

Die Karpologie der asiatischen *Schefflera*-Sippen (Araliaceae)

A.I. Konstantinova & A.P. Suchorukow*

Zusammenfassung

Die 38 untersuchten asiatischen Sippen der Gattung *Schefflera* s.l. wurden in 10 karpologische Gruppen unterteilt. Die *Agalma*-Gruppe erscheint von den übrigen Sippen der Gattung karpologisch gut isoliert. Die *Heptapleurum*-Gruppe schliesst 3 verschiedenartige karpologische Typen ein. Die Fruchtstruktur von *S. pueckleri* (≡ *Tupidanthus calyptratus*) ist ähnlich der von *S. subintegra* (≡ *Scheffleropsis subintegra*) und bestätigt ihre nahe verwandschaftliche Beziehung. Die beiden Sippen unterscheiden sich karpologisch von den anderen *Schefflera*-Arten. Erhebliche Unterschiede im Bau der Früchte sprechen dafür, dass die asiatischen *Schefflera*-Arten eine polyphyletische Gruppe sind.

Abstract

The 38 studied Asian species of the genus *Schefflera* s.l. were divided into 10 carpological groups. The *Agalma* group appears to be rather isolated from other species of the genus. The *Heptapleurum* group comprises 3 distinct carpological groups. *S. pueckleri* (≡ *Tupidanthus calyptratus*) shows similarities in fruit structure with *S. subintegra* (≡ *Scheffleropsis subintegra*), which supports their close relationship. Both taxa differ distinctly from the other species of *Schefflera*. Both taxa differ distinctly from the other species of *Schefflera*. From the carpological point of view, the Asian *Schefflera* clade seems to be an aggregate group.

Einleitung

Die in der Familie Araliaceae artenreichste Gattung *Schefflera* s.l. ist weltweit in den subtropischen und tropischen Regionen verbreitet. Ihre Vertreter besitzen äusserst heterogene Merkmale im vegetativen und reproduktiven Bereich. Der Umfang von *Schefflera* ist bis jetzt nicht endgültig festgelegt. Seit HARMS (1898), der die früher als selbständig betrachteten Gattungen *Agalma* MIQ. in die Sekt. *Euschefflera* bzw. *Brassaia* ENDL. in die neue Sekt. *Cephaloschefflera* HARMS einbezogen hatte, begann die kontinuierliche Vergrößerung der Artenzahl von *Schefflera*. In den letzten Jahrzehnten ist sie drastisch gestiegen: von nur 200 (WILLIS 1973) oder 400 (OSKOLSKI 1994) über 582 (FRODIN & GOVAERTS 2003), 650–700 (LOWRY 1989) bis zu 900 (FRODIN 1995) und sogar 1100 (SHANG & LOWRY 2007). Damit sind in dieser Gattung die überwiegende Mehrheit aller Vertreter der Familie Araliaceae [ca. 1412 Arten: FRODIN & GOVAERTS (2003) oder 1600: PLUNKETT & al. (2005)]. Das wurde durch den Einschluss einiger ursprünglich separierten Gattungen verursacht (*Didymopanax* DECNE. & PLANCH., *Dizygotheca* N.E. BR., *Plerandra* A. GRAY, *Scheffleropsis* RIDL., *Tupidanthus* HOOK. f. & THOMS., u.a.). Diese seit Ende des vorigen Jahrhunderts weithin akzeptierte Betrachtung von *Schefflera* sensu lato konnte aber die verwandschaftlichen Beziehungen nicht auf-

* Alexandra I. Konstantinova, Alexander P. Suchorukow (Sukhorukov), Dept. Higher Plants, Biological Faculty, Moscow Lomonosov State University, Vorobyovy Gory, 119992, Moscow, Russia. – al-konst@mail.ru; suchor@mail.ru, ryba4@yandex.ru

klären. Bei solch einem vereinfachten Zugang, der eine Illusion der Monophylie schafft, hätte die Gattung *Schefflera* alle Araliaceae-Vertreter mit fingerig-zusammengesetzten Blättern vereinigt.

Die molekularsystematischen Angaben zeugen jedoch von der Polyphyly der Gattung (WEN & al. 2001; PLUNKETT & al. 2004a; LOWRY & al. 2004), sodass die Tendenz zu ihrer Erweiterung nicht als zweckmäßig erscheint (PLUNKETT & al. 2005). In dieser Arbeit legte FRODIN auch eine neue, morphologisch begründete *Schefflera*-Klassifikation vor. Er benutzte spezielle subgenerische Gruppen (sine stat. taxon.), die wir hier weiter verwenden und in Grossbuchstaben schreiben: „AGALMA“, etc. Jede Gruppe wurde außerdem in kleinere Bestandteile unterteilt (z.B. „AGALMA-Agalma“, „AGALMA-Glummea“). Die Gattung wurde in fünf große, chorologisch gut umrissene Verwandtschaftsgruppen eingeteilt (PLUNKETT & al. 2005).

Die asiatische *Schefflera*-Gruppe umfasst nach PLUNKETT & al. (2005) Sippen, die in den Tropen und Subtropen Asiens bis Australien (Nord-Queensland) verbreitet sind und entspricht (sensu FRODIN) den subgenerischen Gruppen „AGALMA“, „PARAPANAX“ und den Vertretern der morphologisch und geographisch heterogenen Gruppe „SCIODAPHYLLUM“. Diese Klade gilt als Teil von ‚Asian Palmate group Araliaceae‘ und ist wohl eine der umfangreichsten (rund 200–300 Sippen) Phylen, die außer *Schefflera* s.str. fünf früher abgetrennte Gattungen einschliesst (*Scheffleropsis*, *Brassaia*, *Agalma*, *Heptapleurum* und *Tupidanthus*).

Systematisch wichtige anwendbare morphologische Merkmale

Unter den vegetativen Merkmalen wird häufig der Gesamthabitus und die Behaarung verschiedener Pflanzenteile oder Blattmerkmale verwendet (NGOC-SANH, 1975a, b; SHANG 1984). Im reproduktiven Bereich ergeben sich Unterschiede bei folgenden Merkmalen: Blütenstandsstruktur, Vorhandensein von Gelenkverbindung auf dem Blütenstiel oder Kalyptra bei einigen Sippen (bei *Tupidanthus*, *Plerandra*, *Scheffleropsis*), Staubblattbau (bei der Gattung *Dizygotheca*), Fruchtblattanzahl, Griffel/Narben-Bereich, sowie auch Form und Farbe der Frucht (LI 1942; GRUSHVITSKY & al. 1971; SHANG & LOWRY 2007). Einige davon sind gute Merkmale zur Bestimmung der Pflanzen in situ, sollten aber nach PLUNKETT & al. (2005) zur Aufklärung der phylogenetischen Beziehungen nicht verwendet werden, da sie variabel, evolutionsgeschichtlich parallel entstanden und daher schlecht geeignet für Überlegungen zur Phylogenie sind.

Die karpologischen Merkmale erweisen sich derzeit als ungenügend erforscht, insbesondere für die Fruchtanatomie gibt es nur vereinzelte Daten (EYDE & TSENG 1971; ROTH 1977). Bekanntlich spielen die karpologischen Merkmale traditionell eine wichtige Rolle in der Phylogenie der zu den Araliaceae nahe verwandten Familie Apiaceae (KOZO-POLYANSKY 1916, 1938; TAMAMSHYAN 1945; ALEXANDROV & KLIMOCKINA 1947; SHIBAKINA 1984, 1988; KONSTANTINOVA & YEMBATUROVA 2002, KONSTANTINOVA 2008a).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Aufklärung der morphologischen und anatomischen Besonderheiten des Fruchtbaus von asiatischen *Schefflera*-Sippen und der Versuch einer Einschätzung des Wertes dieser Merkmale für die Systematik und Phylogenie der Gattung.

Material und Methode

Die Früchte von 38 *Schefflera*-Sippen wurden vergleichend untersucht. Das Herbarmaterial wurde von KUN, LE, C (Akronyme nach <http://www.nybg.org/bsci/ih/>) erhalten oder von Herrn Dr. G.M. Plunkett und A.A. Oskolski bereitgestellt.

Vor dem Schneiden wurde das Material im Gemisch Wasser-Glycerol-Ethylalkohol (1:1:1) für einige Tagen eingeweicht. Die Quer- und Längsschnitte wurden mit Hand oder Mikrotom vorgenommen. Histologische Nachweise (Lignifizierung der Zellwände, etc.) wurden nach den üblichen Methoden (PROSINA 1960; BARYKINA & al. 2000) durchgeführt. Für die Beschreibung der Struktur wurden Querschnitte durch die Fruchtmittel verwendet. Aufnahmen des Fruchtbaus wurden den Rasterelektronenmikroskopen CamScan S-2 und Jeol JSM-6380 vorgenommen.

Ergebnisse

Der Fruchtbau von *Schefflera*

Die Frucht von *Schefflera* ist ein unterständiges oligomeres Pyrenarium und erscheint in der Regel sphäroidal. In ihrem oberen Teil ist ein Stylopodium vorhanden. Die Narben sind trichterförmig, entsprechen in ihrer Anzahl der der Karpelle, sitzen auf einem kurzen Griffel oder an einzelnen, freien oder in verschiedenem Ausmaß verwachsenen Stylopidien, ab und zu auch unmittelbar am Stylopodium.

Im anatomischen Frucht-Querschnitt sind drei Zonen zu erkennen. Die äusserste Schicht (Exokarp) ist einschichtig. Da die Frucht aus einem unterständigen Fruchtknoten entsteht, ist das Mesokarp in zwei Bereiche einzuteilen. Die Zellen des äusseren Bereichs, die vom Blütentubus gebildet werden, erweisen sich öfters kleiner als die des inneren Bereichs mit kräftigeren Zellwänden. Die Zellen der inneren Mesokarpschichten (eigentliche Fruchtknotenwand) sind etwas grösser und lösen sich bei der Fruchtreife.

