



DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Die Infloreszenzentwicklung der Saniculoideae,
Apiaceae“

verfasst von

Julia Kronister

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2013

Studienkennzahl lt. Studienblatt:

A 438

Studienrichtung lt. Studienblatt:

Diplomstudium Botanik (Stzw) UniStG

Betreut von:

o. Univ.-Prof. i.R. Dr. Anton Weber

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	I
Dank	3
Abkürzungserklärung	5
Einführung	7
Material und Methoden	9
Ergebnisse	15
<i>Sanicula</i> L.	15
<i>Sanicula europaea</i> L.	16
<i>Hacquetia</i> Neck. ex DC.	26
<i>Hacquetia epipactis</i> (Scop.) DC.	26
<i>Astrantia</i> L.	35
<i>Astrantia major</i> L.	35
<i>Eryngium</i> L.	48
<i>Eryngium planum</i> L.	49
<i>Actinolema</i> Fenzl.	58
<i>Alepidea</i> La Roche	63
<i>Arctopus</i> L.	69
<i>Petagnaea</i> Caruel (= <i>Petagnia</i> Guss.)	81
<i>Petagnaea gussonei</i>	81
<i>Polemanniopsis</i> B. L. Burtt	88
<i>Polemanniopsis marlothii</i> (H. Wolff) B. L. Burtt.	88
<i>Steganotaenia</i> Hochst.	92
<i>Steganotaenia araliacea</i> Hochst.	92
<i>Chaerophyllum</i> L.	97
<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	97
<i>Lagoecia</i> L.	103
<i>Lagoecia cuminoides</i> L.	103

Diskussion	109
Infloreszenzmorphologie	109
I. Hypothese: Doppeldolden (Froebe, 1964).....	110
II. Hypothese (Froebe, 1971a, b, 1979).....	111
a) Cymöse Infloreszenzen (Froebe, 1971a, b)	111
b) Rispig - Thyrsische Infloreszenz (Froebe, 1979).....	112
Ontogenetische Ergebnisse	114
Der Bezug zu den beiden Hypothesen.....	115
Hypothesen vs. ontogenetische Ergebnisse	116
Detaildiskussion der Arten	118
<i>Sanicula europaea</i>	118
<i>Hacquetia epipactis</i>	121
<i>Astrantia major</i>	122
<i>Eryngium</i>	122
<i>Alepidea</i>	124
<i>Actinolema</i>	124
<i>Petagnaëa gussonei</i>	125
<i>Arctopus</i>	127
<i>Polemanniopsis marlothii</i> und <i>Steganothaenia araliaceae</i>	130
<i>Lagoecia cuminoides</i>	131
<i>Chaerophyllum bulbosum</i>	131
Die ursprüngliche Infloreszenz.....	132
Verwandtschaftliche Beziehungen der Saniculoideae	134
Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Saniculeae.....	134
Entwicklungsreihe	139
Literaturverzeichnis	147
Anhang	153
Zusammenfassung	153
Short English version	154
Lebenslauf	163

Dank

Mein Dank gilt O. Univ.-Prof. i.R. Dr. Anton Weber für die fachliche Betreuung und die Geduld, Mag. Susanne Sontag für die Einführung in die Laborarbeiten und Techniken sowie jegliche administrative und organisatorische Unterstützung.

Danke

Perica Brodaric, Univ.-Prof. i.R. Dr. Michael Hesse, DDr. Heidemarie Halbritter und A.o. Univ.-Prof. Mag. Dr. Martina Weber für die Unterstützung in technischen Angelegenheiten im Labor.

Ass. Prof. Dr. Walter Till, A.o. Univ.-Prof. Dr. Christian Puff und A.o. Univ.-Prof. Dr. ret. Manfred Fischer für die Fotos, Ass. Prof. Dr. Walter Till für die Unterstützung in herbarischen Angelegenheiten und die Korrespondenz mit anderen Herbarien

Hon. Prof. Dr. Stefan Vogel für die zur Verfügungstellung seines Privatheriums

dem Team des Botanischen Gartens der Universität Wien für die Bestellung und Kultivierung diverser Pflanzen.

Mag. Thomas Heilemann und Mag. Xaver Remsing für die Durchsicht der Arbeit

Ganz besonders danke ich meiner Familie, meinen Eltern, Maria und Josef Kronister für die Geduld, die liebevolle und zeitintensive Hilfe sowie die zeitlichen Freiräume, dies gilt auch für meine Schwiegereltern, Susanne und Werner Schütz. Meinem Mann, Werner Schütz und meinem Sohn Moritz danke ich für die Geduld und liebevolle Anteilnahme sowie für zeitliche Freiräume.

Abkürzungserklärung

AB	zusätzliches Tragblatt (additional bract)
AS	zusätzlicher Spross (additional shoot)
B	Tragblatt (bract)
BMF	basale männliche Blüte (basale male flower)
E	Herbarium of the Royal Botanical Garden Edinburgh (RBGE)
E	terminale Infloreszenz
EP	Epipodium
HBV	Botanischer Garten der Universität Wien
HF	Zwitterblüte (hermaphroditic flower)
Hy	Hypopodium
I	Involucralblatt
i	Involucellarblatt
LB	laterales Tagblatt (lateral bract)
LI	OÖ Landesmuseum , Biologie Zentrum Linz, Herbarium
LMF	laterale männliche Blüte (lateral male flower)
LP	laterales Primordium (lateral primordia)
Me	Mesopodium
P	Partialinfloreszenz (partial inflorescence)
PAB	Primordium eines zusätzlichen Tragblattes (primordium of a additional bract)
PBMF	Primordium einer basalen männlichen Blüte (primordium of a basal male flower)
PHF	Zwitterblütenprimordium (primordium of hermaphroditic flower)
PI	Primärinfloreszenz (primary inflorescence)

PLB	Primordium eines lateralen Tragblattes (primordium of lateral bract)
PLF	laterals Blütenprimordium (primordium of lateral flower)
PLMF	Primordium einer lateralen männlichen Blüte (primordium of a lateral male flower)
PMF	Primordium einer männlichen Blüte (primordium of male flower)
PPI	Partialinfloreszenzprimordium (primordium of partial inflorescence)
PRB	Primordium eines verkümmerten Tagblattes (primordium of a rudimentary bract)
PRE	Pretoria National Herbar
PS	Primärspross (primary shoot)
PSB	Tragblattprimordium (primordium of subtending bract)
PSF	Primordium einer Einzelblüte (primordium of single flower)
PTF	Terminalblütenprimordium (primordium of terminal flower)
R	Rosettentrieb (rosette shoot)
s. l.	im weiten Sinne (sensu lato)
TF	Terminalblüte (terminal flower)
W	Naturhistorisches Museum Wien, Herbarium
WU	Universität Wien, Herbarium

Einführung

In der hier vorliegenden Arbeit werden Morphologie und Entwicklung der Infloreszenzen der Saniculoideae untersucht.

Die Saniculoideae wurden traditionell zur Familie der Apiaceae gestellt, welche wiederum gemeinsam mit der Familie der Araliaceae die Ordnung der Apiales, innerhalb der Unterfamilie der Rosidae, bildeten (Cronquist, 1988). Durch die Fortschritte der molekularen Systematik begann jedoch eine Umgestaltung der verwandtschaftlichen Verhältnisse. Zurzeit wird die Ordnung der Apiales zu den Asteridae gestellt, was bereits von Dahlgren (1980) vorgeschlagen wurde und von Plunkett et al. (1996a, 1997, 2004), Plunkett (2001) sowie Chandler und Plunkett (2004) durch molekulare Untersuchungen gestützt wird. Die Ordnung umfasst sieben Familien: Apiaceae, Pittosporaceae, Myodocarpaceae, Araliaceae, Griselinaceae, Torricelliaceae und Pennantiaceae (Chandler und Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004). Die Familie der Apiaceae wird heute in vier Unterfamilien gegliedert: Apioideae, Saniculoideae, Azorelloideae und Mackinlayoideae gegliedert (Chandler und Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004), im Gegensatz zur traditionellen Klassifikation von Drude (1898) mit den drei Unterfamilien (Apioideae, Hydrocotyloideae, Saniculoideae). Jüngste molekulare Untersuchungen (Magee et al., 2010) sprechen allerdings dafür, die Saniculoideae aufzulösen und sie als Tribus Saniculeae und Tribus Steganotaenieae (sowie deren Schwestergruppe Phylctidocarpeae, ein neu errichteter Tribus) in die Apioideae s. lat. Einzugliedern.

Wird von den Apiaceae gesprochen, führt dies dazu, dass an die größte Unterfamilie, die Apioideae, mit ihren charakteristischen Dolden und Doppeldolden gedacht wird. Umbrella und Umbellula sind namensgebend für die alternative Benennung der Familie, Umbelliferae, obwohl es weder klar ist, ob diese typisch sind für alle Mitglieder der Familie, noch ob alle Mitglieder Dolden im klassischen Sinn ausbilden.

Das Konzept, dass sich Dolden morphologisch durch die Reduktion der Hauptachse und der Verlängerung der Blütenstiele, von Trauben ableiten, ist allgemein akzeptiert. Aber die Ontogenie bleibt unklar. Vor allem

wenn Unterfamilien abseits der Apioideae unter näherer Betrachtung stehen, wird die Vielfalt und Komplexität der Blütenstände ersichtlich.

Froebe untersuchte die Infloreszenzen der Saniculoideae, nach Drude (1898), ontogenetisch und vergleichend. Er interpretierte (1964) die scheinbar einfachen Dolden als komplexe Infloreszenzen, als Doppeldolden, die durch zentrale Förderung gekennzeichnet sind, was wiederum zur typischen Verteilung zwittriger und männlicher Blüten innerhalb der Infloreszenzen führt. Die Infloreszenzen von *Sanicula*, *Hacquetia* und *Astrantia* wurden von Froebe 1971a, b noch einmal untersucht. Dieses Mal ergaben seine Untersuchungen, dass sich die Infloreszenzen von Rispen, Thyrsen oder dichasialen Cymen durch Stauchung der Hypo- und Mesopodien der Partialinfloreszenzen ableiten. 1979 analysierte Froebe die Infloreszenzen der Hydrocotyloideae und kam zum Schluss, sie seien von Thyrsen oder Rispen abgeleitet eine Hypothese, an Hand derer Froebe (1979) auch die Infloreszenzen der Saniculoideae erneut zu erklären versucht. Offen bleibt allerdings, wie die drei Interpretationen zueinander stehen, ob bzw. wie sie sich gegenseitig widerlegen und welche phylogenetischen Schlüsse daraus zu ziehen sind.

Aus diesen Gründen schien es angebracht, die Morphologie und Entwicklung der Infloreszenzen der Saniculoideae noch einmal zu untersuchen.

Das Ziel der Untersuchung ist es, folgende Fragen zu beantworten:

- Welche Infloreszenzen haben die Saniculoideae?
- Sind es einfache Dolden oder Doppeldolden oder ein anderer Typ von Infloreszenzen?
- Gibt uns die Morphologie der Infloreszenzen Auskunft über die verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Unterfamilie?
- Sind die morphologischen Daten mit den molekularen Daten kongruent?
- Ist es möglich, eine Entwicklungsreihe zu erstellen und zu klären welche Gattung die ursprünglichste und welche die am stärksten abgeleitete ist?

Material und Methoden

Die vorliegende Arbeit umfasst 18 Arten der Apiaceae. Sie beinhaltet alle neun Gattungen der Saniculoideae und zwei Gattungen der Apioideae. Die Untersuchungen konzentrieren sich auf die Infloreszenz der Primärachse. Detailinformation zu den untersuchten Arten wird in Table 1 gegeben.

Material

Die Infloreszenzen von *Chaerophyllum bulbosum*, *Sanicula europaea*, *Astrantia major*, *Eryngium planum* und *Hacquetia epipactis* wurden für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen verwendet und im natürlichen Habitat (Oberösterreich und Niederösterreich, nahe Wien) sowie im Botanischen Garten der Universität Wien gesammelt. Herbarbelege der gesammelten Arten sind im Herbarium der Universität Wien hinterlegt. Zusätzlich wurden die Infloreszenzen aller Arten morphologisch anhand von Herbarbelegen untersucht. Die Herbarbelege dafür stammen aus dem Herbar der Universität Wien (WU), dem Naturhistorischen Museums (W), dem Royal Botanic Garden Edinburgh (E) und aus dem Privatherbar von Prof. Dr. Stefan Vogel.

Methode

Das Material wurde in 70%igen Ethanol fixiert, unter einem Stereomikroskop präpariert, 24 Stunden in Formaldehyd-dimethyl-acetal (FDA) dehydriert und in einem „Balzer Critical Point Dryer 030“ kritisch punktgetrocknet. Mit Nagellack wurde das Material an „stubs“ befestigt und anschließend unter Argonatmosphäre in einem „Balzer Sputter Coater“ mit Gold beschichtet. Untersucht und dokumentiert wurde das Material mit einem „Scanning Electron Microscope Jeol jsm 35CF“ unter 15kV.

Table 1.: Detailinformation zu den untersuchten Arten. Das Material wurde in natürlichem Habitat (Field collections) und im Botanischen Garten der Universität Wien (HBV) (Cultivated plants) gesammelt. Die Herbarbelege (Voucher) wurden Nummeriert (01-12) und im Herbar der Universität Wien (WU) hinterlegt. Es wurden alle Arten an Hand von Herbarbelegen (Herbarium material) untersucht. Diese stammen aus dem Herbarien der Universität Wien (WU), des Naturhistorischen Museums (W), des Royal Botanic Garden Edinburgh (E), des Landesmuseums (LI), aus dem Pretoria National Herbarium (PRE) und aus dem Privatherbarium von Prof. Dr. S. Vogel.

Field collections				
Species	Locality	Coll. date	Collector	Voucher Coll. date
<i>Astrantia major</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 1	07.05.2007	Kronister	03.06.2007, Nr.08
<i>Astrantia major</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	07.05.2007	Kronister	03.06.2007, Nr.09
<i>Astrantia major</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	19.05.2007	Kronister	19.05.2007, Nr. 05, 06
<i>Astrantia major</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	03.06.2007	Kronister	03.06.2007
<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	NÖ, Guntramsdorf, Eichkogel	13.05.2007	Kronister	29.05.2007, Nr.07
<i>Sanicula europaea</i> L.	NÖ, Rodaun, Wienerwald	27.04.2007	Kronister	27.04.2007, Nr.01
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	07.05.2007	Kronister	07.05.2007, Nr.03, 04
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	19.05.2007	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	07.02.2008	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	07.05.2007	Kronister	07.05.2007, Nr.02
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	01.02.2008	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	06.02.2008	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	10.02.2008	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	14.02.2008	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	18.02.2008	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	22.02.2008	Kronister	
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	24.02.2008	Kronister	

Table 1.: Continued

Cultivated plants				
Species	Cultivation site	Coll. date	Collector	Voucher Coll. date
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	03.05.2007	Kronister	20.09.2007, Nr.10, 11
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	08.05.2007	Kronister	
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	14.05.2007	Kronister	
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	07.05.2008	Kronister	
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	08.05.2008	Kronister	
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	14.05.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	23.05.2007	Kronister	20.09.2007, Nr.12
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	28.05.2007	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	08.04.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	15.04.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	22.04.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	29.04.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	05.05.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	06.05.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	07.05.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	08.05.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	14.05.2008	Kronister	
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	19.05.2008	Kronister	

Table 1.: Continued

Herbarium material				
Species	Locality	Coll. Date, Nr.	Collector	Herbarium
<i>Actinolema eryngioides</i> Fenzl.	vormals Kurdistan, s.l.	10.05.1893, Nr.1228	J. Bornmuller	WU
<i>Actinolema eryngioides</i> Fenzl.	vormals Kurdistan, s.l.	06.06.1888, Nr.970	P. Sintenis	WU
<i>Actinolema macrolema</i> Boiss.	Paphlagonis	07.06.1892, Nr.4146	P. Sintenis	WU
<i>Actinolema macrolema</i> Boiss.	vormals Kurdistan, s.l.	25.05.1888, Nr.676	P. Sintenis	WU
<i>Alepidea amatymbica</i> Eckl. & Zeyh	Orientalis, s.l.	04.03.1895, Nr.6955	R. Schlechter	WU
<i>Alepidea ciliaris</i> La Roche	Cape Colony, s.l.	05.1893, Nr.2676	R. Schlechter	WU
<i>Alepidea longeciliata</i>	Natal, s.l.	27.01.1895, Nr. 6472	R. Schlechter	WU
<i>Alepidea longifolia</i> E. Mey ex Stend	Natal, s.l.	24.01.1895, Nr. 6407	R. Schlechter	WU
<i>Alepidea setifera</i> N. E. Br.	Transvaal, s.l.	01.03.1894, Nr.4748	R. Schlechter	WU
<i>Alepidea swynnertonii</i> Dümmer	Zimbabwe, s.l.	06.05.1993, Nr.203	E. Prässl	WU
<i>Arctopus echinatus</i> , L.	Captown, s.l.	1894, Nr.2778	A. Penthier	W
<i>Arctopus echinatus</i> , L.	Orientalis, s.l.	10. 1909, Nr.357	Ethel West	W
<i>Arctopus echinatus</i> , L.	Capetown, s.l.	06.1896, Nr.1624	Mac Owan	W
<i>Arctopus echinatus</i> , L.	Cape, s.l.	s.d., s.n.	Bajer	W
<i>Arctopus echinatus</i> , L.	Cape, s.l.	05.06.1829, s.n.	Vieber	W
<i>Astrantia major</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 1	03.06.2007, Nr. 08	Kronister	WU
<i>Astrantia major</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	03.06.2007, Nr.09	Kronister	WU
<i>Astrantia major</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	19.05.2007, Nr. 05, 06	Kronister	WU

Table 1.: Continued

Species	Locality	Coll. Date, Nr.	Collector	Herbarium
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	20.09.2007, Nr.10	Kronister	WU
<i>Astrantia major</i> L.	HB Vienna (HBV)	20.09.2007, Nr.11	Kronister	WU
<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	NÖ, Guntramsdorf, Eichkogel	29.05.2007, Nr.07	Kronister	WU
<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	W, Spittelberg	05.07.1903, s.n.	Handel - Mazzettii	WU
<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	Ließing	19.06.1894, s.n.	P. Hübl	WU
<i>Eryngium planum</i> L.	HB Vienna (HBV)	20.09.2007, Nr.12	Kronister	WU
<i>Hacquetia epipactis</i> DC.	HB Vienna (HBV)	12.04.1976, s.n.	M. Fischer	WU
<i>Hacquetia epipactis</i> DC.	Austria, Kärnten	25.05.1989, Nr.672	G. & E. Gölles	WU
<i>Lagoecia cuminoidea</i> L.	Israel, Ain Qilt	11.04.1988, s.n.	St. Vogel	St. Vogel
<i>Lagoecia cuminoidea</i> L.	Cyprus, Akama, Polis	11.04.1996, Nr.12	St.Vogel	St. Vogel
<i>Lagoecia cuminoidea</i> L.	Spain, Andalusia	03.06.1889, Nr.343	E. Reverchon	WU
<i>Petagia saniculaefolia</i> Guss.	Tortorici, s.l.	s.d., s.n.	Todaro	WU
<i>Petagia saniculaefolia</i> Guss.	Tortorici, s.l.	05.1908, Nr.736	H. Ross	WU
<i>Petagia saniculaefolia</i> Guss.	Sicilia, s.l.	s.d., s.n.	V. Cesati	LI
<i>Polemanna</i> (H. Wolff) B. L. Burt	S. W. Cape	05.01.1985, Nr.11232	H. C. Taylor	E/PRE
<i>Polemanniopsis marlothii</i> (H. Wolff) B. L. Burt	S. W. Cape	18.02.1985, Nr.11269	H. C. Taylor	E/PRE
<i>Polemanniopsis marlothii</i> (H. Wolff) B. L. Burt	S. W. Cape	16.01.1987, Nr.11729	H.C. Taylor	E/PRE
<i>Polemanniopsis marlothii</i> (H. Wolff) B. L. Burt	Cape, s.l.	11.11.1974, Nr. 4305		PRE
<i>Polemanniopsis marlothii</i> (H. Wolff) B. L. Burt	South Afrika, West Cape,	21.12.2001, Nr. 1074	Bayer, R. J. & Chander, G.T.	PRE

Table 1.: Continued

Species	Locality	Coll. Date, Nr.	Collector	Herbarium
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Wilhering - Kürnbergwald	07.05.2007, Nr.02	Kronister	WU
<i>Sanicula europaea</i> L.	NÖ, Rodaun, Wienerwald	27.04.2007, Nr.01	Kronister	WU
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	07.05.2007, Nr.03	Kronister	WU
<i>Sanicula europaea</i> L.	OÖ, Ennstal, Losenstein, Hohe Dirn, Steinbachgraben - 2	07.05.2007, Nr.04	Kronister	WU
<i>Steganotaenia araliacea</i> Hochst.	Ethyopia, s.l.	1959, s.n.	K. Hildebrandt	WU
<i>Steganotaenia araliacea</i> Hochst.	Ethyopia, s.l.	1961, Nr.322	K. Hildebrandt	WU
<i>Steganotaenia araliacea</i> Hochst.	Abissinia, s.l.	26.09.1962, Nr.923	Schimper	WU
<i>Steganotaenia araliacea</i> Hochst.	Abyssinia, s.l.	1870, Nr.24	Maggio	WU

Ergebnisse

Sanicula L.

Die Gattung *Sanicula* umfasst 37 Arten und wird von Shan & Constance (1951) in 5 Sektionen unterteilt:

- *Sandwicensis* Shan & Constance (3 Arten auf Hawaii)
- *Sanicoria* DC (12 Arten im Westen Nordamerikas und im Süden Südamerikas)
- *Tuberculatae* Drude (3 Arten im Norden und Westen Chinas, in Korea und Japan)
- *Pseudopetagnia* Wolff (6 Arten in Ostasien)
- *Sanicula* L. (= *Sanicula* DC; 13 Arten in Eurasien, Afrika, im Südosten Asiens – Malaysia, in Ost- und Zentral- Nordamerika und Südamerika)

Die Sektionen *Sandwicensis* und *Sanicoria* unterscheiden sich von den übrigen Sektionen zum einen durch die Ausbildung einer Rübe als Überdauerungsorgan und zum anderen durch die Ausbildung von Nebensprossen und Seitensprossen (Bereicherungstriebe an den Nebensprossen und dem Hauptspross) (Froebe, 1971a).

Die Sektion *Sanicoria* umfasst Arten mit Seitensprossen fast bis zur Basis (Shan & Constance, 1951), wobei entweder ein kurzer Segregationsschaft (bestehend aus ein bis vier verlängerten Internodien oberhalb der Rosette) vorhanden ist, der die Seitensprosse von der Innovationszone (inklusive Überdauerungsknospe) trennt, oder sich drei bis vier Internodien zwischen der Innovationszone und den Seitensprossen entwickeln (Froebe, 1971a).

Die Sektion *Sandwicensis* ist dadurch gekennzeichnet, dass die Innovationszone durch drei bis vier Internodien von den Seitensprossen getrennt ist (Froebe, 1971a). Shan & Constance (1951) berichten von einem Rhizom innerhalb dieser Sektion, wie in den drei folgenden. Doch nach

Froebe (1971a) unterließ Shan & Constance dabei ein Fehler und er beschrieb die Arten dieser Sektion mit einer Rübe.

Die Sektionen *Tuberculatae*, *Pseudopetagnia* und *Sanicula* bilden Rhizome als Überdauerungsorgane aus (Shan & Constance, 1951; Froebe, 1971a).

Die Sektion *Tuberculatae* bildet Nebensprosse, aber keinen Hauptspross, dieser verbleibt vegetativ (Prolifikation). Seitensprosse der Nebensprosse sind nur distal vorhanden (Froebe, 1971a).

Die Sektion *Pseudopetagnia* ist ebenfalls durch die Ausbildung von Nebensprossen gekennzeichnet. Die Seitensprosse an den Nebensprossen und am Hauptspross werden aber ebenfalls nur distal ausgebildet (Froebe, 1971a).

Die im Folgenden besprochene *Sanicula europaea* ist die Typusart der Sektion bzw. Gattung *Sanicula*.

***Sanicula europaea* L.**

Allgemeine Morphologie

Sanicula europaea ist ein Geophyt mit einem unterirdischen Rhizom (Achse 1. Ordnung). Es werden nur eine laterale Innovationsknospe und ein oberirdischer Hauptspross (Achse 2. Ordnung) pro Vegetationsperiode gebildet (keine Nebensprosse!) (Fig. 1a und 1b)

Die Blätter sind grundständig in einer Rosette angeordnet. Die Phyllotaxis ist alternierend. Die Stängelblätter sind zunächst wechselständig, nehmen jedoch unterhalb der terminalen Primärfloreszenz eine scheinwirtelige Stellung ein (drei bis fünf Hochblätter). Während die grundständigen Laubblätter lang gestielt und palmat sind, werden die Stängelblätter mit zunehmender Insertionshöhe reduziert und nehmen Hochblattcharakter an. Dabei werden die Petioli kürzer (bis sitzend) und die Blättchen (ursprünglich fünf) innerhalb der Spreiten weniger (drei bis eine) und kleiner.

Aus den Achseln der Stängelblätter entspringen Seitensprosse (Achsen 3. Ordnung) (Fig. 1 und 2). Diese Seitensprosse tragen wiederum

Hochblätter (Vorblätter), gewöhnlich zwei, die fast gegenständig inserieren (Fig. 1 und 2). Aus deren Achseln entspringen Seitensprosse (Achsen 4. Ordnung), die das Verzweigungssystem ihrerseits fortführen und ggf. Achsen 5. Ordnung bilden können. Mit zunehmender Ordnung der Achsen werden dichasiale Verzweigungen weniger und monochasiale Verzweigungen häufiger.

Alle Achsen enden in einer terminalen, köpfchenartigen, andromonözischen Infloreszenz.

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen (Fig. 3) setzen sich aus Partialinfloreszenzen, Einzelblüten und Tragblätter zusammen. Die Partialinfloreszenzen bestehen aus einer zentralen potentiellen Zwitterblüte und - abhängig von der Insertionshöhe - einer oder zwei lateralen männlichen Blüten und ihren Tragblättern. Die somit di- oder triadischen Partialinfloreszenzen stehen an der Peripherie und werden akropetal armbütiger, bis schließlich nur mehr Einzelblüten mit Tragblättern (Ausnahme: terminale Blüte) vorhanden sind.

Die zentralen Zwitterblüten der Partialinfloreszenzen vermännlichen mit zunehmender Insertionshöhe in der Regel nach drei Partialinfloreszenzen mit zentraler Zwitterblüte, sodass die restlichen Partialinfloreszenzen jeweils eine männliche zentrale Blüte aufweisen (siehe unten) und die folgenden Einzelblüten männlich sind. Ausgenommen ist die terminale Zwitterblüte. Apikal können Tragblätter auch ohne Achselprodukte (Blüten) vorkommen.

Die Infloreszenzen bilden potentiell vier Zwitterblüten aus, eine terminale und drei periphere, sowie eine Vielzahl von männlichen Blüten (sechs bis vierzehn, inklusive laterale männliche Blüten). Allen gemeinsam sind Tragblätter, aus deren Achsel sie hervorgehen (Ausnahme: die terminale Zwitterblüte).

In der Primärinfloreszenz können bis zu vier Zwitterblüten ausgebildet werden (Fig. 2b). Aber die drei potentiellen Zwitterblüten an der Peripherie sind häufig zu männlichen Blüten reduziert (Froebe, 1964), sodass nur eine zentrale Zwitterblüte, die Terminalblüte, vorhanden ist.

In den Infloreszenzen der Seitensprosse sind theoretisch ebenfalls vier Zwitterblüten möglich. Es werden aber jene peripheren Zwitterblüten zu männlichen Blüten reduziert, die der Abstammungsachse am nächsten stehen (Fig. 2b Blüte 3, 2). Je nach Höhe der Ordnung sind dann drei (Infloreszenzen 2. Ordnung) oder zwei (Infloreszenzen 3. Ordnung) Zwitterblüten pro Infloreszenz ausgebildet (Fig. 2b).

Blütenmorphologie

Die Zwitterblüten sind größer und weisen einen sehr kurzen Stiel auf, während die männlichen etwas kleiner und lang gestielt sind. Die Blüten weisen eine Fünfzähligkeit der Blütenorgane auf. Die Ausnahme stellt das zweikarpellige Gynoecien dar.

Entwicklung der Primärfloreszenz

Unterhalb der Primärfloreszenz sind bereits die Vegetationspunkte der scheinwirtelig angeordneten Seitensprosse vorhanden, sie gliedern jedoch noch keine Primordien ab.

Die Entwicklung der Primordien am Vegetationspunkt der Primärfloreszenz folgt der Anlegung der Seitensprosse (Fig. 4a). Sie entstehen akropetal in einer $\frac{2}{5}$ Dispersion (Fig. 4a). Der erste Kreis, bestehend aus Primordien 1 bis 5, ist alternierend zum zweiten Kreis aus Primordien 6 bis 10 (Fig. 4a). Erhöht sich die Anzahl der Primordien, ändert sich die Dispersion zu einer (pseudo-) wirteligen Anordnung (Fig. 4b).

Die Primordien der Partialinfloreszenzen erscheinen als Vorwölbungen von grob dreieckiger Form an der Peripherie der Primärfloreszenz. Während ihrer weiteren Entwicklung gliedern sich die Spitzen ab und es entstehen neue übereinander liegende meristematische Zentren, je ein apikales und ein basales Primordium (Fig. 5a).

Die apikalen Primordien der basalen Infloreszenzregion verlängern sich lateral und gliedern zusätzlich zu dem Primordium in der Mitte laterale Primordien ab (Fig. 5b). Sie entwickeln sich zu den Blüten der Partialinfloreszenzen.

Die basalen Primordien entwickeln sich zu den Tragblättern der Partialinfloreszenzen (Fig. 5a-c und 5e), wachsen heran und schließen dabei die junge Blüten schützend ein (Fig. 4f).

Jedes der ersten drei (Fig. 4a) bis vier (Fig. 4c), Partialinfloreszenzprimordien bringt zusätzlich zu dem zentralen Primordium je zwei laterale Primordien hervor (Fig. 5b und 5c) und entwickeln sich somit zu einer dichasial verzweigten dreiblütigen Partialinfloreszenz (Triade) (Fig. 5a-d). Die Partialinfloreszenzprimordien vier bis fünf (sechs) gliedern sich je in ein zentrales und ein laterales Primordium und bilden somit zweiblütige monochasial verzweigte Partialinfloreszenzen (Diaden) (Fig. 5e). Die Partialinfloreszenzen werden mit zunehmender Insertionshöhe armbütiger, der Verzweigungsgrad nimmt also von dichasial zu monochasial ab (Triade → Diade). Reduziert werden die lateralen männlichen Blüten (2 → 1 → 0) (Fig. 3), bis die zentrale potentielle Zwitterblüte als Einzelblüte übrig bleibt. Die Anzahl der Partialinfloreszenzen entspricht jener der Seitensprosse (Fig. 4a und 4b).

Die lateral entstandenen Primordien sind ebenfalls grob dreieckig und teilen sich in apikale und basale Primordien (Fig. 5c). Aus den apikalen Primordien entwickeln sich die lateralen Blüten. Aus den basalen Primordien werden die zu den apikalen Primordien gehörenden Tragblätter (Fig. 5d). Während der weiteren Entwicklung vergrößern sich auch diese Tragblätter und bedecken die junge Infloreszenz, um die Blütenanlagen zu schützen (Fig. 4f).

Der akropetalen Entwicklung der Primordien folgend, verbleiben die weiter apikal entstandenen Primordien ohne laterale Ausdehnung und laterale Bildung von Primordien. Sie teilen sich in ein apikales und ein basales Primordium und entwickeln sich zu Einzelblüten und deren Tragblättern (Fig. 5f). Auch diese Tragblätter wachsen schützend um die junge Infloreszenz (Fig. 4f).

Der Vegetationspunkt erschöpft sich in der Bildung eines terminalen Primordiums ohne Tragblatt (Fig. 4c). Unterhalb der Terminalblüte können Tragblätter ohne Achselprodukte (Blüten) vorkommen (Fig. 4d).

Die Blütenentwicklung ist nahezu ebenfalls akropetal. Sie beginnt allerdings nicht basal, sondern bei dem jüngsten und somit dem apikalsten Primordium, das sich zur terminalen Zwitterblüte entwickelt (Fig. 4d). Sie nimmt ihren weiteren Verlauf bei den peripheren potentiellen Zwitterblüten (den zentralen Blütenprimordien der Partialinfloreszenzen), und endet, der Entwicklungsreihe folgend, beim zweitjüngsten Primordium (akropetale Blütenentwicklung) (Fig. 4e).

Sehr früh sind Größenunterschiede der Blütenprimordien sichtbar. Das Primordium der Terminalblüte übertrifft die anderen an Größe (Fig. 4c) und entwickelt sich zu einer Zwitterblüte. Die ersten drei Primordien (Fig. 3 Blüten 1 bis 3) im Zentrum der Partialinfloreszenzen können sich ebenfalls zu Zwitterblüten entwickeln. Dabei ist die terminale Blüte in ihrer Entwicklung den peripheren Zwitterblüten etwas voraus (Fig. 4d-f). Die zentralen Blütenanlagen der Partialinfloreszenzen entwickeln sich gemäß ihrer Anlagenfolge zu Zwitterblüten (das zentrale Primordium der Partialinfloreszenz 1 beginnt nach dem terminalen Blütenprimordium als erster Blütenorgananlagen abzugliedern). Sie vermännlichen aber in der Regel, nachdem drei Zwitterblüten gebildet wurden. Den Primordien akropetal folgend, entwickeln sich diese zu männlichen Blüten. Die lateralen Primordien entwickeln sich zu männlichen Blüten (Fig. 3).

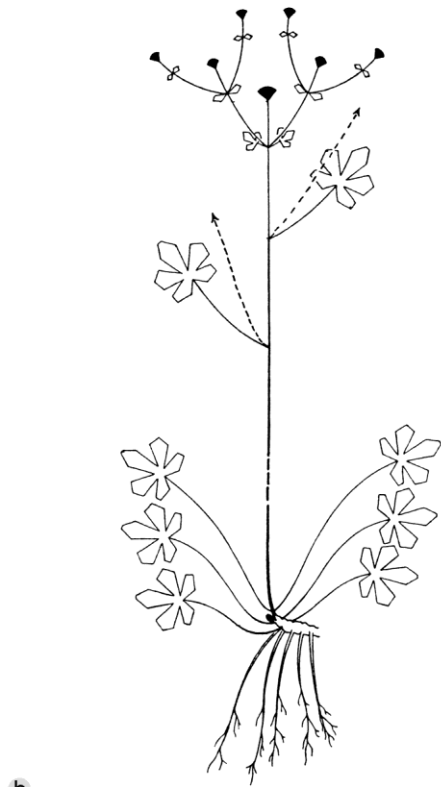


Fig. 1: *Sanicula europaea*, a - Habitus einer blühenden Pflanze (Photo: J. Kronister). b - Schema einer blühenden Pflanze; folgende Strukturen sind zu erkennen: bewurzelttes Rhizom, terminaler Hauptspross, Innovationsknospe (schwarz), Laubblätter am Rhizom und an der Basis des Hauptsprosses, Hauptspross mit Hochblättern und terminaler Primärfloreszenz („Köpfchen“), darunter zwei (in natura meist drei bis fünf – siehe Photo Fig. 1a) scheingegenständigen (wirteligen) Seitensprosse, die ihrerseits wieder zwei Seitensprosse ausbilden (siehe Schema Fig. 2); weiters können aus den Achseln der wechselständigen Hochblätter zusätzliche Seitensprosse entstehen (punktierte Pfeile). Aus Froebe 1971.

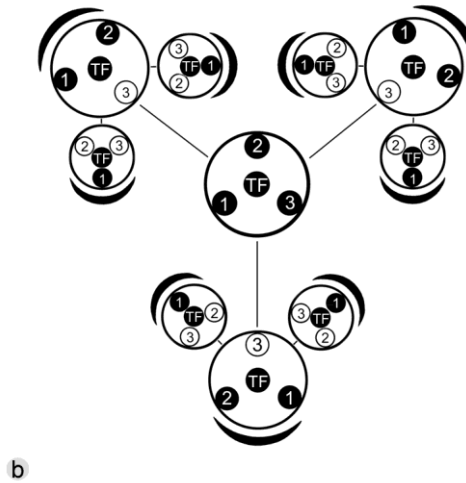


Fig. 2: *Sanicula europaea*, Infloreszenz. a - Primärfloreszenz (zentrales „Köpfchen“) mit drei scheinwirteligen Seitensprossen, die ihrerseits wieder zwei scheinbar gegenständige Seitensprosse hervorbringen (Photo: J. Kronister). b - Schema einer Primärfloreszenz und drei scheinwirteligen Seitensprossen mit je zwei scheinbar gegenständigen Seitensprossen; folgenden Strukturen sind zu erkennen: Zwitterblüten (●) und potentielle Zwitterblüten, die bereits vermännlicht sind (○). Die männlichen Blüten (6-14 pro Köpfchen) sind nicht eingezeichnet. TF = Terminalblüte (terminal flower), 1, 2, 3 = periphäre potentielle Zwitterblüte.

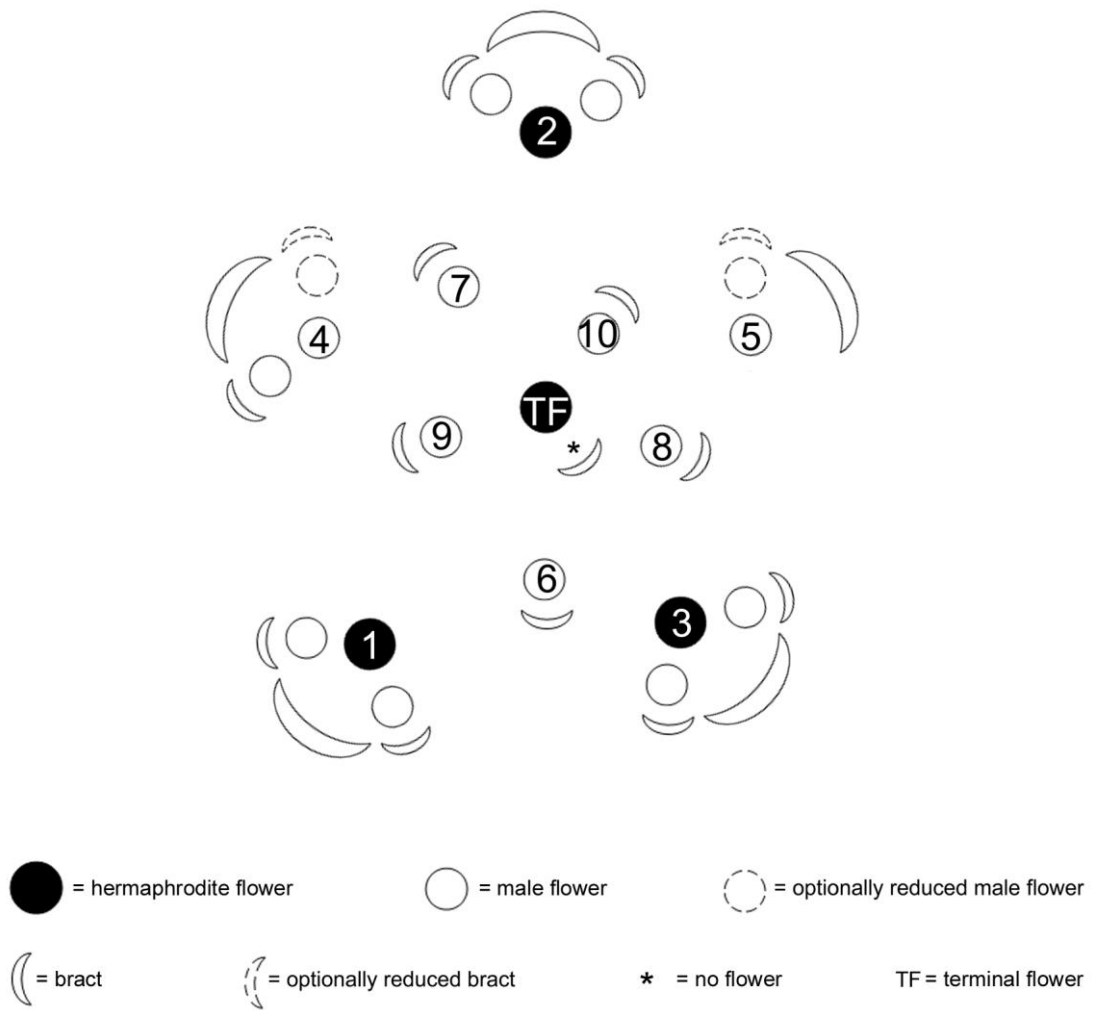


Fig. 3: *Sanicula europaea*, Infloreszenzdiagramm; folgende Strukturen sind zu erkennen: Partialinfloreszenzen (1-5), Einzelblüten (6-10 und TF), Terminalblüte (TF), Zwitterblüten (●), männliche Blüten (○), Tragblätter (zu jeder Blüte ein Tragblatt, Ausnahme: Terminalblüte) und ein Tragblatt ohne Achselprodukt. Die Partialinfloreszenzen (4 und 5) werden mit zunehmender Insertionshöhe (gekennzeichnet durch die Nummerierung: 1-10) armbütiger. Reduziert werden die lateralen männlichen Blüten und die dazu gehörenden Tragblätter (2→1→0). Die zentralen potentiellen Zwitterblüten vermännlichen, sodass schließlich nur mehr männliche Einzelblüten (6-10) vorhanden sind. Alle Blüten entstehen in der Achsel eines Tragblattes (Ausnahme: Terminalblüte,). Apikal können auch Tragblätter ohne Achselprodukt vorhanden sein (·).

