (L.) DC. bei der Gattung *Youngia* zu belassen. Auch die Tatsache, dass es einen Gattungsbastard zwischen *Lapsanastrum* (*Lapsana mushashiensis* Hiyama) und *Youngia japonica* (L.) DC. zu geben scheint, nämlich *xLapsyoungia* Hiyama (nach PAK & BREMER 1995), ist ein Hinweis auf die besondere Stellung, die *Y. japonica* (L.) DC. innehat.

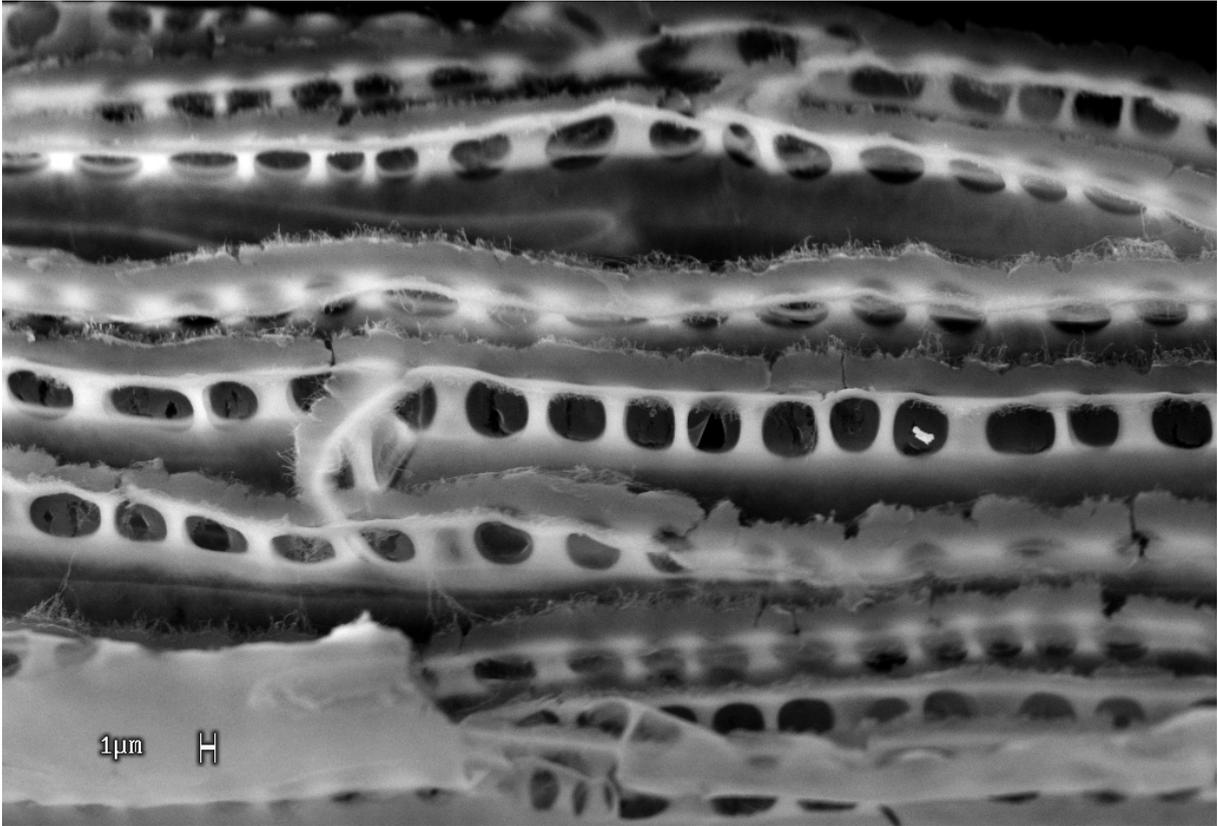


Abb. 42: *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. & Stebbins

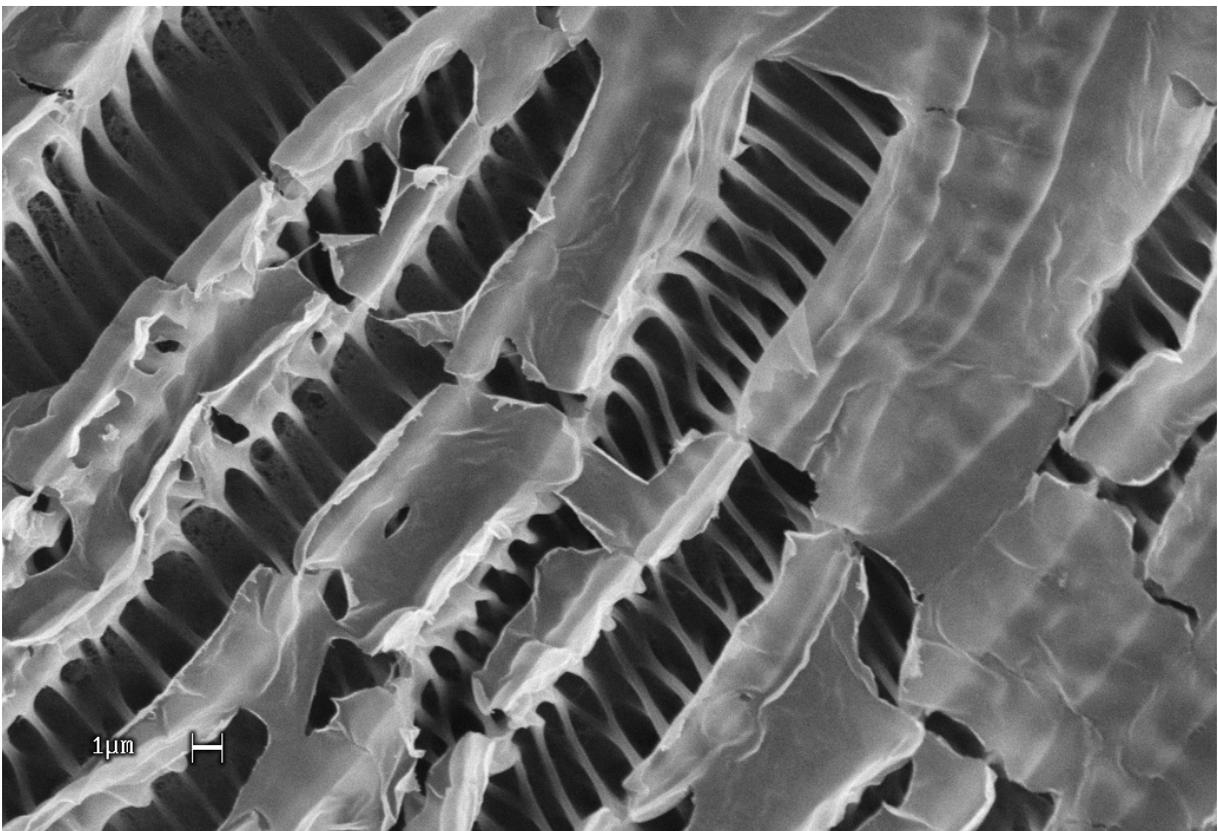


Abb. 43: *Youngia japonica* (L.) DC.

7.4. Dendroseridinae Stebbins

Allgemeines:

Die Gattungen *Dendroseris* und *Thamnoseris* sind endemisch auf den Juan Fernández und San Ambrosio Inseln vor der Küste Chiles. *Dendroseris* und *Thamnoseris* wurden von STEBBINS (1953) in zwei unterschiedlichen Subtribus gesehen, den Dendroseridinae (*Dendroseris*) und Stephanomeriinae (*Thamnoseris*). STEBBINS (1953) hält es jedoch für möglich, dass *Dendroseris* eventuell aus einem ursprünglichen Zweig der Stephanomeriinae hervorgegangen ist und mit *Thamnoseris* verwandt ist. JEFFREY (1966) stellt beide Gattungen zur *Sonchus*-group. Nach WHITTON ET AL. (1995) ist die nähere Verwandtschaft von *Dendroseris* bei den Sonchinae zu suchen. Von *Thamnoseris* Phil. konnten noch keine Strukturdaten gewonnen werden, da es bisher noch nicht gelungen ist, reifes Achänenmaterial zu besorgen. BREMER (1994) hält die Subtribus der Dendroseridinae für monophyletisch.

Spezielles:

Dendroseris D. Don

Auf eine Beschreibung eines „*Dendroseris* – Typs“ wurde bewusst verzichtet, da er, falls man all die Variationen innerhalb der Gattung zu einem solchen Typ zählen würde, von rein hypothetischer Natur wäre und auf keine einzige Art in allen Punkten zutreffen würde. Die Zellwände sind zart bis deutlich verstärkt. Die Strukturen sind in dieser Gattung in ihrer Art und Deutlichkeit unterschiedlich, jedoch meist nur schwach ausgeprägt. Trotz der artspezifischen Unterschiede kann man jedoch fließende Übergänge in den Merkmalen der Testaepidermis beobachten, wodurch eine klar definierte Beschreibung eines Strukturtyps unmöglich wird.

Einige Arten, so z. B. *D. micrantha* (Bertero ex Decne.) Hook. & Arn., *D. pruinata* (Johow) Skotts. und *D. neriifolia* (Decne.) Hook. & Arn., alle der Subgenus *Rea* angehörend, welche paraphyletisch zu sein scheint (CRAWFORD ET AL. 1998), haben besonders zarte Zellwände und sind praktisch ohne Struktur (Abb. 44). Nur manchmal [besonders bei *D. neriifolia* (Decne.) Hook. & Arn., Abb. 45], kann man in diesen Fällen ganz schwach Dichteunterschiede in den Zellwänden erkennen.

Andere Arten haben deutlich verstärkte Zellwände. So ist bei *D. berteriana* (Decne.) Hook. & Arn. (Subgenus *Phoenicoseris*) die äußere Tangentialwand zwar sehr dünn und ohne Struktur, die innere Tangentialwand und die Radialwände sind aber deutlich stärker ausgebildet (Abb. 46). In den Radialwänden findet man Strukturen wie beim fenestraten Typ, zusätzlich ist aber die innere Tangentialwand noch durch kleinere Fenster unregelmäßiger Anordnung unterbrochen. Bei anderen Arten [*D. macrantha* (Bertero ex Decne.) Skotts., *D. macrophylla* D. Don, *D. litoralis* Skotts., Subgenus *Dendroseris*] sind die Zellwände noch stärker ausgebildet. Die Strukturen sind zwar ähnlich wie bei *D. berteriana* (Decne.) Hook. & Arn., die äußere Tangentialwand ist aber wesentlich stärker ausgebildet (v.a. bei *D. macrophylla* D. Don und *D. litoralis* Skotts.) und zeigt gewisse spangen- oder auch fensterartige Strukturen (Abb. 47). Bei *D. litoralis* Skotts. sind die Zellwände, v.a. aber die äußere Tangentialwand, besonders stark ausgebildet, die Strukturen bestehen im Wesentlichen aus kleinen Fenstern, was besonders in den Radialwänden der äußeren Tangentialwand auffällt (Abb. 48).

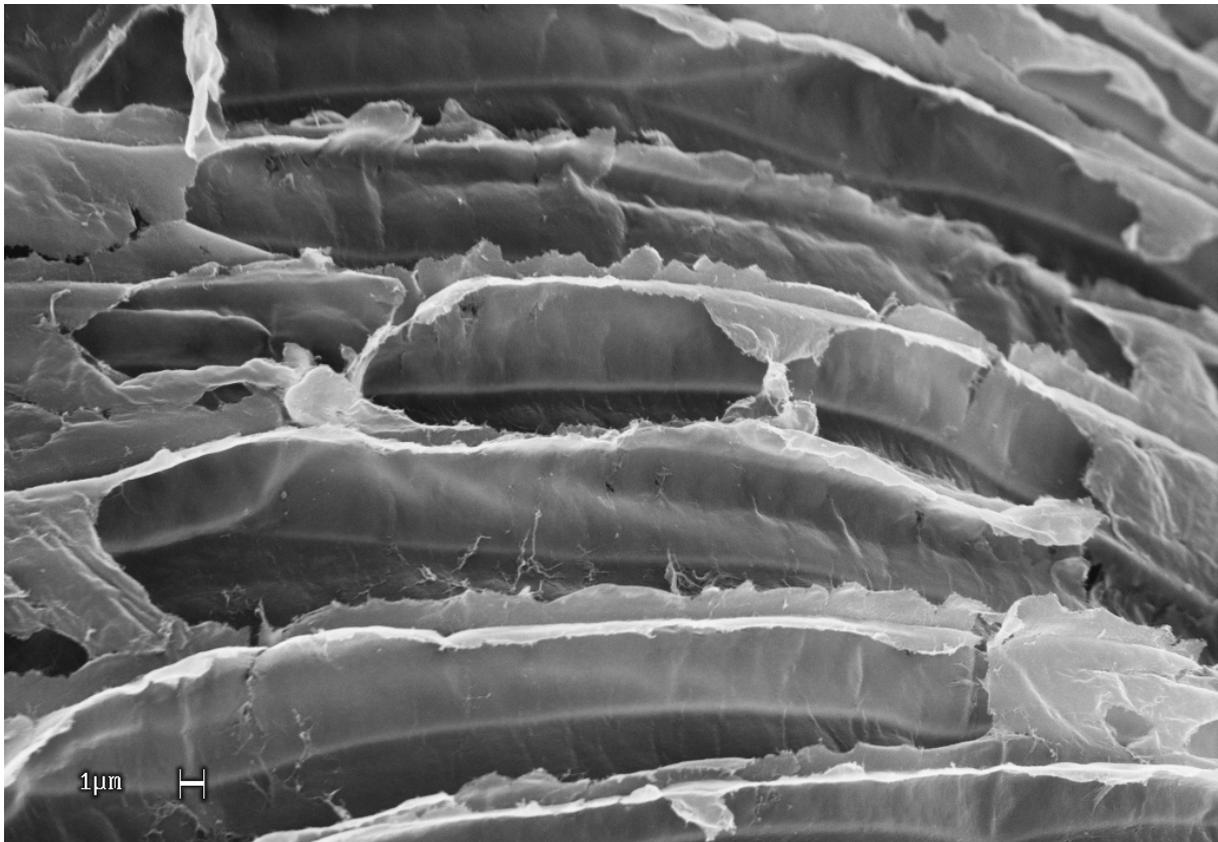


Abb. 44: *Dendroseris micrantha* (Bertero ex Decne.) Hook. & Arn.

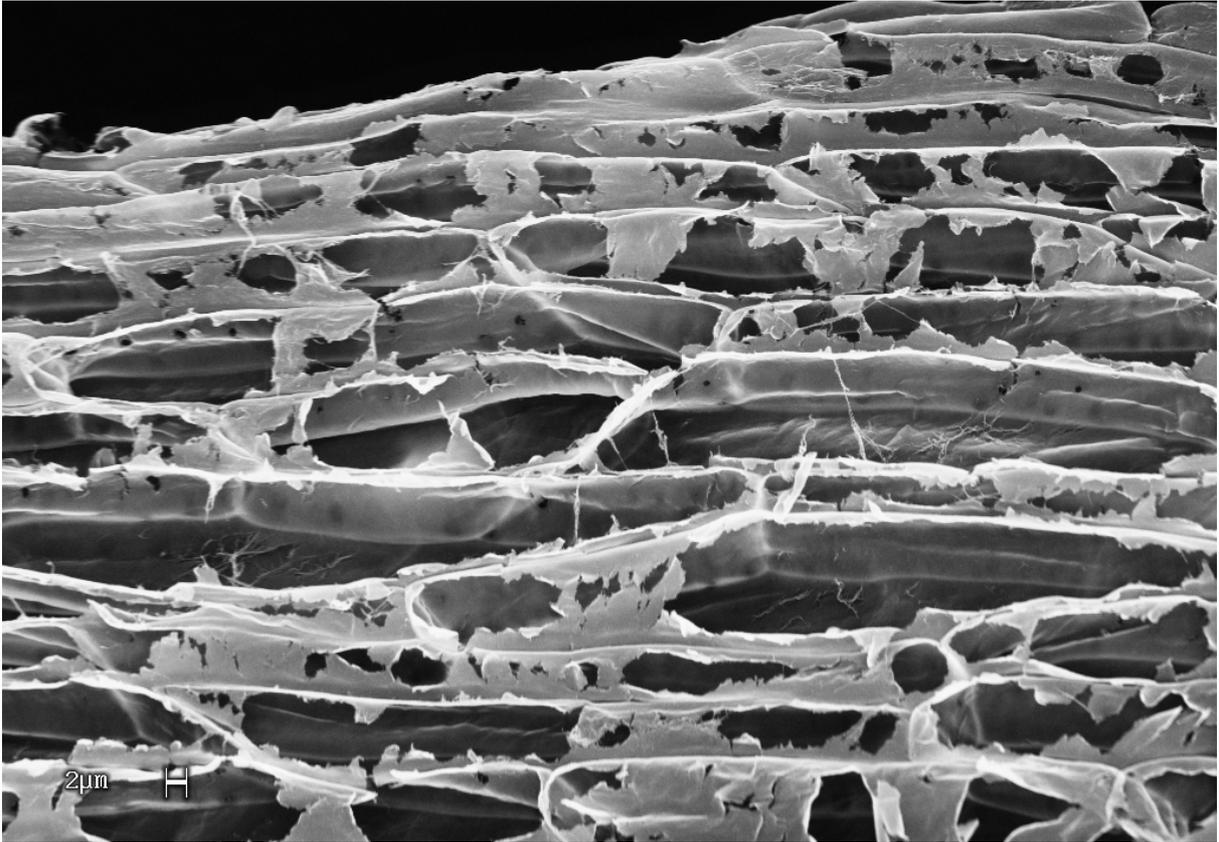


Abb. 45: *Dendroseris nerifolia* (Decne.) Hook. & Arn.

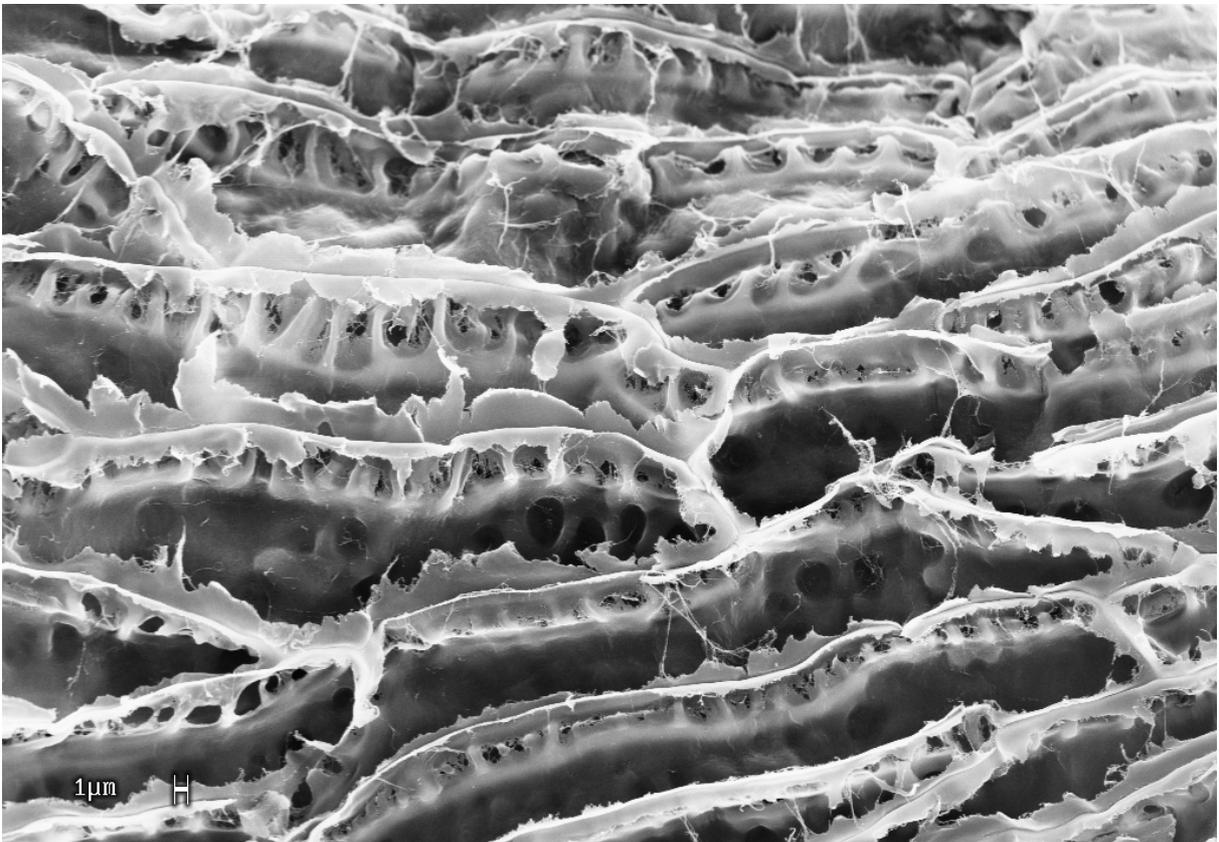


Abb. 46: *Dendroseris berteriana* (Decne.) Hook. & Arn.

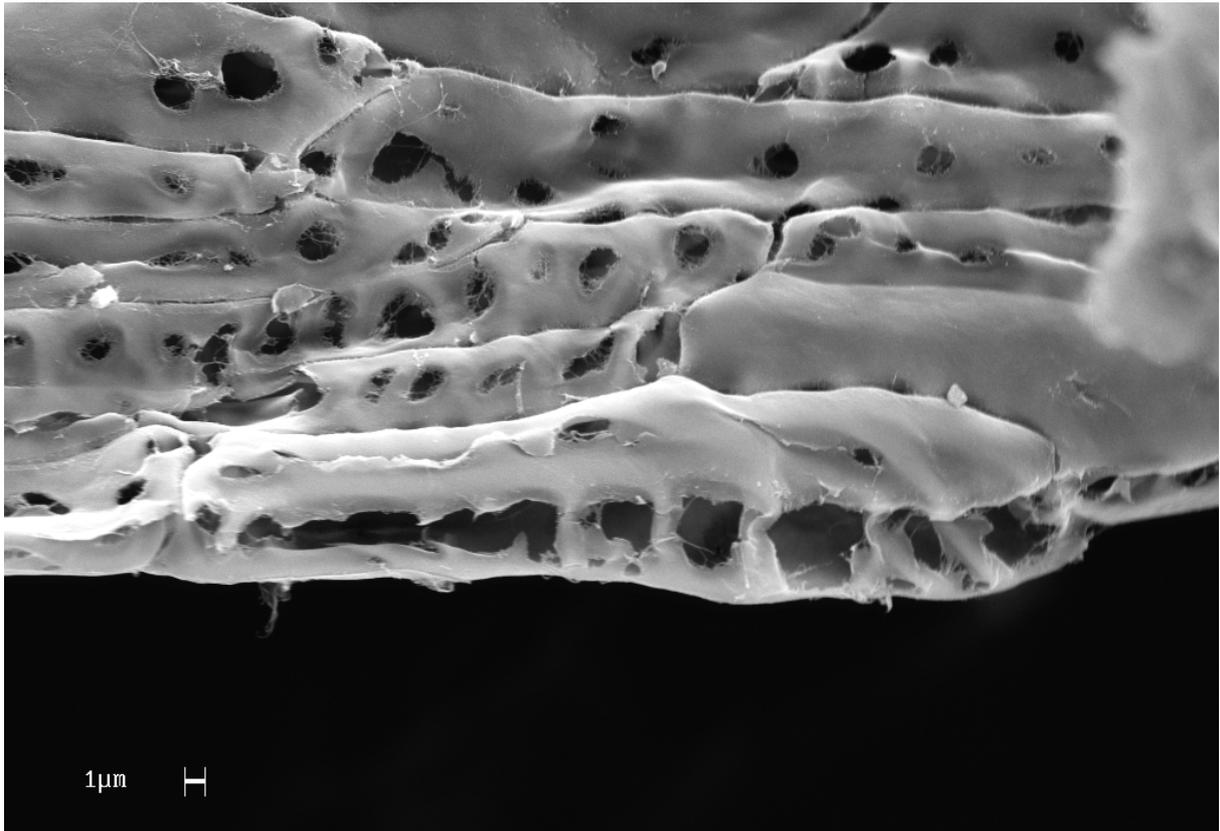


Abb. 47: *Dendroseris macrophylla* D. Don

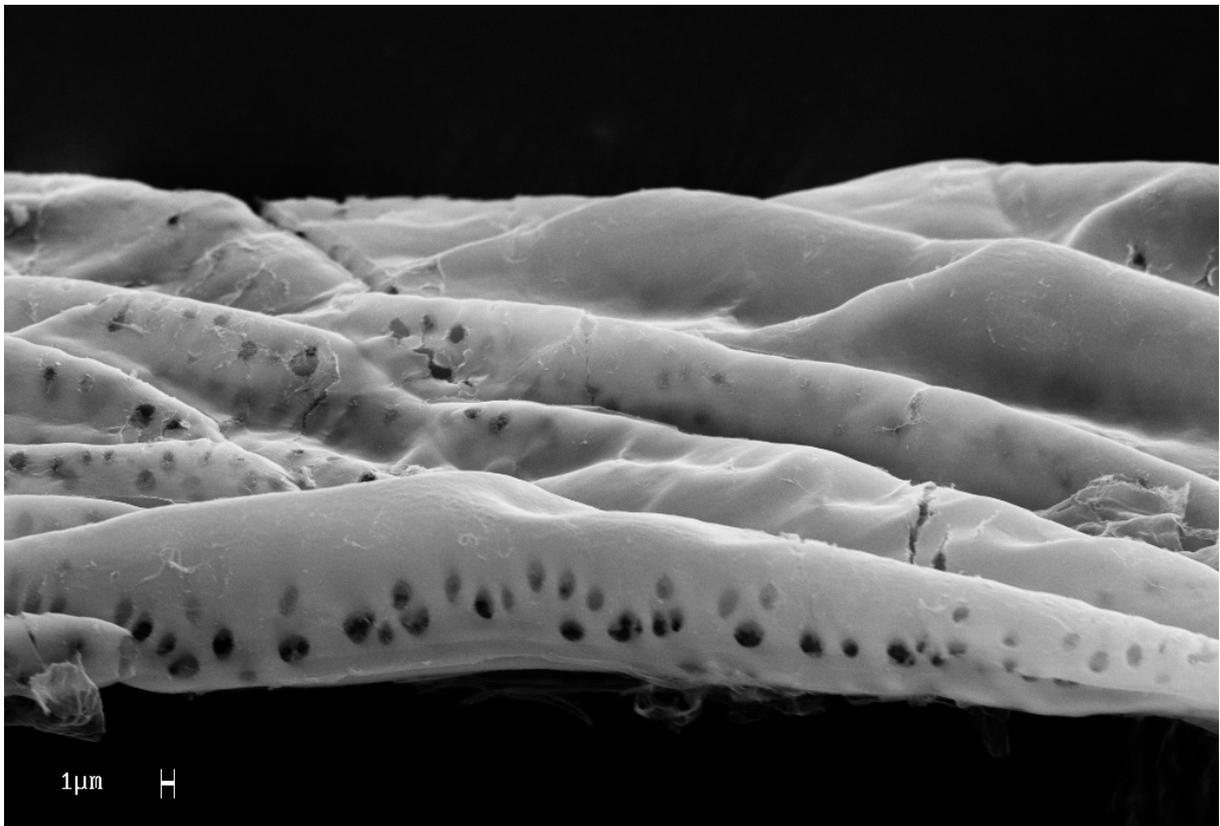


Abb. 48: *Dendroseris litoralis* Skotts.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Strukturierung der Testaepidermis in den verschiedenen Arten dieser Gattung zwar ähnlich ist, aber deutliche Unterschiede in der Ausprägung zwischen den Arten vorhanden sind. Gewisse Zusammenhänge zwischen den Strukturen und den Subgenera kann man jedoch erkennen.

Typisch ist, dass die äußere Tangentialwand meist mit Spangen oder Löchern strukturiert ist; diese Strukturen sind aber oft nur schwer zu erkennen. Die Radialwände sind meistens fenestertypig durchbrochen; die Fenster können dabei regelmäßig, wie in den Radialwänden des fenestraten Typs, angeordnet sein, aber auch kleiner und wie zufällig verstreut sein. Auch in der inneren Tangentialwand sind des öfteren kleinere Fenster zu finden.

Die Arten der Gattung *Dendroseris* zeigen damit im Prinzip die gleichen Strukturen, wenn auch in unterschiedlich deutlicher Ausprägung. Trotzdem ist eine relativ hohe Variationsbreite in der Art und Weise der Ausprägung der Strukturen vorhanden. Den Schlussfolgerungen SANDERS' ET AL. (1987), welche in der Gattung *Hieracium* den Ursprung von *Dendroseris* sehen, kann nach diesen Untersuchungen nicht zugestimmt werden, besonders da die fenestraten Strukturen in der Testaepidermis von *Hieracium* sehr stabil sind.

Auf eine Verwandtschaft zu den Sonchinae oder den Stephanomeriinae kann zwar aus diesen Strukturen ebenfalls nicht geschlossen werden. Die Dendroseridinae nehmen jedoch hinsichtlich der Struktur eine gewisse Zwischenstellung zwischen diesen beiden Subtribus ein. Manchmal sind Strukturen wie beim fenestraten Typ der Sonchinae ausgeprägt (die bis auf *Launaea* konsequent einen ganz regelmäßigen fenestraten Typ zeigen), andererseits sind auch Merkmale der Stephanomeriinae vorhanden. Deren Charakteristikum ist, dass die Testaepidermis eher schwach strukturiert ist (deren Zellwände aber meist deutlich verstärkt sind) und dass dann die meist sehr kleinen Fenster unregelmäßig in den Radialwänden und auch in der inneren Tangentialwand verteilt sind. Jedoch sei an dieser Stelle erwähnt, dass *Lactusonchus webbia* (Sch.Bip.) Svent. (Sonchinae, endemisch auf La Palma, Kanarische Inseln, Abb.116) ebenfalls diese Strukturen und damit mehr Ähnlichkeiten zu *Dendroseris* (insbesondere zu *D. litoralis* Skotts.) zeigt als die übrigen Sonchinae.

Eigen ist den Dendroseridinae im Vergleich zu den anderen beiden Subtribus, dass die äußere Tangentialwand oft deutlich verstärkt und strukturiert ist. Es ist nochmals darauf hinzuweisen, dass dies in den Lactuceae, abgesehen von den Vertretern des helicoiden Typs, sehr selten vorkommt.

7.5. Hieraciinae Dumort.

Allgemeines:

Die Gattungen dieser Subtribus sind nicht oder nur schwach strukturiert. Ein Teil dieser Gattungen [*Andryala* und *Hieracium*, beide aus der *Hieracium*-Linie der Subtribus Crepidinae sensu STEBBINS (1953)] zeigt eine charakteristische Variante des fenestraten Typs mit sehr regelmäßigen und großen Fenstern, die als *Hieracium* – Variante des fenestraten Typs beschrieben wurde. Der andere Teil [*Arnosseris*, *Hispidella*, *Hyoseris* und *Tolpis*, aus der Subtribus der Hyoseridinae sensu STEBBINS (1953)] zeigt keinerlei Strukturen in der Testaepidermis. Beiden Gruppen ist gemein, dass die Zellwände sehr zart gebaut sind. In den Strukturen der Testaepidermis lassen sich nach bisherigen Untersuchungen die beiden Gruppen insofern unterscheiden, als die eine Gruppe keine, die andere Strukturen der *Hieracium* – Variante des fenestraten Typs zeigt. Diese Unterschiede sind jedoch zu gering, um sie als ein trennendes Merkmal innerhalb der Subtribus Hieraciinae einzusetzen, da sich gezeigt hat, dass es selbst innerhalb einer Gattung sehr leicht möglich ist (z. B. *Crepis*), dass ein unstrukturierter Typ und ein fenestrater Typ nebeneinander vorkommen. Gerade aufgrund der Zartheit der Strukturen ist ein fließender Übergang zwischen beiden Typen durchaus möglich.

Bei JEFFREY (1966) werden jedoch beide Linien in der *Tolpis*-subgroup der *Tolpis*-group vereint. Bereits STEBBINS (1953) hatte vermutet, dass eine Beziehung zwischen *Tolpis* und den verwandten Gattungen und zu *Hieracium* (bei ihm standen diese noch in verschiedenen Subtribus, den Hyoseridinae und Crepidinae) bestehen könnte. Die Zuordnung durch STEBBINS (1953) von *Tolpis* und anderen Hieraciinae zu *Cichorium*, *Koelipinia* und *Rothmaleria* ist nach der Analyse der Testaepidermis jedoch nicht gerechtfertigt.

Spezielles:

Zuerst werden die Gattungen aufgeführt, deren Testaepidermis ohne Strukturen ist:

Arnosaris Gaertn.

Diese monotypische Gattung zeigt zwar keine Strukturen in ihrer Testaepidermis, ob sie aber den Hieraciinae zugerechnet werden kann, ist bei diesem pappuslosen Vertreter fraglich: Untersuchungen von WHITTON ET AL. (1995) befürworten eine engere Verwandtschaft dieser Gattung mit den Sonchinae bzw. *Hyoseris* (Hypochaeridinae).

Chlorocrepis Griseb.

Die Beziehung zu *Tolpis* ist insofern nicht zu widerlegen, da beide Gattungen eine unstrukturierte Testaepidermis haben. Da aber *Hieracium* Strukturen nach dem fenestraten Typ hat, scheint eine nähere Beziehung zu dieser Gattung unwahrscheinlicher als zu *Tolpis* (MERXMÜLLER, 1977).

Hispidella Barnadez ex Lam.

(Abb. 49)

Hololeion Kitam.*Tolpis* Adans.

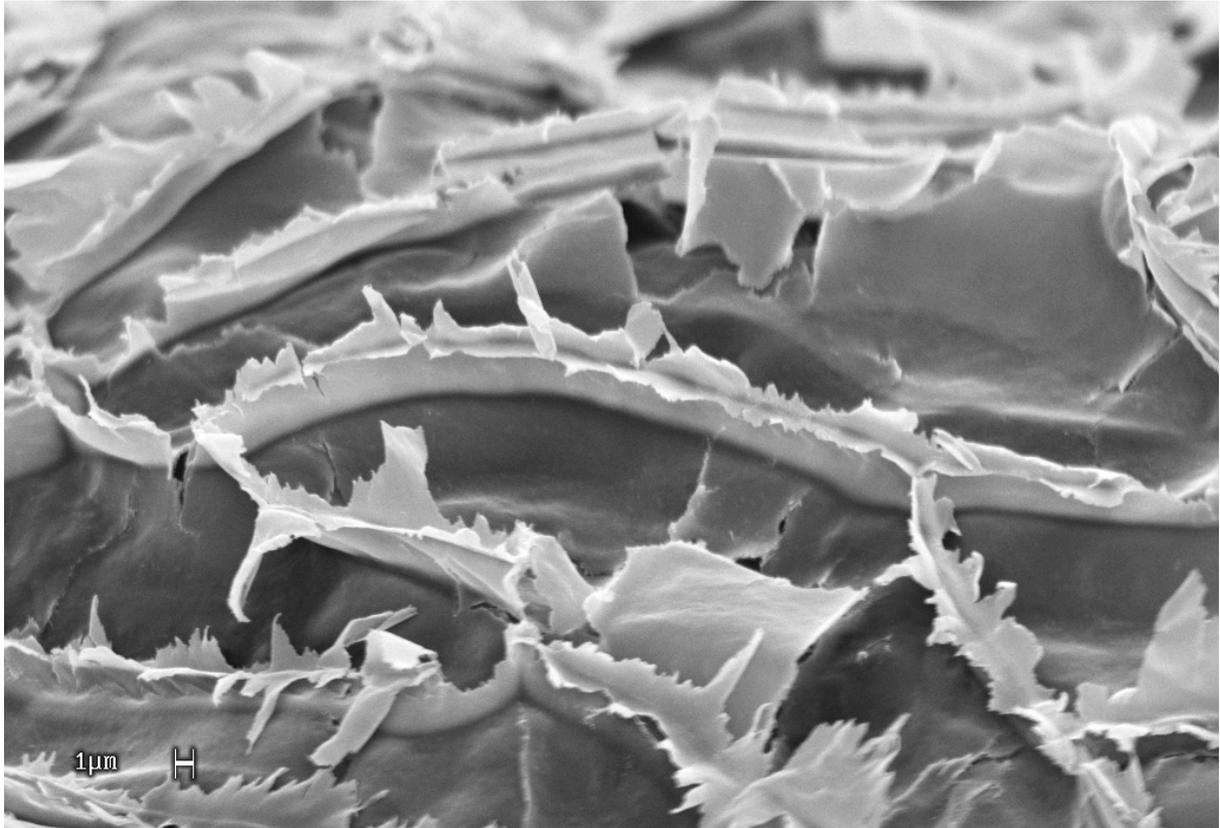


Abb. 49: *Hispidella hispanica* Barnadez ex Lam.

Folgende Gattungen zeigen in der Testaepidermis die *Hieracium* – Variante des fenestraten Typs:

Andryala L.

Hieracium L.

Es ließen sich keine Unterschiede innerhalb der Gattung erkennen. Auch die südamerikanischen Vertreter dieser Gattung zeigten die gleichen Strukturen (Abb. 50, 51).

Pilosella Hill



Abb. 50: *Hieracium incisum* Hoppe

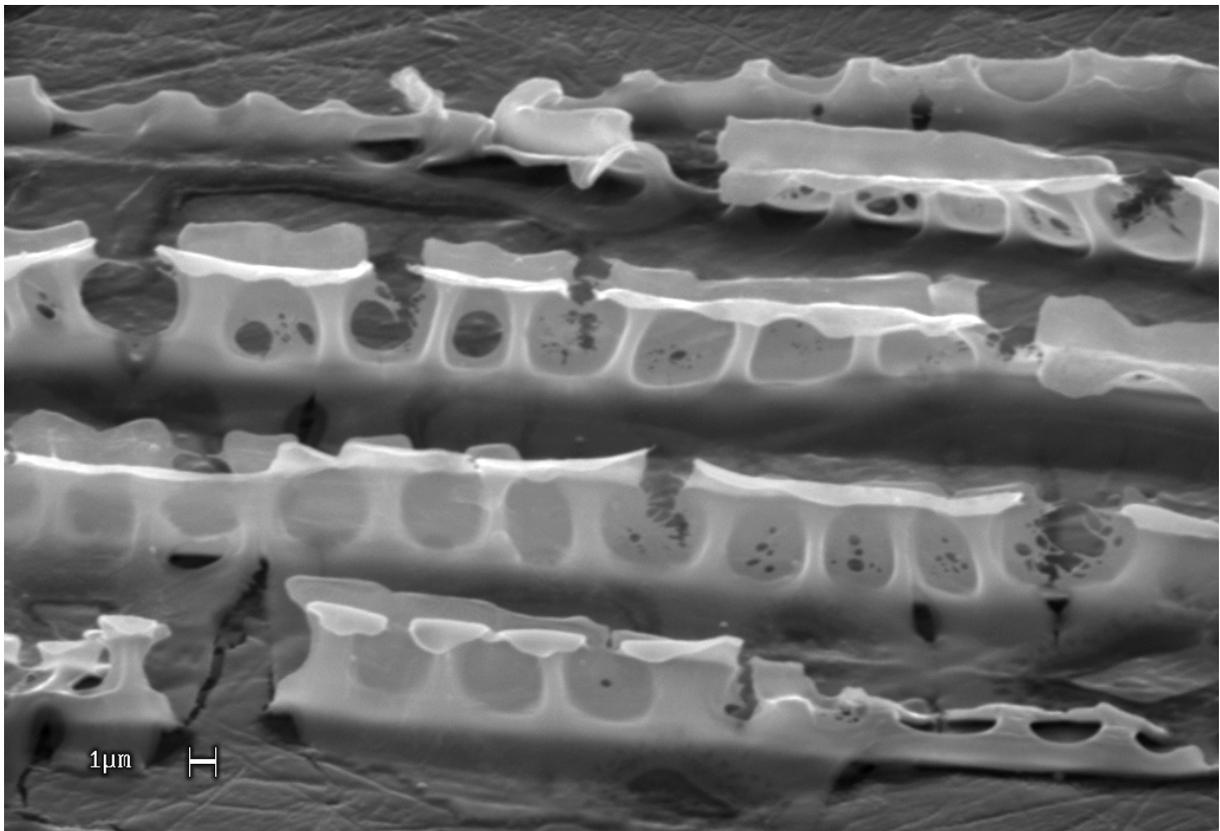


Abb. 51: *Hieracium microcephalum* Sch.Bip.

7.6. Hypochaeridinae Less.

Allgemeines:

Diese Subtribus wurde gebildet aus der Subtribus Leontodontinae sensu STEBBINS (1953) und den Gattungen *Hyoseris* aus der Subtribus Hyoseridinae und *Aposeris* aus den Crepidinae (*Youngia–Ixeris* Linie) sensu STEBBINS (1953). JEFFREY (1966) stellte sie dann zur *Hypochaeris*-subgroup, und damit stand sie in enger Nachbarschaft zur *Scorzonera*-subgroup. Einen Zusammenhang, wie JEFFREY (1966) es fordert, zwischen *Scorzonera*- und *Hypochaeris*-subgroup (die zusammen in der *Hypochaeris*-group stehen), kann nicht unterstützt werden. Die Strukturen in der Testaepidermis sind zu unterschiedlich, als dass man hier eine Verwandtschaft erkennen könnte. JEFFREYS *Hypochaeris*-subgroup geht bei BREMER geschlossen in dessen Subtribus der Hypochaeridinae über.

In dieser Subtribus kommen zwei deutlich voneinander zu unterscheidende Testaepidermistypen vor, außerdem gibt es Taxa, bei denen die Testaepidermis fast oder vollständig unstrukturiert ist.

Der retikulate Typ (Abb. 8) tritt auf bei *Helminthotheca*, *Hedypnois*, *Hypochaeris*, *Leontodon* und *Picris*, der fenestrated Typ (Abb. 6) bei *Aposeris*, *Garhadiolus*, *Hypochaeris*, *Rhagadiolus* und *Urospermum*. Eine Testaepidermis ohne sichtbare Struktur (Abb. 4) tritt bei *Hyoseris* auf. Die Hypochaeridinae sind also von der Struktur der Testaepidermis her heterogen zusammengesetzt. Diese Heterogenität trifft auch auf die Gattung *Hypochaeris* selbst zu.

Interessanterweise kommen WHITTON ET AL. (1995) bei den cpDNA–Untersuchungen zu dem Ergebnis, dass *Hyoseris* eher in der Verwandtschaft der Sonchinae anzusiedeln ist und *Rhagadiolus* verwandtschaftliche Beziehungen zu *Lapsana* bei den Crepidinae hat, deren Gattungen ja in der Mehrzahl dem fenestrated Typ angehören. Auch bei *Urospermum* bestehen Zweifel, inwieweit diese Gattung den Hypochaeridinae zugeordnet werden kann. Zusammen mit den Strukturen in der Testaepidermis drängt sich damit die Schlussfolgerung auf, dass die Hypochaeridinae Less. in dieser Zusammensetzung nicht zu halten sind. All die Gattungen, deren Zugehörigkeit zu den Hypochaeridinae Less. durch WHITTON ET AL. (1995) in Zweifel gezogen wird, zeigen nämlich keine oder nur fenestrated Strukturen im Gegensatz zum größten Teil der anderen Hypochaeridinae, welche meist retikulate Strukturen zeigen.

Spezielles:*Hyoseris* L.

Besonders die radialen Zellwände und die innere Tangentialwand sind hier stark ausgebildet, die äußere Tangentialwand ist nur schwach ausgeprägt. Keine der Zellwände zeigt irgendeine Struktur (Abb. 52). Diese Gattung ist ein typisches Beispiel für unstrukturierte Zellwände. Der Mangel an Strukturen beruht hier nicht auf einer zu schwachen oder zu starken Ausprägung der Zellwände. BLACKMORE (1981) hält es aufgrund palynologischer Untersuchungen für wahrscheinlich, dass diese Gattung eher zu *Hypochaeris*, *Launaea* oder *Sonchus* Beziehungen zeigt als zu irgendeinem anderen Mitglied der Hyoseridinae sensu STEBBINS (1953). WHITTON ET AL. (1995) finden keine Beziehung dieser Gattung zur Subtribus der Hypochaeridinae, sondern sehen eher eine Verwandtschaft (zusammen mit *Arnosaris*, Subtribus Hieraciinae, welche auch keine Strukturen zeigt) zu den Sonchinae. Da im Allgemeinen die Hypochaeridinae deutliche Strukturen vorweisen, sollten auch die Testaepidermismerkmale bei der Subtribuseinordnung dieser Gattung berücksichtigt werden.

Hypochaeris L.

Diese Gattung wirft immer wieder Fragen nach ihrer inneren Gliederung auf. Die Untersuchungen ergaben, dass im Wesentlichen zwei verschiedene Typen an Testaepidermisstrukturen auftreten: Einmal der retikulate Typ, der, wie auch bei anderen Gattungen der Hypochaeridinae, bei den untersuchten Vertretern der Sektionen *Achyrophorus* Scop. und *Metabasis* DC. auftritt. Alle untersuchten südamerikanischen Vertreter zeigen also dieselben retikulaten Strukturen (Abb. 53, 54), wie sie auch bei den eurasiatischen Vertretern (Abb. 55) vorkommen. Dies ist als Hinweis auf eine monophyletische südamerikanische Gruppe zu werten. Ob es aber gerechtfertigt ist, sie mit einigen eurasiatischen Vertretern in der Sektion *Achyrophorus* zu vereinigen, ist nach den Studien von CERBAH ET AL. (1998) zu bezweifeln, da die Sektion *Achyrophorus* paraphyletisch zu sein scheint.

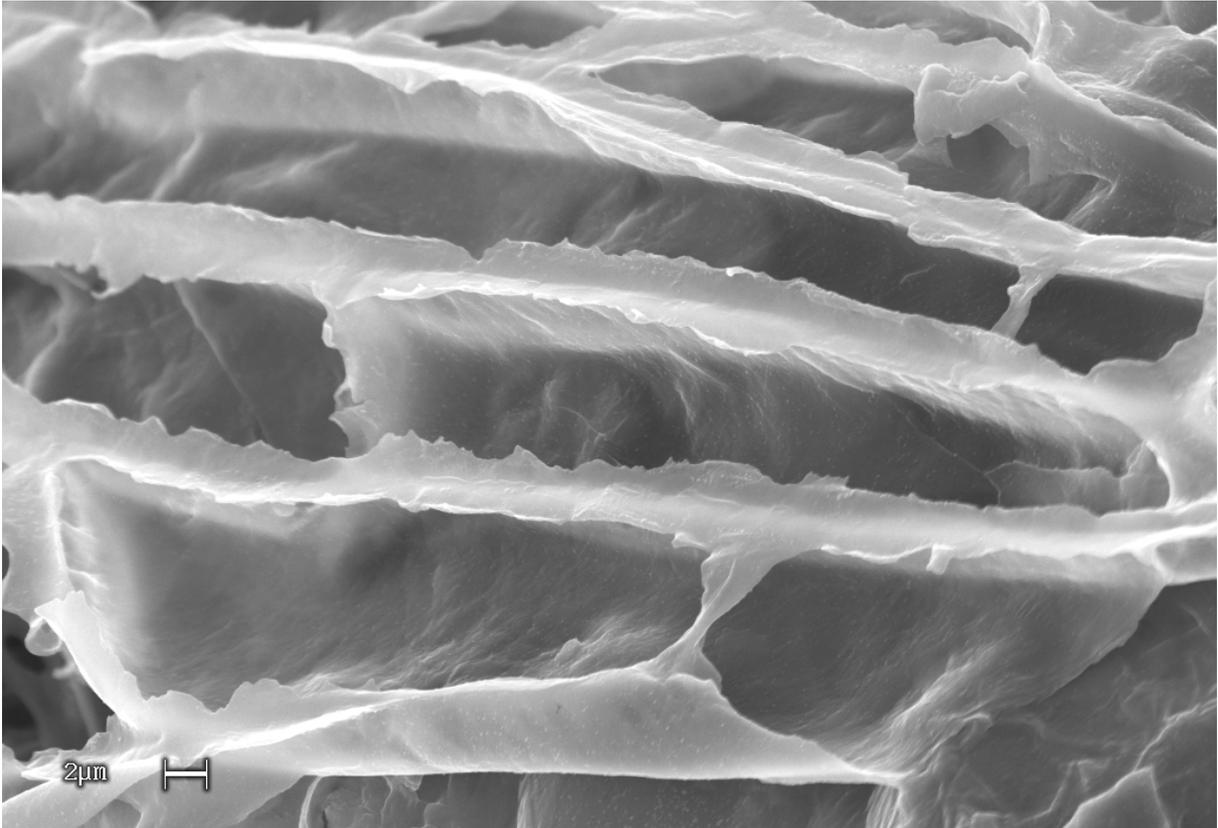


Abb. 52: *Hyoseris radiata* L.

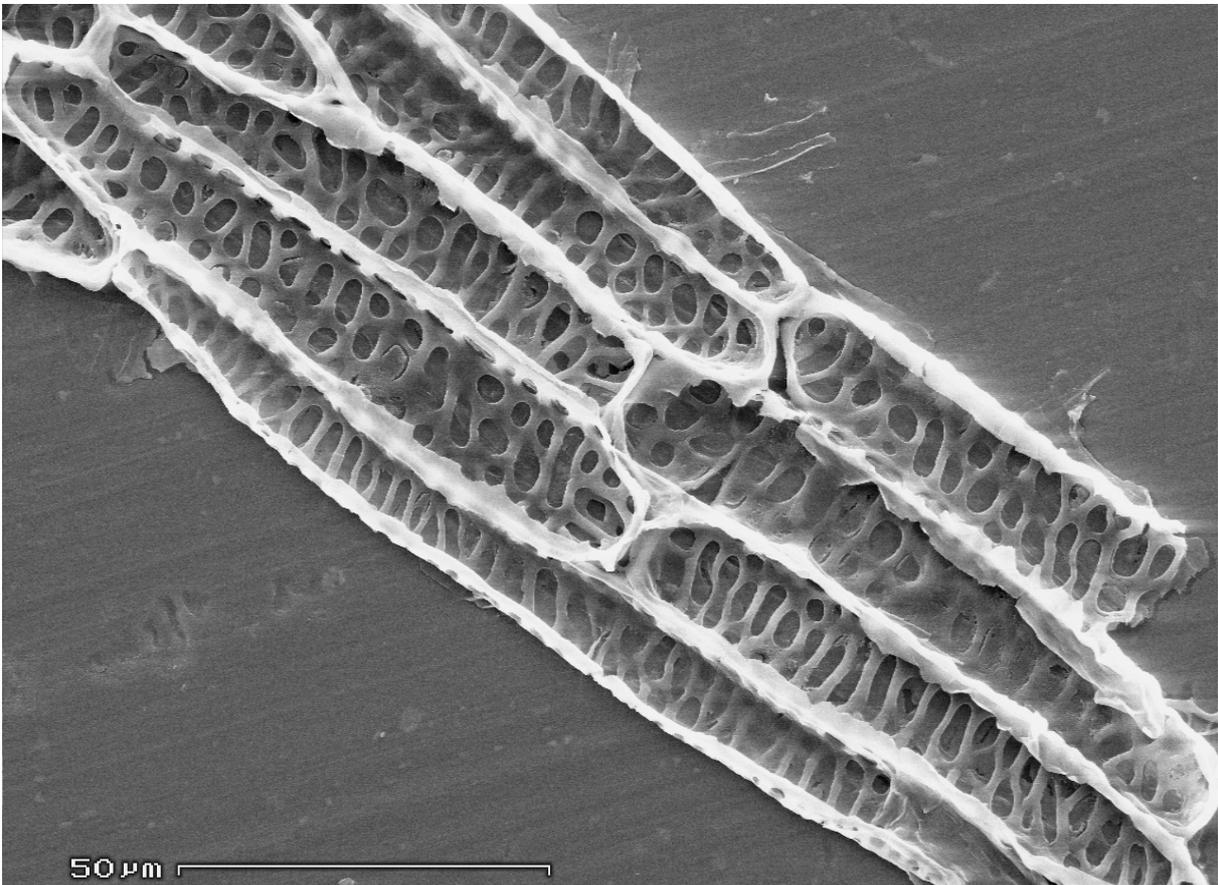


Abb. 53: *Hypochaeris scorzonerae* (DC.) F.Muell.

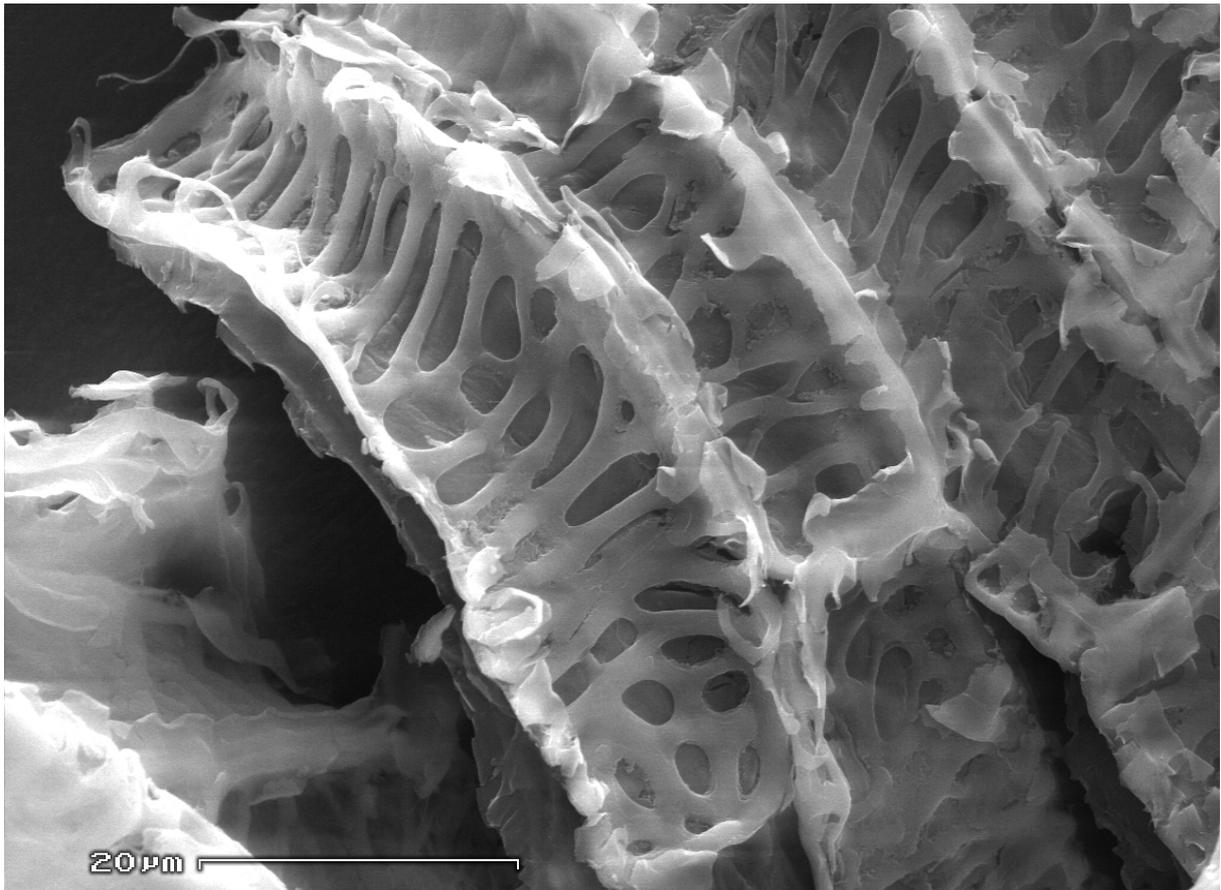


Abb. 54: *Hypochaeris scorzonerae* (DC.) F. Muell.