Bei vielen Arten sind diese zwei Mesokarp-Bereiche gut abgegrenzt (*S. actinophylla*, *S. chinensis*, *S. hypoleuca*, *S. wardii*) (Abb. 1, 3A), bei anderen haben sie keine gut ausgeprägte Differenzierung (Abb. 2). Das Endokarp (Pyrene) wird von Fasern gebildet (Abb. 3C). Zwischen dem fleischigen Mesokarp und dem verholzten Endokarp besteht eine scharfe Grenze, da die Pyrene nur dem Endokarp entspringt (ausgenommen nur *Schefflera aromatica*, bei der sich die verschmolzenen Meso- und Endokarpzellen an der Pyrenenausbildung beteiligen). Es lassen sich zwei Artengruppen hinsichtlich der Besonderheiten des Endokarps unterscheiden: die Sippen mit kräftigerem Endokarp (Abb. 3B, 3D), bestehend aus den zur Längsachse der Frucht perpendikulär orientierten und schmallumigen Fasern; und die Arten mit dünnerem (1–2-schichtigem) Endokarp mit weitulmigen und zur Längsachse parallel gerichteten mechanischen Elementen. Das Endokarp einiger Taxa erscheint an distaler (d.h. vom Fruchtzentrum entfernter) Seite oder an beiden (distalen: Abb. 3E und proximalen: Abb. 3D) Polen getrennt, d.h. die Zellwände des Endokarps verholzen in diesen Abschnitten nicht. Das Sekretionssystem ist typisch für Araliaceae: die Kanäle sind mit den Derivaten der Leitbündel nicht streng verbunden (Abb. 4), verzweigen sich reich und treten im Frucht-Querschnitt chaotisch auf. Die Derivate der Leitbündel sind in mehreren Kreisen. Die Ventralbündel (in der

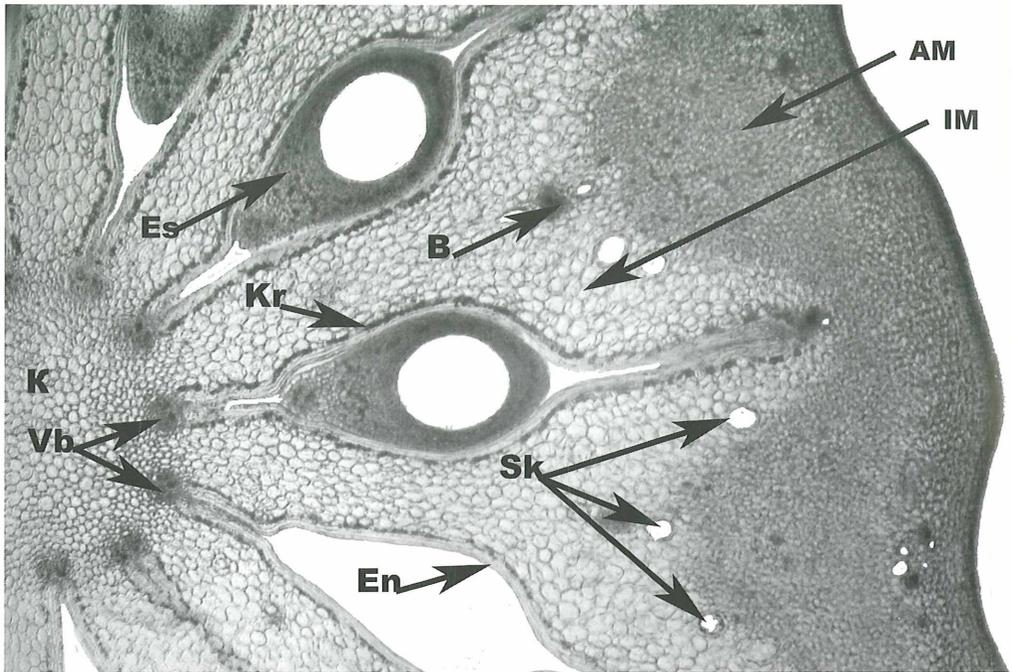


Abb. 1: Querschnitt durch die Fruchtmitte *S. actinophylla*: Abkürzungen: AM – äusserer Mesokarp-Bereich; B – Derivate der Leitbündel; En – Endokarp; Es – Endosperm; IM – innerer Mesokarp-bereich; K – Kommissur; Kr – Kristalle; Sk – Sekretkanäle; Vb- Ventralbündel.

Kommissurzone) liegen bei den meisten *Schefflera*-Vertretern entweder zwischen den einzelnen Fruchtblättern (heterokarpellate Position (Abb. 5), oder (seltener) opponieren sie den Fruchtblättern (homokarpellat: Abb. 6). Ab und zu wird die Anzahl der Ventralbündel gegenüber der Fruchtblattanzahl reduziert (Abb. 7), und in diesem Falle lassen sich die obenerwähnten Typen nicht unterscheiden.

Same. Die Samenschale bei den Araliaceae wird aus einem einzigen testalen Integument ausgebildet (BAUMANN 1946; VYSHENSKAYA 2000). Im reifen Zustand bleibt nur die Exotesta mit grossen unzerstörten Zellen (Abb. 3E); die innere testale Schicht scheint obliteriert. Die Invagination der Samenschale führt zur “echten“ Rumination des Endosperms (*S. chinensis*, *S. hypoleucoides*: Ab. 3F, *S. heterophylla*). Die Wucherung des Perikarps bedingt eine “falsche“ Rumination (TAMAMSHYAN 1951), beobachtet bei *S. heptaphylla*, *S. minutistellata* und *S. pubigera*. Bei den asiatischen *Schefflera*-Arten gibt es keine Invaginationen von Samenschale bzw. Perikarp, dagegen können kombinierte Ruminationsvarianten (*S. heptaphylla*, *S. pubigera*) auftreten.

Entwicklungs- und Verwachsungsgrad der Stylodien

Der Griffel/Narben-Bereich wird bei den *Schefflera*-Vertretern vielfach als Bestimmungsmerkmal verwendet (LI 1942; NGOC-SANH 1975a, b; SHANG & LOWRY 2007). Systematisch und taxonomisch ausgewertet wurde dieses Merkmal bei BERNARDI (1979), der auf drei Typen der Lokalisierung der Narben aufmerksam machte. Seine

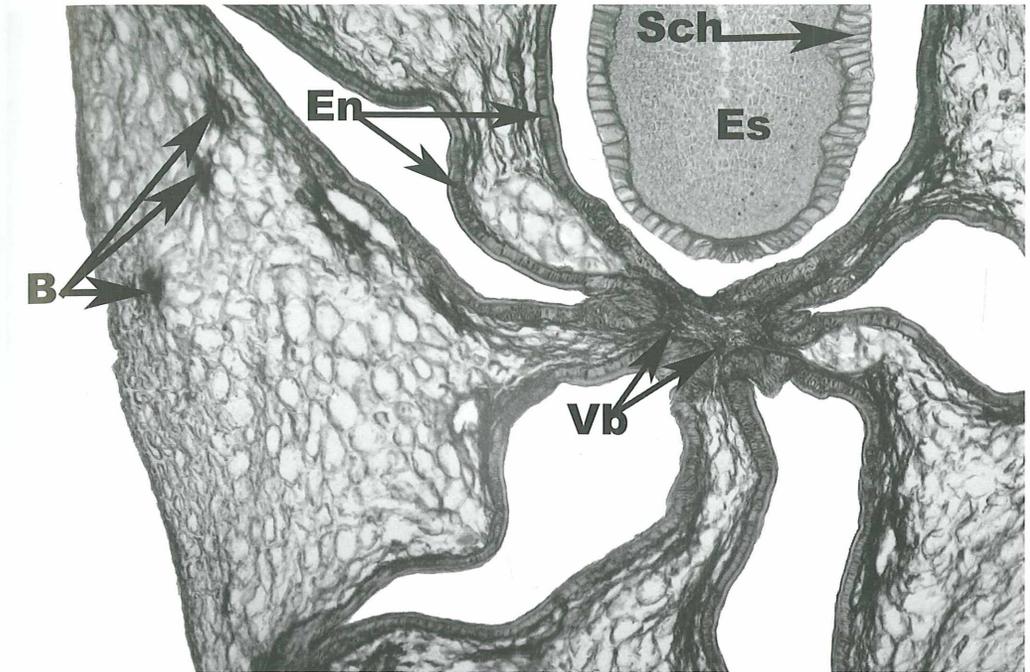


Abb. 2: Querschnitt durch die Fruchtmittle von *S. pubigera*: Abk. wie in Abb. 1; Sch – Samenschale;

Gruppen, die nur auf diesem einen Merkmal beruhen, scheinen jedoch Sammelgruppen zu sein.

Das für unsere Untersuchung verfügbare Material erlaubt, in diesem Bereich vier Typen zu unterscheiden:

1. Stylodien in ihrer Länge komplett in den Griffel verwachsen (*S. wardii*, *S. rugosa*, *S. chapana*, *S. aromatica*, *S. bodinieri*, *S. minutistellata*, *S. rhododendrifolia*);
2. Stylodien im erheblichen Grad (*S. hypoleuca*), um die Hälfte (*S. piperioidea*) oder in ihrer unteren Hälfte (*S. hypoleucoides*) verwachsen;
3. Stylodien sehr kurz, frei bei *S. bordenii* oder in einen sehr kurzen Griffel verwachsen (*S. foetida*, *S. bipalmatifolia*, *S. heterophylla*, *S. merrillii*, *S. scandens*, *S. sibayakensis*, *S. "lanata"* unveröffl., *S. pubigera*, *S. subintegra*);
4. Sitzende Narben befinden sich unmittelbar auf dem konusartigen Stylopodium; d.h. Griffel fehlen (*S. elliptica*, *S. actinophylla*, *S. longifrutescens*). Hierzu gehört auch *S. pueckleri* (\equiv *Tupidanthus calyptratus*).

Die Gruppe „AGALMA“ sensu FRODIN besitzt längere Griffel, die Gruppe „AGALMA–Hypoleuca“ unterscheidet sich gut durch die Griffel, die in ihrem oberen Teil in Stylodien geteilt erscheinen. Die Mehrheit der „SCIODAPHYLLUM“-Sippen wird durch kurze Griffel oder einzelne Stylodien mit trichterförmigen Narben charakterisiert.

Unterschiede im anatomischen Bau der Früchte

Auf Grund des im Rahmen dieser Arbeit vorhandenen Materials konnten 10 karpologische Gruppen und noch mehr Untergruppen unterschieden werden (Abb. 8). Dabei werden in erster Linie folgende Merkmale berücksichtigt: 1) Fruchtblattanzahl; 2) Besonderheiten im Bau des Griffel/Narben-Bereichs; 3) anatomische Unterschiede im Pyrenenbau.

Karpologische Gruppe I: Die Sippen besitzen Früchte, gebildet aus 5 Karpellen; eines (*S. elliptica*, *S. minutistellata*, *S. hypoleuca*, *S. chinensis*) oder 2 (*S. longifrutescens*, *S. hypoleucoides*, *S. rugosa*) davon können steril sein. Endokarp 2–6-schichtig, bestehend aus meist verschiedenen orientierten Fasern (*S. elliptica*, *S. elata*, *S. bipalmatifolia*, *S. wardii*, *S. minutistellata*, *S. hypoleuca*, *S. hypoleucoides*, *S. chinensis*), geschlossen (mechanisches Gewebe an den Polen ebenfalls vorhanden). In den Früchten von *S. scandens* stehen die Fasern parallel zur Längsachse der Frucht; bei *S. rhododendrifolia* liegen hingegen alle Fasern perpendikulär.

Untergruppe Ia (*S. wardii*, *S. rugosa*, *S. minutistellata*, *S. rhododendrifolia*): Stylodien in ihrer ganzen Länge in den Griffel verwachsen, relativ lang (1.5–2 mm), Narben lokalisiert am Rand der Griffeloberfläche. Die innere Mesokarp-Zone wird bei der erstgenannten Art fast völlig obliteriert. Sekretkanäle fehlend oder in geringer Anzahl. Ventralbündel in der Kommissur aneinander genähert (Typus der Lokalisierung der Bündel nicht feststellbar). Das Endokarp besteht aus 2–4-schichtigen, meist perpendikulär gerichteten Fasern.