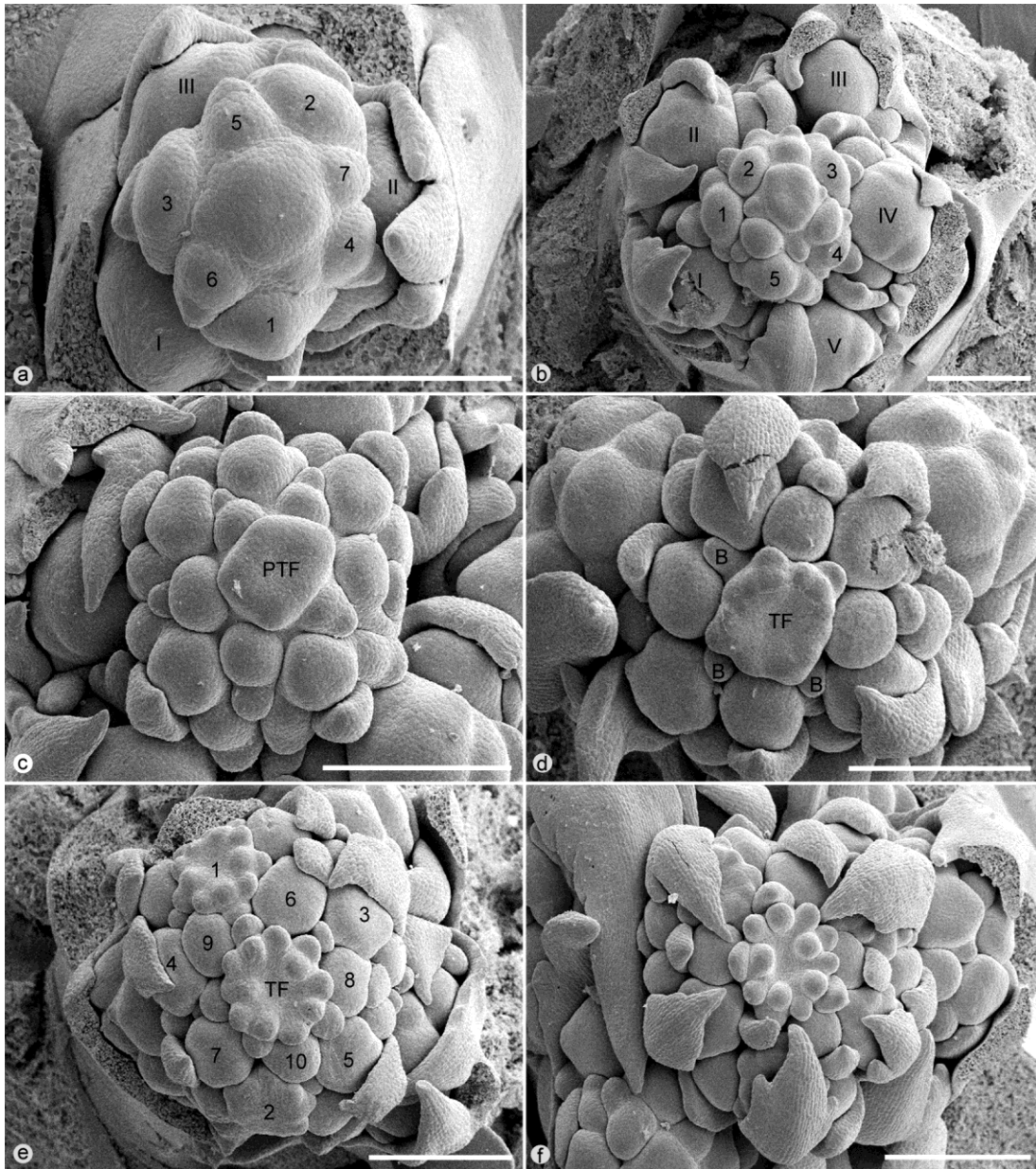


Fig. 4: *Sanicula europaea*, Entwicklung einer Primärfloreszenz. a - Die Entwicklung der Primordien (1-7) folgt der Anlegung der Seitensprosse (I-III) (Die Nummerierung entspricht der Anlagenfolge – siehe auch e). Sie entstehen akropetal in einer $\frac{2}{5}$ Stellung. Erster (1-5) und zweiter (nur 6 und 7 vorhanden) Kreis alternieren. Die Anzahl (drei) der Partialinfloreszenzen entspricht der der Seitensprosse (Siehe auch b). b - Die Dispersion ändert sich mit zunehmender Anzahl der Primordien zu einem (pseudo-)wirteligen Muster. (Die Nummerierung entspricht der Anzahl der Partialinfloreszenzen: 1-5 und Seitensprosse: I-V). An den Seitensprossen beginnt die Entwicklung der Primordien an der Peripherie. c - Jedes Primordium teilt sich in ein apikales und ein basales (Ausnahme: Terminalblüte). Vier dichasiale Partialinfloreszenzen. Vegetationspunkt erschöpft sich in ein einem terminalen Primordium. Das terminale Blütenprimordium (PTF) übertrifft die anderen an Größe. d - Tragblätter (B) ohne Achselprodukte. Das terminale Blütenprimordium beginnt mit der Entwicklung zur Terminalblüte (TF) und ist somit den peripheren Zwitterblüten voraus (siehe auch e und f). e - An der Peripherie beginnt die Blütenentwicklung bei den potentiellen Zwitterblüten (1-5) im Zentrum der Partialinfloreszenzen und verläuft weiters akropetal (1-10). f - Die heranwachsenden Tragblätter krümmen sich schützend über die Infloreszenz. SEM Bilder; Maßstab: 200µm

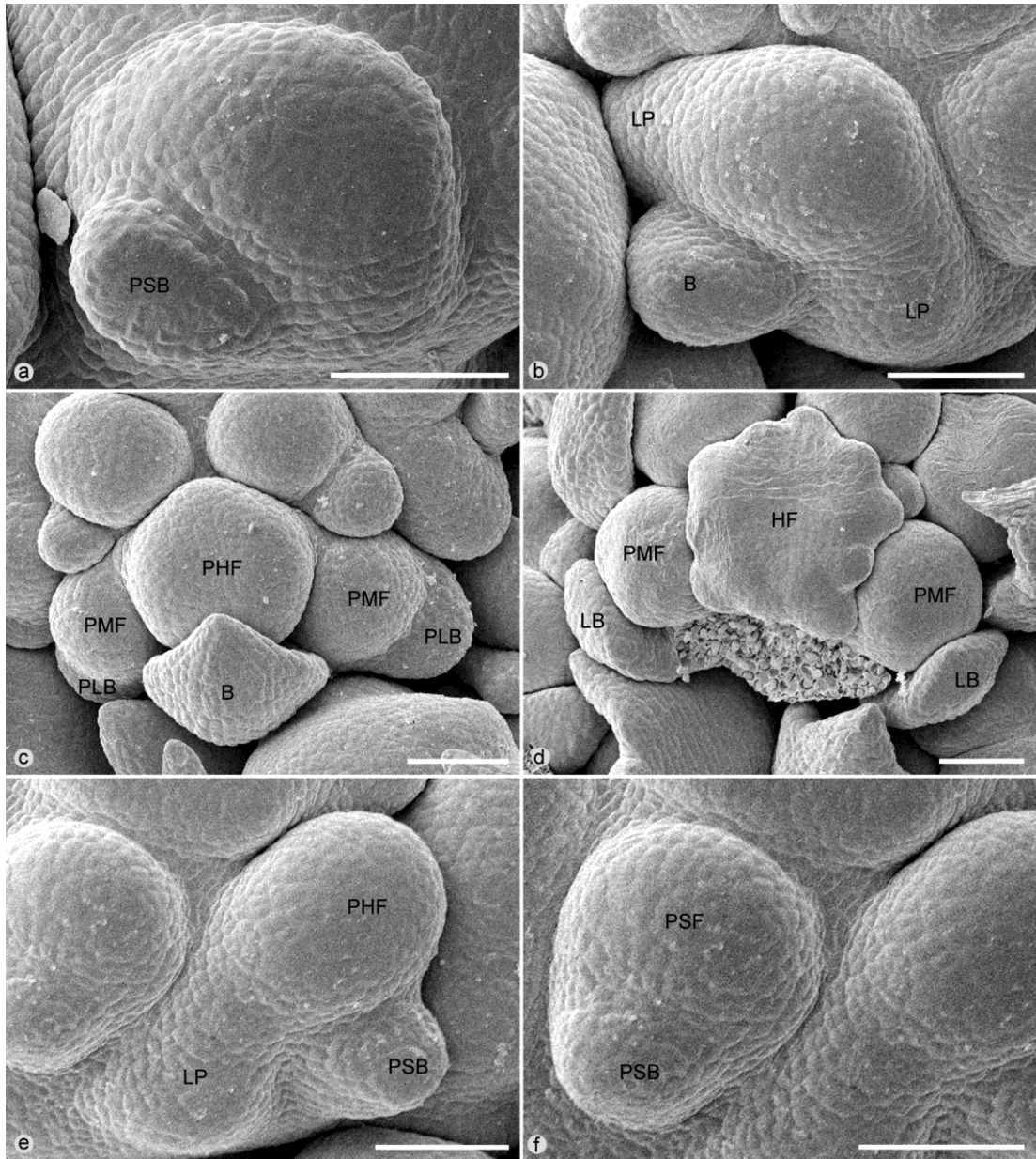


Fig. 5: *Sanicula europaea*, Partialinfloreszenzentwicklung. a-d dichasiale Partialinfloreszenz. a - Ein Primordium gliedert sich in ein apikales Primordium und ein basales Primordium (PSB). b - Das apikale Primordium verlängert sich lateral. Zwei laterale Primordien (LP) entstehen zusätzlich zum zentralen Primordium. Das basale Primordium beginnt sich zum Tragblatt (B) zu entwickeln. c - Das Primordium der Zwitterblüte (PHF) entsteht. Die lateralen Primordien teilen sich in ein apikales Primordium (PMF) und ein basales Primordium (PLB). d - Die basalen Primordien (PLB) entwickeln sich zu den lateralen Tragblättern (LB). Die Zwitterblüte (HF) beginnt sich zu entwickeln. Das Tragblatt der Partialinfloreszenz ist abpräpariert. e - Monochasiale (diadische) Partialinfloreszenz bestehend aus einem Zwitterblütenprimordium (PHF) und einem lateralen Primordium (LP) sowie einem Tragblattprimordium (PSB). Das laterale Primordium hat sich noch nicht in eine obere Blüten- und eine untere Tragblattanlage geteilt. f - Ein einzelnes Blütenprimordium (PSF) mit einem Tragblattprimordium (PSB) (ohne laterale Ausdehnung und Abgliederung von Primordien). SEM Bilder; Maßstab: 50µm

Hacquetia Neck. ex DC.

Hacquetia ist eine Gattung mit nur einer Art, *Hacquetia epipactis* (Scop.) DC. Ursprünglich von Scopoli (1771) als *Astrantia epipactis* beschrieben und von De Candolle (1830) in die neue Gattung *Hacquetia* gestellt. 1904 wurde sie von Krause zu *Sanicula* transferiert, das aber auf Grund der morphologischen Eigenständigkeit nicht allgemein akzeptiert wurde. Allerdings sprechen molekulare Befunde ebenfalls für eine Eingliederung in die Gattung *Sanicula* (Valiejo-Roman et al., 2002, Calviño & Downie, 2007). Der Name muss somit lauten: *Sanicula epipactis* (Scop.) E.H.L.Krause. Die Gattung/Art kommt nur im südlichen und östlichen Mitteleuropa vor, vom Süden der Schweiz bis nach Ungarn (Drude, 1898,).

Hacquetia epipactis (Scop.) DC

= *Sanicula epipactis* (Scop.) E.H.L. Krause.

Allgemeine Morphologie

Hacquetia epipactis ist ein Rhizomgeophyt (Achse 1. Ordnung) Zusätzlich zum oberirdischen Hauptspross (Achse 2. Ordnung) kann ein Nebenspross (Rosettentriebe) sowie eine weitere Innovationsknospe austreiben. Diese zusätzliche Innovation treibt aus einer Knospe aus, die im Vorjahr angelegt wurde und beinhaltet einen zusätzlichen Spross und mehrere Nebensprosse (Rosettentriebe) (Froebe, 1971a) (Fig. 6a und 6b).

Die Laubblätter sind grundständig in einer Rosette angeordnet, lang gestielt und palmat (fünf Blättchen).

Alle oberirdischen Sprosse schließen durch eine terminale Infloreszenz ab und bringen keine weiteren Verzweigungen (Achsen höherer Ordnungen) hervor. Abgesehen von den Hochblättern an der Basis der terminalen Infloreszenz sind keine weiteren Stängelblätter und somit keine distalen Bereicherungstriebe vorhanden (Fig. 6a und 6b).

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen sind terminale, köpfchenartige, andromonözische Blütenkonvolute, mit einem basalen Hochblattwirtel aus fünf bis sechs Hochblättern (Fig. 6a und 7a) (fünf bis acht laut Froebe, 1964). Sie setzen sich aus Partialinfloreszenzen und Einzelblüten zusammen. Die Partialinfloreszenzen bestehen aus einem Tragblatt, einer zentralen Zwitterblüte und ein bis zwei lateralen männlichen Blüten (abhängig von der Insertionshöhe). Die Partialinfloreszenzen stehen an der Peripherie und werden akropetal armbütiger, sodass schließlich nur mehr Einzelblüten vorhanden sind. Die Einzelblüten sind zunächst noch Zwitterblüten, vermännlichen aber mit zunehmender Insertionshöhe mit Ausnahme der terminalen Zwitterblüte (Fig. 7b und 7c).

Die Verteilung der Blüten innerhalb der Infloreszenzen ergibt eine äußere, periphere Zone aus Zwitterblüten, zwischen denen sich ein bis zwei männliche Blüten befinden, eine mittlere Zone aus rein zwittrigen Blüten, gefolgt von einer apikalen männlichen Zone mit einer zentralen Zwitterblüte. Die Anzahl der männlichen Blüten (eine oder zwei) zwischen den Zwitterblüten ergibt sich aufgrund der Anzahl der Partialinfloreszenzen (fünf oder sechs). In den untersuchten „Köpfchen“ wurden neun bis zwölf Zwitterblüten (inklusive Terminalblüte) und zwölf bis sechzehn männliche Blüten (inklusive der lateralen männlichen Blüten) gezählt. In den Infloreszenzen mit sechs Hochblättern wurden sieben bis acht laterale männliche Blüten gezählt (Fig. 7b), während in den Infloreszenzen mit fünf Hochblättern acht bis neun laterale männliche Blüten vorkamen (Fig. 7c). Die Häufigkeit eines fünf- oder sechszähligen Hochblattwirtels war annähernd gleich (3:5).

Tragblätter sind in der vollständig entwickelten Infloreszenz - abgesehen von dem Hochblattwirtel an der Basis - keine vorhanden (Fig. 7b und 7c).

Blütenmorphologie

Die Blüten sind fünfzählig, mit Ausnahme des zweikarpelligen Gynoeceums der Zwitterblüten.

Entwicklung der Primärfloreszenz

Am Vegetationspunkt der Primärfloreszenz werden ovale Primordien sichtbar. Diese Primordien gliedern sich akropetal in einer $2/5$ Dispersion vom Apikalmeristem ab (Fig. 8a). Die Wirtel sind alternierend.

Die Primordien (1 bis 5/6) an der Peripherie der Primärfloreszenz entwickeln sich in weiterer Folge zu Partialfloreszenzen (Fig. 9). Sie teilen sich zunächst in ein basales und ein apikales Primordium (Fig. 9a).

Das basale Primordium vergrößert sich und entwickelt sich zum Tragblatt der Partialfloreszenz. Diese Tragblätter (fünf in Fig. 8b und sechs in Fig. 8c) der Partialfloreszenzen bilden den Hochblattwirtel und verleihen dem Blütenkonvolut den Charakter eines Pseudanthiums. Sie wachsen während der Entwicklung der Infloreszenz und der Blüten nicht schützend über diese (Fig. 8f), sondern vergrößern sich erst nach dem Beginn der Blütenentwicklung.

Die apikalen Primordien verlängern sich lateral und es werden in den Zentren sowie lateral neue meristematische Zentren gebildet (Fig. 9b). Es entstehen dadurch dichasial-dreiblütige (Fig. 9a-d) oder monochasial-zweiblütige (Fig. 9e) Partialfloreszenzen, wobei der Verzweigungsgrad von dichasial zu monochasial mit zunehmender Insertionshöhe abnimmt. Die zentralen Primordien sowie die lateral gebildeten Primordien stellen Blütenprimordien dar (Fig. 9c). Die zentralen Primordien entwickeln sich zu Zwitterblüten und die lateralen Primordien zu männlichen Blüten.

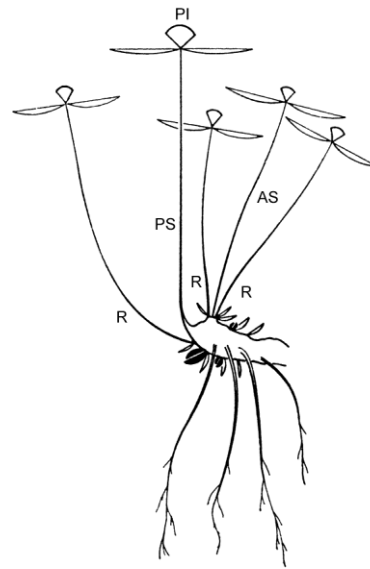
Zusätzlich zu den Zwitterblüten der Partialfloreszenzen können noch weitere vier bis sechs Primordien Zwitterblüten bilden (Fig. 8f). Daraus ergibt sich eine äußerste Zone der oben erwähnten Blütenverteilung, nämlich aus Zwitterblüten und dazwischen gestellten männlichen Blüten, sowie eine mittlere Zone aus Zwitterblüten (Fig. 7b und 7c).

Der Entwicklung der Primordien am Vegetationspunkt akropetal folgend entstehen aus den weiteren Primordien (ab 6/7) Einzelblüten. Die Primordien 5/6 teilen sich zunächst noch in ein basales und ein apikales Primordium, wobei sich die basalen Primordien zu Tragblättern entwickeln können oder \pm stark verkümmern (Fig. 9f). Die weiteren Primordien verbleiben ohne Tragblätter auszubilden und vermännlichen, nachdem neun bis elf Zwitterblütenprimordien (inklusive der zentralen Zwitterblüten der Partialinfloreszenzen) entstanden sind.

Besonders auffällig ist das relativ große Primordium terminal des Vegetationskegels, in das sich das Apikalmeristem erschöpft (Fig. 8c), welches gewissermaßen mit der Blütenentwicklung beginnt (Fig. 8d).

Die peripheren Blütenprimordien beginnen erst nach dem terminalen Blütenprimordium mit der Entwicklung der Blütenorgane. Die Entwicklung der Primordien zu Blüten erfolgt sonst aber ebenfalls akropetal (Fig. 8d und 8e). Die Entwicklung beginnt bei den zentralen Primordien der Partialinfloreszenzen, die sich zu Zwitterblüten entwickeln (Fig. 8d und 9d), sowie die ihnen akropetal folgenden nächsten vier bis sechs Einzelblütenprimordien. Die weiteren Einzelblütenprimordien entwickeln sich gemäß ihrer akropetalen Anlagenfolge zu männlichen Blüten (Fig. 8f).

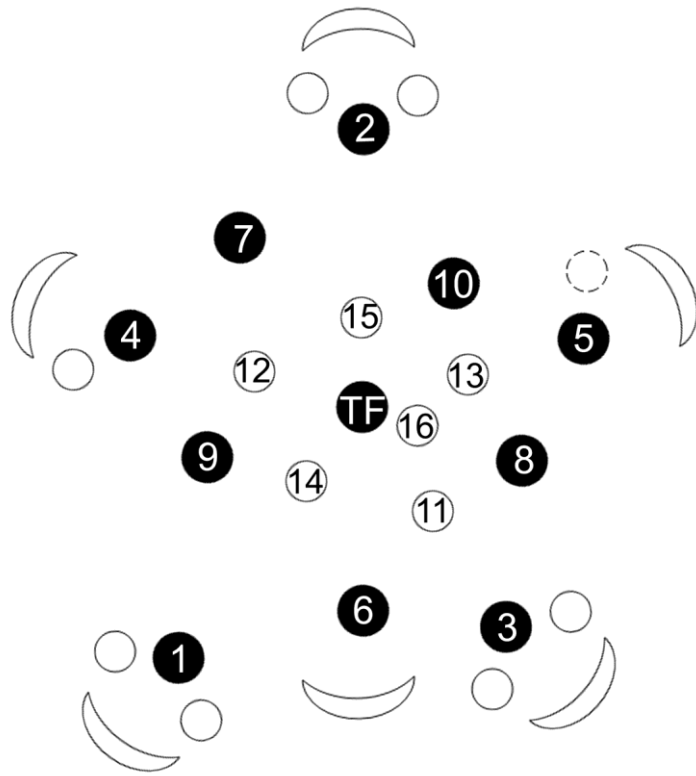
Die lateralen Blütenprimordien der Partialinfloreszenzen beginnen mit ihrer Entwicklung erst nachdem die zentralen Blütenprimordien der Partialinfloreszenzen und die ihnen folgenden Einzelblütenprimordien mit der Blütenentwicklung begonnen haben (Fig. 8d und 8e). Sie entwickeln sich zu männlichen Blüten.



b

☞ = leaves

Fig. 6: *Hacquetia epipactis*, a - Habitus einer blühenden Pflanze (Photo: A. WEBER). b - Schema einer blühenden Pflanze; folgende Strukturen sind zu erkennen: bewurzelt Rhizom, Innovationsknospen (schwarz), Laubblätter am Rhizom (reduziert dargestellt), terminaler Hauptspross (PS – primary shoot) mit Primärfloreszenz (PI – primary inflorescence), darunter zwei (in natura meist fünf oder sechs – siehe Photo Fig. 6a und 7a, b, c) scheinwirtelig angeordnete Hochblätter. Zusätzlicher Spross (AS – additional shoot) und Rosettentrieb (R – rosette shoot). Aus Froebe 1971.



= hermaphrodite flower
 = male flower
 = optionally reduced male flower

b

= bract

TF = terminal flower

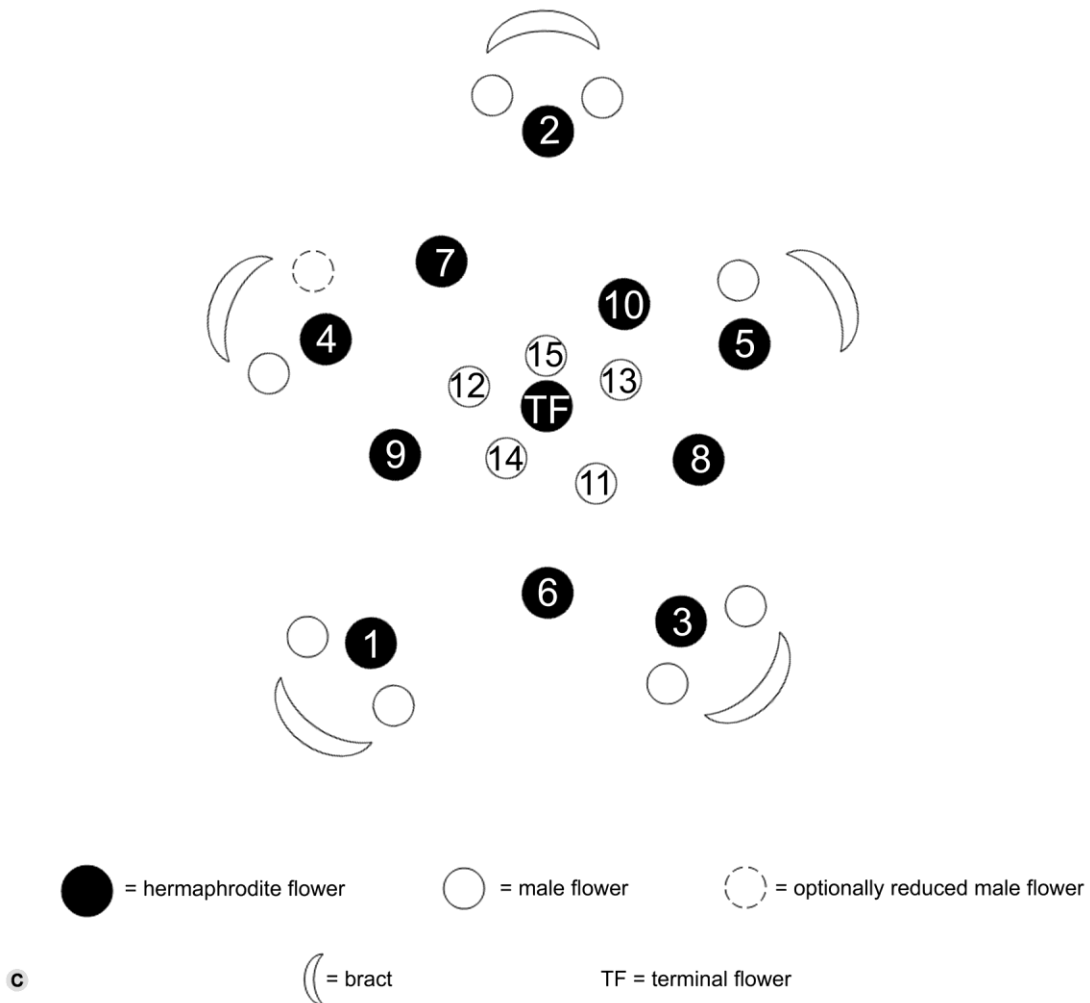


Fig. 7: *Hacquetia epipactis*, a - Terminale köpfchenartige Infloreszenz mit einem sechs- und einem fünfzähligen Hochblattwirtel (Photo: A. WEBER). b - Infloreszenzdiagramm mit sechs Tragblättern. c - Infloreszenzdiagramm mit fünf Tragblättern; folgende Strukturen sind zu erkennen: Partialinfloreszenzen (1-5/6), Einzelblüten (6-15/16), Terminalblüte (TF), Zwitterblüten (●), männlichen Blüten (○) und Tragblätter. Tragblätter sind nur peripher vorhanden (fünf oder sechs) und kleiner dargestellt. Sie bilden einen geschlossenen Kreis (siehe Photo Fig. 2a). Die Partialinfloreszenzen (1-5/6) werden mit zunehmender Insertionshöhe (gekennzeichnet durch die Nummerierung: 1-15/16) zu Einzelblüten (6/7-15/16) reduziert. Reduziert werden die lateralen männlichen Blüten (2→1→0). Die Einzelblüten sind zunächst noch Zwitterblüten (6/7-10), vermännlichen (11-15/16) aber mit zunehmender Insertionshöhe. Ausnahme ist die terminale Zwitterblüte (TF).

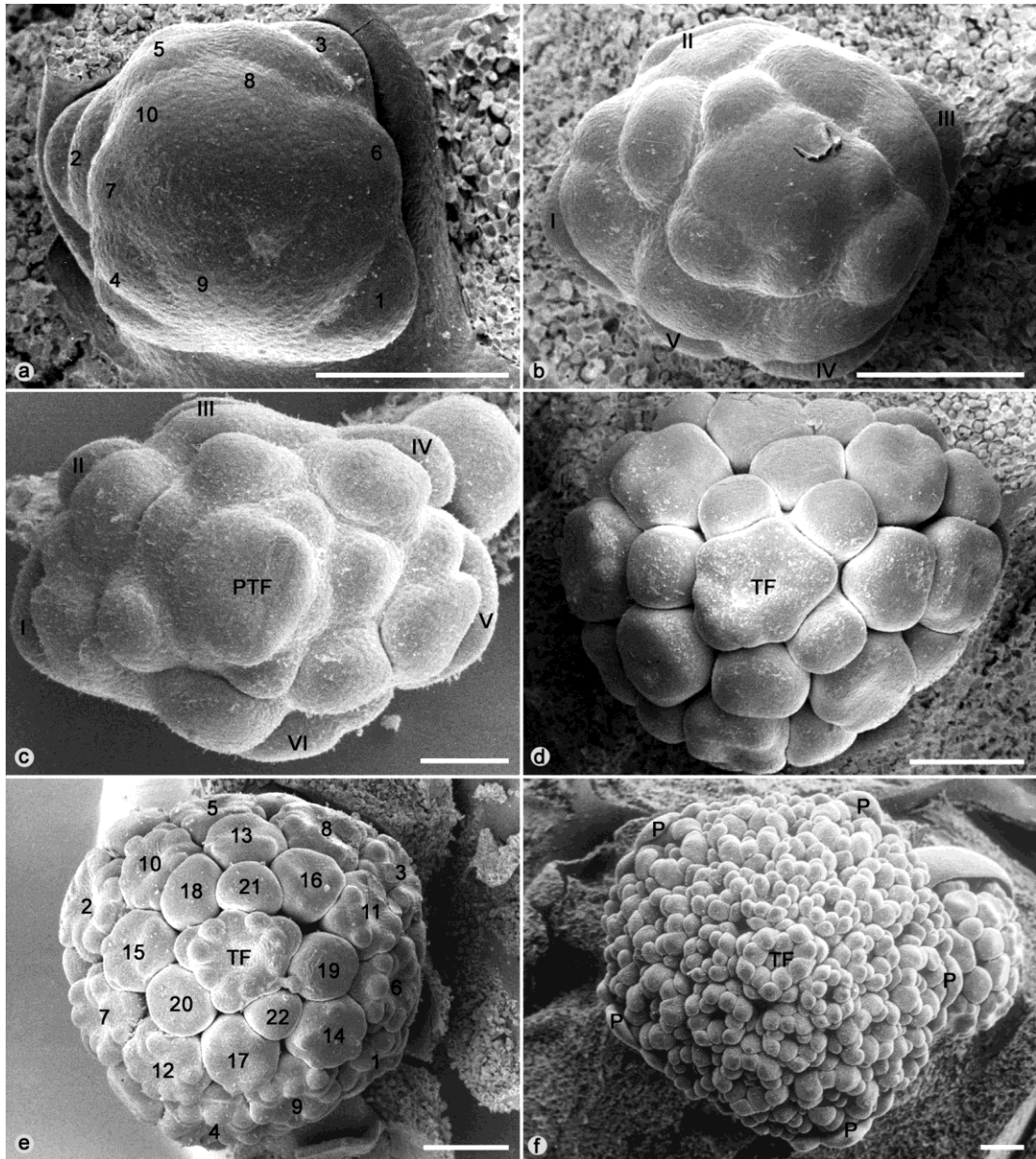


Fig. 8: *Hacquetia epipactis*, Entwicklung einer Primärfloreszenz. a - Akropetale Entwicklung in $\frac{2}{5}$ Stellung (Nummerierung 1-10 entspricht der Anlagenfolge). b - Infloreszenz mit fünf Tragblättern. c - Infloreszenz mit sechs Tragblättern, bereits mit terminalen Blütenprimordium (PTF) (die Nummerierung I-V/VI entspricht der Anzahl der Tragblätter). d - Das terminale Blütenprimordium beginnt sich zur Terminalblüte (TF) zu entwickeln. Die weitere Blütenentwicklung erfolgt akropetal, beginnend beim zentralen Blütenprimordium der Partialinfloreszenz. Die lateralen männlichen Blüten beginnen ihre Entwicklung erst nachdem die Blütenentwicklung akropetal fortgeschritten ist. (siehe auch 8e) e - Akropetale Entwicklung der Primordien zu Blüten (Nummerierung entspricht der Anlagenfolge). f - Fünf Partialinfloreszenzen (P) mit Tragblättern, vier dichasial und eines monochasial. Zusätzlich sichtbar sechs weiteren Zwitterblüten, inklusive Terminalblüte (TF) und neun männliche Blüten. Bei den Zwitterblüten sind bereits die Anlagen der Karpelle sichtbar. Die Tragblätter wachsen während der Entwicklung der Infloreszenz nicht schützend über diese.

SEM Bilder; Maßstab: a-e: 400µm, f: 800µm

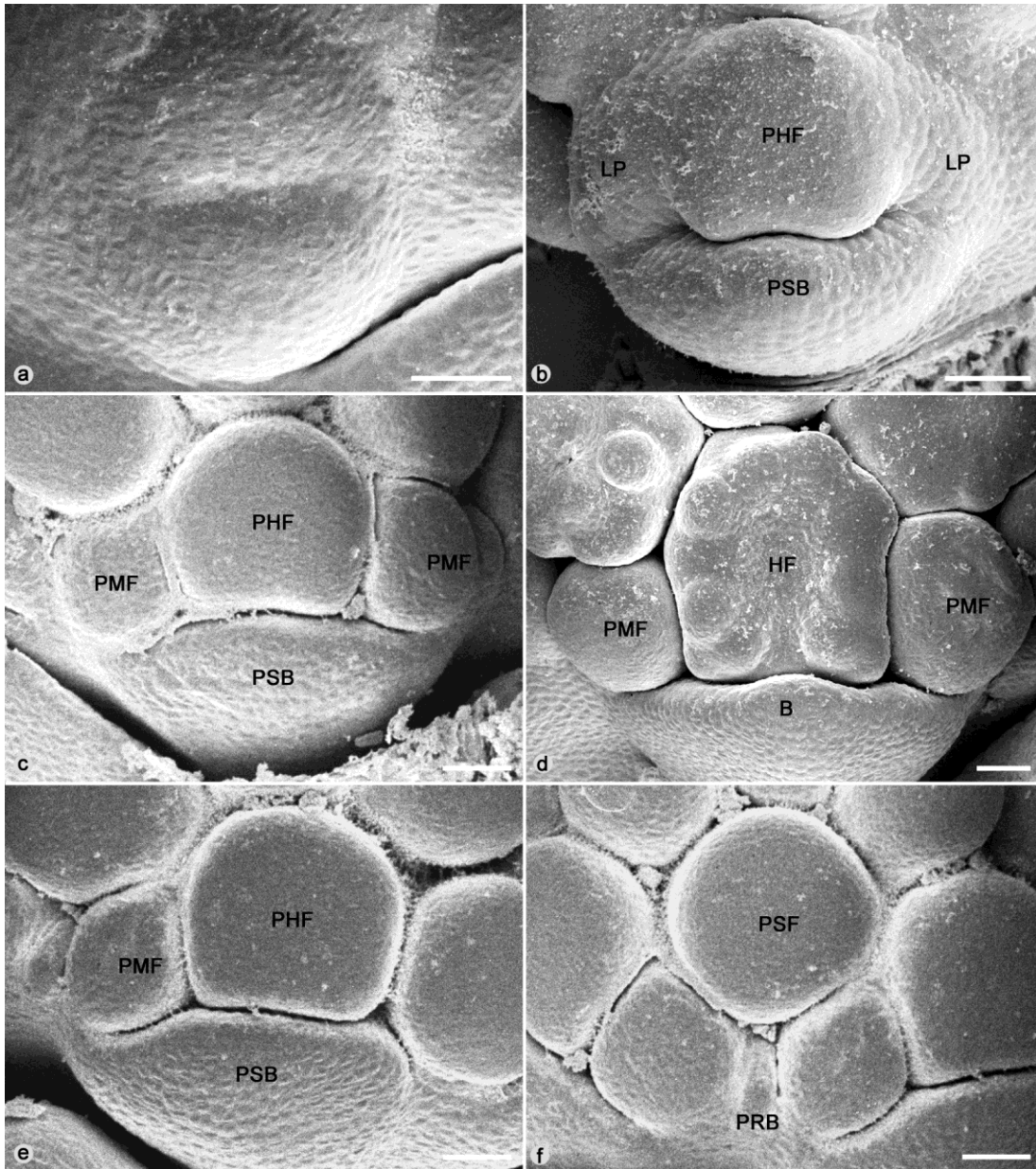


Fig. 9: *Hacquetia epipactis*, Partialinfloreszenzentwicklung. a-d - Dichasiale Partialinfloreszenz. a - Das Primordium teilt sich in ein apikales und ein basales Primordium. b - Das apikale Primordium verlängert sich lateral. Es beginnen sich ein zentrales Zwitterblütenprimordium (PHF) und zwei laterale Primordien (LP) zu entwickeln. Das basale Primordium formt sich zum Tragblattprimordium (PSB). c - Bildung des zentralen Zwitterblütenprimordiums (PHF) und der Primordien der lateralen männlichen Blüten (PMF). d - Die Zwitterblüte (HF) im Zentrum der Partialinfloreszenz beginnt sich in die Anlagen der Blütenorgane zu differenzieren. Das Tragblatt (B - bract) beginnt seine Entwicklung. e - Monochasiale Partialinfloreszenz aus zentralem Zwitterblütenprimordium (PHF) und einem lateralen männlichen Blütenprimordium (PMF), sowie einem Tragblattprimordium (PSB). f - Ein einzelnes Blütenprimordium (PSF) mit verkümmerten Tragblattprimordium (PRB).

SEM Bilder; Maßstab: 100µm

Astrantia L.

Die Gattung *Astrantia* besteht aus neun Arten und kommt in den europäischen Gebirgen (Alpen, Karpaten, der Balkanhalbinsel, Pyrenäen und Apennin), dem Anatolischen Hochland und im Kaukasus vor.

Die Gattung wird in 2 Sektionen unterteilt:

- Sektion *Astrantia* (*Macraster* Calestani) beinhaltet: *A. maxima*, *A. trifida*, *A. pontica*, *A. colchica* und *A. major*. Sie unterscheidet sich von der 2. Sektion durch derbe drei- bis fünfnervige Hüllblätter, wobei die Nerven untereinander netznervig in Verbindung stehen (fiederästig). Die Kelchzähne sind sehr spitz und fast stechend.
- Sektion *Astrantiella* Calestani umfasst: *A. minor*, *A. pauciflora*, *A. bavarica* und *A. carniolica* und ist charakterisiert durch dünne, häutige, dreinervige Hüllblätter. Die Nerven stehen hier aber nicht netznervig in Verbindung. Die Kelchzähne sind eiförmig und stumpf (Wörniz, 2001; Wörniz, 1999; Hegi, 1925/1926; Engler, 1913).

***Astrantia major* L.**

Allgemeine Morphologie

Astrantia major ist ein Geophyt mit einem Rhizom (Achse 1. Ordnung) als Überdauerungsorgan. Ein oberirdischer, blütentragender Hauptspross wird nicht ausgebildet, dieser verbleibt vegetativ (Prolifikation). Es werden nur Nebensprosse (Rosettentriebe, Achsen 2. Ordnung) gebildet (Froebe, 1971a), die alle in einer terminalen Primärfloreszenz enden und distal Seitensprosse bilden (Fig. 10). Die grundständigen Laubblätter (des Hauptsprosses und der Nebensprosse) sind lang gestielt und palmat. Die Stängelblätter der Nebensprosse werden mit zunehmender Insertionshöhe zu Hochblättern reduziert, indem die Petioli kürzer werden, so dass die Hochblätter schließlich sitzend an den Achsen inserieren. Weiters von der Reduktion betroffen sind die Spreitenlappen. Sie werden kleiner und von

ursprünglich sieben bis fünf auf drei bis eines reduziert. Die Stängelblätter sind wechselständig. Die Internodien werden aber ebenfalls mit zunehmender Insertionshöhe reduziert und die Hochblätter nehmen eine scheinwirtelige Stellung ein.

Zusätzlich zur Basitonie (Rosettentriebe) werden distal noch Bereicherungstriebe (Seitensprosse) ausgebildet. Je nach Phyllotaxis der Tragblätter werden somit (von unten nach oben) wechselständig, gegenständig bis wirtelig (drei bis fünf) angeordnete Seitensprosse (Achsen 3. Ordnung) gebildet, die ihrerseits wiederum Hochblätter aufweisen, aus deren Achsel erneut Seitensprosse (Achsen 4. Ordnung) entspringen können. Der Verzweigungsgrad nimmt mit zunehmender Ordnung der Seitenachsen von pleiochasial zu dichasial und monochasial ab. Hochblätter und somit potentielle Tragblätter sind häufig mehr vorhanden als Seitensprosse.

Alle Achsen enden in einer terminalen, doldenartigen, andromonözischen Infloreszenz.

Infloreszenzmorphologie

Der basale Hochblattwirtel („Involucrum“), aus dreizehn bis achtzehn Tragblättern, verstärkt den Anschein eines Pseudanthiums. Abgesehen von diesen basalen Tragblättern“ sind in den voll ausgebildeten Infloreszenzen keine weiteren Tragblätter vorhanden (Fig. 13 und 17a).

Die Infloreszenzen sind dolden- bis köpfchenartige, andromonözische Blütenkonvolute aus 49 bis 64 Blüten. Laut Vogler (1909) bestehen sie aus 43 bis 107 Blüten, wobei 64 Blüten am öftesten vorkamen. Die Infloreszenzen setzen sich zusammensetzen aus:

- einer basal-peripheren Zone aus 34 männlichen Blüten (Froebe, 1964),
- einer mittleren Zone aus 16 Zwitterblüten (Froebe, 1964) und
- einer apikalen Zone aus 15 männlichen Blüten (Froebe, 1964).

Bei Voglers Untersuchung (1909) kamen zwischen 6 und 32 Zwitterblüten häufiger vor, wobei 16 Blüten am häufigsten auftraten. Die männlichen Blüten variieren bei Vogler (1909) zwischen 10 und 92, wobei er nicht zwischen denen der basalen und apikalen Region unterschied.

Die mittlere Zone, die Zone der Zwitterblüten, wird in Infloreszenzen höherer Ordnung zu Gunsten der apikalen Zone (rein männliche Blüten) reduziert. Die Infloreszenzen höherer Ordnung vermännlichen zunehmend (Fig. 11a und 11b).

Das Blütenkonvolut (Fig. 12) setzt sich aus Partialinfloreszenzen und Einzelblüten zusammen. Die Partialinfloreszenzen bestehen aus einem Tragblatt, einer zentralen, potentiellen Zwitterblüte, zwei lateralen männlichen Blüten mit je einem Tragblatt und einer basalen männlichen Blüte. Die Tetraden (Partialinfloreszenzen) stehen an der Peripherie und werden akropetal reduziert. Reduziert werden die Tragblätter der lateralen männlichen Blüten und das Tragblatt der Partialinfloreszenz bis schließlich nur mehr die nackte Tetrade vorhanden ist. Weiters werden laterale und basale männliche Blüten reduziert, übrig bleibt die zentrale Zwitterblüte der Partialinfloreszenz als einzelne Blüte. Diese einzelnen Zwitterblüten (je ohne Tragblatt) vermännlichen mit zunehmender Insertionshöhe. Es ist keine terminale Zwitterblüte ausgebildet.

Blütenmorphologie

Die männlichen Blüten sind lang gestielt und stellen Reduktionsformen der Zwitterblüten dar. Die Zwitterblüten weisen einen weit kürzeren Stiel auf. Die Blüten sind, abgesehen von den zweikarpelligen Gynoeceen der Zwitterblüten, fünfzählig.

Entwicklung der Primärinfloreszenz

An der Basis der terminalen Primärinfloreszenz sind Blattanlagen und in deren Achseln die Vegetationspunkte der Seitensprosse sichtbar. Die Blattanlagen entwickeln sich akropetal und sind nach einer $2/5$ Dispersion angeordnet (Fig. 13a).

Am Vegetationspunkt der Primärfloreszenz werden akropetal Primordien gebildet (Fig. 13a und 17a). Die ersten Primordien sind noch nach einer $\frac{2}{5}$ Dispersion angeordnet (Fig. 13a) und folgen dabei der Anordnung der Seitensprosse. Diese Anordnung geht jedoch, bedingt durch die hohe Anzahl der Primordien und die Wölbung des Vegetationspunktes (Fig. 13b), verloren.

Die ersten peripheren Primordien (meist acht) gliedern sich in ein basales und ein apikales Primordium (Fig. 14a).

Aus den basalen Primordien entwickeln sich Tragblattprimordien (Fig. 14b). Diese Tragblätter vergrößern sich in weiterer Folge (Fig. 13b und 17b) und hüllen die Infloreszenz schützend ein (Fig. 13c und 13d). Sie sind die Tragblätter der Partialinfloreszenzen.

Aus den apikalen Primordien entstehen Partialinfloreszenzen (Fig. 14b). Dabei hebt sich im Zentrum ein Primordium empor, das lateral und basal zunächst von einem meristematischen Wulst umgeben ist (Fig. 14b). Dieser Wulst kann sich lateral weiter verlängern, sodass neben dem Tragblattprimordium der Partialinfloreszenz, zwei Primordien gebildet werden (Fig. 14b). Diese lateralen Primordien entwickeln sich zu Hochblättern (Fig. 14c). Dabei vergrößern sie sich ebenfalls und hüllen die sich entwickelnde Infloreszenz schützend ein.

Aus dem übrigen meristematischen Wulst kann sich dann ein laterales (Fig. 14b) Primordium nach dem anderen sowie ein basales Primordium entwickeln. Pro Partialinfloreszenzprimordium können ein zentrales Primordium, zwei laterale Primordien (inklusive Tragblätter) und ein basales Primordium entstehen (Fig. 14c).

Die zentralen lateralen und basalen Primordien stellen Blütenprimordien dar (Fig. 14d). Die zentralen Primordien entwickeln sich zu Zwitterblüten, während aus den lateralen und basalen Primordien männliche Blüten entstehen (Fig. 14e und 14f).

An der Peripherie der Infloreszenz entwickeln sich Partialinfloreszenzen und deren Tragblätter (Fig. 17a). Die Tragblätter sind nur basal vorhanden (Fig. 17a). Mit zunehmender Insertionshöhe entstehen einzelne Primordien ohne Tragblätter (Fig. 17a).

Bei den peripheren Partialinfloreszenzen handelt es sich um Tetraden (Fig. 15a). Mit zunehmender Insertionshöhe werden die Partialinfloreszenzen reduziert (Fig. 15 und 16). Als erstes von der Reduktion betroffen sind die lateralen Tragblätter (Fig. 15b). Eines nach dem anderen wird nicht mehr entwickelt, sodass schließlich die lateralen männlichen Blüten ohne Tragblatt verbleiben (Fig. 15c). Als nächstes wird das Tragblatt der Partialinfloreszenz reduziert. Die Tetrade bleibt somit ohne Tragblatt zurück (Fig. 15d).

Eine mögliche weitere Reduktion ist nun, dass ein männliches (basal und lateral) Blütenprimordium nach dem anderen reduziert wird, sodass schließlich nur mehr das zentrale Zwitterblütenprimordium übrig bleibt. Übergangsformen sind dabei möglich. Jedoch konnten diese Reduktionsschritte kaum beobachtet werden. Bei den untersuchten Exemplaren folgen auf die Tetraden meist sofort einzelne Blütenprimordien. Drei Exemplare stellen eine Ausnahme dar (Fig. 16). Bei einem Exemplar sind zwei Diaden gefunden worden (Fig. 16). Eine Diade besteht aus einem zentralen und einem lateralen Primordium (Fig. 16a). Die andere Diade, mit einem zentralen und einem basalen Primordium (Fig. 16b), kann als Reduktion einer Tetrade bezeichnet werden, da lateral des zentralen Primordiums Reste (Fig. 16b *) des meristematischen Wulstes erkennbar sind, die sich jedoch nicht mehr weiter zu Primordien entwickelt haben. Die zwei weiteren Exemplare zeigen je, bereits in einer höhern Entwicklungsstufe, Diaden mit einer zentralen und einer lateralen Blüte (Fig. 16c) sowie mit einer zentralen und einer basalen Blüte (Fig. 16d). (Die Blütenorgane beginnen sich zu differenzieren). Bei diesen Exemplaren sind zusätzlich zu den Diaden noch Triaden gefunden worden. Die Triaden bestehen bei beiden Exemplaren aus einer zentralen, einer lateralen und einer basalen Blüte (Fig. 16e und 16f).

Die Einzelblütenprimordien verbleiben, ohne sich in basale und apikale Primordien zu gliedern (Fig. 17b). Es werden keine Tragblätter angelegt. Sie entwickeln sich zunächst noch zu Zwitterblüten (zentrale Zwitterblüten der Partialinfloreszenzen), vermännlichen aber mit zunehmender Insertionshöhe. Das Apikalmeristem der Infloreszenz endet in der Bildung einzelner männlicher Blüten (Fig. 13b). Ein Rest des

Apikalmeristeme ist neben dem zu letztgebildeten Primordium einer männlichen Blüte sichtbar (Fig. 13b *). Es wird keine Terminalblüte angelegt.

Die Blütenentwicklung erfolgt ebenfalls akropetal (Fig. 17c) und beginnt bei den zentralen Primordien der Partialinfloreszenzen (Zwitterblüten), setzt sich fort bei den einzelnen Primordien, die zunächst noch zu Zwitterblüten werden (mittlere Zone aus Zwitterblüten) und endet bei den Primordien, die sich zu männlichen Blüten entwickeln (apikale Zone aus männlichen Blüten). Die Entwicklung der lateralen und basalen Primordien zu männlichen Blüten beginnt erst, wenn die apikalen Primordien ihre Entwicklung zu männlichen Blüten begonnen haben (Fig. 17d).

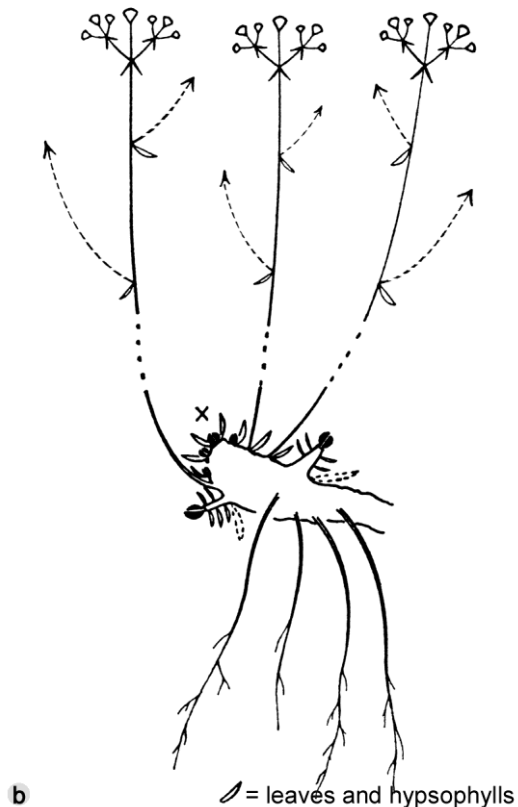
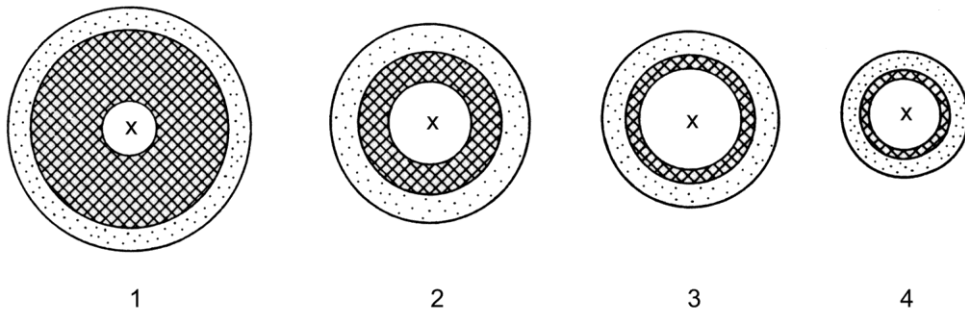


Fig. 10: *Astrantia major*, a - Habitus einer blühenden Pflanze (Photo: J. Kronister). b - Schema einer blühenden Pflanze; folgende Strukturen sind zu erkennen: bewurzelt Rhizom, Innovationsknospen (schwarz), Laubblätter am Rhizom (reduziert dargestellt), terminaler oberirdischer Hauptspross wird nicht ausgebildet (x). Es sind nur Nebensprosse mit Primärfloreszenz („Köpfchen“) vorhanden und darunter zwei (in natura zwei bis fünf – siehe Photo Fig. 10a und 11a) scheinwirtelig gestellte Bereicherungstrieb (Seitensprosse), die ihrerseits wieder zwei Seitensprosse ausbilden. Weitere Seitensprosse können aus den Achseln der wechselständigen Hochblätter entstehen (punktierte Pfeile). Aus Froebe 1971.