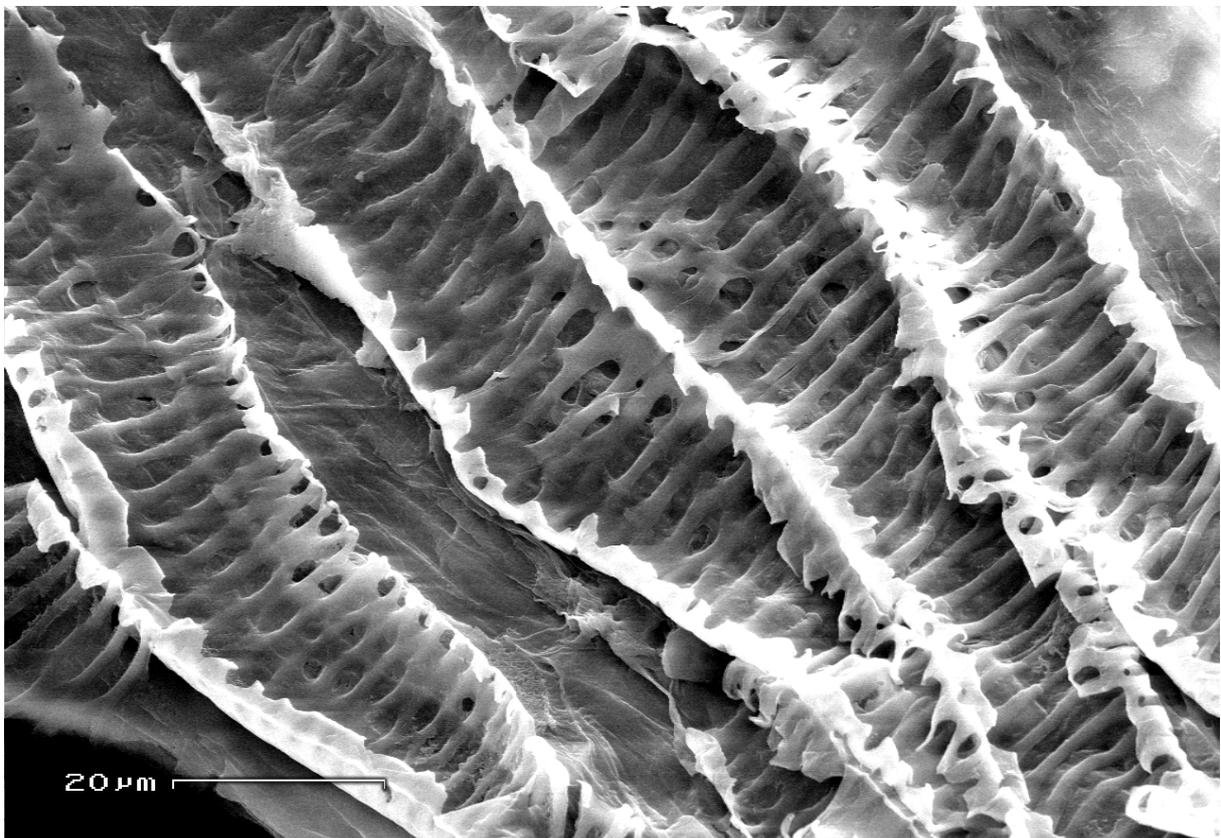


Abb. 55: *Hypochaeris maculata* L.

Andererseits hat sich neben dieser Linie, die anscheinend den Sprung nach Südamerika geschafft hat, noch eine weitere Entwicklungslinie gebildet. Sie wird durch den fenestraten Typ charakterisiert, der bei den Vertretern der Sektionen *Seriola* L., *Euhypochoeris* Benth. und *Robertia* DC. (Abb. 56, 57) auftritt. Interessanterweise zeigt aber auch *H. uniflora* Vill. (Sektion *Achyrophorus*) z.T. fenestrated Strukturen, die allerdings manchmal von retikulaten Strukturen abgelöst werden (Abb. 58). Eine gewisse Sonderrolle hat *H. oligocephala* (Svent. & Bramw.) Lack [= *Heywoodiella oligocephala* Svent. & Bramw. (LACK, 1978)], ein Endemit auf Teneriffa (Kanaren): Auch hier handelt es sich um einen retikulaten Typ, aber die Fenster zwischen den Leisten, welche sich von der einen Radialwand über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinüberziehen, sind viel stärker längsgestreckt, als es sonst in die Variationsbreite des retikulaten Typs bei *Hypochoeris* passt. Außerdem ist eine leichte Strukturierung der äußeren Tangentialwand nach eben diesem Muster vorhanden. Sie ist des weiteren auch sehr gut ausgebildet, was die Präparation deutlich erschwert (Abb. 59). Eine ähnliche Strukturierung der Testaeperidermis zeigt auch *H. tenuiflora* (Boiss.) Boiss., ein Endemit auf Kreta (Griechenland). Die innere Tangentialwand und die Radialwände zeigen aber noch weniger retikuläre Strukturen als dies bei *H. oligocephala* (Svent. & Bramw.) Lack der Fall ist, sondern sind eher von quer zur Zelle verlaufenden Leisten charakterisiert (Abb. 60).

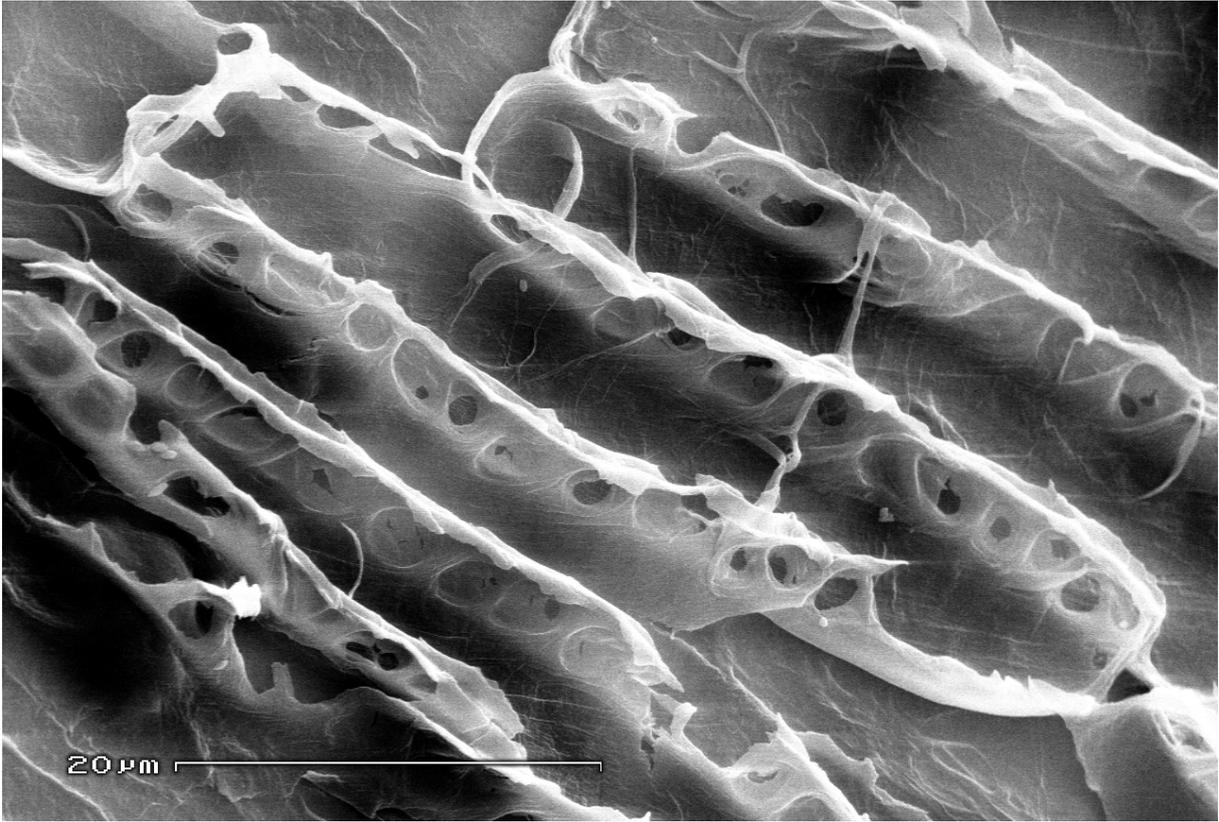


Abb. 56: *Hypochaeris radicata* L.

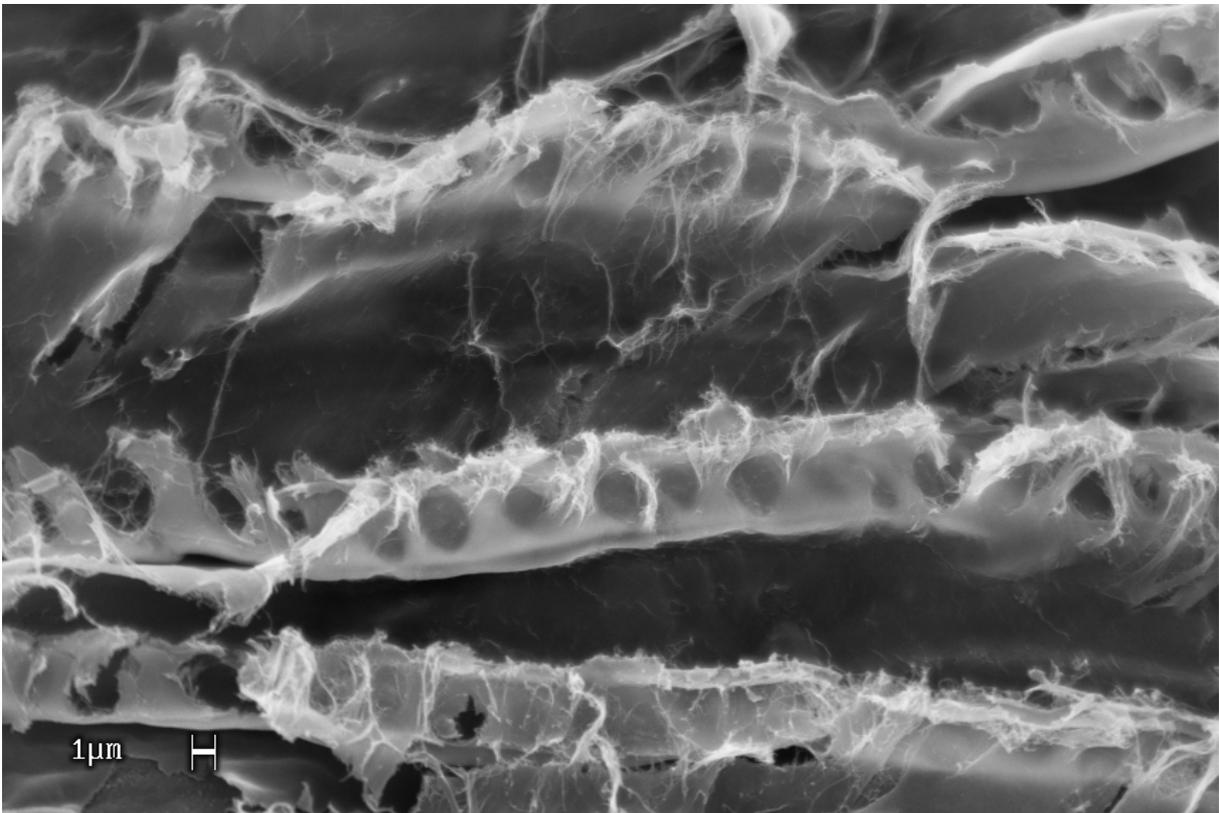


Abb. 57: *Hypochaeris robertia* Fiori



Abb. 58: *Hypochaeris uniflora* Vill.

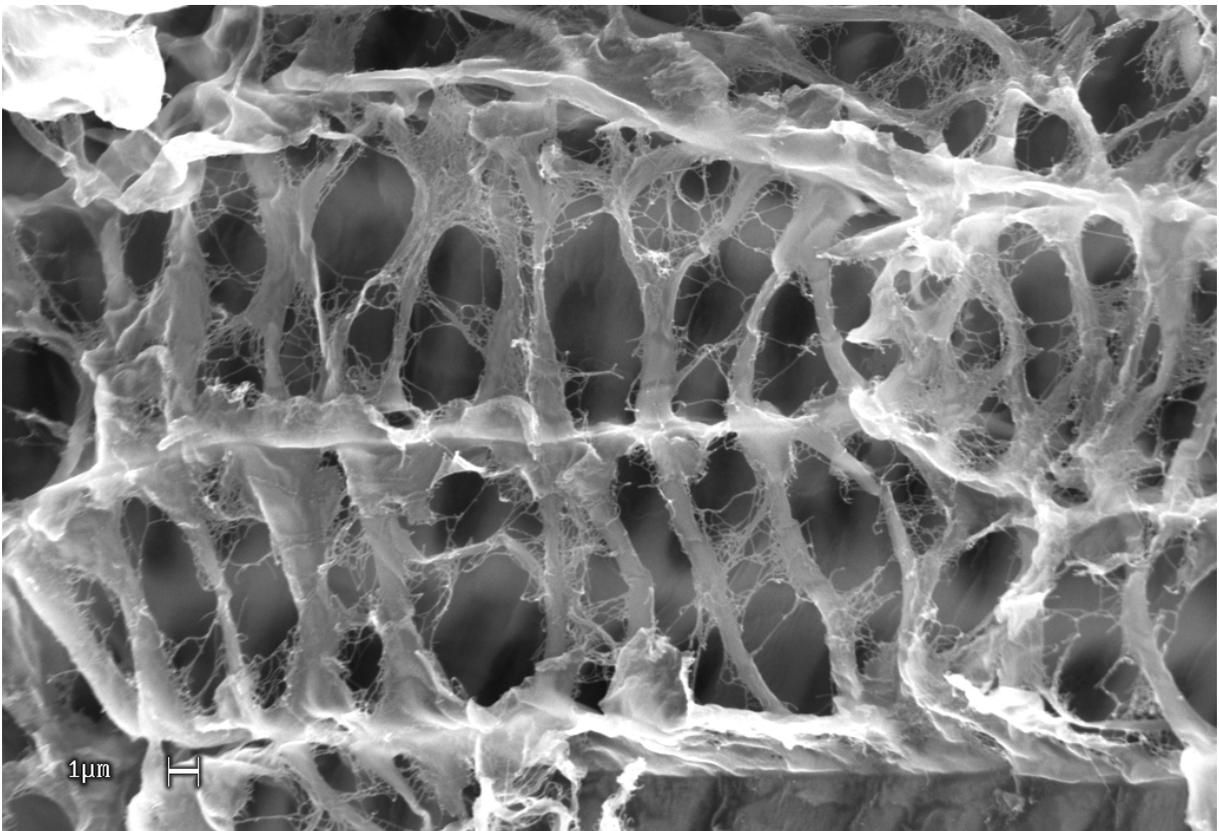


Abb. 59: *Hypochaeris oligocephala* (Svent. & Bramwell) Lack

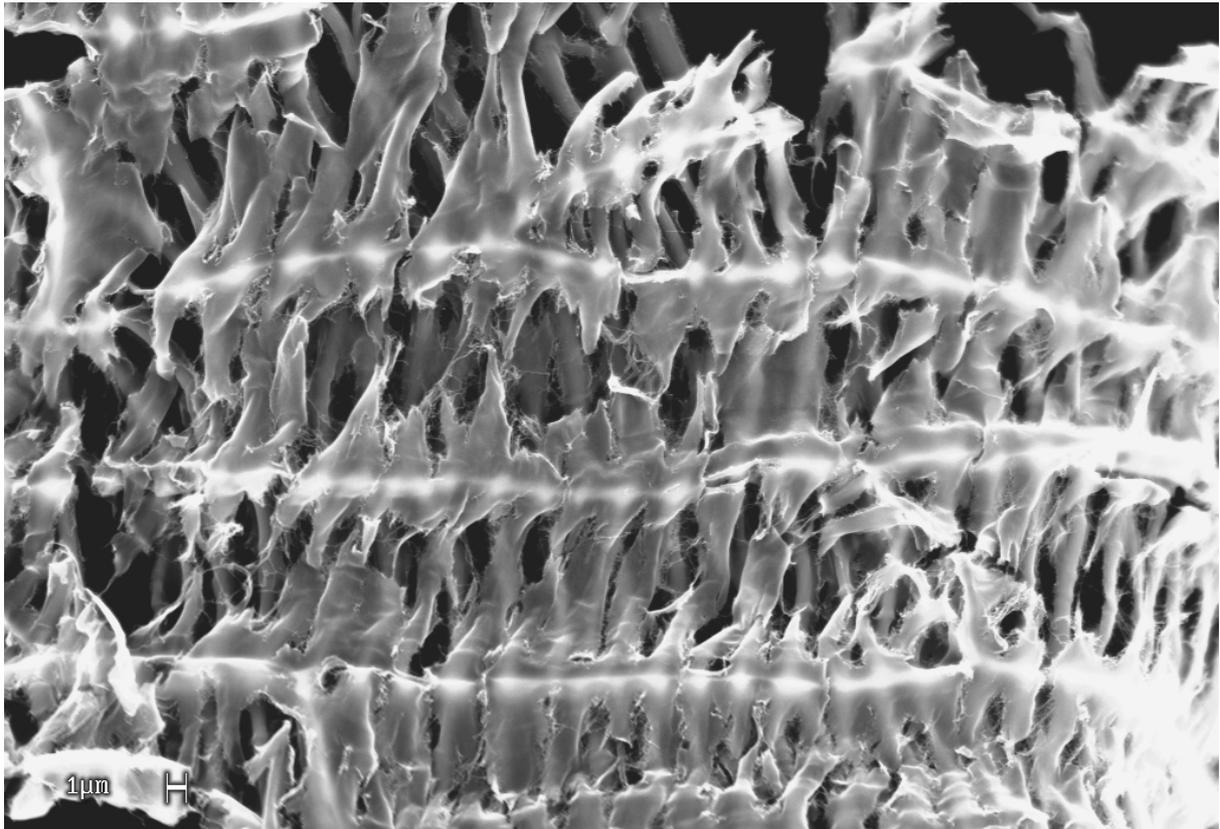


Abb. 60: *Hypochaeris tenuiflora* (Boiss.) Boiss.

Bei den folgenden Gattungen ist der fenestrate Typ zu beobachten:

Aposeris Neck. ex Cass.

Diese monotypische Gattung zeigt keine deutlichen Strukturen in ihrer Testaepidermis. Die Zellwände sind relativ stark ausgeprägt und verdecken vermutlich eine fenesterartige Verdünnung der radialen Seitenwände. War dies in REM–Untersuchungen nicht leicht zu erkennen, so zeigten sich gerade bei den lichtmikroskopischen Untersuchungen, dass in diesen Zellwänden deutliche Dichteunterschiede vorhanden sind. So sind also Ansätze für den fenestraten Typ vorhanden, diese treten aber nur sehr undeutlich hervor, weswegen diese Gattung eine Übergangsstellung zwischen unstrukturiertem und fenestratem Typ einnimmt (Abb. 61).

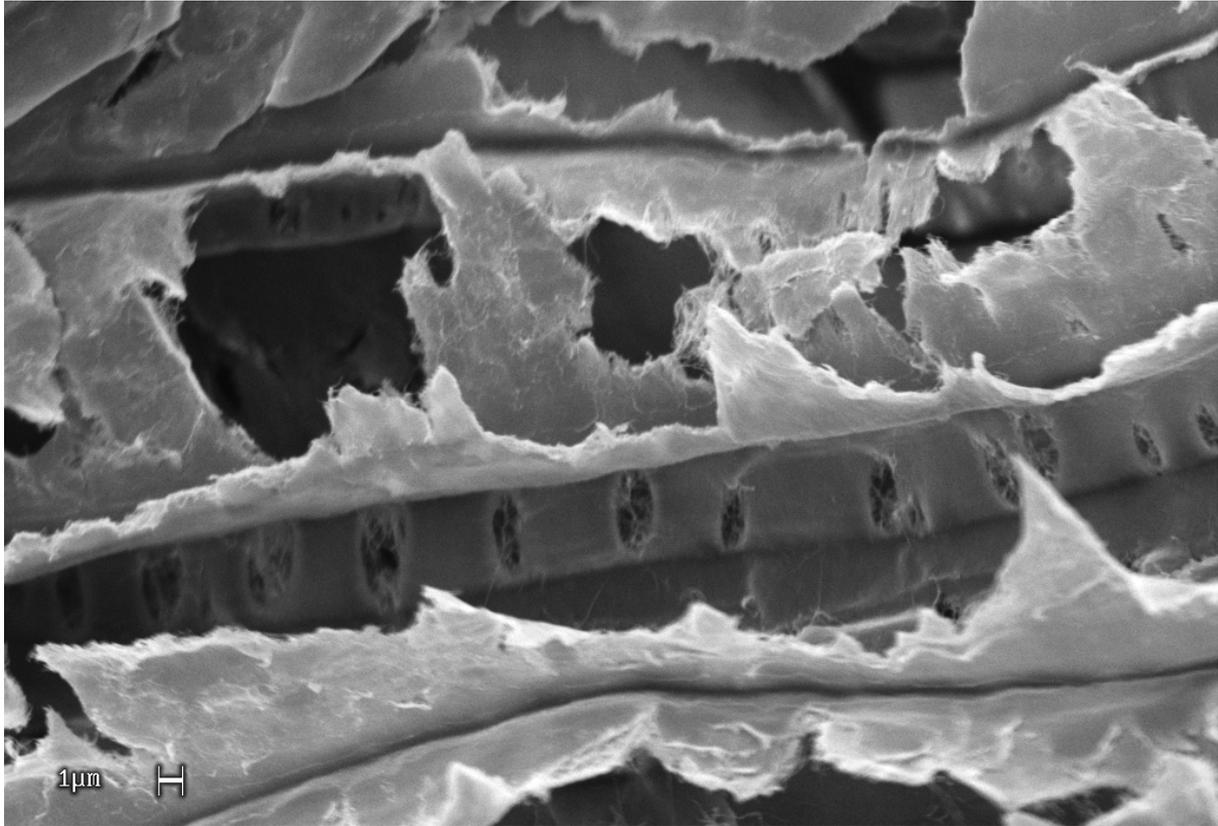


Abb. 61: *Aposeris foetida* (L.) Less.

Garhadiolus Jaub. & Spach

Ähnlich wie bei *Aposeris* sind auch hier durch die Verstärkung der radialen Seitenwände die Fenster nicht leicht zu erkennen. Sie sind am äußeren Rand der Zellwand zu finden, sind von ellipsoider Gestalt und orientieren sich an der Längenausdehnung der Zelle (Abb. 62).

Rhagadiolus Scop.

Hier findet man einen ganz ausgeprägten fenestraten Typ, wie er auch bei *Reichardia* (*Reichardia* – Variante) anzutreffen ist (Abb. 63).

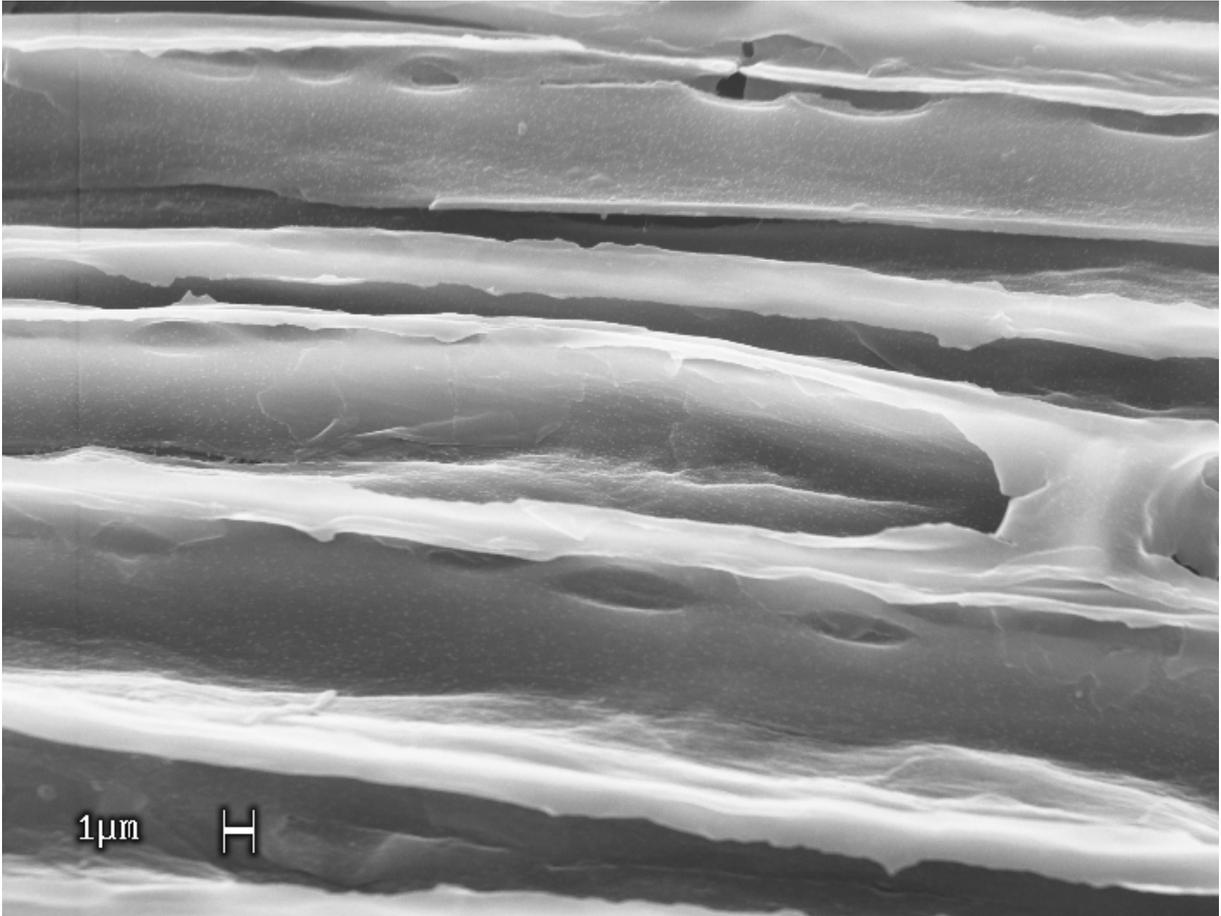


Abb. 62: *Garhadiolus angulosus* Jaub. & Spach

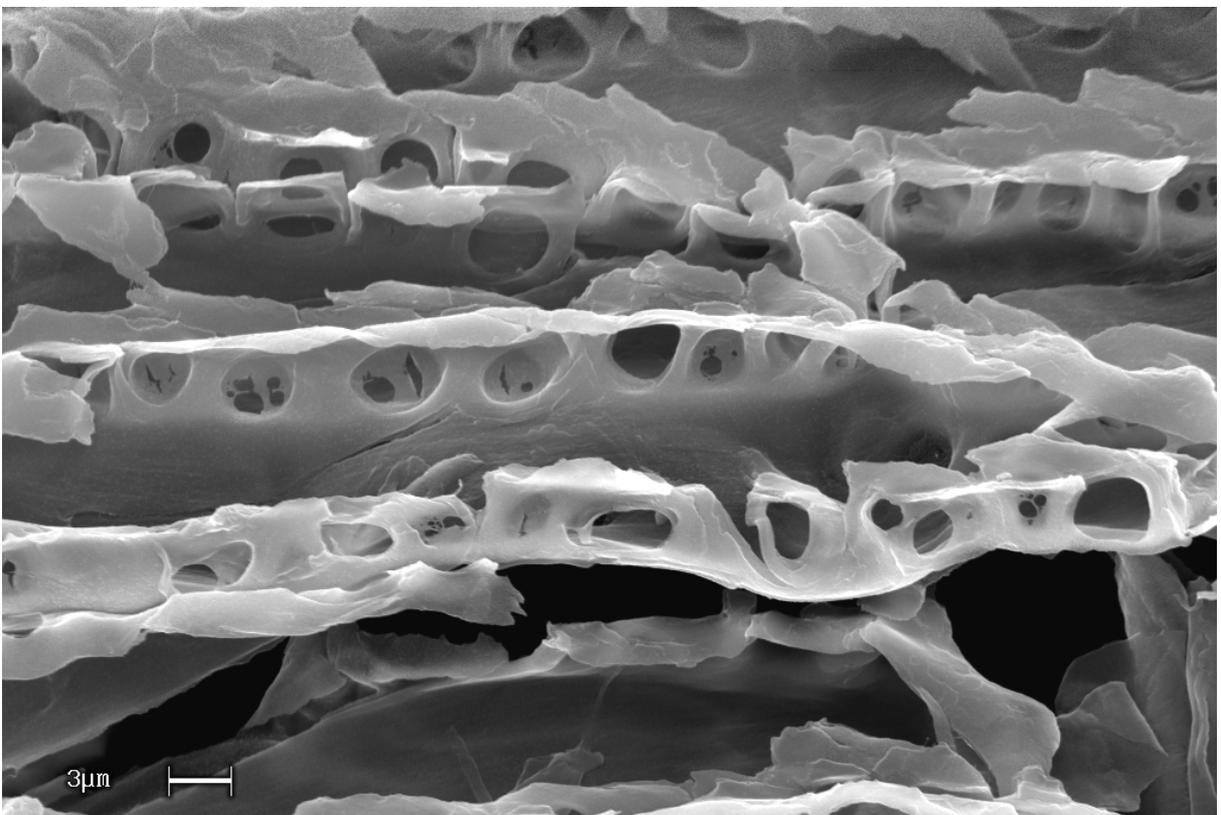


Abb. 63: *Rhagadiolus stellatus* (L.) Gaertn.

Urospermum Scop.

Der fenestrate Typ ist deutlich zu erkennen, die Fenster sind ein wenig hochkant innerhalb der Radialwand ausgeprägt. Auch sind vereinzelt Fenster in die innere Tangentialwand eingestreut (Abb. 64).

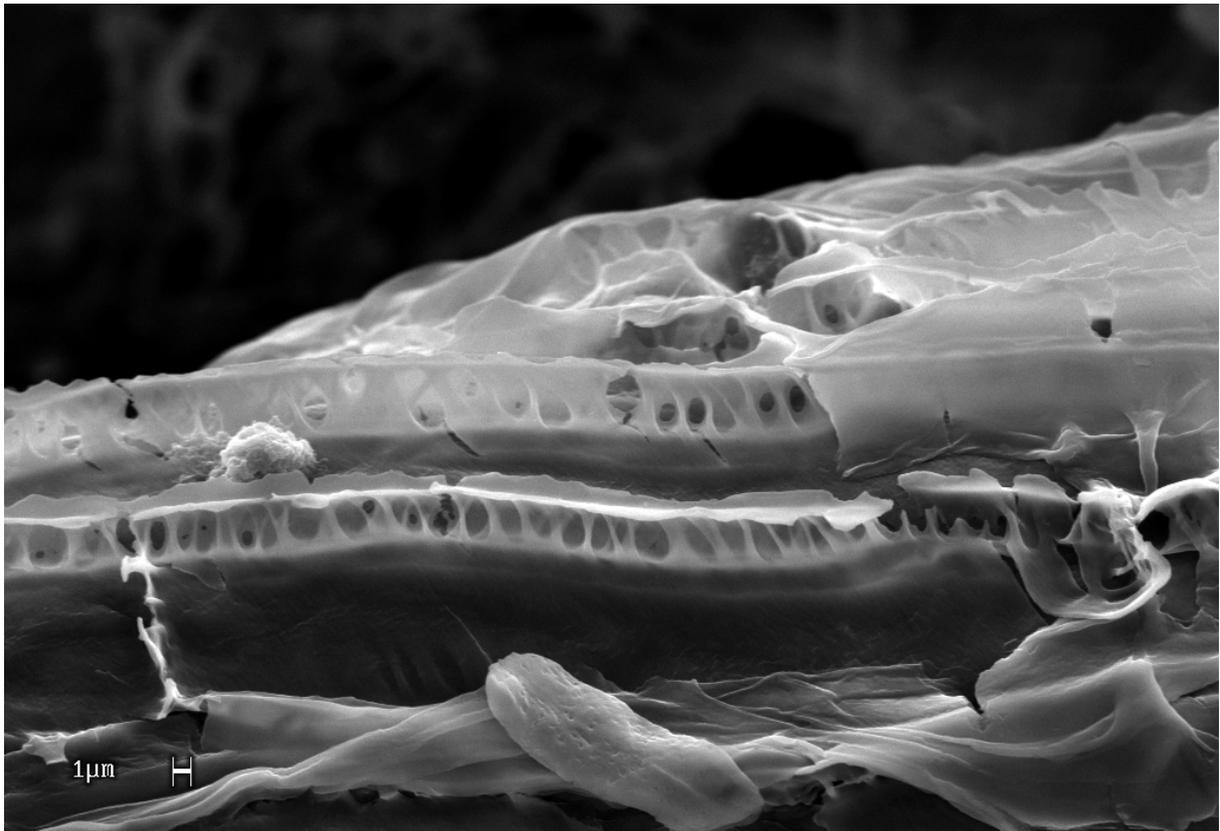


Abb. 64: *Urospermum dalechampii* (L.) Scop. ex F.W.Schmidt

Bei den folgenden Gattungen ist der retikularte Typ zu beobachten:

Hedypnois Mill.

Diese Gattung zeigt in der Testaepidermis Strukturen, welche dem retikulaten Typ zuzuordnen sind (Abb. 65, 66). Die Fenster zwischen den Leisten sind besonders im Bereich der inneren Tangentialwand oft, aber nicht immer, deutlich strukturiert, so dass hier manchmal keine retikulaten Strukturen erkennbar sind. Dafür treten leistenartige Strukturen in diesem Bereich in den Vordergrund.

Helminthotheca Vaill. ex Zinn

Leontodon L.

Picris L.

Die Testaepidermis zeigt ganz eindeutig Strukturen des retikulaten Typs (Abb. 67).

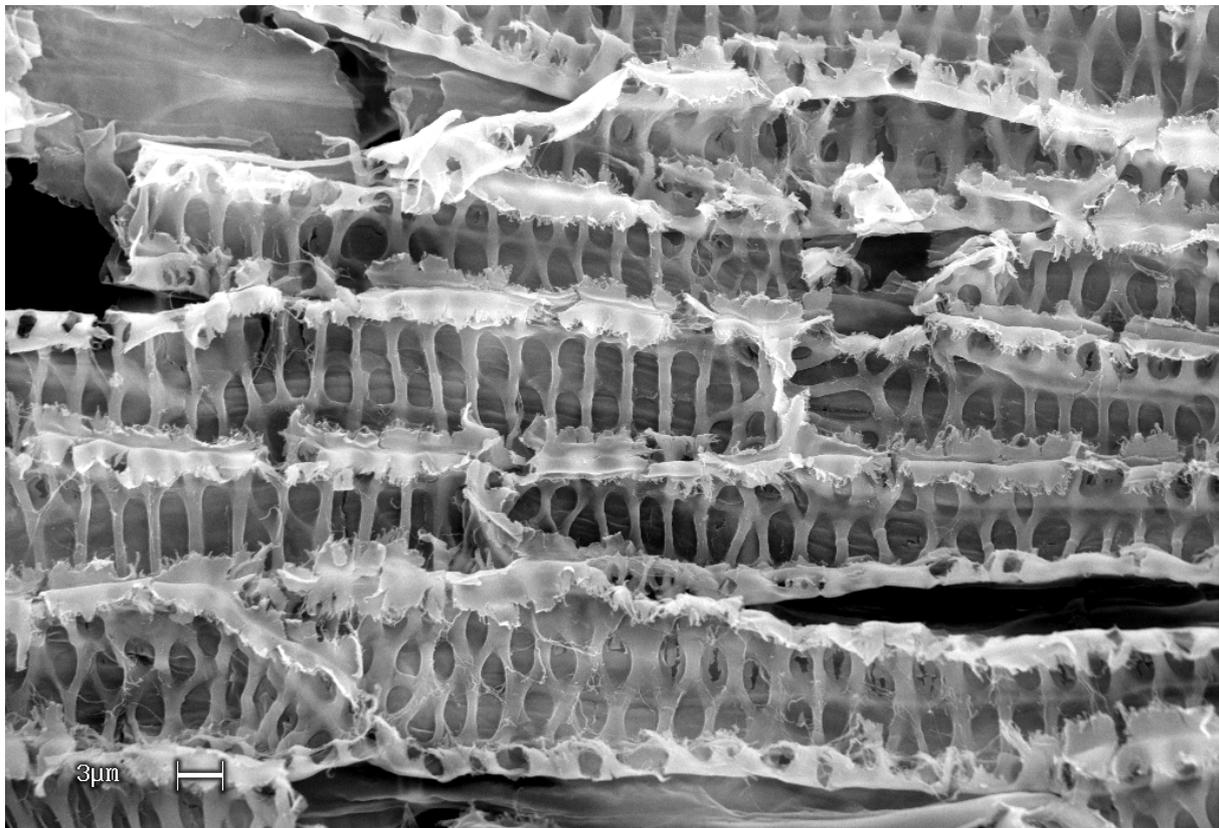


Abb. 65: *Hedypnois arenaria* (Schousboe) DC.

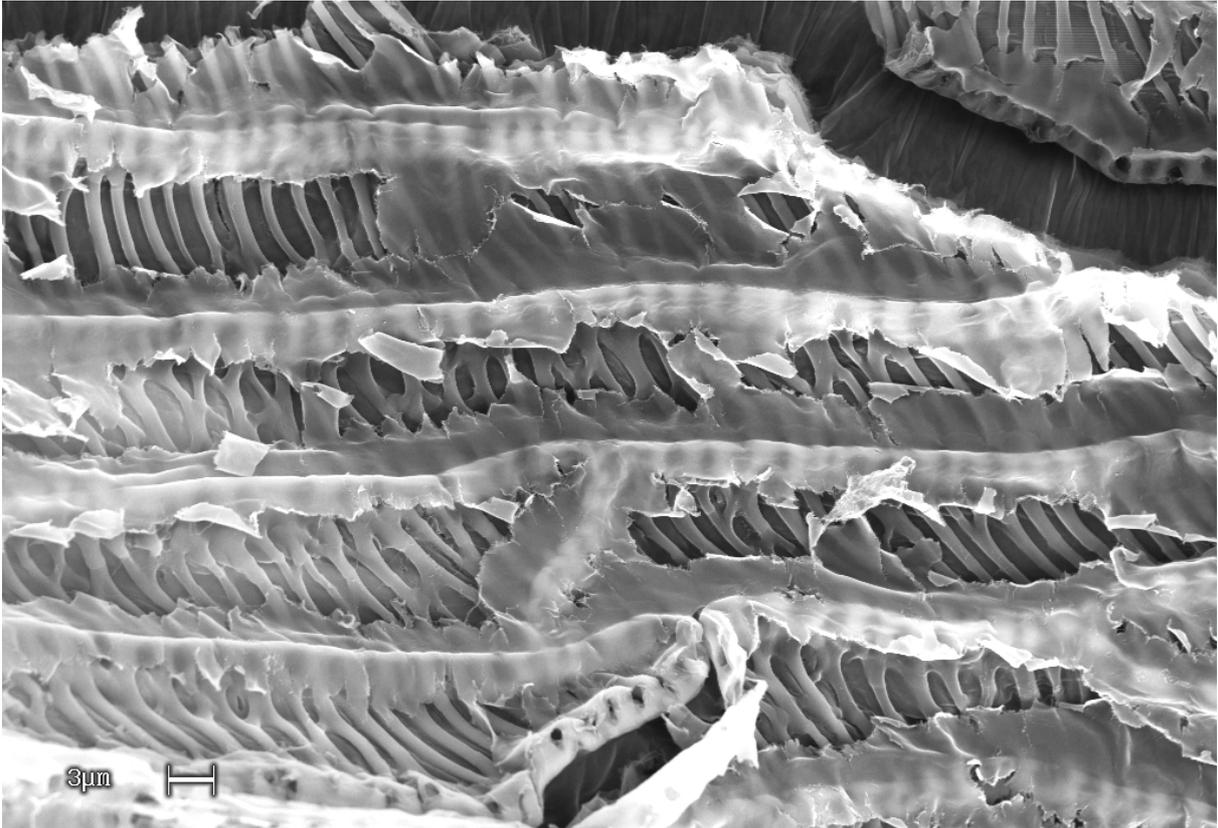


Abb. 66: *Hedypnois rhagadioloides* (L.) F.W.Schmidt

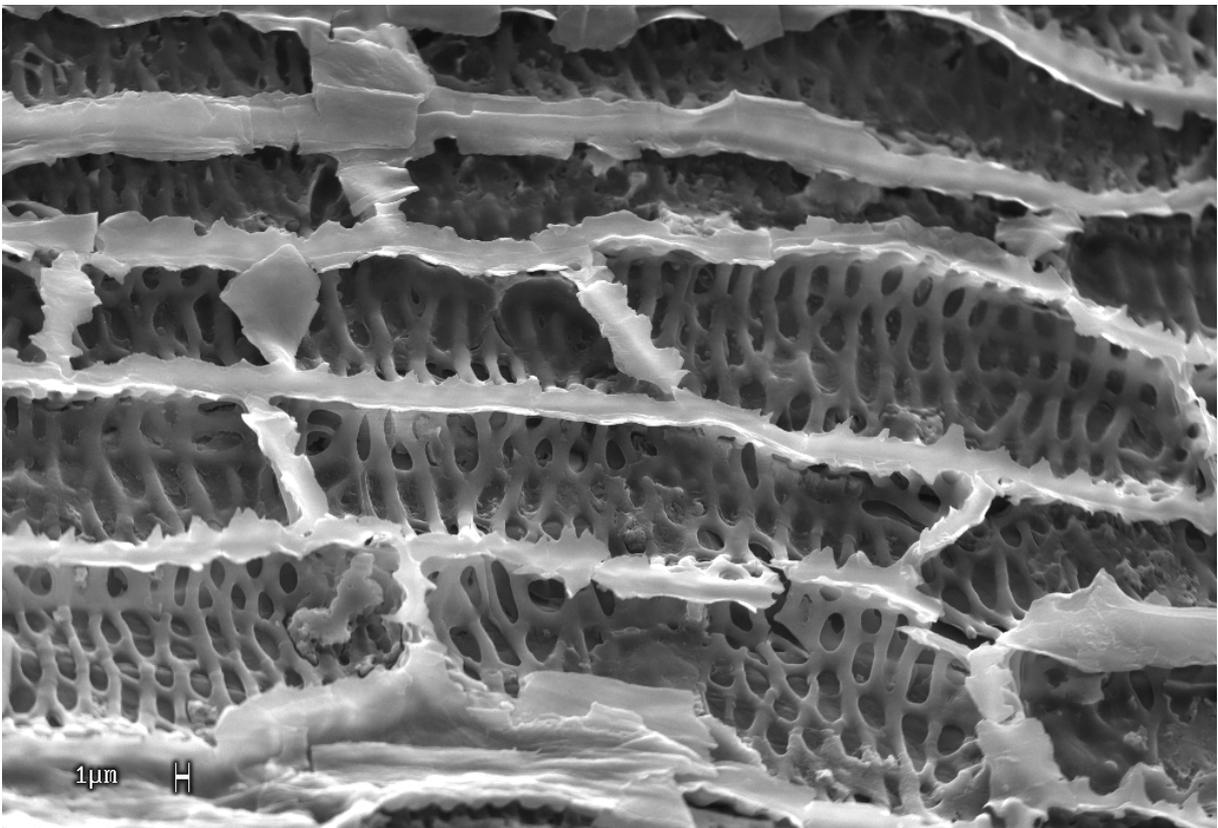


Abb. 67: *Picris hieracioides* L.

7.7. Lactucinae Dumort.

Allgemeines:

Die Gattungen dieser Subtribus bildeten in der Vergangenheit schon immer eine Einheit, jedoch in unterschiedlicher Beziehung zu anderen Gattungen. Sie befanden sich bei den Systemen von STEBBINS (1953) und JEFFREY (1966) in näherer Beziehung zu Gattungen der jetzigen Crepidinae, Hieraciinae und Sonchinae. So wanderte die *Prenanthes–Lactuca*–Linie der Subtribus Crepidinae sensu STEBBINS bei JEFFREY in die *Prenanthes*–series der *Crepis*–subgroup (*Cichorium*–group). Bei WHITTON ET AL. (1995) finden sich die Lactucinae inmitten eines Zweiges, in dem sich die Vertreter der Hieraciinae, Crepidinae, Hypochaeridinae, Sonchinae und Dendroseridinae befinden. Dieser Zusammenhang wird auch im Wesentlichen durch die Strukturen der Testaepidermis unterstrichen, da im Bereich fast all dieser eben erwähnten Subtribus, bis auf einige eklatante Ausnahmen, sehr ähnliche Strukturen in der Testaepidermis auftreten. Nicht gestützt wird durch die hier vorliegenden Untersuchungen die Einordnung der Hypochaeridinae in diese Gruppe. Sie unterscheiden sich mit dem dort häufig auftretenden retikulaten Typ (Abb. 8) zu deutlich von den anderen Subtribus. Es ist aber noch zu klären, inwieweit es sich bei diesem retikulaten Typ der Hypochaeridinae um ein plesiomorphes oder apomorphes Merkmal handelt. Ebenfalls nicht unterstützt werden kann die Aussage von KOOPMAN ET AL. (1998) aufgrund von ITS–1 Daten, dass *Cichorium* näher als *Prenanthes* mit *Lactuca* verwandt sein soll. *Cichorium* hebt sich mit seinen extrem andersartigen Strukturen ganz deutlich von den Lactucinae in ihrer Gesamtheit ab.

Die Gattungen der Subtribus der Lactucinae unterscheiden sich in der Struktur der Testaepidermis meist nicht sehr deutlich. Jedoch gibt es auch hier gewisse Unterschiede zwischen den Gattungen, die meist die *Lactuca*–Variante des fenestraten Typs zeigen. Die Radialwände sind mit großen, regelmäßigen Fenstern ausgestattet, die äußere Tangentialwand ist mit leichten Spangen verstärkt, die aber oft nur angedeutet sind. Die Spangen wachsen aus den verstärkten Bereichen zwischen den Fenstern in den Radialwänden in die äußere Tangentialwand hinein. Die Ausprägung der Zellwände ist im Allgemeinen sehr schwach.

Einige Gattungen setzen sich aber von der in den Lactucinae vorherrschenden *Lactuca*–Variante ab: Es tritt auch ein reiner fenestrater Typ auf (z. B. *Mycelis*,

Stenosaris), der keine Strukturierung der äußeren Tangentialwand zeigt. Außerdem gibt es Fälle, bei denen die gesamte Testaeperidermis nicht strukturiert ist (*Cephalorrhynchus*, *Lactucella*, *Nabalus*) oder aber auch andere als die dem fenestraten Typ zuzuordnenden Strukturen zeigt [*Cicerbita alpina* (L.) Wallr.].

Spezielles:

Cephalorrhynchus Boiss.

Die Testaeperidermis zeigt keine Strukturen (Abb. 68).

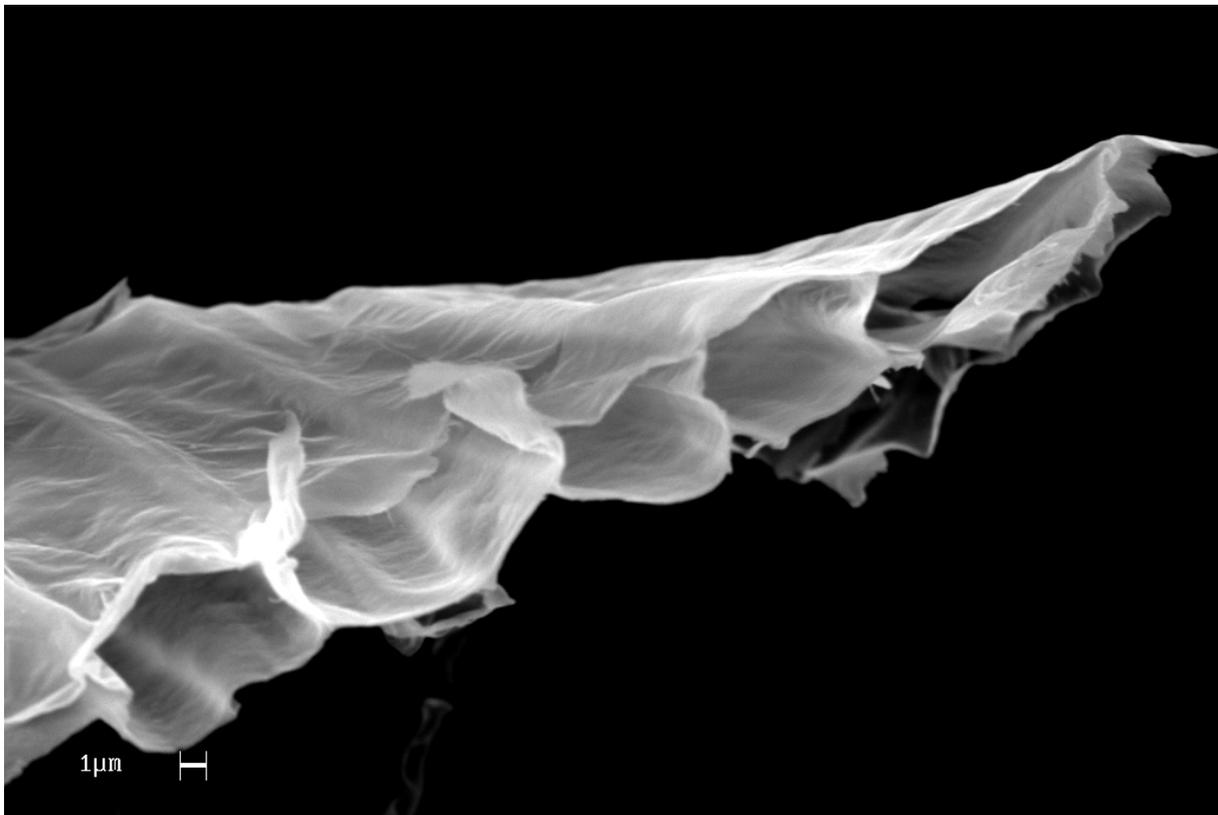


Abb. 68: *Cephalorrhynchus picridiformis* (Boiss.) Tuisl

Chaetoseris C. Shih

Hier ist die *Lactuca* – Variante zu finden, wobei die Spangen über die äußere Tangentialwand von der einen zur anderen oberen Kante der Radialwände schräg verlaufen und zum Teil vernetzt sind (Abb. 69).

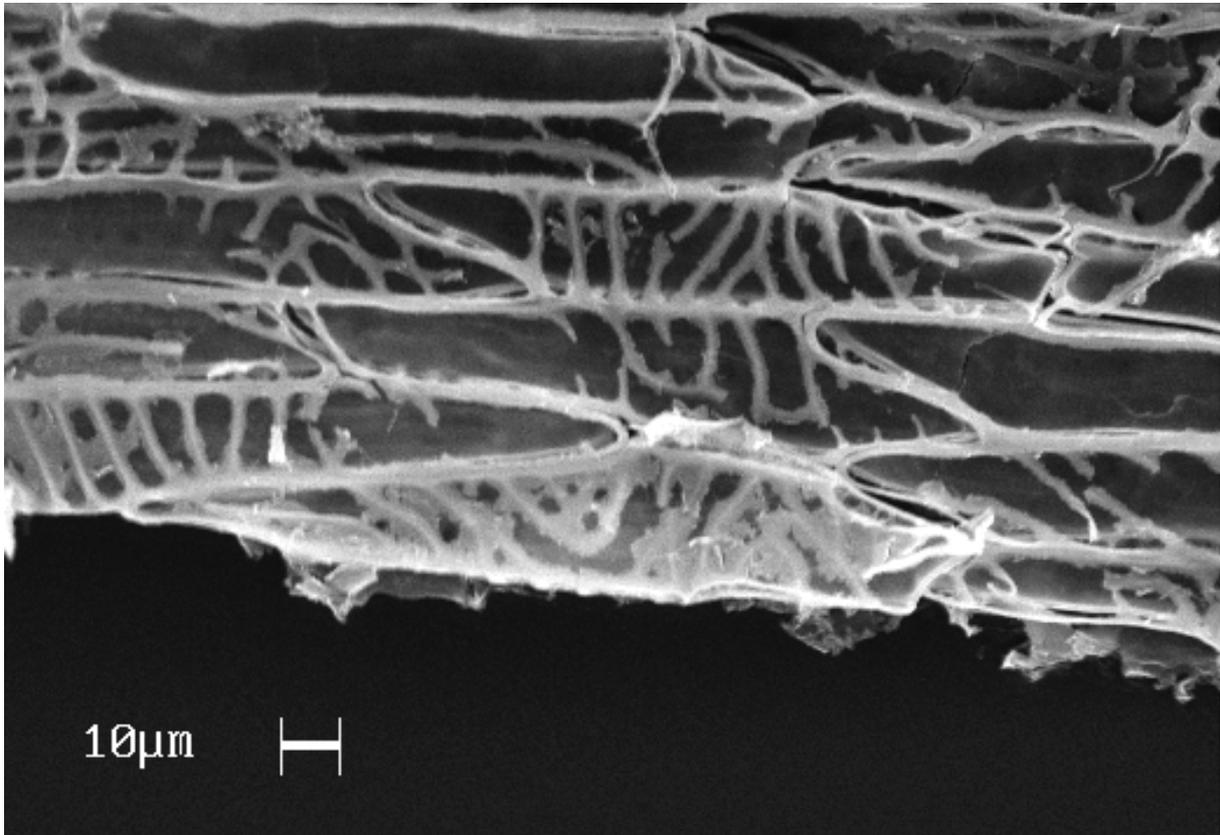


Abb. 69: *Chaetoseris hastata* (Wall. ex DC.) C. Shih

Cicerbita Wallr., *Lagedium* Soják, *Mulgedium* Cass.

Die Abgrenzung der Gattungen *Cicerbita*, *Mulgedium* und *Lagedium* untereinander und zu *Lactuca* hat in der Vergangenheit schon immer zu heftigen Diskussionen geführt [STEBBINS (1937), SOJAK (1961), TUISL (1968)]. Da die Vertreter dieser Gattungen jedoch Strukturen des fenestraten Typs bzw. keine Strukturen zeigen und auch Übergänge in den Strukturen auftreten, ist eine Abgrenzung dieser Gattungen mit den Merkmalen der Testaepidermis nicht möglich. *Cicerbita alpina* (L.) Wallr. zeigt gewisse Besonderheiten: Neben einem fenestraten Typ, der sich durch etwas unregelmäßig große Fenster in den Radialwänden charakterisieren lässt (Exemplar aus dem Thüringer Wald, Abb. 70), treten (bei einem Exemplar aus dem Bayerischen Wald) auch Strukturen auf, die man nicht dem fenestraten Typ, geschweige denn der

Lactuca – Variante, zuordnen kann. Die äußere Tangentialwand ist dünn, aber etwas fester als bei der *Lactuca* – Variante, und zeigt keine Struktur. Die Radialwände und die innere Tangentialwand sind relativ stark gebaut, und besonders die Radialwände sind mehr oder weniger unregelmäßig von kleineren Fenstern unterbrochen (Abb. 71), was auch teilweise für die innere Tangentialwand zutrifft. Es entsteht der Eindruck eines undeutlich ausgeprägten retikulaten Typs. Die innere Tangentialwand ist von diesen Strukturen seltener betroffen. Die Strukturen sind zwar nicht besonders charakteristisch, da es sich im Prinzip nur um kleine, in verstärkte Zellwände eingestreute Fenster handelt, haben aber keinen Bezug zu anderen Arten oder Gattungen der Lactuceae. Um die Strukturverhältnisse genauer zu bestimmen, wäre eine umfassendere Untersuchung unterschiedlicher Populationen nötig.

