

Bemerkungen zur Tribuszugehörigkeit von *Berardia* VILL.

M. Dittrich*

Abstract

The uncertain tribal position of the monotypic genus *Berardia* led us to undertake detailed flower morphological, karpological and palynological investigations. The examined characters exclude a closer relationship of this genus to the Cardueae and Carlineae; especially characters of the flower morphology and achene anatomy (presence of gynoeceum bundles, a multilayered pericarp, the carpellary vascularization, structure of the testa) prompted us to attribute *Berardia* to the Mutisieae (subtribe Gochnatiinae) again.

Key words: *Berardia subacaulis* VILL., Compositae; morphology, carpology, palynology, systematics.

Zusammenfassung

Die monotypische Gattung *Berardia* wird wegen ihrer unsicheren Tribuszugehörigkeit blütenmorphologisch, karpologisch und palynologisch untersucht. Die ermittelten Merkmale schließen eine Zugehörigkeit dieser Gattung zu den Cardueae und Carlineae aus; besonders blütenmorphologische und fruchtanatomische Merkmale (Gynoeceumgefäße, mehrschichtiges Perikarp, Leitbündelverlauf und Testaepidermis) veranlaßten uns dazu, *Berardia* wieder den Mutisieae (Subtribus Gochnatiinae) zuzurechnen.

Einleitung

Berardia ist schon lange Zeit vor LINNÉ bekannt gewesen; als erster beschrieb sie DALÉCHAMPS (1586) in seiner "Historia generalis plantarum" 2 unter dem Namen *Arction Quorundam*. Später wurde sie von GESSNER (1795 - 1804) in seinen "Tabulae phytographicum" zu Ehren des oben genannten französischen Botanikers *Arctium Dalechampii* benannt, ein [ungültiger, weil überflüssiger] Name, der auch von weiteren Botanikern der Renaissance beibehalten wurde.

Erstaunlicherweise wurde diese Pflanze von LINNÉ (1753) nicht in seine "Species Plantarum" aufgenommen. Später hat VILLARS (1779: S. 27) dann die Pflanze wiedergefunden und für sie die monotypische Gattung *Berardia* aufgestellt, die er den "Cynarocephalées" zurechnete. 10 Jahre danach präzisiert VILLARS (1789: S. 27) die Stellung seiner Gattung noch, indem er sie zwischen die Gattungen *Onopordum* (wegen des ähnlichen Köpfchenbodens) und *Carlina* (wegen angeblicher Ähnlichkeiten im Achänenbau) stellte.

CASSINI (1827) ordnet dieses Taxon, das er *Arction* nannte, nach einer ausführlichen Beschreibung, vor allem wegen der vollständigen Abwesenheit von Haaren oder Pappillen auf den Filamenten in die Carlineae, genauer in seine Carlineae-Staehelineae, ein. DE CANDOLLE (1838) schließt sich der Meinung CASSINI's an, verwendet jedoch wie LAMARCK (1778) das illegitime Epithet "lanuginosum".

* Dr. M. Dittrich, Conservatoire et jardin botaniques, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/GE, Schweiz.

Während BENTHAM & HOOKER (1873) *Berardia* als "eine Gattung mit unsicherer Stellung zwischen den Cynarocephalae und den Mutisieae" ansieht (nahe Verwandte von *Jurinea*), wird sie schließlich von HOFFMANN (1892) wegen einiger Blütenmerkmale zu den Mutisieae-Gochnatinae gerechnet.

Die Diskussion über die Tribuszugehörigkeit wird dann von BRIQUET & CAVILLIER (1931) in der "Flore des Alpes Maritimes" wieder aufgenommen. Nach ausführlichen Untersuchungen an *Berardia* kommen die Autoren zur Auffassung, daß zwischen dieser Gattung und den Mutisieae keinerlei Beziehungen bestehen und daß sie vielmehr dem Habitus nach an *Aegopordon*, einer Verwandten von *Jurinea* erinnert; weitere Merkmale, wie die des Involukrums, der Karpologie und der Pollenstruktur verweisen *Berardia* nach Auffassung dieser Autoren in die "Cynareae-Cardueae" und nicht in die Mutisieae.

Die Tribuszugehörigkeit dieses Taxons ist bis heute nicht zufriedenstellend gelöst; in einigen neueren Arbeiten (WAGENITZ 1964; DITTRICH 1977) wird *Berardia* wieder den Cardueae-Carduinae zugerechnet, oder sie ist einfach als Gattung unsicherer Stellung bei den Cardueae s. lat. wiederzufinden (BREMER 1994). Diese Unsicherheit in der Klassifizierung hat uns dazu bewogen, nochmals weiterführende Untersuchungen vorzunehmen, um dieses Problem endgültig zu lösen.

Material und Methoden

Untersuchte Belege (Auswahl): Die Untersuchungen wurden ausschließlich an Herbarmaterial des Conservatoire botanique de Genève [G] und dem Privatherbar des Autors [Ditr.] durchgeführt. Die Buchstaben nach der Herbarangabe bezeichnen den Verwendungszweck der Belege: A = anatomische, M = morphologische und P = palynologische Untersuchungen.

France, Isère, Le (P?) Férier, face sud-est du (M?) Neyrerel, 2575 m, 9. 8. 1945, Barbezat 332,4 [G], P. - France, Htes. Alpes, Mont Arouse, Août 1861, Blanc [G], M. - France, Htes. Alpes, Grand-Aréa, au nord de la Salle (Briançonnais), 2700 m, 7. 7. 1937, Becherer & Thommen [G], M. - France, Htes. Alpes, Embrun, Août 1909, Chabet [G], M. - France, Mont Aigille, 30. 7. 1848, Chabert [G], M, A. - Hautes Alpes, Arvieux, col de l'Izoard, 2600 - 2530 m, 7. 8. 1984, Charpin 1912 [G], M, A. - France, Alpes-de-Haute-Provence, Colmars, rte. St. Martin d'Etraunes-Comars, au-dessus du col, éboulis calcaro-marneux, 2250 - 2300 m, 11. 8. 1982, Charpin & Salanan, AC 17614 [G; Ditr. 1151], M. - France, Hautes Alpes, Ceillac, au-dessus du torrent du Vallar, éboulis, ca. 2600 m, 8. 8. 1984, Charpin 19141 [G], M. - Frankreich, dépt. Alpes Maritimes, Auron, Cime de las Donnass, auf feinem Kalk-Mergel, 2474 m, 4. 8. 1970, Ditr. 1293 [Ditr.], M. - France, Isère, Pelliss près Saint-Michel-les-Portes (Trièves), au Pas-de-la-Selle, dans les éboulis de Peyre Rouge, ca. 1800 m, VII. 1939, Milliat 1765 [G], M. - France, Htes. Alpes, col de Glaize, Pentas de détritiss au SW, 3. 8. 1928, Palézieux [G], M. - Fl. Gallica, Basse-Alpes, Aurent, Annot, Pierre Grosse, 14. 7. 1887, Reverchon & Derbez [G], M. - Parmi les débris rocaillieux, dépourvus de végétation, des plus hautes montagnes, Fonds, dans la vallée de Cervières, Août 1829, Sieber 97 [G], M. - in Alpiibus, herb. Ventenat [G], M.