⋯ = zone of male flowers at the periphery

▨ = zone of hermaphroditic flowers in the middle

b X = zone of male flowers at the apex

Fig. 11: *Astrantia major*, Vermännlichungstendenz. a - Infloreszenz 1. Ordnung (Mitte) aus einer (von außen nach innen) Zone männlicher Blüten, Zwitterblüten und männlicher Blüten (nicht sichtbar). Infloreszenzen 2. Ordnung bereits nur mehr aus männlichen Blüten aufgebaut (Photo: J. Kronister). b - Schema der Vermännlichungstendenz aus vier Infloreszenzen (die Ordnung ist durch die Nummer gekennzeichnet). Die Zone der Zwitterblüten (schraffiert) reduziert sich mit zunehmender Ordnung (1 → 4) zu Gunsten der apikalen Zone aus männlichen Blüten (x). Außen (punktiert) die periphere Zone aus männlichen Blüten.

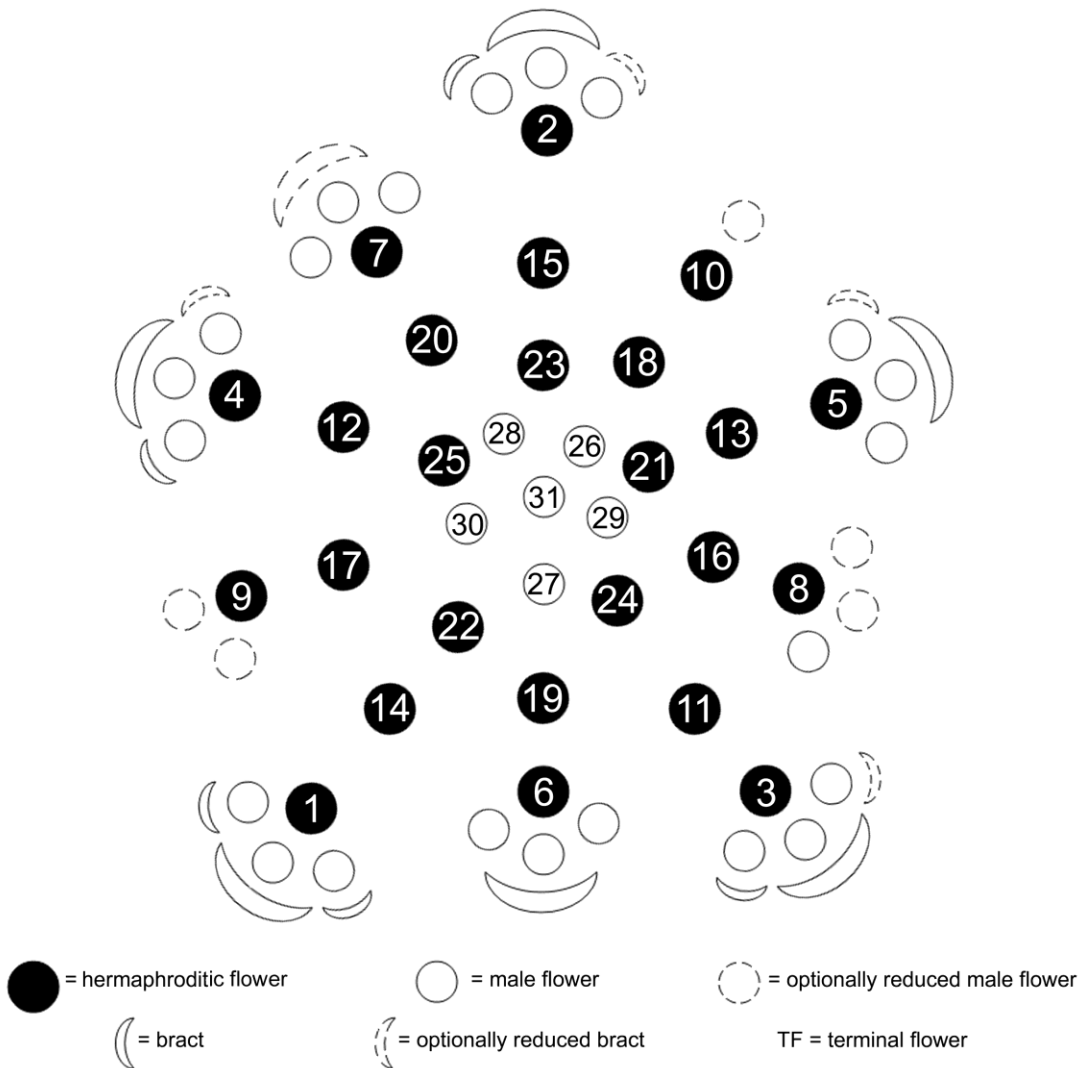


Fig. 12: *Astrantia major*, Infloreszenzdiagramm; folgende Strukturen sind zu erkennen: Partialinfloreszenzen (1 bis 9) mit einer zentralen Zwitterblüte (●), drei lateralen (zwei) – basale (eine) männliche Blüten (○), einem zur Partialinfloreszenz gehörenden Tragblatt und zwei lateralen Tragblätter, je eines zu jeder der zwei lateralen männlichen Blüten. Die basale männliche Blüte verbleibt, ohne ein Tragblatt auszubilden. Mit zunehmender Insertionshöhe (gekennzeichnet durch die Nummerierung 1 bis 31) werden die Partialinfloreszenzen reduziert: zuerst ein laterales Tragblatt (3, 4), dann beide lateralen Tragblätter (5, bei 6 bereits reduziert) und schließlich das Tragblatt der Partialinfloreszenz. Weiters werden die basalen und die lateralen männlichen Blüten (8, 9) reduziert und übrig bleiben die einzelnen Blüten (die zentralen Zwitterblüten der Partialinfloreszenzen) (11 bis 26) ohne Tragblätter. Die zunächst noch zwittrigen Blüten vermännlichen mit zunehmender Insertionshöhe (ab 26). Die Infloreszenz erschöpft sich in männlichen Blüten ohne eine zwittrige Terminalblüte zu bilden. Die Tragblätter sind nur peripher vorhanden und kleiner dargestellt. Sie bilden einen Kreis (Siehe Photo Fig. 11a).

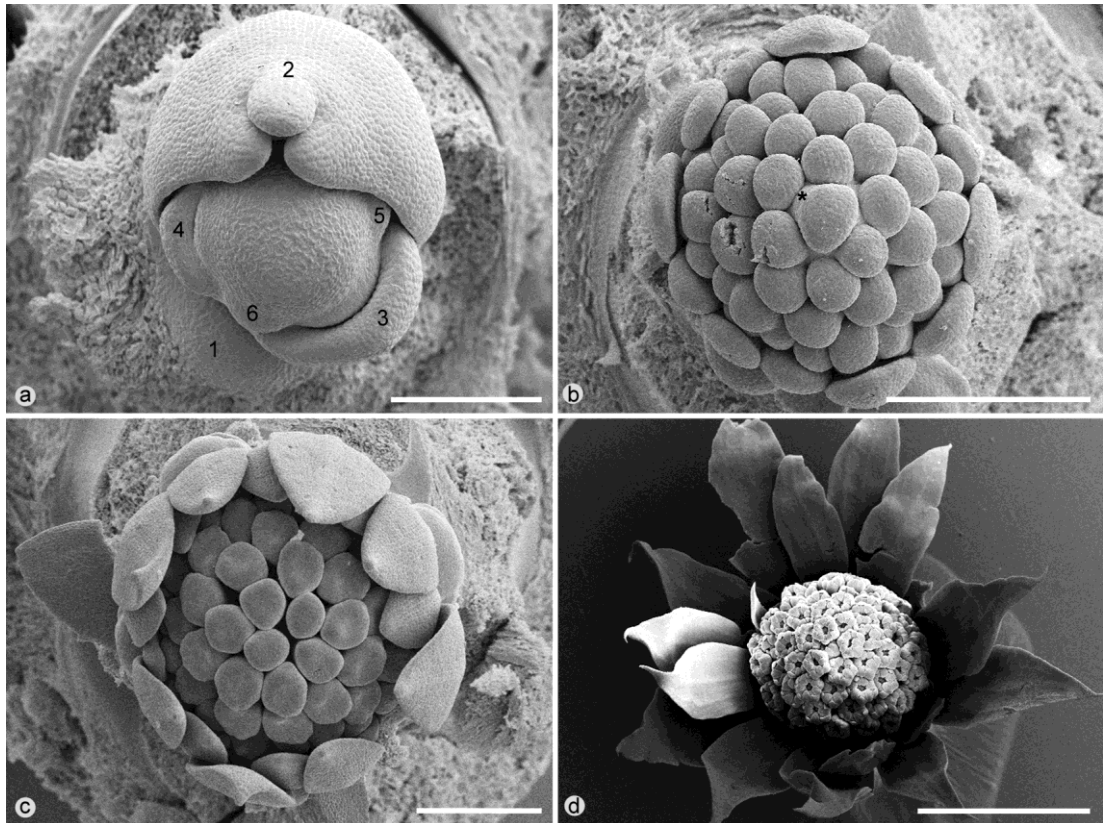


Fig. 13: *Astrantia major*, Infloreszenzentwicklung. a - Die Blattanlagen (1, 2, 3, 4, bei 1 nur der Vegetationspunkt eines Seitensprosses sichtbar, Tragblatt wurde entfernt) entwickeln sich akropetal und sind in einer $\frac{2}{5}$ Stellung angeordnet. Die Primordien am Vegetationspunkt der Primärfloreszenz (nur 5 und 6 sichtbar) werden akropetal gebildet und sind noch nach einer $\frac{2}{5}$ Dispersion angeordnet. Sie folgen der Anordnung der Blatt- und Seitensprossanlagen. b - Die $\frac{2}{5}$ Stellung geht verloren (Wölbung und Anzahl der Primordien). Basal vergrößern sich die Tragblätter. Das Apikalmeristem endet in einzelne Primordien. Ein Rest (*) des Apikalmeristems ist neben den zu letztgebildeten Primordium sichtbar. c - Die Tragblätter vergrößern sich und beginnen die Infloreszenz schützend einzuhüllen. d - Die Tragblätter wurden aufpräpariert. Sie würden die Infloreszenz vollkommen einhüllen. Tragblätter sind nur basal vorhanden (siehe auch a-c).

SEM Bilder; Maßstab: a-c: 200 μ m, d: 2mm

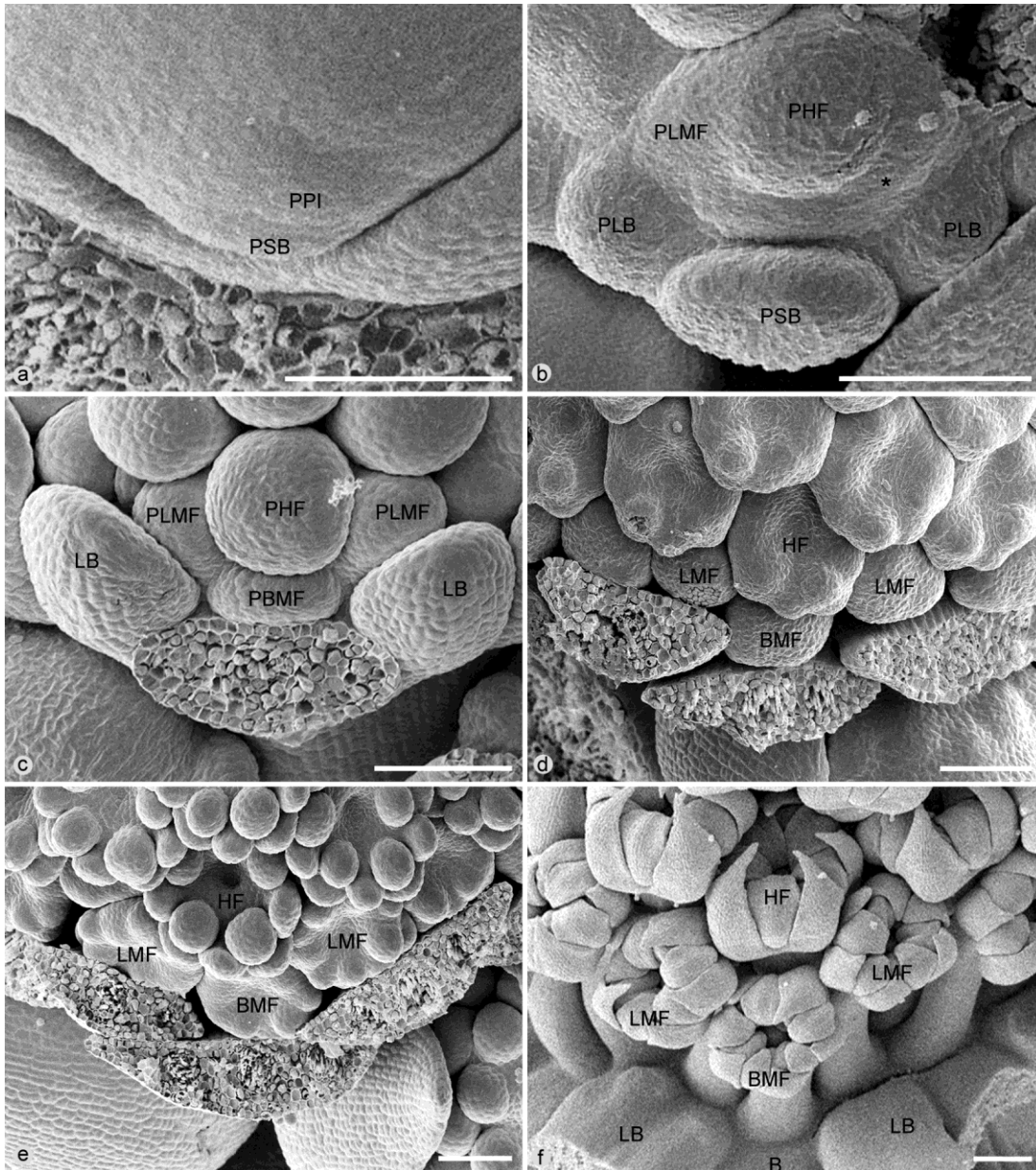


Fig. 14: *Astrantia major*, Partialinfloreszenzentwicklung (Tetraden). a - Ein peripheres Primordium gliedert sich in ein apikales (PPI) und ein basales (PSB) Primordium. b - Aus dem basalen Primordium entwickelt sich ein Tragblattprimordium (PSB). Das apikale Primordium entwickelt sich zur Partialinfloreszenz: Im Zentrum hebt sich ein zentrales Primordium (PHF) empor, das lateral und basal von einem meristematischen Wulst (*) umgeben ist. Dieser verlängert sich lateral, um neben dem Tragblattprimordium (PSB) der Partialinfloreszenz zwei weitere Primordien (PLB) zu bilden. Aus dem übrigen meristematischen Wulst können sich dann ein laterales Primordium nach dem anderen und das basale Primordium entwickeln. Es ist hier erst ein laterales Primordium (PLMF) entwickelt. c - Die lateralen Primordien (PLB) entwickeln sich zu Tragblättern. Pro Partialinfloreszenzprimordium kann eine Tetrade, aus einem zentralen Primordium (PHF), zwei lateralen Primordien (PLMF) inklusive Tragblätter (LB) und einem basalen Primordium (PBMF) entstehen. d - Die zentralen, lateralen und basalen Primordien stellen Blütenprimordien dar. e und f - Die zentralen Primordien entwickeln sich zu Zwitterblüten (HF). Die lateralen und basalen Primordien werden zu männlichen Blüten (LMF und BMF). SEM Bilder; Maßstab: a-e: 50µm, f: 200µm

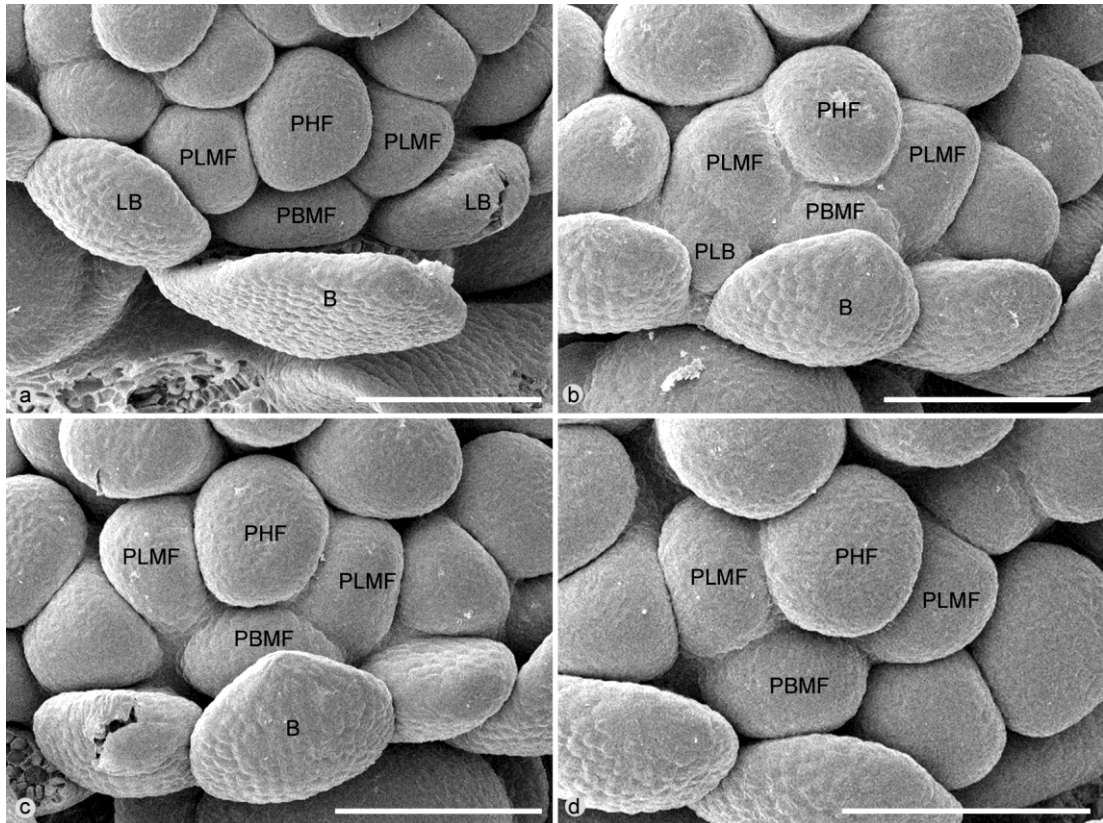


Fig. 15: *Astrantia major*, Reduktion der Partialinfloreszenz. a - Die Partialinfloreszenz (Tetrade) aus einem Tragblatt (B), einem zentralen (PHF) und einem basalen (PBMF) Primordium, sowie zwei lateralen Primordien (PLMF) und deren lateralen Tragblättern (LB). b - Ein laterales Tragblatt wurde bereit reduziert. Das zweite ist noch als Primordium (PLB) vorhanden. c - Beide lateralen Tragblätter sind reduziert. Die lateralen Primordien der Tetrade sind ohne laterale Tragblätter. d - Das Tragblatt der Partialinfloreszenz ist reduziert worden. Die Tetrade verbleibt nackt.

SEM Bilder; Maßstab: 70µm

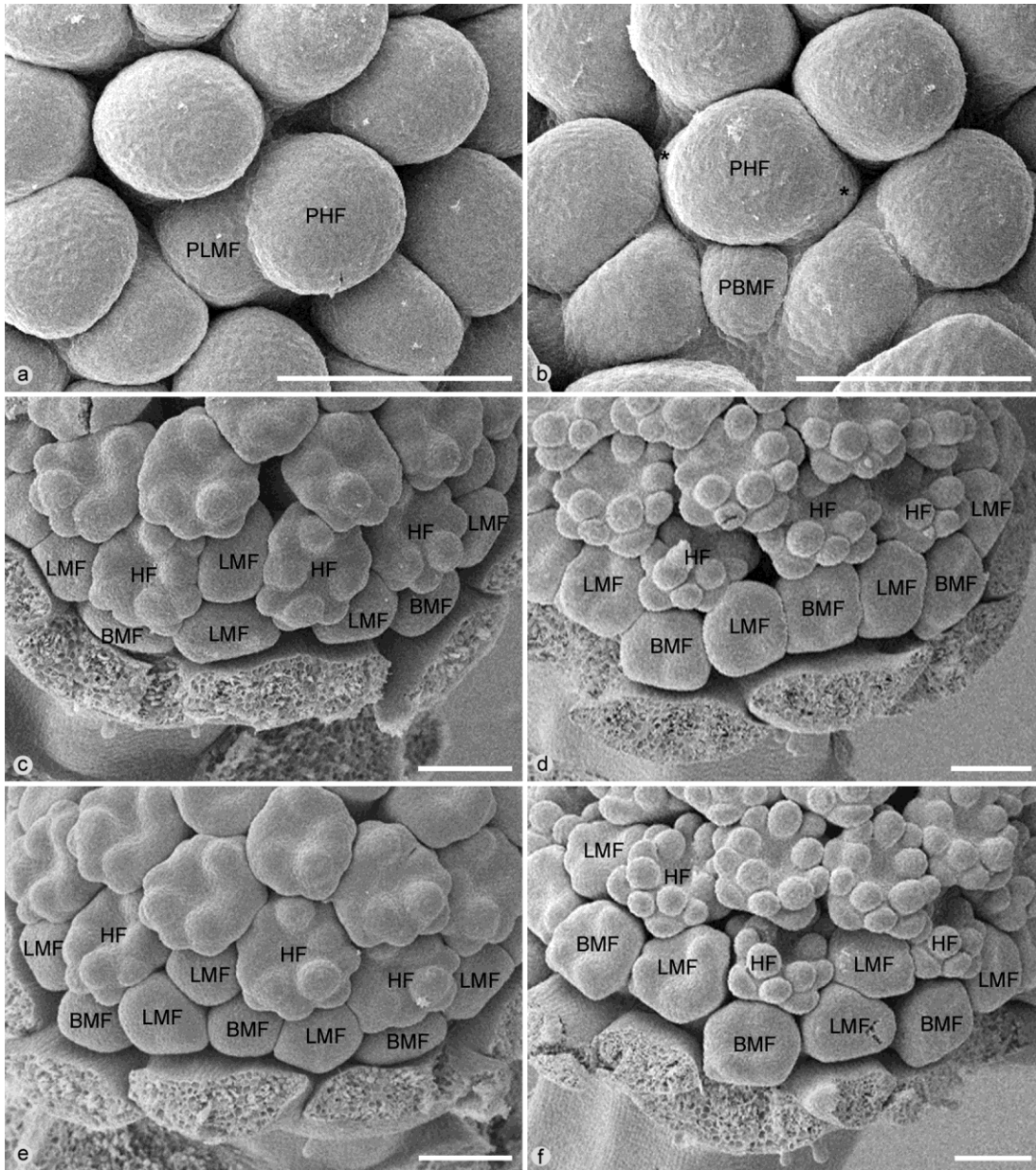


Fig. 16: *Astrantia major*, Reduktion der Partialinfloreszenz. a - Eine Diade aus einem zentralen (PHF) und einem lateralen (PLMF) Primordium. b - Eine Diade aus einem zentralen (PHF) und einem basalen (PBMF) Primordium. Lateral der zentralen Primordiums sind noch Reste des meristematischen Wulstes (*) erkennbar. c - Eine Diade aus einer zentralen (HF) und einer lateralen (LMF) Blüte. d - Eine Diade aus einer zentralen (HF) und einer basalen (BMF) Blüte. e und f - Triaden aus einer zentralen (HF), einer lateralen (PLMF) und einer basalen (PBMF) Blüte. Sowohl Diaden (c und d) als auch Triaden (e und f) sind flankiert von Tetraden.

SEM Bilder; Maßstab: 70µm

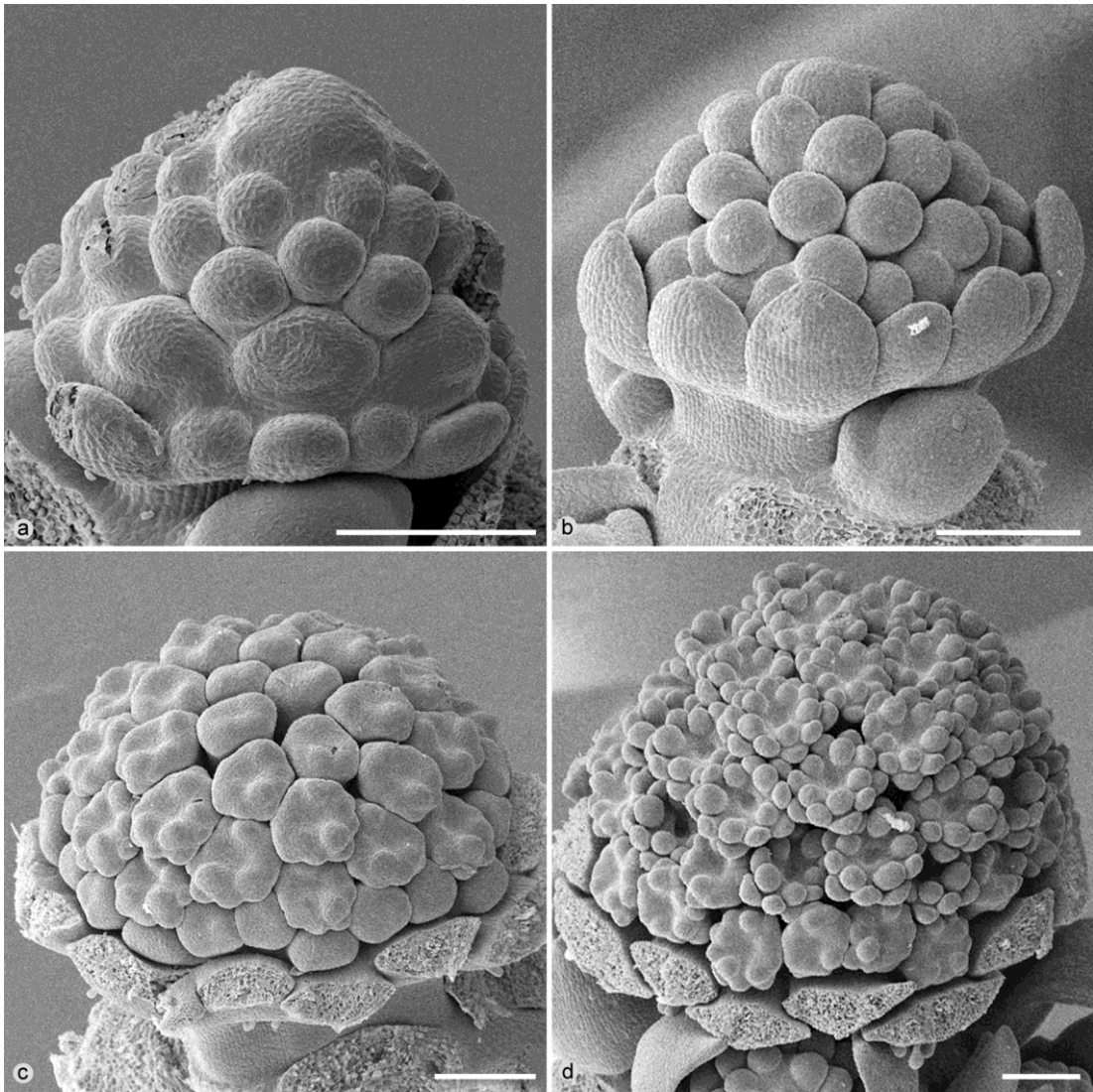


Fig. 17: *Astrantia major*, Entwicklung der Infloreszenz und Blütensequenz. a - Akropetale Entwicklung der Primordien. An der Peripherie der Infloreszenz sind Primordien der Partialinfloreszenzen und deren Tragblätter sichtbar. Tragblätter nur basal vorhanden. Mit zunehmender Insertionshöhe entstehen Primordien ohne Tragblätter. b - Die Tragblätter vergrößern sich. Apikal verbleiben die Primordien, ohne sich in weitere Primordien zu gliedern, einzeln. c - Die Blütenentwicklung erfolgt akropetal und beginnt bei den zentralen Primordien der Partialinfloreszenzen. d - Die Entwicklung der lateralen und basalen Primordien zu männlichen Blüten beginnt erst, wenn die apikalen Primordien ihre Entwicklung zu männlichen Blüten bereits begonnen haben.

SEM Bilder; Maßstab: 100µm

Eryngium L.

Die Gattung *Eryngium* umfasst 230 bis 250 Arten (Pimenov und Leonov, 1993) und kommt in temperaten Gebieten auf jedem Kontinent vor. Die Gattung wird in zwei Untergattungen geteilt.

- *Eryngium* subgenus *Eryngium* (Calviño et. al., 2007) beinhaltet alle Arten der „alten Welt“ (Afrikas, Europas und Asiens) (C.I. Calviño, S.R. Downie, 2007), mit den westmediterranen Arten: *E. tenue*, *E. viviparum*, *E. corniculatum* (C.I. Calviño. S.R. Downie, 2007) und *E. galioides* (Calviño et. al., 2007) als Ausnahmen. Diese vier Arten werden zur zweiten Untergattung gezählt (C.I. Calviño, S.R. Downie, 2007 und Calviño et. al., 2007).
- *Eryngium* subgenus *Monocotyloidea* (Wörz emend. Calviño et. al., 2007) umfasst ansonst alle Arten der „der neuen Welt“ („New World s. str.“) (Amerikas und Australiens) (Calviño et al., 2008).

Laut Kadereit et al. (2008) werden nur *E. viviparum*, *E. galioides* und *E. corniculatum* zur Untergattung *Monocotyloidea* gezählt. *E. tenue* und *E. ilicifolium* (nach Calviño et al., 2008 zu Untergattung *Eryngium*) gehören laut der Untersuchung von Kadereit et al. (2008) zu keiner der beiden Untergattungen. („Whereas *E. ilicifolium* is sister to Old World clade, *E. tenue* is resolved as part of a polytomy of the New World clade of *Eryngium* und *Hacquetia/Sanicula* plus *Petagnea*.“ Kadereit et al., 2008:377).

Morphologisch lassen sich die beiden Untergattungen fast durch die Nervatur ihrer jungen basalen Blätter unterscheiden. Während die jungen basalen Blätter der Mitglieder der Untergattung *Eryngium* (inklusive *E. tenue* und *E. ilicifolium*) eine palmate Blattaderung aufweisen, zeigt sich bei den Arten der Untergattung *Monocotyloidea* eine parallele, bogenläufige (kamptodrom) oder pinnat Nervatur (Kadereit et al., 2008). Morphologisch betrachtet gehören dann allerdings noch zwei mediterrane Arten, *E. atlanticum* und *E. pusillum*, zur Gruppe der altweltlichen Arten (*E. viviparum*, *E. galioides* und *E. corniculatum*) innerhalb der Untergattung *Monocotyloidea* (Kadereit et al., 2008).

***Eryngium planum* L.**

Allgemeine Morphologie

Eryngium planum ist ein Geophyt mit einer Rübe als Speicherorgan. Normalerweise treibt ein Hauptspross aus (Achse 1. Ordnung) aber bei älteren Pflanzen können zusätzlich mehrere Nebensprosse vorkommen (Hegi, 1925/1926) (Fig. 18a).

Die grundständigen Laubblätter sind lang gestielt und einfach. Die Stängelblätter werden allmählich zu Hochblättern reduziert. Dabei werden die Blattstiele verkürzt, bis die Hochblätter schließlich sitzend am Stängel inserieren, diesen umfassen und sich die ungeteilten Spreiten palmat (drei- bis fünfteilig) teilen. Während die grundständigen Laubblätter in einer Rosette angeordnet sind, werden die Internodien zwischen den Stängelblättern zunächst größer, sodass diese wechselständig angeordnet sind, bevor sich die Internodien wieder verkürzen und die Blätter unterhalb der terminalen Infloreszenz eine (schein)wirtelige Stellung einnehmen (Fig. 18a und 18b).

Die Bereicherung erfolgt über ein Verzweigungssystem aus Seitensprossen, die aus den Achseln der wechselständig und wirtelig (zwei bis fünf) angeordneten Stängelblättern bzw. Hochblättern hervorgehen (Fig. 18a, 18b und 19a). Diese Seitensprosse (Achsen 2. Ordnung) weisen jeweils drei sitzende palmate Hochblätter auf. Zwei dieser Hochblätter sind scheingegenständig angeordnet und das dritte setzt etwas oberhalb an. Im Weiteren kann die Bereicherung durch tri-, di- und/oder monochasial angeordnete Seitensprosse höherer Ordnung (Achsen 3. und 4. Ordnung) fortgeführt werden. Die Verzweigung nimmt dabei von trichasial über dichasial zu monochasial mit zunehmender Ordnung der Seitensprosse ab. Die Anzahl der Hochblätter (Tragblätter) ist immer drei.

Alle Achsen enden in einer terminalen Infloreszenz und werden von den jeweiligen Achsen nächst höherer Ordnung übergipfelt (Fig. 18a und 18b).

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen sind kugel- bis kolbenförmig und werden von einem basalen Hochblattwirtel umgeben (Fig. 19a und 19b). Die Hochblätter verleihen den Infloreszenzen den Charakter eines Pseudanthiums. Sie sind strahlenförmig angeordnet und mindestens so lang wie die Infloreszenzen hoch sind. Unterhalb dieses Hochblattwirtels stehen auf Lücke weitere kleinere Hochblätter. Die Infloreszenz besteht aus Zwitterblüten und dazugehörigen Tragblättern (Fig. 20). Alle zur Infloreszenz gehörenden Tragblätter besitzen eine stachelige Spitze.

Blütenmorphologie

Die Blüten sind alle zwittrig und durch fünfzählige Blütenorgane aufgebaut. Die Ausnahme stellt das zweikarpellige Gynoeceum dar.

Die Entwicklung der Primärinfloreszenz

An der Basis der terminalen Primärinfloreszenz sind bereits die Anlagen von Hochblättern vorhanden, in deren Achseln sich die Seitensprosse entwickeln (Fig. 21a). Die Apikalmeristeme der Seitensprosse sind normalerweise nicht sichtbar, da die Tragblätter schützend über diese wachsen.

Der Vegetationspunkt der Primärinfloreszenz ist kolbenförmig. An der Basis des Vegetationspunktes entsteht ein Kreis von Primordien. Es ist keine Dispersion erkennbar (Fig. 21a). Noch bevor die Entwicklung weiterer Primordien akropetal fortschreitet, teilen sich die Primordien in zwei neue meristematische Zentren. Es entstehen somit pro Primordium ein basales und ein apikales Primordium (Fig. 22a). Die apikalen Primordien entwickeln sich in weiterer Folge zu Zwitterblüten (Fig. 22c - f). Die basalen Primordien wachsen über die apikalen Blütenprimordien und entwickeln sich zu deren Tragblättern (Fig. 22b) Die Tragblätter wachsen rasch schützend über die sich entwickelnde Infloreszenz (Fig. 21f).

Erst nachdem die Primordien des basalen Kreises als zwei (basal und apikal) unabhängige Primordien sichtbar werden, entwickeln sich akropetal weitere Primordien (Fig. 21b). Dabei entstehen weitere Kreise, die zu dem jeweils vorherigen auf Lücke stehen (Fig. 21c).

Jedes Primordium teilt sich, wie oben beschrieben, in ein basales und ein apikales Primordium (Fig. 21d), aus denen sich in weiterer Folge Blüten und dazugehörige Tragblätter entwickeln.

Der Vegetationspunkt erschöpft sich schließlich in einem terminalen Primordium (Fig. 21e, 23a und 23b), das sich zur Terminalblüte (ohne Tragblatt) entwickelt. Unterhalb der Terminalblüte können Tragblätter gebildet werden, deren Achseln leer bleiben und keine Blüten ausbilden (Fig. 20 und 23a-d).

Während die Entwicklung der Primordien akropetal fortschreitet, können zwischen den sich bereits in Entwicklung befindlichen basalen Tragblattprimordien neue Primordien erscheinen (Fig. 25a). Aus diesen Primordien entwickeln sich zusätzliche Hochblätter (Fig. 25b), in deren Achseln sich aber keine weiteren Blütenprimordien befinden (Fig. 25c). Es kann sogar so weit gehen, dass sich zwischen diesen zusätzlichen Hochblättern und den Tragblättern wieder Primordien erheben, die ebenfalls zu Hochblättern auswachsen, ohne dass sich in deren Achseln Blütenprimordien entwickeln (Fig. 25d).

Aus den basalen Tragblättern entsteht der die Infloreszenz umgebende Hochblattwirtel. Aus den zusätzlichen Hochblättern entstehen die kleineren, basal des Hochblattwirtels stehenden Hochblätter. Gemeinsam tragen sie zum Erscheinungsbilde eines Pseudanthiums bei.

Die Blütenentwicklung vollzieht sich ebenfalls akropetal (Fig. 24). Sie beginnt an der Basis der Infloreszenz, noch bevor sich der Vegetationspunkt in dem Terminalblütenprimordium erschöpft (Fig. 24a). Auffällig in diesem Zusammenhang ist jedoch, dass das Terminalblütenprimordium den benachbarten Blütenprimordien in der Entwicklung voraus ist (Fig. 23c, 23d und 24b).



Fig. 18: *Eryngium planum*, a - Habitus einer jungen noch nicht blühenden Pflanze (blühende Pflanzen sind blau überlaufen) (Photo: J. Kronister). b - Schema einer blühenden Pflanze; folgende Strukturen sind zu erkennen: Rübe mit terminalen Hauptspross und Primärfloreszenz, Laubblätter basal einfach und gestielt, am Hauptspross reduziert zu sitzenden palmaten Hochblättern. Unterhalb der Primärfloreszenz zwei scheinwirtelig gestellte Seitensprosse, die ihrerseits je einen Seitenspross ausbilden, weiters ist ein Seitenspross in der Achsel eines wechselständigen Hochblattes vorhanden. Infloreszenzen sind von einem Hochblattwirtel umringt, Hochblätter ungeteilt. Infloreszenzen übergipfelt von denen nächst höherer Ordnung. (Hegi, 1925/26).



Fig. 19: *Eryngium planum*, a - Primärfloreszenz mit fünf scheinwirteligen Seitensprossen (Photo: J. Kronister). b - Primärfloreszenz (noch nicht blühend) mit basalen Hochblattwirtel (Photo: J. Kronister).

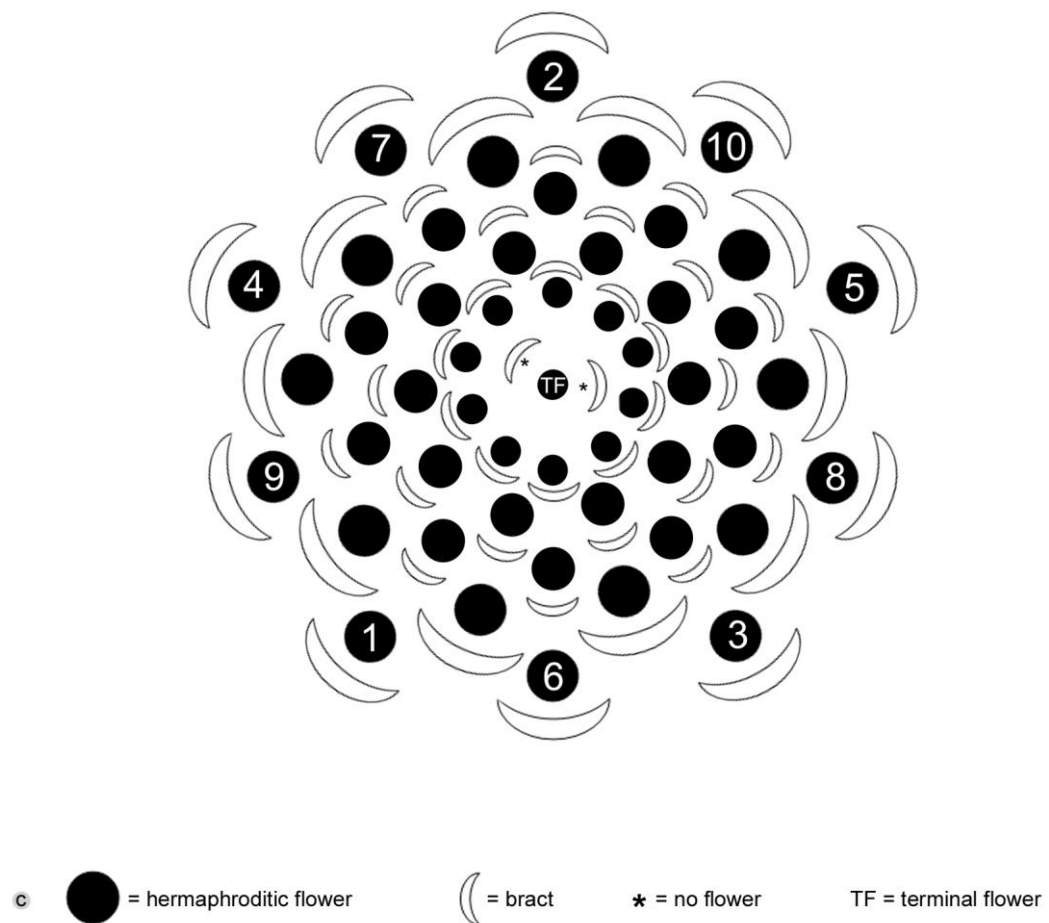


Fig. 20: *Eryngium planum*, Infloreszenzdiagramm; folgende Strukturen sind zu erkennen: Zwitterblüten (●) mit Tragblätter. Apikal können Tragblätter ohne Achselprodukte vorhanden sein (*). Die Größe der Zwitterblüten ist nur aus Darstellungsgründen unterschiedlich.