STEBBINS (1937) wollte *C. alpina* (L.) Wallr. nicht in der Gattung *Cicerbita* belassen, da sie sich in Achänenmerkmalen deutlich von den anderen Arten, die eher der Gattung *Lactuca* zuzuordnen sind, unterscheidet. *Cicerbita pančičii* (Vis.) Beauverd, die er in naher Verwandtschaft zu *C. alpina* (L.) Wallr. sah, zeigt jedoch keinerlei Strukturen in der Testaepidermis (Abb. 72). *Cicerbita plumieri* (L.) Kirschl., welche von ihm eher *Lactuca* bzw. *Mulgedium* zugeordnet wird, zeigt einen deutlichen fenestraten Typ, ohne aber der *Lactuca* – Variante zu entsprechen (Abb. 73). *Cicerbita floridana* (L.) Wallr., welche CASSINI irrtümlich zu *Mulgedium* stellte (TUISL, 1968), zeigt wiederum eindeutig Strukturen nach dem *Lactuca* – Typ (Abb. 74).

Die folgenden Arten, die bereits schon zu *Lactuca* gestellt wurden, *Lagedium tataricum* (L.) Sojak [*Sonchus tataricus* L.] und *Lagedium sibiricum* (L.) Sojak [*Sonchus sibiricus* L.], die von TUISL (1968) jedoch neben *Mulgedium* plaziert werden, zeigen fenestratede Strukturen in Form der *Lactuca* – Variante. Dadurch wird eine Beziehung zur Gattung *Sonchus* ausgeschlossen, da in dieser die *Lactuca* – Variante nie auftritt, und eine nähere Verwandtschaft zu *Lactuca* befürwortet (Abb. 75).

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Vertreter dieser Gattungen zwar oft unterschiedliche Strukturen in der Testaepidermis zeigen, eine Trennung damit aber nicht möglich ist. Wie auch bei der Abgrenzung von Subtribus untereinander, so gilt auch bei diesen Gattungen, dass bei Vertretern des fenestraten Typs mit seinen Varianten und den Übergängen zu Zellwänden ohne Strukturen sich keine klaren, abgrenzenden Aussagen treffen lassen.

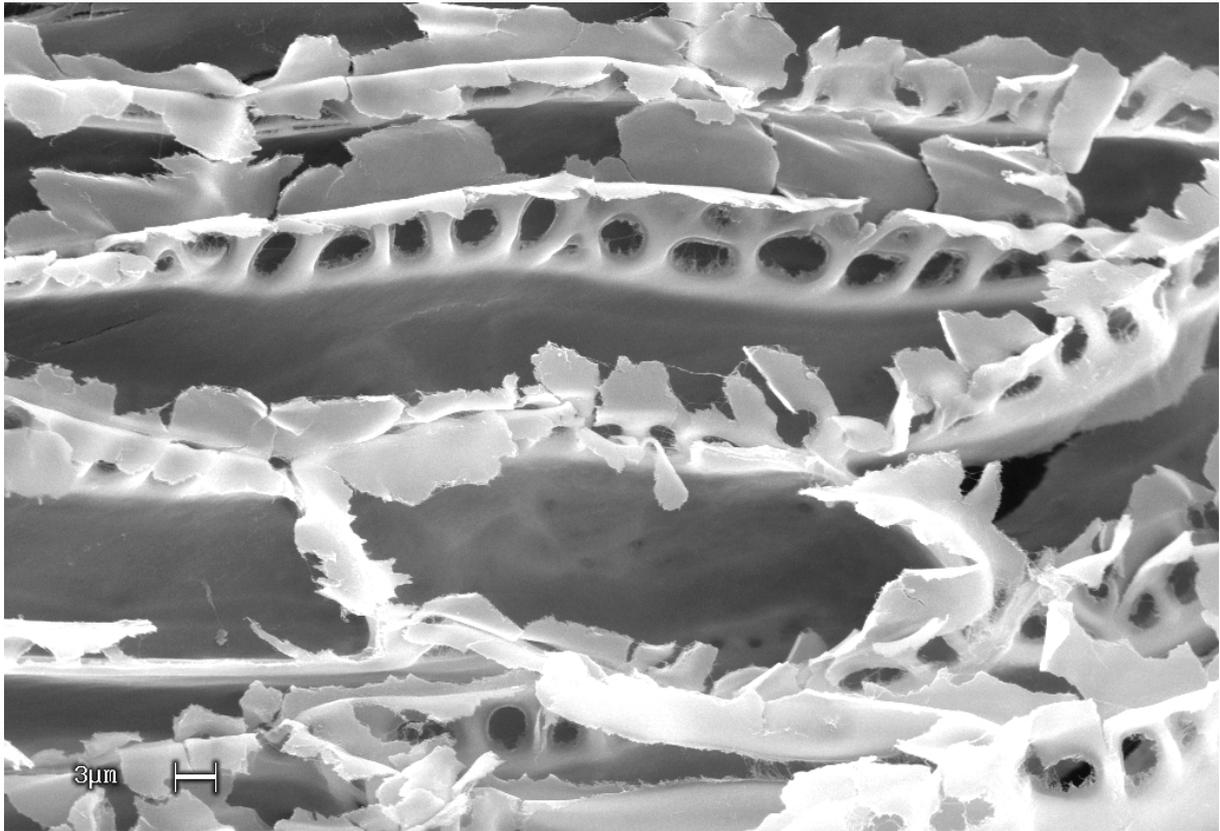


Abb. 70: *Cicerbita alpina* (L.) Wallr.

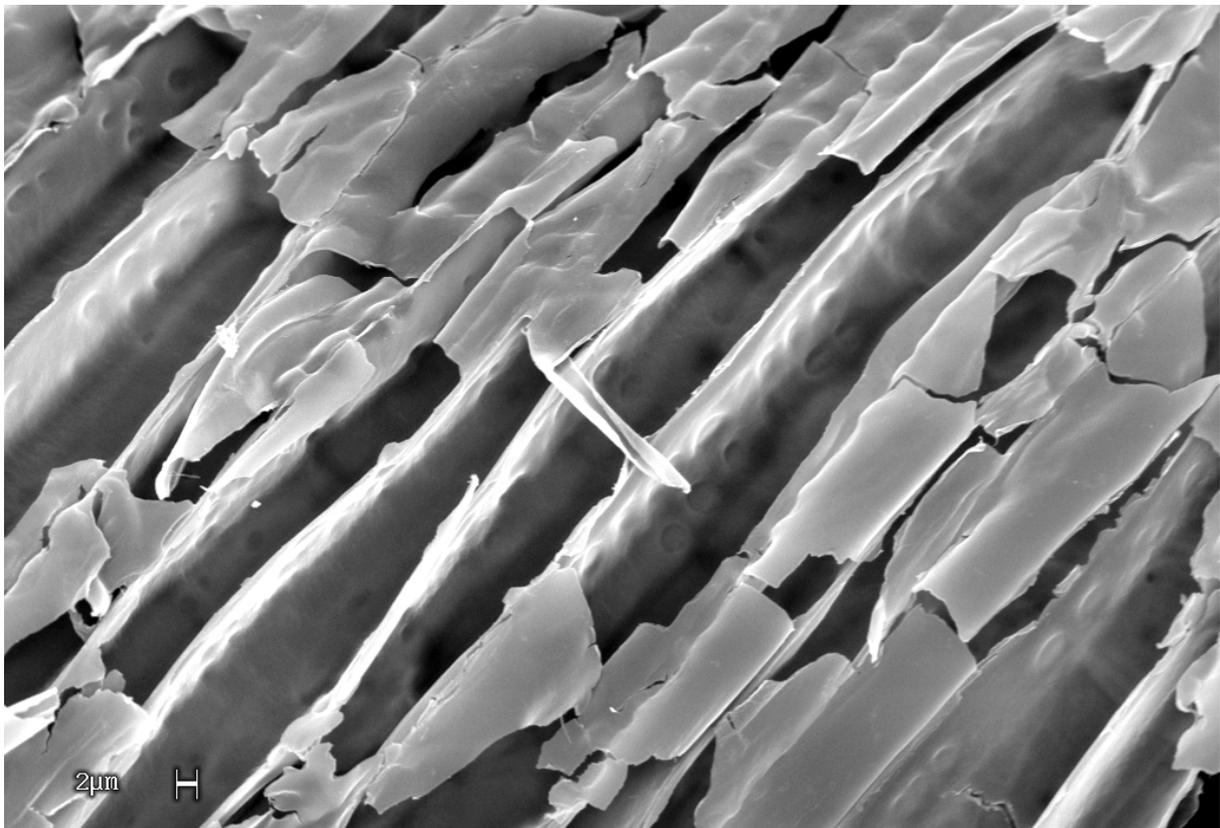


Abb. 71: *Cicerbita alpina* (L.) Wallr.

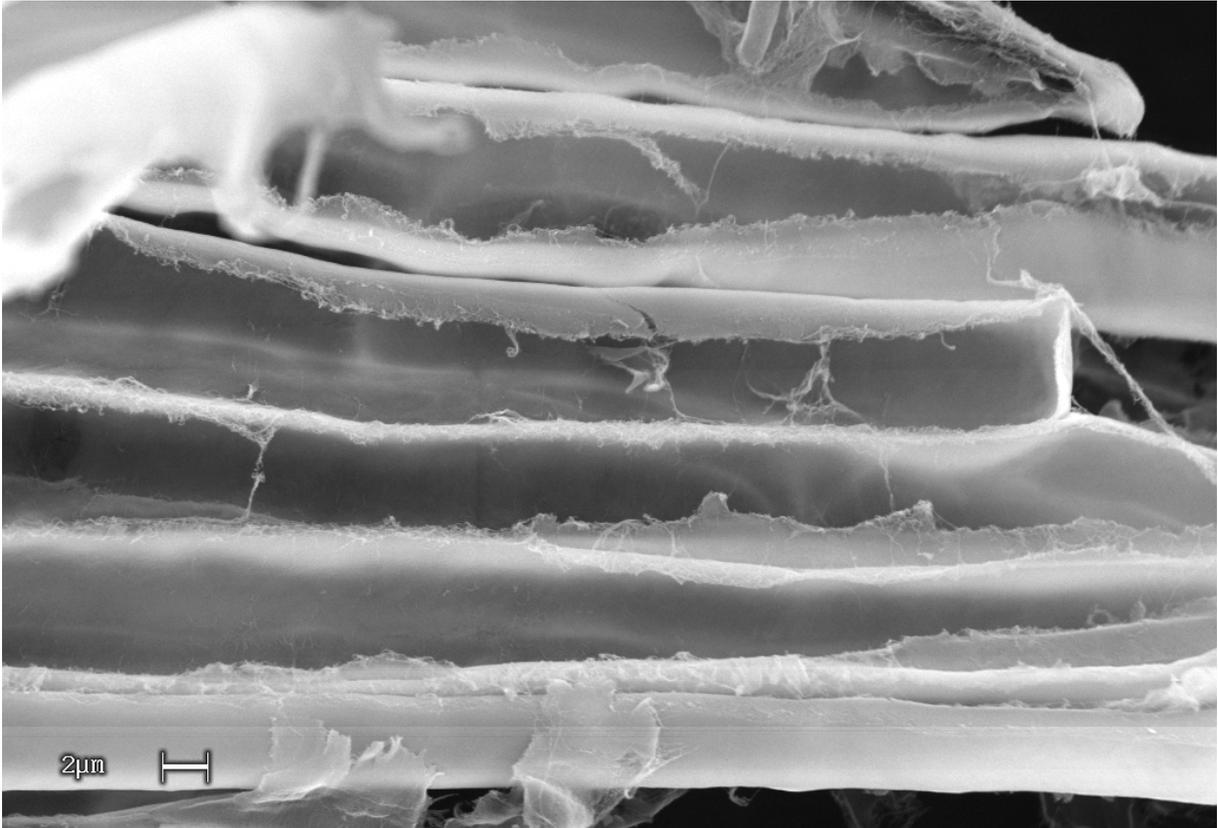


Abb. 72: *Cicerbita pančičii* (Vis.) Beauverd

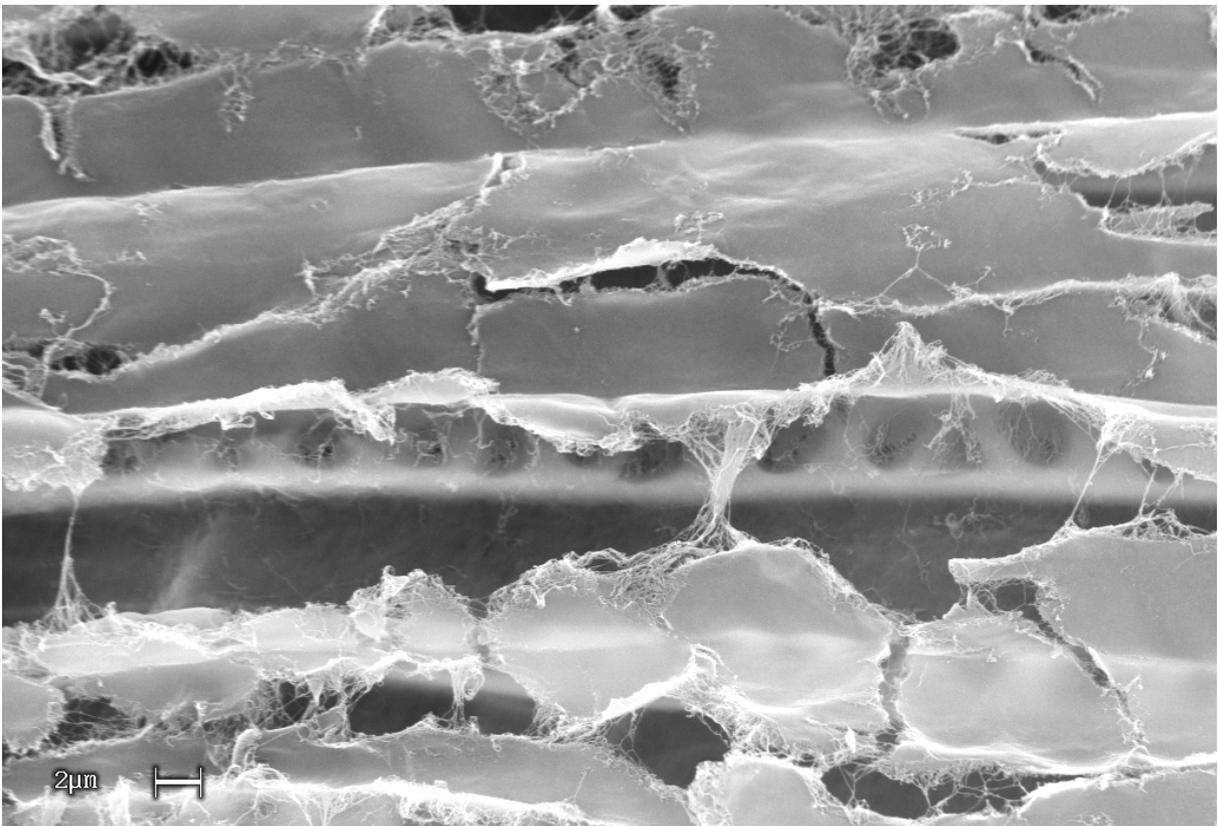


Abb. 73: *Cicerbita plumieri* (L.) Kirschl.

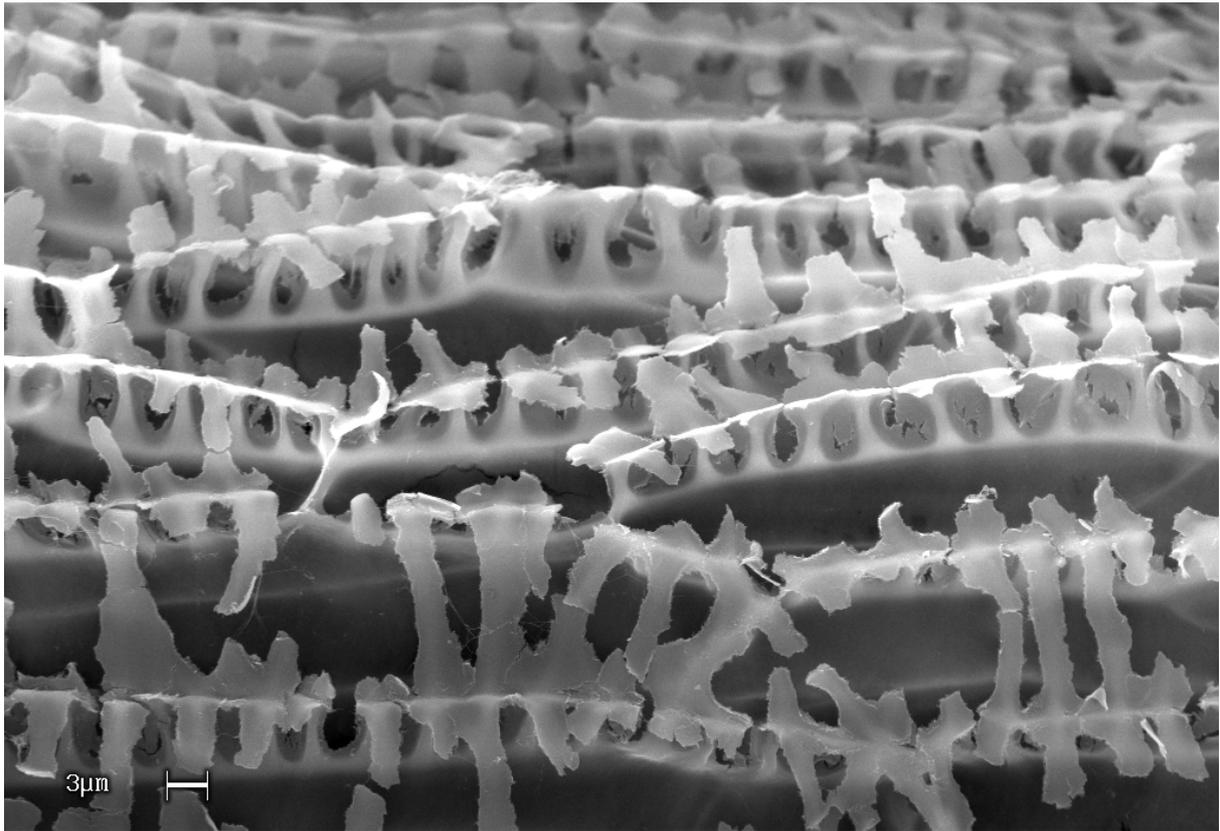


Abb. 74: *Cicerbita floridana* (L.) Wallr.

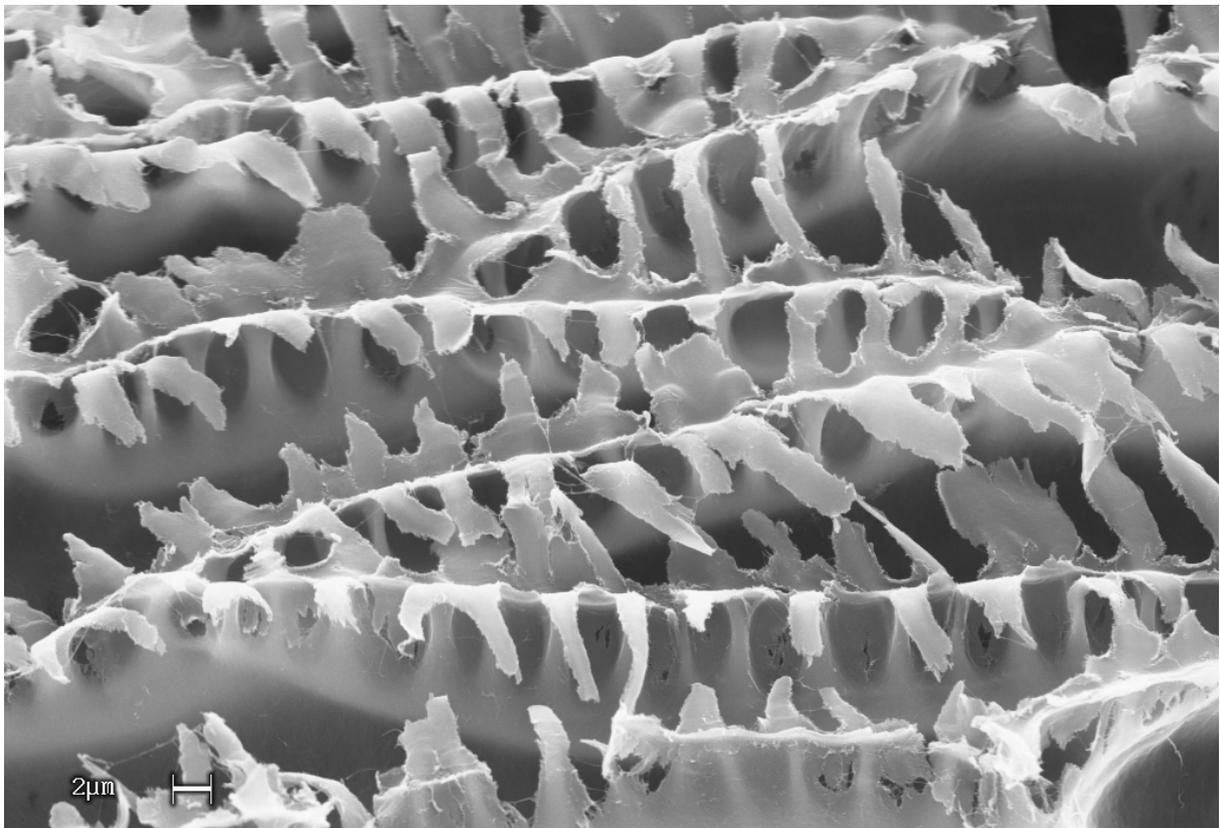


Abb. 75: *Lagedium tataricum* (L.) Sojak

Lactuca L.

Die Zellwände sind in ihren Strukturen typisch für die *Lactuca* – Variante des fenestraten Typs (Abb. 76, 77, 78).

Lactuella Nazarova

Diese monotypische Gattung zeigt keinerlei Strukturen in der Testaepidermis.

Mycelis Cass.

Diese Testaepidermisstrukturen dieser monotypische Gattung entsprechen dem fenestraten Typ, zeigen jedoch nicht die *Lactuca* – Variante. Die äußere Tangentialwand weist keinerlei Strukturen auf. Auch aufgrund ihrer Regelmäßigkeit sind die Strukturen der *Hieracium* – Variante zuzuordnen (Abb. 79).

Nabalus Cass.

Es konnten keine Strukturen in der Testaepidermis festgestellt werden (Abb. 80).

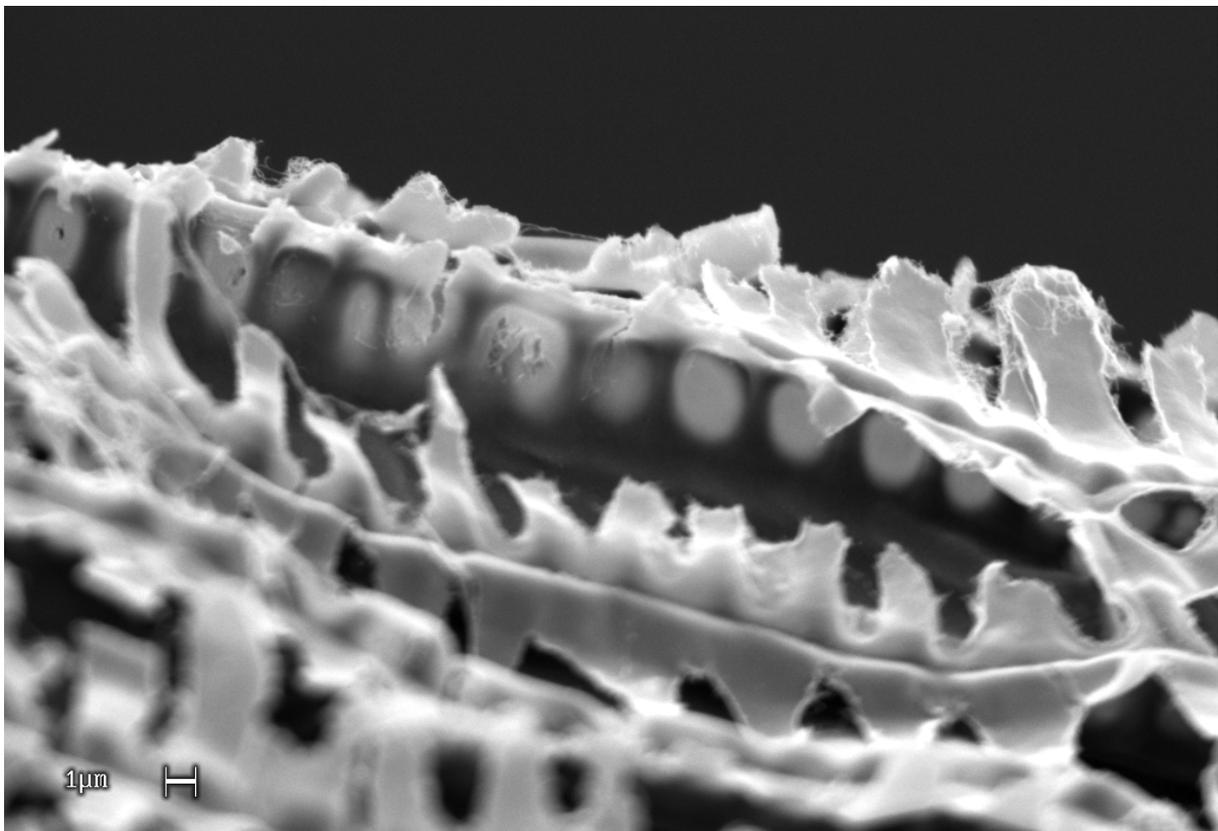


Abb. 76: *Lactuca virosa* L. – äußere Tangentialwand völlig entfernt

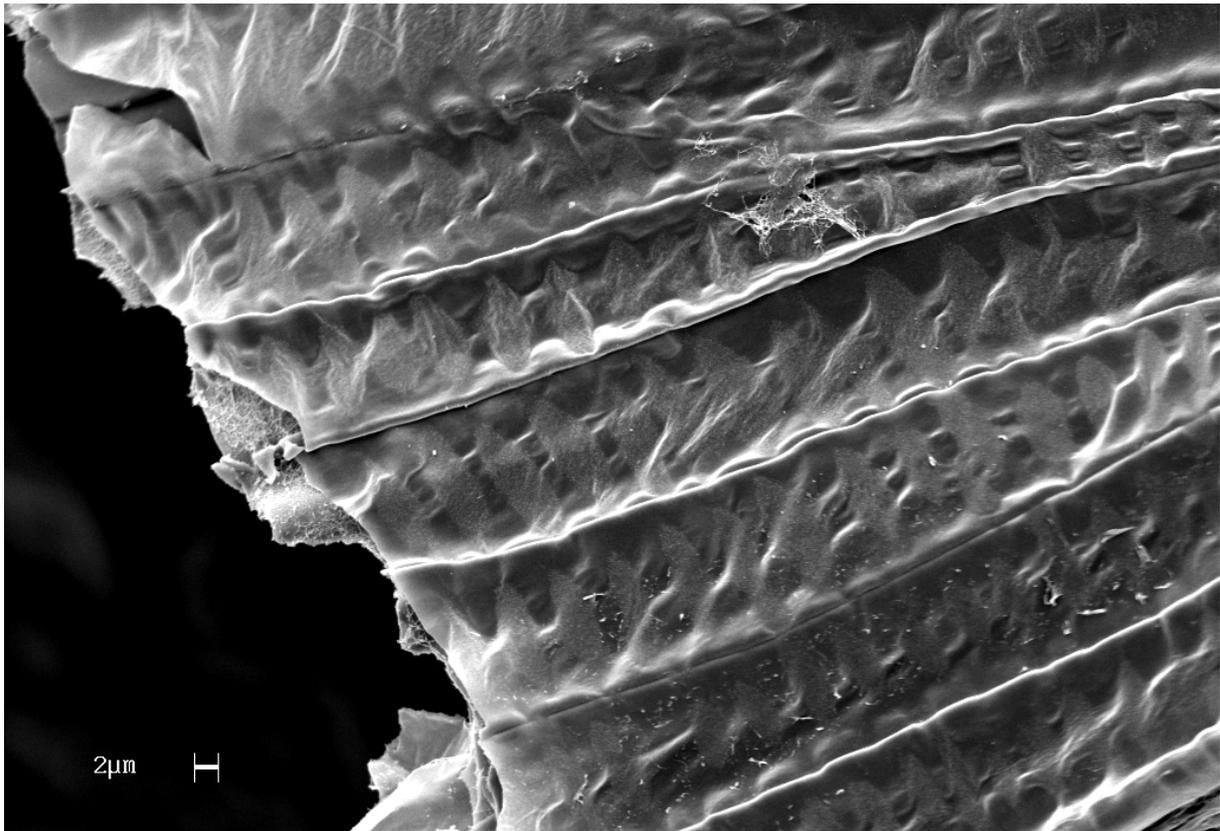


Abb. 77: *Lactuca virosa* L. – Aufsicht auf die äußere Tangentialwand der ungeöffneten Testaepidermiszellen



Abb. 78: *Lactuca sativa* L. – äußere Tangentialwand nur teilweise entfernt

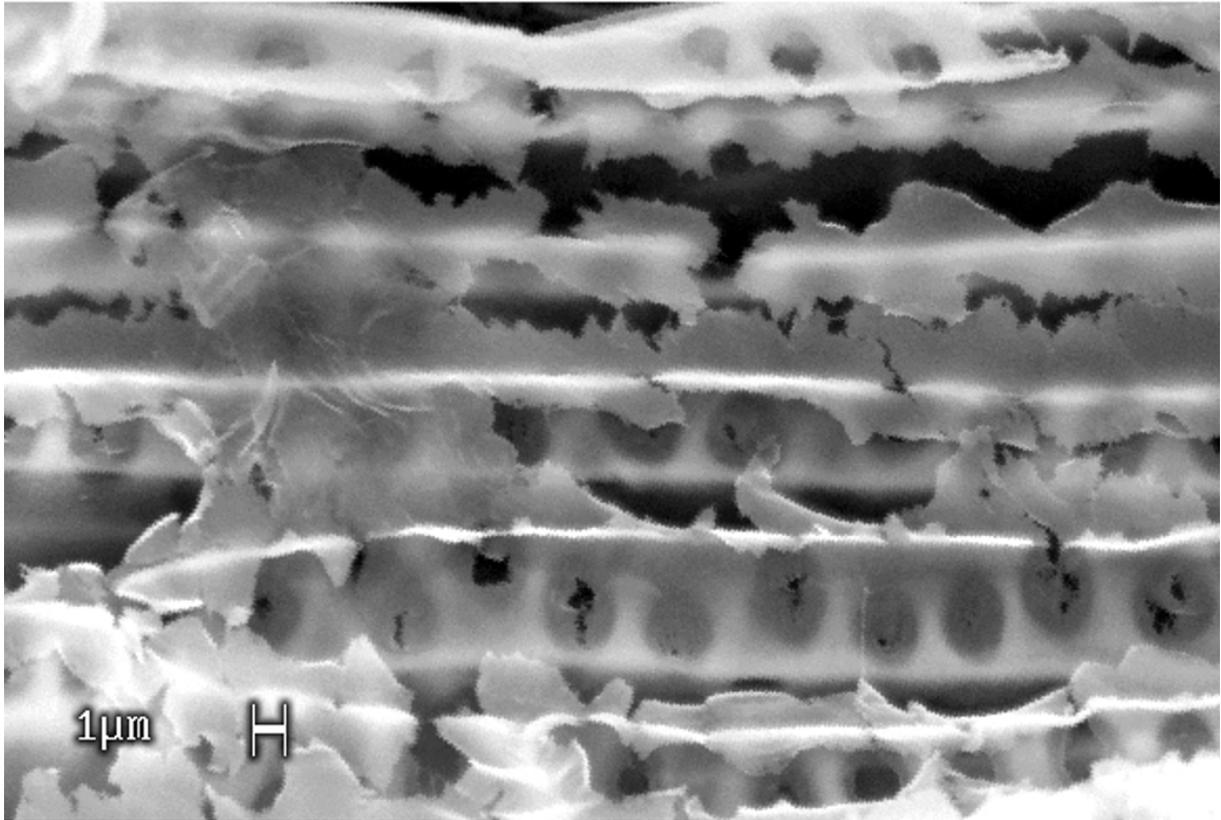


Abb. 79: *Mycelis muralis* (L.) Dumort.

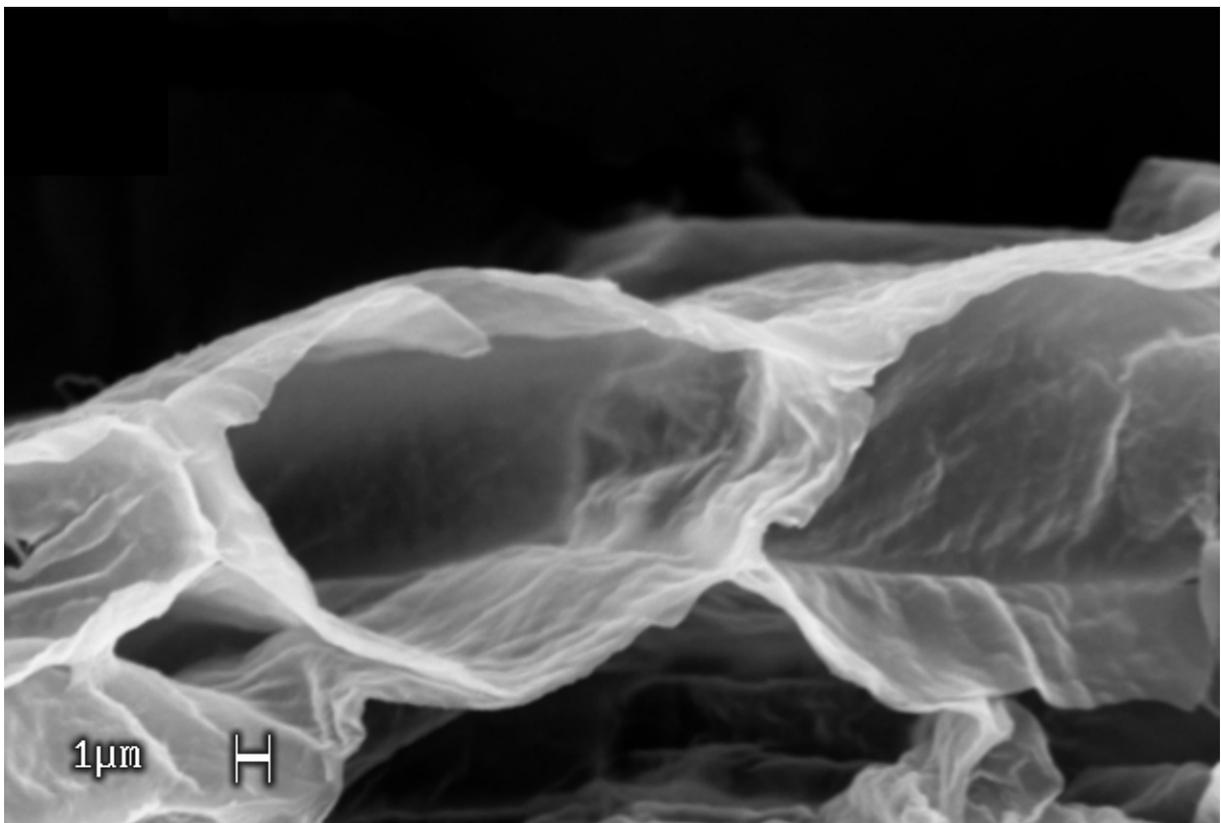


Abb. 80: *Nabalus albus* (L.) Hook.

Notoseris C. Shih

Die Radialwände der Testaepidermis zeigen Strukturen nach dem fenestraten Typ. Die äußere und innere Tangentialwand sind ohne Struktur, wobei die äußere Tangentialwand deutlich ausgeprägt ist (Abb. 81).

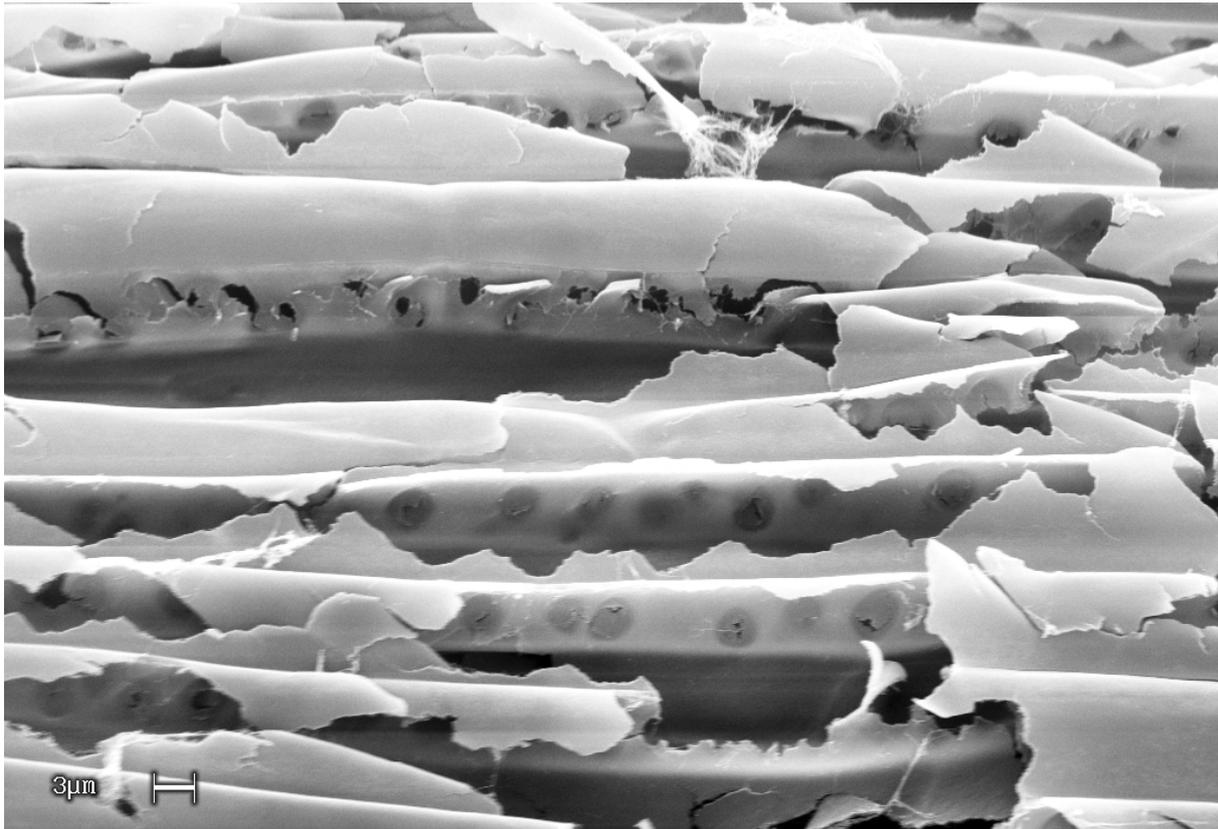


Abb. 81: *Notoseris henryi* (Dunn) C. Shih

Paraprenanthes Chang ex C. Shih

Die Zellwände der Testaepidermis sind sehr kräftig ausgebildet. Trotzdem lässt sich die *Lactuca* – Variante erkennen. Durch die erheblich verstärkten Zellwände treten zwar die Fenster etwas in den Hintergrund, die Leisten sind dadurch jedoch deutlicher sichtbar. Auch die äußere Tangentialwand mit ihren Spangen ist relativ dickwandig (Abb. 82).

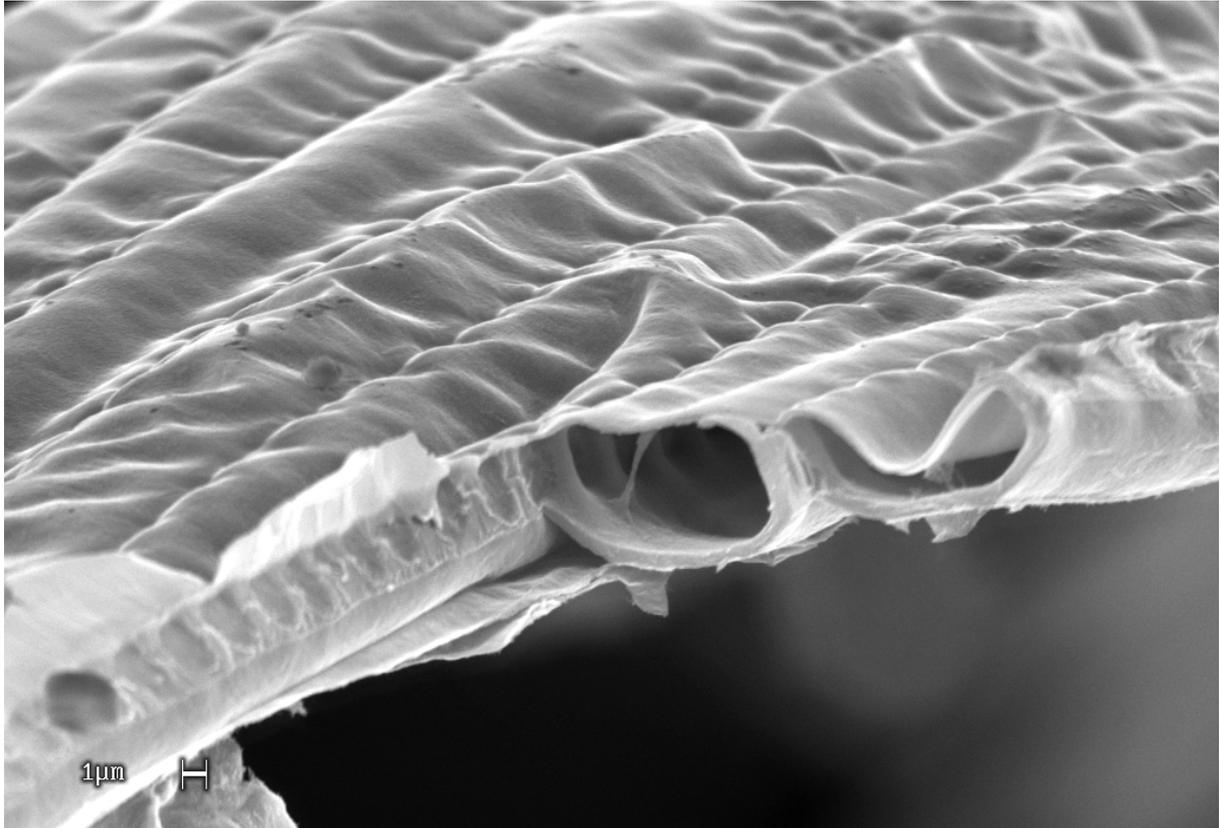


Abb. 82: *Paraprenanthes sororia* (Miq.) C.Shih

Prenanthes L.

Die Testaeperidermis entspricht hier der *Lactuca* – Variante, wobei aber die Spangen in der äußeren Tangentialwand nur sehr schwach ausgeprägt sind.

Pterocypsela C. Shih

Hier ist die *Lactuca* – Variante manchmal etwas abgewandelt, indem die fensterartigen Strukturen in den Radialwänden oft kaum mehr zu erkennen sind, da die Wände deutlich verstärkt sind (Abb. 83). Dafür treten aber die Spangen, die sich über die äußere Tangentialwand ziehen, umso deutlicher hervor. Vor allem bei *Pterocypsela indica* (L.) C.Shih sind viele Ähnlichkeiten mit den Strukturen der Testaeperidermis von *Paraprenanthes* vorhanden. Bei anderen Arten dieser Gattung ist jedoch die *Lactuca* – Variante ausgeprägt (Abb. 84); die Zellwände sind außerdem schwächer ausgebildet.

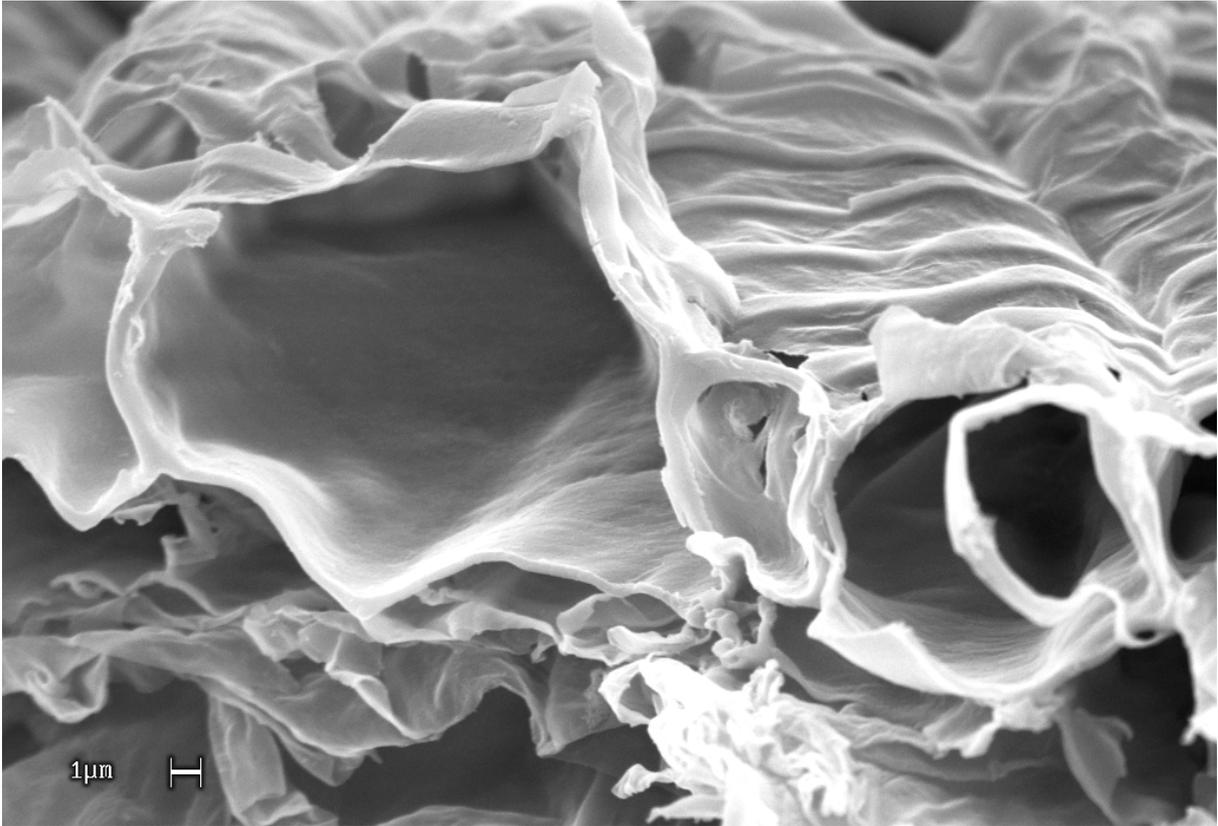


Abb. 83: *Pterocypsela indica* (L.) C. Shih

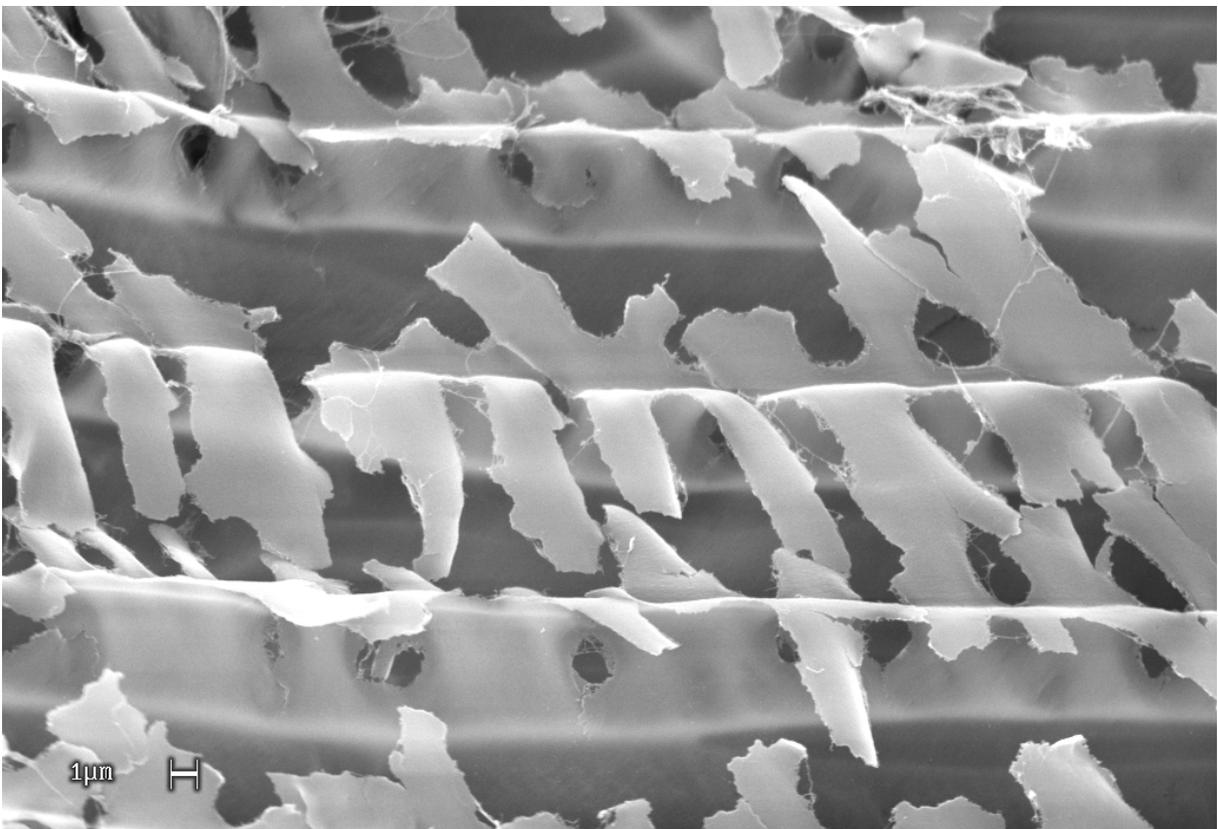


Abb. 84: *Pterocypsela elata* (Hemsl.) C. Shih

Scariola F. W. Schmidt

Diese Gattung zeigt einen sehr schwach ausgeprägten fenestraten Typ. Die äußere Tangentialwand ist nicht sichtbar strukturiert, was unter Umständen auf die Zartheit der Zellwände zurückzuführen ist. Ob die Strukturen deshalb der *Lactuca* – Variante des fenestraten Typs zugeordnet werden können, bleibt vorerst unklar (Abb. 85).

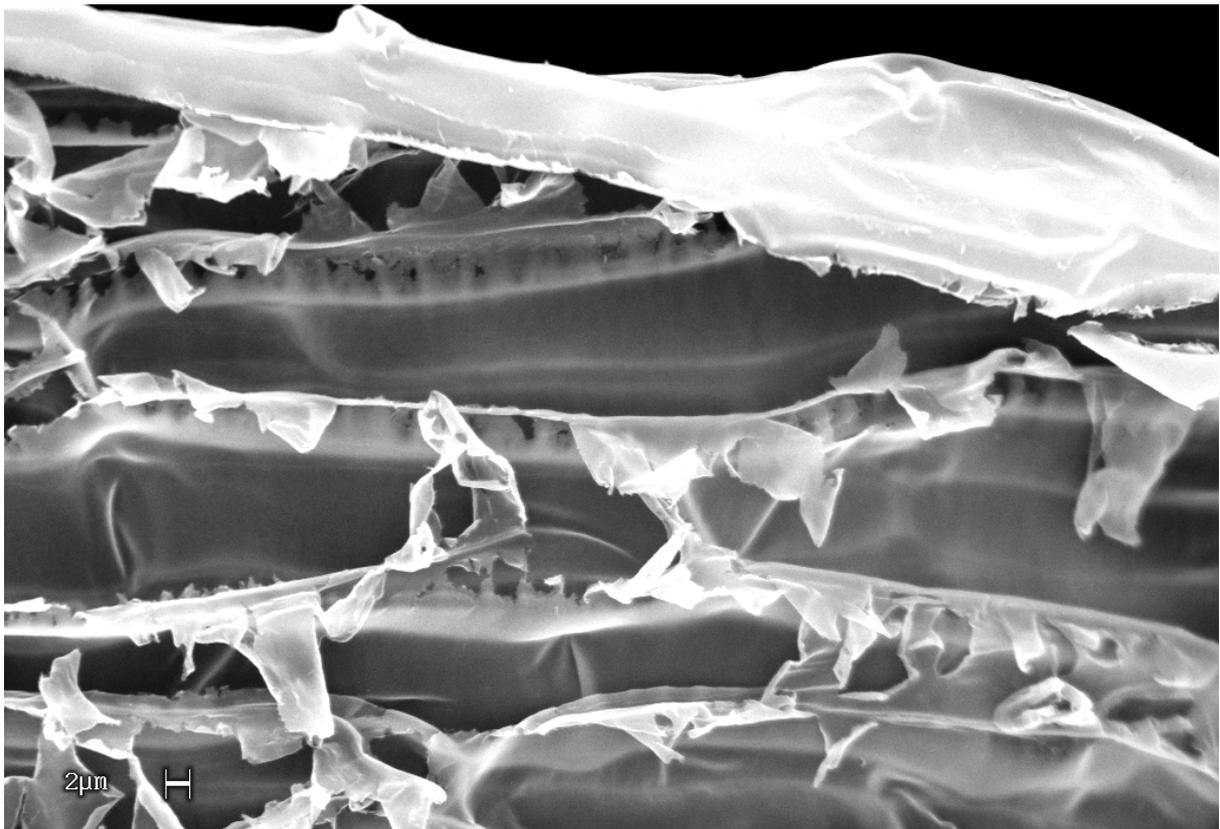


Abb. 85: *Scariola viminea* (L.) F.W.Schmidt

Stenoseric C. Shih

Hier tritt ein ganz regelmäßiger fenestrater Typ auf, der in seiner Deutlichkeit und Regelmäßigkeit etwas an die *Reichardia* – Variante erinnert (Abb. 86).

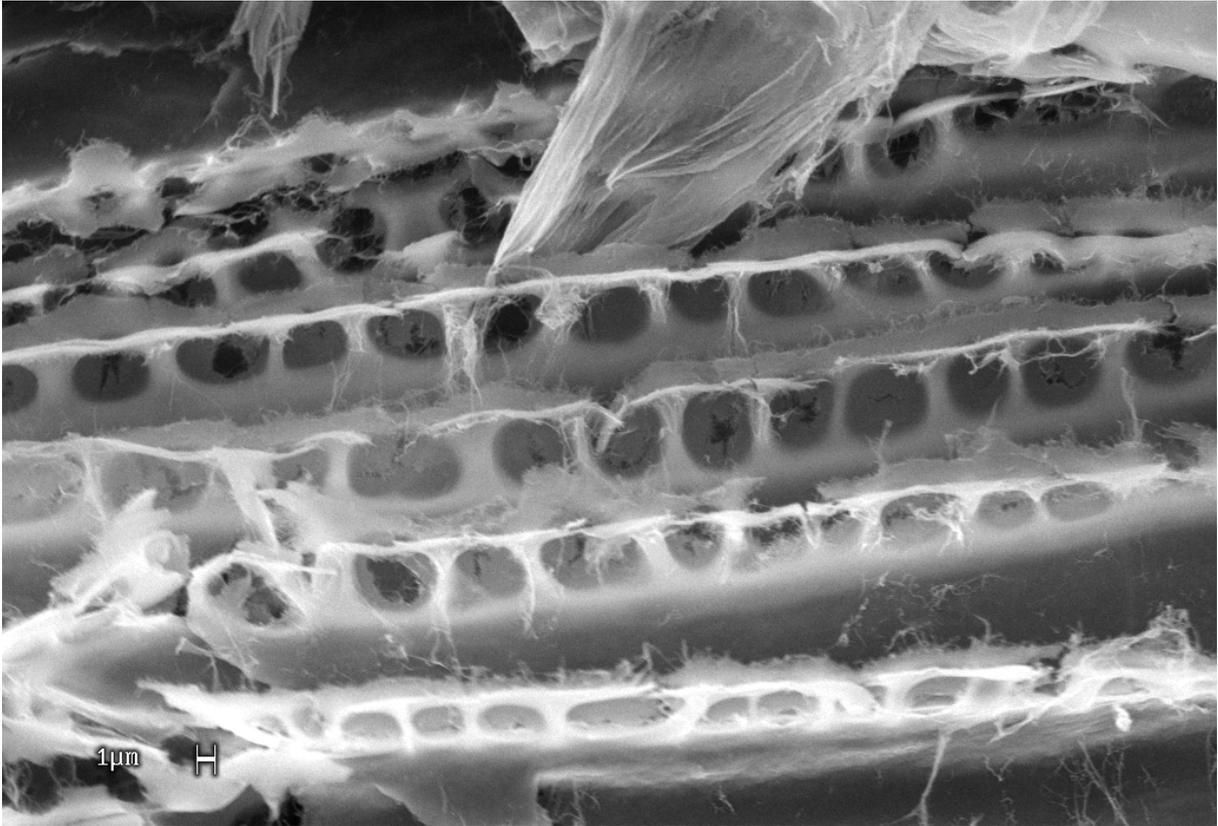


Abb. 86: *Stenoseresis graciliflora* (Wall. ex DC.) C. Shih

Steptorhamphus Bunge

Die Testaepidermis entspricht der *Lactuca* – Variante, wobei die Strukturierung der äußeren Tangentialwand sehr schwach ausgeprägt ist.