Die Proben, die für morphologische, mikromorphologische und anatomische Untersuchungen bestimmt waren, wurden zunächst in mit dem Detergentium Extran neutral (Merck 7553) entspanntem Wasser unter Vakuum eingeweicht, in FAA fixiert und bis zum 70 % Alkohol hochgeführt. Die für mikromorphologische Untersuchungen im Rasterelektronenmikroskop bestimmten Proben wurden dann nach der Methode von GERSTBERGER & LEINS (1978) entwässert, anschließend nach der Peldri-Methode getrocknet und mit Gold bedampft. Die REM-Aufnahmen wurden mit dem CAMSCAN III des Conservatoire botanique durchgeführt.

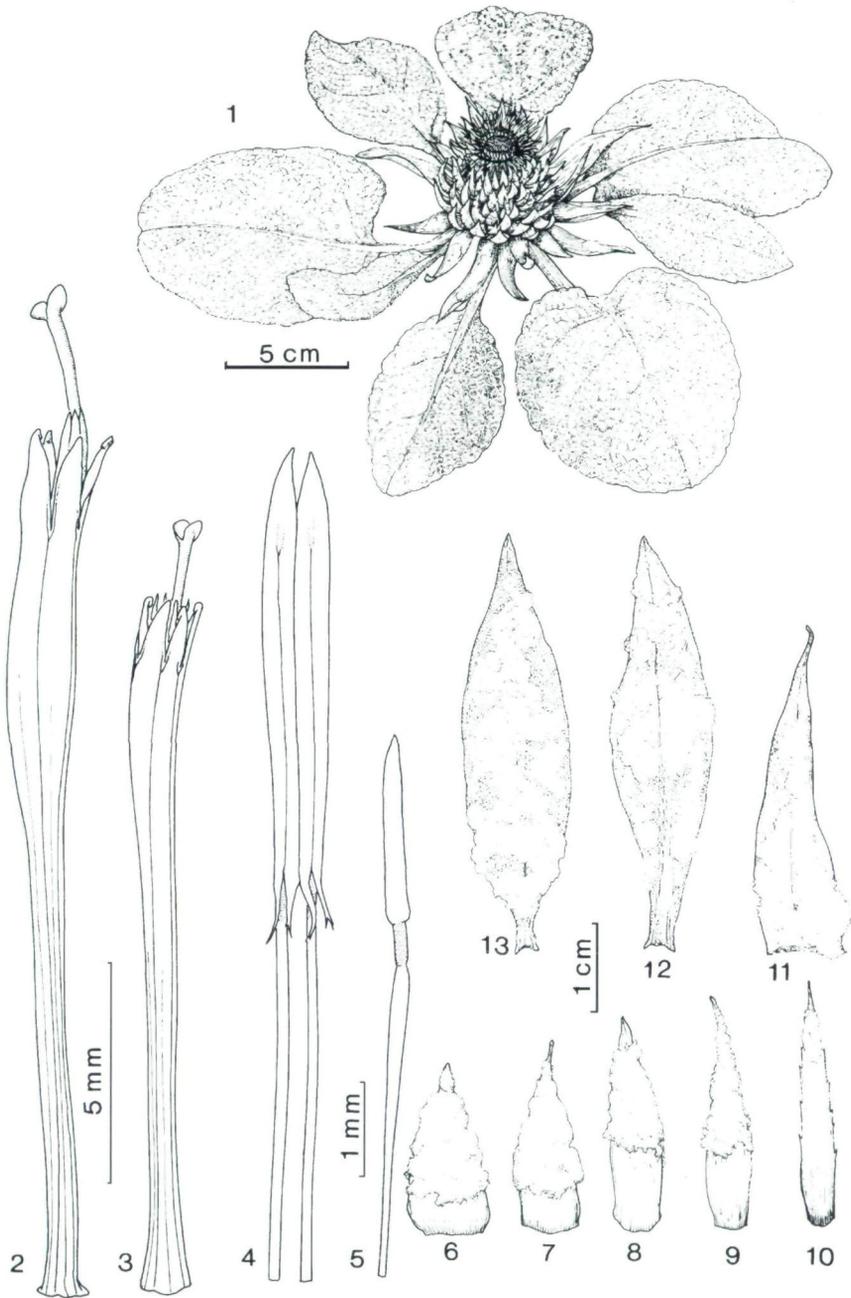


Abb. 1: *Berardia subacaulis*: (1) Habitus; (2) Blüte von der Köpfchenmitte (ohne Fruchtknoten); (3) Randblüte (ohne Fruchtknoten); (4) zwei Staubblätter einer zwittrigen Blüte; (5) Staminodium einer Randblüte; (6 - 10) Involukralblätter in aufsteigender Blattfolge; (11 - 13) subpetale Hochblätter.

Die Mikrotomschnitte wurden nach der üblichen Paraffinmethode angefertigt. Als Einbettungsmittel diente der Kunststoff Tissuemat (61° C); die 10 - 12 µm dicken Schnitte wurden mit Fast Green (JOHANSEN 1940) und Fuchsin angefärbt. Die Aufbereitung der Pollenkörner erfolgte nach der Azetolyse-Methode von ERDTMAN (1943) mit Essigsäureanhydrid und Schwefelsäure, um dann für die Verwendung im REM mit Gold bedampft zu werden; vor dem Bedampfungsprozeß wurden auf dem Objektträger mit einem feinen Skalpell einige "Schnitte" ausgeführt.

Beschreibung

Habitus (Abb. 1/1)

Es handelt sich um fast stengellose oder kurzstenglige (± 4 cm seltener bis zu 10 cm hohe), unverzweigte Rosettenpflanzen (Abb. 1) mit langer senkrechter Pfahlwurzel. Die dicke Lamina der ca. 5 (- 8) rundlich-eiförmigen bis elliptischen Rosettenblätter weist einen \pm ausgeprägten, herzförmigen Blattgrund und eine auffallende, netzartige Nervatur auf; seltener befindet sich unter der Blattfläche ein Fiederpaar; während die Oberseite der Lamina durch eine \pm dichte, spinnwebige, später verkahlende Behaarung graugrün erscheint, ist ihre Unterseite durch ihre filzartige, bleibende Behaarung als weißlich zu bezeichnen; die in ihren Ausmaßen stark variierende Blattfläche (in einigen Fällen bis zu 11 cm lang und ebenso breit) läuft in einem schmalen Saum, an den 3 - 5 cm langen, abgeflachten Stielen herab.