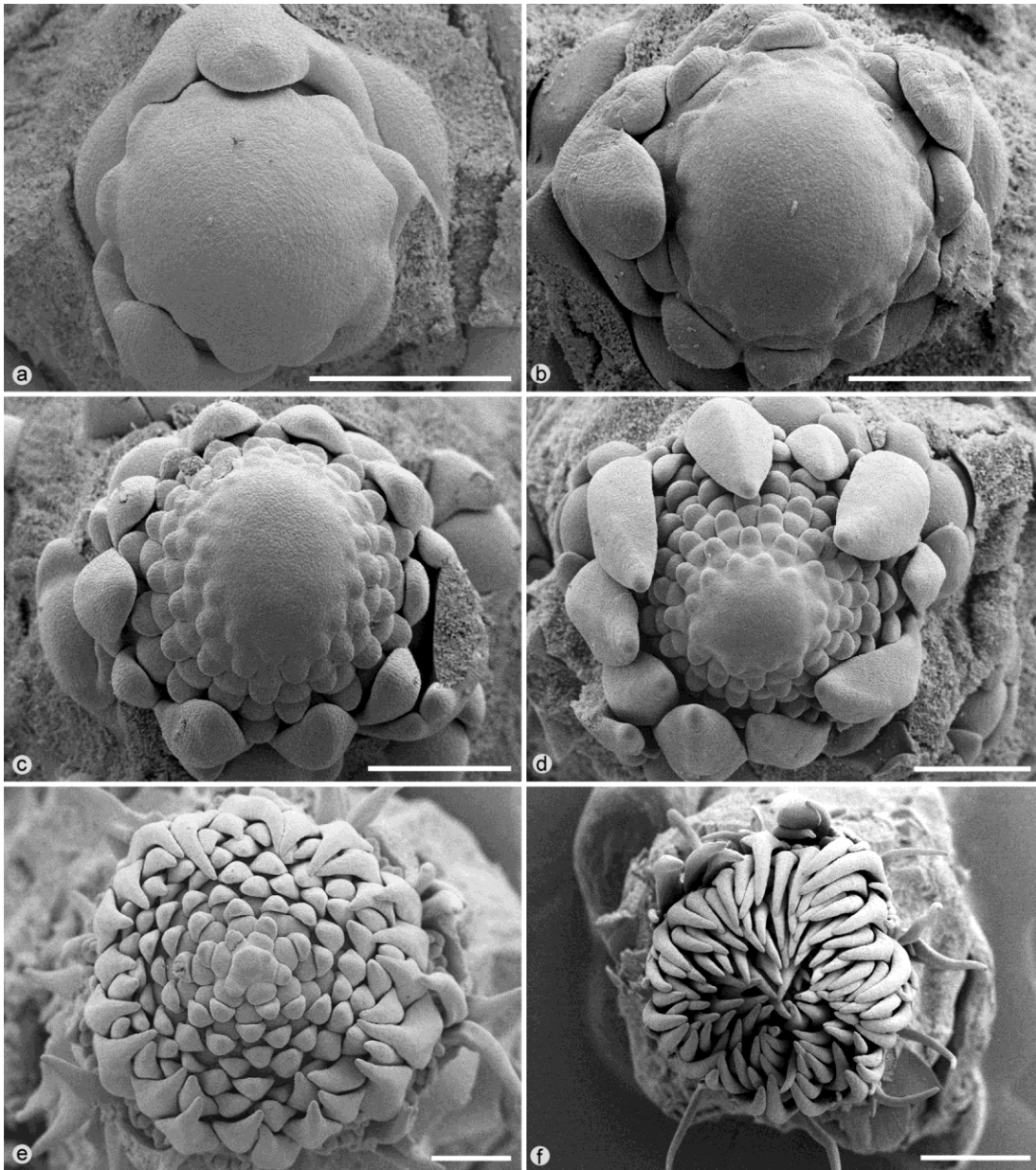


Fig. 21: *Eryngium planum*, Infloreszenzentwicklung. a - Basal der Primärfloreszenz sind Blattanlagen und Vegetationspunkte von Seitensprossen erkennbar. An der Basis der Primärfloreszenz ist ein Kreis von Primordien sichtbar. Es ist keine Dispersion erkennbar. b - Akropetal entwickeln sich weitere Primordien. c - Es entstehen weitere Kreise, die zu dem jeweils vorherigen auf Lücke stehen. d - Jedes Primordium teilt sich in ein apikales und basales Primordium. e - Der Vegetationspunkt erschöpft sich in einen terminalen Primordium. f - Die Tragblätter wachsen schützend über die Infloreszenz, SEM Bilder; Maßstab: a-e: 400 μ m, f: 1mm

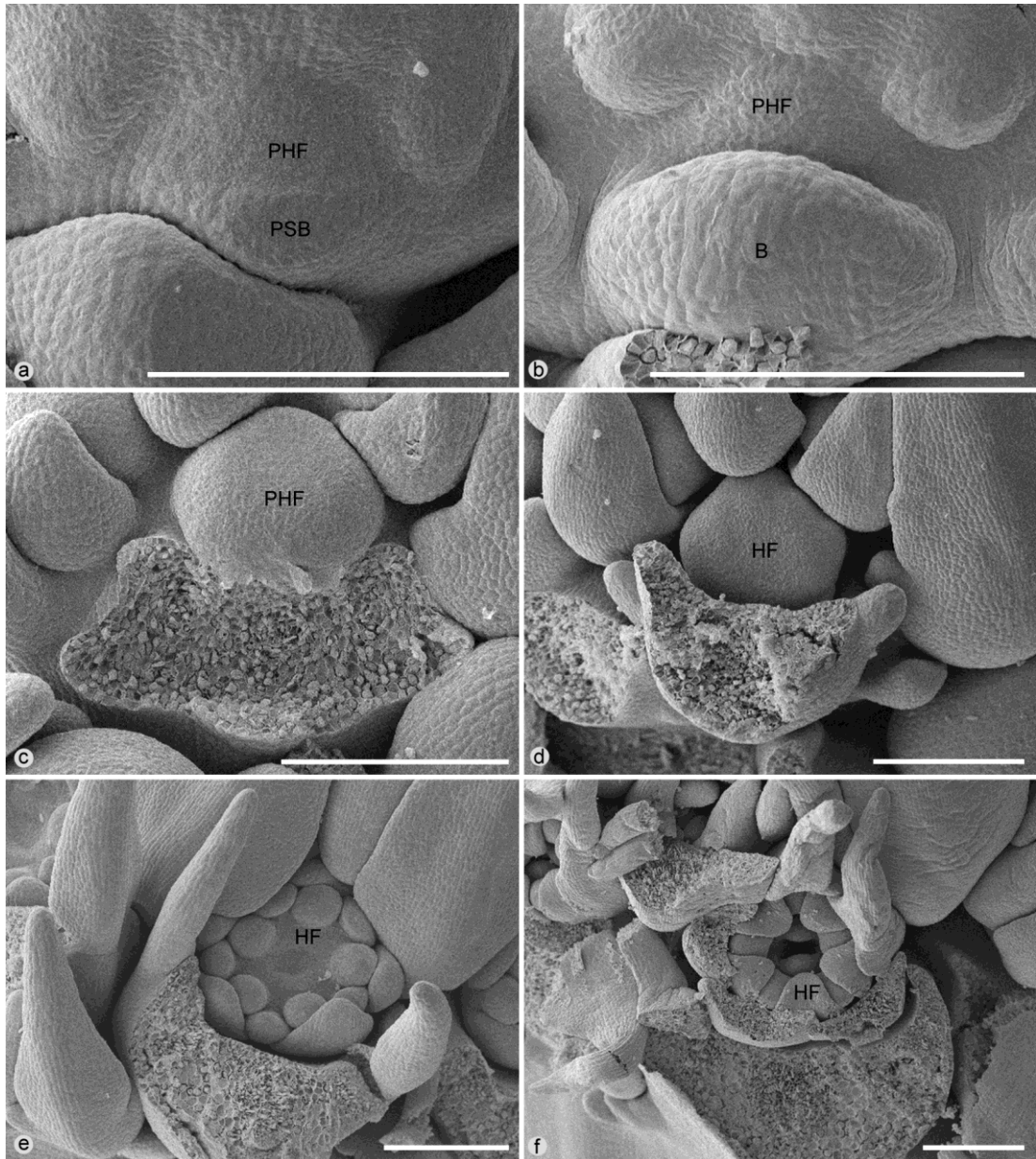


Fig. 22: *Eryngium planum*, Blüten- und Tragblattentwicklung. a - Pro Primordium entstehen ein basales (PSB) und ein apikales (PHF) Primordium. b - Das basale Primordium wächst schützend über das apikale Primordium und entwickelt sich zum Tragblatt (B). c-f - Apikales Primordium entwickelt sich zur Zwitterblüte. Tragblatt abpräpariert.

SEM Bilder; Maßstab: a-f: 200µm

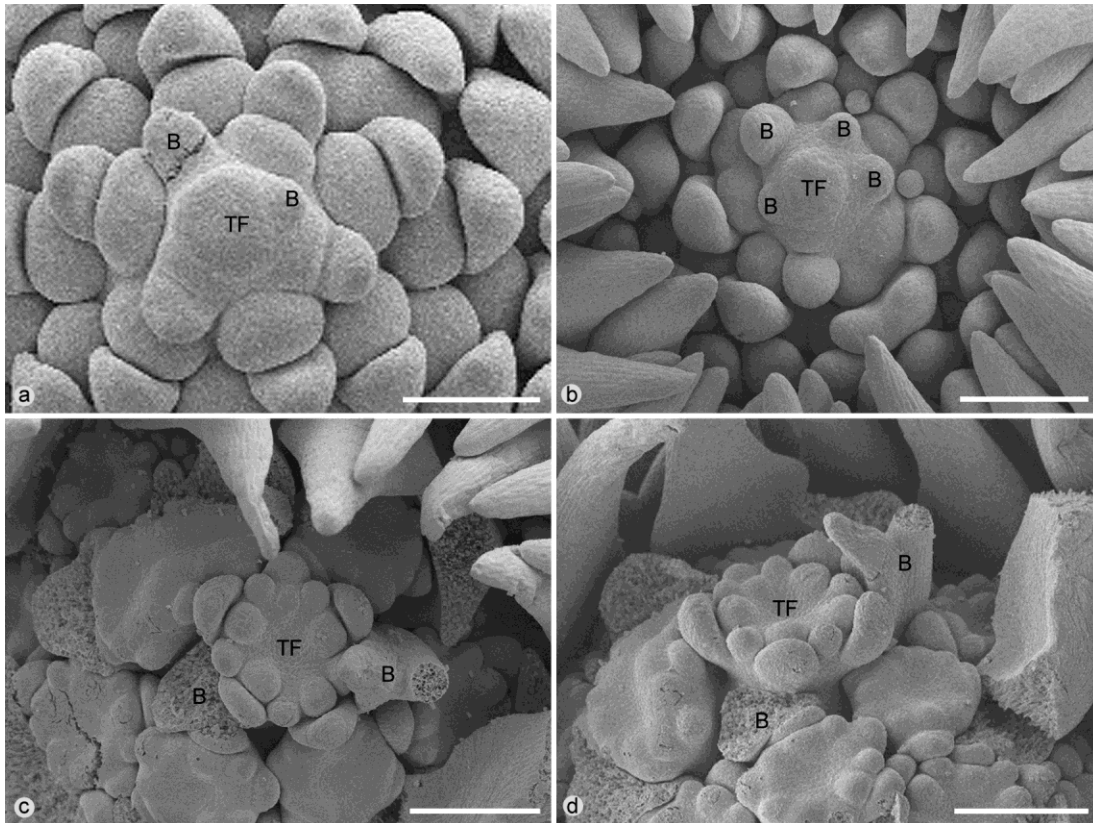


Fig. 23: *Eryngium planum*, Terminalblüte. a und b - Der Vegetationspunkt erschöpft sich in einer Terminalblüte (TF). Basal der Terminalblüte können Tragblätter (B) ohne Achselprodukt vorhanden sein. c und d – Terminalblüte ist den benachbarten Primordien in der Entwicklung voraus. Tragblätter ohne Achselprodukte vorhanden. SEM Bilder; Maßstab: a-d: 200µm

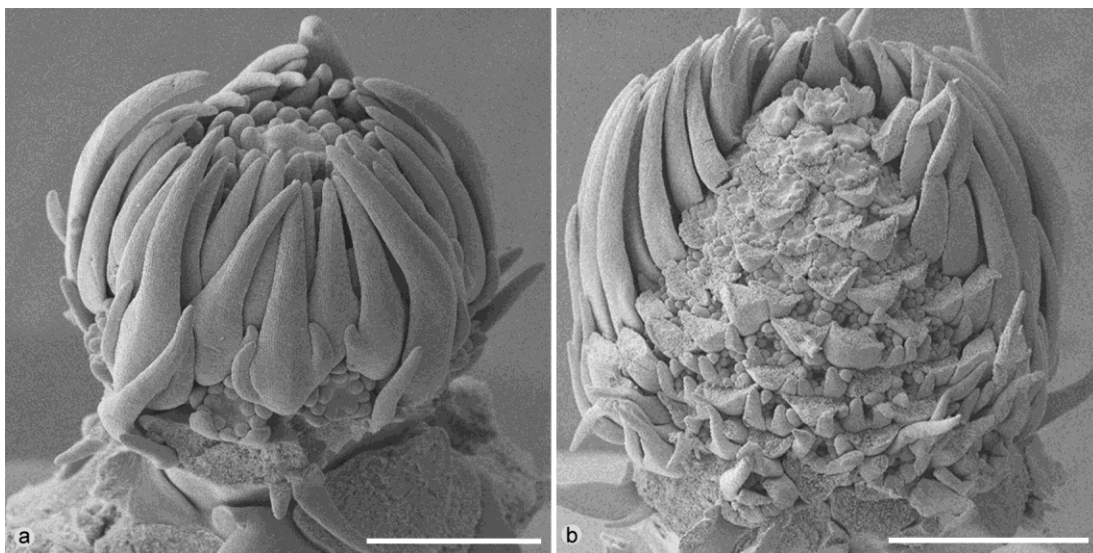


Fig. 24: *Eryngium planum*, Blütenentwicklung. a - Die Blütenentwicklung erfolgt akropetal, beginnend basal, noch bevor sich der Vegetationspunkt in dem Terminalblütenprimordium erschöpft. b - Das Terminalblütenprimordium ist jedoch den benachbarten Blütenprimordien in der Entwicklung voraus. SEM Bilder; Maßstab: a: 600µm, b: 1mm

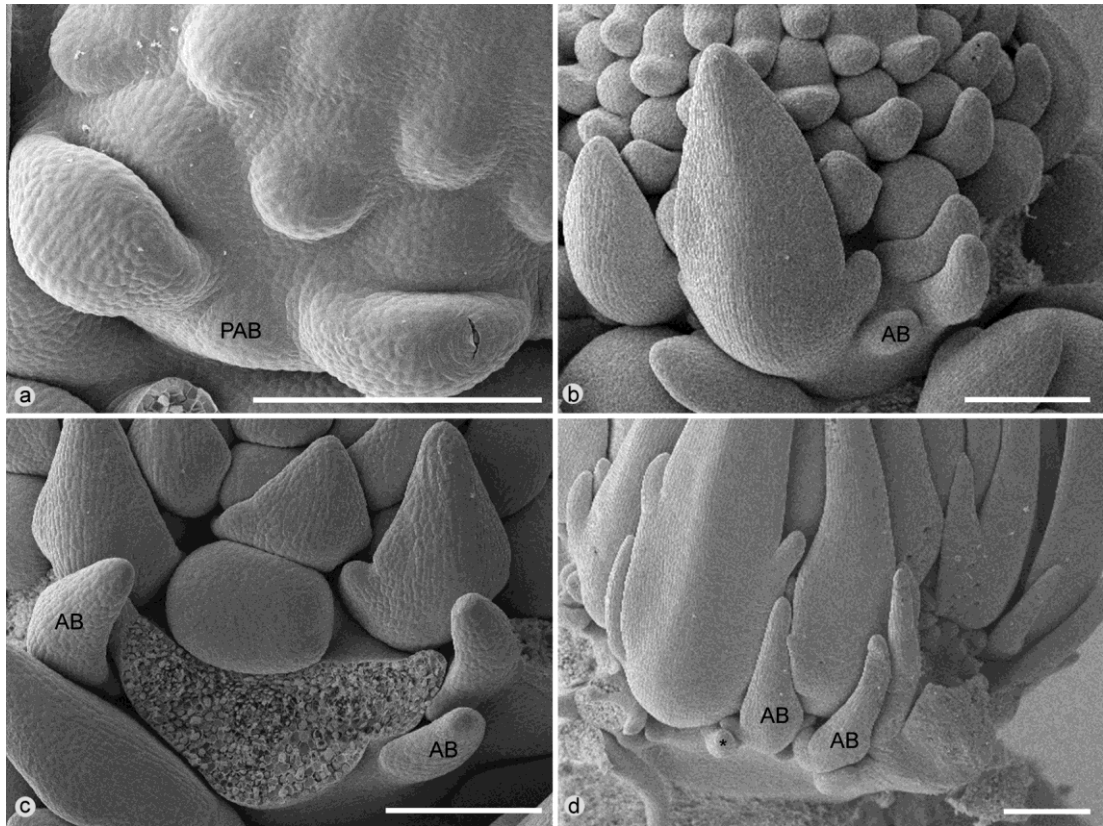


Fig. 25: *Eryngium planum*, Entwicklung des Hochblattwirtels. a - Zwischen den basalen Tragblattprimordien entwickelt sich ein neues Primordium (PAB). b - Aus diesem neuen Primordium entwickelt sich ein zusätzliches Hochblatt (AB). c - Diese zusätzlichen Hochblätter verbleiben ohne Achselprodukt. d - Zwischen Tragblatt und zusätzlichem Hochblatt entsteht ein weiteres Hochblatt (-). SEM Bilder; Maßstab: a-d: 200µm

Actinolema Fenzl.

Die Gattung *Actinolema* kommt mit zwei Arten in Kleinasien (Anatolien und Kaukasus, Calvino und Downie, 2007) vor: *A. macrolema* Boiss. und *A. eryngioides* Fenzl.

Allgemeine Morphologie

Es handelt sich um annuelle Pflanzen mit einem oberirdischen Hauptspross (Achse 1. Ordnung) und Seitensprossen (Achsen 2. Ordnung). Die Laubblätter sind grundständig (Rosette) (Fig. 26) und die Phyllotaxis ist alternierend. Die Stängelblätter sind zunächst wechselständig angeordnet, werden aber apikal, unterhalb den terminalen Infloreszenzen scheinwirtelig (Fig. 26). Die Scheinwirtel werden aus (meistens) drei bis vier (selten) Stängelblätter gebildet. Die Blätter sind einfach und ungeteilt, weisen aber eine palmate Nervatur auf (Kadereit et al., 2008).

Am Hauptspross sind Seitensprosse vorhanden. An diesen Seitensprossen kommen Hochblätter vor, alternierend bis scheinwirtelig (Fig. 26), aus deren Achseln Seitensprosse (Achsen 3. Ordnung) hervorgehen, die ihrerseits das Verzweigungsmuster fortführen und Seitensprosse (Achsen 4. und 5. Ordnung) hervorbringen. Nicht aus jeder Achsel eines Stängelblattes geht ein Seitenspross hervor. In manchen Achseln sind nur Knospen angelegt, die sich nicht zu Seitensprossen (Achsen 5. Ordnung) weiterentwickeln.

Bei *A. macrolema* kommen die Seitensprosse 2. und 3. Ordnung häufig als Trichasien vor, während die Seitensprosse 4. Ordnung meistens Di- oder Monochasien darstellen. Es können jedoch auch Seitensprosse 3. Ordnung nur dichasial verzweigt sein.

Bei *A. eryngioides* ist die Verzweigung fast durchgehend dichasial (selten trichasial) bis zu den Seitensprossen 5. Ordnung, die häufig nur mehr als Monochasien vorkommen. Seitensprosse 6., 7. und 8. Ordnung, wenn vorhanden, kommen nur mehr selten als Dichasia vor, meistens als Monochasien.

Die Sprosse enden in terminalen andromonözischen Infloreszenzen, die von großen einfachen Hüllblättern umgeben sind (Fig. 27).

Blütenmorphologie

Die Blüten sind fünfzählig, mit den zweikarpelligen Gynoeceen der Zwitterblüten als Ausnahme.

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen von *A. macrolema* bestehen aus sechs Tragblättern an der Peripherie, drei bis sechs männlichen Blüten (in den Achseln der Tragblätter) und einer zentralen (terminalen) Zwitterblüte (Fig. 28).

Die Infloreszenzen von *A. eryngioides* bauen sich aus fünf bis sechs Tragblättern an der Peripherie auf, aus zwei bis fünf männlichen Blüten (in den Achseln der Tragblätter) und eine zentrale (terminalen) Zwitterblüte (Fig. 29).

Die Anzahl der männlichen Blüten nimmt bei beiden Arten mit zunehmender Ordnung der Infloreszenzen ab.

Theorie zur Infloreszenzentwicklung

Die Infloreszenzen von *Actinolema* können als Trauben interpretiert werden. Demnach entwickeln sich die Blüten akropetal (Fig. 28 und Fig. 29). Die männlichen Blüten und deren Tragblätter entwickeln sich aus einem Primordium, das sich in ein basales (Braktee) und ein apikales (Blüte) Primordium teilt. Mit zunehmender Ordnung der Infloreszenzen reduziert sich die Anzahl der peripheren männlichen Blüten akropetal und die Tragblätter verbleiben ohne Achselprodukt. Abhängig von der Art und der Höhe der Ordnung der Infloreszenzen entwickeln sich drei bis sechs (*A. macrolema*) und zwei bis fünf (*A. eryngioides*) Primordien, die sich zu männlichen Blüten entwickeln. Das apikale Meristem entwickelt sich zu einer terminalen Zwitterblüte.



Fig. 26: a - *Actinolema macrolema* (Photo: J. Kronister, Herbarbeleg: P. Sintenis, Nr. 676). b - *Actinolema eryngioides* (Photo: J. Kronister, Herbarbeleg: J. Bornmüller, 1893, Nr. 1228). Habitus blühender Pflanzen; folgende Strukturen sind zuerkennen: Wurzel, grundständige Laubblätter (a) (Rosette), gegenständige Stängelblätter, Stängelblätter unterhalb der terminalen Infloreszenzen scheinwirtelig, Seitensprosse mit alternierenden (a) und/oder scheinwirteligen (a und b) Hochblätter.

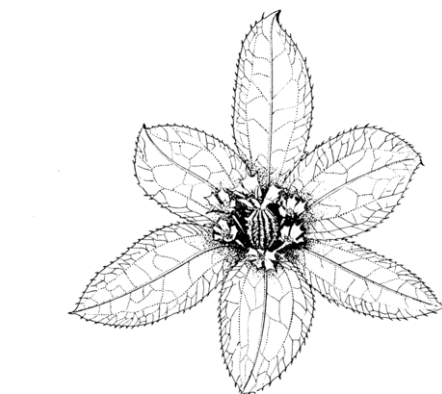
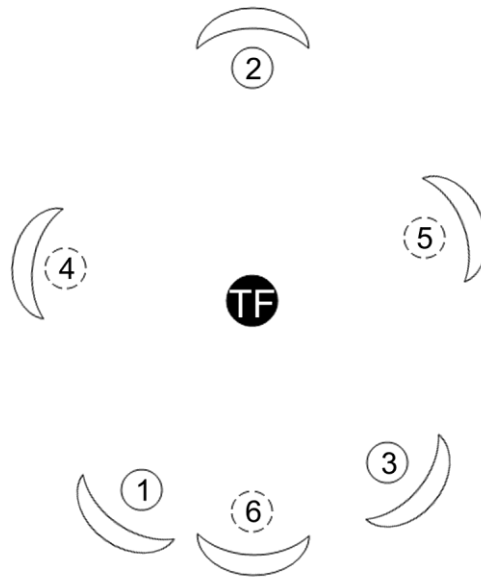


Fig. 27: *Actinolema eryngioides*: Infloreszenz. a - Infloreszenz mit einer zentralen Zwitterblüte, vier männlichen Blüten und fünf Tragblättern (nur vier erkennbar) (Photo: J. Kronister, Herbarbeleg: P. Sintenis, 1892, Nr. 4146). b - Schema einer Infloreszenz; die folgenden Strukturen sind zuerkennen: Sechs Tragblätter, sechs männliche Blüten in den Achseln der Tragblätter und eine terminale Zwitterblüte. Aus Froebe 1964.



● = terminal/hermaphroditic flower ○ = male flower ○ (dashed) = optionally reduced male flower (= bract

Fig. 28: *Actinolema macrolema*: Infloreszenzdiagramm: folgende Strukturen sind zu erkennen: eine terminale Zwitterblüte (●) (terminal flower = TF), umgeben von sechs Tragblättern und drei bis sechs männlichen Blüten (○). Die männlichen Blüten werden mit zunehmender Ordnung der Infloreszenzen reduziert. Die Nummerierung (1 bis 6) entspricht der Anlagenfolge. Akropetale Entwicklung.

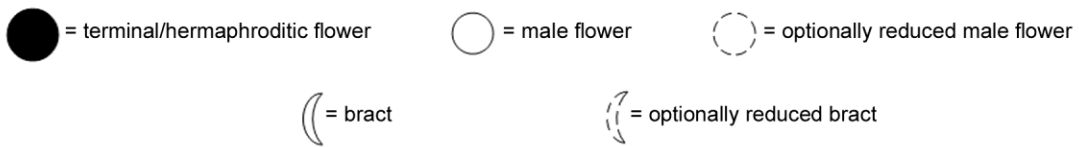
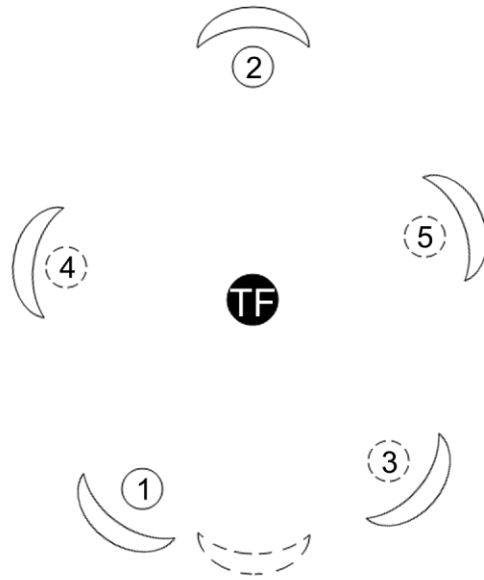


Fig. 29: *Actinolema eryngioides*: Infloreszenzdiagramm: folgende Strukturen sind zu erkennen: eine terminale Zwitterblüte (●) (terminal flower = TF), umgeben von fünf bis sechs Tragblättern und zwei bis fünf männlichen Blüten (○). Die männlichen Blüten werden mit zunehmender Ordnung der Infloreszenzen reduziert. Die Nummerierung (1 bis 5) entspricht der Anlagenfolge. Akropetale Entwicklung.

Alepidea La Roche

Die Gattung umfasst ungefähr 28 Arten (De Castro and Van Wyk, 1994) und kommt im Süden von Afrika vor (Burt 1991; Van Wyk und Tilney 2003). Zwei Arten erweitern ihr Verbreitungsgebiet nach Nordosten (De Castro und Van Wyk 1994), von Südafrika nordwärts bis Kenia und Äthiopien (Van Wyk et al., 2008).

Traditionellerweise wurde die Gattung *Alepidea* in sechs Sektionen unterteilt:

- *Alepidea* Burt (Syn.: Sect. *Homorrhichae* Weim.)
- *Heterotrichae* Weim.
- *Leiocarpae* Weim.
- *Longifoliae* Weim.
- *Setiferae* Weim.
- *Stellatae* Weim. (Weimarck, 1949 nach Burt, 1991).

Nach neuesten molekularbiologischen Untersuchungen scheinen diese Sektionen jedoch künstlich zu sein und es wird deren Auffassung vorgeschlagen (Calviño und Downie, 2007).

Allgemeine Morphologie

Es handelt sich um ausdauernde unbehaarte, krautige Pflanzen mit einem kurzen holzigen Rhizom und fasrigen oder fleischigen gebündelten Wurzeln („with short ligneous rhizomes and fibrous or subfleshy fascicled roots“ Drümmer, 1913:3) und einem oberirdischen Hauptspross (Achse 1. Ordnung).

Basal sind die Blätter in einer Rosette angeordnet. Die Blattstellung ist alternierend. Die Stängelblätter sind basal wechselständig aber apikal, unterhalb der terminalen Infloreszenz scheinwirtelig, häufig dreizählig. Im Übergangsbereich können die Stängelblätter auch scheingegenständig angeordnet sein. Die Blätter sind einfach und ungeteilt. Am Spross werden sie zu Hochblättern reduziert. Reduziert werden Größe und wenn vorhanden Blattstiele. (Fig. 30).

Aus den Achseln der Stängelblätter können Seitensprosse entspringen. Seitensprosse (Achsen 2. Ordnung) mit meist drei Hochblättern in scheinwirteliger Stellung, aus deren Achseln wieder Seitensprosse (Achsen 3. Ordnung) mit drei scheinwirtelig angeordneten Hochblättern entspringen können.

Alle Achsen enden in einer terminalen köpfchenförmigen andromonözischen Infloreszenz (Fig. 30).

Blütenmorphologie

Die Blüten sind fünfzählig mit den zweikarpelligen Gynoeceen der Zwitterblüten als Ausnahme.

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen sind von einem auffälligen Hochblattwirtel umgeben, wodurch der Anschein eines Pseudanthiums verstärkt wird (Fig. 30 und Fig. 31). Die Hochblätter sind an ihrer Basis verwachsen (Fig. 31 und Fig. 32) und in einer Anzahl von sieben bis zehn vorhanden (fünf bis fünfzehn nach Drümmer, 1913), wobei meistens fünf etwas größere durch maximal fünf kleinere getrennt sind (Fig. 31). Froebe (1964:364) schreibt dazu die Hochblätter seien „... streng in einer Weise angeordnet, dass immer ein kleineres Blatt zwischen zwei größeren stehe“, wobei das von ihm gezeigte Infloreszenzdiagramm Auskunft gibt, dass es sich um je fünf Blätter handelt.

Das Blütenkonvolut besteht aus einer peripheren Zone aus zwei bis zehn männlichen Blüten (bei den untersuchten Arten) und einer zentralen Zone aus sechs bis vierzehn Zwitterblüten (bei den untersuchten Arten).

Drümmer (1913) berichtet von sieben bis dreißig Blüten pro Kopf, ohne näher auf die Anzahl und Verteilung der männlichen und zwittrigen Blüten einzugehen.

Laut Froebe (1964) sind sechs Zwitterblüten vorhanden. Eine im Zentrum und fünf peripher in den Achseln der großen Hochblätter. Zu den männlichen Blüten wird keine Zahlenangabe gemacht, nur soviel, dass sie nicht mit der Anzahl der kleineren Hochblätter übereinstimmen

Innerhalb der köpfchenförmigen Infloreszenz sind keine Hochblätter ausgebildet (Fig. 32).

Theorie zur Infloreszenz

Die Infloreszenzen der untersuchten *Alepidea* Arten können auf Grund von Vergleichen mit den morphologisch und entwicklungsgeschichtlich untersuchten Arten als Thyrsus angesprochen werden. Ein Thyrsus bestehend aus Tragblättern, Partialinfloreszenzen und Einzelblüten (Fig. 32).

Die Partialinfloreszenzen bestehen aus einer zentralen Zwitterblüte und zwei oder einer lateralen männlichen Blüte. Die Anzahl der lateralen männlichen Blüten nimmt akropetal ab bis schließlich nur mehr die zentralen Zwitterblüten übrig bleiben.

Die Blätter des Hochblattwirtels an der Peripherie der Infloreszenz sind demnach die Tragblätter der Partialinfloreszenzen und der lateralen männlichen Blüten. Die Anzahl der lateralen Tragblätter nimmt akropetal ab und nicht jede männliche Blüte weist ein dazugehöriges Tragblatt auf (Fig. 32).

Die Partialinfloreszenzen werden akropetal auf die zentrale Zwitterblüte reduziert, sodass einzelne Zwitterblüten übrig bleiben. Die einzelnen Zwitterblüten werden akropetal nicht zu männlichen Blüten reduziert. Die Infloreszenz scheint eine terminale Zwitterblüte aufzuweisen (Fig. 32).

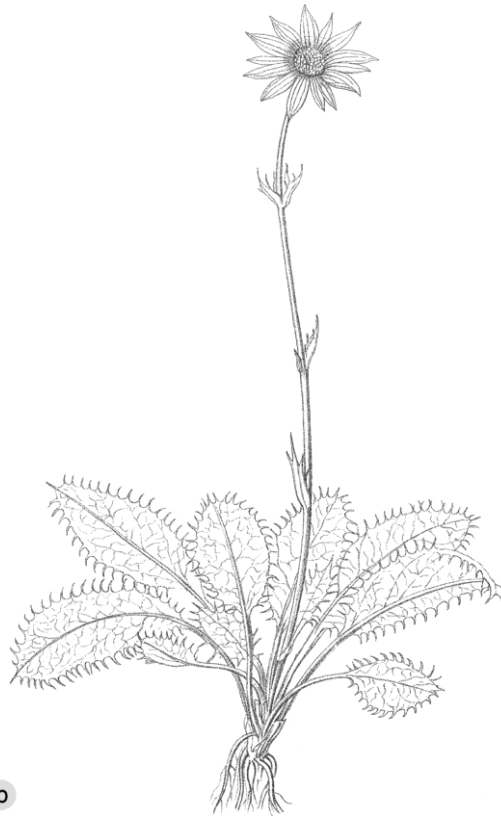


Fig. 30: *Alepidea*, a – Habitus einer blühenden Pflanze (Photo: C. Puff). B - Schema einer blühenden Pflanze, folgende Strukturen sind zu erkennen: Wurzeln, Rosettenblätter, primärer Hauptspross mit Hochblättern und terminaler Infloreszenz. Die Infloreszenz ist von einem Hochblattwirtel umgeben, der den Anschein eines Pseudanthiums erhöht. Aus Dümmer, 1913.



Fig. 31: *Alepidea peduncularis*, Infloreszenz (Photo: C. Puff). Die Infloreszenzen sind von einem auffälligen Hochblattwirtel umgeben, wodurch der Anschein eines Pseudanthiums verstärkt wird. Die Hochblätter sind an ihrer Basis verwachsen und in einer Anzahl von sieben bis zehn vorhanden, wobei meistens fünf etwas größere durch maximal fünf kleinere getrennt sind.

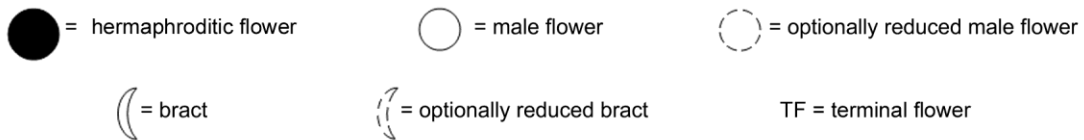
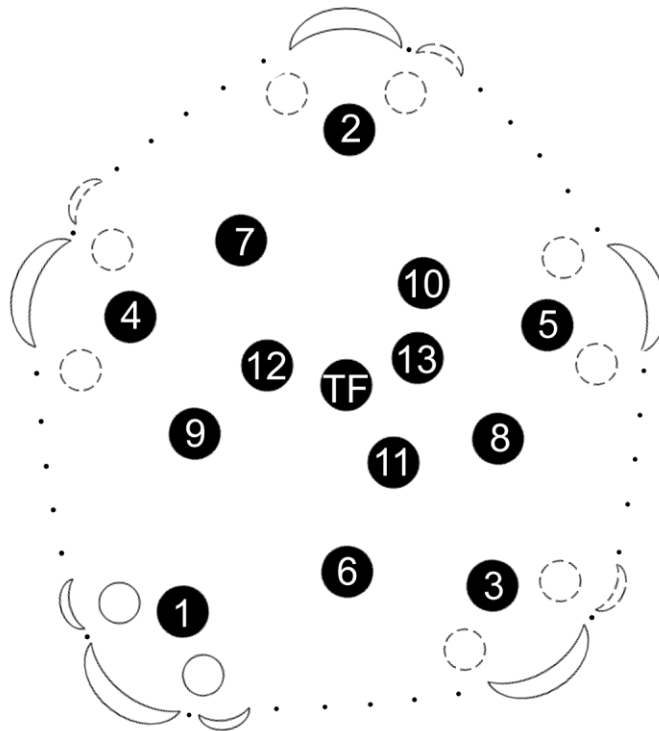


Fig. 32: *Alepidea*, Infloreszenzdiagramm; folgenden Strukturen sind zu erkennen: Partialinfloreszenzen (1-5), einzelne Zwitterblüten (6-13) (●), Terminalblüte (terminal flower = TF), männliche Blüten (○) und Tragblätter. Die Partialinfloreszenzen (2-5) werden akropetal reduziert. Reduziert werden die lateralen männlichen Blüten und die Tragblätter. Die Tragblätter der Partialinfloreszenzen und der lateralen männlichen Blüten sind verwachsen (gepunktete Linien).

Arctopus L.

Die Gattung *Arctopus* besteht aus 3 Arten, die alle am Kap von Südafrika vorkommen (Drude, 1898).

- (1) *Arctopus dregei* Sond. kommt vor allem im Lowland Renosterveld in der Westcap-Provinz vor. Es wurden neuerlich aber auch Funde im Fynbos von Strandveld und Sandveld gemacht (Magee et al., 2008).
- (2) *Arctopus monacanthus* Carmich. ex Harv. & Sond. kommt nur ganz im Westen der Westcap-Provinz, von Somerset West bis nördlich Nieuwoudtville in der Nordcap-Provinz vor (Magee et al., 2008).
- (3) *Arctopus echinatus* L. ist am weitesten verbreitet und kommt in der gesamten Westcap-Provinz und im Osten der Ostcap-Provinz, entlang der Küste von Port Alfred, vor (Magee et al., 2008).

Die Infloreszenzen von *Arctopus echinatus* wurden von Froebe (1946, 1979) und Magee et al. (2008) untersucht. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zur Gattung *Arctopus* basieren auf den Ergebnissen, die im Rahmen dieser Arbeit, entwicklungsgeschichtlich untersuchten Arten und beziehen sich größtenteils auf die Strukturen, die von Froebe (1964 und 1979) sowie von Magee et al. (2008) beschrieben wurden. Die untersuchten Herbarbelege brachten darüber hinaus nur soweit Erkenntnisse, dass die Theorie der Infloreszenzentwicklung auch für die Infloreszenz von *Arctopus echinatus* passt.

Allgemeine Morphologie

Bei allen drei Arten der Gattung *Arctopus* handelt es sich, laut Magee et al., 2008, um diözische Geophyten mit einer knolligen Wurzel. Die Blätter sind in einer Rosette angeordnet, liegen dem Boden flach an (Fig. 33 und 37) und werden im Sommer abgeworfen (the end of the growing season: November - December). Die Blattspreiten gliedern sich in drei Segmente, die wiederum zwei- bis dreilappig sind und weisen einen gezähnten Blattrand auf. Die Ausnahme stellt *A. dregei* da, der Blattrand ist gekerbt, die Zähne sind unauffällig.

Die Zähne enden in stacheligen (*A. echinatus* und *A. monacanthus*) oder gekrümmten Borsten (Setae) (*A. dregei*). An den Berührungspunkten der Blattsegmente, nahe dem Blattrand, sind aufrechte Stacheln vorhanden („Vertical spines are usually present in the recesses between the leaf segments.“ Magee et al., 2008: 474). Im Falle von *A. monacanthus* sind diese Stacheln an einem, zur Achse zurück gebogenen (inflexed), Laminarzahn anhängig, dessen Blattrand ebenfalls Borsten (Setae) aufweist. Bei *A. echinatus* und *A. dregei* sind diese Laminarzähne selten bis nicht vorhanden und wenn dann meistens (*A. echinatus*) bis immer (*A. dregei*) ohne Borsten (Setae) am Blattrand (Magee et al., 2008).

Die Blattstiele von *A. echinatus* sind laut Drude (1898) breit geflügelt. Die Pflanzen sind im Sommer dormant und beginnen Anfang Winter (April) Blätter zu bilden. Sie blühen zwischen Juni und September und beginnen im November zu fruchten, während die Blätter abzusterben beginnen (Margee et al., 2008).

Infloreszenzmorphologie

Männliche Individuen:

Die Infloreszenzen der männlichen Individuen sind köpfchenförmige Blütenkonvolute mit basalen unscheinbaren Hochblättern (Fig. 34). Sie werden durch einen blattlosen Schaft emporgehoben (Fig. 33). Die Blüten (ohne Ovar, aber mit zwei kurzen Griffeln) sind gestielt und fünfzählig. Die Stamina sind zweimal so lang wie die Petalen (Magee et al., 2008).

Laut Froebe (1964) handelt es sich bei den Infloreszenzen von *A. echinatus* um Doppeldolden (Fig. 35), die aus meist fünf bis sechs Döldchen aufgebaut sind, deren Achsen jedoch völlig unterdrückt sind, so dass die Blütenstiele unmittelbar aus dem schwach entwickelten Doldenreceptaculum zu entspringen scheinen. Die Döldchen seien aber gut zu erkennen, da die Involucralblätter gut entwickelt sind und die einzelnen Döldchen nicht immer an gleicher Höhe inserieren. Jedes der männlichen Döldchen soll sich aus zwei bis sechs Blüten aufbauen.

In seiner Arbeit über die Infloreszenzen der Hydrocotyloideae (1979) beschreibt Froebe die männlichen Infloreszenz als Doppeldolde, die sich aus neun Parakladien aufbaut, deren Achsenzahl akropetal abnimmt (die oberen sechs legen noch Achselprodukte an, die sich aber nicht mehr weiter entwickeln) und deren Hauptachse blind endet (Fig. 39). Die Döldchen bestehen aus 15 bis 40 Blüten, abhängig vom Ordnungsgrad innerhalb der Infloreszenz und bestehen aus vier bis fünf Partialinfloreszenzen (Fig. 39) (Froebe, 1979). Froebe zeigt 1979 den Grundriss eines Primärdöldchens und eines Döldchens 3. Grades des ersten Parakladiums und weist für das Döldchen 3. Grades die Blüten den Partialinfloreszenzen zu und stellt fest, dass sich eine exakt zentral stehende Terminalblüte mit kürzerem Blütenstiel nachweisen lässt.¹

Laut Magee et al., 2008 sind die männlichen Infloreszenzen gestielt und können bis zu fünf Seitendolden aufweisen. Die Infloreszenzen (Doppeldolden) weisen ein bis acht Döldchen auf, die wiederum aus mehr als zwanzig Blüten aufgebaut sein können. Das Involucrum und Involucellum ist stachelig.

Weibliche Individuen:

Die Infloreszenzen der weiblichen Individuen sind gestielt, liegen der Blattrosette aber an (Fig. 36). Sie bestehen aus einem Konvolut von vier bis fünf sitzenden Blüten, die mit je einem Tragblatt recauleszent (Froebe 1964) verwachsen sind (Fig. 37 und 38). Die Tragblätter sind stachelig und auffällig. Die Blüten (ohne Stamina) sind homoiochlamydeisch (Magee et al., 2008), fünfzählig, mit dem Gynoeceum als Ausnahme. Ein Karpell ist reduziert, so dass das Gynoeceum einfächrig ist. „Das der Abstammungsachse zugekehrte Mericarp verkümmert regelmäßig ...“ Froebe (1964: 381). Magin (1980) berichtet von einer Förderung des abaxialen Karpels. Froebe bezieht sich dabei allerdings nur auf *A. echinatus*. Laut Magee et al., 2008 wird die Frucht von allen drei Arten, durch den Abort des einen Merikaps im frühen Fruchtstadium, pseudo-monokarp. Allerdings wird in dieser Arbeit auch erwähnt, dass in manchen Populationen von *A. echinatus* (in den Gebieten um Vanrhynsdorp und in den Hollanhots Holland Mountans) beide Merikarpe zur Entwicklung gelangen.

Laut Froebe (1964) handelt es sich bei den weiblichen Infloreszenzen von *A. echinatus* um Doppeldolden aus vier bis fünf Döldchen, die allerdings bis zur Einblütigkeit verarmt sind (Fig. 37 und 38).

1979 beschreibt Froebe die weiblichen Infloreszenzen als (thyrsische) Infloreszenz, die durch Suppression der Achsen höherer Ordnung doldigen Charakter annehmen (Fig. 39). Die „Döldchen“ benennt Froebe (1979) als Sciadioide, die als traubige Infloreszenzen charakterisiert werden, die durch Suppression der Achsen doldigen Charakter aufweisen (Fig. 39). „Die Beziehung zu den männlichen Döldchen ergibt sich durch Verarmung der Partialsciadioide (...) auf ihre jeweilige Endblüte und Ablast der Terminalblüte des Döldchens“ (Froebe, 1979:117) (Fig. 39).

Magee et al., 2008 stimmt bei der Benennung der Infloreszenzen mit Froebe (1964) überein (using terms like „compound umbels“, „umbellule“, „involucre“, „involucel“), bezieht sich dabei aber auf andere Strukturen und auf alle drei Arten. Laut Magee et al. 2008 sind die weibliche Infloreszenz (Fig. 40) nur sehr kurz gestielt und bestehen aus bis zu fünf Doppeldolden, mit je zwei bis zehn Döldchen. Jedes Döldchen (Fig. 37 und 38) setzte sich zusammen aus drei bis fünf sitzend mit dem Tragblatt verbundenen Blüten und drei bis sechs Tragblättern. (Froebe meint, dass jede Blüte ein reduziertes Döldchen darstellt). Das Involucrum sei linear und gelegentlich folios und stachelig sowie das Involucellum, welches sich während der Fruchtreife vergrößere (accrescent). Die Tragblätter der weiblichen Infloreszenzen seien markant und geben den Döldchen den Anschein einer Einzelblüte, „..., called a pseudanthium“. Die Tragblätter verwachsen untereinander und mit der Basis des Fruchtknotens. Das Pseudanthium von *A. dregei* bestehe aus drei bis sechs Tragblättern und verfärbe sich durchs Trocknen weiß. *A. echinatus* und *A. monacanthus* besitzen vier oder fünf Tragblätter pro Pseudanthium, die sich braun färben, wenn sie trocknen. Im Fruchtstadium teilen sich die Tragblätter des Pseudanthiums von *A. monacanthus* voneinander. Die Früchte sind jedoch noch mit ihrem Tragblatt verbunden. Die Pseudanthien von *A. echinatus* und *A. dregei* brechen im Fruchtzustand nicht auseinander (Magee et al., 2008).

Theorie zur Infloreszenz

Thyrus: Die männlichen Infloreszenzen von *Arctopus echinatus* lassen sich mit der Theorie interpretieren, dass es sich um Infloreszenz handelt, deren Blüten sich akropetal entwickeln. Peripher entwickeln sich Partialinfloreszenzen aus drei oder zwei männlichen Blüten, die wiederum akropetal zur Einblütigkeit reduziert werden. Die Partialinfloreszenzen sowie deren lateralen Blüten besitzen Tragblätter, die wie die lateralen Blüten akropetal reduziert werden, bis schließlich die Einzelblüten (zentralen Blüten der Partialinfloreszenzen) mit Tragblättern und eine Terminalblüte übrig bleiben (Fig. 41).

Traube: Die weiblichen Infloreszenzen von *Arctopus echinatus* scheinen ihre Blüten ebenfalls akropetal zu bilden. Sie erschöpfen sich nachdem sie vier bis fünf weibliche Blüten mit Tragblatt gebildet haben, ohne eine Terminalblüte zubilden (Fig. 42).



Fig. 33: *Arctopus*. Habitus einer männliche blühenden Pflanze: Blätter in einer Rosette angeordnet, dem Boden anliegend. Die Infloreszenzen werden durch einen blattlosen Schaft empor gehoben.

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/03655.jpg>
02.03.2010



Fig. 34: *Arctopus*: Männliche Infloreszenzen; gestielte köpfchenförmige Blütenkonvolute mit basalen unscheinbaren Hochblättern. Eine Synfloreszenz (Herteropleiosciadioid) nach Froebe, 1979.

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/03656.jpg>
02.03.2010



Fig. 35. *Arctopus*: Schema einer männlichen Infloreszenz: Folgende Strukturen sind zu erkennen: köpfchenförmiges Blütenkonvolut. Laut Froebe, 1964: Dolde aus fünf bis sechs Döldchen (Döldchenstrahlen sind reduziert). Eine Sympleiosciadioid nach Froebe, 1979. Froebe, 1964.



Fig. 36: *Arctopus*: Habitus einer weiblich blühenden Pflanze: Blätter in einer Rosette angeordnet, dem Boden anliegend. Im Zentrum die weiblichen Infloreszenzen. Laut Froebe (1979) eine Heteropleisciadioide Synfloreszenz.

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/03653.jpg>
02.03.2010



Fig. 37: *Arctopus*: Weibliche Infloreszenz: Konvolut aus vier sitzenden Blüten, recauleszenz mit je einem Tragblatt verwachsen. Laut Froebe, 1964: Dolde aus vier einblütigen Döldchen. Ein Sciadioid laut Froebe, 1979. Laut Magee et al., 2008: Döldchen aus vier Blüten.

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/02960.jpg>
02.03.2010



Fig. 38: *Arctopus*: Schema einer weiblichen Infloreszenz: Folgende Strukturen sind zuerkennen: vier sitzende Blüten recaulescent mit je einem Tragblatt verwachsen. Laut Froebe, 1964: Dolde aus vier einblütigen Döldchen. Laut Magee et al., 2008: Döldchen aus vier Blüten. Froebe, 1964.