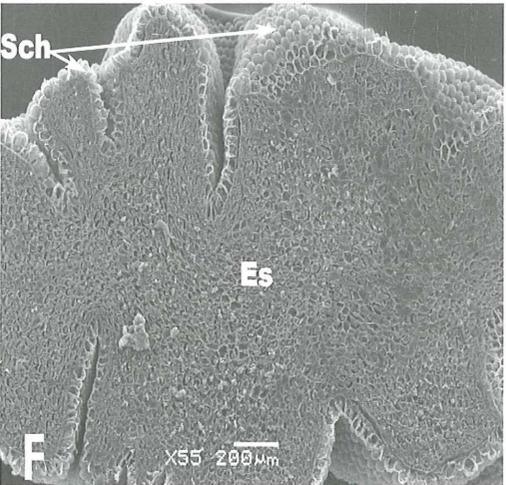
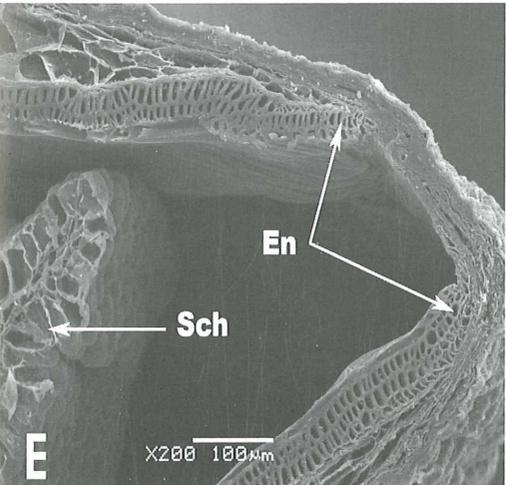
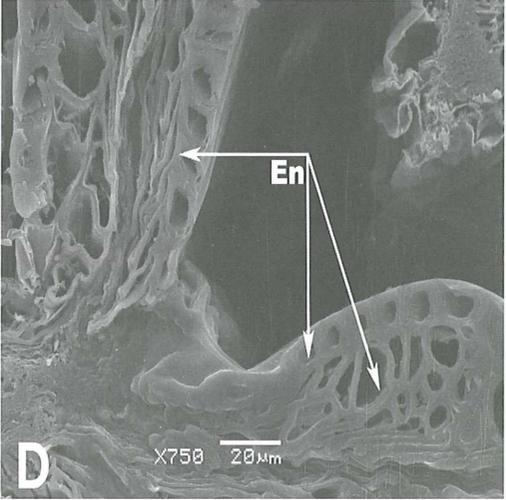
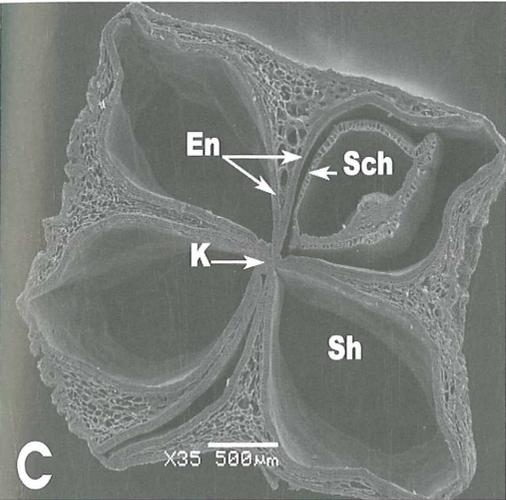
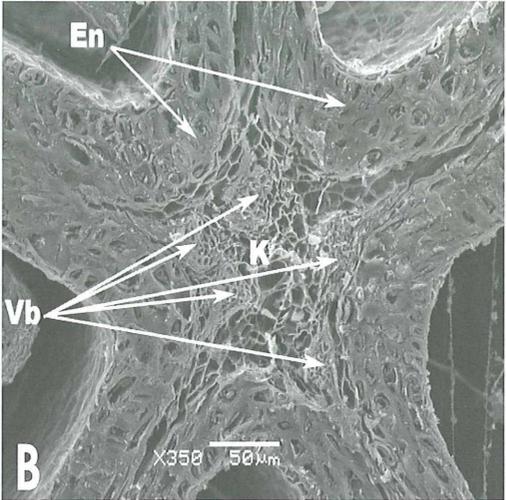
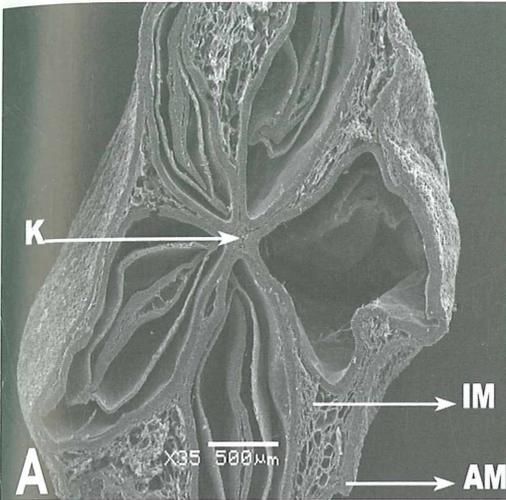
Untergruppe Ib (*S. elliptica*, *S. longifrutescens*, *S. oxyphylla*): Abgespreizte Narben auf einem konusartigen Stylopodium sitzend. Kein scharfer Übergang zwischen den Mesokarp-Bereichen vorhanden. Drusen in den Zellen der äußersten Mesokarpschichten. Zahlreiche Sekretkanäle in mehreren Kreisen, ohne direkte Korrelation mit den Bündeln. Ventralbündel heterokarpellat. Endokarp aus 2–4-schichtigen Fasern, die äußersten davon parallel der Längsachse der Frucht, die innerste Faserschicht steht hingegen perpendikulär.

Untergruppe Ic (*S. hypoleuca*, *S. hypoleucoides*, *S. chinensis*): Griffel im oberen Drittel in Stylodien getrennt, 1–2 mm lang. Sekretkanäle zahlreich; Ventralbündel heterokarpellat. Endokarp 4–6-schichtig, besteht aus meist perpendikulär gerichteten Fasern.

Untergruppe Id (*S. bipalmatifolia*, *S. elata*, *S. pubigera*, *S. heterophylla*, *S. scandens*): Griffel kurz (bis zu 0.5 mm lang); Narben einander genähert, am Rand der Griffeloberfläche lokalisiert. Sekretkanäle zahlreich (*S. scandens*) oder fast nicht bemerkbar (*S. bipalmatifolia*, *S. elata*). Ventralbündel in heterokarpellater Stellung. Endokarpfasern verschieden orientiert.

Gruppe II (*S. chapana* und *S. bodinieri*): Fruchtblätter 5, 1–2 davon können steril sein. Griffel 1–2 mm lang. Narben am Rand der Griffeloberfläche lokalisiert. Ventralbündel

Abb. 3: A) Querschnitt durch die Fruchtmitte von *S. chapana*, x 35, B) Teil eines Querschnittes der Frucht von *S. chapana* in der Kommissur. Endokarp nicht getrennt, x 350, C) Querschnitt durch die Fruchtmitte von *S. bodinieri*, x 35, D) Teil eines Querschnittes der Frucht von *S. bodinieri* am proximalen Pol der Pyrene (Endokarp getrennt) x 350, E) Teil eines Querschnittes der Frucht von *S. bodinieri* am distalen Pol der Pyrene (Endokarp getrennt) x 200, F) Same von *S. hypoleucoides* mit ruminiertem Endosperm, x 55. Abk. wie in Abb. 1, Sh – Samenhöhle.



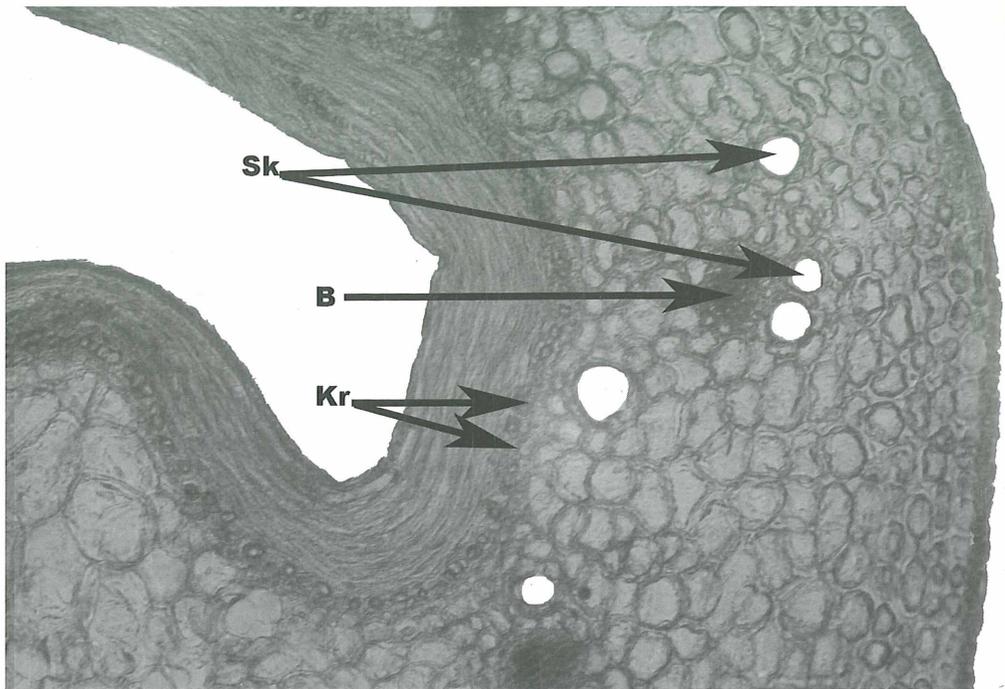


Abb. 4: Teil der Querschnittes durch die Fruchtmittle von *S. piperoides*.

heterokarpellat. Endokarp in den meisten Abschnitten kräftig (3–5-schichtig), mit verschieden orientierten Fasern, die innerste davon zieht sich meist perpendikulär zur Längsachse der Frucht.

Untergruppe IIa (*S. chapana*): Das Endokarp wird zum proximalen Pol aus weniger Schichten gebaut („verdünnt“) und am distalen Pol getrennt.

Untergruppe IIb (*S. bodinieri*): Das Endokarp ist an beiden Polen nicht verwachsen.