Köpfchen (Abb. 1/1 und 1/6-13)

Köpfchen sind heterogam, discoid, vielblütig (ca. 80 Blüten) und endständig. Die Involukren sind zur Blütezeit 30 - 35 mm hoch und breit eiförmig; die abstehenden, anhängsellosen Involukralblätter (Abb. 1/6-10) sind von blattartiger Konsistenz und den äußeren Seitenflächen des Köpfchenboden in 4- bis 5-zähligen Schrägzeilen inseriert. Die Basis des Involukrums wird meist von einer verschiedenen Anzahl unterschiedlich großer, meist länglich-lanzettlicher bis länglich-dreieckiger und undeutlich gestielter, wollig behaarter subcephaler Hochblätter umstanden (Abb. 1/11-13); die äußeren Involukralblätter sind dreieckig, die mittleren länglich, allmählich in eine nicht stechende Spitze auslaufend und die inneren linealisch-lanzettlich; die äußeren und mittleren Hüllblätter sind in der oberen Hälfte beidseitig grünlich und \pm dicht mit weißlichen, wolligen Haaren besetzt. Der flache, aus massivem Schwammparenchym bestehende Köpfchenboden weist eine 5-kantig-wabige Oberfläche auf, deren niedrige Säume an den Ecken in einfache Zähnen ausgezogen sind.

Blüten (Abb. 1/1- 5)

Wie oben erwähnt, sind die Köpfchen heterogam, und wir müssen zwischen in 1 - 2 Reihen angeordneten, funktionell weiblichen Randblüten (Abb. 1/3) und zahlreichen, zwittrigen, ebenfalls röhrenförmigen Scheibenblüten (Abb. 1/2) unterscheiden.

Die gelblich-weißen Korollen der Scheibenblüten sind fast aktinomorph, etwa 20 mm lang; davon entfallen 12 mm auf den an der Basis etwas trichterförmig erweiterten Tubus und 7 - 8 mm auf den basal schwach kampanulaten Limbus mit den 2 mm langen und basal 0,5 mm breiten, länglichen Kronzipfeln. Die Korollen werden von 10 Gefäßen durchzogen; die 5 starken Kommissuralnerven, die auch die Stamina ver-

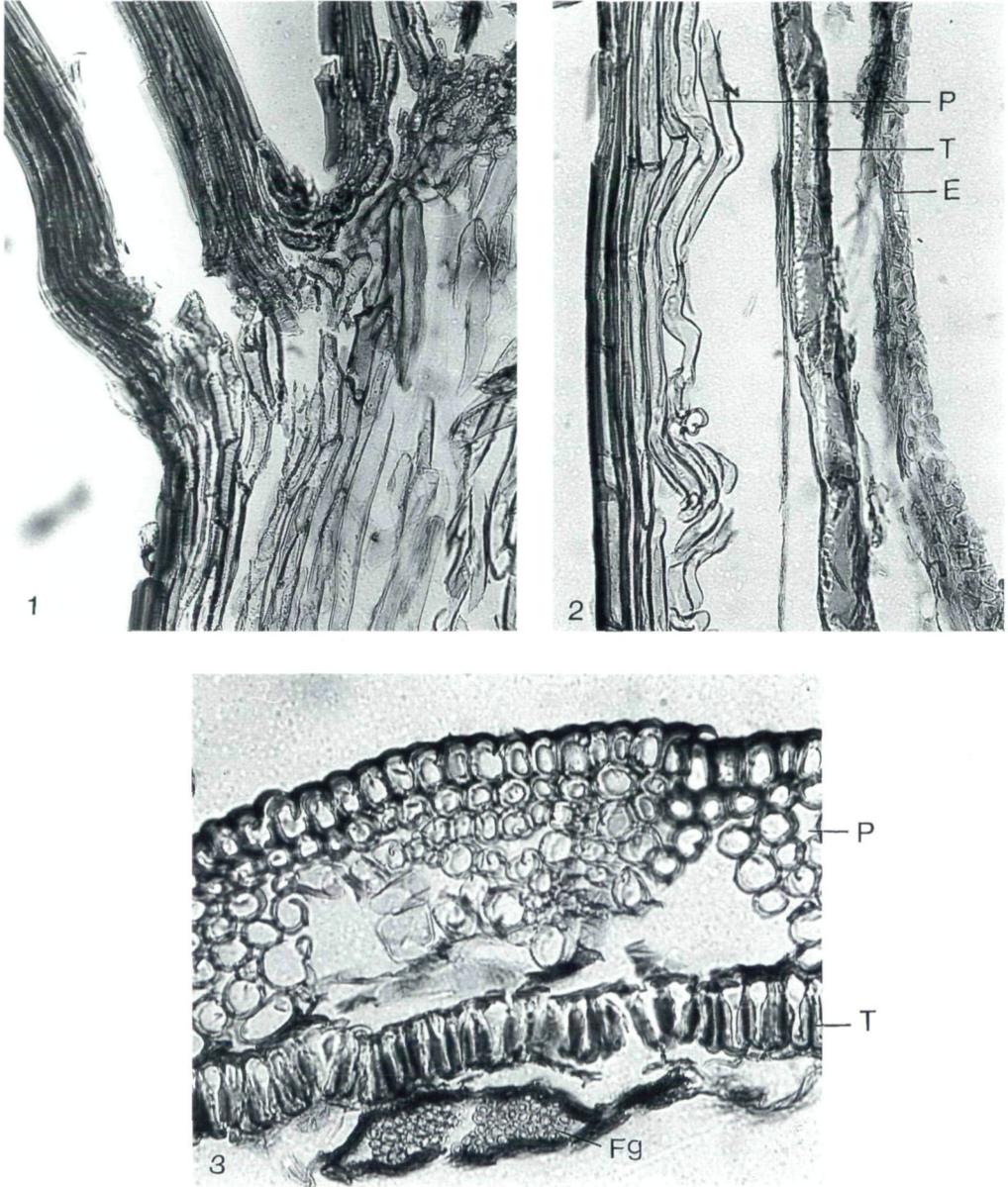


Abb. 2: *Berardia subacaulis*, Achäne: (1) Längsschnitt durch den apikalen Bereich; (2) Längsschnitt durch den mittleren Bereich; (3) Querschnitt (P: Perikarp, T: Testa, E: Endosperm, Fg: Funikulargefäß). - Abbildungsmaßstäbe: (1 - 2): 185 : 1, (3): 352 : 1.