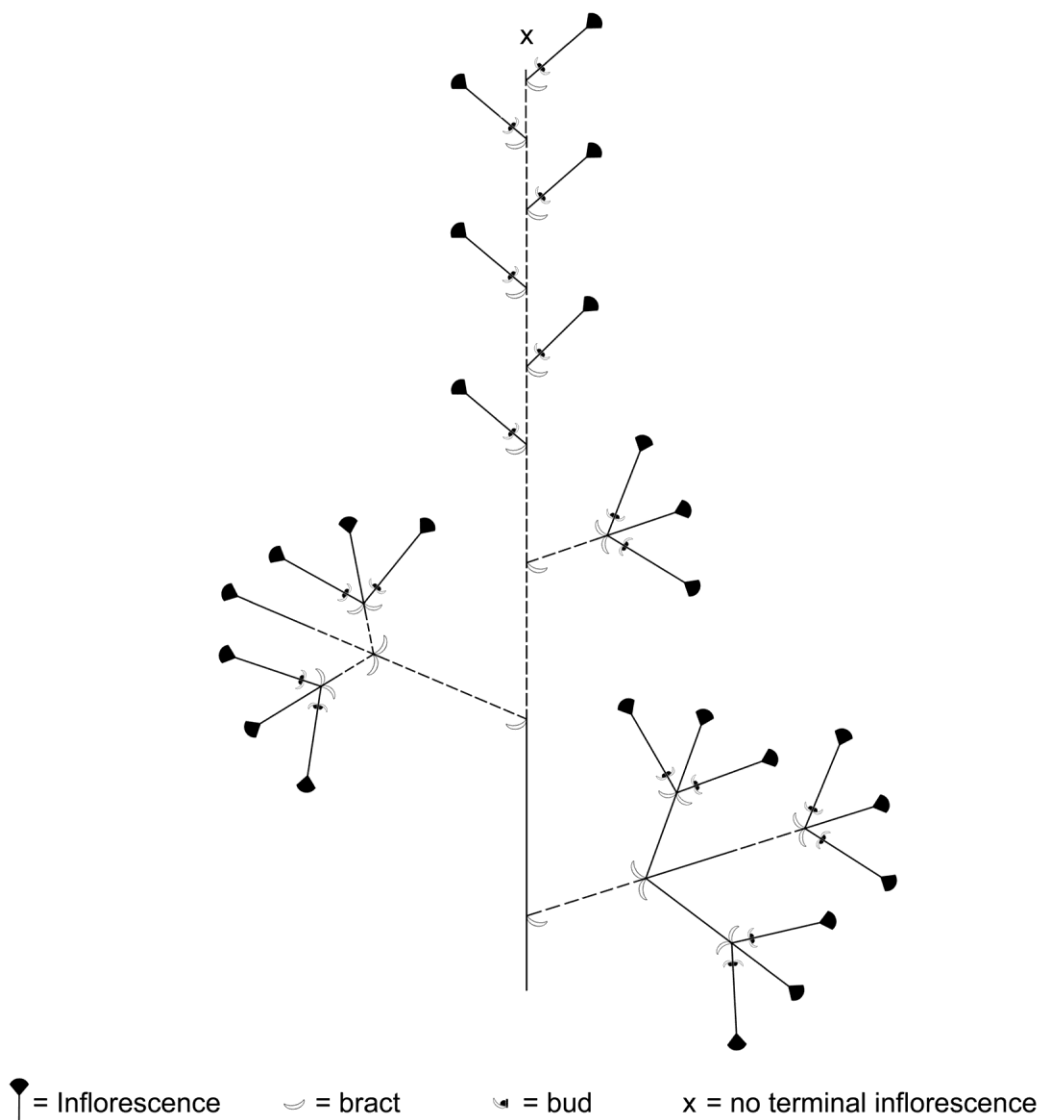
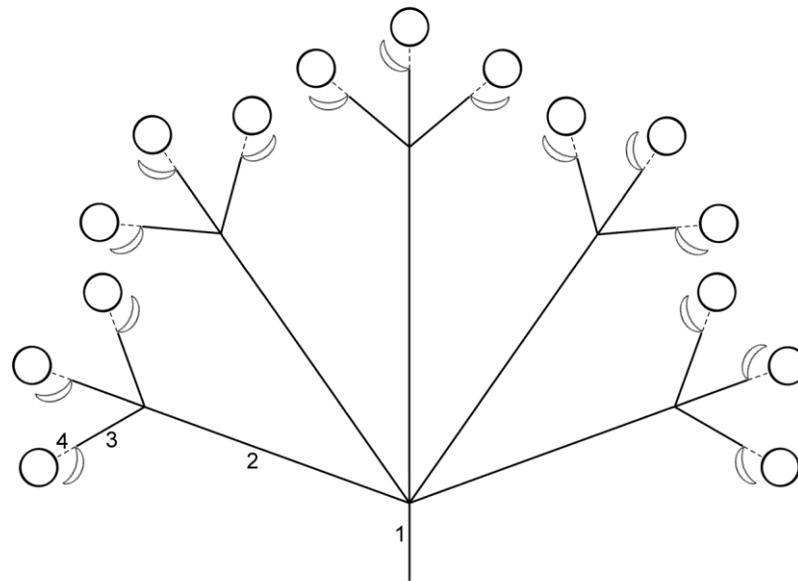


Fig. 39: *Arctopus*: Schema einer (thyrsischen) Infloreszenz (Doppeldolde), folgende Strukturen sind zu erkennen: Neun Parakladien, die Achselprodukte nehmen akropetal ab (die obersten sechs Parakladien bilden nur mehr Knospen aus), die Hauptachse endet blind (x). Eine thyrsische Infloreszenz die durch Suppression der Achsen (strichlierte Linien) doldigen Charakter annimmt. Die Döldchen (inflorescence) der männlichen Individuen sind thyrsische Gebilde aus 15 bis 40 Blüten, abhängig vom Ordnungsgrad und bestehen aus vier bis fünf Partialinfloreszenzen und einer terminalen Blüte. Die Infloreszenzen der weiblichen Individuen besitzen ebenfalls doldigen Charakter, basieren aber auf der Grundlage einer Traube. Die Beziehung zu den männlichen Döldchen ergibt sich durch Verarmung der Partialinfloreszenzen bis auf deren Endblüte und Ablast der terminalen Blüte.



○ = female flower ☾ = bract

Fig. 40: *Arctopus*: Weibliche Infloreszenz, folgende Strukturen sind zu erkennen: Infloreszenzachse (1), Doldenachse (2), Döldchenachse (3), Blütenachse (4, strichliert dargestellt), Involucellarblätter und weibliche Blüten (○). Infloreszenz kurz gestielt, mit bis zu fünf Doppeldolden und je drei Döldchen (in natura zwei bis zehn Döldchen pro Doppeldolde). Die Döldchen sind einblütig dargestellt (in natura aus drei bis fünf Blüten). Die Blütenachse ist reduziert (strichliert) und die sitzende Blüte recalcenscent mit dem Tragblatt verwachsen.

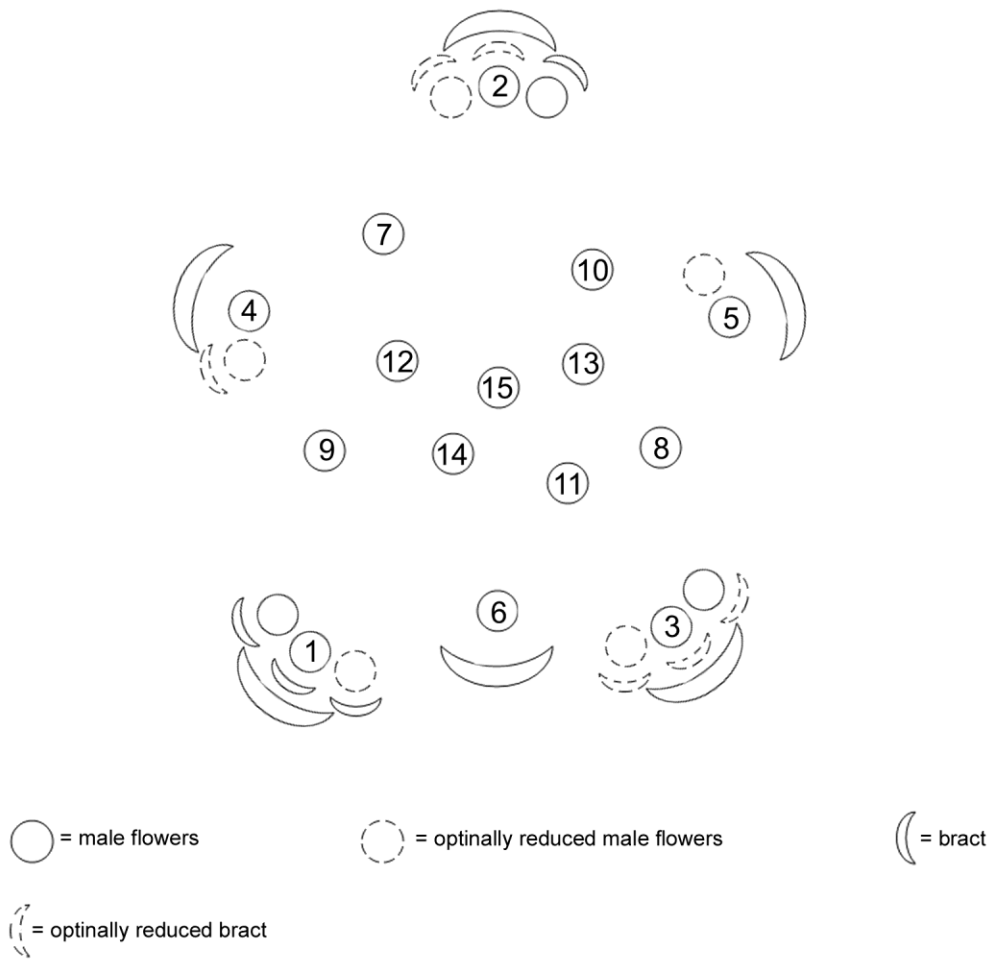


Fig. 41: *Arctopus echinatus*, Infloreszenzdiagramm eines männlichen Individuums; die folgenden Strukturen sind zu erkennen: Partialinfloreszenzen (1-5), Einzelblüten (6-15), Terminalblüte (15) und Tragblätter. Die Partialinfloreszenzen (1-5) werden akropetal (gekennzeichnet durch die Nummerierung) reduziert. Reduziert werden die lateralen männlichen Blüten und die dazugehörenden Tragblätter.

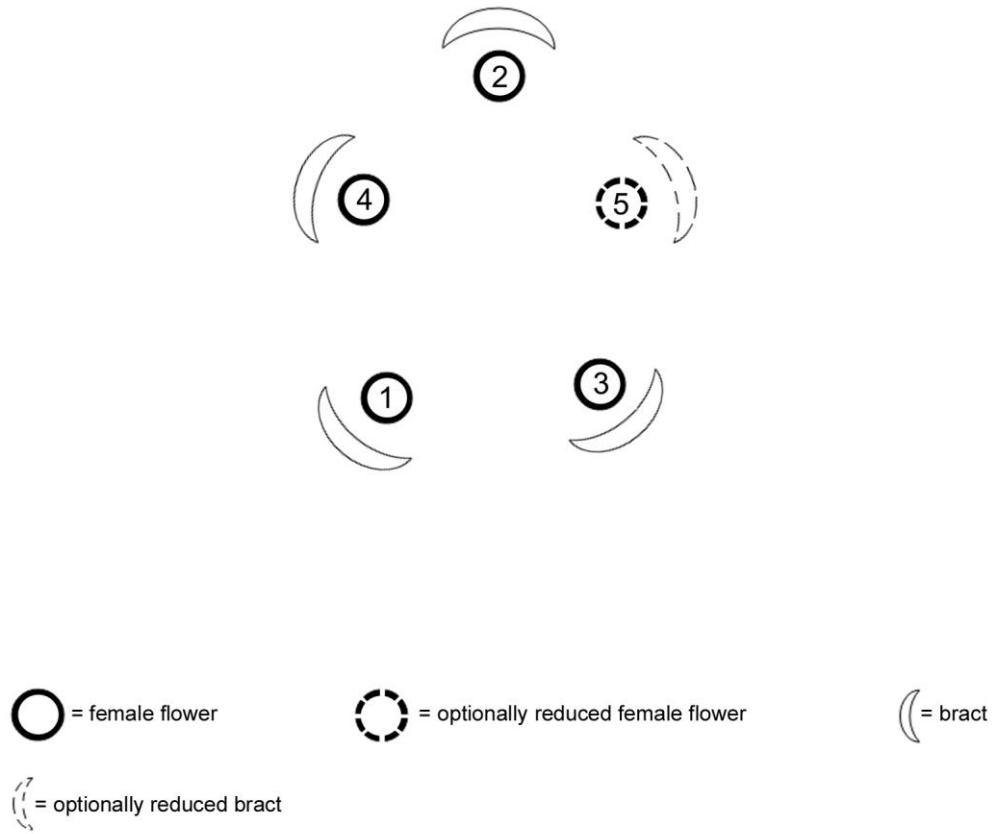


Fig. 42: *Arctopus echinatus*, Infloreszenzdiagramm eines weiblichen Individuums; die folgenden Strukturen sind zu erkennen: Einzelblüten (1-5) und Tragblätter. Die Blüte (5) und das dazugehörige Tragblatt können reduziert sein.

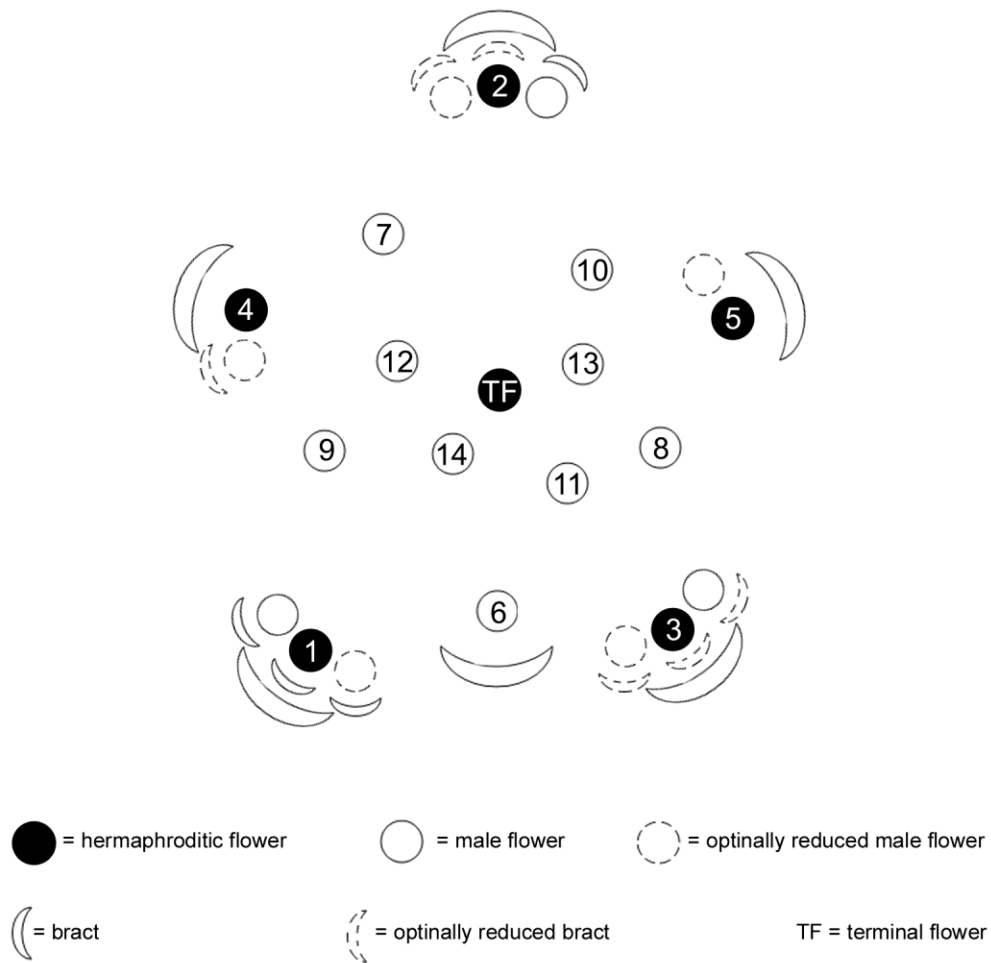


Fig. 43: *Arctopus echinatus*, Infloreszenzdiagramm einer zweigeschlechtlichen Infloreszenz; die folgenden Strukturen sind zu erkennen: Partialinfloreszenzen (1-5), Einzelblüten (6-14), Terminalblüte (TF = terminal flower), Zwitterblüten (●), männliche Blüten (○) und Tragblätter. Die Partialinfloreszenzen (1-5) werden akropetal (gekennzeichnet durch die Nummerierung) reduziert. Reduziert werden die lateralen männlichen Blüten und die dazugehörigen Tragblätter, sowie die zentrale Zwitterblüte, sodass nur mehr die männlichen Einzelblüten übrig bleiben.

Petagnaea Caruel (= *Petagnia* Guss.)

Die Gattung *Petagnaea* besteht aus einer Art und kommt endemisch im Nordosten von Sizilien, in den Nebrodi Bergen, mit einer geringen Anzahl an Populationen vor (De Castro et al., 2009). Die Art gilt als gefährdet und steht somit auf verschiedenen Listen (International Union for Conservation of the Nature and Natural Resources Red List Criteria (IUCN), „Appendix“ of the Bern Convention, Annexes II und IV of the EC Habitats Directive) (De Castro et al., 2009).

Petagnaea gussonei (Spreng.) Rauschert (= *Petagnia saniculifolia* Guss.) (“*P. saniculifolia* (Gussone) Caruel (*'saniculaefolia'*) (*Petagnia saniculifolia* Guss. (*'saniculaefolia'*)” <http://www.ipni.org>)

Allgemeine Morphologie

Petagnaea gussonei ist ein Geophyt mit dichasial verzweigen Rhizom (Froebe 1964) (Achse 1. Ordnung) und einem oberirdischen Hauptspross (Achse 2. Ordnung). Die Pflanze bildet Ausläufer, die von ihrer Basis horizontal auswachsen und an deren Spitzen, aus Knospen, neue Pflanzen entstehen (De Castro et al., 2009).

Die grundständigen Laubblätter sind in einer Rosette angeordnet und palmat, sie bestehend aus fünf Blättchen. Laut Froebe (1964) handelt es sich um peltate Blätter. Für Ihn scheint es sich um Blattspreiten mit sehr schwach entwickelter Grundfläche zu handeln, bei denen die Fiedern dem Kopf des unifacialen Blattstieles allseits zu entspringen scheinen. Neben Endfieder und Querfieder soll nur ein Fiedersegmentpaar entwickelt sein. Bei den Hochblättern sollen demgegenüber Blattstiel und Querfieder unterdrückt sein.

Die Stängelblätter sind gegenständig angeordnet und zu Hochblättern reduziert (Fig. 44). Reduziert werden die Petiole, sodass die Spreiten sitzend am Stängel inserieren und die Spreitenlappen von ursprünglich fünf auf drei bis eines reduziert werden. Im Infloreszenzbereich werden sie zu einfachen, unauffälligen Tragblättern reduziert.

Der oberirdische Hauptspross (Achse 2. Ordnung) ist durchgehend dichasial verzweigt (Fig. 44 und Fig. 45). Seitensprossen höherer Ordnung (6. oder 7. Ordnung) können die Verzweigungen monochasial fortführen.

Auffällig bei *Petagnaea gussonei* ist, dass nicht alle Achsen in einer terminalen Infloreszenz enden. Die ersten drei Achsen (Achsen 2., 3. und 4. Ordnung) können sich, ohne eine terminale Infloreszenz auszubilden, dichasial verzweigen (Froebe 1964). Erst dann, ab der Achse 5. Ordnung enden alle Achsen in einer terminalen Infloreszenz und führen das dichasiale Verzweigungsmuster fort (Fig. 44).

Innerhalb der ersten drei Verzweigungen reduzieren sich die Hochblätter in Größe und Form. Die zwei Seitenlappen werden allmählich kleiner (zweite Verzweigung), bis sie schließlich verschwunden sind (dritte Verzweigung) und die weiteren Verzweigungen in den Achseln kleiner einfacher Hochblätter erfolgen.

Alle Achsen ab der 5. Ordnung enden in einer terminalen andromonözischen Infloreszenz. Die Infloreszenzen werden jeweils von denen der nächst höheren Ordnung übergipfelt (Fig.45).

Blütenmorphologie

Die Blüten sind fünfzählig, mit den Gynoeceen als Ausnahme. Dabei ist das adaxiale Karpell (Magin, 1980) reduziert und das Gynoeceum einfächrig.

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen sind andromonözische, vierblütige Konvolute. Sie bestehen aus einer zentral sitzenden Zwitterblüte und drei peripheren männlichen Blüten. Die Blütenstiele der männlichen Blüten sind bis zur Hälfte recauleszent mit dem unterständigen Ovar der zentralen sitzenden Zwitterblüte verwachsen (Fig. 45).

Die Zwitterblüten können, laut Magin (1980), in Infloreszenzen höherer Ordnung vermännlichen, wodurch dann die peripheren männlichen Blüten an der Basis oder am reduzierten Ovar der zentralen männlichen Blüte entspringen.

Durch den Ausfall der Stamina können die zentralen potenziellen Zwitterblüten rein weiblich werden (Magin, 1980).

Die peripheren potentiellen männlichen Blüten können, „teilweise zwittrig oder gar rein weibliche organisiert werden“ Magin (1980: 246).

Tragblätter der Blüten sind, nach Froebe (1964) entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, nur als Rudimente vorhanden. In den hier untersuchten Arten wurden allerdings nur die Rudimente (kleine Schuppen) am unterständigen Ovar der sitzenden Zwitterblüte gefunden nicht aber an den männlichen Blüten.

Theorien zur Infloreszenz

Die Infloreszenz von *Petagnaea gussonei* könnte als Traube interpretiert werden, bei der sich die Blüten akropetal entwickeln (Fig. 46). Es würden sich demnach drei männliche Blüten und eine zentrale, terminale Zwitterblüte nacheinander entwickeln.

Die Rudimente der Tragblätter (von Froebe 1964 gefunden) wären demnach die Tragblätter der peripheren männlichen Blüten, die bei den hier untersuchten Arten komplett reduziert sind.

Das rudimentäre Tragblatt der Zwitterblüte könnte ein steriles Tragblatt sein, in dessen Achsel sich keine Blüte mehr entwickelte und ebenfalls recauleszent mit dem unterständigen Ovar der sitzenden Zwitterblüte verwächst. Der Vegetationspunkt von Froebe (1964) als „Aufwölbung“ (Froebe, 1964:379) noch in relativ späten Entwicklungsstadien erkannt, könnte dieser Theorie zu Folge ein Primordium sein, welches sich nicht mehr entwickelt sonder „... schließlich in dem Randwulst der Zwitterblüte aufgeht.“ (Froebe, 1964:379). Es würde sich somit um eine geschlossene Traube als Infloreszenz handeln (Fig. 46).

Die „Aufwölbung“ (Froebe, 1964:379) könnte allerdings auch der Vegetationspunkt sein, der im Meristem der Zwitterblüte aufgeht. Die angenommene terminale Zwitterblüte wäre demnach eine Pseudoterminalblüte und das recauleszent verwachsene rudimentäre Tragblatt wäre somit das Tragblatt dieser Pseudoterminalblüte. Es würde sich somit um eine offene Traube als Infloreszenz handeln (Fig. 47).

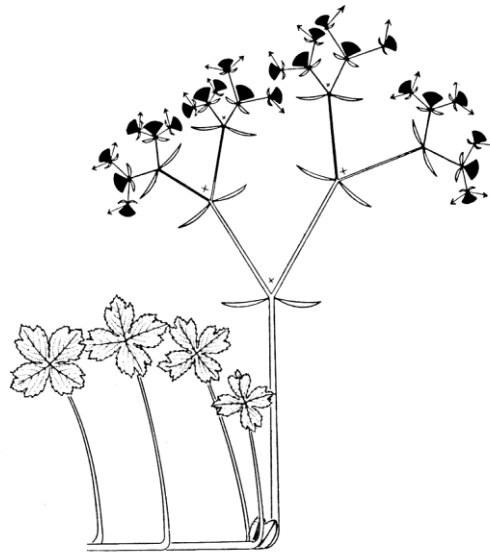


Fig. 44: *Petagnaea gussonei*: a - Habitus einer blühenden Pflanzen (Photo: Julia Kronister, Herbarbeleg: H. Ross, 1908, Nr. 736). b - Schema einer blühenden Pflanze; folgende Strukturen sind zu erkennen: Rhizom, Überdauerungsknospe, grundständigen palmate Laubblätter und eine oberirdischer Hauptpross. In den Achseln der letzten beiden grundständigen Laubblätter sind Innovatiosknospen angelegt, die das Verzweigungssystem des Rhizomes im nächsten Frühjahr dichasial fortführen. Die Stengelblätter sind reduziert. Der Hauptpross ist dichasial verzweigt, nur Seitensprosse höherer Ordnung werden monochasial fortgeführt (Pfeile). Die ersten drei oberirdischen Verzweigungen sind noch ohne terminale Infloreszenz (x). Erst ab der vierten oberirdischen Verzweigung werden terminale Infloreszenzen ausgebildet. Die Infloreszenzen nächst höherer Ordnung übergipfeln die vorherigen. Aus Froebe, 1964.

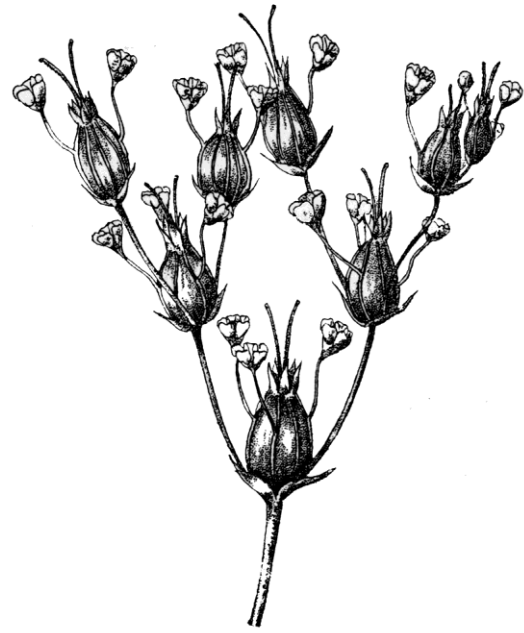
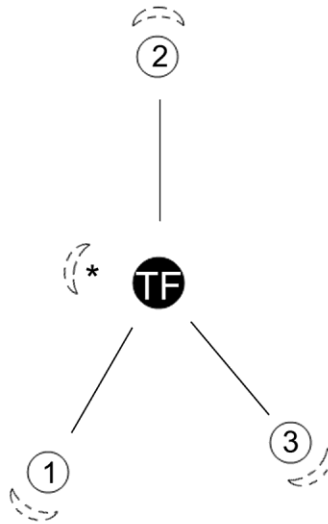
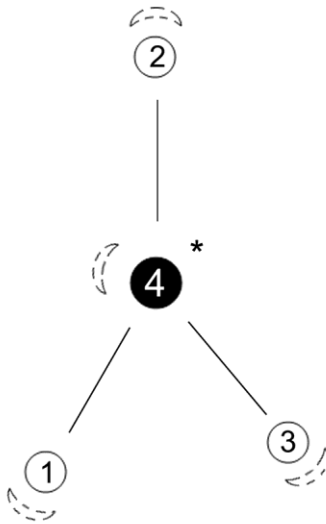


Fig. 45: *Petagnaea gussonei*, a - Infloreszenz (Photo: Julia Kronister, Herbarbeleg: H. Ross, 1908, Nr. 736). b - Schema einer Infloreszenz; folgende Strukturen sind zu erkennen: dichasial verzweigte Infloreszenz, gegenständige Hochblätter, zentrale Zwitterblüte, und drei männliche Blüten. Die Blütenstiele der männlichen Blüten sind recauleszent mit den Fruchtknoten der Zwitterblüte verwachsen. Die Infloreszenzen werden von denen nächst höherer Ordnung überragt. Aus Wolff, 1913.



= terminal/hermaphrodit flower
 = male flower
 = rudimentary bract
 * = no flower

Fig. 46: *Petagnaea gussonei*: Infloreszenzdiagramm einer geschlossenen Traube; folgende Strukturen sind zu erkennen: Einzelblüten (1-3), terminale Blüte (TF), männliche Blüten (○), Zwitterblüte (●), Tragblätter der männlichen Blüten, ein Tragblatt ohne Achselprodukt (*). Die Blüten entwickeln sich akropetal (die Nummerierung entspricht der Anlagenfolge). Die Blütenstiele der männlichen Blüten sind recauleszent mit dem Ovar verwachsen (Striche). Die Tragblätter der männlichen Blüten sind nur rudimentär vorhanden. Das sterile Tragblatt ist stark reduziert als kleine Schuppe vorhanden.



● = hermaphrodit flower ○ = male flower (---) = rudimentary bract * = left over of the apical meristem

Fig. 47: *Petagnaea gussonei*: Infloreszenzdiagramm einer offenen Traube; folgende Strukturen sind zu erkennen: Einzelblüten (1-4), männliche Blüten (○), Zwitterblüte (●), Rest des Vegetationskegels (*), Tragblätter der männlichen Blüten, ein Tragblatt der Zwitterblüte. Die Blüten entwickeln sich akropetal (die Nummerierung entspricht der Anlagenfolge). Die Blütenstiele der männlichen Blüten sind recalcueszent mit dem Ovar verwachsen (Striche). Die Tragblätter der männlichen Blüten sind nur rudimentär vorhanden. Das Tragblatt der Zwitterblatt ist stark reduziert als kleine Schuppe vorhanden.

Polemanniopsis B. L. Burtt

Die Gattung *Polemanniopsis* wurde von B. L. Burtt 1988 als eigenständige Gattung beschrieben und umfasst zwei Arten, welche in Afrika vorkommen.

- (1) *Polemanniopsis marlothii* (H. Wolff) B. L. Burtt, ist ein Strauch, der im Westen von Südafrika und in den Gebieten Clanwillian und Richterdveld disjunkt vorkommt.
- (2) *Polemanniopsis namibensis* B.-E- van Wyk, a. Burke & Mannh., ist ein reich verzweigter Strauch mit einer Höhe von 0,3 bis 0,6 Meter und einer weißen Borke, der seine Blätter im Sommer abwirft. Die Blätter sind digitat (drei Blättchen) und am Ende der Zweige in Gruppen angeordnet. Die Infloreszenzen sind Doppeldolden aus vier bis fünf Döldchen und stehen einzeln, terminal an den Ästen. Involucral- und Involucellarblätter sind vorhanden. Die Art kommt endemisch im Lüderitz-Distrikt im Südwesten Namibias vor.

Die Morphologie von *Polemanniopsis marlothii* wird im Detail weiter unten diskutiert.

***Polemanniopsis marlothii* (H. Wolff) B. L. Burtt**

Allgemeine Morphologie

Polemanniopsis marlothii ist ein reich verzweigter, laubwerfender Strauch mit einer Höhe bis zu vier Meter und einer rotbraunen Borke (Van Wyk et al., 2009). Die Blätter sind digitat aus drei bis fünf Blättchen und alternierend angeordnet (Burtt, 1988; Van Wyk, 2001; Calviño et al., 2008). Die Blätter erscheinen am Beginn der Winterregenzeit (Mai bis November) während die Blüten und Früchte in den trockenen Sommer- und Herbstmonaten vorhanden sind (Van Wyk et al., 2009).

Infloreszenz Morphologie

Die Infloreszenzen sind terminale Doppeldolden und stehen gewöhnlich einzeln (Fig. 48), aber manchmal kommen zwei bis drei Infloreszenzen an kurzen Seitenachsen, direkt unter der terminalen Infloreszenz, vor (Fig. 49) (Burt, 1988).

Die Infloreszenzen sind Doppeldolden mit unauffälligen Involucral- und Involucellarblätter (Fig. 50 und Fig. 51). Sie vertrocknen relativ rasch, wodurch die meisten zur Blütezeit bereits abgefallen sind (Fig. 48) (Burt, 1988).

Die primäre Doppeldolde besteht aus zehn bis sechzehn Döldchen (Fig. 48). Neun bis zwanzig oder mehr nach Van Wyk et al., 2009. Die Anzahl der Döldchen wird in Doppeldolden höherer Ordnung auf fünf bis acht Döldchen reduziert.

Döldchen 2. Ordnung könne zwischen den Blüten der Döldchen 1. Ordnung, vorkommen (Fig. 50) (Burt, 1988). Manche Döldchen enden nicht in Blüten, sondern verzweigen sich erneut, so dass vereinzelt zwischen den Blüten Döldchen 2. Ordnung gebildet werden (Fig. Taylor 11232, E). Diese Döldchen 2. Ordnung besitzen ebenfalls vereinzelt Involucellarblätter. Zum Teil sind diese bereits abgefallen.

Vereinzelt kommen wenigblütig Döldchen im Doldenzentrum vor (Fig. 48 und Fig. 50).

Theorie zur Entwicklung der Infloreszenzen

Die Infloreszenzen von *Polemanniopsis marlothii* sind morphologisch gesehen klassische Doppeldolden, wodurch die Anlehnung an die Entwicklung von *Chaerophyllum bulbosum* nahe liegt.



Fig. 48: *Polemanniopsis marlothii*, Terminale Infloreszenz. Doppeldolde aus vierzehn kräftigen Döldchen (eines bereits abgebrochen) und zwei armlütigen Döldchen (eines bereits abgebrochen). Die Involucral- und Involucellarblättern sind bereits abgefallen. Photo: J. Kronister, Herbarbeleg: H. C. Taylor, 1985, Nr. 1123.



Fig. 49: *Polemanniopsis marlothii*, Terminale Infloreszenz mit zwei Infloreszenzen an kurzen Seitenachsen. Photo: J. Kronister, H. C. Taylor, 1987, Nr. 11729.



Fig. 50: *Polemanniopsis marlothii*, Terminale Infloreszenz. Involucral- und Involucellarblätter sind unauffällig. Ein Döldchen 2. Ordnung kommt zwischen den Blüten der Döldchen 1. Ordnung vor (Pfeil). Armblütige Döldchen sind im Doldenzentrum erkennbar. Photo: J. Kronister, Herbarbeleg: H. C. Taylor, 1985, Nr. 11232.



Fig. 51: *Polemanniopsis marlothii*, Döldchen 2. Ordnung. Involucral- und Involucellarblätter sind unauffällig. Manche Döldchen verzweigen sich, so dass zwischen den Blüten Döldchen 2. Ordnung gebildet werden (Pfeil). Photo: J. Kronister, Herbarbeleg: H. C. Taylor, 1985, Nr. 11232.

Steganotaenia Hochst.

Die Gattung *Steganotaenia* wurde 1844 von Christian Ferdinand Friedrich Hochstetter beschrieben. Es handelt sich um eine Gattung mit 3 Arten, die alle in Afrika vorkommen.

- (1) *Steganotaenia araliacea* Hochst., ein Baum, der in Wald- und Buschgesellschaften im tropischen Afrika weit verbreitet ist (Thulin, 1991).
- (2) *Steganotaenia hockii* C. Norman, eine Staude mit verholztem Wurzelstock, die im Süden von Tansania, im Osten von Zaire und in Simbabwe vorkommt (Thulin, 1991).
- (3) *Steganotaenia commiphoroides* Thulin, ein Baum, mit einer Höhe von 1,5 bis 10 m, der in Somalia und Äthiopien heimisch ist (Thulin, 1991).

Die folgende Ausführung bezieht sich auf die erstgenannte Art.

***Steganotaenia araliacea* Hochst.**

Allgemeine Morphologie

Steganotaenia araliacea ist ein drei bis sechs Meter hoher, wenig verzweigter, laubabwerfender Baum (Fig. 52) mit pinnaten Blättern (Fig. 53) (Burt, 1988; Van Wyk, 2001; Calviño et al., 2008). Die Blätter erscheinen während der Regenzeit und sind in Gruppen zusammengefasst (Fig. 53). Im Laufe der Saison strecken sich die Internodien der Triebe, sodass man die wechselständige Anordnung der Blätter gut erkennen kann. Seitlich entstehen neue Triebe. Es liegt die Vermutung nahe, dass die Blätter an den Trieben akropetal zu Hochblättern reduziert werden, aus deren Achseln die Infloreszenzen entspringen. Während der Trockenzeit fallen die Blätter ab und die Infloreszenzen werden gebildet. Die Infloreszenzen erscheinen an den Enden der Äste in Gruppen und bilden ein raumgreifendes Konvolut (Fig. 52 und Fig. 54). Dieses Konvolut besteht aus fünf bis sieben Hauptachsen, die alle in einer terminalen Doppeldolde enden (Infloreszenz 1. Ordnung).

An den Hauptachsen der Infloreszenzen 1. Ordnung können mehrere (zwei bis vier) scheingegenständig oder scheinwirtelig angeordnete Hochblätter ausgebildet sein, aus deren Achseln Infloreszenzen 2. Ordnung (wieder Doppeldolden) entspringen, welche die Primärinfloreszenzen übergipfeln (Fig 52 und Fig. 54). Diese Infloreszenzachsen können wiederum Hochblätter besitzen. Weitere Verzweigungen und somit weitere Infloreszenzen höherer Ordnung wurden nicht beobachtet.

Die Innovation kann über 3 Möglichkeiten erfolgen (Fig. 55)

- (1) Die Doppeldolden und ihre lateralen Seitensprosse (Doppeldolden 2. Ordnung) erscheinen lateral, es wird also terminal am Trieb keine Doppeldolde gebildet, sondern eine Knospe angelegt, die in der folgenden Regenzeit austreibt. Damit wird ein unbegrenztes (monopodiales) Sprosswachstum ermöglicht (Fig. 55a)
- (2) Es wird terminal am Trieb ein Konvolut aus Doppeldolden und Bereicherungstrieben gebildet und lateral in der Achsel eines Hochblattes eine Knospe angelegt. Diese treibt in der folgenden Regenzeit zu einem neuen Spross aus, der den des Vorjahres übergipfelt. Damit wird die Verzweigung sympodial fortgesetzt (Fig. 55b).
- (3) Die Achse erschöpft sich ebenfalls in einem Infloreszenzkonvolut aus Doppeldolden und Bereicherungstrieben. Die Knospe wird aber basal am Triebes angelegt und setzt die Sprossverzweigung sympodial fort (Fig. 55c).

Die dritte Variante erscheint anhand der untersuchten Herbarbelege (Maggio, Nr. 24, 1870) am wahrscheinlichsten. Um aber Gewissheit zu schaffen, müssten weitere Untersuchungen vorgenommen werden.

Infloreszenzmorphologie

Bei den Infloreszenzen 1. Ordnung handelt es sich um Doppeldolden mit Involucrum und Involucellum. Die Doppeldolden setzen sich aus zehn bis achtzehn Döldchen zusammen und beinhalten nur Zwitterblüten.

Die Infloreszenzen 2. Ordnung sind Doppeldolden aus sieben bis elf Döldchen, die aus rein männlichen Blüten aufgebaut sind (Fig. 55). Involucral- und Involucellarblätter werden entwickelt, verbleiben aber relativ unscheinbar und klein

Theorie zur Entwicklung der Infloreszenzen

Da es sich bei *Steganotaenia araliacea* morphologisch um Doppeldolden im klassischen Sinne handelt, liegt der Verdacht nahe, dass die Entwicklung dem Schema von *Chaerophyllum bulbosum* folgt.

Das Apikalmeristem gliedert sich demnach zentripetal in Hüllblatt- und dazugehörige Döldchenprimordien. Die Döldchenprimordien gliedern sich wiederum zentripetal in Hüllchenblatt- und Blütenprimordien. Je nach Ordnung der Infloreszenzen entwickeln sich aus den Blütenprimordien Zwitterblüten (Infloreszenzen 1. Ordnung) oder männliche Blüten (Infloreszenzen 2. Ordnung).

Ob die Doppeldolden terminale Döldchen und die Döldchen terminale Blüten ausbilden konnte anhand dieser Untersuchung nicht geklärt werden.

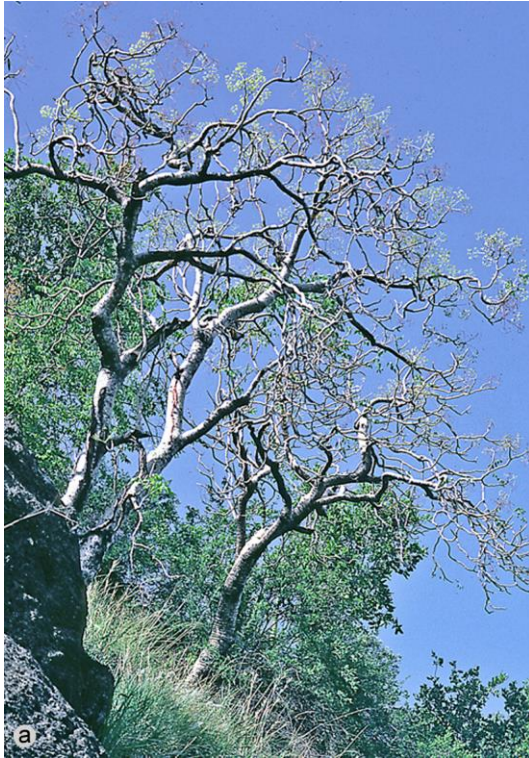


Fig. 52: *Steganotaenia araliacea*, a - Habitus (Photo: C. Puff). Ein wenig verzweigter, laubabwerfender Baum. b - Infloreszenzkonvolut (Photo: C. Puff). Primärfloreszenz bereits fruchtend und von den männlichen Bereicherungstrieben (Doppeldolden) übergipfelt.



Fig. 53: *Steganotaenia araliacea*, Pinnate Blätter, terminal gruppiert.

http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/image-display.php?species_id=143340&image_id=2
(16.04.2009).



Fig. 54: *Steganotaenia araliacea*, Infloreszenzkonvolute aus terminalen Doppeldolden und Bereicherungstrieben aus Doppeldolden die die terminale Primärfloreszenz übergipfeln. Photo: C. Puff.

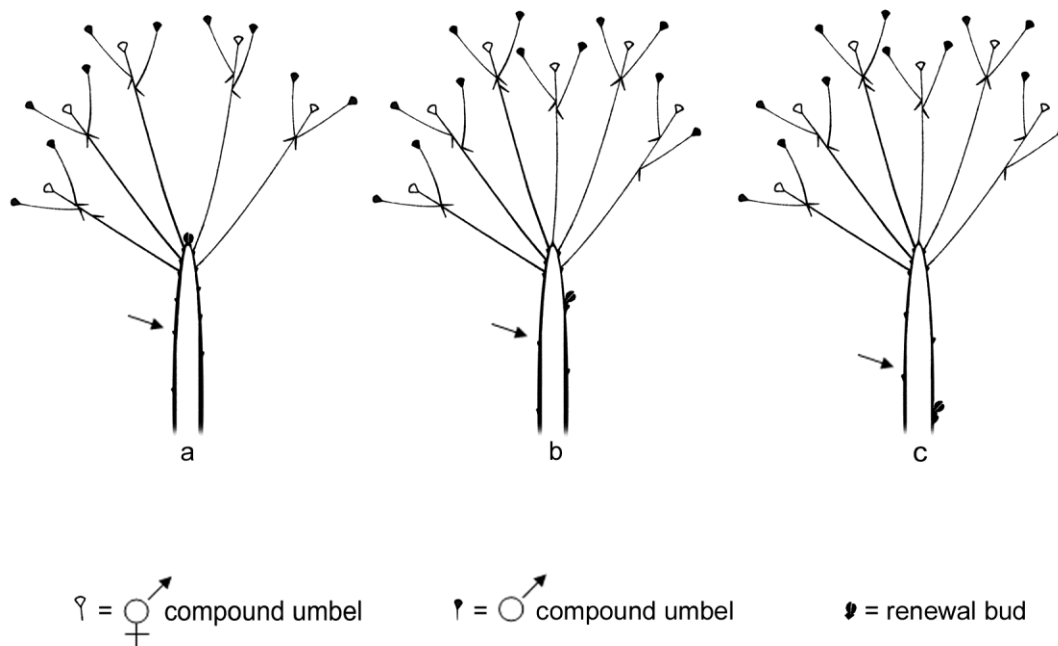


Fig. 55: *Steganotaenia araliacea*, Schema der drei möglichen Innovationen; folgende Strukturen sind zu erkennen: Trieb ohne Laub- und Hochblätter, diese sind während der Trockenzeit abgefallen und es sind nur Ulen vorhanden (Pfeil), Innovationsknospe (schwarz), Doppeldolden aus Zwitterblüten (weiß) und Bereicherungstriebe aus Doppeldolden aus männlichen Blüten (schwarz). a - monopodiales Sprosswachstum: Innovationsknospe terminal, Doppeldolden und Bereicherungstriebe lateral in den Achseln von Hochblättern. b - Sympodiales Sprosswachstum mit Innovationsknospe an der Basis des Infloreszenzkonvolutes, der Trieb erschöpft sich in der Bildung einer terminalen Doppeldolde und ihren Bereicherungstreiben. c - Sympodiales Sprosswachstum mit Innovationsknospe an der Basis des Triebes, der Trieb erschöpft sich in der Bildung einer terminalen Doppeldolde und ihren Bereicherungstreiben.

Chaerophyllum L.

Die Gattung Chaerophyllum umfasst 35 Arten und kommt von Mitteleuropa bis Asien vor, sowie mit einer Art in Nordamerika (Hegi, 1925/26).

***Chaerophyllum bulbosum* L.**

Allgemeine Morphologie

Chaerophyllum bulbosum ist eine einjährige Pflanze mit einer knollig verdickten Primärwurzel und einer aufrechten Sprossachse. Die Blätter sind wechselständig angeordnet, mehrfach gefiedert und bestehen aus einer Blattscheide, einem Blattstiel und der gefiederten Spreite. Der Blattstiel wird mit zunehmender Insertionshöhe allerdings reduziert, so dass bei Stängelblättern die Spreiten auf den Scheiden sitzen und diese somit zu Hochblätter reduziert sind.

Die Bereicherung erfolgt durch Seitensprosse, die aus den Achseln der Stängelblätter entspringen. Diese Seitensprosse weisen wiederum Hochblätter auf, wodurch die Verzweigung durch weitere Seitensprosse höherer Ordnung fortgesetzt werden kann. Alle Achsen enden in einer doppeldoldigen Infloreszenz (Fig. 56).