7.8. Malacothricinae K. Bremer

Allgemeines:

Die Gattungen der Malacothricinae waren sowohl bei STEBBINS (1953) auch als bei JEFFREY (1966) mit denen der Stephanomeriinae noch in einer Gruppe vereint. JEFFREY hat aber durch die Bildung von series die Gattungen der Stephanomeriinae deutlich von denen der Malacothricinae getrennt. Erst BREMER (1993) begründete dann die Subtribus der Malacothricinae. Auch hier gilt zu beachten, dass die Malacothricinae wie auch die Stephanomeriinae eine Gruppe innerhalb der Microseridinae sein könnten (WHITTON ET AL. 1995, JANSEN ET AL. 1991b).

In der Struktur der Testaepidermis sind die Malacothricine nicht einheitlich. Es treten einerseits Strukturen vom fenestraten Typ auf, andererseits können die Strukturen auch ganz fehlen.

Spezielles:

Anisocoma Torr. & A. Gray

Die Zellwände der Testaepidermis zeigen keine Strukturen.

Atrichoseris A. Gray

Die Zellwände der Testaepidermis zeigen keine Strukturen.

Calycoseris A. Gray

Diese Gattung zeigt oft fenestrated Strukturen in den Radialwänden der Testaepidermis. Jedoch treten selbst in benachbarten Zellen innerhalb ein und derselben Testaepidermis eines Individuums auch retikulate Strukturen auf, indem auch Fenster in der inneren Tangentialwand auftreten. Des Weiteren findet man auch spangenartige Strukturen, die auch als sehr längsgestreckte Fenster betrachtet werden können. Es ist deshalb bisher noch unklar, welchem Typ diese Strukturen zugeordnet werden können. Im Allgemeinen sind die Strukturen aber schwach ausgeprägt. Die äußere Tangentialwand ist immer ohne jegliche Strukturierung (Abb. 87).

Glyptopleura Eaton

Die Testaepidermis zeigt keine Strukturen, obwohl sie sehr stark ausgebildet ist. Es fällt auf, dass die Höhe der Radialwände sehr gering ist, dafür aber die Tangentialwände gewölbt sind (Abb. 88).

Malacothrix DC.

Die Strukturen der Testaepidermis in dieser Gattung kann man keinem einheitlichen Typ zuordnen. Strukturen können nicht oder nur schwach fenestrat in Erscheinung treten (z. B. *Malacothrix glabrata* A.Gray, Abb. 89), können eindeutig dem fenestraten Typ zugeordnet werden (z. B. *Malacothrix saxatilis* (Nutt.) Torr. & A.Gray, Abb. 90), oder zeigen in der Radialwand und auch manchmal in der inneren Tangentialwand verstreute kleinere Löcher (z. B. *Malacothrix californica* DC., Abb. 91), wie sie auch bei einigen Vertretern der Stephanomeriinae zu finden sind. Diese Gattung zeigt also sehr unterschiedliche Strukturen. Es soll an dieser Stelle nochmals erwähnt werden, dass die Malacothricinae nach molekularbiologischen Untersuchungen wie die Stephanomeriinae innerhalb der Microseridinae zu suchen sind (WHITTON ET AL. 1995, JANSEN ET AL. 1991b). Deshalb sind auch diese unterschiedlichen Strukturen nicht verwunderlich.

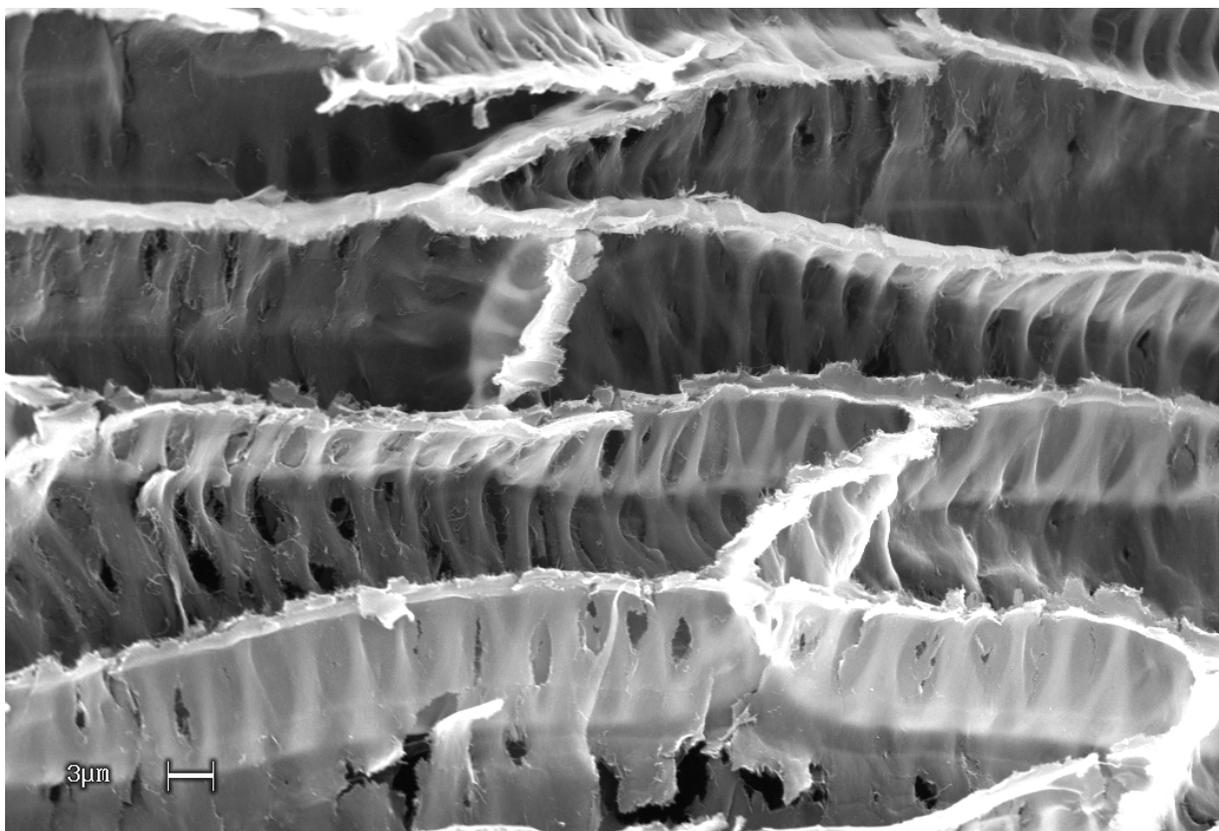


Abb. 87: *Calycoseris wrightii* A.Gray

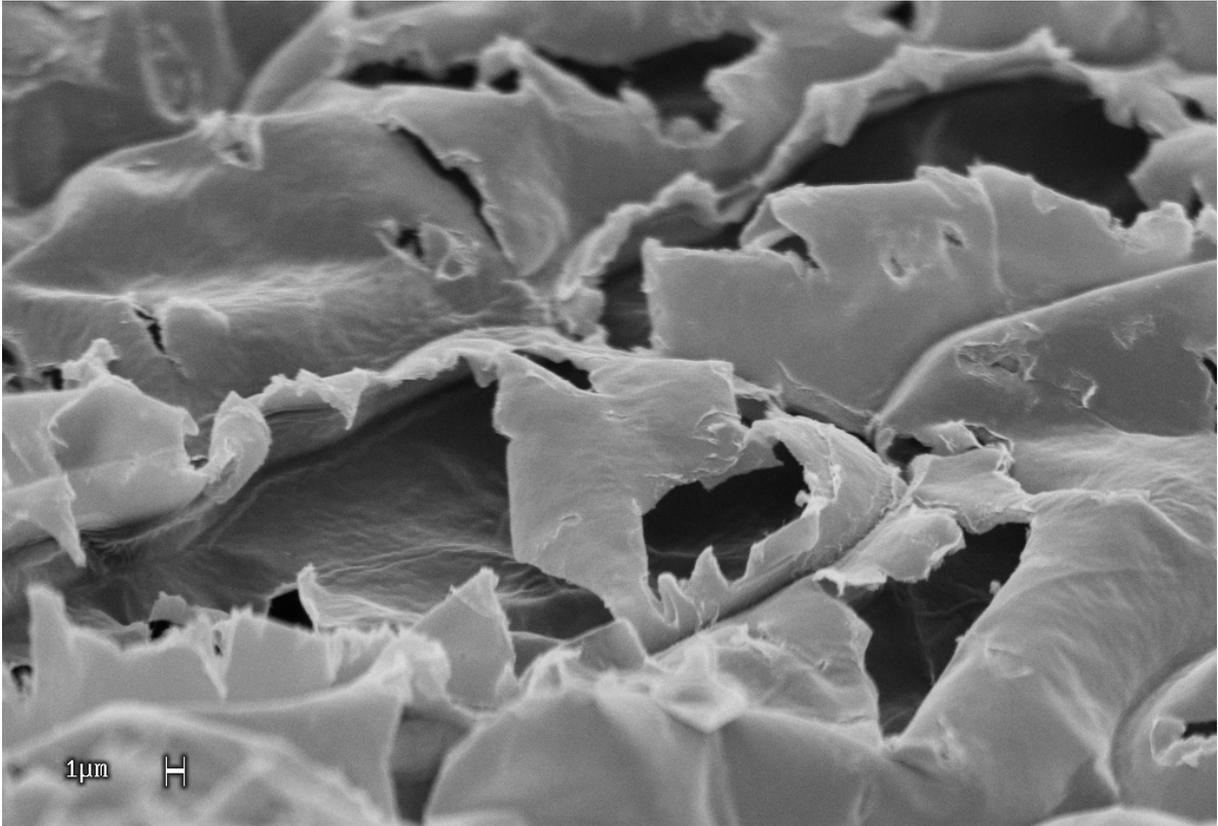


Abb. 88: *Glyptopleura setulosa* A.Gray

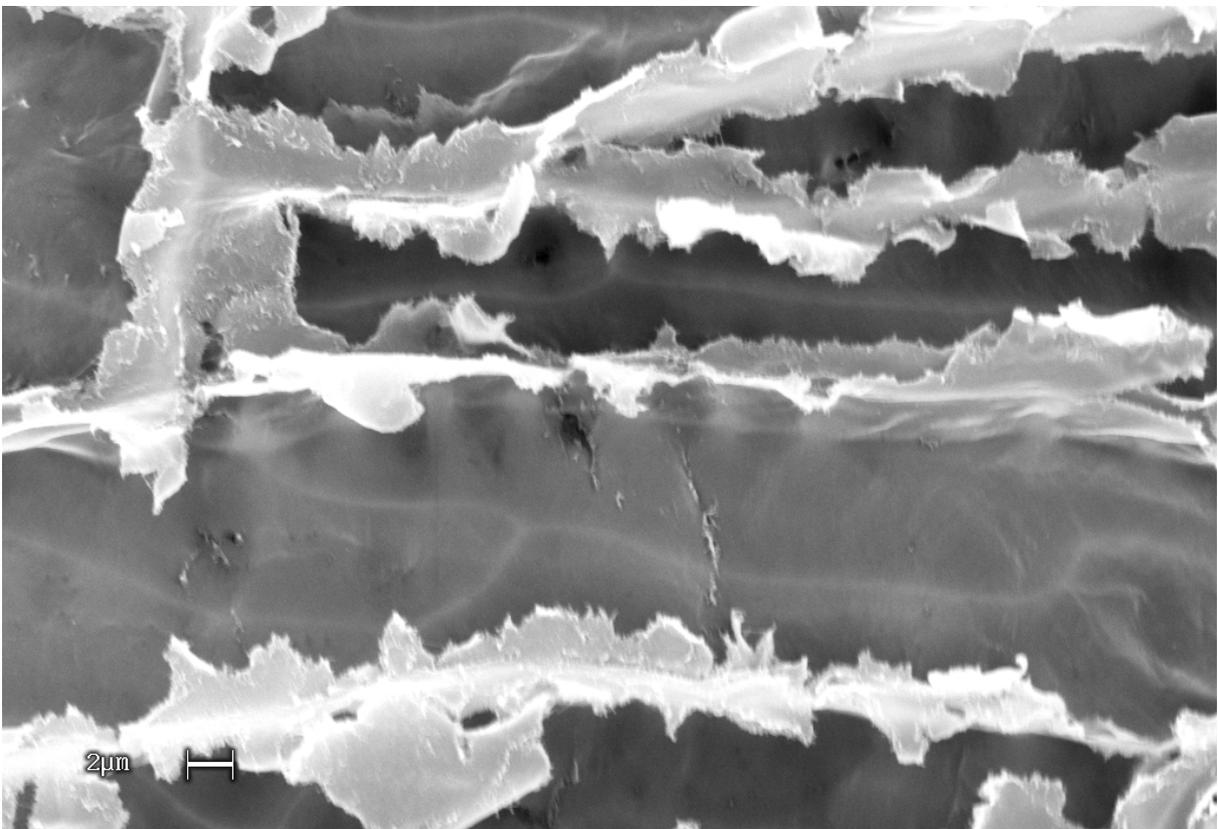


Abb. 89: *Malacothrix glabrata* A.Gray

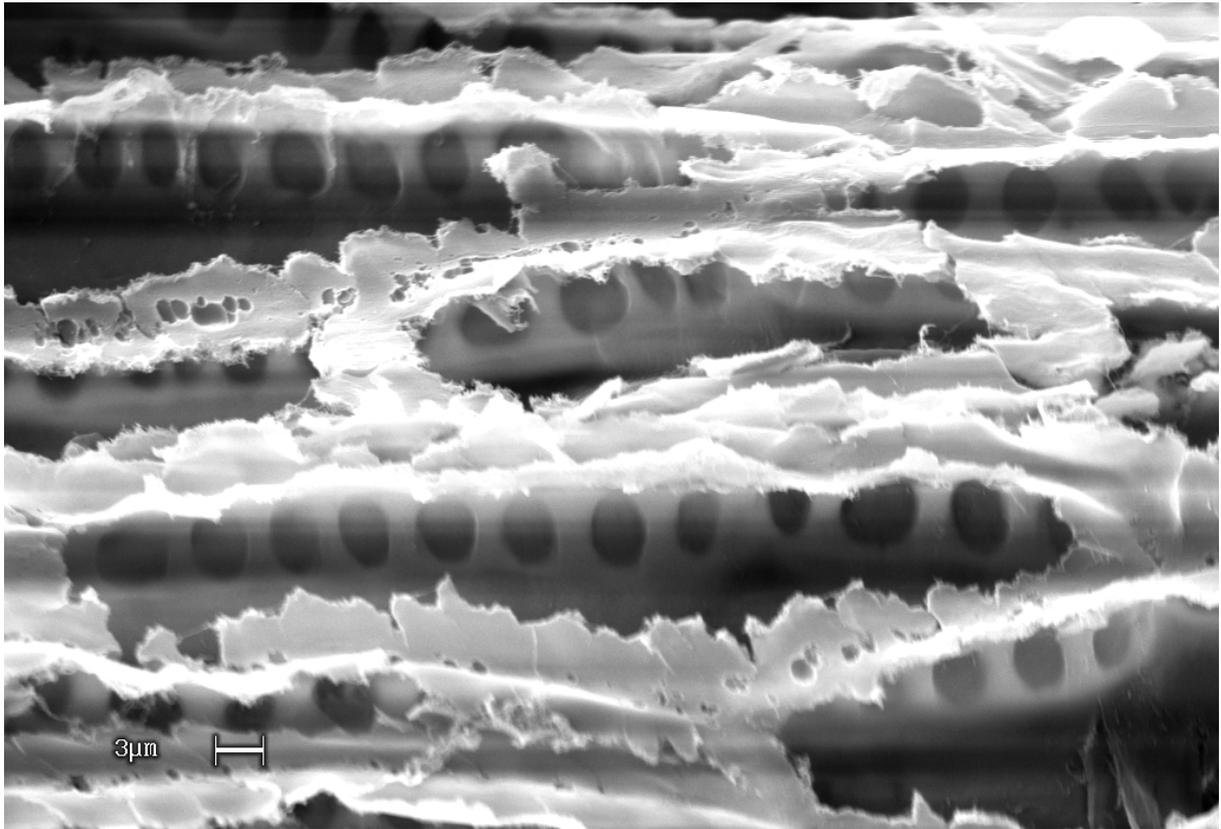


Abb. 90: *Malacothrix saxatilis* (Nutt.) Torr. & A.Gray

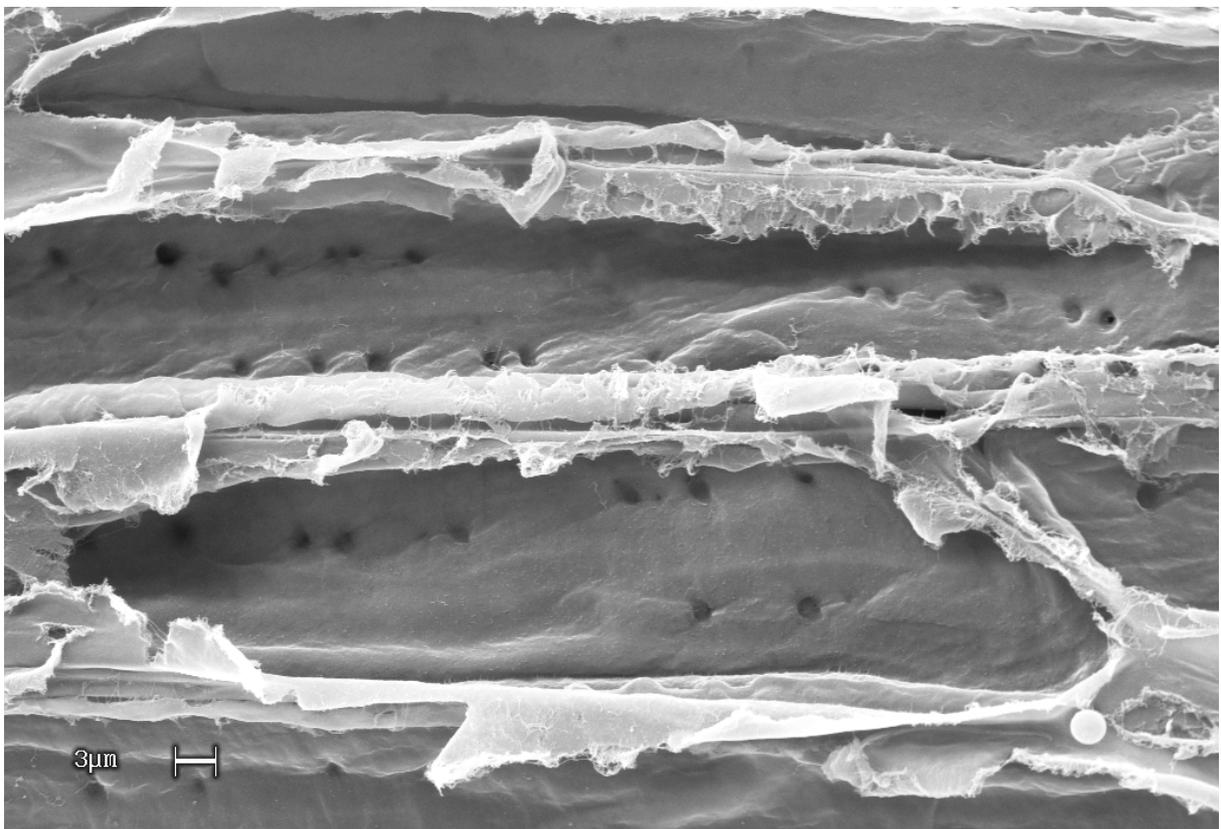


Abb. 91: *Malacothrix californica* DC.

Munzothamnus P. H. Raven

Die Zellwände der Testaepidermis dieser Gattung sind zwar sehr deutlich ausgebildet, zeigen aber keine Strukturen. Ursprünglich wurde sie als eine Art der Gattung *Stephanomeria* beschrieben, ist aber nach BREMER (1993) wohl eher mit den Malacothricinae als mit den Stephanomeriinae verwandt. Wie aber schon erwähnt, sind nach den Untersuchungen von WHITTON ET AL. (1995) und JANSEN ET AL. (1991b) diese Subtribus in Frage gestellt worden.

Pinaropappus Less.

Die Testaepidermis entspricht dem fenestraten Typ, ist jedoch nicht besonders deutlich strukturiert (Abb. 92).

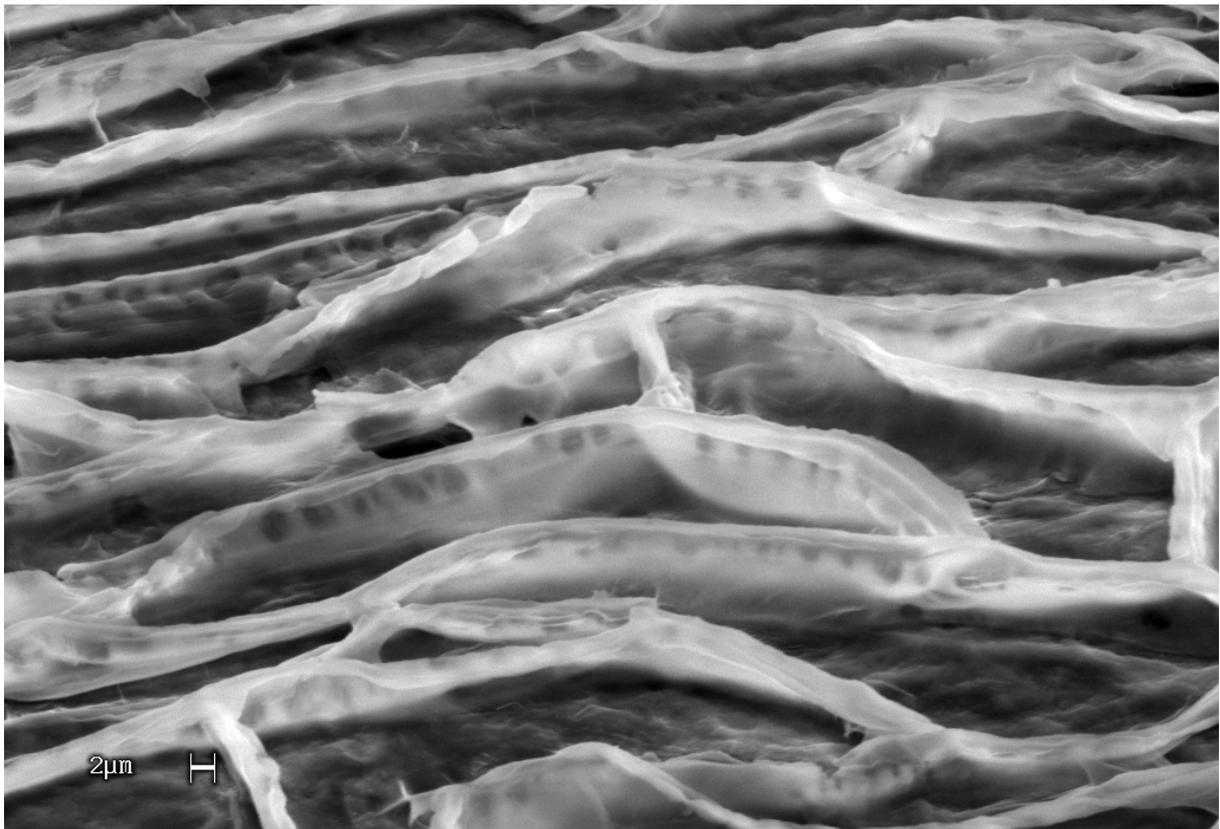


Abb. 92: *Pinaropappus roseus* (Less.) Less.

7.9. Microseridinae Stebbins

Allgemeines:

Die Subtribus Microseridinae sensu STEBBINS (1953) wird bei JEFFREY (1966) zur *Microseris*-subgroup der *Tolpis*-group (in der auch die *Stephanomeria*-subgroup steht), welche bei BREMER (1994) geschlossen wieder den Status einer Subtribus erhält. BREMER (1994) hält es für wahrscheinlich, dass diese Subtribus ein Monophylum bildet, ist aber besonders nach den Untersuchungen von JANSEN ET AL. (1991b) überzeugt, dass es nötig ist, weiter an der Abgrenzung der nordamerikanischen Subtribus Microseridinae, Malacothricinae und Stephanomeriinae zu arbeiten. Nach JANSEN ET AL. (1991b) und WHITTON ET AL. (1995) ist es aber wahrscheinlich, dass die Stephanomeriinae und Malacothricinae innerhalb der Microseridinae gruppiert sind. Damit wären die Microseridinae paraphyletisch.

Es konnte gezeigt werden, dass innerhalb der Microseridinae die Strukturen in der Testaepidermis von heterogener Zusammensetzung sind. Interessanterweise zeigt nun nur ein Ast der Microseridinae (*Krigia*, *Phalacroseris* und *Pyrrhopappus*) sehr markante Strukturen in der Testaepidermis und setzt sich damit von den übrigen Microseridinae, den Stephanomeriinae und den Malacothricinae ab. Auch in palynologischer Hinsicht unterscheiden sich *Krigia* und *Pyrrhopappus* von den übrigen Microseridinae (FEUER & TOMB 1977). Die monotypische Gattung *Phalacroseris* zeigt zwar palynologische Ähnlichkeiten zu den Gattungen *Krigia* und *Pyrrhopappus*; diese werden jedoch von FEUER & TOMB (1977) als konvergente Entwicklungen gesehen und stellen deshalb diese Gattung in die Nähe der Gattung *Microseris*. Die Eigenschaften der Testaepidermis zeigen jedoch eindeutig, dass dies nicht gerechtfertigt ist. Bei *Picrosia* sind an die *Lactuca*-Variante erinnernde Strukturen zu finden. Die übrigen Gattungen zeigen keine markanten Strukturen.

Spezielles:

Agoseris Raf.

Die Zellwände der Testaepidermis, insbesondere die äußere Tangentialwand, sind ziemlich stark ausgebildet. Strukturen sind nicht erkennbar.

Krigia Schreb.

Diese Gattung unterscheidet sich (zusammen mit *Pyrrhopappus* und *Phalacroseris*) von den anderen Microseridinae durch äußerst interessante Strukturen in der Testaepidermis. Es treten hier die größten Strukturunterschiede innerhalb einer Gattung der Lactuceae auf.

Die verschiedenen Arten können dem fenestraten Typ, einem besonderen retikulaten Typ oder einem Typ, der sich durch das Auftreten von leistenartigen Verstärkungen auszeichnet (*Krigia wrightii* – Typ), zugeordnet werden. Wenn man nun all die anderen Gattungen der Lactuceae zum Vergleich heranzieht und sieht, wie konstant die Strukturen sich sonst in der Testaepidermis verhalten, dann ist es sehr wahrscheinlich, dass *Krigia* zusammen mit *Pyrrhopappus* und *Phalacroseris* eine gemeinsame Wurzel innerhalb der Microseridinae hat. Molekularbiologische Untersuchungen (JANSEN ET AL. 1991b, KIM & TURNER 1992b) haben die Monophylie dieser Gattung bestätigt.

In dieser Gattung gibt es eine sehr hohe Zahl an Autapomorphien in der cpDNA, der Sequenzunterschied zwischen den einzelnen Arten ist sehr hoch (TURNER ET AL. 1990, WHITTON ET AL. 1995). Auch KIM ET AL. (1991, 1992b) konnten zeigen, dass sich die Arten dieser Gattung in der nrDNA und cpDNA deutlich unterscheiden. Diese hohe Anzahl an Mutationen innerhalb einer Gattung liegt deutlich über dem Durchschnitt, verglichen mit anderen Gattungen der Lactuceae. Deshalb ist es nicht verwunderlich, wenn sich diese Gattung (zusammen mit *Pyrrhopappus* und *Phalacroseris*) auch in den Strukturen der Testaepidermis so deutlich von den anderen Microseridinae abhebt und im Allgemeinen die Variabilität der Merkmale auch innerhalb der Gattung sehr hoch ist.

Ob es sich aufgrund dieser extremen Strukturunterschiede im Vergleich zu den übrigen Microseridinae um ein Zeichen für einen phylogenetisch sehr alten Ast handelt, ist schwer zu beantworten. Grund dafür könnte auch eine erhöhte Mutationsrate in dieser Gattung im Vergleich zu den übrigen Microseridinae sein.

Nach den Untersuchungen von KIM & JANSEN (1994) sind die beiden Sektionen *Krigia* und *Cymbia* monophyletisch. Jedoch sind die Beziehungen innerhalb der Sektion *Krigia* nicht ganz gelöst, da es bei Verwendung unterschiedlicher Merkmalskomplexe (nrDNA, cpDNA, morphologische Daten) zu widersprüchlichen Ergebnissen kommt. Diese Inkongruenz wird durch die Strukturen in der

Testaepidermis weiter verstärkt. Besonders *K. virginica* (L.) Willd. unterscheidet sich von den anderen Mitgliedern der Sektion in dieser Hinsicht sehr stark.

So tritt in der Sektion *Krigia* bei *K. virginica* (L.) Willd. der fenestrate Typ (Abb. 93) auf. Nur bei einigen wenigen Zellen am basalen Ende der Testaepidermis kann man in der inneren Tangentialwand ganz schwach einige Leisten erkennen. Bei *K. montana* (Michx.) Nutt. (ebenfalls Sektion *Krigia*) kann man von einem retikulaten Typ sprechen (Abb. 94). Im Vergleich zu dem retikulaten Typ, der bei den Hypochaeridinae auftritt, also z. B. bei *Picris* (Abb. 67), nehmen im Falle von *Krigia* die Stege im Verhältnis zum Fensteranteil weniger Fläche ein, das Netz wirkt damit also deutlich graziler.

Auch die Stellung von *Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake innerhalb der Sektion *Krigia* ist noch nicht exakt gesichert (KIM ET AL. 1991, 1994). Diese Zweifel werden durch die Strukturen in der Testaepidermis weiter bestärkt. Die Sonderstellung dieser Art wird jedoch erst nach der Behandlung der Sektion *Cymbia* besprochen.

In der Sektion *Cymbia* (*K. wrightii* (A.Gray) K.L.Chambers ex K.J.Kim, *K. occidentalis* Nutt., *K. cespitosa* (Raf.) K.L.Chambers f. *gracilis* (DC.) K.J.Kim) findet man den *Krigia wrightii* – Typ (Abb. 15). Die Testaepidermiszellen sind stark flachgedrückt, die Höhe der Zelle, also bedingt durch die Höhe der Radialwände, ist sehr gering im Vergleich zur Breite der Zelle. Über die innere Tangentialwand ziehen von der einen zur anderen Radialwand Spangen hinüber, die manchmal leicht miteinander vernetzt sein können (Abb. 95). Durch die geringe Höhe der Radialwände scheint es dann, als ob diese fenesterartige Strukturen zeigen. Der untere Rand der Radialwand, der dann in einem mehr oder weniger scharfen Knick in die innere Tangentialwand übergeht, täuscht rein optisch den unteren Rand von Fenstern in der Radialwand vor. Wie man aber bei starken Vergrößerungen beobachten kann, handelt es sich jedoch nicht um Verstärkungen in der Zellwand, sondern um eine durch das REM verursachte optische Täuschung: Da nämlich auch in der Nachbarzelle der Übergang der Radialwand in die innere Tangentialwand mit einem scharfen Knick erfolgt, täuschen Durchstrahlungseffekte bei entsprechendem Betrachtungswinkel eine höhere Zellwanddicke vor. Es ist folglich keine echte strukturelle Ähnlichkeit mit dem *Taraxacum* – Typ gegeben.

Die beiden Sektionen unterscheiden sich also deutlich in den Testaepidermisstrukturen. Wie dies zu deuten ist, ist vermutlich dieselbe Fragestellung wie bei der Diskussion, wann sich die Gattungen *Krigia*, *Pyrrhopappus* und *Phalacroseris* von den übrigen Microseridinae abgespalten haben. KIM & TURNER (1992c) diskutieren ebenfalls dieses Problem auch aufgrund der sehr deutlichen Sequenzunterschiede in der cpDNA beider Sektionen. Sie vergleichen die Größe dieser Unterschiede beider Sektionen mit denen von Gattungen in anderen Familien der Angiospermae.

Die strukturelle Zuordnung von *Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake (Sektion *Krigia*) muss vorerst zurückgestellt werden. Es sind noch sehr viele Punkte zu klären, zum Beispiel, inwieweit in dieser Art unterschiedliche Populationen existieren und sich voneinander abgegrenzt haben und diese bereits auch morphologische Unterschiede zeigen. Hinweise darauf sind bereits bei KIM & TURNER (1992b) zu finden. *Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake besetzt zwei getrennte Teilareale: Das eine befindet sich in der Mitte und im Osten der USA, das andere liegt im Südwesten der USA und in Mexiko. Die Vertreter letzteren Areals werden als *Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake var. *viridis* (Standley) K.J.Kim beschrieben.

So zeigten die untersuchten Vertreter von *K. biflora* (Walter) S.F.Blake var. *biflora* (Abb. 96) Strukturen, die dem *Krigia wrightii*-Typ ähnlich sind, der aber sonst charakteristisch ist für die Sektion *Cymbia*. Jedoch scheinen die Zellen nicht so stark flachgedrückt zu sein, wie es sonst für diesen Typ üblich ist. Die untersuchte Art *K. biflora* (Walter) S.F.Blake var. *viridis* (Standley) K.J.Kim zeigt jedoch in der Testaepidermis retikuläre Strukturen (Abb. 97). Diese Varietät kommt in der Nähe des Verbreitungsgebietes der Sektion *Cymbia* vor, zeigt in der Testaepidermis aber die Strukturen von *K. montana* (Michx.) Nutt. (Sektion *Krigia*), während *K. biflora* (Walter) S.F.Blake var. *biflora* im Verbreitungsgebiet der anderen Vertreter der Sektion *Krigia* vorkommt, aber die Strukturen der Sektion *Cymbia* aufweist.

Um Unterschiede der Testaepidermis innerhalb dieser Art herauszuarbeiten, ist es aber nötig, sehr viel mehr Material unterschiedlicher Populationen zu sichten. Untersucht werden müssten auch die Möglichkeiten und Folgen einer Bastardisierung innerhalb dieser Gattung und die Auswirkungen auf die Morphologie,

wobei man vermutlich in den Strukturen der Testaepidermis sehr schnell zu charakteristischen Ergebnissen kommen wird.

Microseris D. Don

Auch hier sind die Zellwände, besonders aber die äußere Tangentialwand, kräftig ausgebildet. Strukturen sind keine zu erkennen. Auffällig ist jedoch, dass die Zellen der Testaepidermis von *M. pygmaea* D.Don, dem einzigen südamerikanischen Vertreter (Chile), eine mehr oder weniger isodiametrische Form zeigen und sich damit von den übrigen Vertretern unterscheiden, deren Testaepidermiszellen langgestreckter sind (Abb. 98). Auch der einzige australische Vertreter dieser sonst rein neuweltlichen Gattung, *Microseris lanceolata* (Walp.) Sch.Bip., zeigt keine Strukturierung der Testaepidermis.

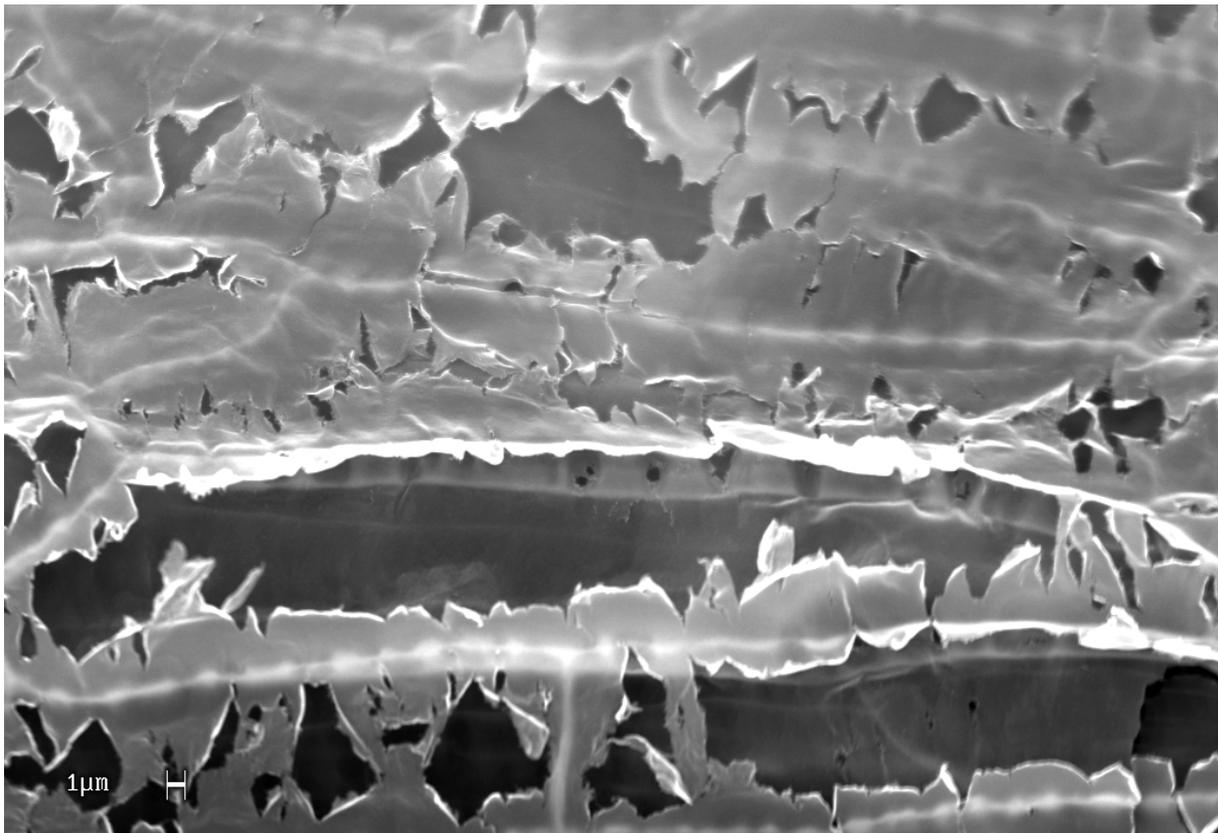


Abb. 93: *Krigia virginica* (L.) Willd.



Abb. 94: *Krigia montana* (Michx.) Nutt.

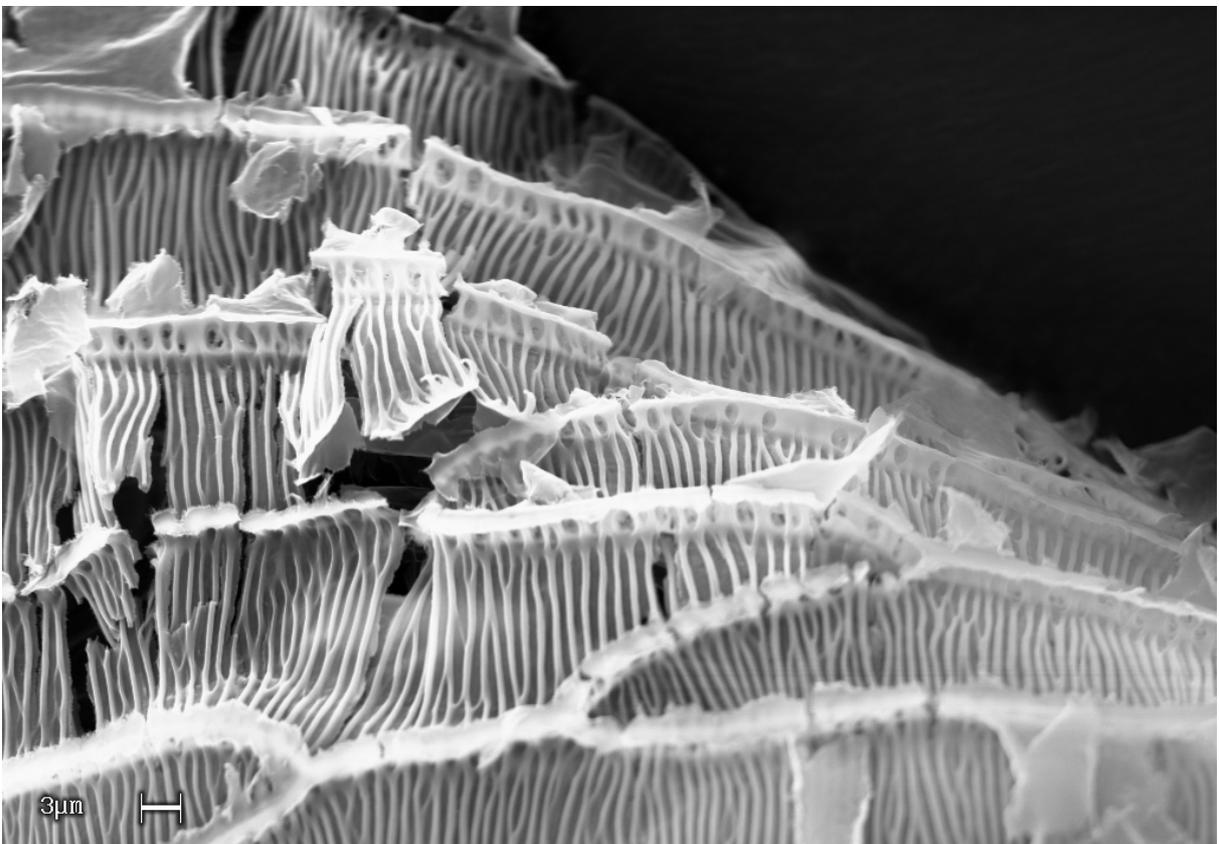


Abb. 95: *Krigia wrightii* (A.Gray) K.L.Chambers ex K.J.Kim



Abb. 96: *Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake var. *biflora*

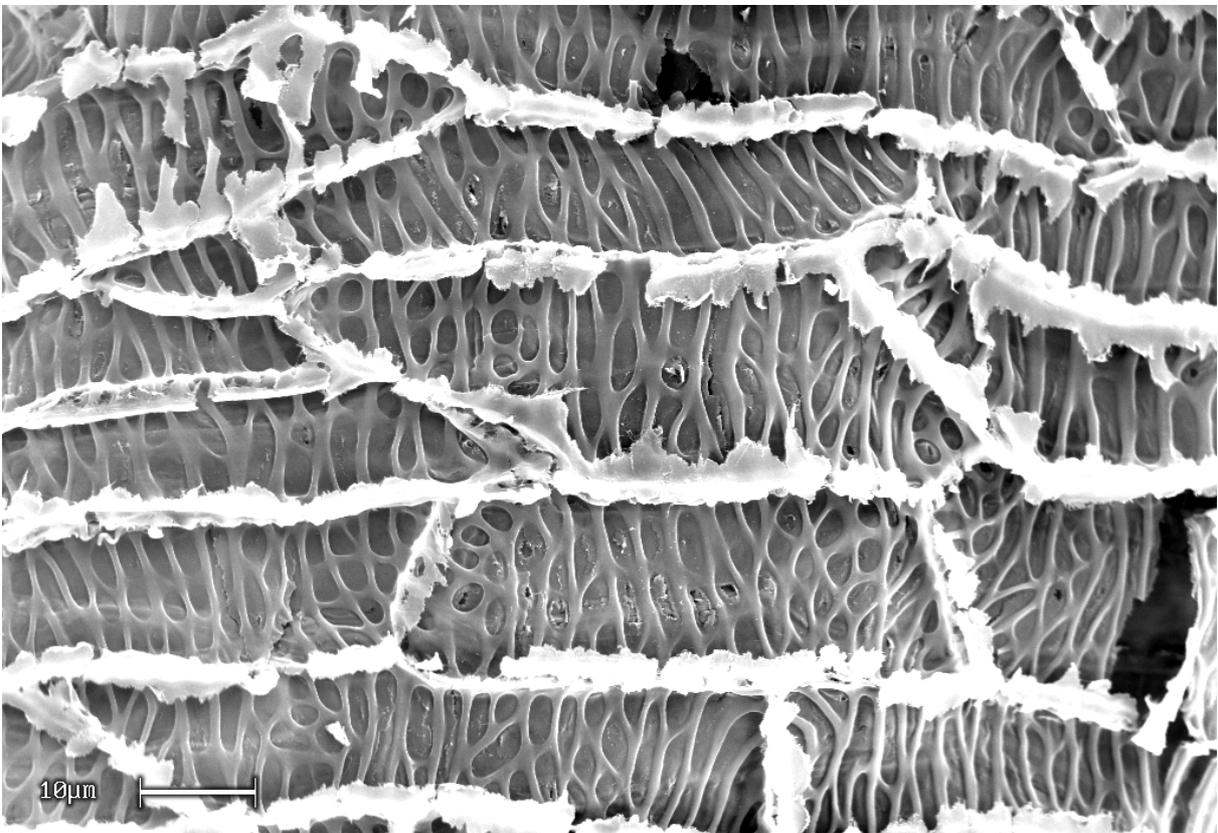


Abb. 97: *Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake var. *viridis* (Standley) K.J.Kim

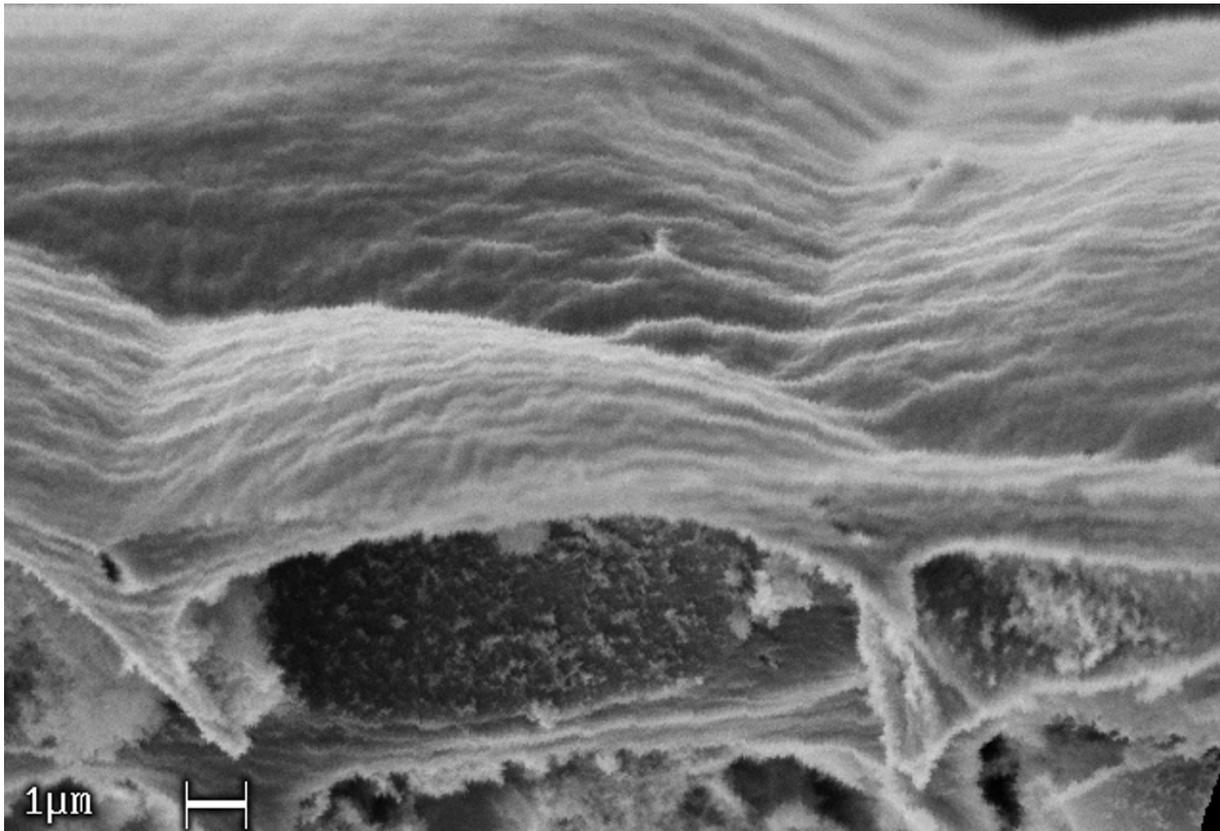


Abb. 98: *Microseris pygmaea* D. Don

Nothocalais (A. Gray) Greene

Diese Gattung zeigt keine Strukturen in den Zellwänden der Testaepidermis.

Phalacroseris A. Gray

Die Radialwände und die innere Tangentialwand der Testaepidermis dieser monotypischen Gattung sind deutlich strukturiert, die äußere Tangentialwand ist sehr zart gebaut und zeigt keine Strukturen. Die Strukturen in der Testaepidermis entsprechen dem *Pyrrhopappus* – Typ. Da die untersuchten Achänen aber vermutlich noch nicht ganz vollreif waren, ist nicht auszuschließen, dass bei reiferen Achänen auch in der äußeren Tangentialwand Strukturen zu finden sind. Untersuchungen bei *Pyrrhopappus* bezüglich des Reifegrades lassen dies jedoch nicht vermuten. Deshalb sind die Strukturen in der Testaepidermis als eine Variante des *Pyrrhopappus* – Typs zu betrachten, bei der es sich zwar um die gleichen retikulaten und bogigen Strukturen handelt, die äußere Tangentialwand jedoch ohne Struktur ist (Abb. 99, 100). Nach JANSEN ET AL. (1991b) ist *Phalacroseris* an der Basis

der übrigen Microseridinae zu finden. Es folgt dann der Ast mit *Krigia* und *Pyrrhopappus*, die ebenfalls meist deutliche und ähnliche Strukturen zeigen. Auch durch die Strukturen in der Testaepidermis scheinen diese drei Gattungen eine gewisse Einheit zu bilden.

Picrosia D. Don

Die Zellwände dieser Gattung sind recht schwach ausgebildet. Trotzdem sind Strukturen an den Radialwänden und der äußeren Tangentialwand erkennbar, nicht jedoch an der inneren Tangentialwand. Die Radialwände zeigen einen schwach ausgeprägten fenestraten Typ; über die äußere Tangentialwand ziehen sich leicht schräg von der einen zur anderen Radialwand Spangen (Abb. 101). Man wird an den *Lactuca* – Typ erinnert, und zwar aufgrund dieser schräg geführten Spangen an die Variationen bei *Chaetoseris* (Lactucinae). Diese Strukturen treten innerhalb der Microseridinae nur hier auf. Interessanterweise hat *Picrosia* auch als einzige Gattung der Microseridinae echinaten Pollen, aufgrund dessen sie weder den Gattungen *Krigia* und *Pyrrhopappus* noch den Gattungen *Agoseris*, *Microseris*, *Nothocalais* und *Phalacroseris* zugeschlagen werden kann (FEUER & TOMB 1977).

Pyrrhopappus DC.

Diese Gattung zeigt sogar einen ganz besonderen Typ der Testaepidermis, den *Pyrrhopappus* – Typ. Alle Wände sind strukturiert. Zumeist sehr filigrane Leisten bilden Strukturen, die an sehr unregelmäßige netzartige Muster erinnern. Von der Strukturierung der äußeren Tangentialwand und der unregelmäßig bogigen Spielart eines retikulaten Typs abgesehen, zeigt diese Gattung eher Ähnlichkeiten zu dem retikulaten Typ der Sektion *Krigia* (Gattung *Krigia*) als zu dem *Krigia wrightii* – Typ der Sektion *Cymbia* (Gattung *Krigia*). Auch KIM & JANSEN (1994) stellen in ihren Untersuchungen eine enge Verwandtschaft von *Pyrrhopappus* mit *Krigia* fest (Abb. 102, 103).