Gruppe III (*S. caudata*, *S. elliptifoliola*): 5-karpellate Früchte mit fast sitzenden Narben. Drusen im Mesokarp vorhanden. Sekretionssystem stark entwickelt. Ventralbündel homokarpellat. Endokarp 1–2-schichtig, an beiden Polen getrennt. Bei *S. caudata* besteht das einschichtige Endokarp aus weitleumigen, zur Längsachse der Frucht parallel orientierten Fasern; bei *S. elliptifoliola* sind die Fasern des 2-schichtigen Endokarps verschieden gerichtet (die innerste Schicht steht perpendikulär zur Längsachse).

Gruppe IV: Früchte aus 7–8 Karpellen gebildet (*S. aromatica*, *S. foetida*), 1–3 davon können steril sein. Ventralbündel heterokarpellat. Endokarpfasern weitleumig, verschieden orientiert: in den äußeren Schichten sind sie parallel zur Längsachse der Frucht, in der innersten stehen sie perpendikulär. An beiden Polen ist das Endokarp nicht verwachsen.

Untergruppe IVa (*S. aromatica*): Frucht aus 8 Karpellen. Stylodien komplett verwachsen zu einem bis zu 2 mm langen Griffel, Pyrenen aus 2–3-schichtigem Endokarp unter teilweiser Einbeziehung des Mesokarp bestehend, d.h. Pyrene zwischen beiden Polen flü-

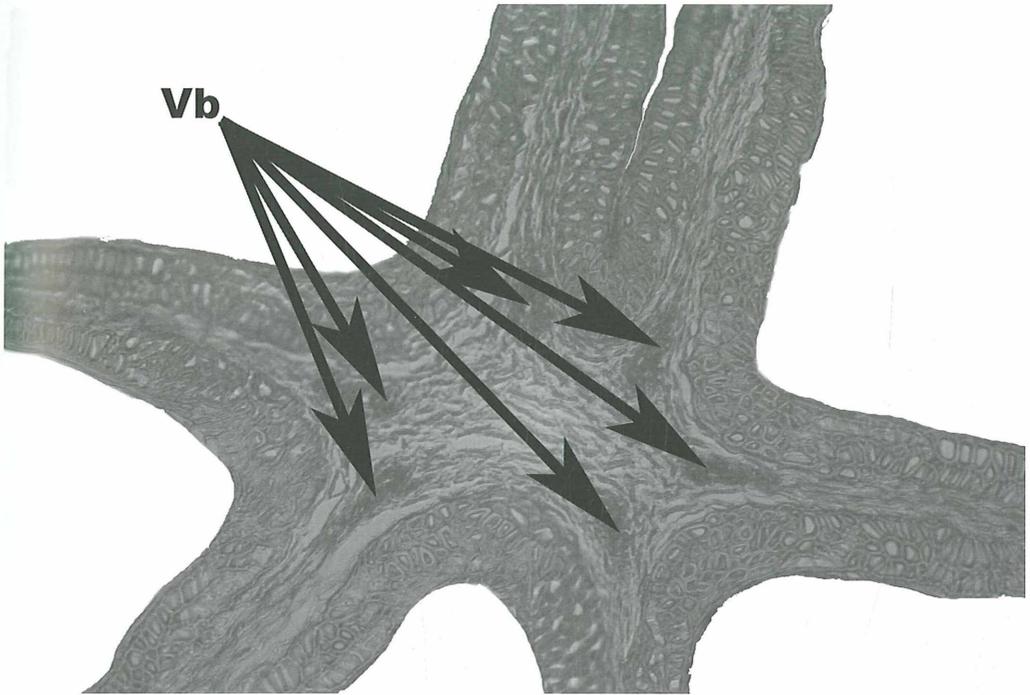


Abb. 5: *S. microphylla*: Derivate der Leitbündel in der Kommissur in heterokarpellater Position.

gelartig verbreitert durch die innerste Mesokarpschicht, deren Zellen verholzt und radial ausgestreckt erscheinen.

Untergruppe IVb (*S. foetida*): Frucht aus 7 Karpellen. Griffel bis zu 0.5 mm lang, Narben lokalisiert am Rand der oberen Griffeloberfläche. Mesokarp nicht verholzt und nicht beteiligt an der Ausbildung der Pyrenen. Endokarp nur 3–5-schichtig.

Gruppe V (*S. sibayakensis*, *S. heptaphylla*): Frucht aus 8 fertilen Karpellen. Griffel kurz, mit sitzenden, am Rand der oberen Griffeloberfläche lokalisierten Narben. Ventralbündel homokarpellat. Endokarp geschlossen (nicht getrennt), besteht aus dünnen und schmallumigen Fasern, die zur Längsachse der Frucht perpendikulär orientiert sind.

Gruppe VI: Früchte 6–7-karpellat. Das Endokarp geschlossen, zwischen den Polen 2–3-schichtig, an den Polen meistens aus 4–6 Schichten bestehend. Die Fasern der innersten Endokarpschicht ziehen in der Regel perpendikulär zur Längsachse der Frucht (im Gegensatz zu den sonstigen, parallel orientierten Fasern); an den Polen sind alle Fasern längs gerichtet.

Untergruppe VIa (*S. microphylla*, *S. venulosa*, *S. wallichiana*, *S. arboricola*): Frucht 6- (die drei erstgenannten Arten) oder 7-karpellat (*S. arboricola*), 1–2 Karpelle können steril sein. Narben an kurzen Stylodien (*S. microphylla*) oder an einem Stylopodium sitzend. Ventralbündel heterokarpellat, entsprechen in ihrer Anzahl den Fruchtblättern. Endokarp zwischen den Polen 2–3-schichtig, distal immer etwas verdickt (bis zu 5–6 Schichten). Am proximalen Pol ist es bei *S. microphylla* oder *S. wallichiana* gleich dick

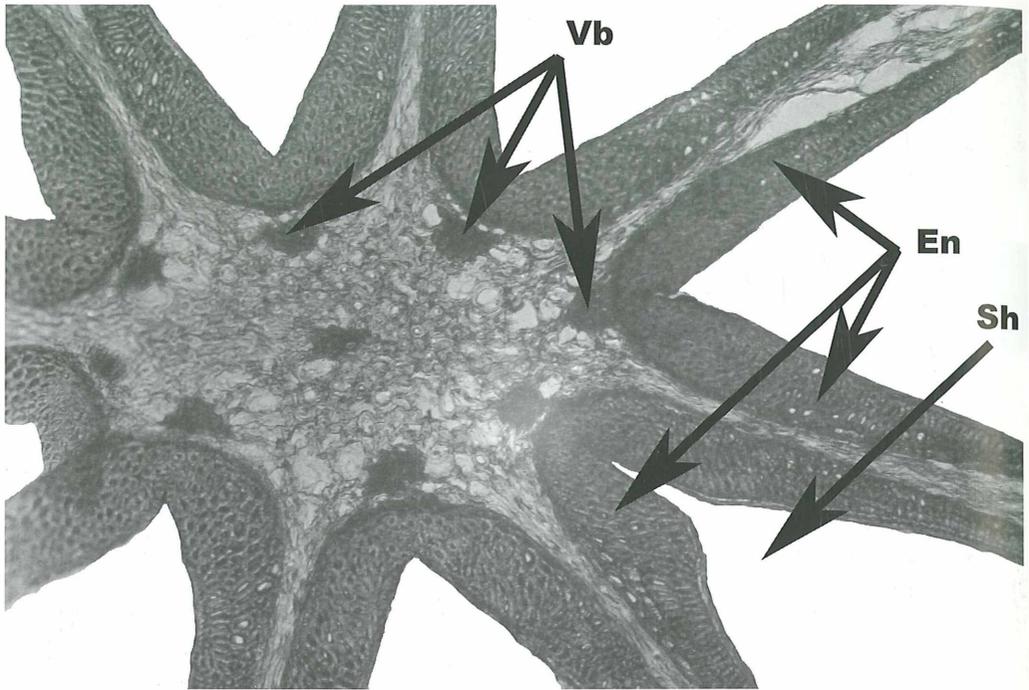


Abb. 6: Komissur in der Frucht von *S. sibayakensis*: Derivate der Leitbündel in homokarpellater Position.

wie distal, oder hingegen verdünnt bei *S. venulosa* und *S. arboricola*. Endokarpfasern weitleumig, stehen zur Längsachse der Frucht meist parallel, die Fasern der innersten Schicht sind immer perpendikulär gerichtet. Bei den Polen haben die Fasern parallele Orientierung.

Untergruppe VIb (*S. "lanata"* Frodin, unveröffl.). Frucht aus 6–7 Karpellen, 1–2 davon können steril sein. Griffel kurz, Narben lokalisiert am Rand der oberen Griffeloberfläche. Die Zuordnung eines Lokalisierungstypus der Ventralbündel ist schwierig, da sie in 3 (bei 6-fächeriger Frucht) oder 4 (bei 7-fächeriger Frucht) Gruppen verschmolzen sind. Endokarpfasern weitleumig, stehen parallel zur Längsachse der Frucht.

Untergruppe VIc (*S. racemosa*): Karpelle insgesamt 7, nur 1 fertil. Griffel kurz, Narben lokalisiert am Rand der oberen Griffeloberfläche. Pyrenen im Umriss äusserst rauh. Die Zuordnung eines Lokalisierungstypus der Ventralbündel ist schwierig, da es nur 2 Bündel an der Komissur gibt. Endokarp kräftig (4–6-schichtig), aus weitleumigen, verschiedenen orientierten Fasern, nicht getrennt, gegen die Komissur etwas dünner.

Untergruppe VIId (*S. cuneata*): Von 7 Karpellen können 2–3 steril sein. Narben am Stylopodium sitzend. Ein Ventralbündel an der Komissur vorhanden. Endokarp 2–3-schichtig (am distalen Pol bis zu 5 Schichten); seine Fasern vorwiegend parallel zur Längsachse (an den Polen immer parallel); die innerste Schicht bleibt perpendikulär.

Gruppe VII (*S. bordeni*): Frucht aus 3–4 Karpellen. Narben 3–4, an einem konusartigen Stylopodium sitzend. Sekretkanäle in geringer Anzahl. Ventralbündel heterokarpellat.