sorgen, verlaufen bis zu den Kronzipfelbasen, wo sie sich aufspalten und an den Kronzipfelrändern bis in ihre Spitzen verlaufen. Die dazwischen liegenden 5 schwächeren Gefäße durchziehen den Tubus und etwa die halbe Länge des Limbus. Die schon zur Blütezeit die Korolle um einige Millimeter überragende Staubblatttröhre (Abb. 1/4)

erreicht eine Länge von etwa 10 mm: Die Staubbeutel werden ca. 6 mm lang und zeichnen sich am apikalen Ende durch 1 mm lange strohfarbene, schwertförmige Konnektivfortsätze und an der Basis durch 10, 1,5 mm lange, schwanzförmige, manchmal zweizipflige Antherenanhängsel aus; die bandförmigen, völlig glatten, 4 mm langen Filamente sind über ein 0,5 mm langes Antheropodium dem Konnektiv inseriert. Der Griffelschaft ist über seine gesamte Länge rundlich, glatt und unstrukturiert und endet in einer zwiebförmig verbreiterten Basis; die zylindrische, velourartig "behaarte" (obere, haarartig ausgezogene Epidermiszellenden) Griffelspitze erreicht eine Länge von ca. 1,5 mm, wovon 0,6 - 0,7 mm auf die zwei 0,4 mm breiten, an den Spitzen abgerundeten, spreizenden, nur außen velourartig "behaarten" und innen mit Papillen besetzten Ästen entfallen. An der Basis der Griffelspitze wird also weder eine ringförmige Gewebeerweiterung noch ein Kranz von Fegehaaren ausgebildet. Die randständigen Blüten (Abb. 1/3) verfügen ebenfalls über gelblich-weiße Korollen, die aber nur 15 mm lang werden; der basal nur unwesentlich erweiterte Tubus erreicht eine Länge von 10 mm und geht direkt in den basal nur unwesentlich erweiterten, 5 mm langen Limbus mit seinen 4 - 5, 1 mm langen und basal 0,5 mm breiten Kronzipfeln über. Die Innervation der Korolle ist mit der der inneren Blüten zu vergleichen, nur enden die Interkommisuralnerven schon auf halber Tubuslänge. Die Staubblatt-Röhre ist bis auf 4 - 5 freie Staminodien (Taf. 1, Abb. 5) reduziert worden, die sich je aus einer schwertförmigen, 1,5 - 2 mm langen und 0,2 mm breiten "Anthere" (wohl hauptsächlich Konnektiv) und einem ca. 4,0 mm langen bandförmigen, kahlen Filament zusammensetzen. Der Griffel entspricht \pm dem der Scheibenblüten.

Achänen

Morphologische Merkmale (Abb. 3/1)

Die länglichen Achänen sind 11 - 14 mm lang und 2 - 2,5/1,3 - 1,5 (Bm/Bt)¹ mm breit, einen elliptisch-vierkantigen Querschnitt bildend. Am apikalen Ende wird kein Krönchen ausgebildet, das Perikarp setzt sich ohne wahrnehmbare Einschnürung in die Pappusborsten fort; die apikale Perikarpplatte ist wie der ihr inserierte Pappus zur adaxialen Seite geneigt; das im Zentrum stehende Nektarium ist kurz kegelstumpfförmig. Das Perikarp weist eine strohfarbene, glatte, völlig kahle, \pm glänzende Oberfläche auf; die 10 Längsrippen treten nur undeutlich hervor. Die Ablösungsstelle weist eine flach-elliptische, etwas basal-lateral/adaxial bis basal orientierte Narbe auf; ihre etwas einwärtsgekrümmten Karpellränder sind ebenfalls unstrukturiert und stehen im Winkel von ca. 180° zueinander. Der Same wird von keiner palisadenförmigen sondern einer papierfeinen Testaepidermis umgeben; die Mediane des Embryos fällt mit der Transversalebene der Achäne zusammen. Der Pappus ist einfach und nicht abfallend; seine in der unteren Hälfte rauhen, darüber bebärteten, etwas rötlichen, in 3- bis 4-zähligen Schrägzeilen angeordneten Borsten sind einfach und \pm gleichlang (18 - 20 mm); der gesamte Pappus ist an seiner Basis entgegen dem Uhrzeigersinn meist stark tordiert.

Anatomische Merkmale (Abb. 2/1-3)

Der apikale Bereich des Perikarps (Abb. 2/1) ist nur unterhalb des Nektariums aus wenigen polyedrischen und unter dem Pappus aus länglichen, dickwandigen, getüpfelten Sklerenchymzellen aufgebaut. Das Perikarp im mittleren Bereich der Achäne (Abb. 2/2 - 3)

¹ Bm/Bt = Verhältnis von medianer zu transversaler Breite.

setzt sich aus einem interzellularen, 4 - 8 Zelllagen starken, subepidermalen, \pm parenchymatischen, langzelligem Mesokarpgewebe zusammen, dessen Zellen in Längsrichtung etwas tordiert sind, wodurch die Interzellularräume zustandekommen. Die Epidermis besteht lediglich aus langen, etwas lignifizierten und getüpfelten Zellen. Die Perikarpbasis besteht aus einem Gewebe, das, besonders im inneren Bereich, durch ein weitlumiges Interzellularsystem gekennzeichnet ist; die Epidermiszellen verkürzen sich zur Abbruchstelle hin und weisen wesentlich dickere und stärker lignifizierte Zellwände auf. Das Ablösungsgewebe besteht aus einem wenigzelligen Schwammparenchym.

Der Pappus ist einfach, seine Borsten sind in 3- bis 4-zähligen Schrägzeilen, der gesamten, nach außen abfallenden Fläche zwischen apikalem Achänenrand und der Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre inseriert; zwischen dem apikalen Rand und den äußeren Borsten ist kein deutlicher Absatz zu erkennen. Während das Gewebe der Pappusborsten ausschließlich aus langgestreckten Sklerenchzellen besteht, wird das des oberen Perikarpbereichs vorwiegend aus polyedrischen Zellen aufgebaut.

Der Same: Bei den Zellen der Testaepidermis (Abb. 2/2 - 3) werden lediglich die inneren Tangential- und die Radialwände schwach verdickt und verholzt; die Wandablagerungen letzterer laufen nach außen zipfelartig aus. Nur im Chalazabereich sind die Radial- und die Tangentialwände von gleicher Länge und die Wandablagerungen erscheinen, wie bei den Querschnitten im mittleren Achänenbereich U-förmig (Abb. 2/3); auch auf der abaxialen Funikulusseite und an der ehemaligen Integumentspitze verkürzen sich die Zellwände und erscheinen deshalb U-förmig. Vom übrigen Testagewebe verbleiben lediglich Reste im Mikropylarbereich. Auch vom Endosperm ist nach der Entwicklung des Embryos nur noch ein 1 bis 2 Zelllagen starker Gewebesack festzustellen, der im Bereich der Mikropyle mehrzellig ist. Das Hilum ist lateral/adaxial orientiert. Der Funikulus ist relativ lang.