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen sind andromonöische Doppeldolden, bei denen nur ein bis zwei unscheinbare Involucralblätter ausgebildet werden. Die Döldchen weisen an der Peripherie längere Doldenstrahlen auf. Die Involucellarblätter sind nur an der Peripherie der Döldchen ausgebildet. Bei peripheren Döldchen sind meistens drei (manchmal aber auch fünf) Involucellarblätter vorhanden, während bei zentralen Döldchen oft nur ein Involucellarblatt vorkommt. Selten sind noch Rudimente von weiteren Involucellarblättern vorhanden. Die Involucellarblätter sind unscheinbar und klein. Weder Involucral- noch Involucellarblätter tragen zu Schauwirkung der Infloreszenz bei (Fig. 57).

Die Döldchen sind in eine periphere Zone aus Zwitterblüten, eine mittlere Zone aus männlichen Blüten und eine zentrale Zwitterblüte gegliedert (Fig. 57). Innerhalb der Döldchen werden die Blütenstiele zentripetal immer kürzer. Innerhalb der Doppeldolde werden die Döldchen zentripetal immer armlütiger. Die zentrale Zwitterblüte bleibt jedoch erhalten.

Blütenmorphologie

Die Blüten sind fünfzählig, mit dem zweikarpelligen Gynoeceum der Zwitterblüten als Ausnahme.

Entwicklung der Primärfloreszenz

Basal der terminalen Primärfloreszenz sind wechselständig Blattanlagen und in deren Achseln zum Teil die Apikalmeristeme der Seitensprosse sichtbar. Sie entwickeln sich in einer $2/5$ Dispersion (Fig. 58a).

Am Vegetationspunkt der terminalen Primärfloreszenz entwickeln sich zentripetal Primordien der Döldchen. Die Döldchenprimordien entstehen in einer $2/5$ Dispersion (Fig. 58a). Peripher des ersten Döldchenprimordiums ist die Anlage des einen Hüllblattes ersichtlich (Fig. 58a). Das Involucralblattprimordium verlängert sich während der weiteren Entwicklung der Doppeldolde (Fig. 58a), wächst aber nicht flächig aus und entwickelt sich somit zu einem relativ unscheinbaren schmalen Hüllblatt (Fig. 58c). Während der weiteren Entwicklung verlängern sich die Döldchenstrahlen und die Döldchen krümmen sich zum Zentrum hin (Fig. 58b).

Die einzelnen Döldchenprimordien gliedern, gemäß ihrer Entwicklung, Blütenprimordien ab. Die Blütenprimordien entwickeln sich ebenfalls zentripetal und in einer $2/5$ Dispersion (Fig. 59a und 59b). An der Peripherie der Döldchenachse, peripher der Blütenprimordien, sind Wülste erkennbar (Fig. 59a und 59b). Bei den peripheren Döldchen entwickeln sich aus diesen Wülsten drei bis fünf Involucellarblätter (Fig. 58c, d und 59c-f). Bei mehr im Zentrum stehenden Döldchen entsteht meist nur ein peripheres Involucellarblatt (Fig. 58c). Die Involucellarblätter verlängern sich und werden laminar. Aber auch sie bleiben relativ klein und unscheinbar Fig. 58d.

Die Blütenprimordien werden gemäß ihrer Anlegungsfolge zentripetal immer kleiner, bis sich im Zentrum der Döldchen das Apikalmeristem im zentralen Primordium erschöpft (Fig. 59c). Die peripheren Zwitterblütenprimordien der Döldchen sind im Verhältnis zu den Primordien der mittleren männlichen Zone sehr groß, genauso wie das zentrale Primodium eines jeden Döldchens, welches sich zur zentralen Zwitterblüte entwickelt (Fig. 59d).

Die Blütenentwicklung vollzieht sich ebenfalls zentripetal, wobei das zentrale Primodium den männlichen Blüten vorausseilt (Fig. 59e). Eine terminale Blüte (TF) ist vorhanden, aber nicht dominant (Fig. 59f). Die Entwicklung der Blütenorgane beginnt an der Peripherie der Blütenprimordien (Fig. 59d)

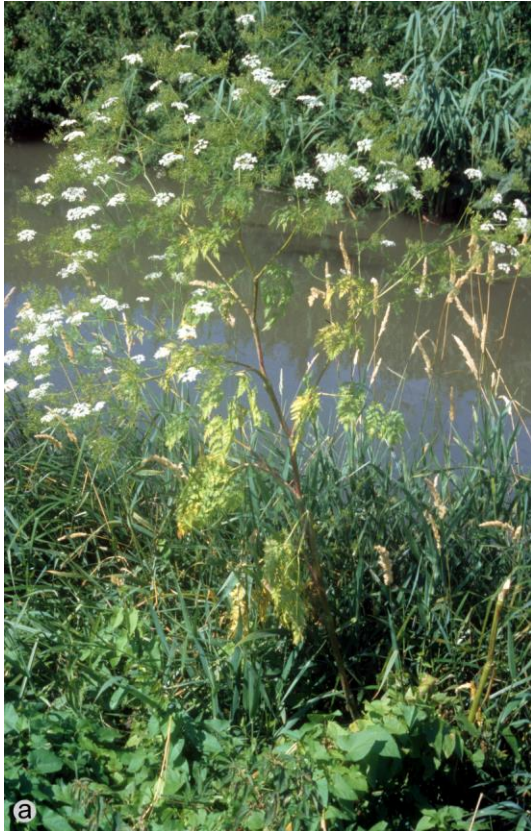


Fig. 56: *Chaerophyllum bulbosum*, a - Habitus einer blühenden Pflanze (Photo: W. Till). b Detail einer blühenden Pflanze (Photo: M. A. Fischer); die folgenden Strukturen sind zu erkennen: aufrechte Sprossachse, wechselständig angeordnete Fiederblätter und Seitensprosse, alle Achsen enden in einer terminalen Doppeldolde.



Fig. 57: *Chaerophyllum bulbosum*, Doppeldolde. Die Döldchen sind zentripetal aus Zwitterblüten, männlichen Blüten und einer zentralen (terminalen) Zwitterblüte aufgebaut. Weder Involucral- noch Involucellarblätter tragen zur Schauwirkung der Infloreszenz bei. (<http://www.funet.fi/pub/sci/bio/life/plants/magnoliophyta/magnoliophytina/magnoliopsida/apiaceae/chaerophyllum/index.html>).

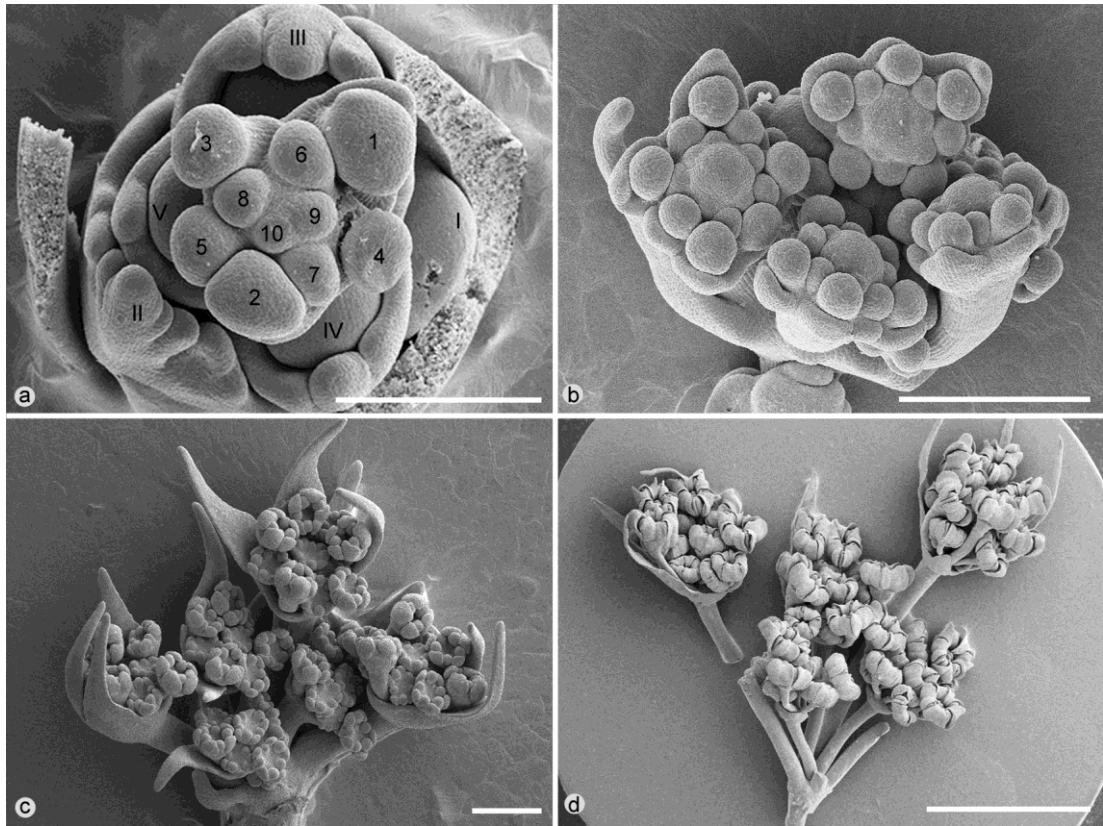


Fig. 58: *Chaerophyllum bulbosum*, a-c Entwicklung der Doppeldolde und des Hüllblattes. a - Basal der terminale Primärfloreszenz sind Blattanlagen und Seitensprosse sichtbar. Sie entwickeln sich in einer $\frac{2}{5}$ Dispersion (Nummerierung I-V entspricht der Anlagenfolge). Am Vegetationspunkt der Primärfloreszenz sind Döldchenprimordien in einer $\frac{2}{5}$ Dispersion erkennbar (Nummerierung 1-10 entspricht der Anlagenfolge). Peripher des ersten Döldchenprimordiums (1) ist die Anlage des Involucralblattes sichtbar. b - Das Primordium des Involucralblattes verlängert sich. Die Döldchenstrahlen verlängern sich und krümmen sich zum Zentrum hin. c - Das Hüllblatt bleibt relativ unscheinbar. Bei den peripheren Döldchen entwickeln sich drei bis fünf Involucellarblätter. Bei mehr in Zentrum stehenden Döldchen entsteht nur ein peripheres Involucellarblatt d - Bei den peripheren Döldchen entwickeln sich drei bis fünf Involucellarblätter. Sie verlängern sich und werden laminar, bleiben aber relativ klein und unscheinbar. SEM Bilder; Maßstab: a-c: 100 μ m, d: 2mm

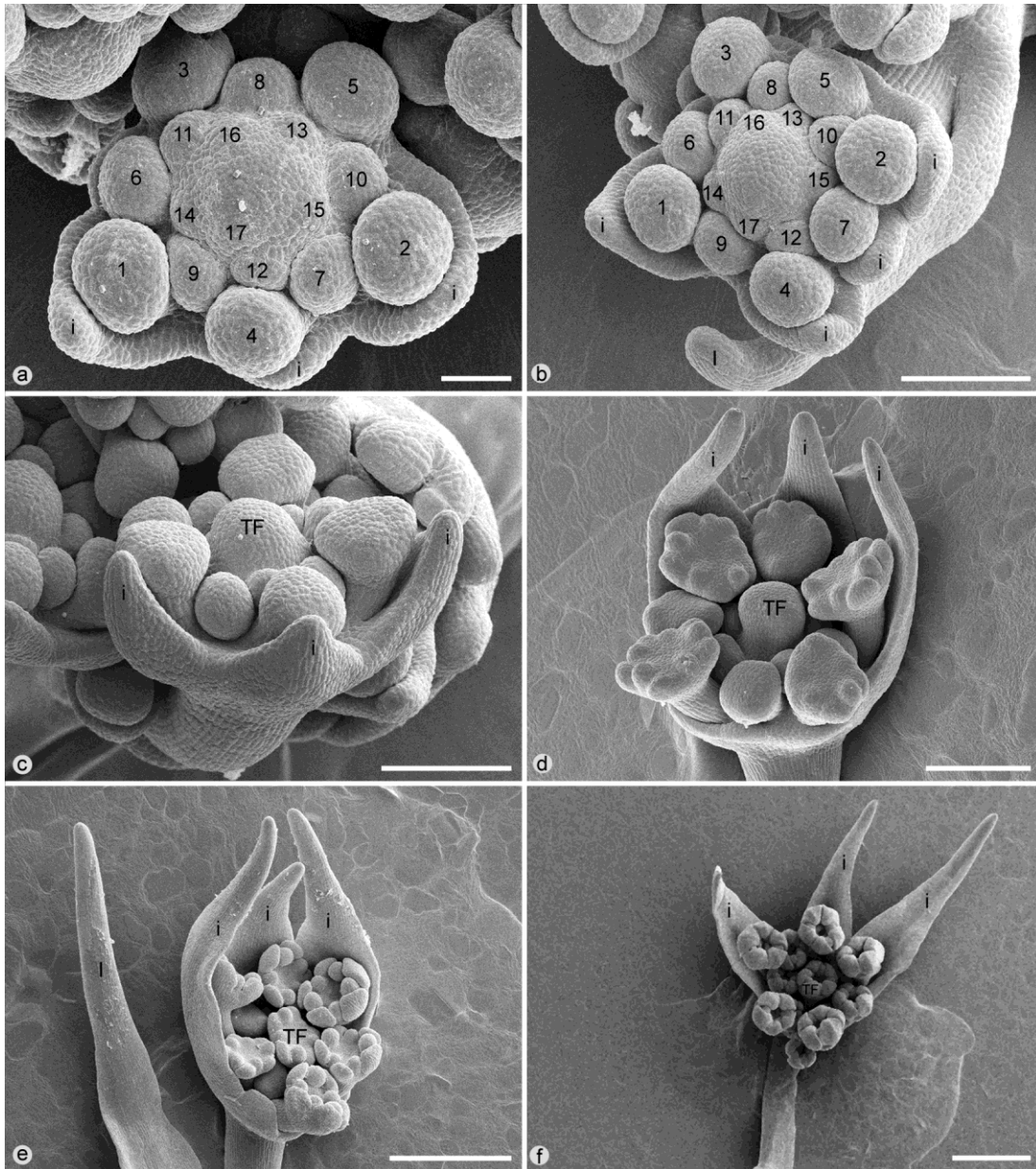


Fig. 59: *Chaerophyllum bulbosum*, a-c Entwicklung der Döldchen. a und b - Die Blütenprimordien entwickeln sich zentripetal und in einer $\frac{2}{5}$ Dispersion. An der Peripherie der Döldchenachse, peripher der Blütenprimordien sind Wülste (i) erkennbar. Aus diesen Wülsten entwickeln sich meist drei (bis selten fünf) Involucellarblätter (Siehe c-f). c - Die Blütenprimordien werden zentripetal immer kleiner bis sich das Apikalmeristem in ein zentrales Primordium (TF) erschöpft. d - Die peripheren Döldchen (Zwitterblüten) sind im Verhältnis zu den Primordien der mittleren Zone (männliche Blüten) relativ groß, genauso wie das zentrale Primordium (terminalen Zwitterblüte). Die Entwicklung der Blütenorgane beginnt an der Peripherie der Blütenprimordien. e - Die Entwicklung der Primordien zu Blüten vollzieht sich ebenfalls fast zentripetal. Das zentrale Blütenprimordium (TF) entwickelt sich schneller als die männlichen Blütenprimordien. f - Eine terminale Blüte (TF) ist vorhanden. SEM Bilder; Maßstab: a-c: 80µm, d: 100µm, e: 200µm, f: 400µm

Lagoecia L.

Die Gattung *Lagoecia* besteht aus einer Art und kommt im Mediterranraum und Vorderen Orient vor. Sie besiedelt sandige Äcker und Steppen (Magin, 1980).

Lagoecia cuminoides L.

Allgemeine Morphologie

Lagoecia cuminoides ist eine einjährige Pflanze mit einem oberirdischen Spross (Achse 1. Ordnung). Die grundständigen Blätter sind pinnat (unpaarig gefiedert). Die Blättchen sind handförmig und bestehen aus drei bis fünf Segmenten, die wiederum fiederlappig bis fiederspaltig sind. Die Stängelblätter sind wechselständig angeordnet und werden akropetal immer kleiner und zu Hochblätter reduziert, sodass dreizipfelige Blättchen übrig bleiben. Aus den Achseln der wechselständigen Stängelblätter entspringen Seitensprosse (Achsen 2. Ordnung), die wiederum Stängelblätter aufweisen und somit weitere Seitensprosse (Achsen 3. Ordnung) hervorbringen können (Fig. 60). Das Bereicherungssystem kann bis zu den Achsen 4. Ordnung fortgeführt werden. Alle Achsen enden in einer terminalen kugeligen Infloreszenz (Fig. 60).

Infloreszenzmorphologie

Die Infloreszenzen von *Lagoecia cuminoides* können als Doppeldolden bezeichnet werden (Fig. 61). Die Doppeldolden werden durch sieben Involucralblätter und etwa 30 Döldchen aufgebaut. (1964 berichtet Froebe von einem Aggregat aus etwa 30 Blüten).

Die Döldchen bestehen aus nur einer zentralen Zwitterblüte und vier bis fünf Involucellarblätter (Fig. 62). In der frühen Ontogenese werden fünf Involucellarblätter angelegt, von denen die jüngsten zwei zu einem Involucellarblatt in der Mediane fusionieren können (Froebe, 1964; Magin, 1980). Sowohl Involucralblätter, als auch Involucellarblätter und Kelchblätter sind fiederschnittig mit langen dünnen Spitzen (Fig. 62).

Blütenmorphologie

Die Blüten sind fünfzählig, mit den Gynoeceum als Ausnahme. Die Gynoeceen sind einfächrig – das abaxiale Karpell ist reduziert und die Gynoeceen nehmen eine asymmetrische Form an. Diese Asymmetrie wird durch die Ausbildung nur eines Griffels bedingt. Auffällig in diesem Zusammenhang ist, dass der Griffel des abaxialen Ovarbereiches ausgebildet wird (Magin, 1980).

Theorie zur Entwicklung der Infloreszenzen

Wenn es sich bei *Lagoecia cuminoides* um Doppeldolden handelt, dafür sprechen die Hüllblätter, dann ist es naheliegend, die Entwicklung der Infloreszenzen von *Chaerophyllum bulbosum* als Vorlage heranzuziehen.

Die Entwicklung der *Lagoecia cuminoides* Infloreszenz würde dann wie folgend ablaufen. Am Apikalmeristem entwickeln sich zentripetal an die sieben Primordien, welche sich in je ein Involucralblattprimordium und in ein Döldchenprimordium teilen. Das Apikalmeristem gliedert sich weiter zentripetal in Döldchenprimordien, jedoch ohne Anlagen für Involucralblätter zu bilden oder diese gegebenenfalls nicht ausdifferenziert werden. Diese Döldchenprimordien gliedern sich in fünf Primordien der Involucellarblätter von denen, laut Froebe (1964) und Magin (1980), die zwei innersten zu einem fusionieren können. Die eine zentrale Zwitterblüte entsteht somit entweder in der Achsel des ersten Involucellarblattes oder bildet sich aus dem Apikalmeristem der Döldchenprimordien.

Offen bleibt jedoch

- (1) ob die einzelne Zwitterblüte eine Terminalblüte darstellt oder ob es sich um ein Achselprodukt des ersten Involucellarblattes handelt.
- (2) ob die Doppeldolde ein terminales Döldchen ausbildet oder dieses entbehrt.



Fig. 60: *Lagoecia cuminoides*, a - Habitus einer blühenden Pflanze (Photo: Julia Kronister, Herbarbeleg: St. Vogel, 1988). b - Schema eines distalen Abschnittes des Habitus und eines basalen Fiederblattes; folgende Strukturen sind zu erkennen: wechselständig angeordnete Hochblätter und Seitensprosse, die das Bereicherungssystem fortführen. Die Achsen enden in einer terminalen kugeligen Infloreszenz. Aus Wolf, 1913.

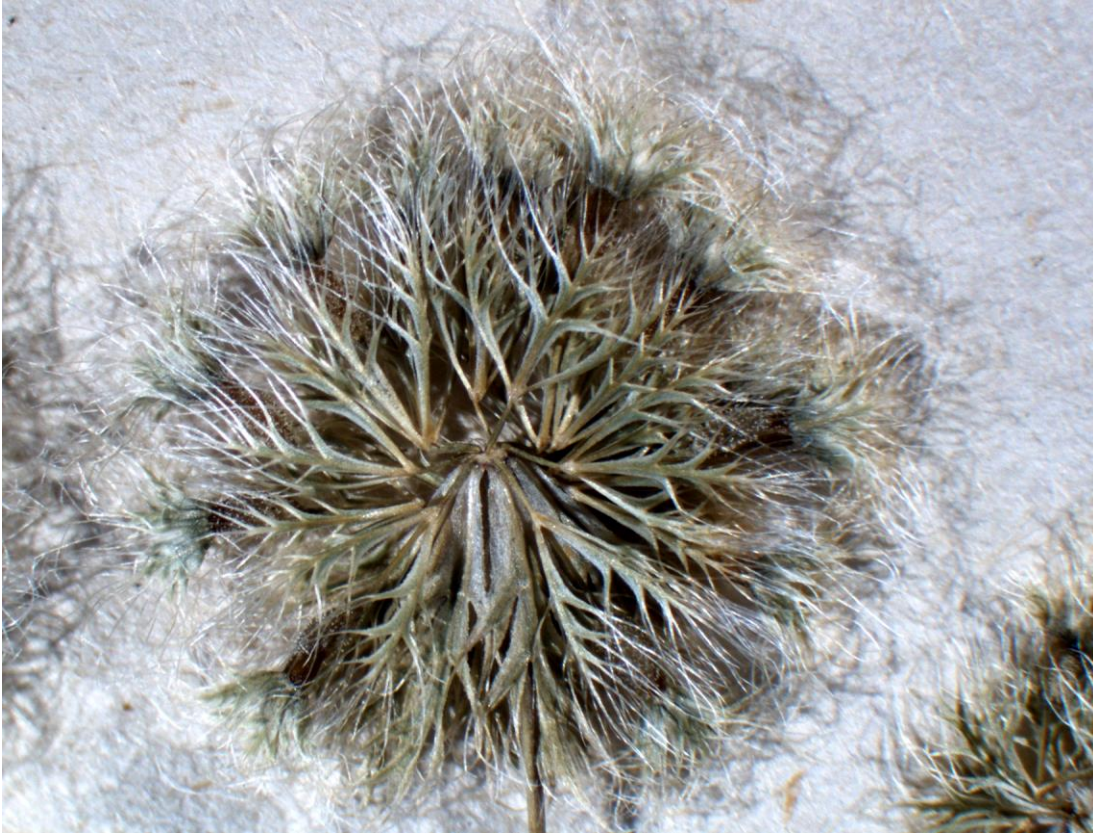


Fig. 61: *Lagoecia cuminoides*, Doppeldolde. Die Doppeldolde besteht aus sieben Involucralblätter und etwa dreißig Döldchen. Photo: Julia Kronister, Herbarbeleg: E. Reverchon, 1889, Nr. 343.

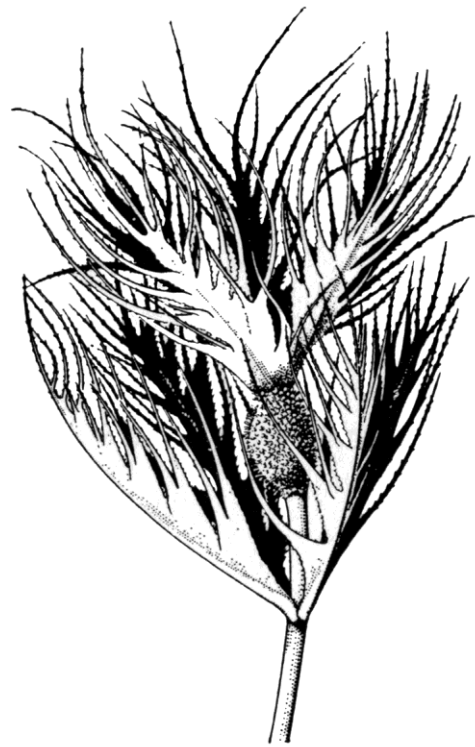


Fig. 62: *Lagoecia cuminoides*, a – Döldchen (Photo: Julia Kronister, Herbatbeleg: St. Vogel, 1988). b - Schema eines Döldchens; folgende Strukturen sind zu erkennen: ein Involucralblatt (a), drei Involucellarblätter (a und b) (in natura vier bis fünf), eine zentrale Zwitterblüte (a und b) mit fünf auffälligen Sepalen (b). Involucellarblätter und Sepalen sind fiederschnittig mit langen dünnen Spitzen. Aus Froebe, 1964.

Diskussion

Infloreszenzmorphologie

Nur wenige systematische Einheiten haben einheitliche Infloreszenzen und wurden auch nach diesen benannt. Eine dieser systematischen Einheiten ist die Familie der „Umbelliferae“ (Apiaceae). Deren Infloreszenzen, allgemein als Dolden und Doppeldolden bezeichnet, führten zu einer Simplifizierung der Blütenstände aller Mitglieder dieser Familie und lenkten die Aufmerksamkeit auf die weitaus größte Unterfamilie, die Apioideae. Somit verwundert es nicht, dass die Saniculoideae als „...‘unvollkommene` Doldengewächse...“ (Froebe, 1964:341) gesehen wurden und die Infloreszenzen allgemein als Dolden, Doppeldolden oder Köpfchen bezeichnet wurden (Eichler, 1878; Schuchardt, 1881; Troll, 1957; Froebe, 1964; 1971a, b; Froebe und Ulrich, 1978; Froebe, 1979, 1980).

Die allgemein anerkannte These, Dolden und Doppeldolden leiten sich von Trauben und Doppeltrauben ab, durch die Stauchung der Hauptachsen und Seitenachsen, wurde von Froebe in Bezug auf die Familie der Apiaceae im Laufe seiner Arbeiten über die Infloreszenzen und deren Evolution hinterfragt (Froebe, 1971a, b, 1979). In der 1964 erschienenen Arbeit über die Blütenstände der Saniculoideae vertrat er die Auffassung, dass die Infloreszenzen der Saniculoideae von Doppeldolden abstammen, während er dies in seinen späteren Arbeiten als „Arbeitshypothese“ (Froebe, 1971b:158; 1979:505) ohne Nachweis bezeichnete und die Möglichkeit in den Raum stellte, dass sich Dolden und Doppeldolden theoretisch auch von Rispen, Thyrsen oder Cymoiden ableiten lassen (Froebe, 1971a, b; 1979).

Im Folgenden werden beide Hypothesen kurz wiedergegeben:

I. Hypothese: Doppeldolden (Froebe, 1964)

Die erste Hypothese basiert auf der These, Dolden und Doppeldolden leiten sich von Trauben und Doppeltrauben durch die Stauchung der Achsen 1. und 2. Ordnung ab. Trauben werden ohne Terminalblüte definiert. Dolden und Doppeldolden von Trauben und Doppeltrauben abgeleitet, würde keine Terminalblüte ausbilden (Fig. 66a-b').

Die Infloreszenzen der Saniculoideae wurden als reduzierte Doppeldolde beschrieben und die „...zentrale Förderung...“ (Froebe, 1964:325) der Dolden und Döldchen als vernachlässigtes Merkmal genannt. Während diese zentrale Förderung bei den Apioideae und Hydrocotyloideae als ein Merkmal unter vielen galt, das oft nur sehr schwach auftritt, ist es bei den Saniculoideae als „...das dominierende Merkmal...“ (Froebe, 1964:335) angeführt, ohne welches die Infloreszenzen der Saniculoideae morphologisch unverstanden blieben.

Die Doppeldolden der Saniculoideae sind laut Froebe (1964) zentral gefördert und setzen sich aus stark zentral geförderten Döldchen zusammen, wodurch die Anzahl der Blüten reduziert wird, die peripheren Blüten vermännlichen und zentral eine potentielle Zwitterblüte steht. Der Charakter der zentralen Förderung in Doppeldolde und Döldchen ist nicht immer gleich stark ausgeprägt, wodurch die Anzahl der Blüten, die Verteilung der männlichen Blüten und Zwitterblüten innerhalb der Infloreszenzen variieren (Froebe, 1964).

Einen Beweis seiner Theorie, dass sich die Infloreszenzen der Saniculoideae von Doppeldolden ableiten, sah Froebe in seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen einiger Arten (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, *Astrantia major*, *Eryngium campestre*, *Lagoecia cuminoides* und *Petagnaea gussonei*) und in seiner Interpretation der *Sanicula coerulescens* Franch. Infloreszenz. Diese wurde als „...makroskopisch deutlich sichtbare Doppeldolde...“ (Froebe, 1964:347) bezeichnet, die sich aus vier bis fünf Döldchen zusammensetzt, die je aus

einer zentralen Zwitterblüte und fünf peripheren männlichen Blüten aufgebaut sind (Fig. 63a). Froebe (1964) leitete die Infloreszenz von *Sanicula europaea* von denen der *Sanicula coerulescens* ab, durch Reduktion der Döldchenzahl von fünf auf vier, der Blütenzahl der männlichen Blüten von fünf auf drei oder zwei und durch Stauchung der Doldenstrahlen (Fig. 63b). Die Infloreszenz von *Sanicula europaea* galt als Ausgangspunkt für seine Überlegungen und Interpretationen der Infloreszenzen weiterer Arten.

II. Hypothese (Froebe, 1971a, b, 1979)

Die zweite Hypothese basiert auf der Überlegung, Dolden und Doppeldolden leiten sich von Cymen, Thyrsen, Rispen und Rispen, die zu Trauben reduziert sind und „Botryoid“ (Troll, 1964:52) genannt werden, ab. Cymen, Rispen, Thyrsen und Botryoide werden mit Terminalblüte beschrieben. Es wären die von ihnen abgeleiteten dolden- und doppeldoldenähnlichen Infloreszenzen, Infloreszenzen mit Terminalblüten (Fig. 66c-f'). Die Ausnahme stellen trunkate Infloreszenzen dar (Fig. 67).

a) Cymöse Infloreszenzen (Froebe, 1971a, b)

Diese Hypothese basiert auf der Idee, dass sich die Infloreszenzen mancher Saniculoideae von denen der *Sanicula coerulescens* ableiten lassen. Die Infloreszenzen von *Sanicula coerulescens* werden als cymös und sich aus Döldchen aufbauend, beschrieben. Jedoch schlug Froebe (1971a, b) keine fundierte Terminologie der Infloreszenzen vor.

1971(a) änderte Froebe seine Interpretation der *Sanicula coerulescens* Infloreszenz. Während diese 1964 als Doppeldolde beschrieben wurde, spezifizierte Froebe (1971a), dass es sich bei der Infloreszenz von *Sanicula coerulescens* um ein Trichasium aus drei Diplocymoiden handelt (Fig. 65a) und dass das Aussehen einer Doppeldolde durch die Stauchung der Hypo- und Mesopodia zustande kommt (Fig. 64). Die Partialinfloreszenzen wurden als Döldchen mit zentraler Förderung beschrieben.

In dieser Arbeit erstellte Froebe (1971a) eine hypothetische Infloreszenzableitung einiger *Sanicula* Arten, ausgehend von der *Sanicula coerulescens* Infloreszenz. Die Infloreszenz, ein Trichasium aus drei Diplocymoiden, wurde durch die Reduktion der Infloreszenzen 2. Ordnung, die Verkürzung der Achse 1. Ordnung und die Verringerung der männlichen Blüten (von fünf auf drei) im terminalen „...Enddöldchen...“ (Froebe, 1971a:18) zu einem theoretischen Infloreszenzdiagramm (Fig. 65b), das für „...die meisten *Sanicula*-Arten...“ (Froebe, 1971a:18) „...als diagrammatischer Typus des doldigen Blütenkonvolutes...“ (Froebe, 1971a:19) gelten sollte. Basierend auf dem theoretischen Infloreszenzdiagramm der *Sanicula* Infloreszenzen leitete Froebe (1971a) die Infloreszenzdiagramme von *Hacquetia epipactis* und *Astrantia major* ab. Jedoch weitete er seine Überlegungen nicht zu den anderen Arten der Saniculoideae aus.

Da die terminalen Infloreszenzen als Döldchen angesprochen wurden, liegt auch dieser Theorie die Ableitung der Infloreszenzen von den klassischen Dolden zu Grunde. Es kam die Frage der korrekten Terminologie in Bezug auf die Gesamtinfloreszenz auf (Doppeldolde – cymoider Verband), diese wurde jedoch „...ausgeklammert...“ (Froebe, 1971a: 27).

b) Rispig - Thyrsische Infloreszenz (Froebe, 1979)

Diese Hypothese beruht auf Froebes (1971a, b; 1979) Annahme, dass die Infloreszenzen der *Apiaceae* Cymen, Rispen (Paniculae), Thyrsen oder Botryoide sind, die durch Stauchung verschiedener Achsen dolden- oder doppeldoldenähnliches Aussehen erlangen (Fig. 66). Froebe (1979) benannte diese gestauchten Rispen und Thyrsen als Pleiosciadioide (Fig. 66c`, d`), die gestauchten Cymen als „Pseudosciadien“ (nach Troll, 1964:120) (Fig. 66e`) und die gestauchten Botryoide als „Sciadioid“ (nach Troll, 1964:53) (Fig. 66f`).

1979 untersuchte Froebe die Infloreszenzen der Hydrocotyloideae und übertrug seine Überlegungen auf die Infloreszenzen der Saniculoideae. Die Untersuchung der Hydrocotyloideae (Froebe, 1979) resultierte in dem

Konzept, dass sich deren Infloreszenzen aus einer Infloreszenz entwickelten, die sowohl Ähnlichkeiten mit einer Rispe als auch mit einem Thyrsus hatte.

Froebe leitete 1979 die Infloreszenzen aller Saniculoideae von den Infloreszenzen der Sektion *Pseudopetagnia* innerhalb der Gattung *Sanicula* ab, welche als Pleiosciadioide (Fig. 65a) beschrieben wurde. Durch Stauchung der Achsen, Reduktion der Parakladien (von drei zu zwei) und der männlichen Blüten pro Sciadioid (von fünf zu zwei), sowie der Länge der Wickel, erstellte Froebe (1979) ein Infloreszenzdiagramm für *Sanicula*, *Hacquetia*, *Alepidea* und *Actinolema*, deren Infloreszenzen als Sympleiosciadioide bezeichnet wurden (Fig. 65c). Durch Reduktion der Partialsciadioide zu deren Terminalblüte leitete Froebe (1979) die Infloreszenzen (Sciadioide) von *Astrantia*, *Eryngium*, *Petagnia* und *Lagoecia* ab. *Arctopus* wurde damals zu den Hydrocotyloideae gezählt und von Froebe ausführlich beschrieben. Die Theorie der Rispig-thyrsischen Infloreszenz wird anhand von *Arctopus* diskutiert. Details zu *Arctopus* siehe unten – Diskussion der einzelnen Arten.

Diese Überlegung zu den Infloreszenzen der Saniculoideae basiert auf dem Infloreszenzgefüge wie in 1971a. Im Gegensatz zu seiner Überlegung 1971a wurden die Partialinfloreszenzen aber nicht als Döldchen bezeichnet, sondern als Partialsciadioide, die eine Terminalblüte aufweisen. So wurden 1979 die Partialsciadioide als reduzierte/gestauchte Rispen und Thyrsen, die Infloreszenzen aber als cymöse Komplexe beschrieben.

Ontogenetische Ergebnisse

In der vorliegenden Arbeit werden die Infloreszenzen der Saniculoideae definiert als:

- 1) Geschlossene Thyrsen (Thyrsoid nach Endress, 2010) aus
 - a) Partialinfloreszenzen (Cymen aus einem Tragblatt, einer zentralen potentiellen Zwitterblüte und zwei oder einer laterale[n] männliche[n] Blüte[n] und jeweiligem Tragblatt) und
 - b) eventuell zwittrigen Einzelblüten (*Hacquetia epipactis*, *Alepidea*) und/oder
 - c) vermännlichten Einzelblüten (*Hacquetia epipactis*, *Sanicula europaea*) und
 - d) einer terminalen Zwitterblüte (Terminalblüte), ohne Tragblatt: *Sanicula europaea* (Fig. 3), *Hacquetia epipactis* (Fig. 7) und *Alepidea* (Fig. 32).

- 2) Geschlossene Thyrsen (Thyrsoid nach Endress, 2010) aus
 - a) Partialinfloreszenzen (Cymen aus Tragblättern und männlichen Blüten),
 - b) eventuell einzelne männliche Blüten (mit oder ohne Tragblätter) und
 - c) eine terminale männliche Blüte: männliche Individuen von *Arctopus echinatus* (Fig. 41).

- 3) Offene Thyrsen (Thyrsus nach Endress, 2010) aus
 - a) Partialinfloreszenzen (Cymen aus einem Tragblatt, einer zentralen potentiellen Zwitterblüte, einer basalen männlichen Blüte, zwei oder einer laterale[n] männliche[n] Blüte[n] und jeweiligem Tragblatt),
 - b) zwittrigen und
 - c) vermännlichten Einzelblüten
 - d) ohne Terminalblüte: *Astrantia major* (Fig. 12)

- 4) Geschlossene Ähren (Stachyoid nach Endress, 2010) aus
 - a) zwittrigen Einzelblüten, je mit dazugehörendem Tragblatt (*Eryngium planum*) oder
 - b) männlichen Einzelblüten, je mit dazugehörendem Tragblatt (*Actinolema*) oder ohne dazugehörende Tragblätter (*Petagnaea gussonei*) und
 - c) einer terminalen Zwitterblüte (Terminalblüte) ohne Tragblatt: *Eryngium planum* (Fig. 20), *Petagnaea gussonei* (Fig. 46) und *Actinolema* (Fig. 28 und 29).

- 5) Offene Köpfchen (Capitulum oder Cephalium nach Endress, 2010) aus weiblichen Einzelblüten je mit dazugehörendem Tragblatt: weibliche Individuen von *Arctopus echinatus* (Fig. 42).

- 6) Doppeldolden: *Polemanniopsis marlothii* (Fig. 48), *Steganotaenia araliacea* (Fig. 54), *Lagoecia cuminoides* (Fig. 61), *Chaerophyllum bulbosum* (Fig. 57 und 58).

Der Bezug zu den beiden Hypothesen

- I. Die Partialinfloreszenzen (Cymen) wurden von Froebe 1964 als periphere zentralgeförderte Döldchen beschrieben, bei denen die peripheren (lateralen) Blüten zugunsten der zentralen potentiellen Zwitterblüte vermännlichen oder gar verschwinden und dies aufgrund der zentralen Förderung des Döldchens, beziehungsweise die zentralen potentiellen Zwitterblüten der Döldchen aufgrund der zentralen Förderung der Doppeldolde vermännlichen. Die Terminalblüte inklusive die sie umgebenden vermännlichten Blüten wurden als Enddöldchen bezeichnet (Froebe, 1964, 1971a, b), welches durch die zentrale Förderung der Doppeldolde blütenreicher sei als die peripheren Döldchen.

II.

- a) 1971a, b wurden die Partialinfloreszenzen ebenfalls als Döldchen bezeichnet, die terminale Zwitterblüte und die sie umgebenden vermännlichten Blüten als Enddöldchen, von dem aus sich die Döldchen in einem cymoiden Verband entwickeln.
- b) 1979 wurden die Partialinfloreszenzen als Partialsciadioid bezeichnet, die aus Thyrsen oder Rispen entstehen und die Terminalblüte, inklusive die sie umgebenden vermännlichten Blüten als terminales Sciadioid, aus dem sich ein cymoider Verband entwickelt.

Hypothesen vs. ontogenetische Ergebnisse

Gegen diese beiden Hypothesen sprechen vier entwicklungsgeschichtliche Gründe:

- (1) Die Primordien der Saniculoideae - Infloreszenzen (Thyrsen und Trauben) entwickeln sich akropetal (Fig. 4a; 8a; 13a; 17a; 21b; 24a). Dies spricht vor allem gegen die Hypothese der cymösen Entwicklung, da sich in diesem Fall das Enddöldchen/Endsciadioid als erstes entwickeln müsste. Vom Enddöldchen/Endsciadioid aus müssten sich dann di- oder trichasial die Cymen entwickeln um eine cymöse Infloreszenz zu bilden (Haston and Ronse De Craene, 2007; Castel et al., 2010). Somit kann diese Theorie, dass sich die „Köpfchen“ von *Sanicula*, *Hacquetia epipactis* und *Astrantia major* aus Enddöldchen und Diplo- oder Triplocymoiden aufbauen, ausgeschlossen werden.
- (2) Die Infloreszenzen erschöpfen sich in einem terminalen Primordium (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, *Eryngium planum*). Die terminalen Primordien entwickeln sich zu einzelnen Blüten (Fig. 4c, d; 8c, d; 21e; 23). Wenn es sich um Enddöldchen/Endsciadioid handeln würde, müsste sich ein terminales Primordium zentripetal oder akropetal in einzelne Primordien gliedern, um eine terminale Partialinfloreszenz (Döldchen oder Sciadioid) zu bilden.

- (3) Für die Theorie, dass es sich um eine Terminalblüte handelt, spricht, dass sie sich nicht in der Achsel eines Tragblattes entwickelt, sondern die Infloreszenz sich in einem Primordium erschöpft, das den anderen an Größe und Entwicklung voraus ist („präkursive Entwicklung der Terminalblüte“ Troll, 1964:10) (Fig. 4c, d; 8c, d; 21e; 23; 24b).
- (4) Die Partialinfloreszenzen sind Cymen (Fig. 5; 9; 14) oder Einzelblüten (Fig. 22) und entwickeln sich akropetal an der Infloreszenzachse. Im Zentrum der Partialinfloreszenzen erhebt sich ein Primordium, aus dem sich lateral (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*) (Fig. 5; 9; 14) und basal (*Astrantia major*) (Fig. 14) Primordien entwickeln. Die Partialinfloreszenzen werden mit zunehmender Insertionshöhe reduziert, sodass nur mehr die zentrale Blüte übrig bleibt (Fig. 5e, f; 9e, f; 15; 16). Würde es sich um Döldchen handeln, müssten sich zentripetal Primordien erheben, wie das im Falle von *Chaerophyllum bulbosum* gezeigt wurde (Fig. 59) und nicht das zentrale Blütenprimordium vor den lateralen. Würde es sich um Sciadioide handeln, müssten sich die Primordien akropetal entwickeln.

Detaildiskussion der Arten

Im Folgenden werden die Arten im Detail diskutiert und Froebes Argumente für seine Hypothesen (1964, 1971a, b sowie 1979) widerlegt.

Sanicula europaea

Die Infloreszenzen als reduzierte Doppeldolden oder cymöser Verband – Sowohl 1964 als auch 1971 (a und b) und 1979 leitete Froebe die Infloreszenzen von *Sanicula europaea* und in weiterer Folge die der anderen Gattungen von denen der *Sanicula coerulescens* ab. Die Interpretation der *Sanicula coerulescens* Infloreszenz als Doppeldolde (1964) oder Trichasium aus drei Diplocymoiden (1971a, b) kann anhand der vorliegenden Untersuchung entgegengehalten werden,

- (1) dass die Infloreszenz ein Verband aus Primär-, Sekundär- und eventuell sogar Tertiärinfloreszenzen (Trauben) ist,
- (2) wodurch das Argument entfällt, mit der Infloreszenz von *Sanicula coerulescens* eine makroskopisch sichtbare Doppeldolde als Vorlage zu haben, von der die reduzierte Doppeldolde von *Sanicula europaea* ableitbar ist.

Der Ableitung der *Sanicula europaea* Infloreszenz von der *Sanicula coerulescens* liegt die Annahme zugrunde, die Sektion *Pseudopetagnia* beinhalte die ursprünglichsten Mitglieder der Gattung *Sanicula*. Wohingegen spricht, dass im Vergleich mit den Infloreszenzen von *Sanicula europaea*, *Actinolema* und *Petagnaea gussonei*, die von Froebe beschriebenen Infloreszenzen von *Sanicula coerulescens* reduzierter sind (Trauben), als die Infloreszenzen von *Sanicula europaea*, ausgehend von der hier vertretenen Theorie, dass sich die Infloreszenzen der Saniculoideae von Thyrsen ableiten. Es wird somit bezweifelt, dass es sich bei der Sektion *Pseudopetagnia* um ursprüngliche Mitglieder handelt. Eine Überlegung, die mit Shan & Constance (1951) einhergeht. Siehe – Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Saniculeae.

Hochblattwirtel – Froebe (1964) sah einen Beweis für seine Doppeldoldenhypothese in dem Hochblattwirtel, welcher, wie er meinte, aus den Involucralblättern, den ersten beiden Involucellarblättern der peripheren Döldchen und den Involucellarblättern des terminalen Döldchens besteht (das kein Involucralblatt bildet). Eine Überlegung, die nicht nachvollzogen werden kann, da es schlichtweg räumlich nicht möglich ist, dass die Involucellarblätter des terminalen Döldchens in dem Hochblattwirtel enthalten sein können.. Froebe selbst schloss allerdings andere Deutungen des Hochblattwirtels nicht aus und stellte fest, dass das „Köpfchen“ von *Sanicula europaea* eine einfache Dolde sein könnte, bei der sich die Blüten akropetal entwickeln, jede mit einem Tragblatt. Eine Betrachtungsweise, die partiell mit den Ergebnissen dieser Untersuchungen übereinstimmt (akropetale Entwicklung, pro Blüte ein Tragblatt). Wie die vorliegende Untersuchung zeigt, sind allerdings auch die Tragblätter der lateralen männlichen Blüten der peripheren Partialinfloreszenzen (Cymen) zum Teil im Hochblattwirtel enthalten (Fig. 3). Froebe erkannte dies prinzipiell (Tragblätter 1. und 2. Ordnung) und bezeichnete diese lateralen Tragblätter der männlichen Blüten als Involucellarblätter und das Tragblatt der Cymen als Involucralblätter.

Geschlechterverteilung – Die Verteilung der männlichen Blüten und Zwitterblüten innerhalb der Infloreszenz von *Sanicula europaea* begründete Froebe (1964) durch die periphere Förderung der Döldchen in den Infloreszenzen höherer Ordnung:

Die Primandoppeldolde sei noch ausgeglichen peripher und zentral gefördert, wodurch vier Zwitterblüten zur Ausbildung gelangen. In den Fällen, wo die peripheren Zwitterblüten der Primandoppeldolde vermännlichen, seien diese nur zentral gefördert. Die Döldchen in den Infloreszenzen höherer Ordnung unterliegen jedoch ausschließlich einer peripheren Förderung. Die Förderung beziehe sich jedoch nur auf die der Abstammungsachse abgewandten Seite, wodurch die peripheren Zwitterblüten jener Döldchen, die der Abstammungsachse am nächsten stehen, als erstes und die Zwitterblüte des terminalen Döldchens als zweites vermännlichen (Froebe, 1964).