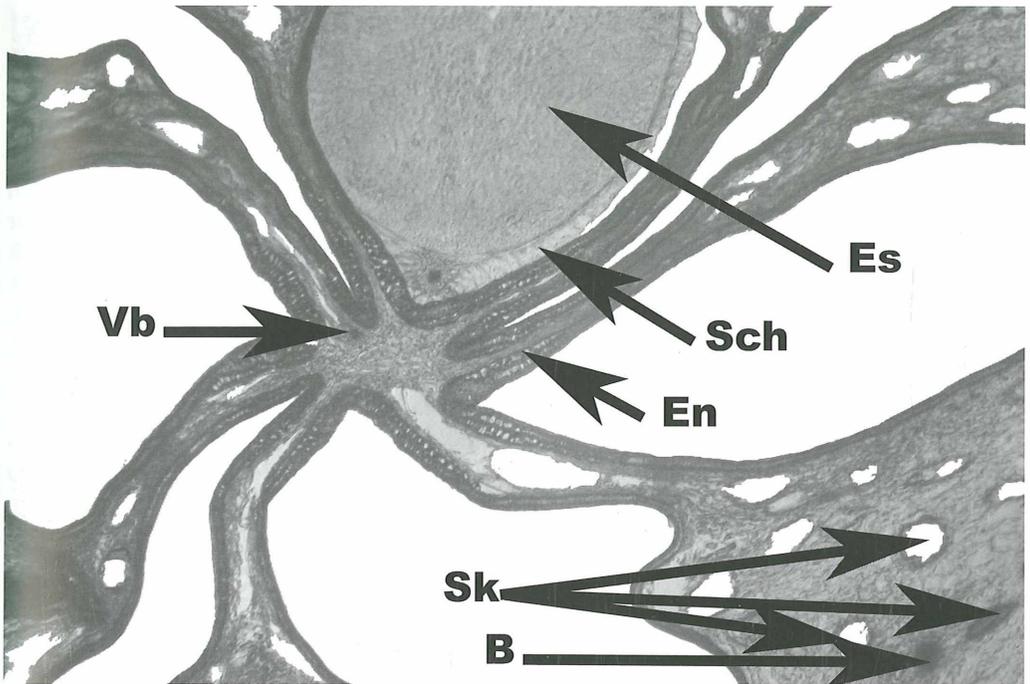


Abb. 7: Querschnitt durch die Fruchtmitte von *S. cuneata*. Anzahl der Ventralbündel reduziert gegenüber der der Fruchtblätter.

Endokarp nicht getrennt, aus weitleumigen, zur Längsachse parallel orientierten Fasern.

Gruppe VIII (*S. piperoides*): Die Frucht (3)–4-karpellat. Griffel etwa 2,5 mm lang, in der oberen Hälfte in (3) 4 Stylodien getrennt. Sekretkanäle zahlreich; Ventralbündel heterokarpellat etwas versetzt von der Kommissur zur Fruchtperipherie; in den Zellen der innersten Mesokarpschicht rhombische Monokristalle vorhanden. Endokarp kreuzförmig, an den Polen nicht getrennt und kräftig; seine Fasern zur Längsachse der Frucht meist perpendikulär orientiert.

Gruppe IX (*S. pueckleri* [*Tupidanthus calyptratus*]; *S. subintegra* [*Scheffleropsis subintegra*]): Früchte aus einer grossen Zahl (über 20) fertiler Karpelle. Narben an einem Stylopodium sitzend, gleich viele wie Fruchtblätter (ihre Anordnung s. Abb. 8: IX). Sekretkanäle vorhanden. Ventralbündel an einer die distalen Pyrenenteile verbindenden Linie angeordnet, öfters je zwei genähert, lassen sich jedoch dem hetero- oder homokarpellaten Typus nicht eindeutig zuordnen. Das Endokarp bildet geschlossene, 3–5-schichtige, am distalen Pol etwas verdickte Pyrenen; Fasern verschieden orientiert, die innerste Schicht scheint immer perpendikulär gerichtet zu sein.

Gruppe X (*S. actinophylla*): Frucht aus 12–13 Karpellen bestehend. Narben an einem konusartigen Stylopodium sitzend. Ventralbündel homokarpellat, je zwei genähert beim distalen Rand der Pyrene. In den Zellen der innersten Mesokarpschicht rhombische Monokristalle vorhanden. Endokarp geschlossen, aus 3–5-schichtigen Fasern, die perpendikulär zur Längsachse der Frucht stehen.

Diskussion

1. Merkmalsanalyse

Die Anzahl der Fruchtblätter

Eine unterschiedliche Anzahl der Fruchtblätter ist bei Araliaceae-Sippen nicht selten (KONSTANTINOVA & YEMBATUROVA 2002, KONSTANTINOVA 2003), im Gegensatz zur naheverwandten Familie Apiaceae mit dimären Fruchtknoten bzw. Früchten. Auch innerhalb einer Art können gelegentlich unterschiedliche Fruchtblatt-Zahlen gefunden werden, wie z.B. *Macropanax undulatus* oder *Oplopanax horridus* (KONSTANTINOVA & GROSHNIKOVA 2006, KONSTANTINOVA 2007). Die Mehrheit der *Schefflera*-Sippen besitzt 5 Fruchtblätter (*S. wardii*, *S. chinensis*, *S. heterophylla*, *S. hypoleuca*, *S. hypoleucoides*, *S. bipalmatifolia*), oder 8 (*S. heptaphylla*, *S. sibayakensis*), seltener 3–4 (*S. bordeni* und *S. piperoides*). Es gibt auch Arten, deren Früchte aus einer grösseren Anzahl von Karpellen gebildet werden: 12–13 bei *S. actinophylla* (Abb. 8: X), etwa 20 bei *S. subintegra* oder rund 70–100 bei *S. pueckleri* (Abb. 8: IX). Bemerkenswert ist, dass sich an einem Individuum unterschiedlich viele Karpelle an der Bildung der Früchte beteiligen können. Bei *S. lanata* Frodin (nom. unpubl., in herb. LE) haben wir z.B. Früchte aus 6–7 Karpellen beobachtet.

Wenn die *Schefflera*-Früchte aus 7–8 oder sogar 5 Fruchtblättern ausgebildet werden, können 1–3 Fächer reduziert werden und samenlos sein. In den kugeligen Früchten von *S. racemosa* wird nur eines von 7 Karpellen fruchtbar und besitzt dann den grössten Umfang (Abb. 8: VIc). Bei dieser Art, sowie auch bei *S. hypoleucoides* und *S. elliptica* ist eine Verringerung der Anzahl der Ventralbündel zu beobachten, die entweder mit ihrer Fusion oder einer Reduzierung (verbunden mit der Nicht-Entwicklung der Samen) erklärt werden kann.

Mechanisches Gewebe im Perikarp

Die Baumerkmale des inneren, verholzten Endokarp-Bereiches der Apiales-Früchte werden traditionell für die Systematik in der ganzen Ordnung als wichtig betrachtet (KOZO-POLYANSKY 1916, PERVUKHINA 1950, TSENG 1967, TAMAMSHYAN & VINOGRADOVA 1969, TIKHOMIROV & KONSTANTINOVA 1995, 2000). Bei den meisten Vertretern der Apiaceae-Apioideae und Apiaceae-Saniculoideae erscheint das Endokarp einschichtig, bestehend aus unverholzten parenchymatischen Zellen, während die Sippen der Apiaceae-Azorelloideae und Apiaceae-Mackinlayoideae (PLUNKETT & al., 2004b), sowie auch die überwiegende Mehrheit der Araliaceae ein kräftigeres, von Fasern ausgebildetes Endokarp besitzen.

Die Vielfalt der mechanischen Elemente im Perikarp der Araliaceae-Früchte ist jedoch geringer als bei den Apiaceae. Viel seltener kommen die isodiametrischen Zellen der mechanischen Perikarpgewebe vor. Die Komplexe des sogenannten Hydrozyt-Parenchym wurden nur bei einer Reihe *Astrotricha*-Arten (KONSTANTINOVA & ZAITSEVA 2003), *Harmsioplanax aculeatus* (KONSTANTINOVA 2008b) in den inneren Mesokarpschichten gefunden. In den Früchten der untersuchten *Schefflera*-Arten wurden die Komplexe „typischen“ Hydrozyt-Parenchyms nicht bestätigt; nur im Perikarp von *S. aromatica* sind Hydrozyt-ähnliche Zellen zu finden; sie liegen den Endokarpfasern an, indem sie die Pyrene seitwärts verdicken.

Unter den Araliaceae werden die *Schefflera*-Arten durch die grosse Mannigfaltigkeit im Bau der Pyrenen charakterisiert, insbesondere durch ihre Dicke (KONSTANTINOVA, unveröffl.). In den Früchten von *S. wardii*, *S. chinensis*, *S. piperoidea*, *S. sibayakensis*, *S. bipalmatifolia* besteht die Pyrene aus mehreren (3 bis 6, je nach dem Abschnitt) Faserschichten. Bei *S. abyssinica*, *S. caudata*, *S. scandens*, *S. foetida*, *S. aromatica* tritt stellenweise 1–2-schichtiges Endokarp auf. Das Merkmal der Orientierung der Fasern in der Pyrene lässt unter den asiatischen *Schefflera*-Vertretern drei Artengruppen anerkennen, und zwar die Sippen mit (1) meist perpendikulär zur Längsachse der Frucht gerichteten Fasern (*S. aromatica*, *S. minutistellata*, *S. chinensis*, *S. heptaphylla*, *S. actinophylla*: Abb. 1, *S. piperoidea*: Abb. 4); (2) mit parallel zur Längsachse orientierten (*S. bordeni*, *S. caudata*, *S. scandens*) Fasern und (3) die Fasern der äusseren Schichten erweisen sich vorwiegend parallel zur Längsachse der Frucht, und die der innersten (der Samenschale anliegenden) Schicht sind perpendikulär orientiert (*S. arboricola*, *S. elliptica*, *S. microphylla*, *S. longifrutescens*, *S. venulosa*, *S. wallichiana*, *S. pubigera*: Abb. 2).

Im grossen und ganzen ist für Frodin's Gruppe AGALMA die kräftigere Pyrene mit perpendikulär stehenden Fasern (Typus (1)) charakteristisch, während sich die SCIODAPHYLLUM-Gruppe durch ein dünneres Endokarp mit den Faserntypen (2) und (3) auszeichnet.

Bei einer Reihe der *Schefflera*-Sippen (*S. sybayakensis*, *S. bipalmatifolia*, *S. longifrutescens*, *S. scandens*) werden die wenigschichtigen Pyrenen zu ihren Polen hin vielschichtiger; dies ist auch der Fall bei vielen Apiaceae-Azorelloideae und Apiaceae-Mackinlayoideae oder mehreren Araliaceae (Gattungen *Aralia*, *Osmoxylon*, *Polyscias*). Bei einigen *Schefflera*-Arten erscheinen die Pyrenen entweder an einem oder sogar an beiden Polen nicht vollständig verwachsen. Dieses Merkmal kann in allen drei oben aufgrund der Orientierung der Fasern definierten Gruppen gefunden werden.

Diese Besonderheit der nicht vollständig verwachsenen Pyrenen ist in der ganzen Ordnung Apiales selten, sie wurde bisher nur bei *Motherwellia haplosciadea* F.MÜLL. und *Mackinlaya celebica* (HARMS) PHILIPSON: (KONSTANTINOVA, unveröffl.) beobachtet.