Leitbündelverlauf der Achäne: Wie auch auf den Köpfchenböden zu erkennen ist, wird jede Achäne von einem zentralen Gefäßstrang innerviert, von dem zunächst 3 Gefäße, 1 abaxial-medianes und zwei laterale und etwas darüber nochmals 2 laterale abzweigen, die das abaxiale Karpell versorgen. Auf der Höhe des adaxialen Karpellrandes zweigen ca. 4 - 5 (davon 1 median-adaxiales) weitere Gefäße vom zentralen Gefäß ab. Etwas oberhalb der Mikropyle trennen sich 2 weitere, laterale Sekundärgefäße, Reste eines inneren Kreises von Gynoeceumgefäßen ab, die, im Gegensatz zu den ca. 8-10 vorher abgezweigten, mehr randlich verlaufenden Karpellgefäßen, in der inneren Hälfte des Mesokarps und zwar in der Transversalebene apikalwärts verlaufen. Das im Querschnitt rundliche Zentralgefäß tritt nun in den Funikulus ein (Taf. 2, Abb. 3, Fg) und verläuft unverzweigt bis in die Integumentspitze. Am apikalen Ende, unterhalb des Pappus biegen die randlichen Perikarpgefäße in Richtung Nektarium um; von hier aus verlaufen sie, ohne durch ein Ringgefäß miteinander zu kommunizieren, bis unter die Narbe der Kron-Staubblatt-Röhre; während von den beiden medianen Perikarpgefäßen die zwei medianen Griffeläste abzweigen, werden die beiden Gynoeceumgefäße zu transversalen Griffelgefäßen, die jedoch nicht bis in die Ästespitzen hineinreichen.

Pollenmorphologie (Abb. 3/2-4; Abb. 4/1-4)

Die Pollenkörner weisen von Pol zu Pol eine Länge von 39,4 μm und einen äquatorialen Durchmesser von 33,3 μm auf (Abb. 4/1 - 4); der sich daraus ergebende Pollenindex

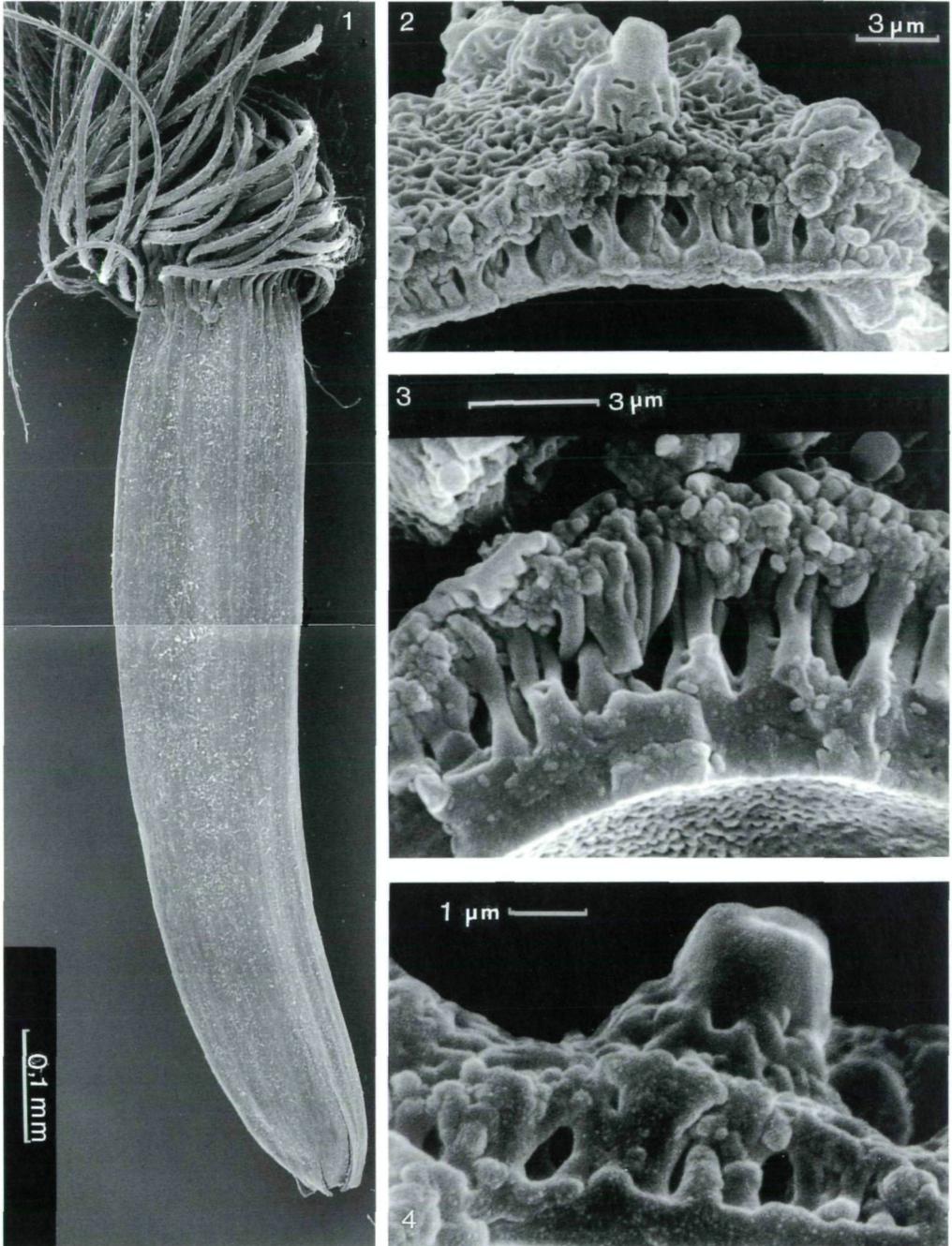


Abb. 3: *Berardia subacaulis*: (1) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Achäne (leg. Sieber 97); (2 - 4) Schnitte durch Pollenkörner im Polbereich (2, 3) und im Äquatorialbereich (4) (leg. Barbezat 332,4).