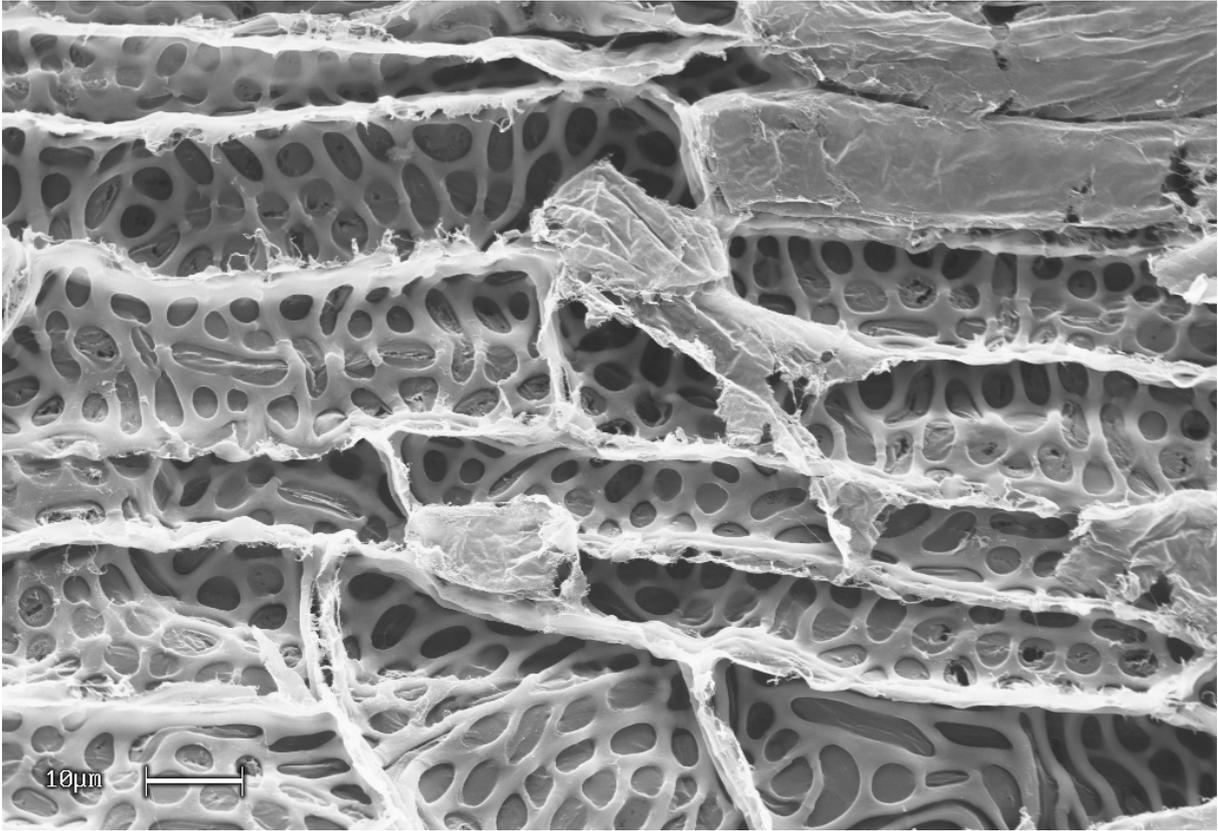


Abb. 99: *Phalacroseris bolanderi* A.Gray

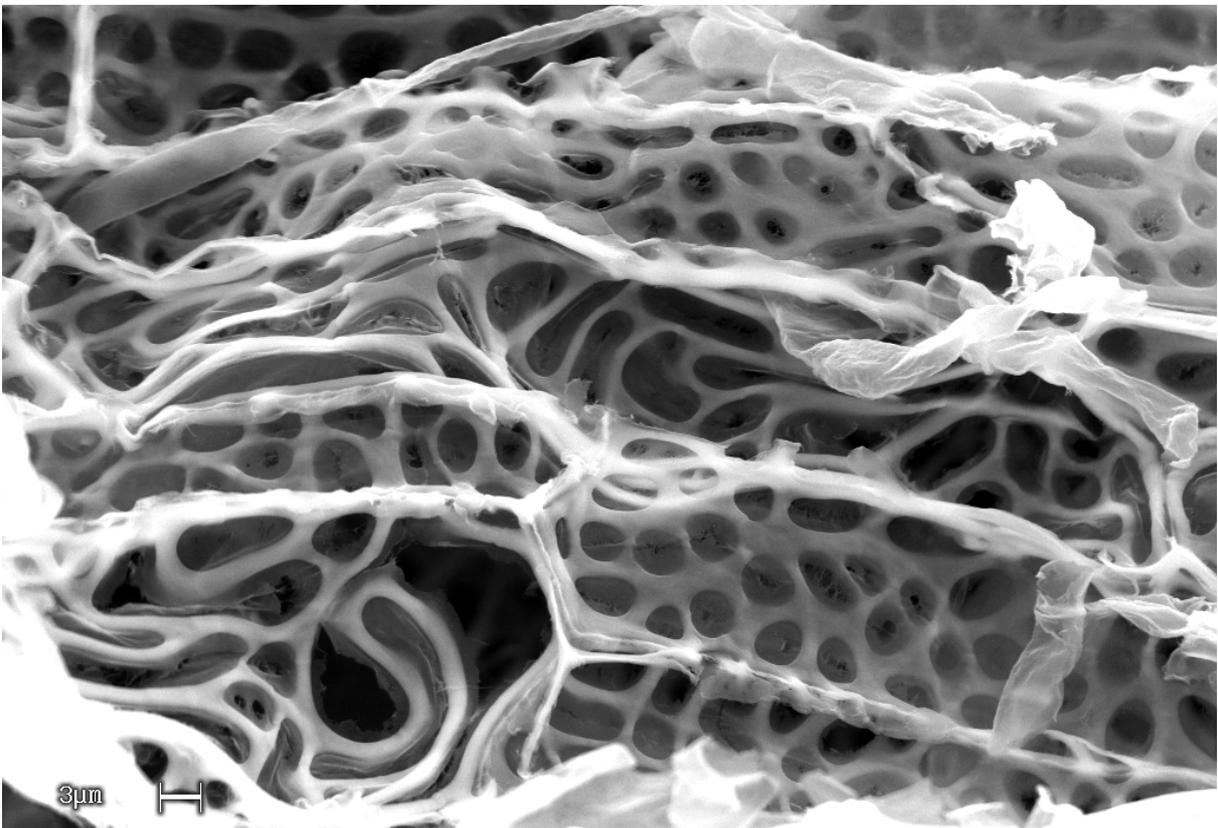


Abb. 100: *Phalacroseris bolanderi* A.Gray

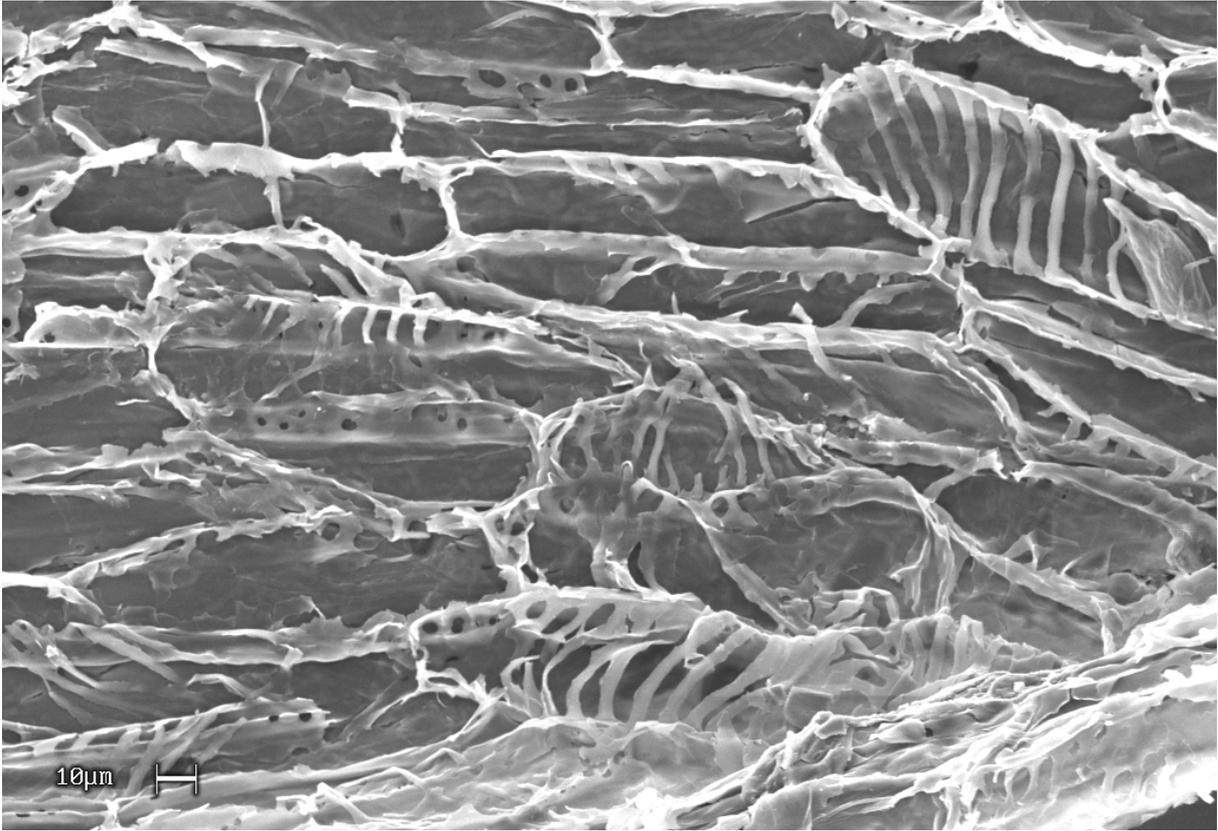


Abb. 101: *Picrosia longifolia* D. Don.

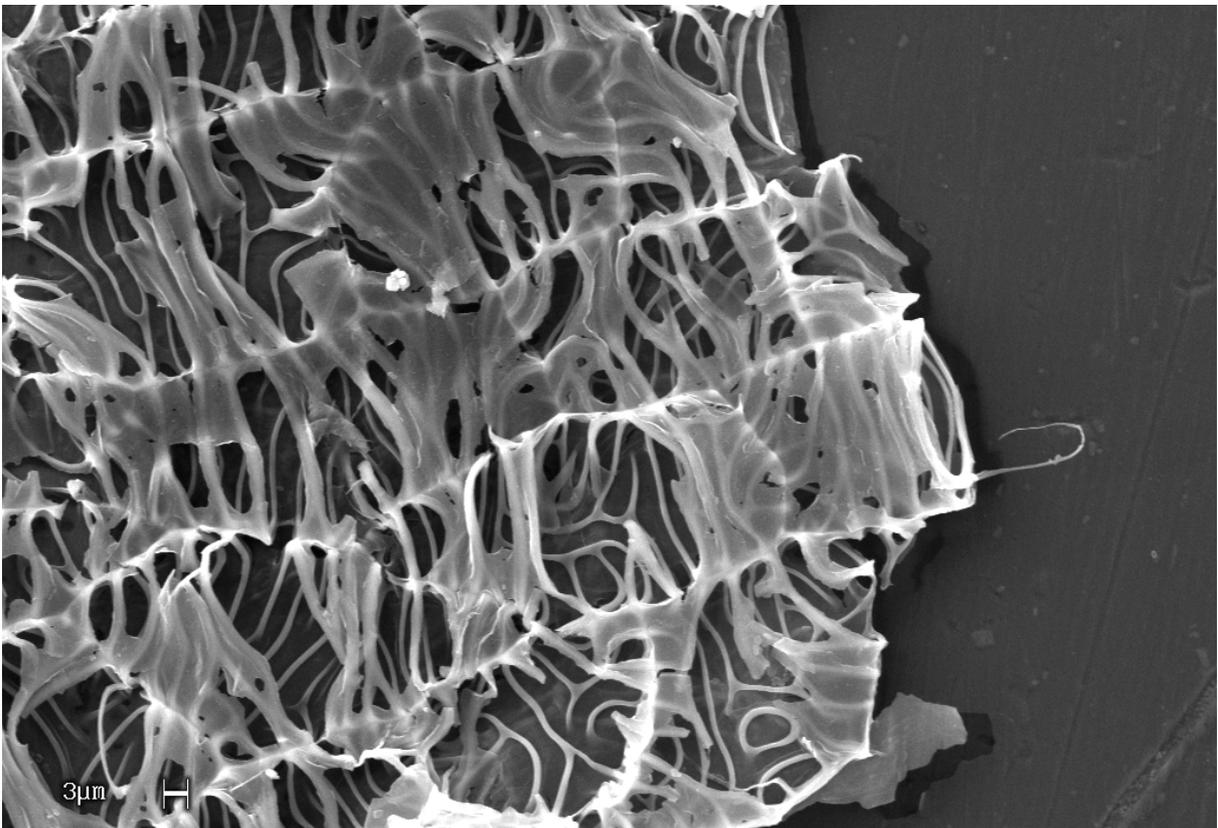


Abb. 102: *Pyrrhopappus carolinianus* (Walter) DC.

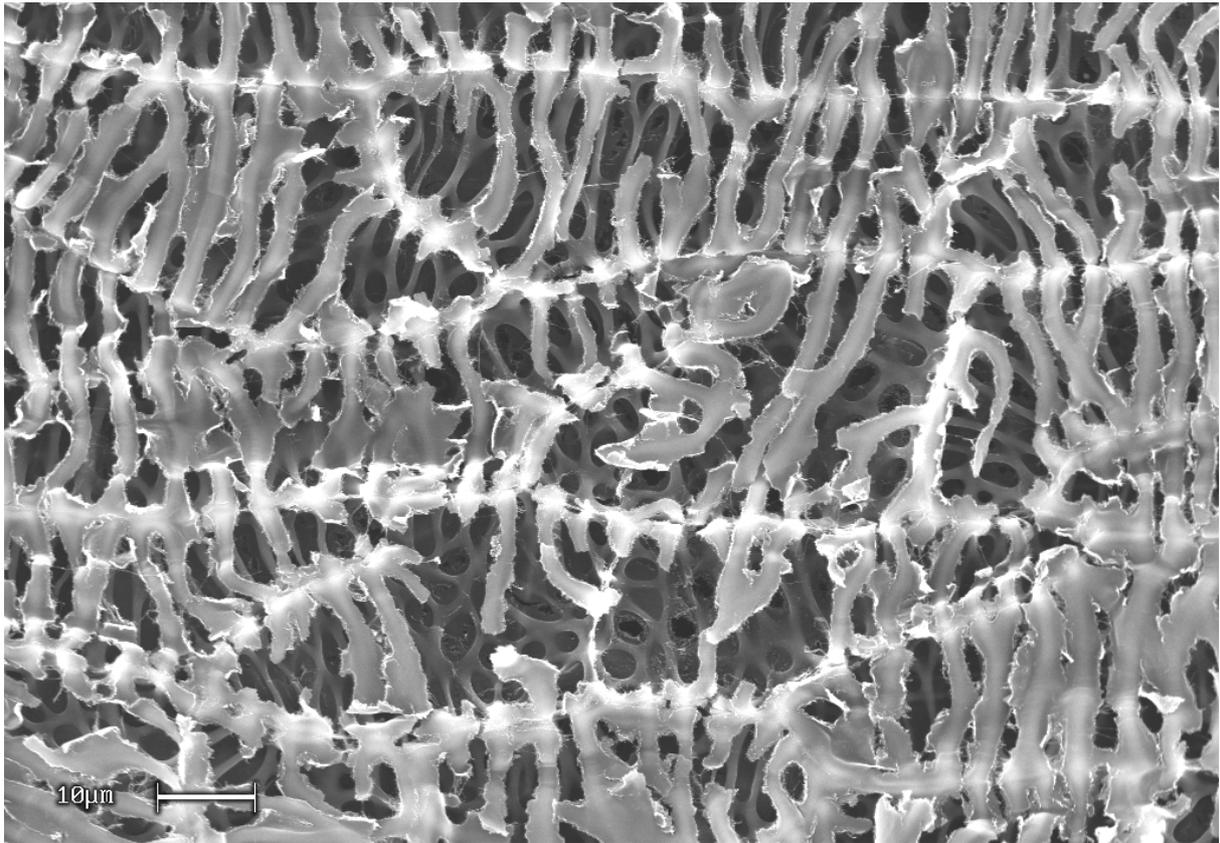


Abb. 103: *Pyrrhoppus pauciflorus* (D.Don) DC.

Stebbinsoseris K. L. Chambers

Diese monotypische Gattung, deren Vertreter zuvor bei *Microseris* zu finden war, zeigt ebenfalls keine Strukturen in der Testaeepidermis.

Uropappus Nutt.

Die Zellwände der Testaeepidermis sind schwach ausgebildet, insbesondere die äußere Tangentialwand. Strukturen sind keine zu erkennen. Durch die schwach ausgebildete äußere Tangentialwand unterscheidet sich diese monotypische Gattung von der Gattung *Microseris* (Abb. 104).

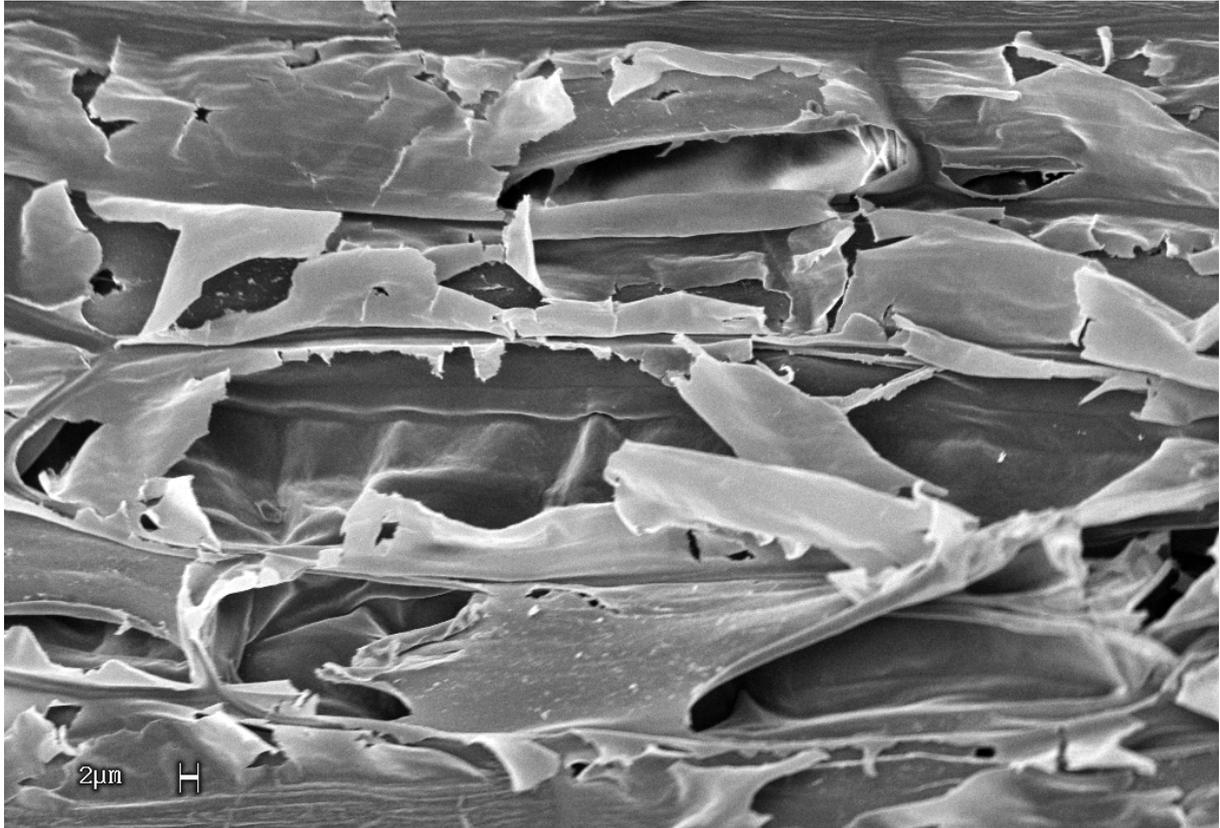


Abb. 104: *Uropappus lindleyi* (DC.) Nutt.

7.10. Scorzonerinae Dumort.

Allgemeines:

Die Scorzonerinae werden als monophyletische Subtribus betrachtet (BREMER 1994, WHITTON ET AL. 1995). Diese Aussage kann durch diese Untersuchungen voll und ganz unterstützt werden. Grundsätzlich ist in dieser Subtribus ein schraubiger Testaepidermistyp, der helicoide Typ (Abb. 10), vorhanden, der allerdings manchmal Übergänge zu anderen Strukturen zeigt. Dies ist aber die Ausnahme. Durch den Vergleich von vielen Arten lässt sich sehr gut erkennen, wie man sich Übergänge in den Strukturen vorstellen kann. Auf Details der einzelnen Unterschiede, die manchmal für eine Gattung charakteristisch sind, wird in der Besprechung der einzelnen Gattungen genauer eingegangen. Drei Varianten des helicoiden Typs, die *Epilasia* –, die *Tragopogon* – und die *Pterachaenia* – Variante können deutlich voneinander unterschieden werden.

Beim Vergleich mit molekularbiologisch gewonnenen Daten (WHITTON ET AL., 1995) gewinnt man den Eindruck, als ob dieser helicoide Typ ganz am Anfang der Entwicklungsgeschichte der Lactucinae entstanden ist, und dies wahrscheinlich nur in dem Ast, der zu den Scorzonerinae führt. Denn dieser helicoide Typ tritt fast nie außerhalb der Scorzonerinae auf; nur bei *Rothmaleria granatensis* (Boiss. ex DC.) Font Quer ist dies der Fall. Und bei dieser monotypischen Gattung ist zu bezweifeln, dass sie eng mit den anderen Catananchinae verwandt ist. Näheres dazu wurde bereits bei der Behandlung der Gattung *Rothmaleria* in der Diskussion der Subtribus Catananchinae ausgeführt. Durch diesen Testaepidermistyp grenzen sich die Scorzonerinae sehr stark von den übrigen Subtribus der Tribus Lactuceae ab. ASKEROVA (1976) hat die Scorzonerinae in eine eigene neue Tribus, der Tribus Scorzonereae D. Don, gestellt. ASKEROVA hat wohl gemerkt bereits *Koelpinia* und *Catananche* dieser neu geschaffenen Tribus zugerechnet. Im Falle von *Koelpinia* hat sich diese Zuordnung nach palynologischen Untersuchungen ja bereits als wahrscheinlich erwiesen (BLACKMORE, 1981).

Spezielles:*Epilasia* (Bunge) Benth.

Diese Gattung zeigt in der Testaepidermis das helicoide Prinzip, jedoch handelt es sich dabei nur um eine einzige, deutlich ausgeprägte Helix, welche die Zellwände verstärkt. Der Unterschied zur *Tragopogon* – Variante ist aber doch so deutlich, dass man hier von einer eigenen Variante, der *Epilasia* – Variante, innerhalb des helicoiden Typs sprechen muss. Auch bei den palynologischen Untersuchungen von BLACKMORE (1982) hat sich gezeigt, dass *Epilasia* einen sehr eigenen Pollentyp hat. Damit wird der Gattungsstatus dieser artenarmen Gattung weiter gestärkt (Abb. 105, 106).

Geropogon L.

Diese monotypische Gattung zeigt ganz deutlich die *Tragopogon* – Variante mit ihren vielen, feinen, parallel verlaufenden Helices (Abb. 107).

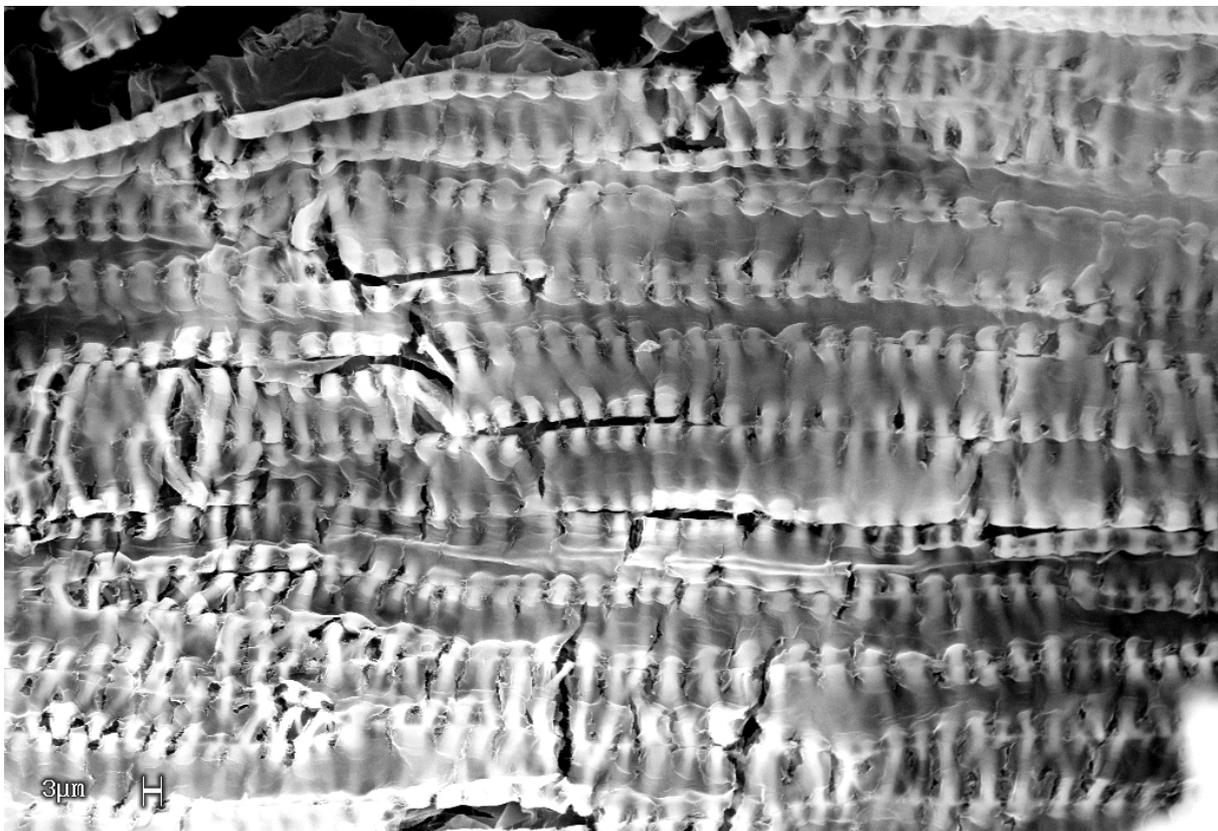


Abb. 105: *Epilasia mirabilis* Lipsch. – Übersicht

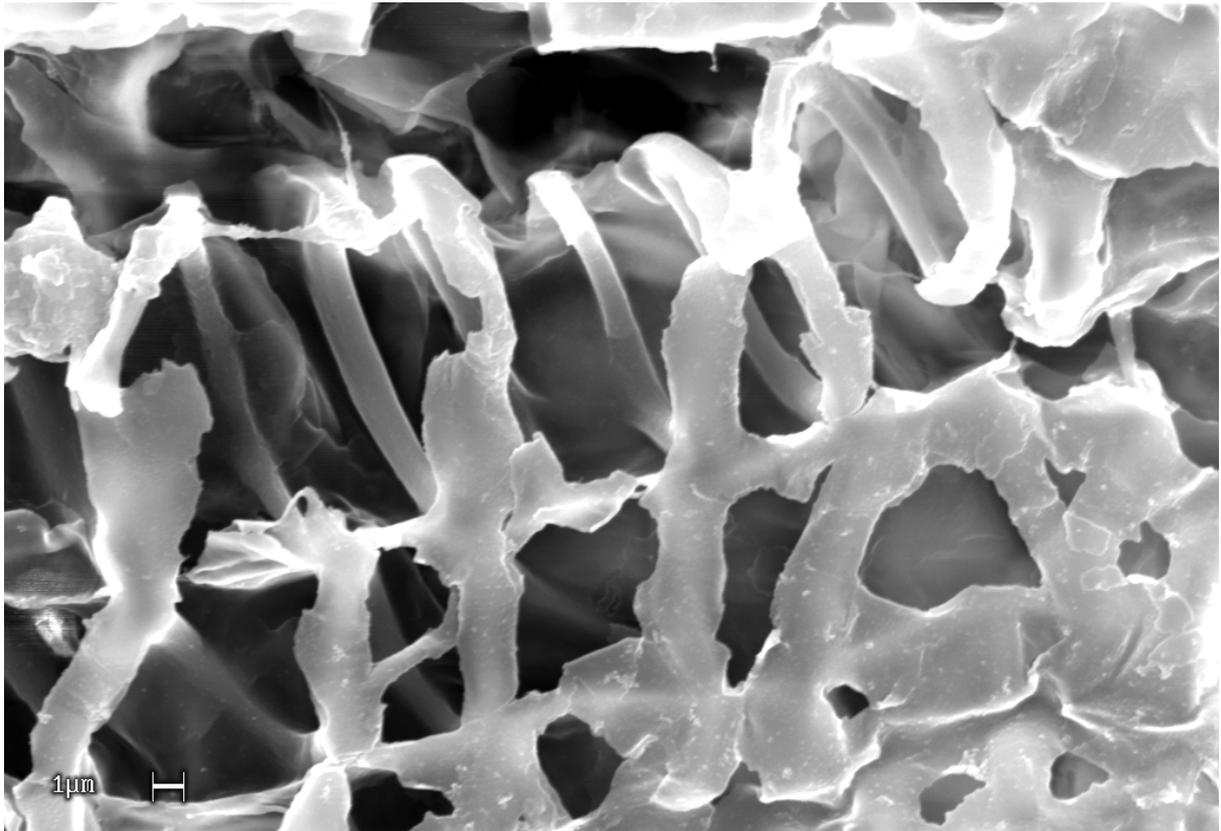


Abb. 106: *Epilasia acrolasia* (Bunge) C.B.Clarke – Detail der Helix



Abb. 107: *Geropogon hybridus* (L.) Sch.Bip.

Koelpinia Pall.

Diese Gattung wurde von STEBBINS (1953) noch zur Subtribus der Hyoseridinae gerechnet. Sie stand dadurch mit den Gattungen *Hymenonema*, *Catananche*, *Cichorium*, *Rothmaleria*, *Tolpis*, *Hispidella*, *Arnoseris* und *Hyoseris* in einer Gruppe. Bei JEFFREY (1966) erfuhr diese Subtribus dann eine erste Aufspaltung. In dem System von BREMER (1994) wurden die ehemaligen Vertreter der Subtribus Hyoseridinae sensu STEBBINS auf die Subtribus Catananchinae, Hieraciinae, Hypochaeridinae, Scorzonarinae und die Gattung *Cichorium* verteilt. Nach den palynologischen Untersuchungen von BLACKMORE (1981) ist *Koelpinia* den Scorzonarinae zuzurechnen. Dies mag vielleicht aufgrund der Achänenform (zum Teil stark gebogene Form, auf der Oberfläche teilweise mit hakenartigen Auswüchsen, kein Pappus) nicht gestützt werden, jedoch kann diese Zuordnung mit den Merkmalen der Testaepidermis voll bestätigt werden; denn diese Gattung ist durch die typische *Tragopogon* – Variante charakterisiert (Abb. 108). Dies ist wieder einmal ein Hinweis darauf, dass Merkmale, die stark dem Evolutionsdruck ausgesetzt sein könnten, für Verwandtschaftsanalysen schlecht zu gebrauchen sind. Trotzdem sind weitere Untersuchungen nötig, um die Einordnung dieser Gattung in die Scorzonarinae zu bestätigen. Es sei an dieser Stelle nochmals erwähnt, dass *Rothmaleria granatensis* (Boiss. ex DC.) Font Quer, welche bisher den Catananchinae zugerechnet wurde, ebenfalls helicoide Strukturen in der Testaepidermis zeigt.

Pterachaenia (Benth.) Lipsch.

Die Testaepidermisstrukturen dieser ebenfalls monotypischen Gattung sind auch helicoider Natur, jedoch weichen sie deutlich von der *Tragopogon* – Variante ab. Deshalb wurde eine eigene Variante nach dieser Gattung benannt, die *Pterachaenia* – Variante. Die Abstände der Helices sind untereinander größer als bei der *Tragopogon* – Variante. Des weiteren sind die Strukturen in den Zellwänden der Testaepidermis aus einer geringeren Anzahl von parallel verlaufenden Helices aufgebaut, und diese sind außerdem des öfteren miteinander vernetzt (Abb. 109). Dieser Strukturtyp tritt übrigens auch bei *Tourneuxia* (Scorzonarinae) und *Rothmaleria* (Catananchinae) auf.

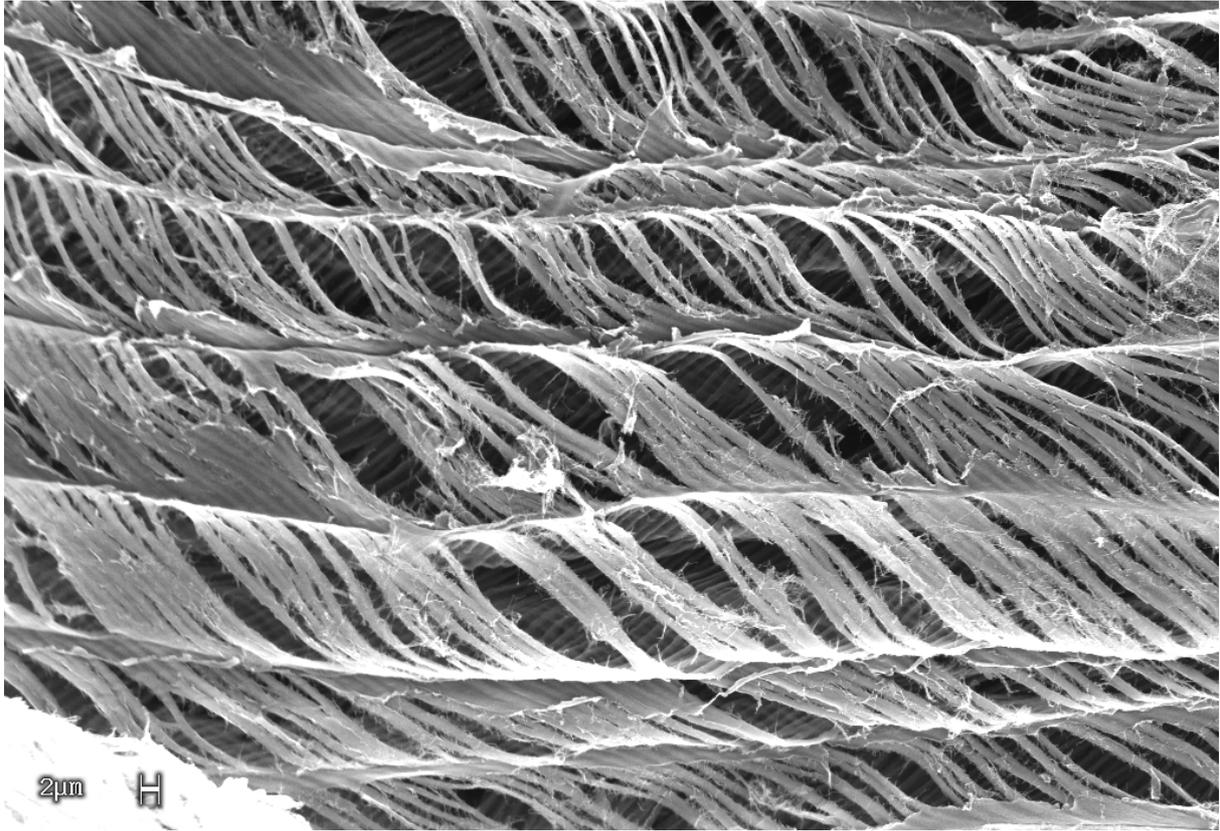


Abb. 108: *Koelpinia turanica* Vassilcz.

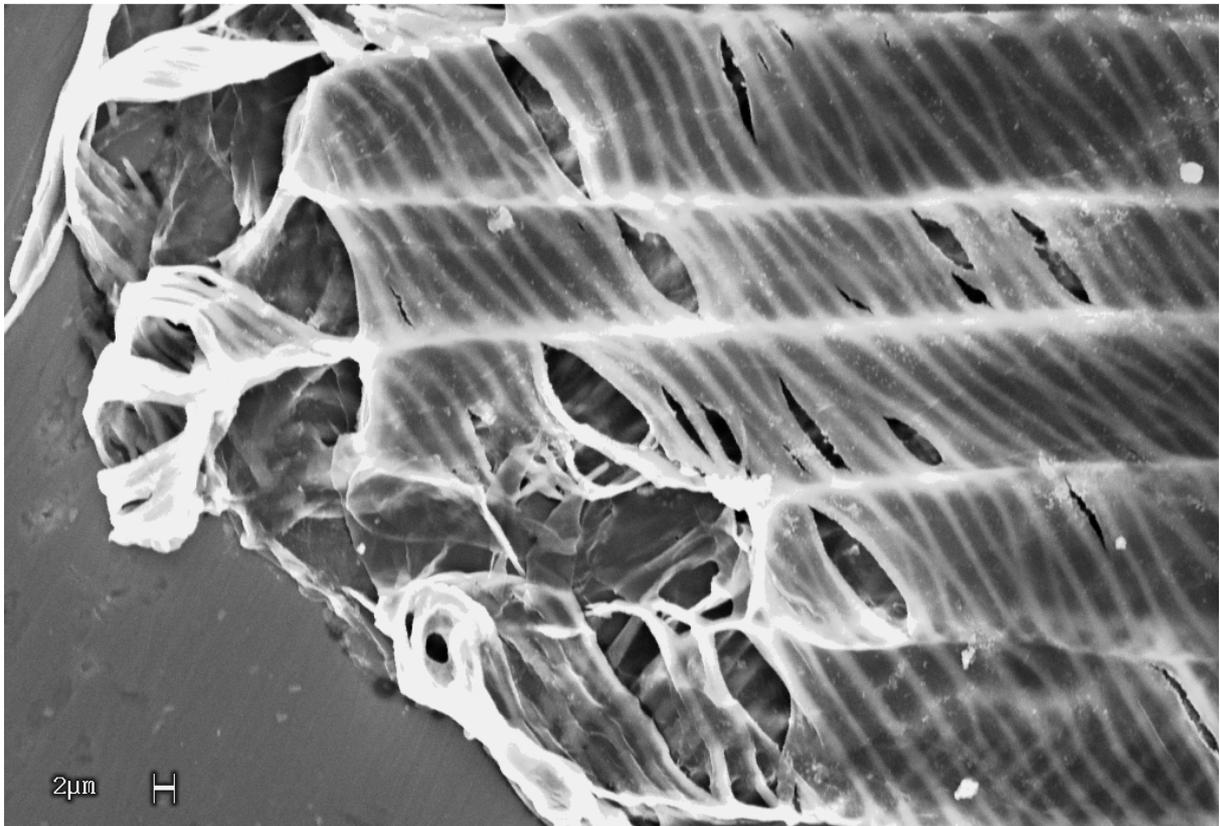


Abb. 109: *Pterachaenia stewartii* (Hook.f.) R.R.Stewart

Scorzonera L.

In dieser Gattung scheinen zunächst zwei verschiedene Strukturtypen aufzutreten: einmal der helicoide Typ, andererseits ein fenestrater Typ (Abb. 110). Jedoch gibt es außerdem gewisse Übergangsformen; *S. ramosissima* DC. ist ein gutes Beispiel dafür (Abb. 111).

Nach dem Studium von fast 70 Arten ist festzustellen, dass man gerade über diese zwischen den doch gegensätzlichen Strukturtypen vermittelnden intermediären Typen alle bei *Scorzonera* vorkommenden Strukturen ineinander überführen kann, wenn man den Grundbauplan dieses Testaepidermistyps erkannt hat. Die intermediären Strukturtypen können aber immer noch als Variationen des helicoiden Typs angesehen werden. Der helicoide Typ ist in dieser Gattung meist locker gebaut und, wenn auch nicht extrem, so doch deutlich strukturiert (Abb. 112). Er kann aber auch aus sehr feinen und zahlreichen Schrauben zusammengesetzt sein, so dass er, besonders wenn die Strukturelemente auch noch in die Matrix der Zellwand eingebaut sind, fast wie unstrukturiert erscheint (Abb. 113).

Die Übergänge vom helicoiden zum fenestraten Typ kann man sich so vorstellen, dass zwar rein theoretisch mehrere Schrauben vorhanden sind, welche an den Zellwänden verlaufen, jedoch die Parallelität des Verlaufs nicht immer gewährleistet ist, die Schrauben also in ihren Windungen schlingern. Dies hat zur Folge, dass Muster entstehen können, die (noch) nicht die gleichmäßige Schraubentextur aufweisen, weil die Schrauben an verschiedenen Stellen zusammenstoßen. Zusätzlich wird auch der nicht verstärkte Zwischenraum mit Zellwandmaterial ausgefüllt, wenn der Abstand zwischen den Schrauben geringer wird. Wieso es aber dazu kommt, dass bei einigen Arten ausgerechnet die innere und äußere Tangentialwand schließlich ohne Struktur sind, darüber lässt sich nur spekulieren.

Es konnte keine Beziehung der Strukturen zu einer der verschiedenen Sektionen festgestellt werden. Es gilt deshalb darüber nachzudenken, inwieweit die Strukturen der Testaepidermis einer ökofunktionellen Anpassung ausgesetzt sein könnten oder ob man die Sektionsbildung der Gattung *Scorzonera* überdenken sollte.

Natürlich stellt sich dann die Frage, ob dieses Phänomen mehrmals während der Evolution auftritt oder es sich um ein Einzelereignis handelt. Auch BLACKMORE (1982) fand keine Übereinstimmung seiner gefundenen unterschiedlichen Pollentypen mit den Sektionen der Gattung. Andererseits sind jedoch nach den Untersuchungen der cpDNA durch WHITTON ET AL. (1995) z. B. *S. humilis* L. (fenestrater Typ) von

S. villosa Scop. (helicoider Typ) getrennt, was auch im Bereich der Testaepidermistypen der Fall ist. Bei einer Überarbeitung der Scorzonerinae in Bezug auf die Paraphylie der Gattung *Scorzonera* (BREMER 1994) sollte man die Strukturen der Testaepidermis deshalb mitberücksichtigen.

Nachfolgend werden diejenigen in dieser Arbeit untersuchten Arten aufgeführt, welche man nicht dem helicoiden Typ zuordnen kann, weil im Gegensatz zu anderen Arten in keiner Weise helicoide Elemente zu erkennen sind, sondern nur fenestrate Strukturen:

S. humilis L.

S. meshhedensis (Rech.f.) Rech.f.

S. papposa DC.

S. parviflora Jacq.

S. purpurea L.

S. rosea Waldst. & Kit.

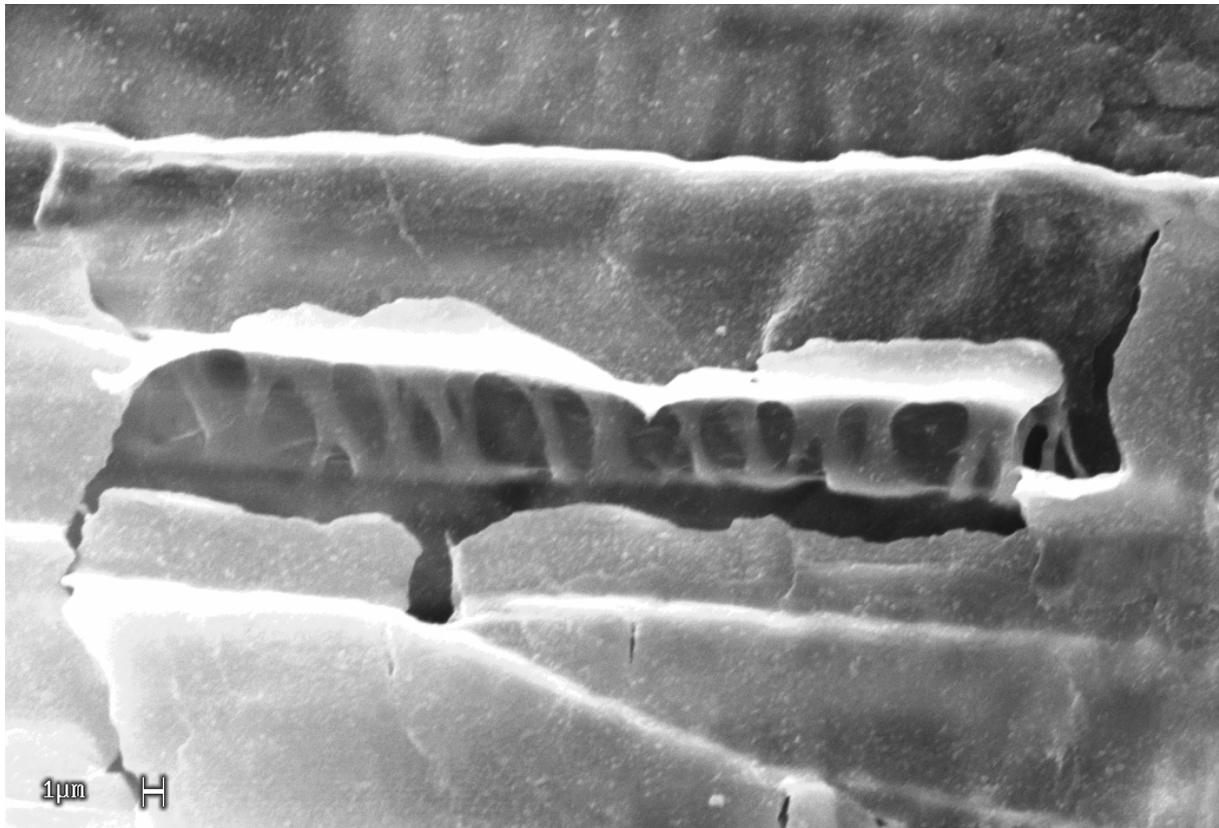


Abb. 110: *Scorzonera purpurea* L.

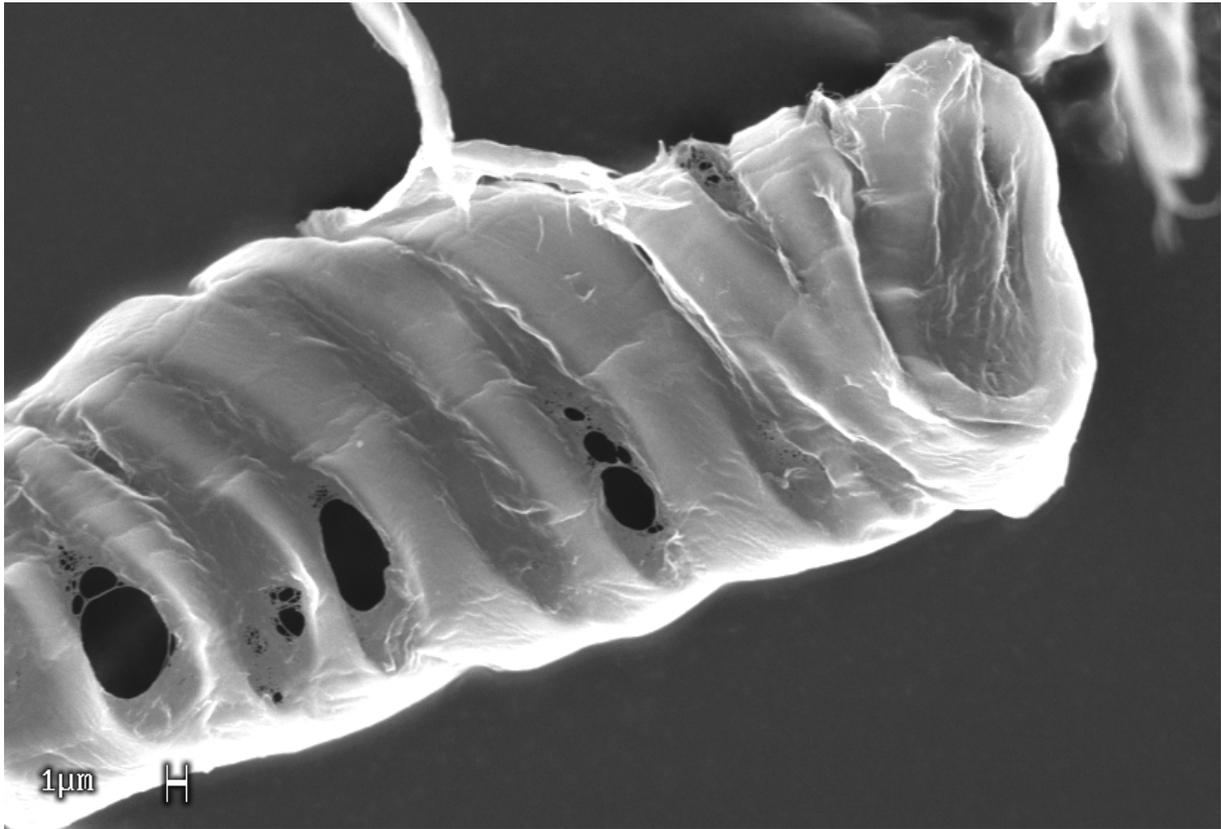


Abb. 111: *Scorzonera ramosissima* DC.

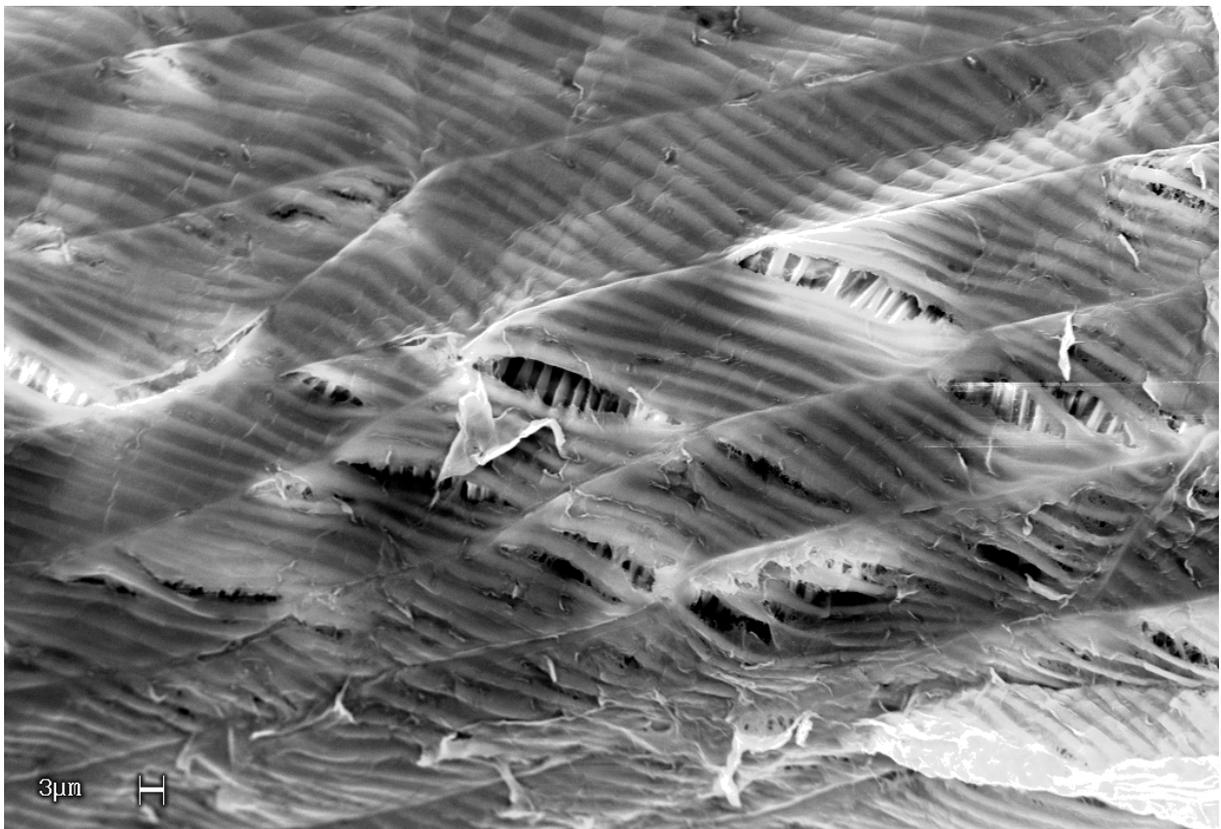


Abb.112: *Scorzonera polyclada* Rech.f. & Koie

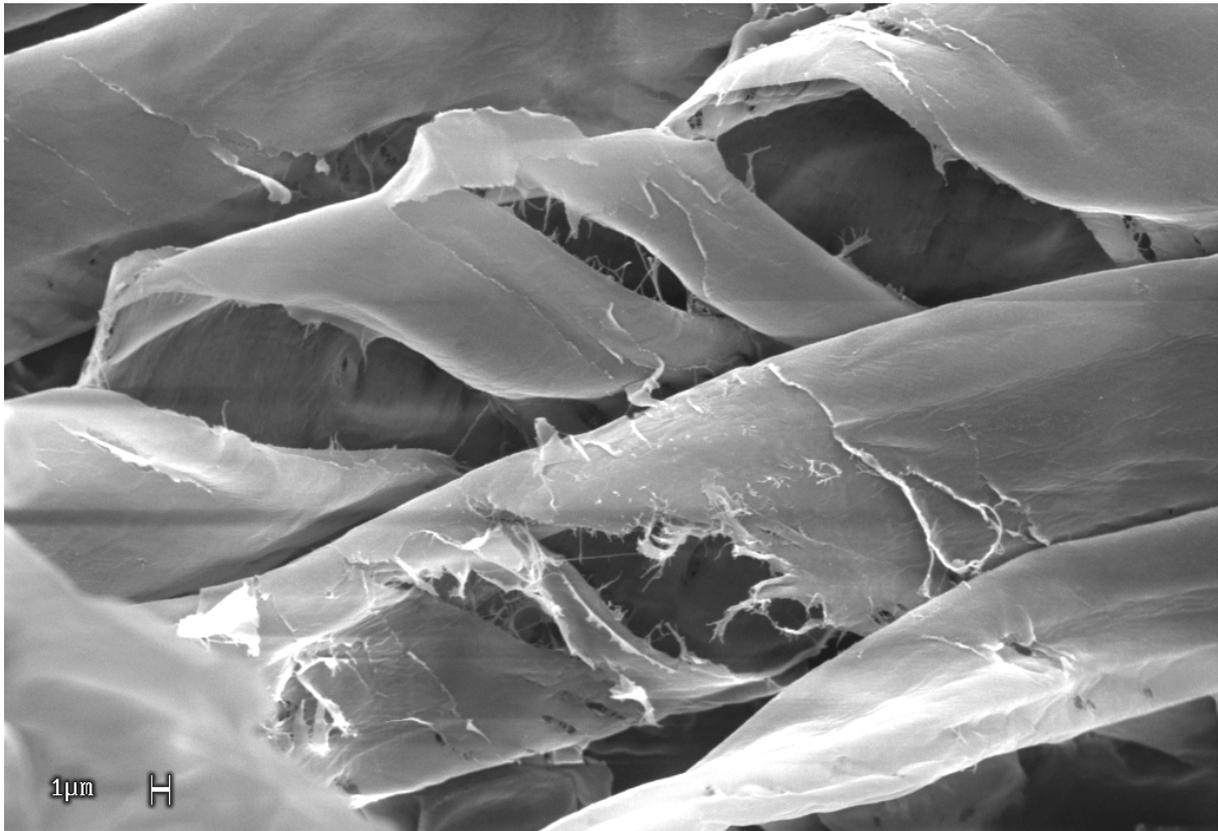


Abb. 113: *Scorzonera laciniata* L.

Tourneuxia Coss.

Die Testaeperidermisstruktur dieser monotypischen Gattung ist der *Pterachaenia* – Variante zuzurechnen (Abb. 114).

Tragopogon L.

Die untersuchten Arten (unterschiedlicher Sektionen) dieser Gattung besitzen alle die *Tragopogon* – Variante des helicoiden Typs, die aus vielen, parallel nebeneinander verlaufenden Helices besteht (Abb. 115).

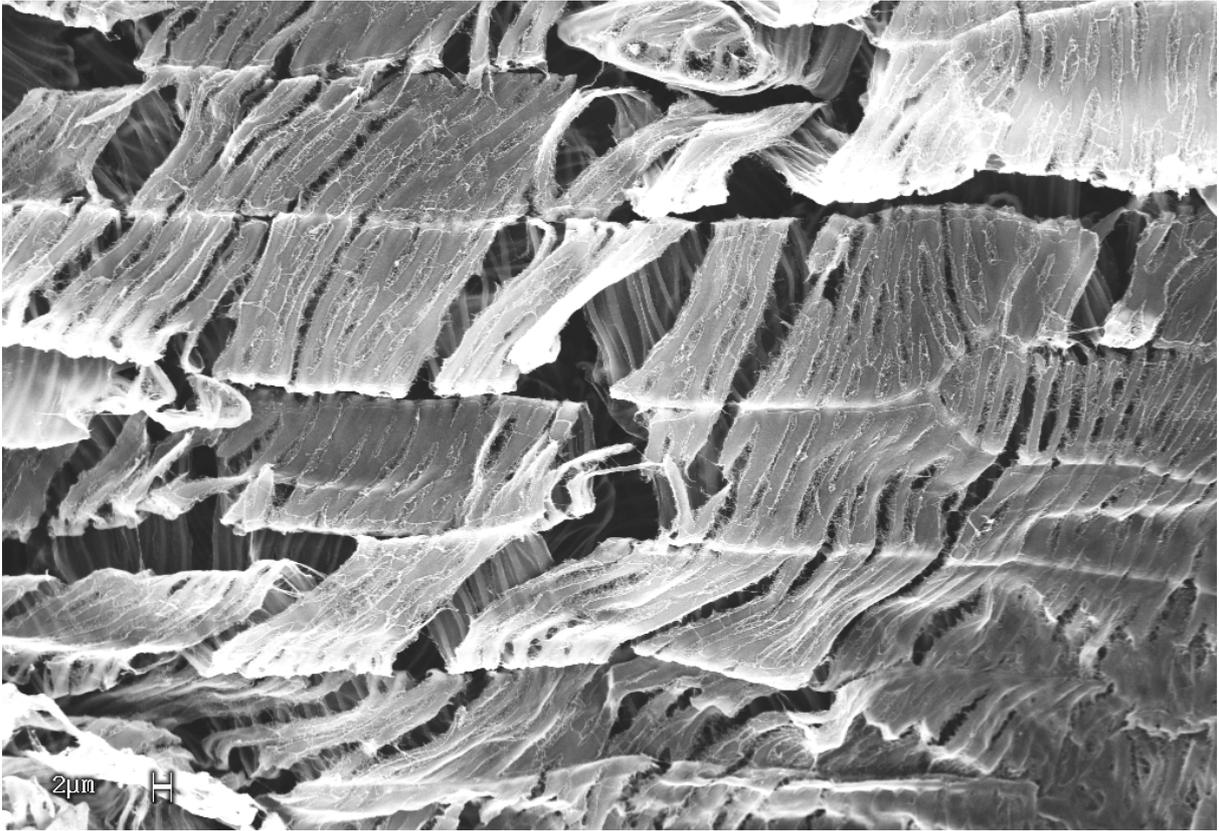


Abb. 114: *Tourneuxia variifolia* Coss.