Sekretionssystem

Der Bau des Sekretionssystems in der Frucht wird als eines der wesentlichsten karpologischen Merkmale für die Beziehungen zwischen Gattungen oder höheren taxonomischen Einheiten betrachtet (KOSO-POLJANSKY 1938; PERVUKHINA 1950; TIKHOMIROV & KONSTANTINOVA 1995). Während in den Früchten von Apiaceae-Apioideae und Apiaceae-Saniculoideae das Vorhandensein von „vallekularen“ Sekretkanälen und Ölströmen („vittae“) besonders charakteristisch ist, besitzt das Perikarp der meisten Apiaceae-Azorelloideae und Apiaceae-Mackinlayoideae nur die den Bündeln angenäherten und meist kleineren Rippenkanäle. Die Araliaceae-Vertreter haben keine typischen „Vittae“, und das Wort „Rippenkanäle“ kann hier im direkten Sinne nicht gebraucht werden, da die Kanäle nicht streng angeordnet sind und nicht immer mit den Leitbündeln in Verbindung stehen. Öfters sind sie in verschiedenen Mesokarp-Bereichen zerstreut. Die Anzahl der Kreise von Kanälen und deren Menge, sowie die Verbindung der Kanäle mit den Leitbündeln erscheinen bei verschiedenen Vertretern der Familie äusserst variabel. Eine geringere Anzahl der Kanäle oder ihr Fehlen wurde bei *Schefflera bipalmatifolia*, *S. bordeni*, *S. elata* und *S. heptaphylla* beobachtet.

Kristalle

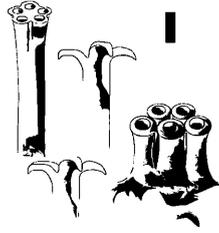
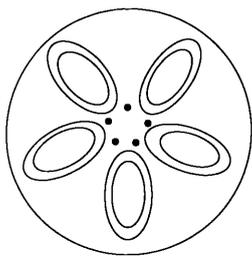
ROMPEL (1895) verlieh dem Vorhandensein der Kalziumoxalatkristalle, ihrer Form und der Gesetzmässigkeit ihrer Anordnung im Perikarp eine grosse taxonomische Bedeutung. Das Vorhandensein oder die Menge dieser Kristalle scheint in den verschiedenen Stadien der Fruchtentwicklung einer Art variabel zu sein, ihre Form ist hingegen artspezifisch.

Am häufigsten kommen in den Araliaceae Drusen vor. Die für Apiaceae-Azorelloideae und Apiaceae-Mackinlayoideae üblichen Monokristalle von rhombischer Form in den Zellen der innersten, dem Endokarp anliegenden Schicht kommt in den Araliaceae selten vor, außer bei *Hydrocotyle*-Sippen, die jetzt den Araliaceae zugerechnet werden (TIKHOMIROV & KONSTANTINOVA 1996, 1997, 2000). Dieser kristallhaltige Zellgürtel wurde in den Früchten von 3 *Harmsioplanax*-Arten (KONSTANTINOVA 2008b), bei *Apiopetalum glabratum*, *Cephalalaria cephalobotrys* (KONSTANTINOVA, unveröffl.), und ebenfalls bei einigen *Schefflera*-Sippen (*S. piperoides*, Abb. 8: VIII) beobachtet. Im Perikarp von *S. actinophylla* sind sowohl Drusen in den äußeren Mesokarpschichten, als auch rhombische Kristalle in der innersten, die Pyrenen scheidenartig umringenden Mesokarp-Schicht (Abb. 1, 4) nachgewiesen.

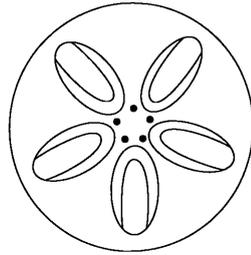
Ventralbündel

Die meisten Araliaceae-Sippen besitzen paarweise verschmolzene Leitbündel, wobei diese Fusion zweierlei gestaltet werden kann (siehe EYDE & TSENG 1971). Im ersten Falle gehören die Bündel zu zwei benachbarten Fruchtblättern (heterokarpellate Position der Leitbündel). Die andere Möglichkeit besteht in der Vereinigung der Leitbündel eines Fruchtblattes (homokarpellate Stellung). Diese Autoren bezeichnen den heterokarpellaten Typus als am häufigsten vorkommend in der ganzen Familie. Obgleich EYDE & TSENG (1971) diesem Merkmal einen grossen taxonomischen Wert geben, wird gleichzeitig von ihnen erwähnt, dass es in zwei Fällen nur mit Vorbehalt verwendet werden kann: 1) die Position der Leitbündel ist querschnitttopographisch bedingt; 2) die Anzahl der Fruchtfächer stimmt nicht mit der Zahl der Leitbündel überein. Bei den verschiedenen *Schefflera*-Sippen kommt sowohl heterokarpellate (*S. aromatica*, *S. longifrutescens*, *S. elata*, *S. hypoleuca*, *S. microphylla*: Abb. 5, u.a.), als auch homokarpellate (*S. actinophylla*, *S. sibayakensis*: Abb. 6, *S. heptaphylla*) Position der Ventralbündel vor. Die von EYDE & TSENG (1971) angegebene Verringerung der Bündelanzahl gegenüber der Zahl der Fruchtfächer werden in den *Schefflera*-Früchten ziemlich häufig beobachtet. Wenn diese Tatsache in einigen Fällen mit der Reduktion der Fruchtblätter zu verbinden ist (*S. racemosa*: Abb. 8), so gibt es bei den anderen Sippen (*S. "lanata"* sensu Frodin, *S. bipalmatifolia*) keine offensichtliche Erklärung der Nichtübereinstimmung der Anzahl von Bündeln und Fruchtblättern.

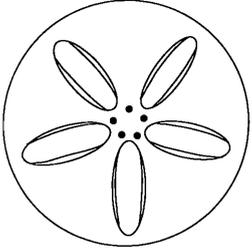
In einigen Fällen fehlen Ventralbündel im Perikarp der reifen Frucht, wobei das Komisurparenchym unzerstört bleibt (*S. plerandroides*).



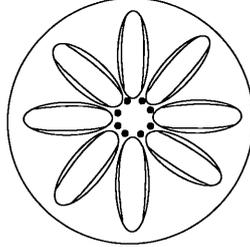
I



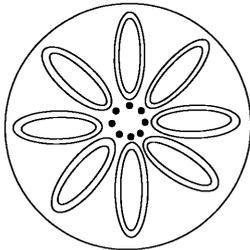
IIa



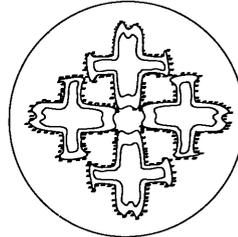
IIb, III



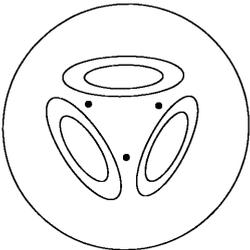
IV



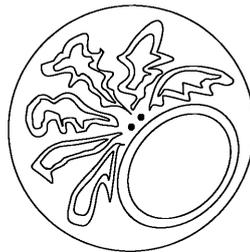
V



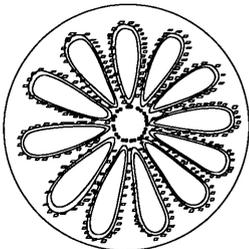
VIII



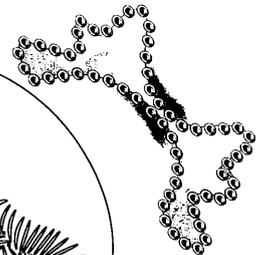
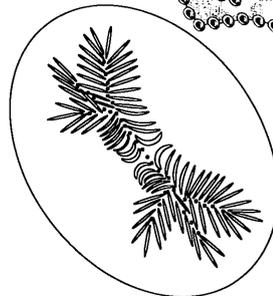
VII



VIc



X



IX

2. Übersicht der Systeme der asiatischen *Schefflera*-Sippen

Mit der intensiven Untersuchung dieser systematisch schwierigen Gruppe wurde erst in den 60-er Jahre des 20. Jahrhunderts angefangen. HOO & TSENG (1965) anzeptierten drei Sektionen: sect. *Schefflera*, *Agalma* und *Brassaia*. Im Rahmen der sect. *Agalma* wurde von GRUSHVITSKY & SKVORTSOVA (1969) eine neue Subsektion *Glummea* beschrieben, deren in China und Indochina verbreiteten Vertreter sich durch ein „büschel-zusammengesetztes“ Blatt (folium fasciculiforme) auszeichnen (*S. chapana* etc.), dessen Entwicklung in dieser Gruppe nicht als onthogenetische Anomalie im Vergleich mit den anderen *Schefflera*-Gruppen betrachtet werden kann (GRUSCHWITSKY & SKWORTZOWA 1970). Die palynologischen Merkmale (TSENG & SHOUP 1978) ebenso wie holzanatomische Untersuchungen (OSKOLSKI 1995) bestätigen die Abgrenzung der Sektion *Agalma*. Allerdings gibt es Übergänge im Holzbau zwischen den Vertretern der sect. *Agalma* und sect. *Schefflera* über *S. hypoleuca* und *S. pacoensis*. Die subgenerische Gruppe AGALMA sensu FRODIN wurde jedoch im Verleich mit der Sektion *Agalma* erweitert (PLUNKETT & al. 2005) und umfasst fünf Teile (“*Agalma*“, “*Glummea*“, “*Cynaptenia*“, “*Heptaphylla*“ und “*Hypoleuca*“).

Die von HOO & TSENG (l.c.) umrissene Sektion *Schefflera* mit drei Untersektionen scheint zur Zeit heterogen zu sein. Die subsect. *Heptapleurum*, deren Vertreter eine Tendenz zur Aufteilung der Blättchen eines fingerig zusammengesetzten Blattes aufweisen (GRUSHVITSKY & SKVORTSOVA 1970), gehört nach Frodin’s Klassifizierung zur SCIODAPHYLLUM-Gruppe, und die subsect. *Octophyllae* wird der AGALMA-Gruppe zugerechnet. Die Vertreter der Typusektion, sowie auch die Arten der Sektion *Brassaia* und der abgetrennten Gattungen *Tupidanthus* und *Scheffleropsis* besitzen ähnlichen Holzbau (OSKOLSKI 1995).

Die Arten der sect. *Brassaia* besitzen gegenüber den sonstigen *Schefflera*-Sippen eine größere Fruchtblattanzahl, sowie auch vier breite, flügelartige und imbrikate Brakteen (FRODIN 1995); drei davon werden von SOKOLOFF & al. (2007) als Brakteolen gedeutet. Diese Merkmale wurden von EYDE & TSENG (1971) als primitiver betrachtet. FRODIN (1975) faßt die sect. *Brassaia* in engerem Sinne (im Rahmen der Untersektion *Actinophyllae*) und trennt die Untersektion *Cephaloschefflera* ab. Palynologische Ergebnisse zeigen für die Sippen der Sekt. *Brassaia* einen besonderen palynologischen Typus (TSENG & SHOUP 1978), während die xylotomischen Untersuchungen (OSKOLSKI 1995) eine gesonderte Stellung nicht unterstützen. Im neuesten System von Frodin (PLUNKETT & al. 2005) wird nur die Untersektion *Brassaia* der “SCIODAPHYLLUM”-Gruppe (“*Brassaia*”) zugerechnet.