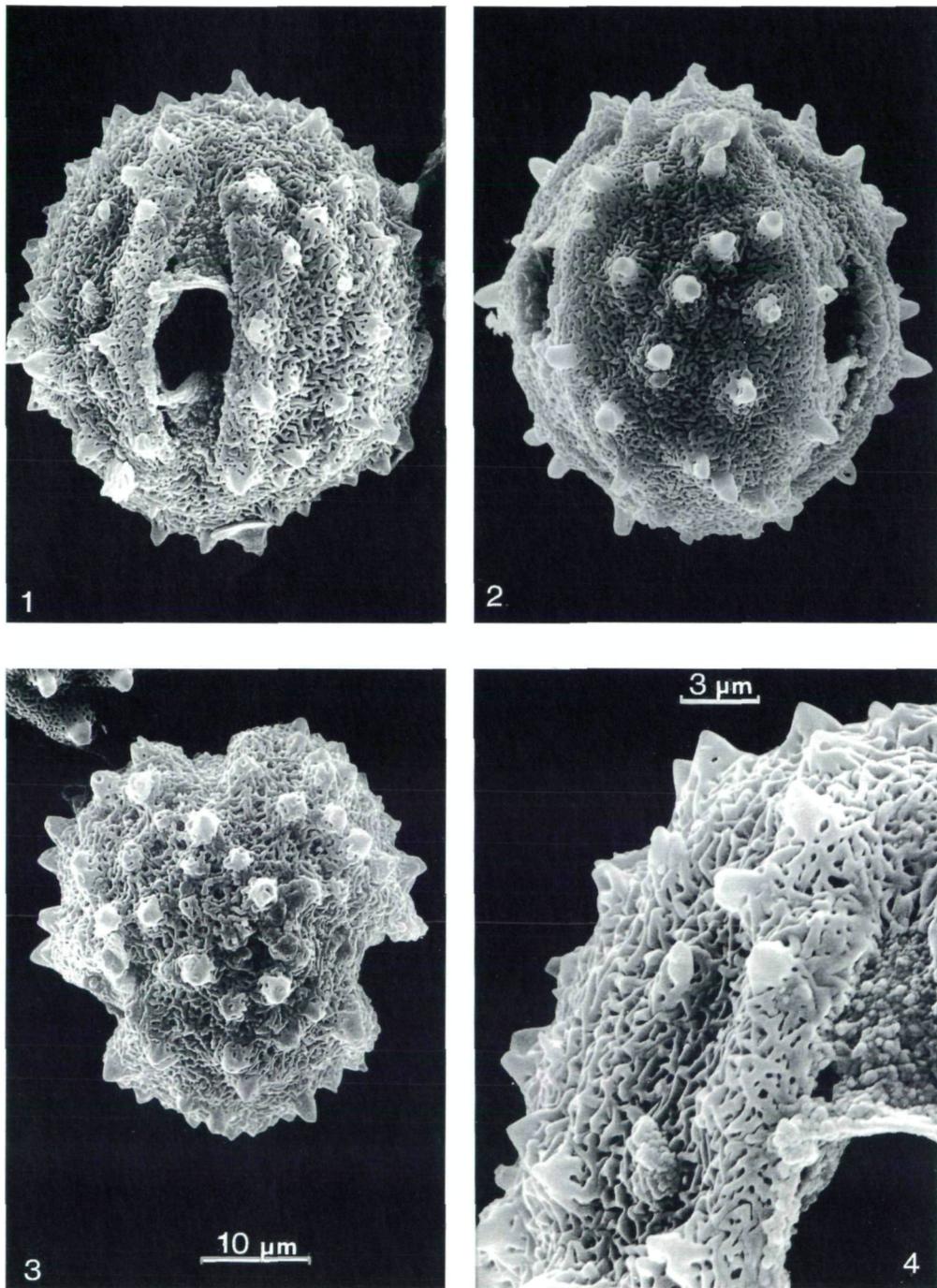


Abb. 4: *Berardia subacaulis*, Pollenkörner: (1 - 2) Äquatorialansicht; (3) Polansicht; (4) Ausschnitt aus dem Sporoderm, die reticulate Struktur des Tectums zeigend (leg. Barbezat 332,4). - Abbildungsmaßstab (1) und (2) wie (3).

beträgt 1,18, was nach der Terminologie von ERDTMAN (1946) als subprolat zu bezeichnen ist. Die drei meridional verlaufenden Falten (colpi) erreichen eine Länge von 28 μm und eine Breite von 8 μm . Die Ausmaße der Poren sind relativ variabel. Das Sporoderm ist echinat; die ca. 3,5 μm langen Stacheln setzen sich aus einer perforierten, kegeltstumpfförmigen Basis und einem kompakten, warzenförmigen bis länglich-warzenförmigen Abschnitt zusammen (Abb. 3/2 - 3), der am oberen Ende perforiert sein kann. Das Tectum (SKVARLA et al. 1977) ist reticulat und durch verschieden große, rundliche bis dreieckige Perforationen gekennzeichnet (Abb. 4/4). "Schnitte" zeigen eine ca. 2,6 μm starke Endexine (Nexine 1 - 2), auf der, dicht angeordnet, 1- bis 2-fach verzweigte Columellae (Bacula) stehen; im Polbereich sind diese am längsten (3,75 μm) (Abb. 3/3) und \pm kurz über ihrer Basis in 2 - 3 Äste gegabelt, die sich jeweils an ihren Enden nochmals, jedoch in kurze, das Tectum tragende Äste aufgabeln. Weiter äquatorialwärts werden die Columellae kürzer, ihre Zusammensetzung aus Säulchen 2. Ordnung bleibt erkennbar, eine Teilung unterbleibt jedoch (Abb. 3/4). Am Äquatorialbereich erreichen die dick erscheinenden und unstrukturierten Columellae nur noch eine Länge von etwa 1,25 μm . Das Tectum besteht aus einer einfachen, perforierten Schicht unter der sich unregelmäßig angeordnete, kugelförmige Körper befinden.

Chromosomenzahl: $2n = 36$ (FAVARGER 1959).

Diskussion

Wie in der Einleitung erwähnt wurde, versuchten frühere Botaniker *Berardia* in die folgenden Tribus zu stellen: Carlineae, Mutisieae (Gochnatiinae) und Cardueae.

VILLARS selbst glaubte, daß *Berardia* wegen des ähnlichen, wabenförmigen Köpfbodens mit *Onopordon* verwandt sei. Dieses Merkmal ist jedoch für die Klassifizierung ungeeignet, da es sowohl bei den Carlineae (z.B. *Tugarinovia*) als auch bei den Mutisieae (bei zahlreichen Gattungen) und den Cardueae (z.B. *Myopordon*) anzutreffen ist. Später wurde angenommen, daß *Berardia* in die Nähe einiger Cardueae-Gattungen wie *Jurinea*, *Saussurea* und *Aegopordon* zu stellen sei.