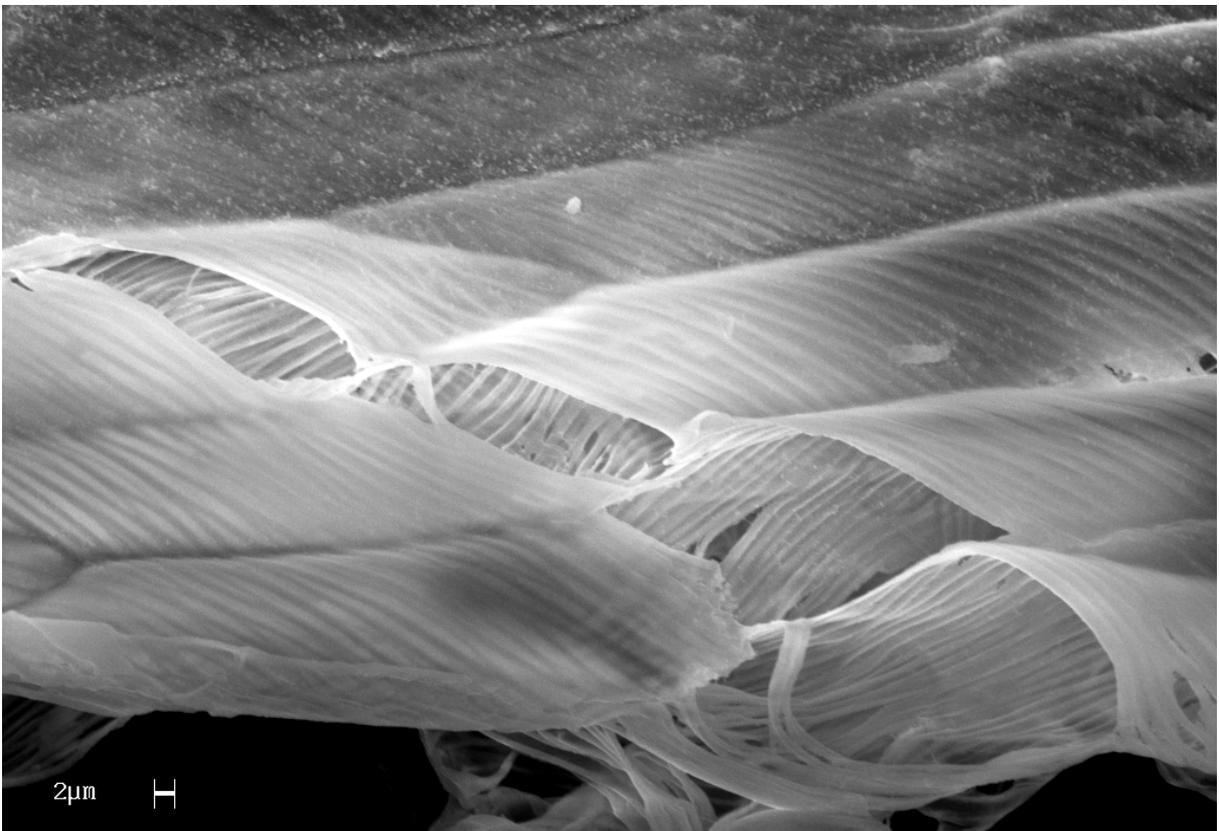


Abb. 115: *Tragopogon pratensis* L.

7.11. Sonchinae K. Bremer

Allgemeines:

Die Subtribus der Sonchinae K. Bremer, die eine fast kosmopolitische Verbreitung zeigt, entspricht im Wesentlichen der *Launaea–Sonchus*–Linie der Subtribus Crepidinae sensu STEBBINS (1953). Nur bei JEFFREY (1966) erfuhr diese Gruppe insofern eine Aufspaltung, indem *Sonchus* zusammen mit *Dendroseris* und *Thamnosericis* in die *Sonchus*–group gestellt wurde, *Aetheorhiza*, *Launaea* und *Reichardia* aber als *Launaea*–series der *Crepis*–subgroup in die *Cichorium*–group eingingen. BREMER (1993) hat diese Spaltung rückgängig gemacht und die Subtribus Dendroseridinae Stebbins wieder eingesetzt, hat aber noch *Thamnosericis* dazugestellt. Nach WHITTON ET AL. (1995) wären aber die Sonchinae erst monophyletisch, wenn man *Dendroseris* mit einbeziehen würde.

Bezüglich der Testaepidermisstrukturen sind die Sonchinae sehr einheitlich: Die Zellwände sind meist relativ zart gebaut, die Strukturen sind im Allgemeinen von einem fenestraten Typ, wobei aber die Radialwände typischerweise oft unregelmäßig in Bezug auf die Größe und Anordnung der Fenster strukturiert sind. Diese als *Sonchus* – Variante beschriebene Strukturierung zeigt eine etwas unregelmäßige Bauweise: Die Fenster sind eigentlich nicht einreihig, sondern eher mehr oder weniger in den Radialwänden verstreut. Die äußere Tangentialwand ist sehr zart.

Inwiefern sich diese Subtribus von den Subtribus der Crepidinae, Hieraciinae und auch in gewisser Weise von den Lactucinae abgrenzt, lässt sich durch die Strukturen in der Testaepidermis nicht oder nur undeutlich zeigen. Deshalb ist fraglich, inwieweit diese Strukturen der Testaepidermis zur Abgrenzung dieser Subtribus beitragen können. Natürlich stellt sich dann auch die Frage, inwieweit diese Subtribus zu Recht voneinander unterschieden werden können. Auch molekulare Daten geben hier oft nur undeutliche Hinweise (WHITTON ET AL., 1995).

Nur zwei der untersuchten Gattungen fallen innerhalb der Sonchinae etwas aus der Reihe: Bei *Reichardia* sind die Radialwände extrem stark strukturiert, die Fenster sind von größter Regelmäßigkeit (*Reichardia* – Variante des fenestraten Typs, Abb. 121). *Launaea* ist ein Sonderfall: Diese Gattung ist die einzige, die innerhalb der

Tribus Lactuceae gefunden wurde, in der es möglich ist, dass zwei verschiedene Strukturtypen in der Testaepidermis auftreten können, und zwar in der Testaepidermis ein und derselben Achäne. Nach WHITTON ET AL. (1995) und KIM & CRAWFORD (1996) ist *Reichardia* sowie *Launaea* ganz an der Basis der Sonchinae anzusiedeln.

Spezielles:

Actites Lander

Die Testaepidermisstrukturen dieser monotypischen Gattung (endemisch in Australien) entsprechen der *Sonchus* – Variante des fenestraten Typs. Die Zellwände sind relativ zart, in den Radialwänden treten Fenster auf, die zwar etwas unregelmäßig angeordnet sind, aber dennoch aus nur einer Reihe innerhalb der Radialwand bestehen.

Aetheorhiza Cass.

Auch hier sind in den Radialwänden ab und zu Fenster zu finden; diese treten aber nicht regelmäßig auf und sind oft nur schwach ausgeprägt. Die Strukturen entsprechen somit der *Sonchus* – Variante.

Lactucosonchus (Sch.Bip.) Svent.

Diese monotypische Gattung (endemisch auf La Palma, Kanarische Inseln) unterscheidet sich etwas von der *Sonchus* – Variante, da die Fenster sehr klein sind und auch in der inneren Tangentialwand vorkommen können (Abb. 116). Sie sind relativ unregelmäßig angeordnet, was wiederum typisch für die Sonchinae ist. Diese Gattung zeigt damit ähnliche Strukturen in der Testaepidermis, wie sie auch bei *Dendroseris litoralis* Skotts. (Abb. 48) zu finden sind. Ob man diese strukturelle Übereinstimmung als einen Hinweis auf die von WHITTON ET AL. (1995) geforderte engere Beziehung zwischen den Dendroseridinae und Sonchinae werten kann, ist jedoch fraglich, da es sich um einen Einzelfall handelt. Auch Rückschlüsse auf eine mögliche Anpassung an das Inselhabitat lassen sich nicht ziehen, da die anderen

endemischen kanarischen Arten und Gattungen dieser Subtribus diese Strukturen nicht zeigen.

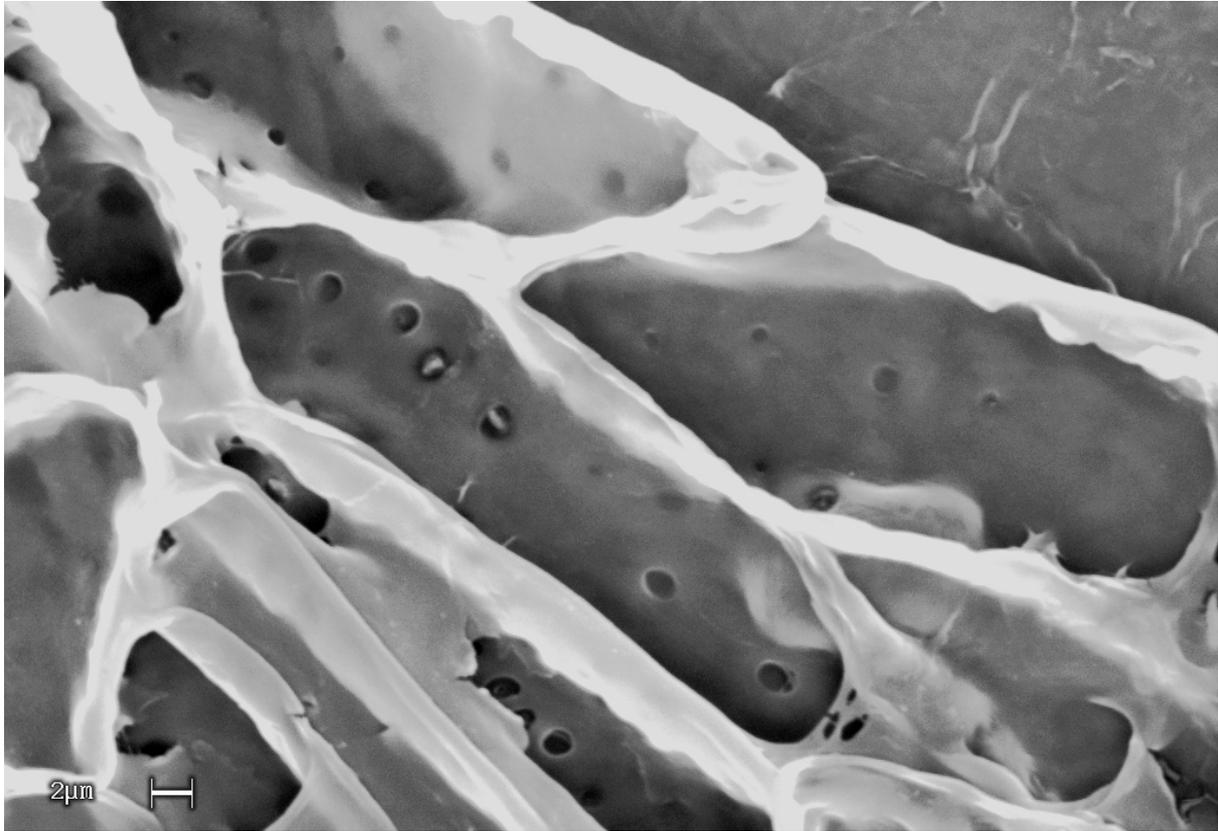


Abb. 116: *Lactusonchus webbii* (Sch.Bip.) Svent.

Launaea Cass.

Diese Gattung zeigt zumindest bei einem Teil ihrer Arten einen Spezialfall in der Strukturierung der Testae epidermis: Basale und apikale Bereiche der Testae epidermis unterscheiden sich ganz extrem vom medianen Bereich. Diese Strukturunterschiede innerhalb der Testae epidermis einer Achäne konnten zumindest bei einigen Arten nachgewiesen werden. Besonders die Vertreter der Sektion *Zollikoferia* [*L. angustifolia* (Desf.) Kuntze, *L. brunneri* (Webb) Amin ex Boulos, *L. pumila* (Cav.) Kuntze] scheinen diese Strukturunterschiede typischerweise zu vertreten (Sektionen nach KILIAN, 1997), aber auch bei *L. cornuta* (Hochst. ex Oliv. & Hiern) C.Jeffrey konnte man sie beobachten: Zeigt der mediane Bereich der Testae epidermis Strukturen, die eher der *Reichardia* – Variante entsprechen, also sehr regelmäßige und deutliche fenestrated Strukturen (Abb. 117), so treten im apikalen und vor allem

im basalen Bereich aber eher retikuläre Strukturen (Abb. 118) auf: Es ziehen sich Leisten von der einen Radialwand über die innere Tangentialwand zur anderen Radialwand hinüber, wobei diese Leisten durchaus miteinander vernetzt sein können. Die Untersuchungen wurden dabei an vollreifen Achänen durchgeführt; es handelt sich demnach nicht um ein Artefakt aufgrund einer Auswertung von eventuell zu jungem und unausgereiftem Material. In den anderen Sektionen der Gattung *Launaea* konnten nicht solche starke Strukturunterschiede festgestellt werden, obgleich die Tendenz vorhanden ist, dass sowohl der apikale als auch der basale Bereich der Testaeperidermis deutlicher strukturiert ist als der mediane. Im Allgemeinen treten hier Strukturen des fenestraten Typs auf, die manchmal die Tendenz haben, eher schwach ausgeprägt zu sein (*L. acaulis* (Roxb.) Bab. ex Kerr, Sektion *Pseudosonchus*, *L. massauensis* (Fresen.) Sch.Bip. ex Kuntze, Sektion *Microrhynchus*), manchmal aber auch deutlich hervortreten. Selten existiert auch eine Tendenz hin zu einer leicht fenster- bis spangenartigen Strukturierung der inneren Tangentialwand (*L. lanifera* Pau).

Einige weitere Besonderheiten sind noch zu erwähnen:

Bei *L. polydichotoma* (Ostenf.) Amin ex N.Kilian (Sektion *Acanthosonchus*, Abb. 119) und *L. capitata* (Spreng.) Dandy (Sektion *Launaea*) sind die Fenster sehr klein, aber doch sehr zahlreich in den Radialwänden vorhanden, so dass fast ein netzartiger Eindruck in den Radialwänden entsteht. Die innere Tangentialwand ist aber von diesen Strukturen nicht berührt.

L. arborescens (Batt.) Murb. (ebenfalls Sektion *Acanthosonchus*) zeigt in den Radialwänden jedoch oft längliche, schräg verlaufende Fenster (Abb. 120). Insofern wäre es sinnvoll, die Sektion *Acanthosonchus* bezüglich dieses Merkmals in ihrer Gesamtheit zu überprüfen. Somit kann man im Allgemeinen feststellen, dass die Strukturen in der Testaeperidermis bei der Gattung *Launaea* nicht einheitlich aufgebaut sind. Dies sagt jedoch nicht unbedingt etwas über die Monophylie dieser Gattung aus, wie man bereits bei den intensiv untersuchten Gattungen *Krigia* und *Pyrrhopappus* (Microseridinae) erfahren hat.



Abb. 117: *Launaea pumila* (Cav.) Kuntze – fenestrated Strukturen

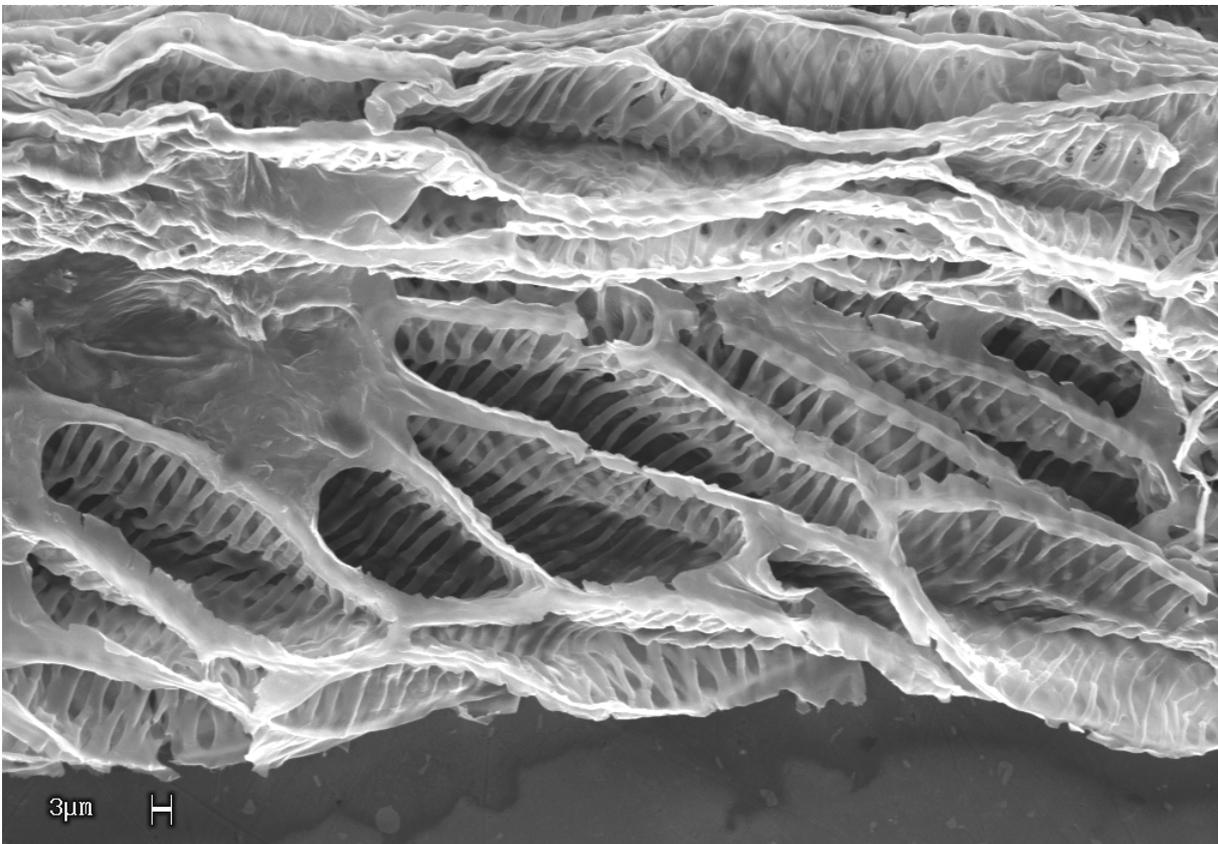


Abb. 118: *Launaea pumila* (Cav.) Kuntze – leistenartige Strukturen

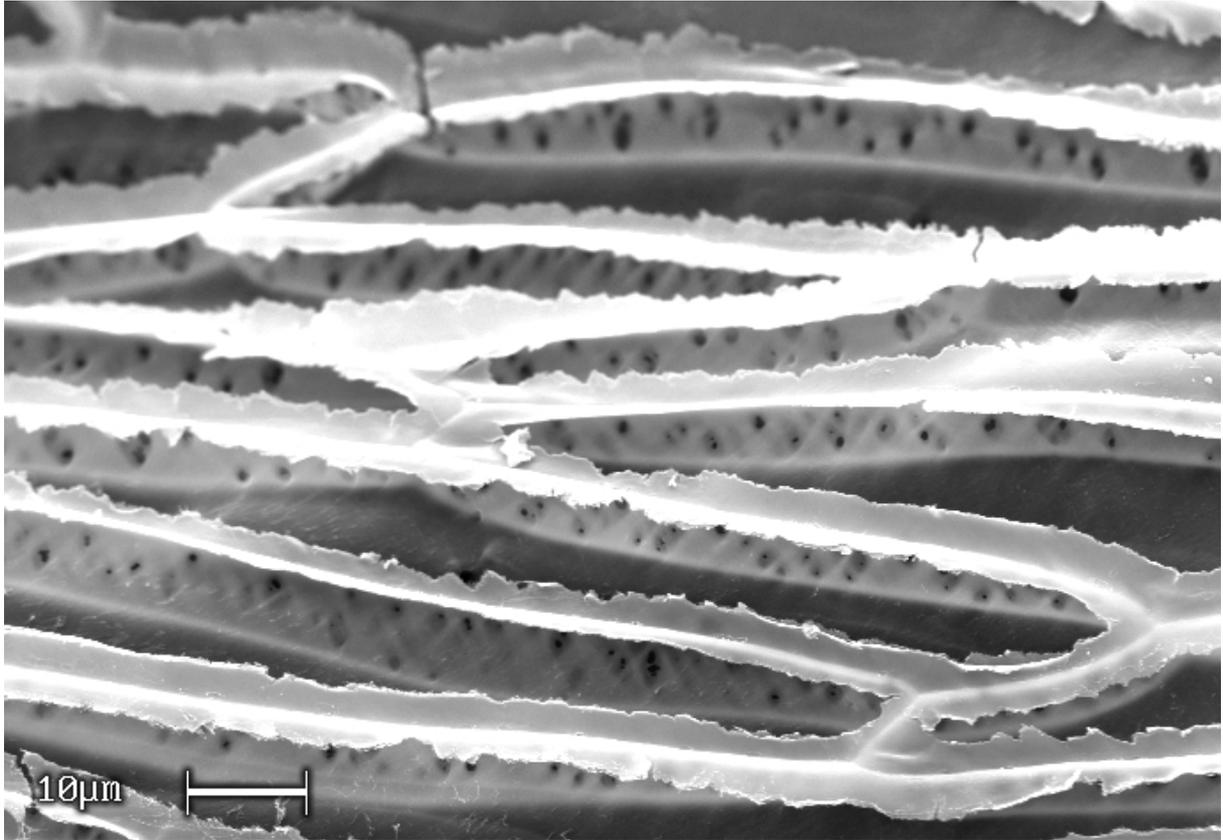


Abb. 119: *Launaea polydichotoma* (Ostenf.) Amin ex N.Kilian

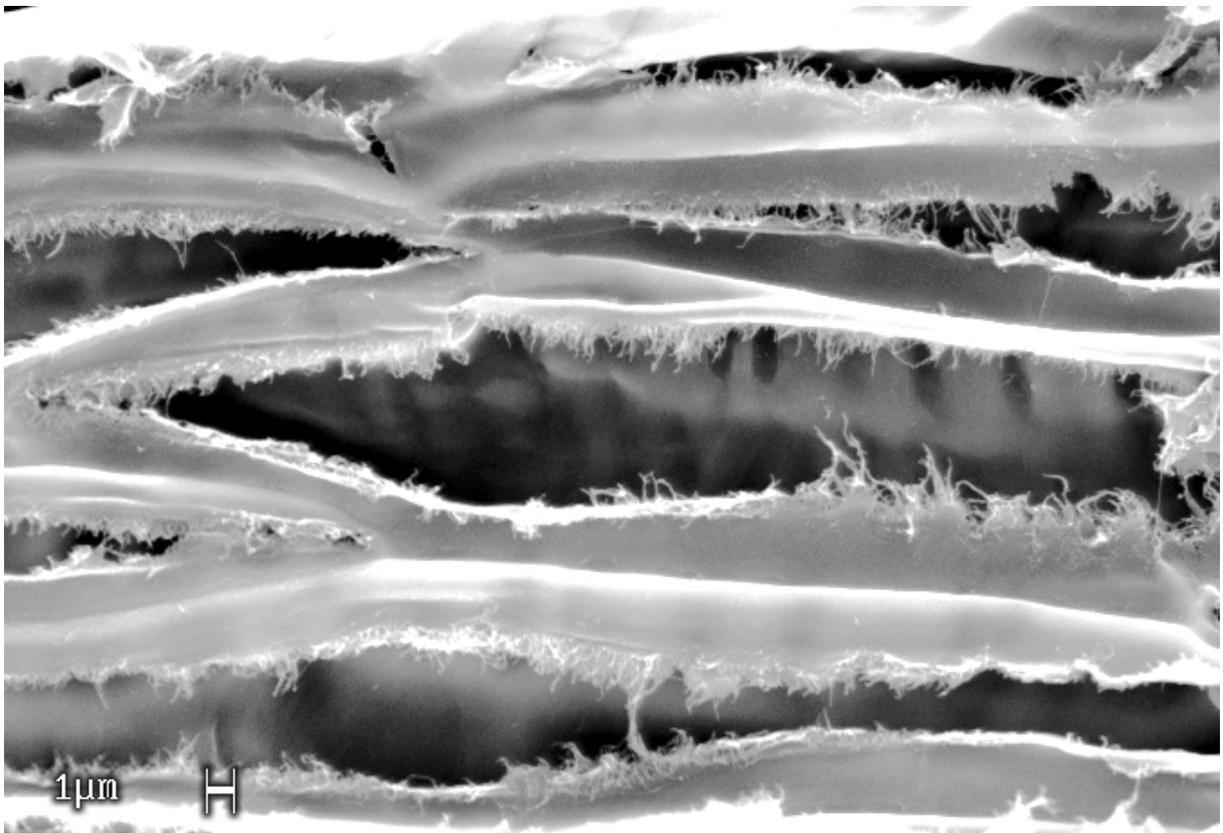


Abb. 120: *Launaea arborescens* (Batt.) Murb.

Reichardia Roth

Diese Gattung hebt sich von den übrigen Sonchinae ab: Die Radialwände sind von ganz deutlichen, regelmäßigen, sehr großen und meist runden Fenstern durchbrochen. Die innere Tangentialwand ist stark ausgeprägt, aber nie strukturiert. Die äußere Tangentialwand ist ebenfalls nicht strukturiert, aber viel zarter ausgeprägt. Diese Variante des fenestraten Typs (*Reichardia* – Variante) ist typisch für die ganze Gattung (Abb. 121).

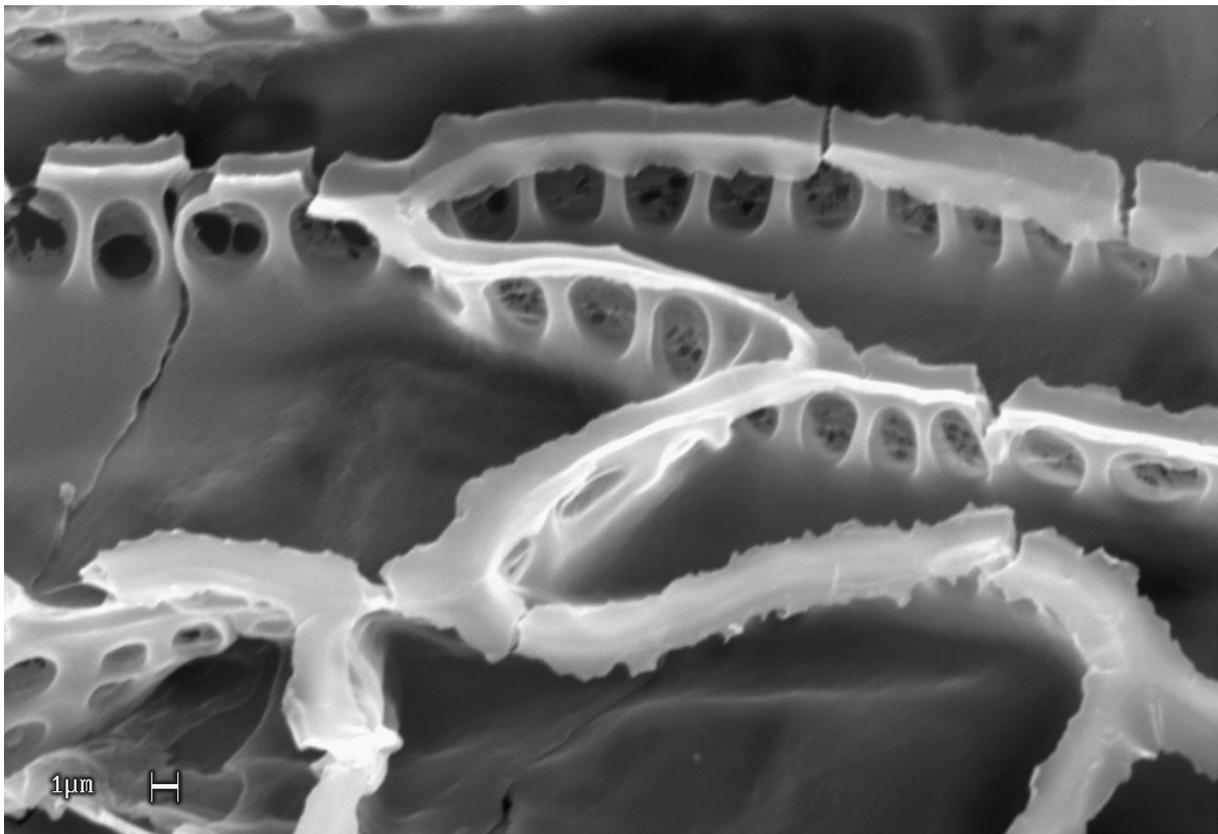


Abb. 121: *Reichardia tingitana* (L.) Roth

Sonchus L.

Die Testaeperidermisstrukturen entsprechen der *Sonchus* – Variante des fenestraten Typs. Die Strukturen sind mitunter so schwach ausgeprägt, dass sie fast nicht mehr erkennbar sind bzw. manchmal völlig verschwinden. Die Zellwände sind relativ gut verfestigt, so dass auch die Entfernung der äußeren, schwach ausgebildeten Tangentialwand öfters Schwierigkeiten verursacht (Abb. 122).

Diese Gattung wird zwar von BREMER (1994) für paraphyletisch gehalten. Da jedoch die Strukturen innerhalb der Sonchinae im Allgemeinen (Ausnahmen *Reichardia* und *Launaea*) sehr einheitlich sind und sich wenig voneinander unterscheiden, lässt sich keine Abgrenzung dieser Gattung mit Hilfe der Testae-epidermisstrukturen gegen den Rest der Sonchinae durchführen.

Auch die verholzten, kanarischen Vertreter der Gattung *Sonchus* lassen sich nicht von krautigen durch ihre Testae-epidermis unterscheiden (Abb. 123): Dies ist wieder ein Zeichen für die Stabilität des Merkmals, wenn man bedenkt, dass die ersten Vertreter der Gattung *Sonchus* vermutlich bereits im späten Tertiär vor ca. 3,4 – 3,5 Mio. Jahren die Kanaren besiedelten (KIM ET AL., 1999).

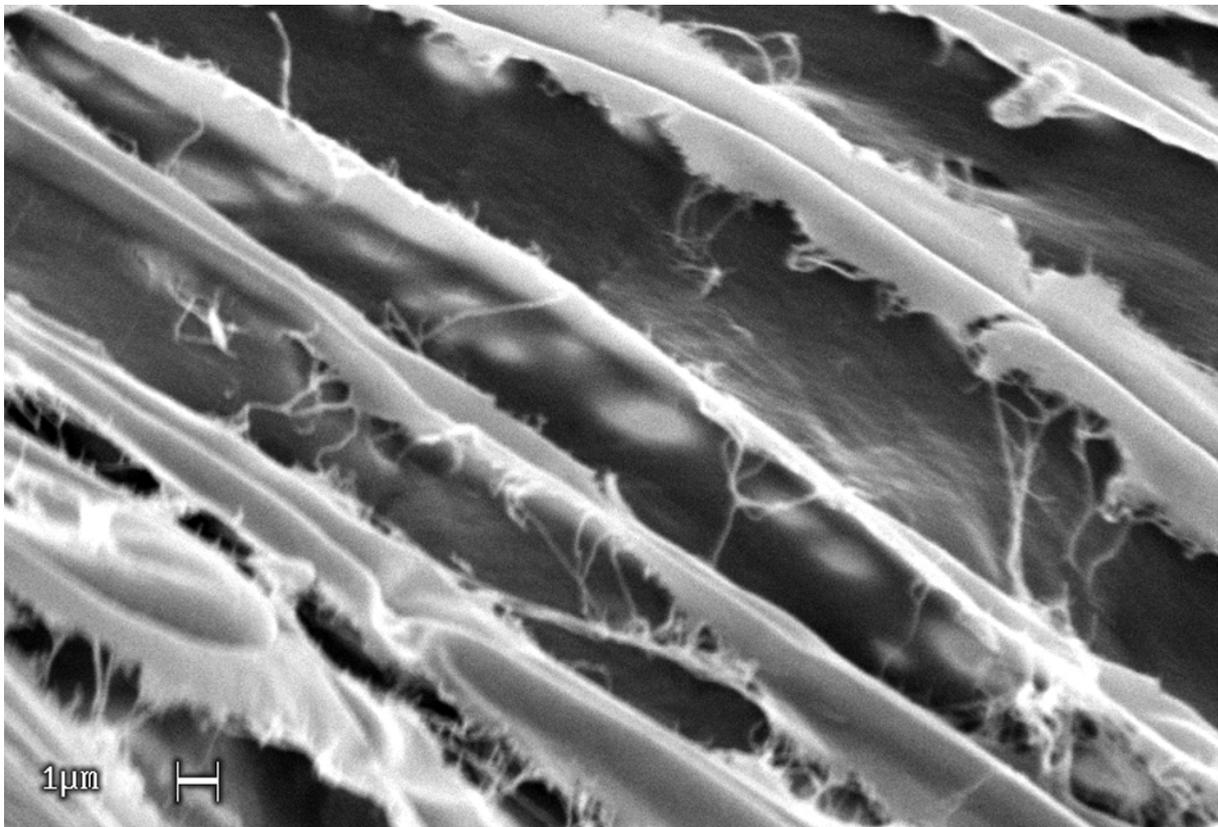


Abb. 122: *Sonchus oleraceus* L.

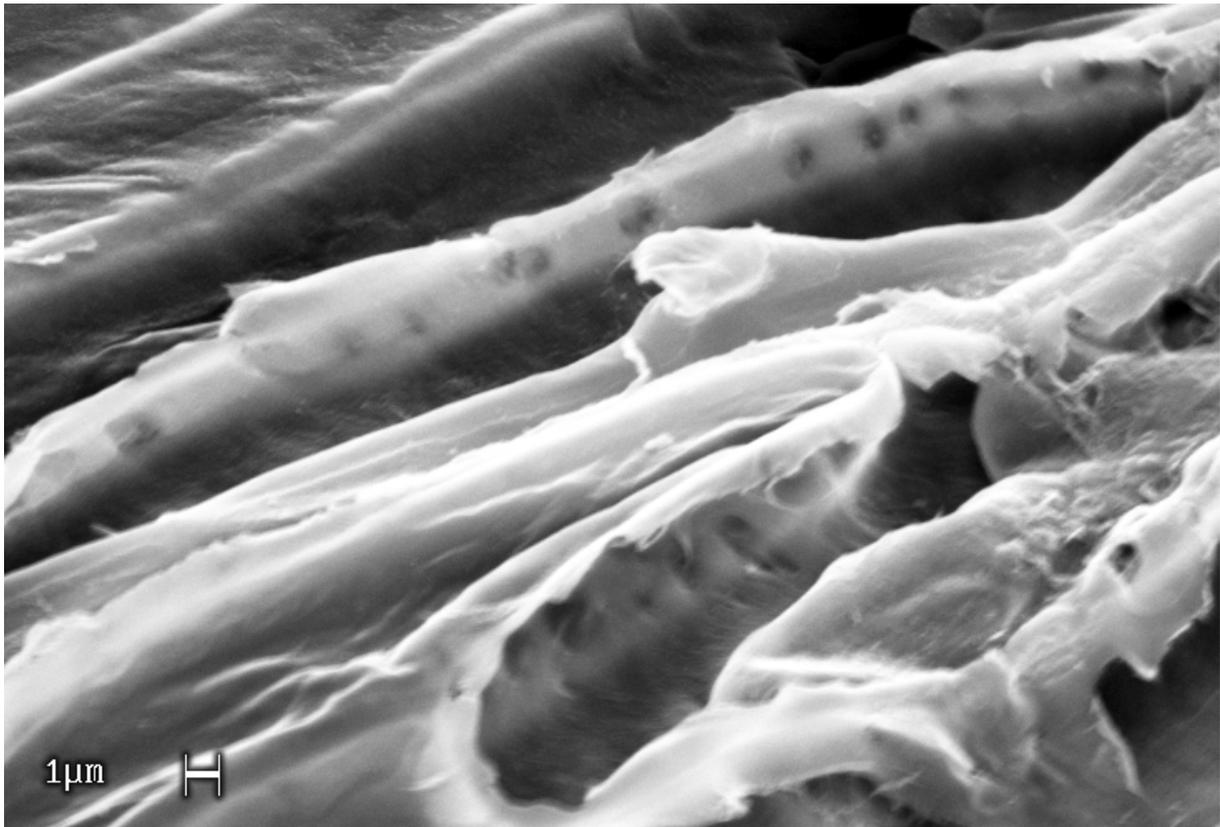


Abb. 123: *Sonchus acaulis* Dum.Cours.

Sventenia Font Quer

Diese monotypische, kanarische Gattung zeigt kaum Strukturen in der Testaeperidermis. Manchmal kann man fensterartige Strukturen entsprechend der *Sonchus* – Variante des fenestraten Typs entdecken. Diese sind aber sehr schwach ausgeprägt und nur selten zu beobachten. Folglich ist diese Gattung eher dem unstrukturierten Typ zuzurechnen. Im Gegensatz zur Gattung *Sonchus* sind hier die Zellwände viel schwächer ausgebildet.

Taeckholmia Boulos

Auch diese Gattung zeigt ganz typischerweise die *Sonchus* – Variante des fenestraten Typs. Es handelt sich um Fenster mittlerer Größe, die v.a. in den Radialwänden, aber auch in der inneren Tangentialwand zu finden sind (Abb. 124). Die Strukturen treten allerdings in unterschiedlich starker Ausprägung auf. Des weiteren hängt es von den Beobachtungsbedingungen ab, ob diese Strukturen nicht

oder nur sehr schwach zu erkennen sind. Dieses Problem ist aber typisch für die Mehrzahl der Sonchinae (Ausnahmen *Launaea* und *Reichardia*).

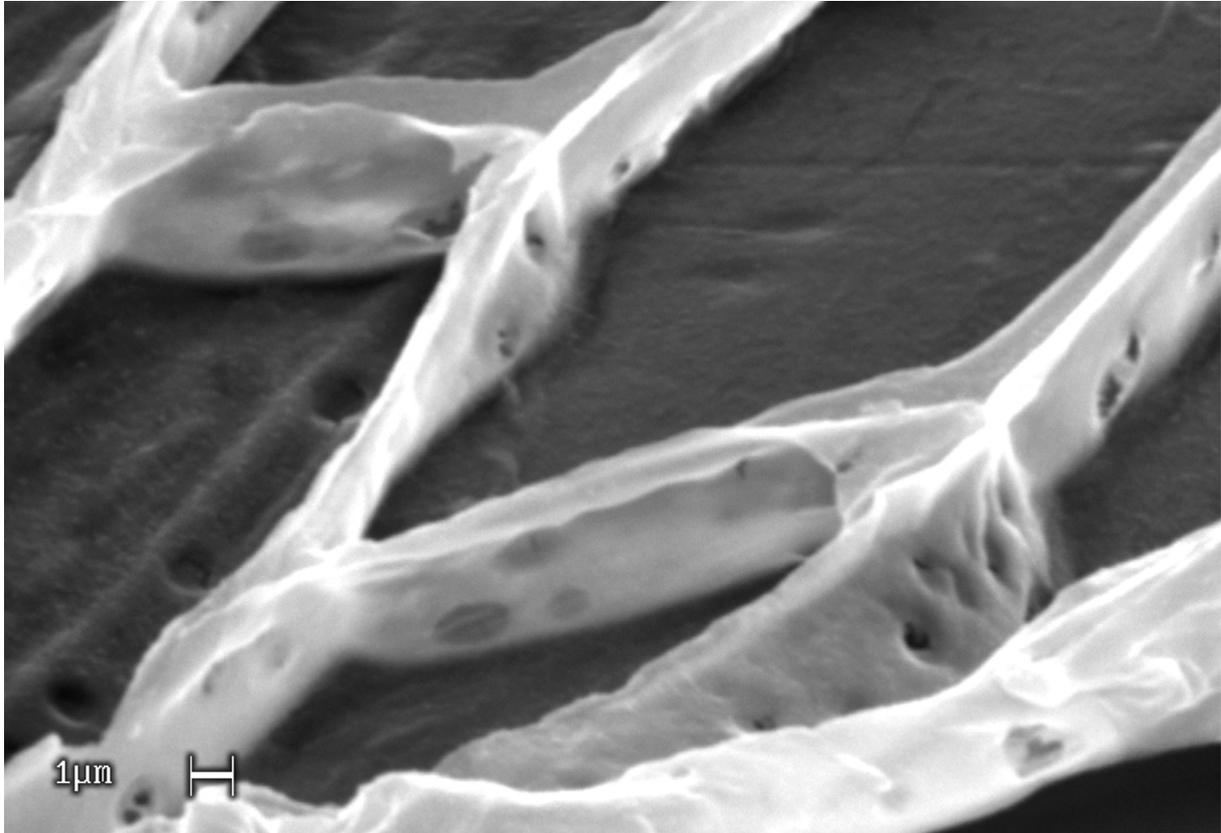


Abb. 124: *Taeckholmia pinnata* (L.f.) Boulos

7.12. Stephanomeriinae Stebbins

Allgemeines:

Wie bereits bei den Malacothricinae ausgeführt, wurden von JEFFREY (1966) bereits von den Gattungen der ursprünglichen Stephanomeriinae sensu STEBBINS (1953) einige Gattungen abgegrenzt, die dann zur Subtribus Malacothricinae BREMER zusammengefasst wurden. Auch hier gilt zu beachten, dass die Stephanomeriinae wie auch die Malacothricinae eine Gruppe innerhalb der Microseridinae sein könnten (WHITTON ET AL. 1995, JANSEN ET AL. 1991b). Unterstützt werden diese molekularbiologischen Untersuchungen dadurch, dass eine Abgrenzung der Stephanomeriinae gegen die Malacothricinae durch Merkmale der Testaepidermis nicht möglich ist, wodurch deren Subtribusstatus weiter geschwächt wird.

Die Stephanomeriinae werden nicht durch besonders markante Strukturen in der Testaepidermis charakterisiert. Einige Vertreter zeigen keine Strukturen bei gleichzeitig sehr schwach ausgebildeten Zellwänden [z. B. *Prenantheella exigua* (A.Gray) Rydb., *Stephanomeria paniculata* Nutt.]. Sonst treten meist Varianten des fenestraten Typs auf. Die Zellwände sind meist deutlich verstärkt, bisweilen auch die äußere Tangentialwand. Strukturen zeigen sich meist nur im Bereich der Radialwände als kleinere Fenster von ziemlich unregelmäßiger Form, Größe und Anordnung, manchmal aber auch in der inneren Tangentialwand. Die Zellwände sind aber oft sehr dick, wodurch die Strukturen meist nur schwer zu erkennen sind.

Spezielles:

Chaetadelpha A. Gray

Die äußere Tangentialwand ist, im Gegensatz zu den anderen Stephanomeriinae, sehr deutlich ausgebildet. Nur in den Radialwänden findet man sehr kleine und nicht sehr deutlich abgesetzte Fenster, die unregelmäßig verstreut zu sein scheinen (Abb. 125).

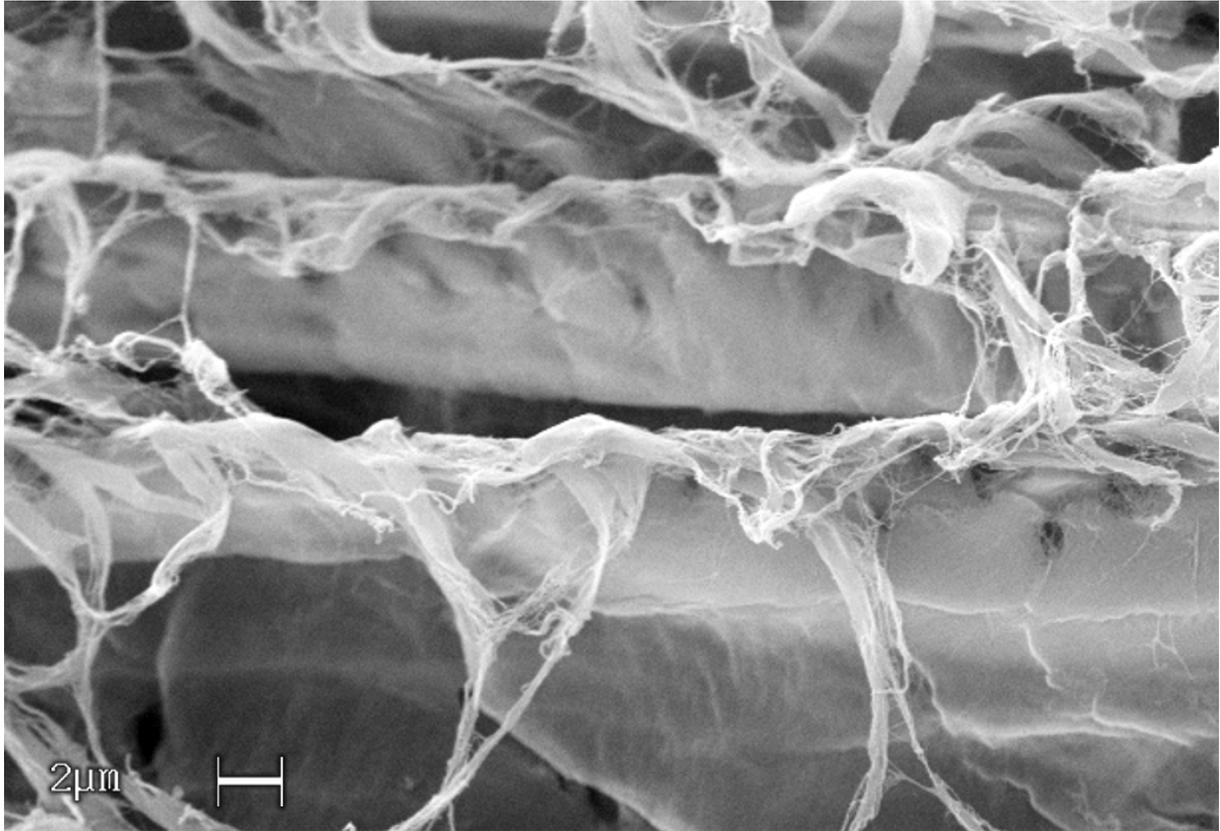


Abb. 125: *Chaetadelpha wheeleri* A.Gray

Lygodesmia D. Don

Die Strukturen in der Testaepidermis können von einem regelmäßigen fenestraten Typ (Abb. 126) bis zu einer unregelmäßigen Variante reichen, bei der besonders in den Radialwänden, manchmal aber auch in der inneren Tangentialwand, verstreut kleinere Fenster auftreten (Abb. 127). Die unten gezeigten Beispiele für diese fenestraten Strukturen sind in diesem Fall nicht unbedingt arttypisch, obgleich sich gewisse Tendenzen zur einen oder anderen Ausprägung feststellen lassen. Man muss also dieser Gattung gerade diese veränderlichen fenestraten Strukturen als charakteristisch zuordnen.

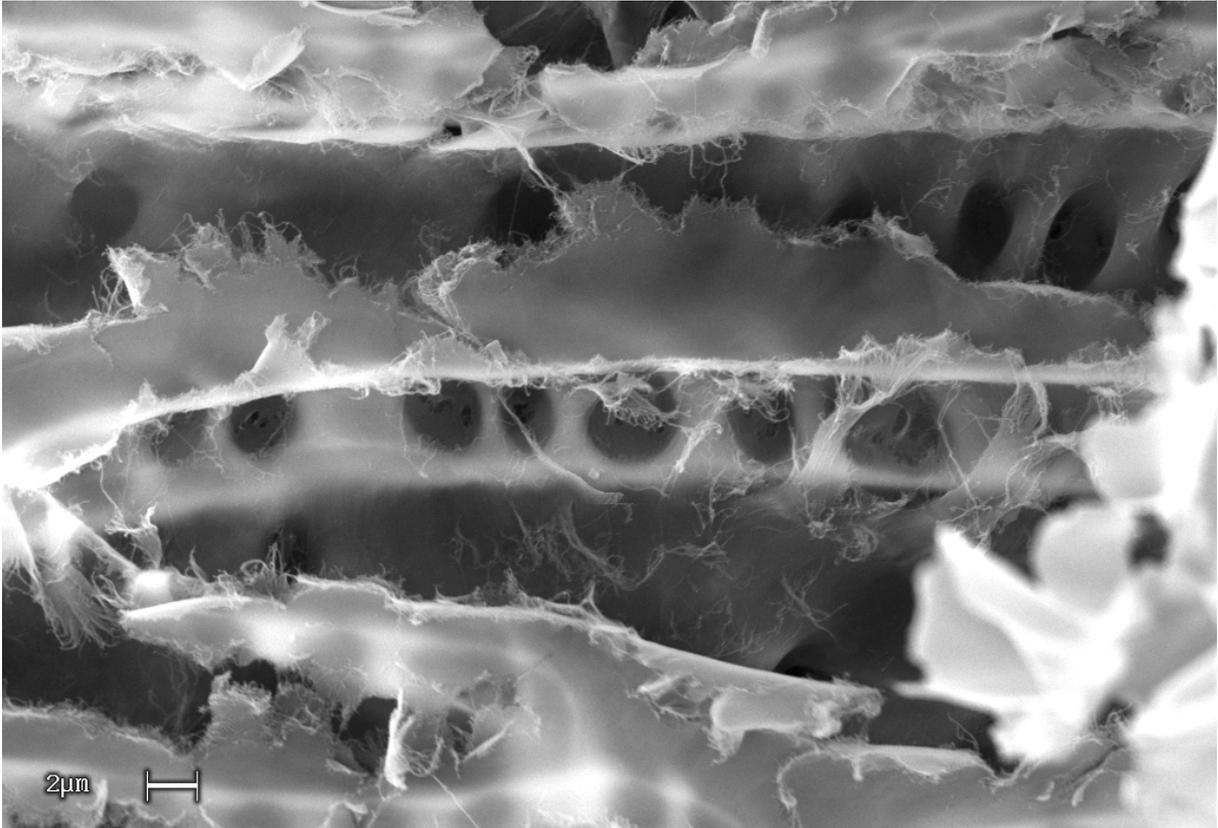


Abb. 126: *Lygodesmia texana* (Torr. & A.Gray) Greene ex Small

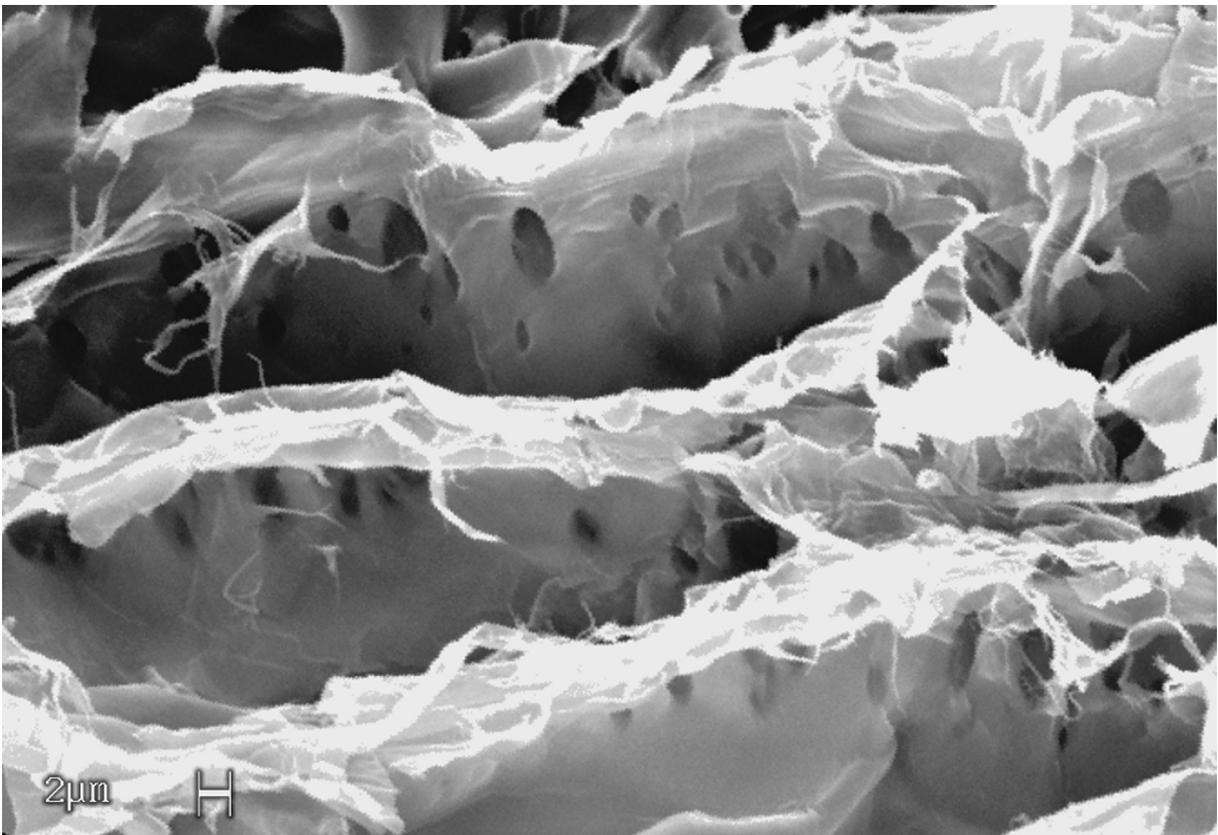


Abb. 127: *Lygodesmia aphylla* (Nutt.) DC.

Prenanthe Rydb.

Diese monotypische Gattung, deren Vertreter [*P. exigua* (A.Gray) Rydb.] zuvor *Lygodesmia* zugerechnet wurde, zeigt keine Strukturen in der Testaeperidermis. Die Wände der Testaeperidermis sind sehr zart gebaut.

Rafinesquia Nutt.

Die beiden Arten dieser Gattung zeigen in den Radialwänden fenestrate Strukturen, die jedoch eine größere Regelmäßigkeit zeigen als es sonst bei den Stephanomeriinae üblich ist. Die äußere Tangentialwand scheint etwas fester ausgebildet zu sein, da sich die Testaeperidermiszellen nur schwer öffnen lassen (Abb. 128).



Abb. 128: *Rafinesquia neomexicana* A.Gray

Stephanomeria Nutt.

In dieser Gattung kann die Testaepidermis praktisch ohne Struktur sein (z. B. *S. spinosa* (Nutt.) Tomb, Abb. 129); falls dies nicht der Fall ist, treten vor allem fenestrate Strukturen auf. Deren Fenster sind zumeist mehr oder weniger unregelmäßig hauptsächlich in den Radialwänden, aber auch in der inneren Tangentialwand verstreut (Abb. 130). Es gibt aber auch den Fall, dass sehr kleine Fenster wahllos in der inneren Tangentialwand und den Radialwänden verteilt sind (Abb. 131). Allen Strukturausprägungen ist gemeinsam, dass Kontrast fehlt, also die Deutlichkeit aufgrund nicht sehr großer Unterschiede in der Zellwanddicke leidet.