Das Problem der Selbständigkeit der Gattung *Tupidanthus* HOOK.f & THOMSON mit einem einzigen Vertreter *T. calyptratus* (≡ *S. pueckleri*), dessen Verbreitungsgebiet in Nord-Ost Indien, Süd-China und Nord-Indochina liegt, wird nach wie vor diskutiert (z.B. TSENG 1973, OSKOLSKI 1994). Die extreme Polymerie der Blüten dieser Art wurde entweder als sekundäre Zunahme der Blütenteile betrachtet (EYDE & TSENG 1971), oder als Ergebnis der Fusion von zwei polymeren *Plerandra*-ähnlichen Blüten (TSENG 1973). Die Gattung wird auch heute manchmal getrennt gehalten (SHANG in SHANG & LOWRY 2007), aber überwiegend gilt *Tupidanthus* als Bestandteil von *Schefflera* (LOWRY 1989), da sie keine exklusiven Merkmale besitzt (FRODIN & GOVERTS 2003). Holzanatomische (OSKOLSKI 1995) und molekularsystematische Untersuchungen (PLUNKETT & al. 2005)

Tabelle. 1. Übereinstimmung der karpologischen Gruppen mit Frodin's System (PLUNKETT et al. 2005).

Karpologische Gruppen	Die in dieser Arbeit untersuchten Arten	Übereinstimmung der subgenerischen und infragenerischen Gruppen im FRODIN'S System
Gruppe 1a	<i>S. wardii</i> , <i>S. rugosa</i> , <i>S. minutistellata</i> , <i>S. rhododendrifolia</i>	AGALMA-“Agalma” (<i>S. wardii</i> , <i>S. rugosa</i>)
Gruppe 1b	<i>S. elliptica</i> , <i>S. longifrutescens</i> , <i>S. oxyphylla</i>	SCIODAPHYLLUM-“Heptapleurum” (<i>S. elliptica</i>)
Gruppe 1c	<i>S. hypoleucoides</i> , <i>S. chinensis</i> , <i>S. hypoleuca</i>	AGALMA-“Hypoleucae” (<i>S. hypoleucoides</i> , <i>S. chinensis</i>)
Gruppe 1d	<i>S. bipalmatifolia</i> <i>S. elata</i> , <i>S. scandens</i> , <i>S. pubigera</i> <i>S. heterophylla</i>	SCIODAPHYLLUM-“Bipalmatifolieae” (<i>S. bipalmatifolia</i>)
Gruppe 2a	<i>S. chapana</i>	AGALMA-“Glummea” (<i>S. chapana</i>)
Gruppe 2b	<i>S. bodinieri</i>	
Gruppe 3	<i>S. caudata</i> <i>S. elliptifoliola</i>	SCIODAPHYLLUM-“Heptapleurum” (<i>S. caudata</i>)
Gruppe 4a	<i>S. aromatica</i>	AGALMA-“Cynaptenia” (<i>S. aromatica</i>)
Gruppe 4b	<i>S. foetida</i>	
Gruppe 5	<i>S. heptaphylla</i> <i>S. sibayakensis</i>	SCIODAPHYLLUM-“Heptaphylla” (<i>S. heptaphylla</i>)
Gruppe 6a	<i>S. arboricola</i> , <i>S. microphylla</i> , <i>S. racemosa</i> , <i>S. venulosa</i> <i>S. wallichiana</i>	SCIODAPHYLLUM-“Heptapleurum” (<i>S. arboricola</i>)
Gruppe 6b	<i>S. "lanata"</i>	SCIODAPHYLLUM-“Tupidanthus 1” (<i>S. wallichiana</i>)
Gruppe 6c	<i>S. racemosa</i>	SCIODAPHYLLUM-“Paratropia 3” (<i>S. "lanata"</i>)
Gruppe 6d	<i>S. cuneata</i>	
Gruppe 7	<i>S. bordeni</i>	SCIODAPHYLLUM-“Bordenii” (<i>S. bordeni</i>)
Gruppe 8	<i>S. piperoidea</i>	
Gruppe 9	<i>S. pueckleri</i> , <i>S. subintegra</i>	SCIODAPHYLLUM-“Tupidanthus 1” (<i>S. pueckleri</i> , <i>S. subintegra</i>)
Gruppe 10	<i>S. actinophylla</i>	SCIODAPHYLLUM-“Brassaia” (<i>S. actinophylla</i>)

bestätigten die Verwandtschaft von *S. pueckleri* mit den Vertretern der Sekt. *Brassaia*. Die palynologischen Untersuchungen zeigen Unterschiede von *S. pueckleri* gegenüber der Gattung *Plerandra*, deren Pollen an einige Hydrocotyloideae erinnert (TSENG 1973). Die Gattung *Scheffleropsis* RIDLEY wurde später vergessen und fehlte sogar in der grossen taxonomischen Bearbeitung der asiatischen Araliaceae (LI 1942). Viele Merkmale vereinigen aber vier *Scheffleropsis*-Arten mit *Tupidanthus* und *Plerandra* (Unbestimmtheit im Bau von Androzäum und Gynözeum, primitiverer Bau von Staubblättern, Vorhandensein der zu Karyoptra verwachsenen Blütenkrone: GRUSHVITSKY & SKVORTSOVA 1973).

3. Übereinstimmung der Ergebnisse mit Frodin's System

Der Bau der Früchte der untersuchten Sippen ergab die in Tab. 1 dargestellten Beziehungen zur *Schefflera*-Systematik.

4. Schlussfolgerung

Die karpologische Untersuchung erbrachte eine große Zahl für die systematische Auswertung wichtiger Merkmale und zeigte eine reiche Variabilität der asiatischen *Schefflera*-Sippen. Die Gruppen AGALMA-Agalma und AGALMA-Hypoleucae sensu FRODIN scheinen karpologisch gut definiert zu sein. Die Arten von SCIODAPHYLLUM-Heptapleurum besitzen unterschiedliche Fruchtstrukturen, was den Sammelcharakter dieser Gruppe zeigt. Der Bau der Frucht vereinigt *S. pueckleri* und *S. subintegra* (SCIODAPHYLLUM - *Tupidanthus* 1), und unterscheidet sie von *S. wallichiana*. Die erheblichen karpologische Unterschiede weisen auf mehrere unabhängige Evolutionslinien innerhalb der asiatischen *Schefflera*-Arten hin.

Danksagung

Unser herzlicher Dank gilt Dr. A.A. Oskolski, Dr. G.M. Plunkett, Dr. E.S. Zaitseva (Romanova) und E.A. Groshnikova für das bereitgestellte Material und Prof. Dr. A.P. Melikyan†, Dr. Ernst Vitek, sowie auch einem anonymen Begutachter für Diskussionen zur vorliegenden Arbeit.

Literaturverzeichnis

- ALEXANDROV V.G. & KLIMOCKINA L.V., 1947: Istorija razvitija osnovnych tipov strojenija plodow sontitschnych [Entwicklungsgeschichte der Haupttypen des Fruchtbaus bei Umbelliferae (in Russ.)]. – Trudy Bot. In-ta AN SSSR 1, 6: 40–71
- BARYKINA R.P., VESELOVA T.D., DEVYATOV A.G., DSHALILOVA H.H., ILYINA G.M. & CHUBATOVA N.V., 2000: Osnovy mikrotechnitscheskich issledovanij v botanike [Grundlagen der botanischen Mikrotechnik (in Russ.)]: 1–127. – Moskau: Biologische Fakultät der Moskauer Lomonossow-Universität.
- BAUMANN M.G., 1946: Myodocarpus und Phylogenie der Umbelliferen-Frucht. – Ber. Schweizer Bot. Ges. 56: 13–112.
- BERNARDI L., 1979: The New Caledonian genera of Araliaceae and their relationships with those of Oceania and Indonesia. – Tropical Bot.: 315–325.

- EYDE R.H. & TSENG C.C., 1971: What is the primitive floral structure of Araliaceae? – J. Arnold Arbor. 52: 205–239.
- FRODIN D.G., 1975: Studies in *Schefflera* (Araliaceae): the *Cephaloschefflera* complex. – J. Arnold Arbor. 56: 427–448.
- FRODIN D.G., 1995: Neotropical montane Araliaceae: an overview. – In: CHURCHILL S.P. & al. (eds.): Biodiversity and conservation of neotropical montane forests: 421–431. – New York: Bot. Gard.
- FRODIN D.G. & GOVAERTS R., 2003: World checklist and bibliography of Araliaceae: 1–444. – Kew: The Royal Bot. Gard.
- GRUSHVITSKY I.V. & SKVORTSOVA N.T., 1969: Novaja podsekcija *Glummea* GRUSHV. et N. SKVORTS. roda *Schefflera* J.R. FORST. et G. FORST. i ee sostaw [Eine neue Untersektion *Glummea* GRUSHV. et N. SKVORTS. der Gattung *Schefflera* J.R. FORST. et G. FORST. und ihre Sippen (in Russ.)]. – Bot. Zhurn. 54, 1: 84–97.
- GRUSHVITSKY I.V. & SKVORTSOVA N.T., 1970: O nowom tipe sloshnogo lista. Putschkowatosloshnyj list widow roda *Schefflera* J.R. FORST. et G. FORST. (Araliaceae) [Ein neuer büschelzusammengesetzter Blattpypus in der Gattung *Schefflera* J.R. FORST. et G. FORST. (Araliaceae) (in Russ.)]. – Bot. Zhurn. 55, 4: 525–536.
- GRUSHVITSKY I.V. & SKVORTSOVA N.T., 1973: Nowyj dlja flory Sewernogo Wietnama rod *Scheffleropsis* RIDL. - predstavitel drevneyschej triby semejstwa Araliaceae [Eine neue Gattung *Scheffleropsis* RIDL. für die Flora von Nord-Vietnam: Vertreter des ältesten Araliaceae-Tribus) (in Russ.)]. – Bot. Zhurn. 58, 9: 1492–1503
- GRUSHVITSKY I.V., SKVORTSOVA N.T., GLININA L.V. & VYSOTSKAYA R.I., 1971: Anatomitscheskie kriterii dlja rasgranitschenija blizkorodstvennych widow roda *Schefflera* J.R. Forst. et G. Forst. (Araliaceae) [Anatomische Kriterien zur Absonderung der naheverwandten *Schefflera*-Arten (Araliaceae) (in Russ.)]. – Bot. Zhurn. 56: 1511–1516.
- HARMS H., 1898: Fam. Araliaceae. – In: ENGLER A. & PRANTL K. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien 3, 8: 1–62. – Leipzig.
- HOO G. & TSENG C.J., 1965: [Contribution to the Araliaceae of China (in Chin.)] – Acta Phytotax. Sin. 12: 129–175.
- HUTCHINSON J., 1969: Evolution and phylogeny of flowering plants: 1–717. – London & New-York: Academic Press.
- KONSTANTINOVA A.I., 2003: Karpologitscheskoje rasnoobrasie v ramkach rodow *Polyscias* i *Schefflera* i ego otrashenie v sistematike etich taksonow [Karpologische Vielfalt in den Gattungen *Polyscias* und *Schefflera* im Zusammenhang mit der Systematik dieser Taxa (in Russ.)]. – Doklady Timirjasew-Akad. 275: 20–24.
- KONSTANTINOVA A.I., 2007: Poloshenie roda *Oplopanax* w sisteme porjadka Araliales po ordnnyj karpologitscheskih issledowanij [Die Stellung der Gattung *Oplopanax* in der Ordnung Araliales nach Angaben der vergleichenden Karpologie (in Russ.)]. – In: GONCHAROV S.B.: Rastenija w mussonnom klimате [Die Pflanzen im Monsunklima, Materialien der Konferenz]: 220–223. – Wladiwostok: BSI DVO RAN.
- KONSTANTINOVA A.I., 2008a: Fruit structure of *Schefflera*: a contribution of comparative carpology to the system of the largest genus of Araliaceae. – In: PIMENOV M.G., TILNEY P.M.: VI International Symposium on Apiales: 54–58. – Moskau: KMK Sci. Press.
- KONSTANTINOVA A.I., 2008b: Veroyatnyje filogenitscheskie swjasi roda *Harmsioplanax* (Araliaceae) na osnovanii dannych sravnitelnoj karpologii [Phylogenetische Verwandtschaft von *Harmsioplanax* (Araliaceae) auf Grund der vergleichend karpologischen Untersuchung (in Russ.)]. – Bull. Soc. Nat. Mosc., Abt. Biol. 113, 2: 45–52.
- KONSTANTINOVA A.I. & GROSHNIKOVA E.A., 2006: Sravnitel'naja morfologija i anatomija plodow nekotorych widow *Macropanax* MIQ. i *Brassaiopsis* DECNE. et PLANCH. (Araliaceae)