Im Anschluß an die folgende Zusammenstellung der für die Tribuszuordnung wichtigsten Merkmale soll dann geprüft werden, in welcher der drei Tribus *Berardia* ihre natürlichste Stellung hat: \pm stengellose Rosettenpflanze mit einem endständigen discoiden, heterogamen Köpfboden, Blüten aktinomorph, Korollen röhrenförmig und undeutlich in Limbus und Tubus gegliedert und dieser basal nicht erweitert. Staubblätter mit lang geschwänzten, basal gegabelten Antherenanhängseln und völlig kahlen Filamenten. Achänen länglich-walzlich, kahl, Ablösungsstelle basal mit zentraler Innervation, ohne Krönchen, Perikarp im apikalen Bereich ohne Absatz in die mehrreihig angeordneten, gleichlangen, rauhen, tordierten Pappusborsten übergehend; Perikarp mehrschichtig, mit 10 peripheren und 2 transversalen, im Inneren des Mesokarps gelegenen Gynoeceumgefäßen, ohne apikales Ringgefäß und ohne Sekretionskanäle; Testaepidermis mit verdickten und verholzten Innen- und Seitenwänden, einen U-förmigen Querschnitt bildend.

Was zunächst den Habitus und das Aussehen des Köpfbodens angeht, so sehen BRIQUET & CAVILLIER (1931) darin einen Hinweis, daß *Berardia Aegopordon*, einer nach BRIQUET angeblich mit *Jurinea* verwandten Gattung, nahesteht. Derartige Rosetten-

pflanzen treten jedoch in den 3 Tribus derartig häufig auf, daß daraus keine verwandtschaftlichen Beziehungen abgeleitet werden können; in diesem Zusammenhang sei an die Bemerkung GRAU'S (1980), erinnert, der auf den Habitus von *Pachylaena* (Mutisieae) hinweist, einer Rosettenpflanze deren Köpfchen mit ihren subcephalen Hochblättern und deren Involukralblättern wesentlich mehr an *Berardia* erinnert als an das von *Aegopordon*.

Wie verhält es sich nun mit den Blütenmerkmalen? Aktinomorphe Blüten mit nur undeutlich in Limbus und Tubus gegliederten und basal nicht erweiterten Korollen kommen bei den Cardueae nicht vor, sind aber sowohl bei den Mutisieae (Gochnatiinae) als auch bei den Carlineae fast stets anzutreffen. Einen weiteren Merkmalkomplex stellt der Griffel dar: den kurzen, an den Spitzen abgerundeten, im Querschnitt halbkreisförmigen und außen nur kurz velourartig "behaarten" 2 Griffelästen von *Berardia* stehen längliche, im Querschnitt abgeflachte Griffeläste der Cardueae gegenüber, an deren Basis ein meist deutlich entwickelter, mit Fegehaaren bestandener Gewebering ausgebildet wird. Griffelspitzen wie sie bei *Berardia* anzutreffen sind, sind typisch für die Mutisieae und die Carlineae. Die fehlende Pilosität bzw. Papillosität der Filamente von *Berardia*, die ja BRIQUET & CAVILLIER (1931) dazu veranlaßte, *Berardia* in die Nähe von *Jurinea* bzw. *Saussurea* zu stellen, ist wie die Beschaffenheit des Blütenbodens ein unbrauchbares Tribusmerkmal, da es sowohl bei zahlreichen Cardueae-Gattungen, die mit *Berardia* wirklich keine Beziehungen haben, als auch bei den anderen in Frage kommenden Tribus anzutreffen ist. Die Kahlheit der Filamente war ja auch für CASSINI (1827) ein Grund *Berardia* (*Arction*) in die Carlineae zu stellen.

Für die Klassifizierung von Taxa auf Tribusebene haben sich sowohl morphologische wie auch anatomische Fruchtmerkmale als von großem Nutzen erwiesen. Zwei der wichtigsten Differenzierungsmerkmale zwischen Cardueae und Carlineae sind die morphologische Beschaffenheit des apikalen Achänenendes sowie die Behaarung der Achänen: Bei den Cardueae ist zwischen dem apikalen Perikarprand und der Fläche, auf dem der Pappus inseriert ist, eine \pm breite, ringförmige Fläche, die Apikalplatte, feststellbar; häufig kommt es durch eine Verjüngung unterhalb des apikalen, oft gezähnelten Perikarprandes zu einer Krönchenbildung. Eine solche Apikalplatte oder Krönchenbildung fehlt sowohl bei *Berardia* als auch bei den Carlineae (ausführliche morphologisch-karpo-logische Untersuchungen an Mutisieae liegen bisher nicht vor). Die fehlende Behaarung der *Berardia*-Achänen spräche dagegen nicht gegen eine Einordnung dieser Gattung in die Cardueae, aber gegen eine Zugehörigkeit zu den Carlineae, deren Früchte dicht mit Zwillingshaaren besetzt sind (einzige Ausnahme *Hirtellina*); bei den Mutisieae (Gochnatiinae) sind die Früchte der meisten Gattungen behaart: HOFFMANN (1890 - 94) und HESS (1938) wiesen für die Mutisieae sowohl 3-zellige als auch Zwillingshaare und LAVIALLE (1912) noch einzellige Trichome und Drüsenhaare nach. Anatomische Achänenmerkmale, besonders die Innervation, geben weitere Hinweise für die Klassifizierung von *Berardia*: Während die Achänen der Cardueae von 4 und die der Carlineae von 5 bzw. 10 Gefäßen versorgt werden, mündet in die *Berardia*-Achäne wie bei vielen Mutisieae (CARLQUIST 1957, 1961) ein einziges Gefäß ein; von letzterem zweigen bei *Berardia*, wie auch bei einigen Mutisieae (Gochnatiinae z.B. *Quelchia*) 10 laterale Perikarpgefäße und 2 transversale, im Inneren des Mesokarps verlaufende Gynoezeumgefäße ab (vgl. CARLQUIST 1957), die am apikalen Achänenende direkt (ohne horizontales Ringgefäß) in die Korolle einmünden. Von den zwei medianen

Perikarpgefäßen zweigen die beiden dorsiventralen Stylargefäße ab, die zusammen mit den zwei Gynoeceumbündeln den Griffel versorgen; ein derartiger Leitbündelverlauf ist von den Cardueae und den Carlineae nicht bekannt, wurde jedoch bei den Mutisieae nachgewiesen (CARLQUIST 1957).

Interessant ist weiterhin die Übereinstimmung im Bau der Testaepidermis von *Berardia*, die von GRAU (1980) auch bei einigen Gattungen der Mutisieen ermittelt und als *Gochnatia*-Typ bezeichnet wurde. Auch BRIQUET kannte schon die Zellform der Testaepidermis von *Berardia*, aber leider waren zu der Zeit die karpologischen Kenntnisse bei den in Frage kommenden Tribus noch zu lückenhaft, um Vergleiche ziehen zu können. Heute wissen wir, daß die Epidermiszellen der Testa bei den Cardueae ein palisadenförmiges Aussehen aufweisen; dabei sind in den meisten Fällen die Radialwände so lang oder wesentlich länger als die Tangentialwände und als einzige verdickt und verholzt. Bei *Saussurea* und *Jurinea* allein können auch die Tangentialwände schwach verdickt sein. Eine palisadenförmige Testaepidermis tritt weder bei den Carlineae noch bei den Mutisieae auf. Eine Testa vom *Gochnatia*-Typ, wie sie bei *Berardia* anzutreffen ist, konnten wir außerdem bei den den Mutisieen nahestehenden Carlineen-Gattungen *Hirtellina* und *Staelina* ermitteln.