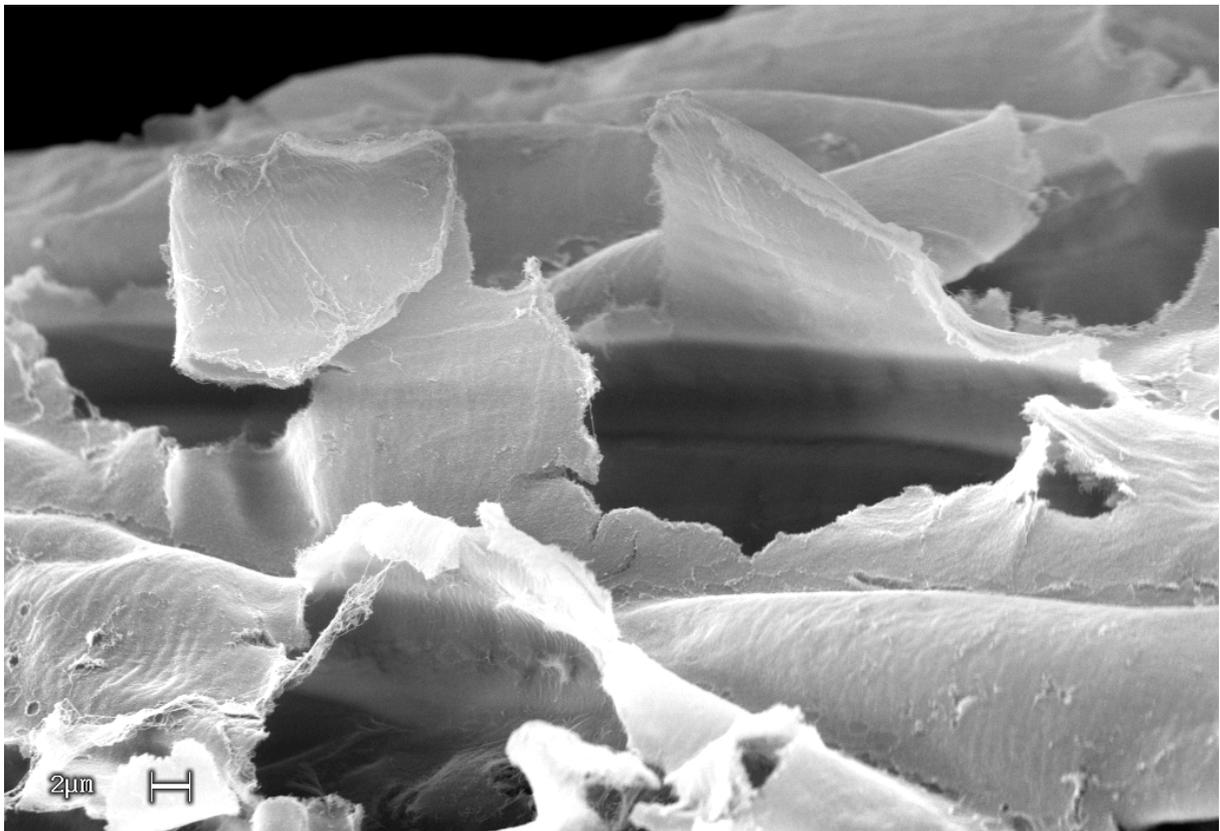


Abb. 129: *Stephanomeria spinosa* (Nutt.) Tomb

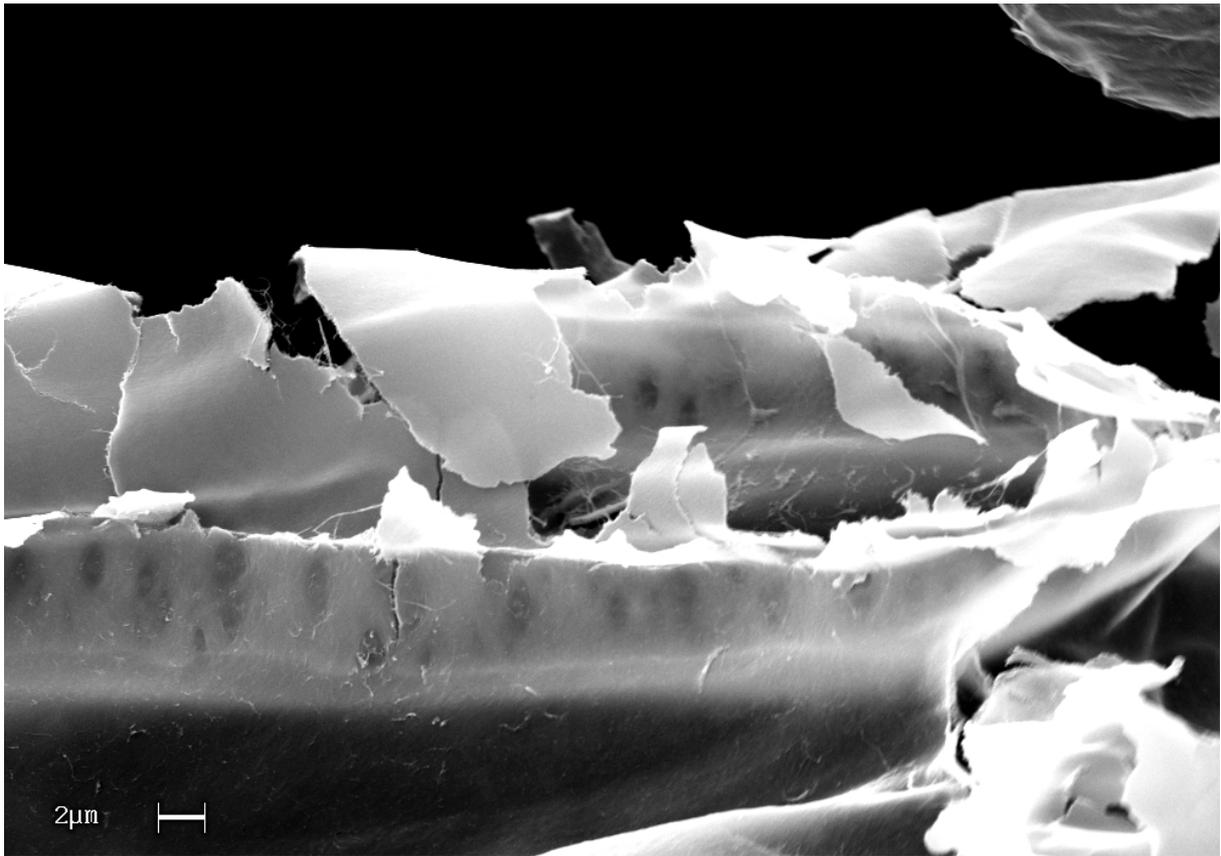


Abb. 130: *Stephanomeria paniculata* Nutt.

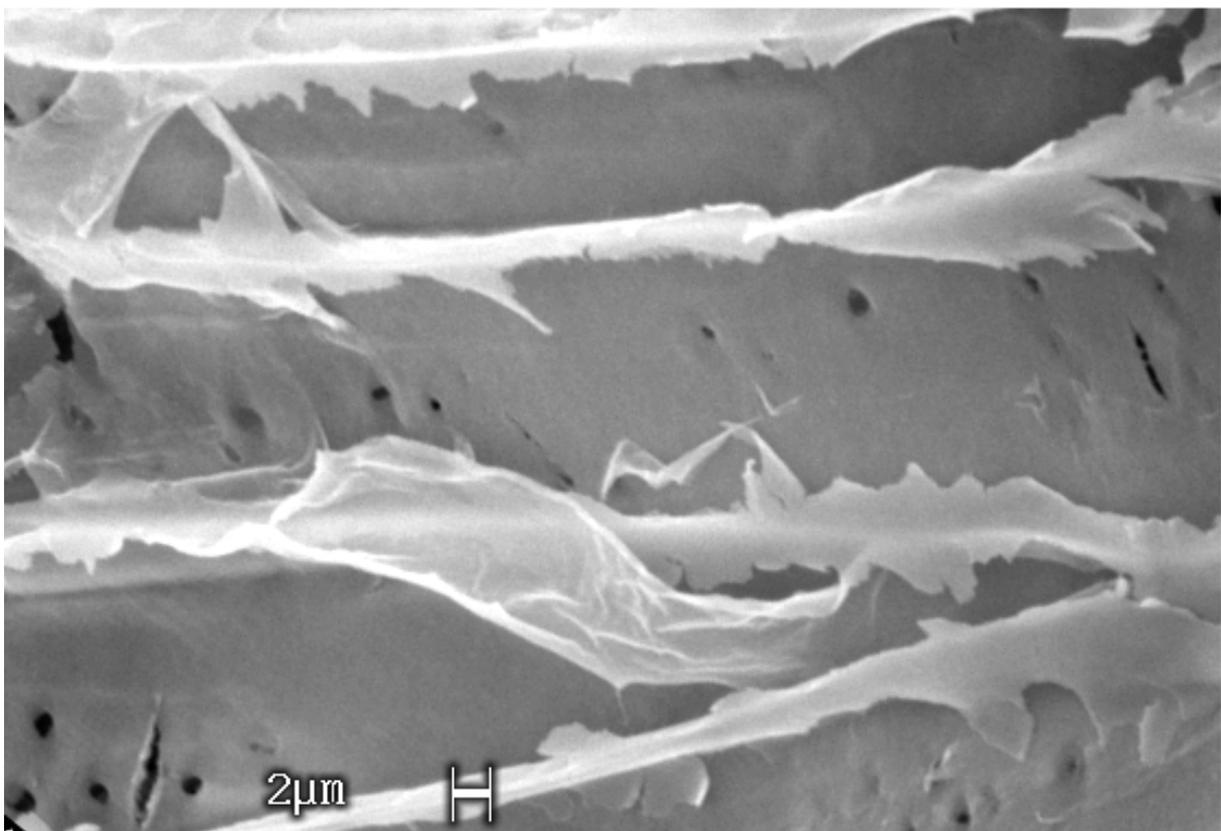


Abb. 131: *Stephanomeria cichoriacea* A.Gray

8. Untersuchung benachbarter Tribus

Die Tribus Arctoteae, Liabeae und Vernonieae werden als die den Lactuceae benachbarten Tribus diskutiert (BREMER, 1994 und 1996). Um festzustellen, ob bezüglich der Strukturen in der Testaepidermis Beziehungen zu diesen Tribus nachgewiesen werden könnten, wurden stichpunktartig einige Gattungen dieser Tribus untersucht. Es konnten zwar einige Strukturen in der Testaepidermis ausgemacht werden; eine verwandtschaftliche Beziehung dieser Tribus zu den Lactuceae konnte auf diese Weise jedoch nicht bestätigt werden.

Das gelegentliche Auftreten von fenestraten Strukturen in den Liabeae und Vernonieae wie bei den Lactuceae beruht wohl auf einer mehrfach unabhängig voneinander erfolgten Entwicklung. Damit stellt sich erneut die Frage nach einer ökofunktionellen Bedeutung dieser Zellwandstrukturen.

ISAWUMI (1999) hat bei seiner Arbeit zur Tribus Vernonieae auch exemplarisch die Testaepidermis (lichtmikroskopisch) untersucht und kommt zu dem Ergebnis, dass die Merkmale nicht für die Abgrenzung von Gattungen, möglicherweise aber für die Abgrenzung von Arten brauchbar sein könnten. Diese Aussage steht in deutlichem Widerspruch zu den von mir in der Tribus Lactuceae gemachten Erfahrungen.

Untersucht wurden folgende Gattungen:

Tribus Arctoteae Cass.

Arctotis L.

Hier sind isodiametrische Zellen in der Testaepidermis zu finden; die Zellwände der Testaepidermis sind nicht strukturiert.

Berkheya Ehrh., *Gundelia* L.

Hier sind prosenchymatische Zellen zu finden, die keine Strukturen in der Testaepidermis zeigen.

Platycarpha Less.

Bei dem untersuchten Vertreter dieser Gattung sind die Zellen der Testaeperidermis vollständig kollabiert. Jedoch ließ sich erkennen, dass die äußere und die innere Tangentialwand leistenartig bis retikulat strukturiert sind (Abb. 132). Die Radialwände sind höchstwahrscheinlich auch strukturiert; sie sind aber auf alle Fälle so deutlich ausgeprägt, dass sie auch im kollabierten Zustand der Zelle deutlich zu erkennen sind. Bei der Untersuchung der Strukturen wurden besonders auch nicht der Ultraschallbehandlung ausgesetzte Präparate herangezogen, um Artefakte auszuschließen.



Abb. 132: *Platycarpha carlinoides* Oliv. & Hiern

Tribus Liabeae (Cass.) Rydb.

Erato DC., *Liabum* Adans., *Munnozia* Ruiz & Pav., *Paranephelius* Poepp. & Endl.

Diese Gattungen zeigen bis auf eine Ausnahme keine Strukturen in der Testaepidermis: Nur bei *Munnozia senecionidis* Benth. sind in den Radialwänden fenestrate Strukturen zu erkennen, die aber nicht besonders deutlich ausgeprägt sind.

Tribus Vernonieae Cass.

Centratherum Cass.

Die äußere Tangentialwand der Testaepidermis ist nicht strukturiert, dafür zeigen sich in den Radialwänden und der inneren Tangentialwand umso markantere Strukturen: Es handelt sich dabei um leistenartige Strukturen, die der Längenausdehnung der Zelle folgen und zum Teil miteinander vernetzt sind. Des Weiteren sind die Radialwände mäandrierend (Abb. 133).

Elephantopus L.

Es sind in den Radialwänden fenestrate Strukturen zu erkennen, die aus mehr oder weniger hochkant gestellten ellipsoiden Fenstern gebildet werden (Abb. 134). Die innere und äußere Tangentialwand sind nicht strukturiert.

Lychnophora Mart., *Piptocarpha* R.Br.

Die Zellwände der Testaepidermis zeigen keinerlei Strukturen.

Pseudelephantopus Rohr

Die Zellwände der Testaepidermis sind fenestrat strukturiert: Die Fenster sind von ellipsoider Gestalt und innerhalb der Radialwände hochkant angeordnet. Die anderen Zellwände sind nicht strukturiert.

Rolandra Rottb.

Die Radialwände zeigen fenestrated Strukturen, die innere Tangentialwand ist leicht strukturiert: sie ist von Leisten von der einen zur gegenüberliegenden Radialwand charakterisiert. Die äußere Tangentialwand ist nicht strukturiert (Abb. 135).

Stokesia L'Her.

Die isodiametrischen Zellen zeigen keinerlei Strukturen.

Vernonia Schreb.

Die äußere und innere Tangentialwand sind nicht strukturiert. Die Radialwände zeigen jedoch fenestrated Strukturen (Abb. 136).

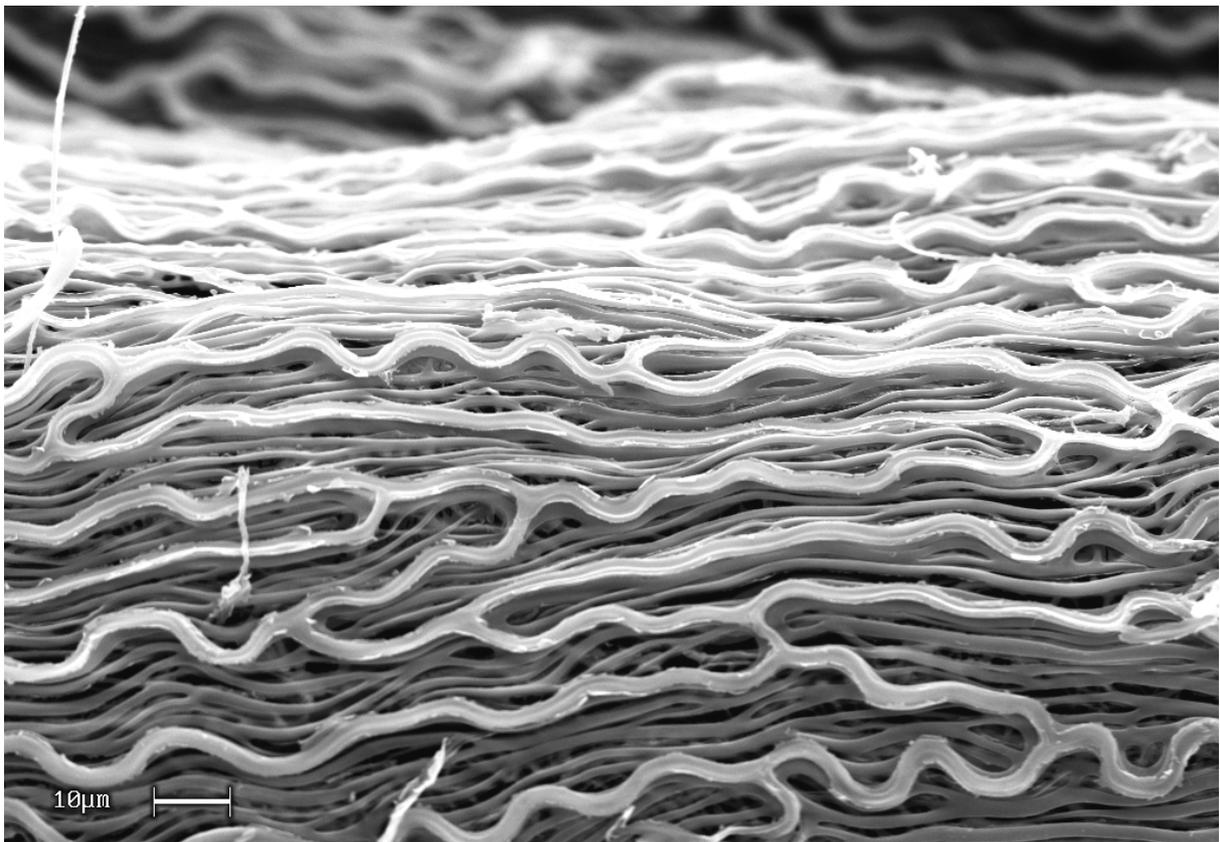


Abb. 133: *Centratherum punctatum* Cass. subsp. *punctatum*

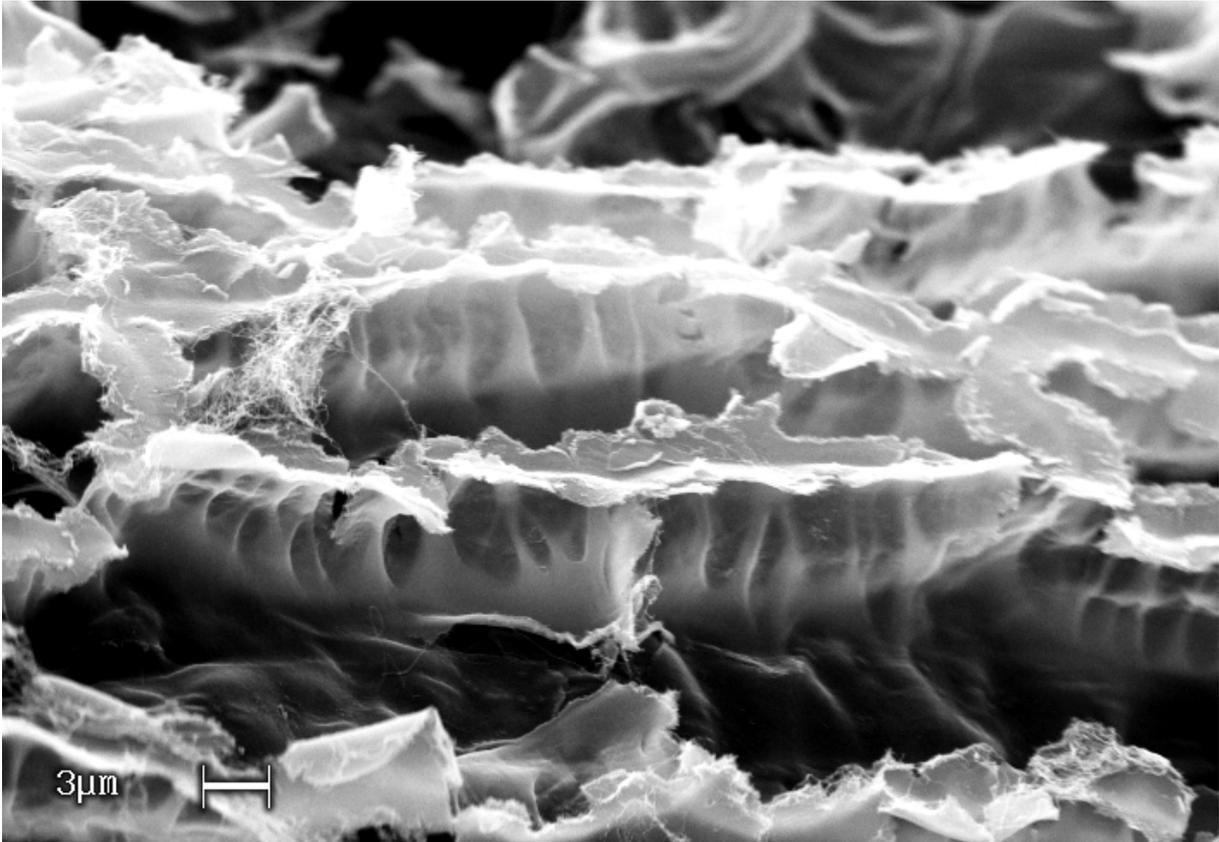


Abb. 134: *Elephantopus scaber* L. var. *plurisetus* O.Hoffm.

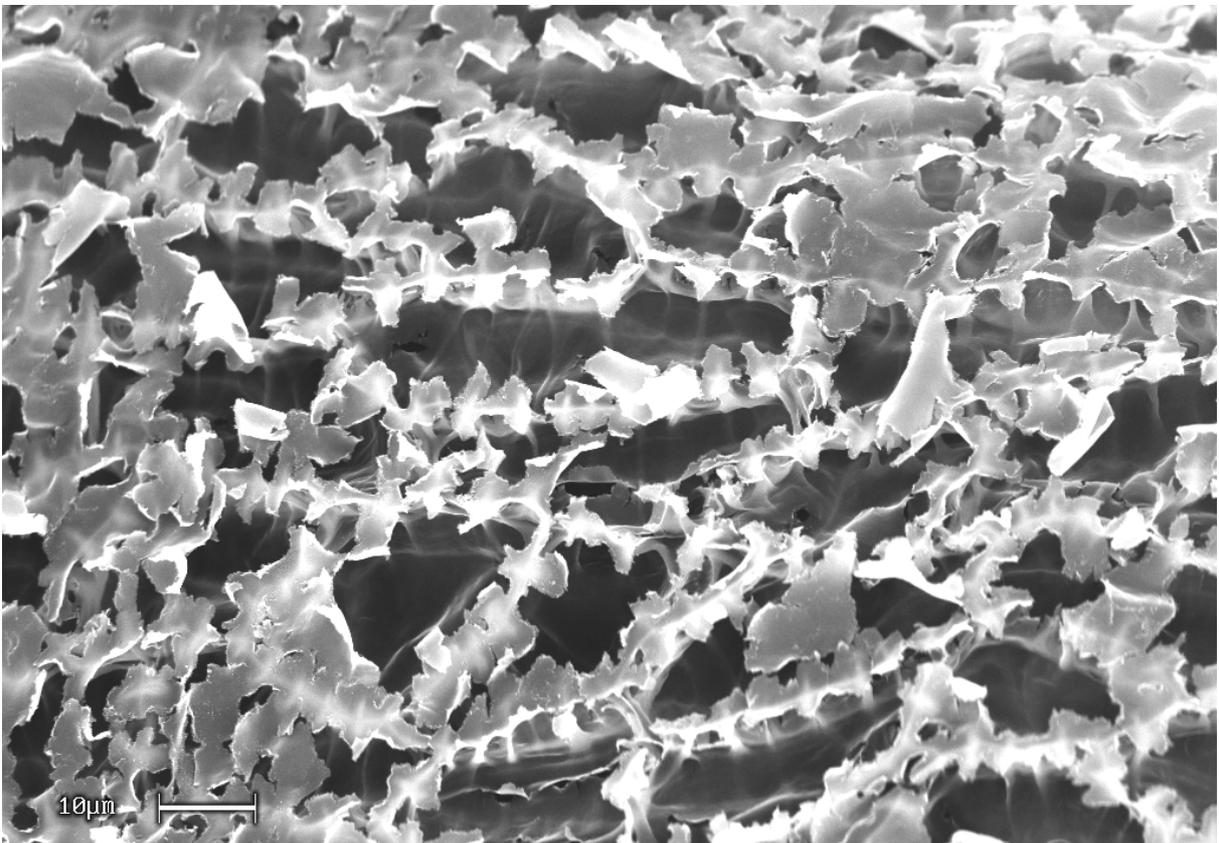


Abb. 135: *Rolandra argentea* Rottb.

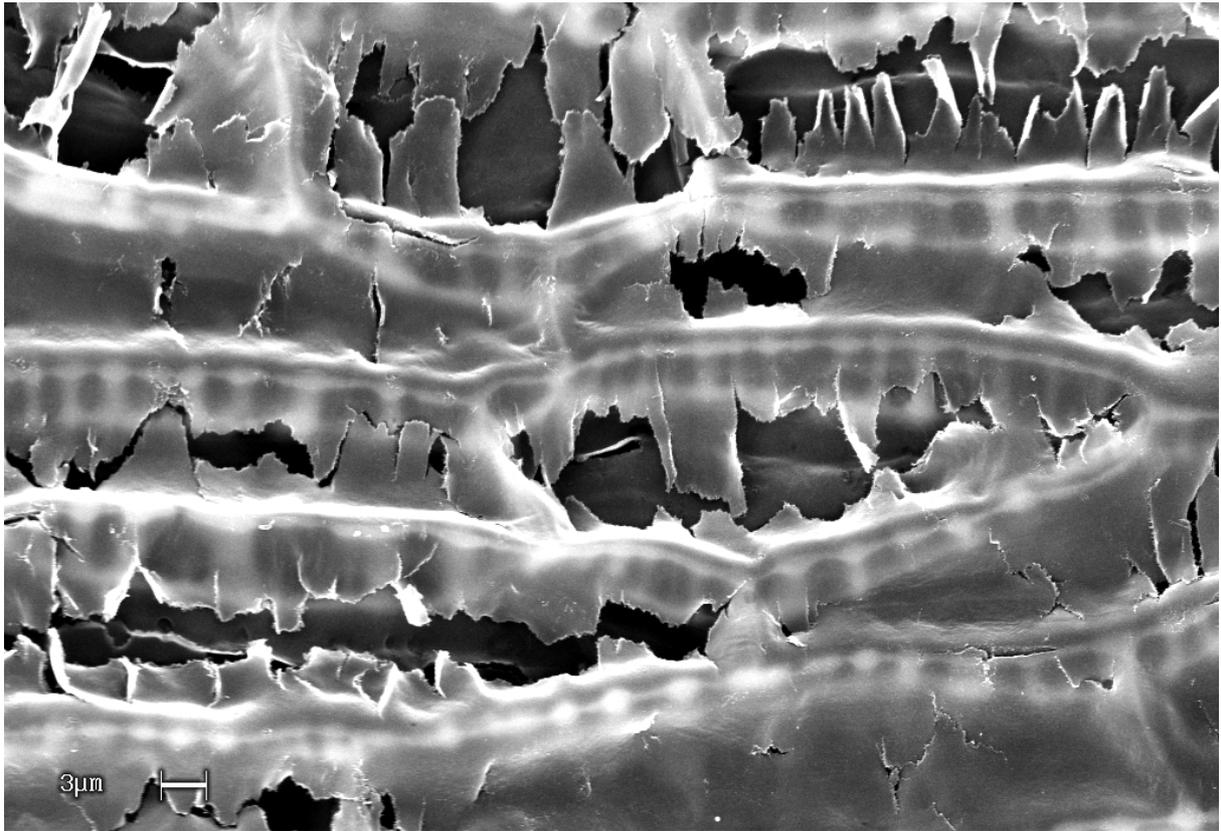


Abb. 136: *Vernonia poskeana* Vatke & Hildebr.

9. Zusammenfassung

Der Grundgedanke der zur vorliegenden Untersuchung führte, bestand darin, die Strukturen in den Wänden der Testaepidermiszellen repräsentativ für die ganze Tribus Lactuceae mit einem geeigneten, neu zu entwerfenden Präparationsverfahren zu untersuchen und sie damit der Systematik zur Verfügung zu stellen. Wichtig ist in diesem Zusammenhang, nicht nur das Vorhandensein diverser Strukturen in der Testaepidermis zu erkennen, sondern auch ihre Stabilität zu erforschen. Wichtig war auch zu klären, ob die oft sehr unterschiedlichen Strukturen durch Übergangsformen miteinander verbunden werden können – dies war nicht immer möglich.

Da der Umfang der Tribus sehr groß ist, war es nötig, sich nach einem ersten Überblick auf einige interessante Bereiche zu konzentrieren, die dann besonders intensiv untersucht wurden. Andererseits wurden bei einigen größeren Gattungen oft nur einige wenige Arten untersucht, da das Umfeld der Gattung keine neuen Erkenntnisse erwarten ließ.

Es wurden über 300 Arten von ca. 90 (von insgesamt ca. 100) Gattungen der Lactuceae und weitere 18 Arten anderer Tribus (Liabeae, Arctoteae, Vernonieae) überprüft, wobei von vielen Arten mehr als ein Beleg für die Präparation herangezogen wurde, so dass insgesamt ca. 400 Belege erfolgreich ausgewertet werden konnten.

Die gewonnenen Ergebnisse sollen zwar in Bezug zu anderen Arbeiten gesehen werden, jedoch nicht an bisherige Vorstellungen angepasst werden, auch wenn dadurch einige Ungereimtheiten bestehen bleiben müssen.

Die Ergebnisse sollen, so wie sie sich aus der Zielsetzung der Arbeit ergeben haben, in erster Linie zur Diskussion anregen. Es wird nicht angestrebt, mit der Untersuchung dieses Merkmalskomplexes die ganze Systematik der Lactuceae zu revolutionieren. Da aber der hohe systematische Wert dieser Strukturen in der Testaepidermis durch diese Untersuchungen bewiesen wurde, sollten diese Daten doch bei zukünftigen Revisionen eine nicht zu vernachlässigende Rolle spielen.

Für eine Übersicht der Verteilung der unterschiedlichen Strukturen auf die Tribus wurden schematisch die bei den untersuchten Gattungen gefundenen Strukturen auf das Tribuskonzept von BREMER (1994) aufgetragen.

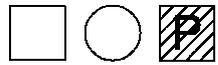
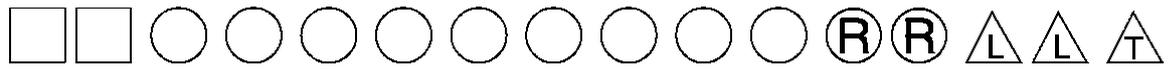
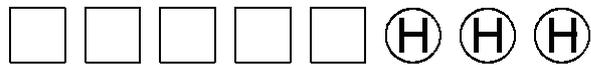
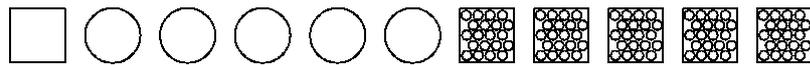
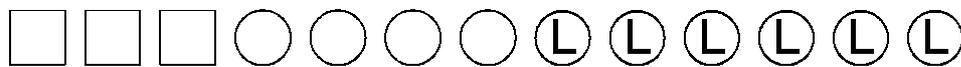
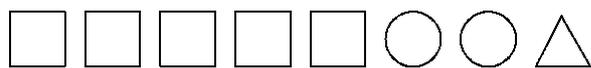
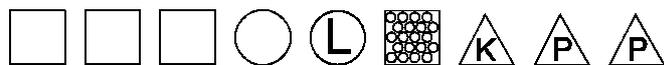
Ohne Subtribus**Catananchinae****Crepidinae****Dendroseridinae****Hieraciinae****Hypochaeridinae****Lactucinae****Malacothricinae****Microseridinae****Scorzonerinae****Sonchinae****Stephanomeriinae**

Abb. 137: Die Verteilung der Strukturen auf die Gattungen der Lactuceae

Zur Bedeutung der Symbole in Abb. 137:

Bei zwei oder mehr Typen in einer Gattung ist die Gattung auch mit zwei oder mehr Symbolen in dieser Übersicht vertreten. Ansonsten vertritt jedes Symbol eine Gattung (im Wesentlichen nach dem System von BREMER 1994), unabhängig von der Artenzahl. Die Symbole stehen für die folgenden Strukturen der Testaepidermis:



Testaepidermis ohne Struktur



Fenestrater Typ



Reichardia – Variante des fenestraten Typs



Lactuca – Variante des fenestraten Typs



Sonchus – Variante des fenestraten Typs



Hieracium – Variante des fenestraten Typs



Retikulater Typ



Helicoider Typ



Epilasia – Variante des helicoiden Typs



Tragopogon – Variante des helicoiden Typs



Pterachaenia – Variante des helicoiden Typs



Abweichender Strukturtyp, Erläuterung im Text



Cichorium – Typ



Krigia wrightii – Typ



Lapsananstrum – Typ



Pyrrhopappus – Typ



Taraxacum – Typ

Es konnte gezeigt werden, dass die Strukturen in der Testaepidermis im Allgemeinen äußerst stabil sind, da sie anscheinend durch die Evolution nur wenig beeinflusst werden und damit einen hohen systematischen Wert besitzen. Es bereitet außerdem keine Probleme, auch sehr altes Herbarmaterial zu untersuchen, wodurch der für diese Art der Untersuchung nutzbare Bestand eines Herbars sehr hoch ist.

Insgesamt konnten vier Hauptstrukturtypen der Testaepidermiszellwände unterschieden werden (unstrukturiertes, fenestrates, retikuliertes und helicoides Typ) denen man aber eine gewisse natürliche Variationsbreite zugestehen muss. Daneben gibt es einige Strukturtypen, die oft nur für eine einzige Gattung charakteristisch sind (*Cichorium* –, *Taraxacum* –, *Lapsanastrum* –, *Krigia wrightii* – und *Pyrrhopappus* – Typ).

Bis auf zwei Ausnahmen, *Cicerbita alpina* (L.) Wallr. und *Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake, konnten keine Variationen der Zellwandstrukturen innerhalb einer Art, geschweige denn innerhalb eines Individuums, festgestellt werden. Die Stabilität der Strukturen über die Gattungsebene hinaus ist bewiesen worden; manchmal sind bestimmte Strukturen für ganze Subtribus charakteristisch. So scheinen die Scorzonerae auch nach dieser Untersuchung monophyletisch zu sein, da keine andere Gattung innerhalb der Tribus außer der monotypischen Gattung *Rothmaleria* den helicoiden Typ zeigt. Andererseits scheinen jedoch die Hypochaeridinae heterogen zusammengesetzt zu sein, weil im Wesentlichen ein Teil dem fenestraten Typ, ein anderer Teil dem davon sehr gut zu unterscheidenden retikulierten Typ zuzuordnen ist.

Des Weiteren konnte festgestellt werden, dass man im Allgemeinen relativ wenig Unterschiede innerhalb und zwischen den Subtribus Crepidinae, Hieraciinae, Sonchinae und Lactucinae finden kann, obwohl es in diesen Subtribus auch einige Gattungen gibt, welche nicht in das übliche Schema der sonst auftretenden Strukturen passen.

Wie Übergänge zwischen den verschiedenen Strukturen zu verstehen sind, konnte gut an der Gattung *Scorzonera* gezeigt werden.

Jedoch ließen sich nicht, wie erwartet, alle Probleme lösen: Es gibt viele Gattungen, bei welchen man aussagekräftige Ergebnisse bekommen kann – bei vielen jedoch muss man sich damit abfinden, dass auch mit diesen Untersuchungen manche Probleme nicht zu lösen sind. Es müssen auch gewisse Variationsbreiten der Merkmale akzeptiert werden. So sind zum Beispiel Unterschiede zwischen nicht oder

nur leicht strukturierten Zellwänden nicht sehr gewichtig; ebenso können die verschiedenen Varianten des fenestraten Typs nicht unbedingt als trennendes Merkmal verwendet werden, obwohl sie gewisse Präferenzen für bestimmte Subtribus zu haben scheinen.

Einige Gattungen sind durch ihre Strukturen von den anderen Gattungen deutlich isoliert: dazu zählen insbesondere *Cichorium*, *Taraxacum* und *Lapsanastrum* [zusammen mit *Youngia japonica* (L.) DC.]. Auch die drei Gattungen *Krigia* [Ausnahme: *K. virginica* (L.) Willd.], *Pyrrhopappus* und *Phalacroseris* kann man nicht mit den restlichen Microseridinae verbinden. In einigen Fällen konnte aufgrund der Strukturen eine Fehlplatzierung aufgedeckt werden: *Rothmaleria* hebt sich strukturell von den übrigen Catananchinae ganz deutlich ab; möglicherweise handelt es sich bei den drei Gattungen der Catananchinae um Palaeoendemiten, die vermutlich nicht näher miteinander verwandt sind. Auch die Strukturen von *Youngia japonica* (L.) DC. haben mit den bei anderen *Youngia*-Arten gefundenen nichts gemein; die Strukturen sind jedoch sehr mit denen der Gattung *Lapsanastrum* verwandt. Gezeigt werden konnte auch, dass die nun monotypische Gattung *Lapsana* mit ihren ehemaligen ostasiatischen Arten, der jetzigen Gattung *Lapsanastrum*, keine Ähnlichkeiten in den Strukturen der Testaeperidermis hat. Somit konnte die Spaltung dieser Gattung deutlich befürwortet werden.

Die Gattung *Taraxacum* zeigt strukturell in all den untersuchten Arten dieselben Strukturen, steht damit aber sehr isoliert innerhalb der Crepidinae da. Da es keine Übergänge zu anderen Gattungen der Crepidinae gibt, würde man klassischerweise die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass es sich bei *Taraxacum* um eine ursprünglichere Gattung handeln könnte. Dies widerspricht jedoch einigen molekularbiologischen Untersuchungen, die die Gattung *Taraxacum* eher für einen jungen Zweig innerhalb der Lactuceae halten.

Sehr schwierig zu deuten sind auch die Ergebnisse in der Gattung *Krigia*, welche dort näher diskutiert wurden. Nach den klassischen Methoden der Systematik würde man nach der Untersuchung dieser Gattung eher ein hohes Alter einräumen, jedoch halten molekularbiologische Analysen die Arten dieser Gattung eher für relativ jung. Die großen genetischen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten werden auf eine stark erhöhte Mutationsrate in dieser Gattung zurückgeführt.

Somit bietet diese Arbeit auch die Chance, zusammen mit molekularbiologischen Untersuchungen die Möglichkeiten von einerseits modernen morphologisch-anatomischen und andererseits molekularbiologischen Methoden gegeneinander abzuwägen, um eventuell synergistische Effekte zu erzielen.

Die Stabilität dieser Strukturen stellt damit automatisch die Frage nach deren Ursache. Haben diese Strukturen eine ökofunktionelle Bedeutung, z. B. einen Einfluss auf das Keimverhalten der Achänen?

Es scheint zwar, dass Vertreter der Lactuceae, die in humideren Regionen vorkommen (z. B. *Hieracium*, *Sonchus*) eine Tendenz zu wenig Struktur bzw. zum fenestraten Typ haben, an aridere Bedingungen angepasste Vertreter (z. B. *Cichorium*, *Reichardia*, *Scorzonerinae*) eher zu stärker strukturierten Typen haben; jedoch liegen quantitative Untersuchungen hierüber noch nicht vor.

Einige Gattungen (z. B. *Scolymus*, *Cichorium*, auch *Rothmaleria*) stehen beispielhaft für das Phänomen, dass es einige wenige Taxa gibt, die anscheinend kaum Verwandtschaft zu anderen Taxa der heutigen Lactuceae zeigen. Dies ist aber eigentlich typisch für ein natürlich gewachsenes System, in dem es immer nur ein kleiner Teil neu entstandener Arten geschafft hat, sich weiter zu entfalten. Viele Zweige sind oft wieder ausgestorben; nur einige wenige ursprüngliche Arten haben es geschafft [vielleicht auch aufgrund ihrer damaligen zufälligen Einnischung in (damals) extreme, aber stabile Habitate (z. B. Trockengebiete)], sich bis in die Neuzeit hinüberzuretten, hatten bisher aber scheinbar kein Potential zu stärkerer Radiation, vielleicht auch aufgrund der speziellen Einnischung. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, dass man es auch bei den Lactuceae mit einigen Palaeoendemiten zu tun hat, die systematisch schwer einzuordnen sind.

Ich begrüße deshalb den Ansatz von BREMER (1994), gewisse Gattungen nicht auf Biegen und Brechen in vorhandene Verwandtschaftskreise zu pressen. Erfreulich ist, dass KAMARI & GREUTER (2000) trotz intensiver Untersuchung der neubeschriebenen Gattung *Phitosia* zu dem Schluss kommen, erst einmal von einer Einordnung in eine Subtribus Abstand zu nehmen und weitere Untersuchungen abzuwarten.

Aufgrund der strukturellen „Ausreißer“ in einigen Subtribus sollte man auch das bisherige Subtribuskonzept in einigen Fällen überdenken.

Inwieweit entspricht die aktuelle Gliederung der Tribus in Subtribus tatsächlich auch den verwandtschaftlichen Verhältnissen? Wie auch einige anderen Gattungen mit sehr charakteristischen, nur auf sie zutreffenden Strukturen gezeigt haben, könnten bereits ausgestorbene „missing links“ existiert haben. Denn nur selten kann man Bindeglieder finden, die zwischen den verschiedenen Strukturen vermitteln. Andererseits könnten, wenn nur wenige Mutationsereignisse dafür notwendig wären, natürlich auch solche Strukturänderungen schlagartig erfolgen.

Diese Arbeit soll mit den hier gewonnenen Ergebnissen Bewegung in etablierte Systemvorstellungen bringen und dazu verleiten, mit anderen Methoden die hier aufgeworfenen Fragen zu beantworten und die hier vorgestellte Methode der Merkmalsgewinnung in anderen Gruppen der Angiospermae zu versuchen.

10. Untersuchte Belege

Die Belege werden alphabetisch nach ihrem Artnamen aufgeführt. Falls nicht anders angegeben, stammen die untersuchten Belege aus dem Herbarium der Botanischen Staatssammlung München (M). Belege, die sich noch in meinem persönlichen Besitz befinden, werden mit "(privat)" gekennzeichnet.

Trägt der Beleg keine Sammelnummer oder sind die angegebenen Nummern von zweifelhafter Natur, so wird dies mit "(s.n.)" vermerkt. Ist kein Sammeldatum zu erkennen, so steht statt diesem "(s.d.)". Die angegebenen Namen beziehen sich, soweit erkennbar, auf die Sammler. Falls kein Sammler zu identifizieren war, dann wird, falls möglich, der ursprüngliche Name der Sammlung angegeben. Konnten Sammler oder Zahlenangaben nicht oder nur sehr vage bestimmt werden, so wird dies mit "?" oder "(?)" gekennzeichnet. In seltenen Fällen werden noch zusätzliche Angaben auf dem Herbarbeleg genannt, um ein Wiederauffinden zu erleichtern.

Acanthocephalus amplexifolius Kar. & Kir.
D. Podlech, Nr. 21549, 24.5.1971

Actites megalocarpa (Hook.f.) Lander
A. Meebold, Nr. 2409, Jan. 1929

Aetheorhiza bulbosa (L.) Cass.
H. Roessler, Nr. 861, 12.4.1952

Agoseris aurantiaca (Hook.) Greene
J. Sellmair, (s.n.), 10.8.1975

Andryala integrifolia L.
A. Segura Zubizarreta, Nr. 12335, 6.9.1972

Anisocoma acaulis Torr. & A.Gray
Lewis S. Rose, Nr. 58103, 28.5.1958 (Bogen mit nur 1 Pflanze)

Aposeris foetida (L.) Less.
F. Tegel, Nr. 000520-1, 20.5.2000, (privat)

Aposeris foetida (L.) Less.
F. Tegel, Nr. 000520-2, 20.5.2000, (privat)

Aposeris foetida (L.) Less.
Eigner, Holzner, Kraenzle, Mayer, Nr. 449 (?), 13.5. und 10.6.1900

Aposeris foetida (L.) Less.
Doppelbaur, Nr. 5698, 1.6.1950

Arctotis angustifolia L.

Alfred Meebold, Nr. 14024, Dez. 1933

Arctotis angustifolia L.

S. Rehm, (s.n.), 29.9.1946

Arctotis argentea Thunb.

D.S. Hardy, Nr. 652, 20. Sept. 1961

Arnoseris minima (L.) Schweigg. & Korte

E. Dörr, (s.n.), 24.8.1984

Arnoseris minima (L.) Schweigg. & Korte

O. Angerer, (s.n.), 25.6.1986

Atrichoseris platyphylla A.Gray

Alma L. Moldenke and Harold N. Moldenke, Nr. 30818, 30.04.1976

Babcockia platylepis (Webb) Boulos

L. Boulos, (s.n.), 24.06.1962, (B)

Babcockia platylepis (Webb) Boulos

Herbar Kurt Faber, (s.n.), 11. Mai 1988, (B)

Berkheya fruticosa (L.) Ehrh.

A. A. Schmidt, Nr. 212, Okt. 1936

Berkheya fruticosa (L.) Ehrh.

S. Rehm (?), (s.n.), 30.09.1946

Calycoseris wrightii A.Gray

B. L. Turner, Nr. 5751, 8.4.1968

Catananche caerulea L.

Sellmair, Nr. 122, 18.8.1988

Catananche caerulea L.

F. Tegel, Achänen aus den Systembeeten des Bot. Gartens München, 04.11.1998

Catananche lutea L.

Malato-Belize, J. A. Guerra, Nr. 11973, 9. Mai 1973

Centratherum punctatum Cass. *subsp. punctatum*

Z.A. Trinta 519 & B. Fromm 1595, Nr. 29543 (?), 26.3.1964

Cephalorrhynchus picridiformis (Boiss.) Tuisl

D. Podlech, Nr. 15923, 25.7.1969

Chaetadelpa wheeleri A.Gray

Victor Duran, Nr. 3486, 16.6.1933, (B)

Chaetoseris hastata (Wall. ex DC.) C. Shih

J.D. Hook, Nr. 26496, (s.d.)

Chlorocrepis staticifolia (All.) Griseb.

R. Grützmann, (s.n.), 16.7.1952

Chondrilla juncea L.

F. Schuhwerk, Nr. 93/498, 1.9.1993

Cicerbita alpina (L.) Wallr.

J. Bornmüller, (s.n.), ? 1930, (B)

Cicerbita alpina (L.) Wallr.

H. Roessler, Nr. 3020, 10.8.1960

Cicerbita bourgaei (Boiss.) Beauverd

Samensammlung, Nr. 4348, (B)

Cicerbita floridana (L.) Wallr.

Appel, (s.n.), 23.9.1926, (B)

Cicerbita pancicii (Vis.) Beauverd

P. Orendi, (s.n.), 19.7.1970

Cicerbita plumieri (L.) Kirschl.

H. Merxmüller & B. Zollitsch, Nr. 25878, 30.07.1970

Cichorium bottae Deflers

D. Podlech, Nr. 36237, 3.10.1981

Cichorium calvum Sch.Bip. ex Asch. in Schweinf.

Lindenbein, (s.n.), Juni 1957

Cichorium calvum Sch.Bip. ex Asch. in Schweinf.

M. Salim, (s.n.), 5.6.71, (Achänen aus der Kapsel „10757-58/59“ entnommen)

Cichorium endivia L.

Gartensämereien "Winterendivien - Jeti"

Cichorium endivia L. *subsp. divaricatum* (Schousb.) P.D.Sell

W. Lippert, Nr. 24989, 4.7.1989

Cichorium endivia L. *subsp. endivia*

(in imper. Marocano), (s.n.), 1819(?)

Cichorium intybus L.

Gartensämereien "Chicoree - Pegasus"

Cichorium intybus L. *subsp. glabratum* (C.Presl) Wagenitz & Bedarff

H. Ross, Nr. 645, Juli 1908

Cichorium intybus L. *subsp. intybus*

K. Werner, P. Reichel, (s.n.), 14.8.1962

Cichorium intybus L. *subsp. intybus*

F. Tegel, Nr. 000715-1, 15.7.2000, (privat)

Cichorium spinosum L.

Herbarium Regium Monacense Athen, Berger (ohne weitere Angaben)

Crepidiastrum lanceolatum (Houtt.) Nakai

M. Togashi, (s.n.), 12. Jan. 1976

Crepis biennis L.

W. Lippert, (s.n.), 1.9.1963

Crepis capillaris (L.) Wallr.

R. Bochter, (s.n.), 29.7.1977

Crepis flexuosa (Ledeb.) C.B. Clarke

P. Poljakov, (s.n.), 13.8.1960, (B)

Crepis nana Richardson

C. A. Purpus, Nr. 5202, Sept. 1897

Crepis rubra L.

Kult. Im Bot. Gart. München, 1997

Crepis sancta (L.) Bab. *subsp. nemausensis* (Gouan) Thell.

H. Merxmüller, Nr. 17008, 13.5.1951

Crepis sibirica L.

A. K. Skvortsov, (s.n.), 10.9.1963

Dendroseris berteriana (Decne.) Hook. & Arn.

B. Sparre, Nr. 255, 28.2.1955, (CONC) 18797

Dendroseris litoralis Skottsbo.

T. F. Stuessy & R. W. Sanders, Nr. 5151, 13.2.1980, (CONC) 52851

Dendroseris litoralis Skottsbo.

J. & G. Grau, Nr. CH-75218, 7.10.1976

Dendroseris macrantha (Bertero ex Decne.) Skottsbo.

T. F. Stuessy & R. W. Sanders 5149, 12.2.1980, (CONC) 52849

Dendroseris macrophylla D. Don

H. Weber, (s.n.), 1934/6?, (CONC) 26672

Dendroseris micrantha (Bertero ex Decne.) Hook. & Arn.

H. Behn, (s.n.), 18.3.1935, (CONC) 21602

Dendroseris micrantha (Bertero ex Decne.) Hook. & Arn.

T. F. Stuessy & R. W. Sanders, Nr. 5169-C, 14.2.1980, (CONC) 52871

Dendroseris neriifolia (Decne.) Hook. & Arn.

T. Stuessy & D. Crawford, Nr. 6308-B, 20.1.1984, (CONC) 73961

Dendroseris pinnata (Bertero ex Decne.) Hook. & Arn.

H. Weber, (s.n.), Okt. 1936, (CONC) 21607

Dendroseris pruinata (Johow) Skottsbo.

T. F. Stuessy & R. W. Sanders, Nr. 5108, 06.2.1980, (CONC) 52815

Dendroseris pruinata (Johow) Skottsbo.

T. F. Stuessy & R. W. Sanders, Nr. 5108, 6.2.1980, (M)

Dubyaea hispida (D. Don) DC.

leg. J. Poelt, (s.n.), 15. 9./10. 1962 (?)

Elephantopus scaber L. var. *plurisetus* O.Hoffm.
D. B. Fanshawe, Nr. F. 8604, 11.5.1964

Epilasia acrolasia (Bunge) C.B.Clarke
O. Anders, Nr. 8388, 16.4.1972, (MSB)

Epilasia hemilasia (Bunge) C.B.Clarke
D. Podlech, Nr. 30910a, 10.5.1978, (MSB)

Epilasia mirabilis Lipsch.
O. Anders, Nr. 6012, 1.5.1971, (MSB)

Epilasia mirabilis Lipsch.
D. Podlech, Nr. 20525, 22.4.1971, (MSB)

Erato polymnioides DC.
Robert Merrill King & Frank Almeda, Nr. 7737, 21.1.1979

Garhadiolus angulosus Jaub. & Spach
D. Podlech, Nr. 18332, 7.6.1970, (MSB)

Geropogon hybridus (L.) Sch.Bip.
H. Ross, Nr. 258, Mai-Juni 1901

Glyptopleura marginata D.C.Eaton
C. A. Purpus, Nr. 5821, Mai-Okt. 1898

Glyptopleura marginata D.C.Eaton
Steve Boyd, Nr. 1568, 31.3.1986

Glyptopleura setulosa A.Gray
S. B. & W. F. Parish, San Bernardino, Nr. 1263, Mai 1882

Gundelia tournefortii L.
D. Podlech & K. Jarmal, Nr. 29765, 3.5.1977, (MSB)

Hedypnois arenaria (Schousb.) DC.
R. Vogt Nr. 10250 & Ch. Oberprieler Nr. 4698, 25.04.1993, (B)

Hedypnois arenaria (Schousb.) DC.
Porta & Rigo, No 620, (?) 1895

Hedypnois cretica (L.) Dum.Cours.
I. & H. Hertel, Nr. 19191, 21.4.-2.5.1978

Hedypnois rhagadioloides (L.) F.W.Schmidt
R. Vogt Nr. 14145 & Ch. Oberprieler Nr. 8454, 04.05.1995, (B)

Helminthotheca echioides (L.) Holub
Merxmüller, Nr. 17510, Sept. 1937

Heteracia epapposa (Regel & Schmalh.) Popov
D. Podlech, Nr. 20516, 22.4.1971

Heteracia szovitsii Fisch. & C.A.Mey.
P. Sintenis, Nr. 76, 26.4.1900

Heteroderis pusilla (Boiss.) Boiss. var. *pusilla*
K. H. Rechinger, (s.n.), 20.VI.1962

Hieracium fulvipes Wedd.
H. Sleumer, Nr. 3935, 9.2.53

Hieracium incisum Hoppe subsp. *incisum*
W. Lippert, Nr. 03084, 24.7.63

Hieracium microcephalum Sch.Bip. var. *microcephalum*
Lazaro J. Novara, Nr. 7572, 28.1.1988

Hieracium piloselloides Vill.
F. Schuhwerk, Nr. 94/86, 9.6.1994

Hieracium sparsum Friv. subsp. *sparsum*
W. Lippert, Nr. 20736, 22.6.1985

Hispidella hispanica Barnadez ex Lam.
Alexandrino de Matos et Pimenta, Nr. 12958, 16.7.1974

Hispidella hispanica Barnadez ex Lam.
A. Segura Zubizarreta, Nr. 8.996, 24.7.1974

Hololeion krameri (Franch. & Sav.) Kitam.
J. Ohwi & Koyama, Nr. 1112 (?), 16.10.1954, (B)

Hololeion krameri (Franch. & Sav.) Kitam.
B. Krug, Nr. 784 (?), (?) 1919, (B)

Hololeion krameri (Franch. et. Sav.) Kitam.
M. Tagawa, Nr. 8704, 29.9.1963

Hymenonema graecum (L.) DC.
U. Jäth, (s.n.), 29.9.1989, (B)

Hymenonema graecum (L.) DC.
Chr. Leonis, (s.n.), 3.VI.1898

Hymenonema laconicum Boiss. & Heldr.
H. Zahn, (s.n.), 15.5.-5.6.1896

Hyoseris radiata L. subsp. *radiata*
H. Merxmüller & Wiedmann, Nr. 17427, 8.4.1952

Hypochoaeris acaulis (Remy) Britton
J. u. G. Grau, Nr. 1534, 29.3.1975

Hypochoaeris achyrophorus L.
Merxmüller & Wiedmann, Nr. 17435, 23.7.1951

Hypochoaeris achyrophorus L.
J. Sellmair, (s.n.), Mai 1978

Hypochoaeris brasiliensis (Less.) Benth. & Hook. ex Griseb.
H. Merxmüller, Nr. 473, 1.12.1957

Hypochaeris brasiliensis (Less.) Benth. & Hook. ex Griseb.
J.E. Montes, Nr. 13.021, 27.10.1952

Hypochaeris cretensis (L.) Bory & Chaub.
D. Podlech, (s.n.), 14.-18. Mai 1967

Hypochaeris glabra L.
S.W. Leonard & A.E. Radford, Nr. 1248, 4.6.68

Hypochaeris glabra L.
W. Lippert, Nr. 26485, 28.08.1992

Hypochaeris maculata L.
H. Hertel, (s.n.), 1.7.1963

Hypochaeris meyeniana (Walp.) Griseb.
T. Feuerer, N. Höhne & R. Gerstmeier, Nr. 5511, 13.3.1981

Hypochaeris odorata (Poepp. & Endl.) Benth. & Hook.
F. W. Neger, (s.n.), (?) 1897

Hypochaeris oligocephala (Svent. & Bramwell) Lack
kultiviert im Bot. Garten München, Beleg vom 29.06.(19)76

Hypochaeris radicata L.
Joseph P. Tracy, Nr. 12429, 31.5.1933

Hypochaeris radicata L.
H.-J. Tillich, Nr. 3525, 13.09.1997, (MSB) 61725

Hypochaeris radicata L.
Alfred Meebold, Nr. 241, Okt. 1928

Hypochaeris robertia Fiori
H. Merxmüller & J. Grau, Nr. 20468, 8.8.1965

Hypochaeris scorzonerae (DC.) F.Muell.
Grau, Kultur-Nr.: Hyp-7

Hypochaeris sessiliflora Humb. & Bonpl. & Kunth
Erica Heinrichs, Nr. 644, 27.3.1937

Hypochaeris spathulata (Remy) Reiche
H. Merxmüller, (s.n.), 21.12.1968

Hypochaeris tenuiflora (Boiss.) Boiss.
I. Dörfler, Nr. 1076, 25.7.1904

Hypochaeris thrincioides (Remy) Reiche
M. Rosas, Nr. 1779, 22.12.1987

Hypochaeris uniflora Vill.
H. Zöttl, Nr. 17450, 15.7.1947

Hypochaeris uniflora Vill.
H. Hertel, (s.n.), 13.8.63

- Hypochoeris variegata* (Lam.) Baker
A. L. Cabrera y H. A. Fabris, Nr. 14936, 20.11.1962
- Ixeridium dentatum* (Thunb.) Tzvelev
H. Koyama, Nr. 1673, 2.6.1963
- Ixeridium gracile* (DC.) Pak & Kawano
Hagen, Nr. 26493, Aug. 1881
- Ixeris chinensis* (Thunb.) Nakai
H. Hertel, Nr. 22496, 10.6.1980
- Ixeris chinensis* (Thunb.) Nakai
T. Tanaka & Y. Shimada, (s.n.), 9.4.1932
- Ixeris podlechii* Rech.f.
D. Podlech, Nr.30632, 10.4.1978
- Ixeris repens* (L.) A.Gray
N. Maruyama & K. Okamoto, Nr. 1607, 29.10.1957
- Koelpinia chrysoglochis* Rech.f.
K. H. Rechinger, Nr. 8728, 24. III. 1957
- Koelpinia linearis* Pall.
D. Podlech, Nr. 35509, 28.3.1981, (MSB)
- Koelpinia macrantha* Winkl.
D. Podlech, Nr. 11414, 19.6.1965
- Koelpinia tenuissima* Pavl. & Lipsch.
K. H. Rechinger, Nr. 55763, 26.5.1977
- Koelpinia turanica* Vassilcz.
V. V. Nikitin & I. A. Ivanov, (s.n.) , 25.5.1974 (kyrillisch)
- Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake var. *biflora*
G. Anoh, (s.n.), Ende Mai 1930, (B)
- Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake var. *biflora*
Alfred Meebold, Nr. 9112, Juni 1930
- Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake var. *biflora*
Eric A. Bourdo, Jr., Nr. 28,541, 2.6.1974
- Krigia biflora* (Walter) S.F.Blake var. *viridis* (Standley) K.J.Kim
Frère Arsène et autres, Nr. 19164, 28.7.1927, (B)
- Krigia cespitosa* (Raf.) K.L.Chambers f. *cespitosa*
J. R. Massey & H. F. Massey, Nr. 3962, 18.5.1974
- Krigia cespitosa* (Raf.) K.L.Chambers f. *gracilis* (DC.) K.J.Kim
H. James Price & Konrad Bachmann, (s.n.), 17.4.1978, (B)
- Krigia montana* (Michx.) Nutt.
Torr. & Gray (?), Nr. 2459i, (s.d.)