Bei den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Exemplaren von *Sanicula europaea* ergab sich, dass die Terminalblüten der Infloreszenzen, auch die der Infloreszenzen höherer Ordnung, nicht vermännlichen. Reduziert werden nur die peripheren Zwitterblüten, die der Abstammungsachse am nächsten stehen (Fig. 2).

- (1) Eine Erklärung dafür liegt darin, dass die Infloreszenzen keiner Zentralförderung unterliegen, die eine zentrale Zwitterblüte bedingt, sondern dass es sich um eine Terminalblüte handelt.
- (2) Eine weitere Erklärung liefert die Entwicklungsgeschichte. Die Sequenz der Primordien am Vegetationspunkt beginnt bei den Seitensprossen auf der von der terminalen Infloreszenz abgewandten peripheren Seite (Fig. 4b). Die Vermännlichung betrifft demnach bei den Infloreszenzen 2. Ordnung, das der terminalen Infloreszenzen zugewandte (dritte) Primordium, beziehungsweise bei den Infloreszenzen 3. Ordnung die Primordien drei und zwei.

Somit wird die Erklärung, die Infloreszenzen seien Förderungen unterworfen, durch das Argument abgelöst, dass das Vorhandensein einer Terminalblüte und die Sequenz der Primordien die Geschlechtsverteilung innerhalb der Infloreszenzen bestimmt. Die periphere Förderung ist somit, wie Froebe schon anmerkt, „...Ausdruck der Anlegungsfolge...“ (Froebe, 1964:340) und die zentrale Förderung der Doppeldolde eine Fehlinterpretation der Terminalblüte.

Die beiden Hypothesen wurden diskutiert, im Folgenden werden nur mehr spezielle Argumente Froebes und Besonderheiten der Infloreszenzen aufgegriffen.

Hacquetia epipactis

Alternative zur reduzierten Doppeldolde – 1964 stellte Froebe der Doppeldoldenhypothese die Alternative entgegen, dass die Partialinfloreszenzen (Döldchen) von *Hacquetia epipactis* zu zwittrigen Einzelblüten reduziert werden, apikal vermännlichen und denen eine Zwitterblüte folge. Eine Überlegung, die den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung entspräche, hätte Froebe die Partialinfloreszenzen als Cymen und nicht als Döldchen erkannt. Da jedoch seine ontogenetischen und anatomischen (der Verlauf der Gefäßbündel innerhalb der Infloreszenz) Untersuchungen für ihn den Beweis ergaben, mit seiner Doppeldoldenhypothese (inklusive des mittleren Blütenkomplexes als ein vollständiges Döldchen) richtig zu liegen, wurde diese Überlegung nicht weiter verfolgt und die Infloreszenz von *Hacquetia epipactis* als Doppeldolde mit zentraler Förderung beschrieben. Im Rahmen dieser Untersuchung wurden keine anatomischen Untersuchungen gemacht und es kann somit dem Verlauf der Gefäßbündel in der Infloreszenz kein Argument entgegen gebracht werden. Dass es sich bei dem mittleren Blütenkomplex jedoch nicht um ein vollständiges Döldchen handelt, sondern um einzelne Blüten, dafür spricht, dass einerseits

- (1) sich die Blüten einzeln akropetal entwickeln (Fig. 8a) und
- (2) andererseits die Infloreszenzen mit einer Terminalblüte abschließt.

Für dessen Existenz erbrachte Froebe (1964) bereits die Argumente.

Zentrale Förderung oder Terminalblüte – Die bereits oben erwähnte präkursive Entwicklung der Terminalblüte führt zur „präkursiven Entfaltung der Terminalblüte“ (Troll, 1964:11), was von Froebe (1964) sowohl für *Hacquetia epipactis* als auch für *Alepidea* im Prinzip beschrieben wurde. Bei *Hacquetia epipactis* stellte Froebe fest, dass im Zentrum der Infloreszenz eine Blüte vorhanden sei, die sich bereits in Anthese befinde, wie die peripheren Blüten, im Gegensatz aber zu den ihr benachbarten Blüten. Froebe führte dies jedoch auf die zentrale Förderung der Doppeldolde zurück und nicht auf das Vorhandensein einer Terminalblüte, die in ihrer Entwicklung, Entfaltung und Anthese den benachbarten Blüten voraus ist (Fig. 8c, d).

Astrantia major

Alternative zur reduzierten Doppeldolde – Während Froebe (1964) die Reduktion der Partialinfloreszenzen zu Einzelblüten bei *Hacquetia epipactis* nicht anerkannte, tat er dies bei *Astrantia major*. Froebe bezeichnete die Partialinfloreszenzen als Döldchen und nicht als Cymen. Fasst man die Definition der Dolde nun allerdings nicht nur im klassischen Sinne auf, dass sich Dolden von Trauben ableiten, sondern erweitert man diese, Dolden können sich auch von Cymen, Thyrsen oder Rispen ableiten, so stündet dieser Benennung nichts im Wege.

Terminalblüte – Froebe beschrieb (1971a: 24) die Infloreszenz von *Astrantia major* als „...Cymoid...“ und verwies auf besonders kräftige Infloreszenzen, die zentral eine „...häufig zwittrige, selten vermännlichte Terminalblüte...“ entwickeln. Eine Zwitterblüte als Terminalblüte wurde in der vorliegenden Untersuchung nicht gefunden. Die literarische Erwähnung bekräftigt jedoch die hier vorgeschlagene Hypothese, dass es sich bei der ursprünglichen Infloreszenz der Saniculoideae um einen geschlossenen Thyrsus handelt.

Eryngium

Die Infloreszenz von *Eryngium planum* unterscheidet sich von den Infloreszenzen der anderen Arten, die hier ontogenetisch untersucht wurden, zum einen durch die kolbenförmige Gestalt und zum anderen dadurch, dass es sich bei den Infloreszenzen um Ähren (reduzierte Trauben, die Blüten sind sitzend) handelt.

Überzählige Blättchen – *Eryngium campestre* besitzt laut Froebe (1964) eine wenig zentralgeförderte Doppeldolde (wodurch die Zwitterblüten der Infloreszenz akropetal nicht vermännlichen) aus stark zentral geförderten Döldchen, die bis zur Einblütigkeit verarmen und dessen Doldenreceptaculum sich zu einem Kolben entwickelt, was prinzipiell die Gestalt einer Ähre beschreibt.

Jedoch vertrat Froebe (1964) die Meinung, es mit einer reduzierten Doppeldolde zu tun zu haben. Denn es seien Blüten in verschiedenen Arten der Gattung *Eryngium* beobachtet worden, die neben ihrem Tragblatt „...noch ein überzähliges Blättchen besitzen.“ (Froebe, 1964:367). Diese überzähligen Blättchen würden akropetal häufiger werden und es komme vor, dass apikale Blüten zwei bis fünf solcher überzähligen Blättchen aufweisen, das Froebe (1964) durch die schwache zentrale Förderung der Doppeldolde erklärte, indem er meinte, die Döldchen würden apikal vollständiger. Die „...zusätzlichen Blätter, die von der Basis des eigentlichen Tragblattes direkt oder indirekt umhüllt sein müssen“ (Froebe, 1964:368), wurden in den Infloreszenzen von *Eryngium planum* und *Eryngium campestre* (Leins und Erbar, 2004) nicht gefunden. Basierend auf der Theorie, dass sich die Infloreszenzen der Saniculoideae von Thyrsen ableiten und bis zur Traube reduziert sein können, lässt sich die Vermutung anstellen, dass diese überzähligen Blätter laterale Tragblätter der Cymen darstellen, die steril bleiben. Würden diese überzähligen Blättchen ontogenetisch nachgewiesen werden, wäre eine Entwicklungsreihe innerhalb von *Eryngium* nachgewiesen, die die These dieser Arbeit belegen würde.

Dass sich die Anzahl dieser überzähligen Blätter akropetal von eins auf zwei bis fünf erhöht und diese verschieden hoch inserieren, sogar in den Kreis der Sepalen aufgenommen werden können, wie Froebe das in seiner Arbeit 1964 berichte, wäre entwicklungsgeschichtlich interessant nachzuweisen. Vor allem die Zunahme der Blättchen wäre ein Phänomen, das vom dem der akropetalen Reduktion der Cymen abweicht.

Zusätzliche männliche Blüten – Froebe berichtete (1964), dass Schulz (1888) männliche Blüten neben den Zwitterblüten in der Infloreszenz von *Eryngium campestre* beobachtete, jedoch auf die Verteilung nicht einging. Froebe (1964) vermutete deshalb eine gleichmäßige Verteilung, denn ansonst hätte Schulz diese vermerkt. Eine Beobachtung, die weder von Leins und Erbar (2004) bei *Eryngium campestre*, noch bei *Eryngium planum* in Rahmen dieser Untersuchung gemacht werden konnte. Froebe (1964) sah diese zusätzlichen männlichen Blüten als Beweis für seine Doppeldoldenhypothese, indem er dadurch mehrblütige Döldchen erkannte.

Jedoch wäre dies eine Beobachtung, die auch die Theorie dieser Arbeit stützen könnte, würden diese zusätzlichen männlichen Blüten in den Achseln der überzähligen Blättchen in den Infloreszenzen von *Eryngium* gefunden werden. Zusätzliche männliche Blüten in den Achseln der überzähligen Blättchen würde die Theorie unterstützen, dass die überzähligen Blättchen laterale Tragblätter und somit diese Strukturen Reste der Cymen sind und somit wiederum die Theorie belegen, dass Trauben sich von Thyrsen ableiten lassen.

Alepidea

Zentrale Förderung oder Terminalblüte – Froebe (1964) beschrieb die Infloreszenz von *Alepidea* mit einer zentralen Zwitterblüte, die in Größe und Zeit den anderen Blüten voraus ist und meinte es auch hier mit einer zentralen Förderung zu tun zu haben. Dieses Phänomen der präkursiven Entwicklung und Entfaltung beobachten wir auch bei *Sanicula europaea* und *Hacquetia epipactis*, daraus wird geschlossen, dass es sich bei der „geförderten“ zentralen Zwitterblüte der *Alepidea* Infloreszenz um eine Terminalblüte und somit einen geschlossenen Thyrsus handelt.

Actinolema

Die Anzahl (zwei bis sechs – siehe Ergebnisse) der männlichen Blüten in den *Actinolema* Infloreszenzen unterscheidet sich von jener, die Froebe (1964) nennt (drei bis vier bei *Actinolema macrolema* und drei bis sechs bei *Actinolema eryngioides*). Einmal zählte Froebe (1964) neun männliche Blüten in der Infloreszenz von *Actinolema eryngioides* und schloss nicht aus, dass diese drei überzähligen Blüten zur zentralen Zwitterblüte gehören und ein sonst zur Einblütigkeit verarmtes Döldchen vierblütig würde.

In der vorliegenden Untersuchung konnten neun männliche Blüten nicht gefunden werden. Diese könnten aber mit der akropetalen Entwicklung der Blüten erklärt werden, wodurch zwei bis neun männliche Blüten gebildet würden, bevor sich die Infloreszenz in einer Zwitterblüte erschöpft.

Der Zugehörigkeit der drei zusätzlichen männlichen Blüten zur terminalen Zwitterblüte kann entgegengehalten werden, dass

- (1) dem eine Vermehrung der Blüten zugrunde liegt und dem Gedanken der reduzierten Döldchen nicht entspricht, indem die zu einer männlichen Blüte reduzierten Döldchen als erstes entwickelt werden und sich dann ein mehrblütiges Döldchen ausbildet
- (2) dies eine zentrifugale oder zentripetale Entwicklung bedeuten würde, das dem Gedanken der akropetalen Entwicklung und der Ausbildung einer Terminalblüte widerspricht, der für diese Infloreszenzen die einfachere Erklärung bieten würde.

Ähnliches wurde von Froebe (1964) auch von *Petagnaëa gussonei* berichtet. In diesem Fall waren allerdings nur überzählige Primordien vorhanden, die als „...weitere Blütenanlagen...“ (Froebe, 1964:379) interpretiert wurden, die später nicht einmal als Rudimente ersichtlich waren. In beiden Fällen können die zusätzlichen Blüten (*A. eryngioides*) oder Primordien (*P. gussonei*) aber auch akropetal entstanden sein und somit der Theorie einer traubigen Infloreszenz nicht widerlegen. Hier würde es entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen bedürfen, um dies zu belegen.

Petagnaëa gussonei

Subterminale Blüte oder Terminalblüte – Das „Tragblatt“ der zentralen Zwitterblüte wurde in den Infloreszenzen der hier untersuchten Exemplare gefunden. Der Vegetationspunkt, der von Froebe als „Aufwölbung“ (Froebe, 1964: 379) fast immer auch bei relativ späten Entwicklungsstadien zwischen dem Primordium einer männliche Blüte und dem Primordium der Zwitterblüte erkannt wurde, soll schließlich als Randwulst in der Zwitterblüte aufgehen.

Terminalblüte – Das „Tragblatt“ der Zwitterblüte wäre erklärbar dadurch, dass es sich um ein steriles Tragblatt handelt, welches recauleszent mit dem Fruchtknoten der sitzenden terminalen Zwitterblüte verwachsen und als Rudiment noch sichtbar ist (Fig. 46).

Bei den Infloreszenzen von *Sanicula europaea* und *Eryngium planum* wurden sterile Tragblätter gefunden (Fig. 4; 23). Dieser angebliche Vegetationspunkt (Aufwölbung) könnte ebenfalls als zusätzliches Tragblattprimordium erklärt werden, das nicht mehr zur Entwicklung gelangt, aber auch nicht mehr als Rudiment vorhanden ist.

Subterminale Blüte – Eine weitere Erklärung für diese Aufwölbung, wäre, dass es sich tatsächlich um den Rest des Apikalmeristems handelt. Somit wäre die Infloreszenz von *Petagnaea gussonei* eine Infloreszenz mit subterminaler Blüte (Troll, 1964:25) und das schuppige Tragblatt, das der Zwitterblüte (Fig. 47).

Traube oder Thysus – Weiters berichtete Froebe (1964) davon, dass mehr als nur vier Primordien am Vegetationspunkt angelegt werden können, sich jedoch nicht mehr als vier zu Blüten entwickeln.

Möglich wäre nun, dass sich diese zusätzlichen Primordien akropetal am Vegetationspunkt entwickeln.

Diese Primordien können aber auch Reste männlicher Blüten und deren Tragblätter und somit der Partialinfloreszenzen (Cymen) darstellen, was bedeuten würde, dass es sich bei der Infloreszenz von *Petagnaea gussonei* um Thyrsen handelt, die zu Trauben reduziert sind. Laut Froebe (1964) sollen viele männliche Blüten (auch im adulten Zustand) direkt unter dem Kelchansatz kleine Aufwölbungen in unterschiedlicher Anzahl aufweisen. Sie wurden als „...Reste des unterdrückten Involucellums...“ (Froebe, 1964:379) interpretiert. Diese Aufwölbungen wurden bei den untersuchten Herbarbelegen nicht gefunden. Bei diesen Rudimenten könnte es sich hypothetisch um diese laterale Tragblätter oder sogar Blüten handeln, die recauleszent mit dem Blütenstiel verwachsen sind. Diese Vermutung entbehrt jedoch jeglichen Beweises und müsste noch entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen werden.

Cyme – Eine andere Interpretation der Infloreszenzen von *Petagnaea gussonei* wäre, dass es sich um Partialinfloreszenzen – Cymen – Tetraden handelt, aus einer zentralen Zwitterblüte und drei lateralen männlichen Blüten, dass die Aufwölbung Rest des Apikalmeristemes ist und im Rand der Zwitterblüte aufgeht. Ein Argument gegen diese Überlegung ist allerdings, dass sich bei den Infloreszenzen von *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis* und *Astrantia major* mehr Primordien akropetal entwickeln, bevor die Partialinfloreszenzprimordien entstehen (Fig. 4; 8; 14). Außerdem können die zusätzlichen Primordien und die Aufwölbungen der männlichen Blüten in diese Überlegung der Infloreszenzentwicklung nicht eingebaut werden. Und somit erscheint es als unwahrscheinlich, dass die Infloreszenzen von *Petagnaea gussonei* zu Partialinfloreszenzen reduziert sind.

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse würden dafür sprechen, dass die Infloreszenzen von *Actinolema* und *Petagnaea gussonei* reduzierte Thyrsen mit Terminalblüte sind. Das Resultat daraus wäre wiederum, dass die Saniculeae einen einheitlichen Infloreszenztyp aufweisen würden.

Arctopus

Im Folgenden werden die Beschreibungen von Froebe (1979) und Magee et al. (2008), mit den Überlegungen, die im Rahmen dieser Arbeit angestellt wurden, diskutiert.

Männliche Individuen – Die männliche Infloreszenz von *Arctopus echinatus* wurde von Froebe (1979) als offene Dolde beschrieben, die sich aus neun Parakladien zusammensetzt (trunkate monotele Synfloreszenz) (Fig. 39). Magee et al. (2008) beschrieb die Infloreszenz von *Arctopus* als gestielt, die sich aus bis zu fünf Dolden zusammensetzt. (Da Magee et al., 2008 auf acht Döldchen verweist, die sich aus mehr als 20 Blüten aufbauen, wird angenommen, dass mit dem Begriff „Dolden“ Doppeldolden gemeint sind).

Froebe (1979) beschrieb die Infloreszenz noch etwas genauer: Die ersten drei seitlichen Achsen entwickeln laut Froebe (1979) Parakladien 2. oder 3. Ordnung (und bilden somit Doppeldolden aus drei, sieben und neun Döldchen) (Fig. 39), während die sechs apikalen Parakladien nur Knospen entwickeln, ohne diese weiter auszubilden. Es seien also keine Parakladien höherer Ordnung ausgebildet. Die Parakladien reduzieren sich akropetal (Fig. 39).

Werden die sechs einzelnen Parakladien im Zentrum der Infloreszenz als eine Doppeldolde oder sogar zwei Doppeldolden erkannt, könnten die bis zu fünf seitlichen Dolden, die von Magee et al. (2008) beschrieben wurden, die gleichen Strukturen darstellen, die von Froebe (1979) als neun Parakladien erkannt wurden.

Froebe ging 1979 sogar auf die Strukturierung der Döldchen (Parakladien der verschiedenen Ordnungen) genauer ein. Auf Grund der unterschiedlichen Größe der Tragblätter innerhalb der Döldchen teilte Froebe (1979) die Döldchen in fünf oder vier Partialinfloreszenzen und meinte einen geschlossenen Thyrsus zu erkennen, dessen Achsen reduziert seien, wodurch sich eine doldenähnliche Struktur ergäbe. Die Anzahl der Blüten innerhalb der Partialinfloreszenzen reduziere sich akropetal und mit zunehmender Ordnung der Döldchen. Eine Terminalblüte lasse sich durch ihren kürzeren Blütenstiel und die exakte zentrale Position identifizieren.

Dass Froebe (1979) die Döldchen (Parakladien) als geschlossene Thyrsen beschrieb, entspricht im Prinzip den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit von *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis* und *Astrantia major* und deckt sich mit der Überlegung, die für die Infloreszenzen der Saniculeae angestellt wurden.

Ob es sich bei den Partialinfloreszenzen um Cymen oder Sciadioide handelt, müsste in weiteren Untersuchungen geklärt werden. Die vorliegenden Ergebnisse würden Cymen vorschlagen.

Ob es sich bei den Infloreszenzen um Thyrsen handelt, die vier oder fünf Cymen entwickeln, je mit mehr als drei oder vier Blüten (eine größere Anzahl an Wickel), oder ob die Thyrsen dann mehr Cymen entwickeln mit nur vier oder drei Blüten, müsste ebenfalls in einer weiteren Untersuchung geklärt werden.

Weibliche Individuen – Laut Froebe (1979) entsprechen die weiblichen Infloreszenzen von *Arctopus echinatus* (und *Arctopus monacanthus*) den männlichen. Von Magee et al (2008) wurden sie als kürzer gestielte Infloreszenzen beschrieben, die sich aus bis zu fünf Doppeldolden aufbauen, welche sich wiederum aus 2 bis 10 Döldchen zusammensetzen (Fig. 40).

Die Anzahl der Döldchen (zehn bis zwei bei Magee et al., 2008) der weiblichen Individuen ist ähnlich zur Anzahl der Döldchen (neun bis drei bei Froebe, 1979) der männlichen Individuen und verstärkt somit den Anschein, dass beide die gleichen Strukturen unterschiedlich beschrieben.

Froebe (1979) leitete die weiblichen Döldchen von den männlichen Thyrsen ab, indem er die vier Partialsciadioide bis auf deren Endblüte und die Terminalblüte des Thysus reduzierte. Ein Prinzip, mit dem auch die weiblichen Infloreszenzen in der hier vorliegenden Arbeit erklärt werden, nur dass es sich hier um Cymen handelt, die reduziert werden und nicht um Partilasciadioide.

Das Konvolut aus Blüten könnte somit eine Infloreszenz aus Primär- und Sekundärinfloreszenzen sein, wodurch Froebes Hypothese (1979) in einem Punkt zumindest auf die Infloreszenzen von *Arctopus* zutreffen könnte. Alle untersuchten Exemplare mit Ausnahme von *Hacquetia* bestehen aus Infloreszenz unterschiedlicher Ordnungen. Allerdings stimmt diese Hypothese nur so weit, dass es sich um ein Konvolut aus Infloreszenzen unterschiedlicher Ordnung handelt, nicht jedoch um cymöse Strukturen.

Dioezie und ursprüngliche Infloreszenz – Die Gattung *Arctopus* ist die einzige innerhalb der Saniculoideae, die dioezisch ist und somit kommt die Frage nach der ursprünglichen Infloreszenz auf. Die Verwandtschaft und die vergleichend morphologischen Untersuchungen legen es nahe, einen Thyrsus als ursprüngliche Infloreszenz vorzuschlagen. Einen Thyrsus aus Partialinfloreszenzen, mit einer Zwitterblüte im Zentrum und lateralen männlichen Blüten, die sich akropetal zu Einzelblüten reduzieren, die zunächst noch zwittrig sind und eventuell noch zu männlichen Blüten reduzieren und einer terminalen Zwitterblüte (Fig. 43).

Im Falle der weiblichen Individuen wäre die Dioecie durch die Reduktion der Stamina innerhalb der Zwitterblüten, die Reduktion der männlichen Blüten und der Reduktion der Terminalblüte verursacht. Der Abort der Stamina innerhalb der Zwitterblüten wurde von Magin (1980) anhand von *Petagnaea gussonei* beobachtet.

Im Falle der männlichen Individuen wäre die Entwicklung zu dioezischen Infloreszenzen durch die Reduktion der Fruchtknoten innerhalb der Zwitterblüten erklärbar, was im Prinzip ebenfalls von Magin (1980) bei *Petagnaea gussonei* beobachtet wurde und bei Infloreszenzen höherer Ordnung bei *Astrantia major* und *Sanicula europaea* beobachtet werden kann.

Beide Möglichkeiten der Reduktion, die zu Dioezie führen können, wurden demnach bei rezenten Mitgliedern der Saniculoideae beobachtet und somit erscheint die Ableitung der dioezischen Infloreszenzen von *Arctopus* von einem andromonoezischen Thyrsus als wahrscheinlich. Die männlichen Individuen sind immer noch Thyrsen, während die weiblichen Infloreszenzen auf Trauben reduziert wurden.

Polemanniopsis marlothii und *Steganotaenia araliaceae*

Die Doppeldolden von *Polemanniopsis marlothii* und *Steganotaenia araliaceae* sind anhand der Herbarbelege makroskopisch klar erkennbar. Anhand der untersuchten Herbarbelege lässt sich nicht klären, ob eine Terminalblüte innerhalb der Doppeldolde oder der Döldchen vorhanden ist. Es lässt sich nach heutigem Stand des Wissens also nicht nachweisen, ob sich die Infloreszenzen von Trauben ableiten, die ihrerseits reduzierte Thyrsen sind und somit durch Terminalblüten oder Trunkation zu charakterisieren sind.

Lagoecia cuminoides

Lagoecia cuminoides wird in die Unterfamilie der Apioideae eingeordnet (Plunkett et al., 1996b; Valiejo-Roman et. al., 2002; Chandler and Plunkett, 2004) und die Interpretation der Infloreszenzen als Doppeldolden scheint nahe zu liegen. Die Partialinfloreszenzen (Döldchen) sind laut Froebe (1964) zu einer Zwitterblüte reduziert. Ob sich diese Blüte axillär oder terminal entwickelt, ist nicht geklärt, auch wenn Froebe diese als zentral (1964) und terminal (1979) bezeichnete, was den Partialinfloreszenzen das Charakteristikum „geschlossen“ zuschreiben würde.

Chaerophyllum bulbosum

Die Infloreszenzen von *Chaerophyllum bulbosum* sind Doppeldolden mit einer Zwitterblüte im Zentrum der Döldchen (Fig. 59). Diese Zwitterblüte wird als Terminalblüte angesprochen und verleiht den Döldchen somit den Status einer geschlossenen Partialinfloreszenz. Aber die Doppeldolde bildet weder ein terminales Döldchen noch eine Terminalblüte aus (Fig. 58).

Die ursprüngliche Infloreszenz

Innerhalb der Saniculoideae zeigen fünf Mitglieder reduzierte Thyrsen und vier Mitglieder reduzierte Trauben. Somit stellt sich die Frage, welche der beiden Infloreszenzen ursprünglich ist.

Trauben

Basierend auf dem allgemein akzeptierten Konzept, Dolden leiten sich morphologisch von Trauben ab, wären Trauben plesiomorph und die Infloreszenzen von *Eryngium planum*, *Petagnaea gussonei* und *Actinolema* ursprünglich. Die Bildung der thyrsischen Infloreszenzen von *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, *Astrantia major*, *Alepidea* und *Arctopus* wäre demnach das Ergebnis einer konvergenten Entwicklung. Dies würde bedeuten, dass sich die thyrsischen Infloreszenzen fünfmal unabhängig voneinander entwickelten und dass sich die weiblichen Infloreszenzen von *Arctopus* sekundär zu Trauben reduzierten.

Thyrsen

Basierend auf der Annahme, dass Thyrsen plesiomorph sind für die Tribus der Saniculeae, wären die Infloreszenzen von *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, *Astrantia major*, *Alepidea* und die männlichen Infloreszenzen von *Arctopus* ursprünglich. Somit wären die Infloreszenzen von *Eryngium planum*, *Petagnaea gussonei*, *Actinolema* und die weiblichen Infloreszenzen von *Arctopus* zu Trauben reduzierte Thyrsen. Diese konvergente Entwicklung hätte viermal unabhängig voneinander stattgefunden.

Fazit

Aus dem Vergleich der beiden Möglichkeiten stellt sich die Hypothese, dass Thyrsen plesiomorphie sind, als wahrscheinlicher dar.

- (1) Es sind nur vier konvergente Entwicklungen nötig, um das Muster innerhalb der Saniculeae zu erklären (nicht fünf und eine sekundäre Reduktion) und
- (2) entspricht somit dem Gedanken der maximalen Sparsamkeit.

Somit werden thyrsische Infloreszenzen als ursprünglich für die Saniculeae vorgeschlagen.

Verwandtschaftliche Beziehungen der Saniculoideae

Die Saniculoideae, traditionell als Unterfamilie zu den Apiaceae gestellt, umfasst nach Calviño et al. (2008a) die Tribus Saniculeae und die Tribus Steganotaenieae. Die vorliegende Arbeit zeigt für die Infloreszenzen der Saniculeae, dass es sich um Thyrsen und Trauben handelt, während die Infloreszenzen der Steganotaenieae echte Doppeldolden darstellen. Infloreszenzmorphologisch passen sie somit nicht zu den Saniculeae, wohl aber zu den Apioideae. Jüngste molekulare Untersuchungen (Magee et al., 2010) empfehlen, die Auflösung der Unterfamilie der Saniculoideae, aufgrund der fehlenden morphologischen und anatomischen Synapomorphien, die die Unterfamilie definieren sollten. Es wird die Integration der beiden Triben Saniculeae und Steganotaenieae und die neu errichtete Tribus Phlyctidocarpeae als Schwestergruppe befürwortet "...within a more widely delimited subfamily Apioideae." (Magee et al., 2010:577).

Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Saniculeae

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung stimmen mit dem derzeitigen Stand der molekularen Untersuchungen nach Calviño et al. (2008a) und Magee et al. (2010) (Fig. 68) auf der Ebene der Tribus Saniculeae überein. Es wird anhand ontogenetischer Untersuchungen gezeigt (zumindest für vier Gattungen) und anhand morphologischer Vergleiche vorgeschlagen (für die anderen vier Gattungen), dass die Saniculeae reduzierte Thyrsen und Trauben entwickeln anstatt Dolden. Einfache Dolden, abgeleitet von Doppeldolden galten als Synapomorphie für die Tribus der Saniculeae (Calviño et al., 2008a). Die Infloreszenzen (Thyrsen und Trauben) werden als von einer ancestralen thyrssischen Infloreszenz abgeleitet betrachtet, welche somit als Synapomorphie für die Saniculeae vorgeschlagen wird, zumindest solange nicht eine ancestrale thyrssische oder traubige Infloreszenz für alle Mitglieder der Apiaceae bewiesen ist, wie von Froebe (1979) angedacht.

Die morphologischen und ontogenetischen Ergebnisse würden an sich zwei Schwesterclades innerhalb der Saniculeae vorschlagen (Fig. 69). Eine Theorie, die von den beiden Infloreszenzen – Thyrsen und Trauben – Unterstützung finden würde. Jedoch stimmt dies nicht mit den molekularen Daten (Calviño et al., 2008a und Magee et al., 2010) überein. Diese lassen vermuten, dass sich die gestauchten, traubigen Infloreszenzen parallel, viermal unabhängig voneinander, entwickelt haben dürften (Fig 68).

Basierend auf der Hypothese, Thyrsen sind die ancestralen Infloreszenzen und somit der Ursprung der Infloreszenzen aller Mitglieder der Saniculeae, stellen die thyrsischen Infloreszenzen ein plesiomorphes Merkmal dar. Die traubigen Infloreszenzen der heutigen Mitglieder der Saniculeae stellen hingegen Abwandlungen von Thyrsen dar und sind somit apomorph für die jeweilige Gattung.

Die molekularen Daten (Downie and Katz-Downie, 1999; Valiejo-Roman et al., 2002; Calviño et al., 2006; Calviño and Downie, 2007; Calviño et al., 2008a; Magee et al., 2010) ergeben eine nahe Verwandtschaft von *Sanicula* und *Hacquetia epipactis*. Die Infloreszenzen von *Sanicula europaea* und *Hacquetia epipactis* sind reduzierte, gestauchte Thyrsen und es wurden keine Argumente gefunden, die die nahe Verwandtschaft widerlegen oder der Eingliederung von *Hacquetia epipactis* in *Sanicula europaea* widersprechen würden. Die thyrsischen Infloreszenzen von *Sanicula europaea* und *Hacquetia epipactis* sind plesiomorph für die Gattung *Sanicula*. Die Blütenverteilung (Cymen mit zentraler Zwitterblüte und lateralen männlichen Blüten, zwittrige Einzelblüten, männliche Einzelblüten und Terminalblüte) und der Blütenreichtum der *Hacquetia epipactis* Infloreszenzen stellen plesiomorphe Merkmale dar, während die Blütenverteilung (Cymen mit zentraler Zwitterblüte, lateralen männlichen Blüten, männliche Einzelblüten und eine terminale Zwitterblüte) und die Blütenarmut der *Sanicula europaea* Infloreszenzen apomorphe Merkmale sind. Umgekehrt stellen die Tragblätter innerhalb der *Sanicula europaea* Infloreszenz ein plesiomorphes Merkmal dar, während die Infloreszenzen von *Hacquetia epipactis* nur peripher Tragblätter ausbilden und die restlichen Blüten nackt sind und diese Verteilung der Tragblätter als apomorph gelten kann.

Innerhalb der Gattung *Sanicula* scheint sich die Reduktion einer thyrsischen zu einer traubigen Infloreszenz vollzogen zu haben. Die Infloreszenz von *Sanicula coerulescens* baut sich aus einer terminalen Zwitterblüte und fünf lateralen männlichen Blüten auf und es erscheint als plausibel, eine traubige Infloreszenz als Typus vorzuschlagen, was einer Apomorphie innerhalb der Gattung *Sanicula* gleichkommt.

Die Ergebnisse widersprechen also Froebes (1971a) Ableitung, nach der die Mitglieder der Sektion *Pseudopetagnia* mit deren scheinbar einfachen Infloreszenzen, die ursprünglichsten Mitglieder der Gattung seien und gehen partiell mit denen von Shan and Constance (1951), die annahmen, dass die Bedingungen in Sektion *Tuberculatae* mit einem Komplex aus männlichen Blüten und Zwitterblüten primitiver wären. Shan und Constance (1951) bezweifeln Wollfs Wahl, nach der die Sektion *Pseudopetagnia* als primitiv innerhalb der Gattung galt. Die Infloreszenzen der Sektion *Pseudopetagnia* erschienen Shan und Constance (1951) eine stark reduzierte Form einer Infloreszenz zu sein, eine identifizierbare und reduzierte Form des Infloreszenzkomplexes der Sektion *Tuberculatae*.

Eryngium planum, eine der vier Arten, die traubige Infloreszenzen entwickeln, wodurch die morphologischen Daten eine nahe Verwandtschaft zu *Actinolema* und *Petagnaea gussonei* vorschlagen würden (Fig. 69). Die molekularen Daten aber stellen *Eryngium* als Schwesterclade neben *Sanicula europaea* und *Hacquetia epipactis* (Downie and Katz-Downie, 1999; Valiejo-Roman et al., 2002; Calviño et al., 2006; Calviño and Downie, 2007; Calviño et al., 2008a; Magee et al., 2010). Eine Klassifizierung, die durch die Hypothese gestützt wird, traubige Infloreszenzen entwickelten sich parallel viermal unabhängig voneinander im Tribus Saniculeae. Eine Hypothese, die Unterstützung finden würde, könnte nachgewiesen werden, dass thyrsische Infloreszenzen innerhalb der Gattung *Eryngium* vorkommen. Solange dies nicht der Fall ist, stellen die traubigen Infloreszenzen einen apomorphen Charakter für die Gattung *Eryngium* dar. Die zwittrigen Einzelblüten können als apomorph, die Tragblätter der Einzelblüten innerhalb der *Eryngium planum* Infloreszenzen hingegen als plesimorph betrachtet werden.

Ausgehend von der Annahme, die Infloreszenzen von *Petagnaea gussonei* sind traubig, ergibt sich die zweite Gruppe, deren Infloreszenzen einen apomorphen Zustand repräsentieren. Innerhalb der Infloreszenzen stellen die wenigen Blüten (drei männliche Blüten und eine terminale Zwitterblüte) sowie die Nacktheit der Blüten ebenfalls ein apomorphes Merkmal dar. Die Position von *Petagnaea gussonei*, nach molekularen Daten (Downie and Katz-Downie, 1999; Calviño et al., 2006; Calviño and Downie, 2007; Kadereit et al., 2008; Calviño et al., 2008a; Magee et al., 2010), als Schwestergruppe zum Clade von *Sanicula*, *Hacquetia epipactis* und *Eryngium* (Fig. 68), erklärt sich ebenfalls durch parallele Entwicklung, wie bei *Eryngium*.

Die traubigen Infloreszenzen von *Actinolema* stellen genauso wie die Blütenverteilung (periphere männliche Blüten und eine terminale Zwitterblüte) apomorphe Merkmale dar. Die peripheren Tragblätter sind den männlichen Einzelblüten als Tragblätter zu zuordnen und können somit als plesiomorph betrachtet werden. *Actinolema* bildet mit *Astrantia* einen Clade (Valiejo-Roman et al., 2002; Liu, 2003; Calviño and Downie, 2007; Kadereit et al., 2008; Calviño et al., 2008a; Nikolas and Plunkett, 2009; Magee et al., 2010), welcher wiederum eine Schwestergruppe zum Clade von *Petagnaea gussonei*, *Eryngium sp.*, *Sanicula sp.* and *Hacquetia epipactis* darstellt (Fig. 68) (Kadereit et al., 2008; Calviño and Downie, 2007; Kadereit et al., 2008; Calviño et al., 2008a; Nikolas and Plunkett, 2009; Magee et al., 2010). Die Positionierung von *Actinolema* ist durch parallele Entwicklung erklärbar.

Astrantia major ist die einzige der untersuchten Arten, welche keine Terminalblüte ausbildet. Im Bezug auf die anderen Gattungen stellt dies somit ein autapomorphes Merkmal dar. Ob dies allerdings ein Merkmal für die gesamte Gattung oder nur für diese Art oder nur einzelne Individuen ist, bleibt offen. Froebe (1971a und 1979) beschrieb die *Astrantia major* Infloreszenz mit meist zwittriger, selten männlicher Terminalblüte und somit sind weitere morphologische und vor allem entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nötig um zu zeigen, ob die Gattung Arten beinhaltet, die eine Terminalblüte ausbilden oder ob innerhalb der Gattung die Reduktion zu traubigen Infloreszenzen stattfindet.

Die vierblütigen Cymen (die basale männliche Blüte) und die nur peripher vorhandenen Tragblätter sind Apomorphien. Der Blütenreichtum und die Blütenverteilung (Cymen, zwittrige Einzelblüten, männliche Einzelblüten) sind plesiomorphe Merkmale.

Der Ursprung der heutigen *Arctopus* Infloreszenzen gilt als zwittrig und thyrsisch. Konsequenterweise stellen die männlichen thyrsischen Infloreszenzen einen plesiomorphen Merkmalszustand dar, während die weiblichen traubigen Infloreszenzen einen apomorphen Status haben. Die Diözie stellt eine Autapomorphie dar. Die Positionierung von *Arctopus* als Schwesterclade zum Clade von *Astrantia*, *Actinolema*, *Petagnaea gussonei*, *Eryngium sp.*, *Sanicula sp.* and *Hacquetia epipactis* (Calviño and Downie, 2007; Calviño et al., 2008a; Magee et al., 2010) kann also durch die ursprünglich zwittrige, thyrsische Infloreszenz, die als plesiomorph gilt, erklärt und somit gestützt werden, auch wenn die als ursprünglich erdachte Infloreszenz sowie die männliche Infloreszenz morphologisch eher zu denen von *Sanicula europeae* und *Hacquetia epipactis* passt. Die Suppression der Achsen zwischen den Infloreszenzen unterschiedlicher Ordnung kann ebenfalls als Autapomorphie betrachtet werden. Die klare Trennung der Infloreszenzen unterschiedlicher Ordnung, wie bei den anderen Mitgliedern erkennbar, gilt somit als plesiomorph für die Tribus Saniculeae.

Alepidea wird, nach molekularen Daten, als Schwester zum Clade aller andern Saniculeae gehandelt (Calviño and Downie, 2007; Calviño et al., 2008a; Magee et al., 2010). Auch wenn die Infloreszenzen denen von *Sanicula* und *Hacquetia epipactis* ähnlicher sind, ist dies durch den Status der thyrsischen Infloreszenzen als plesiomorphie für die Tribus der Saniculeae gestützt. Die thyrsischen Infloreszenzen, die dreiblütigen Cymen, die Reduktion zu zwittrigen Einzelblüten und die zwittrige Terminalblüte sind Plesiomorphien. Das Merkmal der nur peripher vorhandenen Tragblätter ist ein apomorpher Zustand.

Entwicklungsreihe

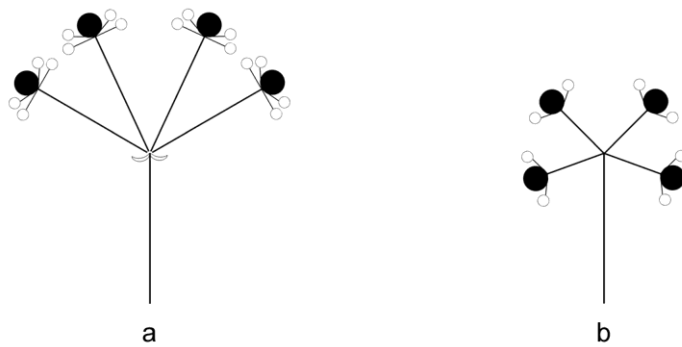
Die Infloreszenz des gemeinsamen Vorfahren der Saniculeae wird als geschlossenen, zwittrig, bracteos und thyrsisch postuliert. Die Entwicklung innerhalb der Saniculeae erfolgte somit von einer:

- thyrsischen zu einer traubigen Infloreszenz,
 - innerhalb der thyrsischen Infloreszenzen erfolgte eine Progression: von Thyrsen mit Cymen, zwittrigen Einzelblüten, männlichen Einzelblüten und Terminalblüte zu Thyrsen mit Cymen, männliche Einzelblüten und Terminalblüte
 - innerhalb der traubigen Infloreszenzen erfolgte eine Progression von Trauben mit zwittrigen Einzelblüten und Terminalblüte zu Trauben mit männlichen Einzelblüten und zwittriger Terminalblüte
- von Tragblättern innerhalb der Infloreszenzen zu nur mehr peripher vorhandenen Tragblättern,
- von blütenreichen Infloreszenzen zu blütenarmen,
- von zwittrigen Terminalblüten zu offenen Infloreszenzen.

Es handelt sich bei diesen Entwicklungsschritten um Reduktionen wodurch eher von einer Regression als einer Progression gesprochen werden kann.

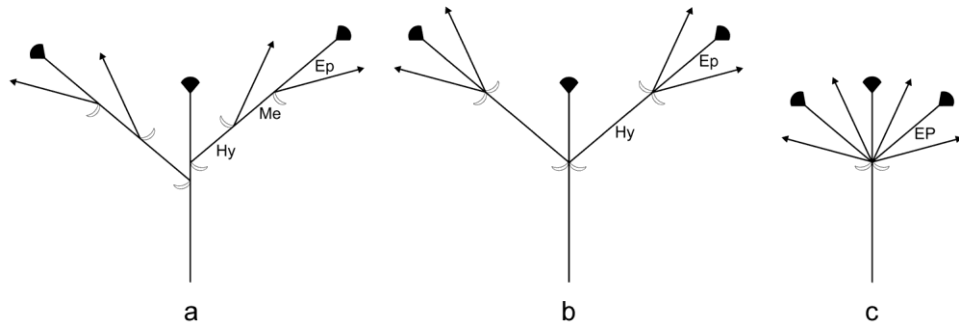
Die Regression zeigt eine Vereinfachung des Infloreszenzgefüges von thyrsischen zu traubigen Infloreszenzen. Die thyrsischen Infloreszenzen werden als ursprünglich vorgeschlagen, die traubigen als abgeleitet.

Die Infloreszenzen der Tribus Steganothaenaeae stellen Doppeldolden dar und passen somit als Tribus in die Apioideae s. l. nach Magee et al. (2010). Die Ergebnisse sind kongruent mit der systematischen Teilung in zwei Triben und der Eingliederung in die Apioideae s.l. nach Magee et al. (2010). Die Tribus Saniculeae nimmt eine besondere und wohl ursprüngliche Stellung ein.



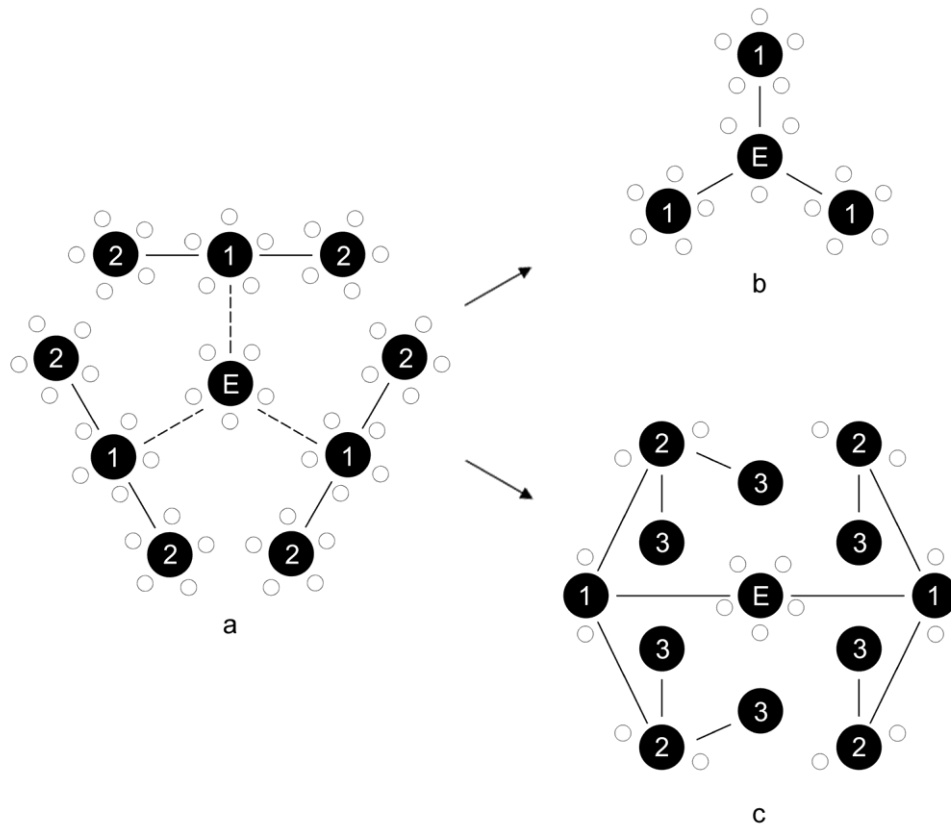
● = hermaphroditic flower ○ = male flower ☾ = bract

Fig. 63: *Sanicula coerulescens* (a) und *Sanicula europaea* (b): Infloreszenzschema; die folgenden Strukturen sind zu erkennen: Zwitterblüten (●), männliche Blüten (○), Tragblätter. a - *Sanicula coerulescens* Infloreszenz - Doppeldolde - aus vier Döldchen, je aus einer zentralen Zwitterblüte und fünf männlichen Blüten (vier gezeigt) an der Peripherie. b - *Sanicula europaea* Infloreszenz - Doppeldolde - aus vier Döldchen, je aus einer zentralen Zwitterblüte und zwei männliche Blüten an der Peripherie. Nach Froebes Theorie von 1964.