Durch Pollenmerkmale läßt sich, wie GRAU (1980) richtig hervorhebt, die Tribuszugehörigkeit von *Berardia* bis jetzt nicht eindeutig festlegen. Sowohl die Skulptur als auch der Aufbau des Sporoderms ist, wie wir feststellen konnten, identisch mit dem von *Warionia*. Die Übereinstimmung der Exinestruktur von *Berardia*, *Cirsium*, *Saussurea* und der Mutisieae *Erythrocephalum* (vgl. CABRERA 1977) ist zweifelhaft, haben doch *Cirsium* und *Erythrocephalum* eine doppelte äußere Stäbchenschicht (2 Lagen tegillarer Pila) und nach außen unverzweigte Bacula (so auch bei *Saussurea*, vgl. STIX 1957).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Merkmale Habitus, kahler Blütenboden, schwanzförmige Antherenanhängsel, kahle Filamente sowohl bei den Cardueae, als auch bei den Carlineae und den Mutisieae anzutreffen sind und somit als Differenzierungsmerkmale auf Tribusebene ausscheiden.

Gegen eine Stellung von *Berardia* in den Cardueae sprechen vor allem die aktinomorphen Blüten mit den nahezu ungegliederten Korollen, der Bau der Griffelspitze, das apikale Achänenende mit der randlichen Pappusinsertion (Fehlen einer Apikalplatte), der Leitbündelverlauf in der Frucht (zentrale Innervation, ein Paar transversaler Gynoeceumgefäße, fehlendes Ringgefäß), sowie die Form der Testaepidermiszellen.

Eine Einordnung von *Berardia* in die Carlineae erscheint in erster Linie durch folgende Merkmale als unwahrscheinlich: die fehlende Achänenbehaarung, die zahlreichen, rauhen, 3-reihig angeordneten, tordierten Pappusborsten, die zentrale Innervation der Achänen, das Fehlen des horizontalen Ringgefäßes, das Vorhandensein zweier Gynoeceumgefäße und das mehrschichtige Perikarp reifer Früchte.

Somit verbleibt uns, wie vorher auch für HOFFMANN, die einzige Möglichkeit *Berardia* den Mutisieae (Subtribus Gochnatiinae) zuzurechnen. Dafür sprechen, wie oben schon ausgeführt, hauptsächlich der Blütenbau als auch morphologische und anatomische Achänen- und Pappusmerkmale (zentrale Innervation, Gynoeceumgefäßpaar, Testaepidermis).

Literatur

- BENTHAM, G., HOOKER, J.D. 1873: *Berardia* VILL. – Genera plantarum 2/1: 474. – London: Lovell Reeve & Co.
- BRIQUET J., CAVILLIER, F. 1931: *Berardia*. – E. Burnat, Flore des Alpes maritimes, 7: 235 - 244. – Genève, Basel, Lyon: Selbstverlag.
- CABRERA, A. 1977: Mutisieae - systematic review - In: HEYWOOD, V. H., HARBORNE, J.B., TURNER, B.L. (ed.): The biology and chemistry of the Compositae. – London, New York, San Francisco: Academic press.
- CARLQUIST, S. 1957: Anatomy of Guayana Mutisieae. – Mem. New York Bot. Gard. 9: 441 - 476.
- CARLQUIST, S. 1961: Comparative Plant Anatomy. – New York, Chicago, San Francisco, Toronto, London: Holt, Rinehart and Winston.
- CASSINI, H. 1827: *Arction*. – In: CUVIER, F. (ed.): Dictionnaire des sciences naturelles 50: 443 - 444. – Strasbourg: Levrault
- CANDOLLE, A.P. DE 1838: *Arctium* DALECH. – Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, Vol. 6. – Paris: Treuttel & Würtz.
- DALÉCHAMPS, J. 1586: Historia generalis plantarum, Vol. 2. – Lyon: Gulielmum Rouillium.
- DITTRICH, M. 1977: Cynareae - systematic review - In HEYWOOD, V. H., HARBORNE, J.B., TURNER, B.L. (ed.): The biology and chemistry of the Compositae. – London, New York, San Francisco: Academic Press.
- ERDTMAN, G. 1943: An introduction to pollen analysis. – Waltham: Chronica Botanical Company.
- ERDTMAN, G. 1946: Pollenmorphology and plant taxonomy VI. On pollen and spore formulae. – Svensk Bot. Tidskr. 40: 70 - 76.
- GERSTBERGER, P., LEINS, P. 1978: Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 91: 381 - 387.
- GESSNER, J. 1795 - 1804: Tabulae phytographicae. – Zürich: C.S. Schinz.
- GRAU, J. 1980: Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung. – Mitt. Bot. Staatssamml. München 16: 269 - 332.
- FAVARGER, C. 1959: Notes de caryologie alpine. III. – Bull. Soc. Neuchâteloise, Sci. Nat. 82: 255 - 294.
- HESS, R. 1938: Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen. – Bot. Jahrb. Syst. 68: 435 - 496.
- HOFFMANN, O. 1890-94: Compositae - In: ENGLER, A. (ed.): Engler, A. und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien IV/5: 87 - 387. Leipzig: Engelmann.
- JOHANSEN, D.A. 1940: Plant microtechnique. – New York, London: McGraw-Hill Publisher.
- LAMARCK, J. B. DE 1778: *Arction*. – Flore française 2: 70. – Paris: Imprimerie Royale.
- LAVIALLE, P. (1912): Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. – Ann. Sci. Nat. Bot., Sér.9, 15: 39 - 151.
- LINNÉ, C. (1753): Species plantarum - Holmiae: Salvius.
- SKVARLA, J.J., TURNER, B.L., PATEL, V.C., TOMB, A.S. 1977: Pollenmorphology in the Compositae and in morphological related families. – In: HEYWOOD, V.H., HARBORNE, J.B., TURNER, B.L. (ed.): The biology and chemistry of the Compositae. – London, New York, San Francisco: Academic Press.

- STIX, E. (1960): Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. *Grana Palynol.* 2: 41 - 104.
- VILLARS, D. (1779): *Prospectus de l'histoire des plantes de Dauphiné.* -Paris: Imprimerie Royale.
- VILLARS, D. (1789). *Histoire des plantes de Dauphiné*, Vol. 3. – Lyon: Perisse.
- WAGENITZ, G. (1964): Campanulatae. – In: MELCHIOR, H.: *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, 12. Auflage, Bd. 2: 478 - 497. – Berlin-Nikolassee: Gebr. Bornträger.