Krigia montana (Michx.) Nutt.
Hiltmore Herbarium, Nr. 4098g, 11.9.1909, (B)

Krigia occidentalis Nutt.
J. Reverchon, Nr. 24594, März ?

Krigia virginica (L.) Willd.
Virginus H. Chase, Nr. 8699, 29.5.1947

Krigia virginica (L.) Willd.
Alfred Meebold, Nr. 18934, Juni 1935

Krigia wrightii (A.Gray) K.L.Chambers ex K.J.Kim
H. James Price, (s.n.), 17.4.1978, (B)

Lactuca georgica Grossh.
H. Akhani, Nr. 12054, 21.8.1995, (MSB)

Lactuca graminifolia Michx.
Alfred Meebold, Nr.26891, Juni 1940

Lactuca perennis L.
D. Podlech, Nr. 23545, 2.7.1972, (MSB)

Lactuca perennis L.
F. Tegel, Nr. 990623-4-5, 23.6.1999, (privat)

Lactuca sativa L.
C. Haussknecht, (s.n.), ? 1895, (B)

Lactuca sativa L.
Gartensämereien, „Schnittsalat, Gelber runder“

Lactuca sativa L.
Herbar Baschant, (s.n.), Aug. 1936, (B)

Lactuca virosa L.
E. Krach, Nr. 1046, 6.8.1977

Lactuca virosa L.
F. Tegel, Achänen aus den Systembeeten des Bot. Gartens München, 23.7.1999

Lactucella undulata (Ledeb.) Nazarova
D. Podlech, Nr. 21035, 27.4.1971, (MSB)

Lactusonchus webbii (Sch.Bip.) Svent.
Kultiviert im Bot. Gart. München, Juni 1977, Bogen 1

Lagedium sibiricum (L.) Sojak
Paavo S. Jokela, (s.n.), 11.8.1964

Lagedium sibiricum (L.) Sojak
F. Karo, Nr. 240, ? 1889, (B)

Lagedium tataricum (L.) Sojak
I. Schiraevsky, (s.n.), 28.6.1905

Lagedium tataricum (L.) Sojak
V. Zaposchi, (s.n.), 9.7.1963

Lapsana communis L.
P. Döbbeler, Nr. 457, 13.7.1977

Lapsana communis L.
F. Tegel, Nr. 990628-1, 28.6.1999, (privat)

Lapsana communis L.
Plachter, (s.n.), Sommer 1982

Lapsanastrum apogonoides (Maxim.) Pak & K.Bremer
J. Ohwi, Nr. 152 (?), 7.5.1951, (B)

Lapsanastrum humile (Thunb.) Pak & K.Bremer
Maximowicz, (s.n.), ? 1862

Lapsanastrum humile (Thunb.) Pak & K.Bremer
J. Ohwi, Nr. 161, 5.5.1951, (B)

Lapsanastrum humile (Thunb.) Pak & K.Bremer
B. Krug, Nr. 36, ? 1919, (B)

Lapsanastrum uncinatum (Stebbins) Pak & K.Bremer
Y. Tateishi & M. Togashi, (s.n.), 22.4.1973

Launaea acanthodes (Boiss.) Kuntze *subsp. tomentella* (Rech. f.) N.Kilian
D. Podlech, Nr. 32489, 2.9.1978

Launaea acaulis (Roxb.) Babc. ex Kerr
R.F. Hohenacker, (s.n.), ? 1847

Launaea angustifolia (Desf.) Kuntze *subsp. angustifolia*
D. Podlech, Nr. 38558, 3.6.1984, (MSB)

Launaea angustifolia (Desf.) Kuntze *subsp. arabica* (Boiss.) N. Kilian
D. Podlech, Nr. 35560, 30.3.1981, (MSB)

Launaea arborescens (Batt.) Murb.
F. Tegel, Nr. 990422-23, 22.4.1999, (privat)

Launaea brunneri (Webb) Amin ex Boulos
Brunel, Nr. 2369, ? 1975, (B)

Launaea capitata (Spreng.) Dandy
D. Podlech, Nr. 40402, 10.4.1986, (MSB)

Launaea cervicornes (Boiss.) Font Quer & Rothm.
Herbarium Schreber, Forsk. (?), Nr. 27504, (s.d.)

Launaea cervicornes (Boiss.) Font Quer & Rothm.
Gros, (s.n.), 30.5.1935, (B)

Launaea cornuta (Hochst. ex Oliv. & Hiern) C.Jeffrey
R. Endlic, Nr. 293, März 1909

Launaea gorgadensis (Bolle) N.Kilian
N. Kilian Nr. 3174 & T. Leyens, 14.1.1994, (B)

Launaea hafunensis Chiov.
Kazmi, Elmi, Nahamoud, Suliman, Nr. 231, 26.12.77

Launaea lanifera Pau
D. Podlech, Nr. 41021, 17.4.1986, (MSB)

Launaea massauensis (Fresen.) Sch.Bip. ex Kuntze
Al-Gifni, (s.n.), 1989/ 28.3.1990 (?), (B)

Launaea polydichotoma (Ostenf.) Amin ex N.Kilian
G. Merzbacher, Nr. 428, Anfangs und Mitte Juni 1903 (?)

Launaea pumila (Cav.) Kuntze
Willkommi, (s.n.), Jul. 1858

Launaea pumila (Cav.) Kuntze
Diez y Sanchez Rodriguez, (s.n.), 29.6.1988

Launaea pumila (Cav.) Kuntze
E. Bayer, J. Grau, G. Lopez. G., (s.n.), 19.5.1983

Launaea spinosa (Forssk.) Sch. Bip. ex Kuntze
W. Schimper, (s.n.), 8. Jun. 1835

Leontodon autumnalis L.
W. Lippert, Nr. 27321, 17.8.1996

Liabum asclepiadeum Sch.Bip.
Pater Cornelius Vogl O.S.B., Nr. A 440, ? 1939

Liabum asclepiadeum Sch.Bip.
B. & F. Oberwinkler, Nr. 1450, 24.01.1969

Liabum bourgeau Hieron.
H. Förther, Nr. 2441, 25.4.1989

Lychnophora rosmarinifolia Mart.
G. Hatschbach et al., Nr. 66501, 19.3.1997

Lygodesmia aphylla (Nutt.) DC.
Paul O. Schallert, Nr. 103 (?), 14.5.55

Lygodesmia aphylla (Nutt.) DC.
Paul Schallert, Nr. 103 (?), 14.5.55, (B)

Lygodesmia grandiflora (Nutt.) Torr. & A. Gray
E.J. Palmer, Nr. 13591, 13.5.1981, (B)

Lygodesmia juncea (Pursh) Hook.
J.F. Brenckle, (s.n.), Juli 1910

Lygodesmia juncea (Pursh) Hook.
A. Meebold, Nr. 12271, Juli 1935

Lygodesmia texana (Torr. & A. Gray) Greene ex Small
Geo. L. Fisher, Nr. 49087, 10.8.1949, (B)

Malacothrix californica DC.
Lewis S. Rose, Nr. 36284, 10.5.1936, (B)

Malacothrix californica DC.
C. A. Purpus, Nr. 5003, April 1897

Malacothrix glabrata A.Gray
W. J. Dress, Nr. 3193, 26.4.1951

Malacothrix saxatilis (Nutt.) Torr. & A.Gray
E. Ethel Tracy, (s.n.), 30. 7.1924

Microseris laciniata (Hook.) Sch.Bip.
W. N. Suksdorf, (s.n.), 17.7.1886

Microseris lanceolata (Walp.) Sch.Bip.
H. Hertel, Nr. 31725, 1.-3.3.1985

Microseris pygmaea D.Don.
C. Jiles, Nr. 5999, 21.9.1972

Munnozia hastifolia (Poepp. & Endl.) Rob. & Brettell
Ramon Ferreyra, Nr. 976, 13.8.1946

Munnozia senecionidis Benth.
T. Feuerer, Nr. 4525a, 18.6.1980

Munnozia senecionidis Benth.
Robert Merrill King and Frank Almeda, Nr. 7906, 31.1.1979

Munzothamnus blairii (Munz & I.M.Johnst.) P.H.Raven
Arthur Menzies, (s.n.), 8.9.1966, (B)

Mycelis muralis (L.) Dumort.
J. Sellmair, (s.n.), 20.7.1981

Nabalus albus (L.) Hook.
A. Bresinsky, (s.n.), 16.9.1967

Nabalus albus (L.) Hook.
C. A. Purpus, Nr. 265 (?), August 1891

Nothocalais alpestris (A.Gray) K.L.Chambers
H. Merxmüller, Nr. 25486, 30.8.1969 <Originalbeleg, nicht die kultivierten Exemplare!>

Nothocalais troximoides (A.Gray) Greene
W. N. Suksdorf, (s.n.), April/Mai 1886

Notoseris henryi (Dunn) C.Shih
W. T. Tsang, Nr. 20729, 2-30. Nov. 1932, (B)

Paranephelius uniflorus Poepp. & Endl.
Th. Herzog, Nr. 1840, März 1911

Paraprenanthes sororia (Miq.) C. Shih
H. Merxmüller, August 1969, Nr. 26542, kult., 8.7.1970

Phalacroseris bolanderi A. Gray
S. N. Hildebrand, Nr. 1863, (s.d.)

Phitosia crocifolia (Boiss. & Heldr.) Kamari & Greuter
De Heldreich Herbarium, (s.n.), Juli 1897, (B)

Picris hieracioides L.
F. Schuhwerk, Nr. 84/562, 28.9.1984

Picris hieracioides L.
F. Tegel, Aufsammlungen von Achänen für Jugendstadienuntersuchungen, 2000

Picris sinuata (Lam.) Lack
Lack, Nr. 93, cult in horto botanica beroliensi, (B)

Picrosia longifolia D. Don
P. G. Lorentz, Nr. 99 (?), Juni-Dez. 1874

Pinaropappus roseus (Less.) Less.
Walther Schumann, Nr. 25 (?), (?) 1884

Piptocarpha macropoda (DC.) Baker
J. M. S. Nunes, J. Stutts & N. MacLeish, Gerald Smith, Nr. 968, 30.9.1980

Platycarpha carlinoides Oliv. & Hiern
Sabine Bleissner, Nr. 224, 1.5.1963

Prenanthes exigua (A. Gray) Rydb.
Purpus, Nr. 5319, Juni 1897

Prenanthes exigua (A. Gray) Rydb.
I. W. Clokey, Nr. 8189, 21.5.1938, (B)

Prenanthes purpurea L.
C. Schiehlen, Nr. 827, 21.8.94

Pseudelephantopus spicatus (Juss.) Rohr
Herb. martinic., Nr. 25, (s.d.)

Pseudelephantopus spicatus (Juss.) Rohr
B. & F. Oberwinkler, Nr. 14198, 4.1.1969

Pterochaenia stewartii (Hook.f.) R.R. Stewart
K. H. Rechinger, Nr. 29836, 20.5.1965, (B)

Pterochaenia stewartii (Hook.f.) R.R. Stewart
K. H. Rechinger, Nr. 29836, 20.5.1965, (M)

Pterocypsela elata (Hemsl.) C. Shih
The staff of the Bot. Gard., Nr. 72928, 1.9.1972, (B)

Pterocypsela formosana (Maxim.) C. Shih
T. Tanaka and Y. Shimada, Nr. 11025, 11.5.1932, (M)

- Pterocypsela formosana* (Maxim.) C. Shih
T. Tanaka and Y. Shimada, Nr. 11025, 11.5.1932, (B)
- Pterocypsela indica* (L.) C. Shih
R. G. Strey, Nr. 4199, 12.5.62
- Pterocypsela indica* (L.) C. Shih
R. P. Farges, (s.n.), (s.d.), (B)
- Pyrrhopappus carolinianus* (Walter) DC.
R. Dale Thomas, Nr. 65006, 29.5.1979
- Pyrrhopappus grandiflorus* (Nutt.) Nutt.
E. J. Palmer, Nr. 13316, 8.4.1918, (B)
- Pyrrhopappus multicaulis* DC.
J. Reverchon, Nr. 26792, April/Mai (?)
- Pyrrhopappus multicaulis* DC.
Scott Sundberg, Nr. 1125, 4.4.1981
- Pyrrhopappus pauciflorus* (D. Don) DC.
C. G. Pringle, Nr. 26794, 17.7.1904
- Rafinesquia californica* Nutt.
A. L. and H. N. Moldenke, Nr. 30611, 22.4.1976
- Rafinesquia californica* Nutt.
Lewis S. Rose, Nr. 32324 / Nr. 35012 (?), 14.6.1932, (B)
- Rafinesquia neomexicana* A. Gray
P. Davies & D. Lightowers, Nr. 66345, 29.4.1980, (B)
- Rafinesquia neomexicana* A. Gray
Alfred Meebold, Nr. 15353, April 1932
- Reichardia macrophylla* (Vis. & Pancic) Pancic
V. Vašák, (s.n.), 11.7.1975
- Reichardia crystallina* (Sch. Bip.) Bramwell
Kult. im Bot. Gart. München, Kult.-Nr. 1687/71, Beleg vom 22.5.1972
- Reichardia famarae* Bramwell & Kunkel
O. Burchard, Nr. 95, April 1904
- Reichardia gaditana* (Willk.) Cout.
Miguel Sequeira, Nr. 5231, 24.4.1995
- Reichardia intermedia* (Sch. Bip.) Cout.
W. Lippert, Nr. 24206, 22.6.1989
- Reichardia ligulata* (Vent.) Kunkel & Sund.
A. Presinsky, (s.n.), 13.3.1971
- Reichardia picroides* (L.) Roth
H. Roessler, Nr. 4037, 11.4.1962

Reichardia tingitana (L.) Roth
Podlech, Nr. 51791, 18.4.1993, (MSB)

Rhagadiolus stellatus (L.) Gaertn.
E. Bayer, J. Grau, G- Lopez.G, (s.n.), 26.5.1983

Rolandra argentea Rottb.
v. Eggert, Comm. C. Rensch, Nr. 5671, 31.10.1889

Rothmaleria granatensis (Boiss. ex DC.) Font Quer
(?), (s.n.), 3.7.1895

Rothmaleria granatensis (Boiss. ex DC.) Font Quer
Merxmüller & Lippert, (s.n.), 26.5.1969

Rothmaleria granatensis (Boiss. ex DC.) Font Quer
Funk, (s.n.), 28.6.1848

Scariola viminea (L.) F.W.Schmidt
H. Akhani, Nr. 11889, 7.8.1995

Scolymus hispanicus L.
H. Wild, (s.n.), 31.7.1957

Scolymus hispanicus L.
F. Vollmar, (s.n.), Okt. 36

Scolymus maculatus L.
Südspanien, Jaén, 22.VII.1951, leg. Prof. Dr. Werner Rauh, Nr. 70, det. H. Merxmüller, 1952

Scorzonera albicans Coss.
(?), (s.n.), Juni 1901

Scorzonera austriaca Willd.
B. & F. Oberwinkler, (s.n.), 28.5.1972

Scorzonera austriaca Willd. *subsp. bupleurifolia* (Pouzolz) Bonnier
H. Coste, (s.n.), 1. & 25.6.1900

Scorzonera baetica (Boiss.) Boiss.
T. Feuerer, (s.n.), 26.5.1983

Scorzonera baetica (Boiss.) Boiss.
P. Cantó, P. Cubas, C. Pardo & G. Lopez, Nr. 1049 /Nr.13696 (?), (?) 1988

Scorzonera biebersteinii Lipsch.
Hohenacker, (s.n.), (?) 1846

Scorzonera brevicaulis Vahl
A. Dubuis, (s.n.), 22.6.1984

Scorzonera calyculata Boiss.
K. H. Rechinger, Nr. 48461, 28.6.1974

Scorzonera cana (C.A. Mey.) O.Hoffm.
I. & H. Hertel, Nr. 6581, 26.5.-1.6.1966

Scorzonera circumflexa Krasch. & Lipsch.
D. Podlech, Nr. 22448, 22.4.1971

Scorzonera codringtonii Rech.f.
A. Dieterle, Nr. 1374, 25.7.1971

Scorzonera cretica Willd.
K. H. Rechinger fil., Nr. 12749, 9.5.1942

Scorzonera crispatula (Boiss.) Boiss.
G. Sautier, (s.n.), 24.6.1876

Scorzonera crocifolia Sibth. & Sm.
B. Zollitsch, (s.n.), 14.-18.5.1967

Scorzonera divaricata Turcz.
JJ, (s.n.), Aug.(18?)47

Scorzonera doria Degen & Bald.
Antonio Baldacci, Nr. 134, 12.7.1900

Scorzonera ensifolia M.Bieb.
A. Skvortsor, (s.n.), 30.6.1963

Scorzonera eximia Rech.f.
D. Phitos, Nr. 876, 25.5.1963

Scorzonera ferganica Krasch.
D. Podlech, Nr. 21426, 22.5.1971

Scorzonera filifolia Boiss.
Alexeenko, (s.n.), 2.7.1898

Scorzonera graminifolia L.
A. Fernandes, R. Fernandes, A. Matos, Nr. 12609, 11.7.1973

Scorzonera grossheimii Lipsch. & Vassilcz.
K. H. Rechinger, (s.n.), 8.-10.6.1975

Scorzonera hirsuta L.
H. Ross, Nr. 352, Juni 1902

Scorzonera hispanica L.
Gartensämereien "Schwarzwurzeln, Einjährige"

Scorzonera hispanica L.
D. Podlech, Nr. 24500, 11.8.1972

Scorzonera hissarica C. Winkl.
D. Podlech & K. Jarmal, Nr. 30171, 14.5.1977

Scorzonera humilis L.
F. Hiemeyer, (s.n.), (?) 1965

Scorzonera intricata Boiss.
M. Anadi - K.H. Rechinger, Nr. 55142, 3.5.1977

Scorzonera laciniata L.

D. Podlech, Nr. 44077, 27.5.1988, (MSB)

Scorzonera laciniata L.

D. Podlech, Nr. 54622, 17.5.1998, (MSB)

Scorzonera lanata (L.) Hoffm.

H. Merxmüller & Wiedmann, Nr. 17670, 15.4.1954

Scorzonera latifolia (Fisch. & C.A.Mey.) DC.

K. H. Rechinger, Nr. 42926, 6.7.1971

Scorzonera leptophylla (DC.) Krasch. & Lipsch.

K. H. Rechinger, Nr. 46792, 30.5.1974

Scorzonera meshhedensis (Rech.f.) Rech.f.

D. Podlech, Nr. 19326, 13.8.1970

Scorzonera meyeri (C.Koch) Lipsch.

K.H. Rechinger & F. Rechinger, Nr. 6125, 26.-27.7.1948

Scorzonera mollis M.Bieb.

H. Roessler, Nr. 5190, 29.4.1965

Scorzonera mollis M.Bieb.

V. Stříbrný, (s.n.), 13.6.(18?)96

Scorzonera ovata Trautv.

N. I. Vavilov, (s.n.), 8.5.1956

Scorzonera pachycephala Podlech & Rech.f.

D. Podlech, Nr. 21881, 6.6.1971

Scorzonera papposa DC.

K. H. Rechinger, Nr. 12592, 28.5.1957

Scorzonera parviflora Jacq.

Guglia, (s.n.), Mitte Juni 1956

Scorzonera persepolitana Boiss.

K. H. Rechinger, Nr. 46913, 31.V.1974

Scorzonera phaeopappa (Boiss.) Boiss.

K. H. Rechinger, Nr. 13206, 24./25.5.1957

Scorzonera polyclada Rech.f. & Koie

D. Podlech, Nr. 19256, 13.8.1970

Scorzonera purpurea L. subsp. *peristerica* Formanek

W. Lippert, Nr. 18615, 10.7.1982

Scorzonera purpurea L. subsp. *purpurea*

H. Roessler, Nr. 2480, 4.6.1959

Scorzonera pusilla Pall.

Herbar J. Bornmüller, "Flora Rossia merid.", (s.n.), (s.d.), (B)

- Scorzonera pusilla* Pall.
O. Anders, Nr. 8621, 20.4.1972
- Scorzonera pygmaea* Sibth. & Sm.
W. Lippert, Nr. 25495, 14.-16.7.1989
- Scorzonera raddeana* C.Winkl.
D. Podlech, Nr. 21880, 6.6.1971
- Scorzonera ramosissima* DC.
K. H. Rechinger, Nr. 41939, 13.3.1971
- Scorzonera rigida* Aucher in DC.
W. Rechinger, Nr. 43934, 1.8.1971
- Scorzonera rosea* Waldst. & Kit.
Th. Schauer, (s.n.), 22.6.1995
- Scorzonera sericeolanata* (Bunge) Krasch. & Lipsch.
B. Sherbaev, (s.n.), Nr. 73, 25.5.1969, (kyrillisch)
- Scorzonera serpentinica* Rech.f.
K. H. Rechinger, 19256a, 22.6.1958
- Scorzonera songorica* (Kar. & Kir.) Lipsch. & Vassilcz.
A. Dieterle, Nr. 483, 26.6.1970
- Scorzonera tortuosissima* Boiss.
K. H. Rechinger, Nr. 28146, 20.4.1965
- Scorzonera tunicata* Rech.f. & Koie
O. H. Volk, Nr. 2763a, 28.6.52
- Scorzonera undulata* Vahl *subsp. deliciosa* (Guss.) Maire
H. Ross Herbarium Siculum, Nr. 160, Mai 1899
- Scorzonera undulata* Vahl *subsp. undulata*
W. Lippert, Nr. 21937, 14.4.(4)1987
- Scorzonera veratrifolia* Fenzl
K. H. Rechinger, Nr. 10873, 4.-9.7.1957
- Scorzonera villosa* Scop. *subsp. columnae* (Guss.) Nyman
H. Merxmüller & W. Lippert, Nr. 23692, 31.5.1968
- Scorzonera villosa* Scop. *subsp. villosa*
W. Lippert, (s.n.), 2.6.1966
- Scorzonera virgata* DC.
D. Podlech, Nr. 16546, 4.9.1969
- Sonchus acaulis* Dum.Cours.
F. Tegel, Nr. 990505-11, 5.5.1999, (privat)
- Sonchus asper* (L.) Hill
H. Merxmüller, Nr. 17851, August 1933

- Sonchus canariensis* (Sch.Bip.) Boulos
F. Tegel, Nr. 990424-9, 24.4.1999, (privat)
- Sonchus congestus* Willd.
F. Tegel, Nr. 990502-5, 2.5.1999, (privat)
- Sonchus gummifer* Link ex Buch
F. Tegel, Nr. 990501-15, 1.5.1999, (privat)
- Sonchus oleraceus* L.
O. Angerer, (s.n.), 1.10.1984
- Sorosseris pumila* Stebbins
J. Poelt, Nr. 6217, 21.9.1962
- Stebbinsoseris heterocarpa* (Nutt.) K.L.Chambers
K. L. Chambers, Nr. 486, 25.4.1954, (B)
- Stebbinsoseris heterocarpa* (Nutt.) K.L.Chambers
K. L. Chambers, Nr. 417, 24.5.1952, (B)
- Stenosseris graciliflora* (Wall. ex DC.) C.Shih
J. Poelt, (s.n.), 10.9.1962
- Stephanomeria cichoriacea* A.Gray
Alfred Meebold, Nr. 20357, Sept. 1935
- Stephanomeria minor* Nutt.
Alfred Meebold, Nr. 25740, Juli 1938
- Stephanomeria paniculata* Nutt.
Hillebrand, (s.n.), (?) 1863
- Stephanomeria pauciflora* (Torr.) A.Nelson var. *pauciflora*
Lewis S. Rose, Nr. 57097, 23.6.1957
- Stephanomeria spinosa* (Nutt.) Tomb
John Thomas Howell, Gordon H. True, Nr. 45428, 16.9.1968, (B)
- Stephanomeria spinosa* (Nutt.) Tomb
C. A. Purpus Nr. 6410, Mai-Okt. 1898
- Stephanomeria virgata* Benth. subsp. *pleurocarpa* (Greene) Gottlieb
Alfred Meebold, Nr. 20025, Aug. 1935
- Steptorhamphus crambifolius* Bunge
D. Podlech, Nr. 21078, 6.5.1971
- Steptorhamphus persicus* (Boiss.) O. & B.Fedtsch.
K. H. Rechinger, (s.n.), 12.7.1967
- Steptorhamphus tuberosus* (Jacq.) Grossh.
Lippert, (s.n.), 14.-18.5.1967
- Stokesia laevis* (Hill) Greene
R. Dale Thomas, Nr. 82303, 2.10.1982

Stokesia laevis (Hill) Greene
Sandt...(?), (s.n.), 30.8.25

Sventenia bupleuroides Font Quer
Kult. in München, abgenommen Juli 76

Taeckholmia pinnata (L.f.) Boulos
G. Kunkel, Nr. 11111, 15.5.1967

Taeckholmia pinnata (L.f.) Boulos
E. Beck, (s.n.), 27.7.1977

Taraxacum afghanicum Soest
Podlech, Nr. 31448, 30.5.1978

Taraxacum alpinum (Hoppe) Hegetschw. & Heer
A. K. Skvortsov, (s.n.), 23.7.1968

Taraxacum aquilonare Hand.-Mazz.
W. Lippert, Nr. 9605, 13.5.1969

Taraxacum bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz.
A. Dieterle, Nr. 736, 18.7.1970

Taraxacum montanum (C.A.Mey.) DC.
Merxmüller, Nr. 17173, 15.7.1982

Taraxacum officinale Weber in Wiggers
F. Tegel, Nr. 000530-1, 30.5.2000

Taraxacum officinale Weber in Wiggers
F. Tegel, Aufsammlungen von Achänen für Präparationsübungen, 1998

Taraxacum officinale Weber in Wiggers
F. Tegel, Aufsammlungen von Achänen für Jugendstadienuntersuchungen, 2000

Taraxacum serotinum (Waldst. & Kit.) Poir.
W. Greuter, Nr. 13918, 11.7.1976

Taraxacum serotinum (Waldst. & Kit.) Poir.
Merxmüller & B. Zollitsch, Nr. 24437, 12.8.1968

Taraxacum skalinskanum Malecka & Soest
J. Kirschner, (s.n.), 20.5.1985

Taraxacum stenolepium Hand.-Mazz.
J. Štěpánek, (s.n.), 24.-26.6.1985

Thamnoseris lacerata (Phil.) F.Phil.
A. Hoffmann, Nr. SF 11, 29.12.1989, (CONC) 107744

Tolpis barbata (L.) Gaertn.
A. Queiroz, J. Matos, A. Matos, H. Dinis & M.C. Alves, Nr. 11742, 6.7.1971

Tolpis barbata (L.) Gaertn. *subsp. barbata*
H. Merxmüller & Wiedmann, Nr. 17765, 18.8.1962

Tolpis capensis (L.) Sch.Bip.

K. Balkwill & M. J. Cadman, Nr. 2048, 30.09.1984

Tolpis succulenta (Dryand. in Aiton) Lowe

H.-J. Tillich, Nr. 1714, 7.9.1994, (MSB)

Tourneuxia variifolia Coss.

D. Podlech, Nr. 33714, 1.4.1980

Tragopogon afghanicus Rech.f. & Koie

D. Podlech, Nr. 21283, 8.5.1971

Tragopogon badachschanicus Boriss.

H. Roemer, Nr. 313, August 1964

Tragopogon bubthalmoides (DC.) Boiss. var. *bubthalmoides*

K. H. Rechinger, Nr. 42372, 30.6.1975

Tragopogon caricifolius Boiss.

K. H. Rechinger, Nr. 52121, 23.5.1975

Tragopogon coloratus C.A.Mey.

K. H. Rechinger, Nr. 41613, 10.6.1971

Tragopogon pratensis L. subsp. *pratensis*

D. Podlech, (s.n.), Sept. 1984, kultiviert im Bot. Garten München, Kultur-Nr. 84-6, Herbarbeleg vom Sommer 1985

Tragopogon vvedenskyi Popov ex Pavlov

D. Podlech, Nr. 11706, 9.7.1965

Uropappus lindleyi (DC.) Nutt.

Alfred Meebold, Nr. 22331, April 1937

Uropappus lindleyi (DC.) Nutt.

R. D. Worthington, Nr. 21816, 28.3.1993

Urospermum dalechampii (L.) Scop. ex F.W.Schmidt

F. Schuhwerk, Nr. 94/90, 11.6.1994

Vernonia poskeana Vatke & Hildebr.

P. G. Meyer, Nr. 1237, 4.7.1969

Willemetia stipitatus (Jacq.) Dalla Torre in Sonklar & al.

F. Schuhwerk, Nr.89/19, 1.7.1990

Youngia denticulata (Houtt.) Kitam.

N. Maruyama & K. Okamoto, (s.n.), 28.10.1950, (B)

Youngia denticulata (Houtt.) Kitam.

C. Y. Chiao, Nr. 2417, 3.6.1930, (B)

Youngia denticulata (Houtt.) Kitam.

M. Togashi, Nr. MT 7224, 5.11.1972

Youngia japonica (L.) DC.

M. S. Clemens, Nr. 7132, 18.9.37, (B)

Youngia japonica (L.) DC.

Tanaka and Y. Shimada, Nr. 13503, 17.3.1933

Youngia japonica (L.) DC.

B. & F. Oberwinkler, Nr. 14552, 5.2.1969

Youngia serotina Maxim.

I. Dörfler, Nr. 149, Aug. 1898, (B)

Youngia tenuifolia (Willd.) Bab. & Stebbins

V. Sukaczew & H. Poplovskaia, (s.n.), 10.8.1911

Youngia tenuifolia (Willd.) Bab. & Stebbins *subsp. diversifolia* (Ledeb. ex Spreng.) Bab. & Stebbins

G. Merzbacher, Nr. 1213, 30.7.1907

Youngia tenuifolia (Willd.) Bab. & Stebbins *subsp. tenuifolia*

G. Merzbacher, Nr. 620, 17.-25.8.1903

11. Literaturverzeichnis

Die Abkürzung der Zeitschriftentitel erfolgte nach den Normen des "Botanico-Periodicum-Huntianum" (LAWRENCE ET AL., 1968) und "Botanico-Periodicum-Huntianum / Supplementum" (BRIDSON, 1991). Nicht aufgeführt wurden in der Regel die zum Bestimmen der Pflanzen benötigten Florenwerke.

- ASKEROVA, R.K. 1976: The system of the subfamily Cichorioideae Kitam. (Asteraceae). — Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) **61**: 961-963.
- BABCOCK, E.B. 1947: The genus *Crepis*. Part 1 and 2. — Univ. Calif. Publ. Bot. **21-22**: 1-1030.
- BAYER, R.J. & STARR, J.R. 1998: Tribal phylogeny of the Asteraceae based on two non-coding chloroplast sequences, the *trnL* intron and *trnL / trnF* intergenic spacer. — Ann. Missouri Bot. Gard. **85**: 242-256.
- BLACKMORE, S. 1981: Palynology and intergeneric relationships in subtribe Hyoseridinae (Compositae: Lactuceae). — Bot. J. Linn. Soc. **82**: 1-13.
- BLACKMORE, S. 1982: Palynology of subtribe Scorzonnerinae (Compositae: Lactuceae) and its taxonomic significance. — Grana **21**: 149-160.
- BLACKMORE, S. 2000: The palynological compass: the contribution of palynology to systematics. — In: NORDENSTAM B., EL-GHAZALY, G. & KASSAS, M., Wenner-Gren International Series, Vol. 77: Plant systematics for the 21st century. Proceedings from a symposium held at the Wenner-Gren Centre, Stockholm, in September 1998, 161-177. — London: Portland Press.
- BLACKMORE, S. & PERSSON, V. 1996: Palynology and systematics of the Crepidinae (Compositae: Lactuceae). — In: HIND, D.J.N. & BEENTJE, H.J. (eds.), Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994. Vol. 1. 111-122. — Royal Botanic Gardens, Kew.
- BLANCA, G. & DÍAZ DE LA GUARDIA, C., 1985: Avellara, género nuevo de la tribu Lactuceae (Compositae) en la Península Ibérica. — Candollea **40**: 447-458.

- BOULOS, L. 1972: Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., I: introduction et classification. — Bot. Not. **125**: 287-305. — In: BOULOS, L. 1974 : Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., I-VI. Reprinted from Bot. Not., Official publication of the Lund Botanical Society, C.W.K. Gleerup Bokförlag, Lund, Sweden.
- BOULOS, L. 1973: Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., IV: Sous-genre 1. *Sonchus*. — Bot. Not. **126**: 155-196. — In: BOULOS, L. 1974 : Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., I-VI. Reprinted from Bot. Not., Official publication of the Lund Botanical Society, C.W.K. Gleerup Bokförlag, Lund, Sweden.
- BOULOS, L. 1974a: Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., V: Sous-genre 2. *Dendrosonchus*. — Bot. Not. **127**: 7-37. — In: BOULOS, L. 1974 : Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., I-VI. Reprinted from Bot. Not., Official publication of the Lund Botanical Society, C.W.K. Gleerup Bokförlag, Lund, Sweden.
- BOULOS, L. 1974b: Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., VI: Sous-genre 3. *Origosonchus*. Genres *Embergeria*, *Babcockia* et *Taeckholmia*. Species exclusae et dubia. Index. — Bot. Not. **127**: 402-451. — In: BOULOS, L. 1974 : Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., I-VI. Reprinted from Bot. Not., Official publication of the Lund Botanical Society, C.W.K. Gleerup Bokförlag, Lund, Sweden.
- BREMER, K. 1993: New Subtribes of the Lactuceae (Asteraceae). *Novon* **3**: 328-330.
- BREMER, K. 1994: Asteraceae. Cladistics & classification. — Portland, Oregon: Timber Press.
- BREMER, K. 1996: Major clades and grades of the Asteraceae. — In: HIND, D.J.N. & BEENTJE, H.J. (eds.), *Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994. Vol. 1. 1-7.* — Royal Botanic Gardens, Kew.
- BRIDSON, G.D.R. (ed.) 1991: *Botanico-Periodicum-Huntianum / Supplementum (B-P-H/S)*. — Pittsburg: Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie Mellon University.
- BRUMMITT, R.K. & POWELL, C.E. 1992: *Authors of Plant Names*. — Royal Botanic Gardens, Kew

- CARLQUIST, S. 1967: Anatomy and systematics of *Dendroseris* (sensu lato). — *Brittonia* **19**: 99-121.
- CARLQUIST, S. 1976: Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. — *Aliso* **8**: 465-492.
- CERBAH, M., SOUZA-CHIES, T., JUBIER, M.F., LEJEUNE, B. & SILJAK-YAKOVLEV, S. 1998: Molecular phylogeny of the genus *Hypochaeris* using Internal Transcribed Spacers of nuclear rDNA: Interference for Chromosomal Evolution. — *Molec. Biol. Evol.* **15**: 345-354.
- CHROMA-GESELLSCHAFT SCHMID & CO. 1962: Ausgewählte Färbemethoden für Botanik, Parasitologie, Zoologie. — Stuttgart-Untertürkheim.
- CRAWFORD, D.J., SANG, T., STUESSY, T.F., KIM, S.-C. & SILVA O., M. 1998: *Dendroseris* (Asteraceae: Lactuceae) and *Robinsonia* (Asteraceae: Senecioneae) on the Juan Fernandez Islands: similarities and differences in biology and phylogeny. — In: STUESSY, T.F. & ONO, M. (eds.), *Evolution and speciation of island plants*, 97-119. — Cambridge: Cambridge University Press.
- CRONQUIST, A. 1977: The Compositae revisited. *Brittonia* **29**: 137-153.
- DEVORE, M.L. & STUESSY, T.F. 1995: 3. The Place and Time of Origin of the Asteraceae, with additional comments on the Calyceraceae and Goodeniaceae. — In: HIND, D.J.N., JEFFREY, C. & POPE, G.V. (eds.), *Advances in Compositae Systematics*, 23-40. — Royal Botanic Gardens, Kew.
- DITTRICH, M. 1968: Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen, Teil 1 & 2. — *Bot. Jahrb. Syst.* **88**: 70-162.
- DITTRICH, M. 1969: Anatomische Untersuchungen an den Früchten von *Carthamus* L. und *Carduncellus* Adans. (Compositae). — *Candollea* **24**: 263-277.
- DITTRICH, M. 1970: Morphologische und anatomische Untersuchungen an Früchten der Carduinae (Compositae), I: Morphologischer Teil. — *Candollea* **25**: 45-67.
- FEUER, S., & TOMB, A.S. 1977: Pollen morphology and detailed structure of family Compositae, tribe Cichorieae. II. Subtribe Microseridinae. — *Amer. J. Bot.* **64**: 230-245.
- GRAU, J. 1980: Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung, *Mitt. Bot. Staatssamml. München* **16**: 269-332.

- GRIEßL, I. 1980: Karpologische Untersuchungen an Lactuceae, Zulassungsarbeit -
Wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt an den Gymnasien in Bayern
(unpubl.)
- HOFFMANN, O. 1894: Compositae. — In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (eds.), Die
natürlichen Pflanzenfamilien, 4(5). Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann,
87-391.
- ISAWUMI, M.A. 1999: Floral microcharacters and taxonomy of the tribe Vernonieae:
Asteraceae (excluding *Vernonia* Schreb.) in West Africa. — Feddes Repert.
110: 359-374.
- JANSEN, R.K., MICHAELS H.J. & PALMER, J.D. 1991a: Phylogeny and character
evolution in the Asteraceae based on chloroplast DNA restriction site
mapping. — Systematic Botany **16**: 98-115.
- JANSEN, R.K., WALLACE, R.S., KIM, K.-J. & CHAMBERS, K.L. 1991b: Systematic
implications of chloroplast DNA variation in the subtribe Microseridinae
(Asteraceae: Lactuceae). — Amer. J. Bot. **78**: 1015-1027.
- JANSEN, R. K., MICHAELS, H.J., WALLACE, R.S., KIM, K.-J., KEELEY, S.C., WATSON, L.E.
& PALMER, J.D. 1992: Chloroplast DNA variation in the Asteraceae:
phylogenetic and evolutionary implications. — In: SOLTIS, P.S., SOLTIS, D.E. &
DOYLE, J.J. (eds.), Molecular systematics of plants, 252-279. — New York:
Chapman & Hall.
- JEFFREY, C. 1966: Notes on *Compositae* I: The *Cichorieae* in East Tropical Africa. —
Kew Bull. **18**: 427-486.
- JEFFREY, C. 1977: Corolla forms in *Compositae* - some evolutionary and taxonomic
speculations. — In: HEYWOOD, V.H., HARBORNE, J.B. & TURNER, B.L. (eds.),
The Biology and Chemistry of the *Compositae*, Vol. 1, 111-118. — London:
Academic Press.
- JEFFREY, C. 1978: *Compositae*. — In: HEYWOOD, V.H., Flowering Plants of the World,
263-268. — Oxford, London, Melbourne: Oxford University Press.
- JUSSIEU, A., DE 1789: *Genera Plantarum*. — Paris: VIDUA HERISSANT & THEOPHILUS
BARROIS.
- KAMARI, G. & GREUTER, W. 2000: *Phitosia*, a new genus for *Crepis crocifolia*
(*Compositae*, *Cichorieae*), a local endemic of Mount Taigetos (Greece) . —
Bot. Chron. **13**: 11-36.

- KIERS, A.M., MES, T.H.M., VAN DER MEIJDEN, R. & BACHMANN, K. 1999: Morphologically defined *Cichorium* (Asteraceae) species reflect lineages based on chloroplast and nuclear (ITS) DNA data. — *Syst. Bot.* **24**: 645-659.
- KILIAN, N. 1997: Revision of *Launaea* Cass. (*Compositae*, *Lactuceae*, *Sonchinae*). — *Englera* **17**: 1-478.
- KIM, K.-J. & MARBY, T.J. 1991: Phylogenetic and evolutionary implications of nuclear ribosomal DNA variation in dwarf dandelions (*Krigia*, Lactuceae, Asteraceae). — *Pl. Syst. Evol.* **177**: 53-69.
- KIM, K.-J., JANSEN, R.K. & TURNER, B.L. 1992a: Evolutionary implications of interspecific chloroplast DNA variation in dwarf dandelions (*Krigia*; Asteraceae). — *Amer. J. Bot.* **79**: 708-715.
- KIM, K.-J. & TURNER, B.L. 1992b: Systematic overview of *Krigia* (Asteraceae-Lactuceae). — *Brittonia* **44**: 173-198.
- KIM, K.-J. & TURNER, B.L. 1992c: Phylogenetic and evolutionary implications of interspecific chloroplast DNA variation in *Krigia* (Asteraceae-Lactuceae). — *Syst. Bot.* **17**: 449-469.
- KIM, K.-J. & JANSEN, R.K. 1994: Comparison of phylogenetic hypotheses among different data sets in dwarf dandelions (*Krigia*, Asteraceae): additional information from internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA. — *Pl. Syst. Evol.* **190**: 157-185.
- KIM, S.-C. & CRAWFORD, D.J. 1996: Phylogenetic relationships among the genera of the subtribe Sonchinae (Asteraceae): Evidence from ITS Sequences. — *Syst. Bot.* **21**: 417-432.
- KIM, S.-C., CRAWFORD, D.J., FRANCISCO-ORTEGA, J. & SANTOS-GUERRA, A. 1999: Adaptive radiation and genetic differentiation in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in the Canary Islands. — *Pl. Syst. Evol.* **215**: 101-118.
- KIRSCHNEROVÁ, L. & KIRSCHNER, J. 1996: A nomenclatural and taxonomic account of *Willemetia* (Compositae, Lactuceae, Crepidinae). — *Taxon* **45**: 627-630.
- KITAMURA, S. 1941: *Hololeion*, a new genus of the Compositae. *Acta Phytotax. Geobot.* **10**: 298-305.

- KOOPMAN, W.J.M., GUETTA, E., VAN DE WIEL, C.C.M., VOSMAN, B. & VAN DEN BERG, R.G. 1998: Phylogenetic relationships among *Lactuca* (Asteraceae) species and related genera based on ITS-1 DNA sequences. — Amer. J. Bot. **85**: 1517-1530.
- LACK, H.W. 1974: Die Gattung *Picris* L., sensu lato, im ostmediterran-westasiatischen Raum. — Dissertationen der Universität Wien **116**.
- LACK, H.W. 1977: *Picris sinuata* (Lam.) Lack, comb. nova (Asteraceae, Lactuceae), eine verkannte Art aus Nordafrika. — Willdenowia **8**: 49–65.
- LACK, H.W. 1978: Die Gattung *Heywoodiella* Svent. & Bramw. (Asteraceae, Lactuceae). — Willdenowia **8**: 329–339.
- LACK, H.W. 1981: Die Lactuceae (Asteraceae) der azorischen Inseln. — Willdenowia **11**: 211–247.
- LACK, H.W., SACK, G. & BACHMANN, K. 1978: The genome of *Dendroseris litoralis*, an arboreal insular endemic of the tribe Lactuceae (Asteraceae). — Beitr. Biol. Pflanzen **54**: 425-441.
- LACK, H.W., ERN, H. & STRAKA, H. 1980: Die Gattung *Rothmaleria* Font Quer (Asteraceae, Lactuceae). — Willdenowia **10**: 37–49.
- LANDER, N.S. 1976: *Actites*, A new genus of Compositae from Australia. — Telopea **1**: 129 – 135.
- LAWRENCE, G.H.M., BUCHEIM, A.F.G., DANIELS, G.S. & DOLEZAL, H. (eds.) 1968: Botanico-Periodicum-Huntianum (B-P-H). — Pittsburg. Pa.: Hunt Botanical Library.
- LESSING, C.F. 1832: Synopsis Generum Compositarum. Berolini: Duncker & Humblot.
- LIPSCHITZ, S.J. 1939: Fragmenta Monographiae Generis *Scorzonera*, Pars 2. — Société des naturalistes de Moscou.
- MERXMÜLLER, H., 1977: Neue Übersicht der im rechtsrheinischen Bayern einheimischen Farne und Blütenpflanzen, Teil IV. — Ber. Bayer. Bot. Ges. **48**: 5-26.
- MERXMÜLLER, H., & GRAU, J. 1977: Fruchtanatomische Untersuchungen in der *Inula*-Gruppe (Asteraceae). — Publ. Cairo Univ. Herb. **7&8**: 9–20.
- NAGL, W. 1981: Elektronenmikroskopische Laborpraxis. — Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

- OHNSORGE, J. & HOLM, R. 1978: Rasterelektronenmikroskopie, Eine Einführung für Mediziner und Biologen / Scanning Electron Microscopy, An Introduction for Physicians and Biologists. Zweite überarbeitete und erweiterte Auflage / Second revised and enlarged edition. — Stuttgart: Georg Thieme Publishers.
- PAK, J.-H. & BREMER, K. 1995: Phylogeny and reclassification of the genus *Lapsana* (Asteraceae: Lactuceae) . — *Taxon* **44**: 12-21.
- PONS, A. & BOULOS, L. 1972: Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., III: Étude palynologique. — *Bot. Not.* **125**: 310-319. — In: BOULOS, L. 1974 : Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., I-VI. Reprinted from *Bot. Not.*, Official publication of the Lund Botanical Society, C.W.K. Gleerup Bokförlag, Lund, Sweden.
- RAVEN, P.H. 1963: A Flora of San Clemente Island, California. — *Aliso* **5(3)**: 345-347.
- RECHINGER, K.H. (ed.) 1977: Flora der iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge, Nr. 122: RECHINGER, K.H., LACK, H.W., VAN SOEST, J.L. ET AL.: Compositae II-Lactuceae. — Graz, Akademische Druck und Verlagsanstalt.
- REESE, H. 1989: Die Entwicklung von Perikarp und Testa bei Calenduleae und Arctotideae (Asteraceae) – ein Beitrag zur Systematik. — *Bot. Jahrb. Syst.* **110**: 325-419.
- REICHE, C. 1910: Flora de Chile. Tomo quinto. — Santiago de Chile: Imprenta cervantes.
- ROUX, J. & BOULOS, L. 1972: Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., II: Étude caryologique. — *Bot. Not.* **125**: 306-309. — In: BOULOS, L. 1974 : Révision systématique du genre *Sonchus* L. s.l., I-VI. Reprinted from *Bot. Not.*, Official publication of the Lund Botanical Society, C.W.K. Gleerup Bokförlag, Lund, Sweden.
- ROYAL BOTANIC GARDENS, KEW: Data and Publications Databases, Authors of Plant Names, <http://www.rbgbkew.org.uk/data/authors.html> [accessed 10-23 December 2001].
- SANDERS, R.W., STUESSY, T.F., MARTICORENA, C. & SILVA O., M. 1987: Phytogeography and evolution of *Dendroseris* and *Robinsonia*, tree-Compositae of the Juan Fernandez Islands. — *Opera Bot.* **92**: 195-215.
- SELL, P.D. 1975: Taxonomic and nomenclatural notes on the *Compositae* Subfam. *Cichorioideae*. — *Bot. J. Linn. Soc.* **71**: 236-274.

- SOJÁK, J. 1961: Bemerkungen zu einigen Compositen. — *Novit. Bot. Delect. Seminum Horti Bot. Univ. Carol. Prag*: 33-37.
- SOLBRIG, O.T. 1963: Subfamilial nomenclature of Compositae. — *Taxon* **12**: 229-235.
- STEARNS, W.T. 1983: *Botanical Latin, History, Grammar, Syntax, Terminology and Vocabulary*. 3rd rev. ed.. — Newton Abbot: David & Charles.
- STEBBINS, G.L. 1937: Critical notes on *Lactuca* and related genera. — *J. Bot.* **75**: 12-18.
- STEBBINS, G.L. 1938: An anomalous species of *Lapsana* from China. — *Madroño* **4**: 154-157.
- STEBBINS, G.L. 1953: A new classification of the tribe Cichorieae, family Compositae. *Madroño* **12**: 65-81.
- THE PLANT NAMES PROJECT 1999: International Plant Names Index. Published on the Internet; <http://www.ipni.org>. Author Query: http://www.uk.ipni.org/ipni/query_author.html [accessed 10-23 December 2001].
- TOMB, A.S. 1973: *Shinnersoseris* gen. nov. (Compositae: Cichorieae) . — *Sida* **5**: 183-189.
- TOMB, A.S. 1977: Lactuceae-systematic review. — In: HEYWOOD, V.H., HARBORNE, J.B. & TURNER, B.L. (eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*, Vol. 2, 1067-1079. — London: Academic Press.
- TOMB, A.S. 1980: Taxonomy of *Lygodesmia* (Asteraceae). — *Syst. Bot. Monogr.* **1**: 1-51.
- TUISL, G. 1968: Der Verwandtschaftskreis der Gattung *Lactuca* L. im iranischen Hochland und seinen Randgebieten. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **72**: 587-638.
- TURNER, B.L. & KIM, K.-J. 1990: An overview of the genus *Pyrrhopappus* (Asteraceae: Lactuceae) with emphasis on chloroplast DNA restriction site data. — *Amer. J. Bot.* **77**: 845-850.
- VERMEULEN, A., DESPREZ, B., LANCELIN, D., & BANNEROT, H. 1994: Relationships among *Cichorium* species and related genera as determined by analysis of mitochondrial RFLPs. — *Theor. Appl. Genet.* **88**: 159-166.
- WAGENITZ, G. 1976. Systematics and phylogeny of the Compositae (Asteraceae). *Pl. Syst. Evol.* **125**: 29-46.

- WAGENITZ, G. 1979: Compositae I: Allgemeiner Teil, *Eupatorium-Achillea*. 2., völlig neubearbeitete Aufl. — In: HEGI, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa, **6,3**. — Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey.
- WAGENITZ, G. 1987: Compositae II: *Matricaria-Hieracium*, 2. überarb. u. erw. Aufl. — In: HEGI, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa, **6,4**. — Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey.
- WAGENITZ, G. & BEDARFF, U. 1989: Taxonomic Notes on some species of the genus *Cichorium* (Compositae-Lactuceae). — In: TAN, K., MILL, R.R. & ELIAS T.S. (eds.), The Davis & Hedge Festschrift - plant taxonomy, phytogeography and related subjects. — Edinburgh University Press.
- WALLACE, R.S. & JANSEN, R.K. 1990: Systematic implications of chloroplast DNA variation in the genus *Microseris* (Asteraceae: Lactuceae). — Syst. Bot. **15**: 606-616.
- WHITTON, J., WALLACE, R.S. & JANSEN, R.K. 1995: Phylogenetic relationships and patterns of character change in the tribe Lactuceae (Asteraceae) based on chloroplast DNA restriction site variation. — Canad. J. Bot. **73**: 1058-1073.

12. Curriculum Vitae**Persönliches**

Geboren am 03.03.1971 in München
 ledig
 E-Mail ftegel@web.de

Schulbildung

09/77 - 07/81 Grundschule an der Jahnstraße, Bad Tölz
 09/81 - 06/90 Gymnasium Miesbach, mathematisch-naturwissenschaftlicher Zweig
 03/87 Erfolgreiche Teilnahme bei Jugend forscht / Schüler experimentieren:
 „Das Torfmoos *Sphagnum* als Ionenaustauscher“
 06/90 Abitur (Facharbeit in Biologie)

Wehrdienst

07/90 - 09/90 Grundausbildung als Gebirgsjäger
 10/90 - 06/91 Stabsdienstsoldat

Studium

11/91 - 12/97 an der Ludwig-Maximilians-Universität München
 Chemie und Biologie für das Lehramt an Gymnasien, dazu
 begleitendes Studium in Psychologie und Pädagogik
 12/97 Abschluss mit Staatsexamina

Promotion

01/98 Beginn meiner Dissertation bei Herrn Prof. Dr. J. Grau
 09/99 und 09/01 Vorstellen meiner Arbeit als Poster und als Vorträge auf den
 Internationalen Symposien der Sektion Biodiversität und
 Evolutionsbiologie der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Finanzierung meiner Promotion

Stipendium der Agnes-Amønt-Stiftung
 Stipendium der Ludwig-Maximilians-Universität München
 Betreuung von botanischen Praktika an der Universität

Exkursionen (im Ausland)

Frankreich
 Großbritannien
 Mediterrangebiet
 Kanaren
 Südafrika / Namibia

Mitgliedschaft

Gesellschaft für Biologische Systematik (GfBS)
 Deutsche Botanische Gesellschaft (DBG)
 Bayerische Botanische Gesellschaft (BBG)
 Akademischer Gesangsverein München (AGVM)
 Bezirksfischereiverein Miesbach-Tegernsee
 Landesjagdverband Bayern (BJV), Kreisgruppe Dachau