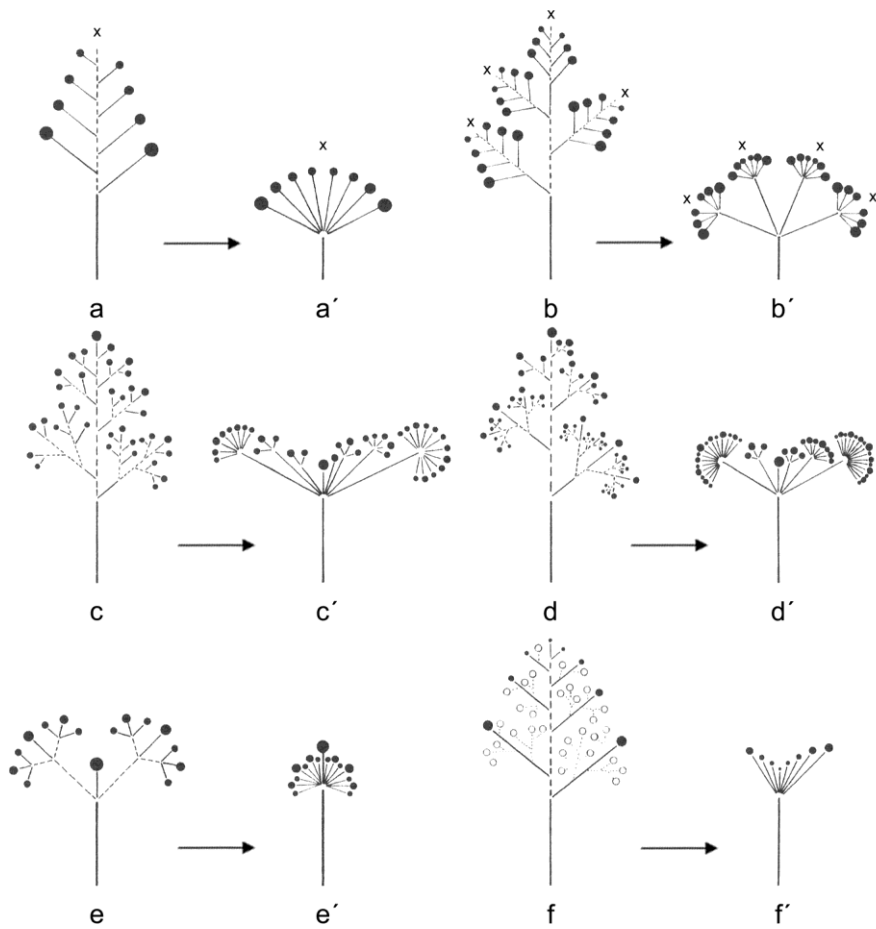
● = inflorescence Hy = hypopodium Me = mesopodium Ep = epipodium

Fig. 64: Reduktion der Hypopodien und der Mesopodien; die folgenden Strukturen sind zuerkennen: Infloreszenzen, Tragblätter, Hypopodien (Hy), Mesopodien (Me) und Epipodien (Ep) a - Achsensystem (Hypopodien und Mesopodien nicht reduziert). b - Diplocymoid (Mesopodien reduziert). c - Doppeldolde (Hypopodien und Mesopodien reduziert). Nach Froebes Theorie von 1971a.



● = hermaphroditic flower ○ = male flower

Fig. 65: Ableitungsschema der *Sanicula* Infloreszenzen (b) und der *Sanicula*, *Hacquetia*, *Alepidea*, and *Actinolema* Infloreszenzen (c) von der *Sanicula coerulescens* Infloreszenz (a); die folgenden Strukturen sind zuerkennen: Zwitterblüten (●), männliche Blüten (○), Reduktion der Achsen (gestrichelte Linien), terminales Döldchen/Sciadioid (E), Infloreszenzen 1., 2. und 3. Ordnung. a - *Sanicula coerulescens* Infloreszenz, ein Trichasium aus drei Diplocymoiden oder ein Pleiosciadioid. b - Diagramm der *Sanicula* Infloreszenz. c - Diagramm eines Sympleiosciadioides. Nach Froebes Theorien von 1971a und 1979a.

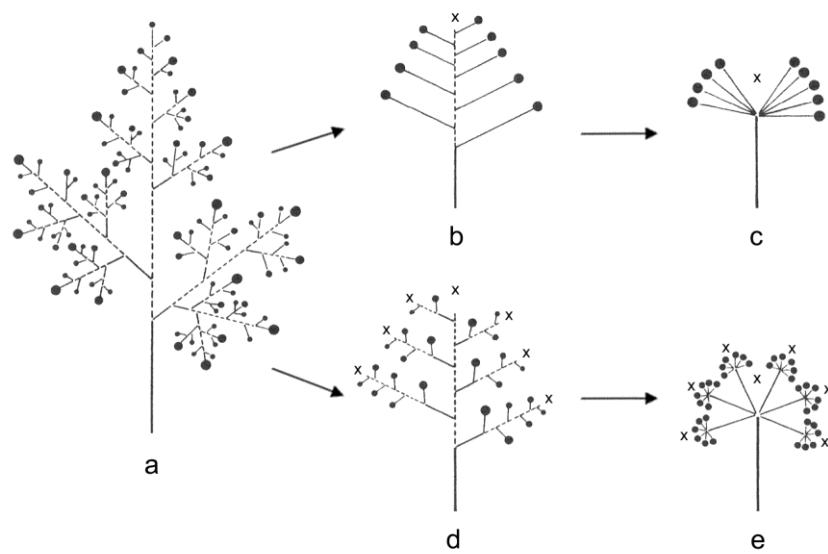


● = flower

○ = reduced flower

x = no terminal flower

Fig. 66: Dolden- und Doppeldoldenähnliche Infloreszenzen: gebildet durch Reduktionen verschiedener Achsen. a und b - Polytele Infloreszenzen (ohne Terminalblüte (x): Traube (a) und Doppeltraube (b) formen offene Dolden (a') und Doppeldolden (b'). c, d, e und f - Monotele Infloreszenzen: Rispe (c), Thyrsus (f), Cyme (e) oder Botryoid (f) bilden geschlossene Doppeldolden: c' - Reduzierte Rispe oder Pleiosciadioid, d' - Reduzierter Thyrsus oder Pleiosciadioid, und geschlossene Dolden: e' - Reduzierte Cyme oder Pseudosciadioid, f' - Reduziertes Botryoid oder Sciadioid. Aus Froebe, 1979a.



● = flower x = no terminal flower

Fig. 67: Polytele Infloreszenzen abgeleitet von monotelen Infloreszenzen durch Truncation: a - Rispe, alle Achsen sind geschlossen durch eine terminale Blüte. b und c - Truncation 1. Ordnung (keine terminale Blüte 1. Ordnung- x). Offene Traube (b) wird zu einer offenen doldenähnlichen Infloreszenz reduziert (c). d und e - Truncation 2. Ordnung (keine terminalen Blüten 1. und 2. Ordnung). Offene Doppeltraube (d) wird zur offenen doppeldoldenähnlichen Infloreszenz reduziert (e). Aus Froebe, 1979a.

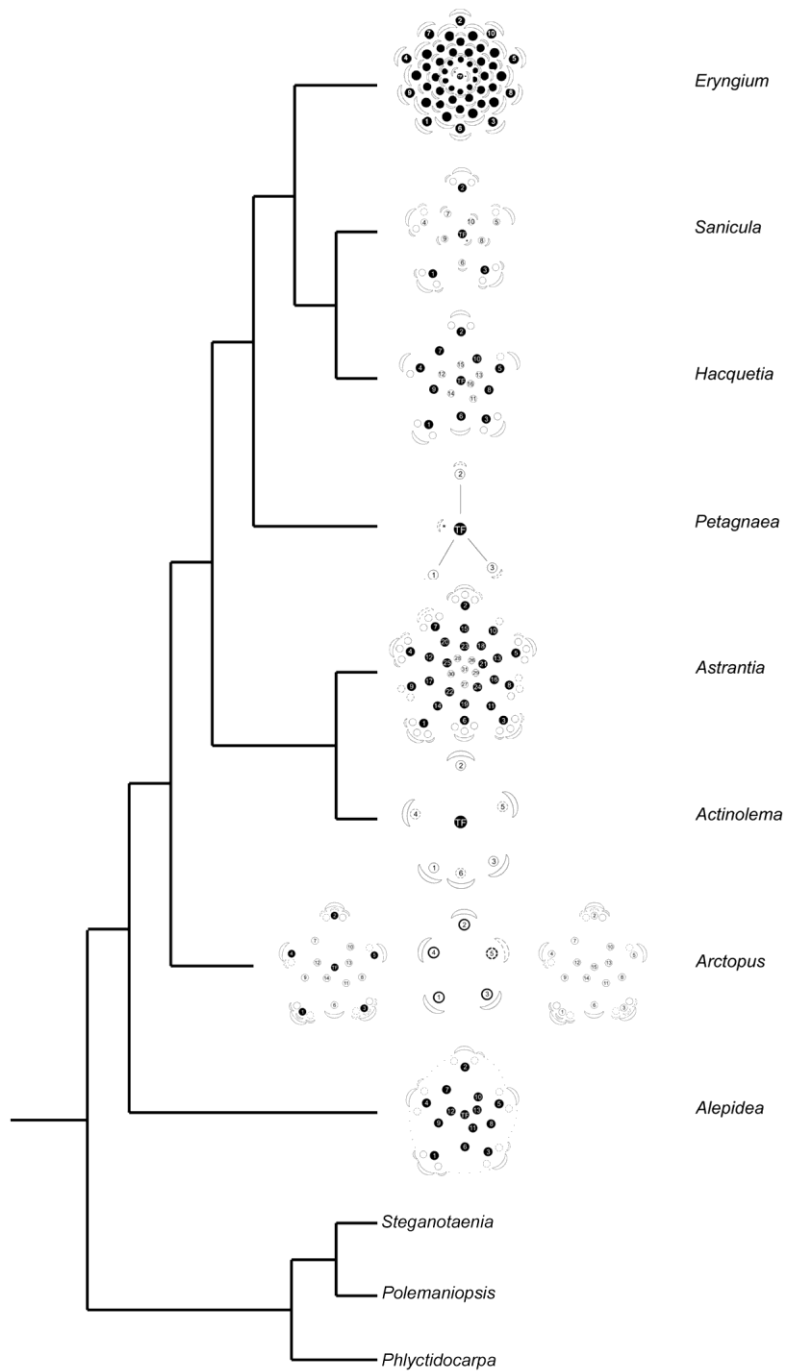


Fig. 68: Phylogenie nach Calviño et al (2008) und Magee et al. (2010) (inklusive *Phlyctidocarpa*) ergänzt mit den Infloreszenzdiagrammen der Saniculeae. Das Phylogramm zeigt, dass die Infloreszenzen - die reduzierten Trauben - von *Eryngium*, *Petagnaea*, *Actinolema* und *Arctopus* (weibliche Infloreszenzen) unabhängig von einander entstanden sind.

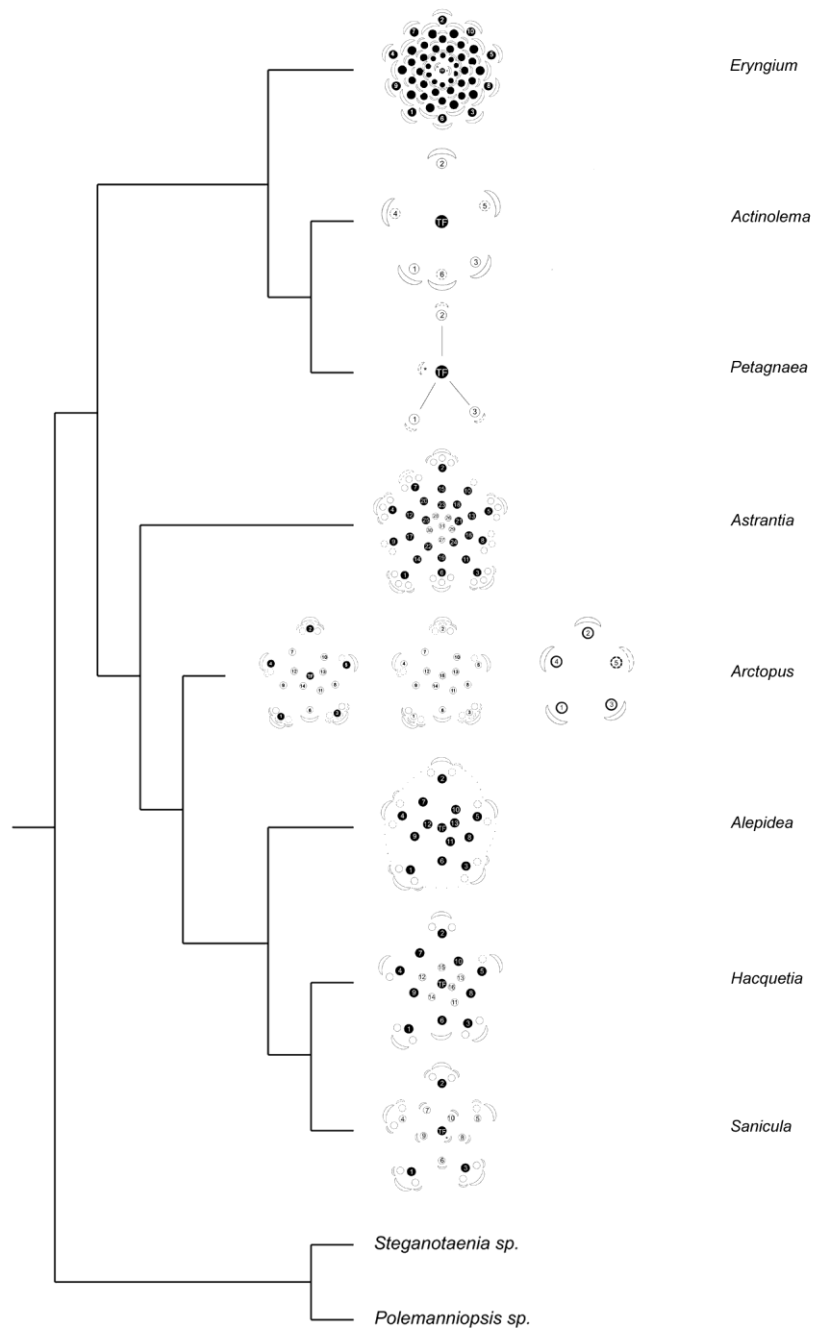


Fig. 69: Phylogenie nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung. Die Ergebnisse würden zwei Schwesterclades innerhalb der Saniculae vorschlagen. Sie würden eine nahe Verwandtschaft von *Eryngium*, *Petagnaea* und *Actinolema* bedeuten.

Literaturverzeichnis

- BURTT, B. L. 1988. A new shrubby genus of African Umbelliferae. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 45 (3): 493-501.
- BURTT, B. L. 1991. Umbelliferae of southern Africa: an introduction and annotated check-list. *Edinburgh Journal of Botany* 48 (2): 133-282.
- CALVIÑO, C. I., P. M. TILNEY, B. E. VAN WYK and S. R. DOWNIE. 2006. A molecular phylogenetic study of southern African Apiaceae. *American Journal of Botany* 93 (12): 1828-1847.
- CALVIÑO, C. I. and S. R. DOWNIE. 2007. Circumscription and phylogeny of Apiaceae subfamily Saniculoideae based on chloroplast DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 175-191.
- CALVIÑO, C. I., S. M. MARTINEZ, and S. R. DOWNIE. 2008a. Morphology and biography of Apiaceae subfamily Saniculoideae as inferred by phylogenetic analysis of molecular data. *American Journal of Botany* 95 (2): 196-214.
- CALVIÑO, C. I., S. M. MARTINEZ, and S. R. DOWNIE. 2008b. The evolutionary history of Eryngium (Apiaceae, Saniculoideae): Rapid radiations, long distance dispersals, and hybridizations. *Molecular Phylogenetics and Evolutions* 46: 1129-1150.
- CASTEL, R., E. KUSTERS and R. KOES. 2010. Inflorescence development in petunia: through the maze of botanical terminology. *Journal of Experimental Botany* 61 (9) 2239-2246.
- CHANDLER, G. T., and G. M. PLUNKETT. 2004. Evolution in Apiales: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony. *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 123-147.
- CRONQUIST, A. 1988. The evolution and classification of flowering plants, 2d. ed. New York Botanical Garden, Bronx, NY.
- DAHLGREN, R. M. T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 80: 91-124.
- DE CANDOLLE, A. P. 1830. Umbelliferae. In A. P. de Candolle (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 4:85.

- DE CASTRO, A. and B. E. VAN WYK. 1994. Diagnostic characters and geographic distribution of *Alepidea* species used in traditional medicine. *South African Journal of Botany* 60: 345-350.
- DE CASTRO, O., P. CENNAMO, P. DE LUCA. 2009. Analysis of the genus *Petagnaea* Caruel (Apiaceae), using new molecular and literature data. *Plant Systematics and Evolution* 278: 239-249.
- DOWNIE S. R. and D. S. KATZ-DOWNIE. 1999. Phylogenetic analysis of chloroplast *rps16* intron sequences reveals relationships within the woody southern African Apiaceae subfamily Apioideae. *Canadian Journal of Botany* 77 (2): 1120-1135.
- DRUDE, O. 1898. Umbelliferae. In A. Engler und K. Prantl [eds.], *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3/8: 63-250. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- DÜMMER, R. 1913. A revision of the genus *Alepidea*. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 3: 1-21.
- EICHLER, A. W. 1878. Blüthendiagramme, vol. 2, Engelmann, Leipzig, Germany.
- ENDRESS, P. K. 2010. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* 48 (4): 225-239
- FROEBE, H. A. 1964. Die Blütenstände der Saniculoideen (Umbelliferae). Eine vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 40:325-388.
- FROEBE, H. A. 1971a. Wuchsform und Infloreszenzgestaltung in den Gattungen *Sanicula*, *Hacquetia* und *Astrantia* (Umbelliferae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 91: 1-38.
- FROEBE, H. A. 1971b. Inflorescence structure and evolution in Umbelliferae. In Heywood, V. H. (ed.), *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. Supplement to the *Botanical Journal of the Linnean Society* 64 (1): 157-176.
- FROEBE, H. A. 1979. Die Infloreszenzen der Hydrocotyloideen (Apiaceae). *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 29: 1-181.

- FROEBE, H. A. 1980. Randmusterbildung und Synorganisation bei strahlenden Apiaceendolden. *Plant Systematics and Evolution* 133:223-237.
- FROEBE, H. A., G. ULRICH. 1978. Pseudanthien bei Umbelliferen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 54: 175-206.
- GOEBEL, K. 1931. Blütenbildung und Sprossgestaltung. Verlag Gustav Fischer Verlag, Jena
- HASTON E. and L. P. RONSE DE CRAENE. 2007. Inflorescence and floral development in *Streptocarpus* and *Saintpaulia* (Geraniaceae) with particular reference to the impact of bracteole suppression. *Plant Systematics and Evolutions* 265: 13-25.
- HEGI, G. 1925/1926. Illustrierte Flora von Mitteleuropa V, 2: 926-1015.
- KADEREIT J. W., M. REPPLINGER, N. SCHMALZ, C. H. UHINK and A. WÖRZ. 2008. The phylogeny and biogeography of Apiaceae subf. Saniculoideae tribe Saniculeae: from south to north and south again. *Taxon* 57 (2): 365-382.
- KRAUSE, E. H. L. 1904. Deutschl. Fl. (Sturm), ed. 2. 12:17.
- LEINS, P., C. ERBAR. 2004. Floral organ sequences in Apiales (Apiaceae, Araliaceae, Pittosporaceae). *South African Journal of Botany* 70 (3): 468-474.
- LIU, M. R., B. E. VAN WYK and P. M. TILNEY. 2003. The taxonomic value of fruit structure in the subfamily Saniculoideae and related African genera (Apiaceae). *Taxon* 52: 261-270.
- LIU, M. R., B. E. VAN WYK and P. M. TILNEY. 2004. Ontogeny of the fruits of two anomalous African woody genera, *Polemanniopsis* and *Steganotaenia* (Apiaceae), and their phylogenetic relationship. *Edinburgh Journal of Botany* 60 (3): 249-257.
- MAGEE, A. R., B.-E. VAN WYK, P. M. TILNEY, M. VAN DER BANK. 2008. A taxonomic revision of the South African endemic genus *Arctopus* (Apiaceae, Saniculoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 471-486.
- MAGEE, A. R., C. I. CALVIÑO, M. R. LIU, S. R. DOWNIE, P. M. TILNEY and B. E. VAN WYK. 2010. New tribal delimitations for the early diverging lineages of Apiaceae subfamily Apioideae. *Taxon* 59 (2):567-580.

- MAGIN, N. 1980. Eine blütenmorphologische Analyse der Lagoecieae (Apiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 133: 239-259.
- NIKOLAS, A. N. and G. M. PLUNKETT. 2009. The demise of subfamily Hydrocotyloideae (Apiaceae) and the re-alignment of its genera across the entire order Apiales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 134-151.
- NORMAN, .C. 1934. *Peucedanum* and *Steganotaenia* in tropical Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 49: 503-516.
- PIMENOV M. G. and M. V. LEONOV. 1993. The genera of the Umbelliferae. Royal Botanic Garden; Kew.
- PLUNKETT, G. M. 2001. Relationship of the order Apiales to subclass Asteridae: a re-evaluation of morphological characters based on insights from molecular data. *Edinburgh Journal of Botany* 58 (2): 183-200.
- PLUNKETT, G. M., D. E. SOLTIS, and P. S. SOLTIS. 1996a. Higher level relationship of Apiales (Apiaceae and Araliaceae) based on phylogenetic analysis of *rncL* sequences. *American Journal of Botany* 83: 499-515.
- PLUNKETT, G. M., D. E. SOLTIS, and P. S. SOLTIS. 1996b. Evolutionary patterns in Apiaceae: inferences based on *matK* sequence data. *Systematic Botany* 21 (4): 477-495.
- PLUNKETT, G. M., D. E. SOLTIS, and P. S. SOLTIS. 1997. Classification of the relationship between Apiaceae and Araliaceae based on *matK* and *rbcL* sequence data. *American Journal of Botany* 84: 565-580.
- PLUNKETT, G. M., G. T. CHANDLER, P. P. LOWRY II, S. M. PINNEY, and T. S. SPRENKLE. 2004. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification. *South African Journal of Botany* 70: 371-381.
- SCHUCHARDT, P. O. 1881. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Blütenstandes und der Blüthe der Umbellifloren. Dissertation Rostock. Engelhardt, Leibzig.
- SCOPOLI, G. A. 1771. *Fl. Carniol.*, ed. 2.1: 185

- SHAN, R. H. and L. CONSTANCE. 1951. The genus *Sanicula* (Umbelliferae) in the Old World and the New. *University of California Publications in Botany*. 25: 1-78.
- THULIN, M. 1991. Another arborescent umbellifer: a new species of *Steganotaena* from north-east tropical Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 107: 163-167.
- TROLL, W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie: Die blühenden Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- TROLL, W. 1964. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers 1. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- VALIEJO-ROMAN, C. M., E. I. TERENCEVA, T. H. SAMIGULLIN, and M. G. PIMENOV. 2002. Relationships among genera in Saniculoideae and selected Apioideae (Umbelliferae) inferred from nrITS sequences. *Taxon* 51: 91-101.
- VAN WYK, B. E., 2001. A preliminary analysis of evolution of African and Madagascan *Apiaceae*. *Edinburgh Journal of Botany* 58 (2): 291-299.
- VAN WYK, B. E., A. BURKE, C. MANNHEIMER, A. R. MAGEE, P. M. TILNEY, A. S. ROSSOUW. 2009. A new species of *Polemanniopsis* (Apiaceae) from Namibia. *South African Journal of Botany*. Doi: 10.1016/j.sajb.2009.08.009
- VAN WYK, B. E., A. DE CASTRO, P. M. TILNEY, P. J. D. WINTER and A. R. MAGEE. 2008. A new species of *Alepidea* (Apiaceae, subfam. Saniculoideae). *South African Journal of Botany* 74: 740-745.
- VAN WYK, B. E., P. M. Tilney. 2003. *Alepidea*. In G. Germishuizen & N. L. Meyer (eds.), *Plants of southern Africa: an annotated checklist*. *Strelitzia* 14: 123-124. National Botanical Institute, Pretoria.
- VOGLER, P. 1909. Variationsstatistische Untersuchungen an den Dolden von *Astrantia major* L. In O. Uhlworm und F. G. Kohl (ed.), *Beiheft zum Botanischen Centralblatt* 24: 1-19.
- WOLFF, H. 1913. Umbelliferae-Saniculoideae. In A. Engler. (ed.), *Das Pflanzenreich* IV, 228 (Hf. 61): 1-305. Wilhelm Engelmann, Leipzig und Berlin.

- WÖRZ, A. 1999. Systematics and evolution of the genus *Astrantia* L. (Apiaceae-Saniculoideae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 121 (4): 507-536.
- WÖRZ, A. 2001. On the intraspecific classification of *Astrantia major* L. (Apiaceae – Saniculoideae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 123 (3): 303-319.
- WÖRZ, A. 2005. A new subgeneric classification of the genus *Eryngium* L. (Apiaceae, Saniculoideae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 126 (2): 253-259.

<http://www.ipni.org>

Fotos:

Arctopus echinatus:

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/03655.jpg> (02.03.2010)

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/03656.jpg> (02.03.2010)

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/03653.jpg> (02.03.2010)

<http://216.71.115.61/fernkloofphotos/02960.jpg> (02.03.2010)

Chaerophyllum bulbosum:

<http://www.funet.fi/pub/sci/bio/life/plants/magnoliophyta/magnoliophytina/magnoliopsida/apiaceae/chaerophyllum/index.html>.

Steganotaenia araliacea:

http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/image-display.php?species_id=143340&image_id=2 (16.04.2009)

Zusammenfassung

Die Infloreszenzen der Apiaceae-Saniculoideae (im traditionellen Sinn) treten uns als Dolden oder Köpfchen entgegen. Froebe (1964) leitete diese scheinbar einfachen Infloreszenzen von Doppeldolden ab, während er später (Froebe 1971a, b, 1979) die Möglichkeit in den Raum stellte, dass sie sich auch von Thyrsen, Rispen oder Cymoiden ableiten könnten. Die vorliegende Arbeit zeigt für *Sanicula*, *Hacquetia*, *Astrantia* und *Eryngium* anhand ontogenetischer Untersuchungen, dass es sich um thyrssische und traubige Infloreszenzen handelt, deren Achsen soweit reduziert sind, dass sich köpfchenförmige Aggregate bilden. Für die Infloreszenzen von *Petagnaea*, *Actinolema*, *Alepidea* und *Arctopus* wird anhand morphologischer Vergleiche die Theorie entwickelt, dass sie ebenfalls gestauchte thyrssische und traubige Infloreszenzen darstellen. Dabei wird die Hypothese aufgestellt, dass sich die traubigen Infloreszenzen von thyrssischen ableiten. Als ursprünglichster Infloreszenztyp der Saniculoideae wird ein geschlossener, bracteoser, zwittriger Thyrsus postuliert.

Auf Grund molekularer Daten wurden kürzlich die Saniculoideae um die beiden afrikanischen Gattungen *Steganotaenia* und *Polemanniopsis* (bilden die neue Tribus Steganotaenieae, die Schwestergruppe zur Tribus Saniculeae, die früheren Saniculoideae) erweitert (Calviño et al., 2008). Die vorliegende Untersuchung an Herbarmaterial ergab, dass diese beiden Gattungen echte Doppeldolden besitzen. Damit passen sie infloreszenzmorphologisch nicht zu den Saniculoideae im traditionellen Sinn, sehr wohl aber zu den Apioideae. Jüngste molekularsystematische Studien (Magee et al., 2010) sprechen dafür, die Saniculoideae überhaupt aufzulösen und sie als Tribus Saniculeae, ebenso wie die Tribus Steganotaenieae (*Steganotaenia*, *Polemanniopsis*) sowie deren Schwestergruppe Phlyctidocarpeae in die Apioideae s. lat. einzugliedern. Darin nehmen die Saniculeae infloreszenzmorphologisch aber nach wie vor eine besondere und wohl ursprüngliche Stellung ein.

Short English version

The present diploma thesis deals with the morphology and ontogeny of the inflorescences of Saniculoideae, one of the four subfamilies of Apiaceae, the “umbellifers” or Carrot or Parsley family. The goal is to clarify the morphological relations of the particular inflorescence forms found in the group and to reconstruct their phylogeny.

The Saniculoideae are part of the Apiaceae, which – together with the Araliaceae – traditionally formed the order Apiales, within the subclass Rosidae (e.g., Cronquist, 1988). Since the advent of molecular systematics a regrouping of the order has occurred. Presently, the Apiales are considered to be an order of the Asteridae (Plunkett et al., 1996a, 1997, 2004; Plunkett, 2001; Chandler and Plunkett, 2004), as was already suggested by Dahlgren (1980). This order comprises seven clades at family level: Apiaceae, Pittosporaceae, Myodocarpaceae, Araliaceae, Griselinaceae, Torricelliaceae, Pennantiaceae (Chandler and Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004). The Apiaceae comprise four subfamilies (Apioideae, Saniculoideae, Azorelloideae, Mackinlayoideae) (Chandler and Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004), in contrast to traditional classifications with three subfamilies (Apioideae, Hydrocotyloideae and Saniculoideae), as was first proposed by Drude (1898).

Only few systematic groups have such uniform inflorescences that they have been named after them. One of them is the family “Umbelliferae” (Apiaceae). These inflorescences are said to be umbels and compound umbels, but this is an oversimplification and only applies to the largest subfamily, the Apioideae. Therefore, it is no surprise that the Saniculoideae were called imperfect Umbelliferae and that their inflorescences were generally described as umbels, compound umbels or heads (Schuchardt, 1881; Troll, 1957; Froebe, 1964, 1971a, b, 1979, 1980, Froebe and Ulrich, 1978).

The generally accepted concept that umbels and compound umbels originated from racemes or compound racemes by suppression of the main axis and lateral axes (Troll, 1964:36) as well as by the elongation of the

pedicels, was questioned by Froebe (1971a, b, 1979), who studied the inflorescences of Apiaceae and their evolution in much detail. In 1964, Froebe held the view that the inflorescences of Saniculoideae originated in compound umbels. Froebe (1964) described the compound umbels and partial umbels as depleted (reduced number of flowers) and centrally enhanced, by which he meant to explain the central hermaphroditic flowers of the partial umbels and the terminal hermaphroditic flower of some Inflorescences. Froebe called this a "...working hypothesis..." (Froebe, 1971b:158, 1979:505) and admitted that theoretically umbels and compound umbels could be derived from panicles, thyrses or cymose inflorescences (Froebe, 1971a, b, 1979). The partial inflorescences of *Sanicula*, *Hacquetia* und *Astrantia* were described as partial umbels by Froebe 1971a. In 1979 Froebe referred to the partial inflorescences as suppressed thyrses or suppressed panicles (pleiosciadioides) and suppressed botryoids (sciadioids). Both in 1971a and 1979, Froebe described the inflorescence as a "cymose complex".

However, it is still unresolved how these interpretations stand to each other, how one refutes the others, and how the phylogenic relations are.

For these reasons it seemed necessary to investigate the morphology and development of the Saniculoideae inflorescences in a detailed study.

The goal of the present investigation is to answer the following questions:

- What kind of florescence do the members of the Saniculoideae have? Are they umbels as in the Apioideae, are they contracted compound umbels, or are they inflorescences of a different kind?
- Does inflorescence morphology give information about the relationships of and within the subfamily?
- Do the morphological data correspond with the molecular data?
- Is it possible to construct a series of progressions, and can we propose which of the genera might be the most ancestral taxon?

The present study includes 18 species of Apiaceae, covering all 9 genera of Saniculoideae and 2 genera of Apioideae. The investigations focus on the inflorescences on the top of the main axis. Detailed information on the particular samples is given in table 1. The primary inflorescences of *Chaerophyllum bulbosum*, *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, *Eryngium planum* and *Astrantia major* were ontogenetically investigated with a “Scanning Electron Microscope Jeol jsm 35CF”. In addition, all species were morphologically investigated based on herbarium material (WU, W, E, private herbarium of Prof. Dr. St. Vogel).

In all ontogenetically investigated species (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, *Astrantia major*, *Eryngium planum*) inflorescence development is acropetally (Fig. 4a, 8a, 13a, 21b). The primordia develop in a $2/5$ dispersion (Fig. 4a, 8a, 13a) which changes into a (pseudo-)whorled pattern with higher number of primordia (Fig. 4b, 13b). The inflorescences develop a terminal flower (Fig. 4c, d, 8c, d, 21e, 23), with the exception of *Astrantia major* (13b). Each primordium at the periphery of the *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis* and *Astrantia major* inflorescences divides into an apical and a basal primordium (Fig. 4a, 5a, 9a, 14a). The basal primordia develop into bracts of the partial inflorescences (Fig. 5a-c, e, 8b-d, 14b). The apical primordia divide into a central primordium and two lateral primordia (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*) (Fig. 5a, 9b). The apical primordia of the *Astrantia major* inflorescences divide into a central primordium, two lateral primordia and a basal primordium (Fig. 14b). The lateral primordia of *Sanicula europaea* and *Astrantia major* again divide into an apical primordium and a basal primordium (Fig. 5b, c, 14b). The central, lateral (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, *Astrantia major*) and basal (*Astrantia major*) primordia are flower primordia (Fig. 5a-d, 9b, c, 14d-f). The laterally basal primordia (*Sanicula europaea*, *Astrantia major*) are bract primordia of the lateral flower primordia (Fig. 4f, 5d, 14c).

At the periphery of the inflorescences there are partial inflorescences (cymes) of four flowers (tetrads – *Astrantia major*) or three flowers (triads – *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*) (Fig. 5a-d, 9a-d, 14). These cymes are reduced acropetally to single flowers (Fig. 8f, 15, 16). The single

primordia of the *Hacquetia epipactis* and *Astrantia major* inflorescences do not develop bracts (Fig. 7, 8b, c, 12, 13d, 17a, b). In contrast, the bracts of the single flowers are developed within the *Sanicula europaea* inflorescences (Fig. 4c, f).

All primordia (exception: terminal flower) of the *Eryngium planum* inflorescences divide into an apical and a basal primordium (Fig. 21d, 22a). The basal primordia develop into bracts of the apical primordia (Fig. 22b) and the apical primordia develop into hermaphroditic flowers (Fig. 22c-f). The *Eryngium planum* inflorescences do not develop partial inflorescences (Fig. 20).

The development of the flowers is acropetal in the *Astrantia major* and *Eryngium planum* inflorescences (Fig. 17c, 24). It starts with the central primordia of the partial inflorescences (*Astrantia major*) or with the single primordia (*Eryngium planum*) and continues acropetally. Within the *Eryngium planum* inflorescence the development starts at the periphery of the inflorescence, even before the apical meristem develops a terminal single primordium (Fig. 24a). It is conspicuous, in accordance with the acropetal development of the flowers, that the terminal flower primordium develops ahead of the other primordia (Fig. 23c, d, 24b). (Fig. 23c, d, 24b). The development of the flowers within the *Sanicula europaea* and *Hacquetia epipactis* inflorescences starts with the terminal flower (Fig. 4-f, 8d), continues with the central primordia of the partial inflorescences and carries on acropetally. The lateral and basal primordia of the partial inflorescences start their development after the central and the following single primordia start their development (Fig. 4e, 8d, 17d).

The primordia of *Eryngium planum* and the central primordia of the partial inflorescences of *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis* and *Astrantia major* develop hermaphroditic flowers (Fig. 3, 8d, 17c, 20, 22e, f). The single primordia of *Astrantia major* and *Hacquetia epipactis* inflorescences develop first into hermaphroditic flowers, until they are reduced acropetally to male flowers (Fig. 8f, 12). Three central primordia of the partial inflorescences of the *Sanicula europaea* inflorescences develop hermaphroditic flowers (Fig. 3). The lateral and basal primordia of the partial inflorescences develop male flowers (Fig. 3, 7, 12).

The inflorescences of *Petagnaea*, *Arctopus*, *Actinolema*, *Alepidea*, *Steganotaenia*, *Polemanniopsis* and *Lagoecia* were investigated comparative-morphologically by herbarium samples and the results of the ontogenetically investigated species. The pattern of the ontogenetically investigated species – inflorescences develop acropetally suppressed thyrses or suppressed racemes – applies to the inflorescences of *Petagnaea*, *Arctopus*, *Alepidea* and *Actinolema*.

The inflorescences of *Actinolema* (Fig. 27-29) and *Petagnaea* (Fig. 45-47) match with the suppressed raceme pattern of *Eryngium planum*. But their inflorescences are strongly reduced. The inflorescences develop one terminal hermaphroditic flower and male flowers at the periphery (three in *Petagnaea* - Fig. 45-47 and five or six in *Actinolema* – Fig. 27-29). The bracts of the male flowers in the *Actinolema* inflorescences are present at the periphery (Fig. 27-29). The bracts of the male flowers in the *Petagnaea* inflorescences are reduced and occur rudimentally (Fig. 46, 47). The male flowers of the *Petagnaea* inflorescences are recaulescently connate with the ovary of the central/ terminal hermaphroditic flower (Fig. 45). The inflorescences are overtopped by inflorescences of the next higher order (Fig. 45).

The inflorescences of *Alepidea* (Fig. 31) are comparable to the suppressed thyrsoid inflorescences of *Sanicula europaea* and *Hacquetia epipactis*. The bracts occur in the number of seven to ten (five to ten according to Dümmer, 1913) at the periphery of the *Alepidea* inflorescences and are connate (Fig. 31). Mostly five larger bracts are separated by five smaller bracts (Fig. 31, 32). These bracts are bracts of the cymes and their lateral male flowers (Fig. 32), according to the pattern of the suppressed thyrsoid inflorescences. Therefore the cymes comprise a bract, a central hermaphroditic flower, two or one lateral male flower/s and their/its bract/s (Fig. 32). The cymes are acropetally reduced to their central flower (Fig. 32). The single flowers are not reduced to male flowers (Fig. 32).

The inflorescences of *Arctopus echinatus* were investigated by Froebe 1979 during his work on the Hydrocotyloideae. Froebe's considerations of *Arctopus* apply to this investigation. The following results refer to Froebe's investigations of 1979. The results of Magee et al. (2010) are added.

According to Froebe (1979), the inflorescences of *Arctopus* are suppressed, indeterminate thyrses (Fig. 33, 34, 36) made up of nine paraclades, the axes of which are acropetally reduced (Fig. 39). The “partial umbels” of male individuals (Fig. 35) are suppressed determinate thyrses of 15 to 40 flowers (depending on the order) and consist of four to five partial inflorescences (cymes), single flowers and a terminal flower (Fig. 39, 40) (Froebe, 1979). The “partial umbels” of female individuals (37, 38) are suppressed indeterminate racemes of three to five flowers (Fig. 42) (Froebe, 1979). The relation to the male inflorescences can be drawn by depletion of the partial inflorescences (cymes), leaving only their central flower, and from the ultimate reduction of the single flowers and terminal flower (Froebe, 1979).

Based on the investigation of herbarium material, the inflorescences of *Polemanniopsis*, *Steganotaenia* and *Lagoecia* can be classified as compound umbels. Their ontogeny is comparable to the centripetal development of the compound umbels (Fig. 58a) and partial umbels (Fig. 59a, b) of *Chaerophyllum bulbosum*. The centripetal development of the *Chaerophyllum bulbosum* inflorescences was confirmed by ontogenetic investigations.

The primary inflorescences of *Steganotaenia* are compound umbels made up of 10 to 18 partial umbels of hermaphroditic flowers. The inflorescences of the 2nd order are compound umbels made up of 7 to 11 partial umbels of male flowers (Fig. 55).

The primary inflorescences of *Polemanniopsis marlothii* are compound umbels made up of 10 to 16 partial umbels (Fig. 48) (9 to 20 according to Van Wyk et al., 2009). The number of partial umbels is reduced to five to eight in compound umbels of a higher order (Fig. 49). The partial umbels produce hermaphroditic and male flowers (Fig. 48, 50).

The involucre and involucellar bracts of the *Steganotaenia* and *Polemanniopsis* inflorescences are inconspicuous and small (Fig. 50, 52).

The inflorescences of *Lagoecia cuminoides* (Fig. 61) consist of seven involucre bracts and approximately 30 partial umbels (in 1964, Froebe reported on an aggregate of 30 flowers). The partial umbels consist of a

single flower and four to five involucellar bracts (Fig. 62). Involucral bracts, involucellar bracts and sepals are pinnately intersected (Fig. 62).

Froebe's hypotheses (1964, 1971a, b, 1979) are contradicted by four morphological and ontogenetical arguments:

- (1) The primordia of Saniculoideae inflorescences (thyrses and racemes) emerge acropetally (Fig. 4a, 8a, 13a, 17a, 21b, 24a). First of all this argues against the thesis of a cymose development (1971a, b and 1979), because the terminal umbel or sciadioid should have developed first. Based on a cymose inflorescences the cymes should have developed di- or trichasially from the terminal umbel or sciadioid (Haston and Ronse De Craene, 2007; Castel et al., 2010). Therefore, the hypothesis that the inflorescences of *Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis* and *Astrantia major* consist of terminal umbel or terminal sciadioid and diplo- or triplocymoides can be excluded.
- (2) The inflorescences end in terminal primordia (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*, and *Eryngium planum*). The terminal primordia remain as single primordia (Fig. 4c, d, 8c, d, 21e, 23). They do not separate centrifugally or centripetally into more primordia and therefore do not develop a terminal partial inflorescence (umbel or sciadioid).
- (3) The inflorescences end in terminal primordia. The terminal primordia do not develop a bract and therefore they are terminal primordia which develop ahead of the other primordia („präkursive Entwicklung der Terminalblüte“ Troll, 1964:10) (Fig. 4c, d, 8c, d, 21e, 23, 24b).

- (4) The partial inflorescences are cymes (Fig. 5, 9, 14) or single flowers (Fig. 22) and develop acropetally on the inflorescence axes. In the center of each partial inflorescence a primordium develops. Lateral (*Sanicula europaea*, *Hacquetia epipactis*) and basal (*Astrantia major*) primordia emerge from this primordium (Fig. 5, 9, 14). The partial inflorescences are reduced acropetally and the central flower primordium of the partial inflorescence remains (Fig. 5e, f, 9e, f, 15, 16). If the partial inflorescences were partial umbels, the primordia should develop centrifugally or centripetally (as it is the case in the inflorescences of *Chaerophyllum bulbosum*). If the partial inflorescences were sciadioids, the primordia should develop acropetally. This is not the case.

Systematic and phylogenetic considerations

The Saniculoideae, traditionally placed within the Apiaceae, comprise tribe Saniculeae and tribe Steganotaenieae (Calviño et al., 2008a). The present investigation shows that the inflorescences of Saniculeae are thyrses or racemes and that the inflorescences of tribe Steganotaenieae are compound umbels. Therefore the inflorescences of Steganotaenieae are morphologically incompatible with the Saniculeae, but compatible with Apioideae. Recent molecular investigations suggest to incorporate the two tribes Saniculeae and Steganotaenieae "... within a widely delimited subfamily Apioideae." (Magee et al., 2010:577).

The morphological and ontogenetical results would propose two sister clades within the Saniculeae (Fig. 69). However, a theory that is not congruent with the molecular investigations (Calviño et al., 2008 and Magee et al., 2010). Deduced from these molecular phylogeny racemes originated four times independently and in parallel (Fig. 68).

The thyrsoid inflorescences are a plesiomorphic character, based on the hypothesis that determinate thyrses are the ancestral inflorescence type and the original condition of the inflorescences of all members of the Saniculeae. The raceme-like inflorescences of the present members of the Saniculeae are variations of thyrses and apomorphic for each genus or species.

Series of progressions

The inflorescence of the ancestor of the Saniculeae is assumed to be determinate, hermaphroditic, bracteose and thyrsoid. Consequently, within the Saniculeae the development is as follows:

- Progression from thyrsoid to raceme-like inflorescences:
 - within the thyrsoid inflorescences the progression occurred: from thyrse with cymes, hermaphroditic single flowers, male single flowers and a hermaphroditic terminal flower to thyrse with cymes, male single flowers and a hermaphroditic terminal flower
 - within the raceme like inflorescences the progression occurred: from racemes with hermaphroditic single flowers and a hermaphroditic terminal flower to racemes with male single flowers and a hermaphroditic terminal flower.
- Presence of bracts within the whole inflorescence → bracts occurring only at the periphery of the inflorescences.
- Reduction of flower number per inflorescence (many → few flowers].
- Reduction of terminal flower: hermaphroditic terminal flower → male terminal flower (masculinisation by loss of the female flower parts) → loss of terminal flower (indeterminate inflorescence).

These developmental steps are reductions. Consequently it concerns more a regression than a progression. The regression shows a simplification of the inflorescences from thyrsoid to raceme-like inflorescences. The thyrsoid Inflorescences are assumed to be plesiomorphic, the raceme-like inflorescences as apomorph. The inflorescences of tribe Steganotaenieae are compound umbels and matches within the Apioideae s.l. of Magee et al. (2010). The results are congruent with the two tribes and their integration in the Apioideae s. l. of Magee et al. (2010).

Lebenslauf

Ausbildungen

2013	Voraussichtlich zweite Diplomprüfung (Studienabschluss)
August 2011 – Oktober 2012	Kräuterpädagogikausbildung LFI ÖÖ
Juni 2012	Kurs Bindung und Autonomie – Bindungsorientierte Gruppenarbeit für Eltern und Kinder bei Ursula Henzinger /ZOI
November – Dezember 2010	Tagesmutterausbildung BFI/Aktion Tagesmütter OÖ
Oktober 2007	Beginn der Diplomarbeit: Die Infloreszenzentwicklung der Saniculoideae, Apiaceae
April 2004	Studium der Botanik an der Universität Wien
Oktober 2001	Beginn des Studium der Biologie an der Universität Wien
September 1988 – Juni 2001	Schulbildung an der Freien Waldorfschule Linz mit Maturaabschluss

Praktische Erfahrungen

Seit September 2011	Schulassistentin an der Freien Waldorfschule Linz
Februar 2011 – Februar 2012	Tagesmutter im Verein Aktion Tagesmütter OÖ
September 2009 – Jänner 2010	Vermittlung im Schlossmuseum Linz – Das Grüne Band.
März – Juni 2008	Tutorium Lehrveranstaltung „Diversität und Systematik der höheren Pflanzen“ an der Universität Wien