[Vergleichende Morphologie und Anatomie einiger Sippen von *Macropanax* MIQ. und *Brassaiopsis* DECNE. et PLANCH. (Araliaceae) (in Russ.)]. – Materialien der wissenschaftlichen Konferenz der jungen Gelehrten, gewidmet dem 140-jährigem Jubiläum der Timirjasew-Akademie: 453. – Moskau: Timirjasew Acad. Press.

- KONSTANTINOVA A.I. & YEMBATUROVA E.YU., 2002: Taksonomitscheskie vzaimootnoschenija Araliaceae i Umbelliferae: rol' karpologicheskich issledovanij [Taxonomische Beziehungen zwischen Araliaceae und Umbelliferae: Bedeutung der karpologischen Untersuchungen (in Russ.)]. – Doklady Timirjasew-Akad. 274: 67–73
- KONSTANTINOVA A.I. & ZAITSEVA E.S., 2003: O werojatnom sustematitscheskom poloshenii roda *Astrotricha* DC. (Araliaceae) w swete dannych sravnitelnoj karpologii [Systematische Stellung der Gattung *Astrotricha* DC. (Araliaceae) nach Angaben der vergleichenden Karpologie] (in Russ.) – In: KAMELIN R.V. (ed.): Botanitscheskije issledowanija w asiatskoj Rossii [Botanische Untersuchungen im asiatischen Russland], Materialien der XI Tagung der Russ. Bot. Ges. 1: 260–261. – Nowosibirsk-Barnaul
- KOZO-POLYANSKY B.M., 1916: O nekotorych nowych osnovanijach dlja diagnostiki Umbelliferae [Über einige neue Kriterien zur Diagnostik von Umbelliferae (in Russ.)]. – Westnik Russk. Flory 2, 1: 1–12.
- KOZO-POLYANSKY B.M., 1938: Karpologija *Exoacantha* LABILL. w eje odnoschenii k diagnostike i taksonomii Umbelliferae woobsche [Die Karpologie von *Exoacantha* LABILL. im Zusammenhang mit der Diagnostik und Taxonomie der ganzen Umbelliferae (in Russ.)]. – Bull. Soc. Nat. Mosc., Abt. Biol. 47, 1: 39–55.
- LI H., 1942: The Araliaceae of China. – Sargentia 2: 1–134.
- LOWRY P.P., 1989: A revision of Araliaceae from Vanuatu. – Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia 11: 117–155.
- LOWRY P.P., PLUNKETT G.M. & WEN J., 2004: Generic relationships in Araliaceae: looking into crystal ball. – South African J. Bot. 70, 3: 382–392.
- NGOC-SANH B., 1975a: Notes sur le genre *Schefflera* J.R. & G. FORST. (Araliaceae) en Indochine orientale. I. – Adansonia, ser.2, 14, 4: 573–580.
- NGOC-SANH B., 1975b: Notes sur le genre *Schefflera* J.R. & G. FORST. (Araliaceae) en Indochine orientale. I. – Adansonia, ser.2, 15, 2: 277–284.
- OSKOLSKI A.A., 1994: Anatomija drewesiny araliowych (Der Holzbau bei Araliaceae). – Trudy Bot. In-ta RAN 10: 1–106.
- OSKOLSKI A.A., 1995. Wood anatomy of *Schefflera* and related taxa (Araliaceae). – IAWA 16, 2: 159–190.
- OSKOLSKI, A. & LOWRY. P.P., 2001: Wood anatomy of *Schefflera* and related taxa (Araliaceae). II. Systematic wood anatomy of New Caledonian *Schefflera*. – IAWA 22, 3: 301–330.
- PERVUKHINA N.V., 1950: O filogenititscheskom znatschenii nekotorych priznakow strojenija ploda sontitschnych [Phylogenetische Bedeutung einiger Merkmale im Fruchtbau der Umbelliferae] (in Russ.)]. – Trudy Bot. In-ta AN SSSR 7, 1: 82–120.
- PLUNKETT G.M., WEN J. & LOWRY II P.P., 2004a: Intrafamilial classifications and characters in Araliaceae: insights from the phylogenetic analysis of nuclear (ITS) and plastid (trnL-trnF) sequence data. – Plant Syst. Evol. 245: 1–39.
- PLUNKETT G.M., CHANDLER G.T., LOWRY II P.P., PINNEY S.M. & SPRENKLE T.S., 2004b: Recent advances in understanding Apiales and a revised classification. – South African J. Bot. 70(3): 371–381.
- PLUNKETT G.M., LOWRY II P.P., FRODIN D.G. & WEN J., 2005: Phylogeny and geography of *Schefflera*: pervasive polyphyly in the largest genus of Araliaceae. – Ann. Missouri Bot. Gard. 92: 202–224.

- PROSINA M.N., 1960: Botanitscheskaja mikrotechnika [Botanische Mikrotechnik (in Russ.)]: 1–206. – Moskau: Vysshaja Schkola.
- ROMPEL J., 1895: Krystalle von Calciumoxalat in der Fruchtwand der Umbelliferen und ihre Verwerthung für die Systematik. – Sitzber. Kaiserl. Acad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., 104, 1: 417–476.
- ROTH I., 1977: Fruits of Angiosperms (Sp. Teil 10, 2): 1–675. – Berlin & Stuttgart.
- SHANG C.-B., 1984: Le genre *Schefflera* (Araliacees) en Chine et en Indochine. – *Candollea* 39: 453–486.
- SHANG C.-B., LOWRY P.P. 2007: Fam. Araliaceae. – In: *Flora of China* 13: 435–472. – St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- SHIBAKINA G.V., 1984: Kostjanka kak ekologitscheskij tip ploda i nekotorye voprosy terminologii pri opisani plodow w semejstve Araliaceae [Steinfrucht als ökologischer Fruchttypus und einige Fragen der Terminologie bei der Beschreibung der Araliaceae-Früchte (in Russ.)]. – *Bot. Zhurn.* 69, 8: 1076–1083
- SHIBAKINA G.V., 1988: Morfologitscheskaja charakteristika plodow widow roda *Panax* (Araliaceae) [Morphologische Charakteristik der *Panax*-Früchte (Araliaceae) (in Russ.)]. – *Bot. Zhurn.* 73, 3: 319–329.
- SOKOLOFF D.D., OSKOLSKI A.A., REMIZOVA M.V. & NURALIEV M.S., 2007: Flower structure and development in *Tupidanthus calyptrathus* (Araliaceae): an extreme case of polymery among asteroids. – *Pl. Syst. Evol.* 268: 209–234.
- TAMAMSHYAN S.G., 1945: O tsennosti nekotorych diagnostitscheskich priznakow w semejstve Sontitschnych [Über den Wert einiger diagnostischer Merkmale in Umbelliferae (in Russ.)]. – *Sow. Botanika* 13, 4: 3–11.
- TAMAMSHYAN S.G., 1951: Ruminazija endosperma w pokrytosemennyh [Rumination des Endosperms bei den Bedecktsamigen (in Russ.)]. – *Bot. Zhurn.* 36, 5: 497–514.
- TAMAMSHYAN S.G. & VINOGRADOVA V.M., 1969: K sistematike roda *Grammosciadium* DC. (Umbelliferae) [Zur Systematik der Gattung *Grammosciadium* DC. (Umbelliferae) (in Russ.)]. – *Bot. Zhurn.* 54, 8: 1197–1212.
- TIKHOMIROV V.N. & KONSTANTINOVA A.I., 1995: O filogenetitscheskom znatschenii nekotorych priznakow strojenija ploda Umbelliferae-Hydrocotyloideae [Zur phylogenetischen Bedeutung einiger Fruchtmerkmale von Umbelliferae-Hydrocotyloideae] (in Russ.)]. – *Bull. Soc. Nat. Mosc., Abt. Biol.* 100, 6: 61–73.
- TIKHOMIROV V.N. & KONSTANTINOVA A.I., 1996: Materialy k karpologii Bowlesiinae (Umbelliferae-Hydrocotyloideae): plody nekotorych widow roda *Bowlesia* RUIZ et PAVON [Materialien zur Karpologie von Bowlesiinae (Umbelliferae-Hydrocotyloideae): Die Früchte einiger *Bowlesia*-Arten] (in Russ.)]. – *Bull. Soc. Nat. Mosc., Abt. Biol.* 101, 6: 53–66.
- TIKHOMIROV V.N. & KONSTANTINOVA A.I., 1997: Materialy k karpologii Bowlesiinae (Umbelliferae-Hydrocotyloideae): plody *Drusa glandulosa* (POIR.) BORN. i nekotorych widow roda *Homalocarpus* HOOK. et ARN. [Materialien zur Karpologie von Bowlesiinae (Umbelliferae-Hydrocotyloideae): Die Früchte von *Drusa glandulosa* (POIR.) BORN. und einiger Arten von *Homalocarpus* HOOK. et ARN.] (in Russ.)]. – *Bull. Soc. Nat. Mosc., Abt. Biol.* 102, 1: 45–52.
- TIKHOMIROV V.N. & KONSTANTINOVA A.I., 2000: Fam. Apiaceae (Umbelliferae). – In: TAKHTAJAN A.L. (ed.): *Srawnitel'naja anatomija semjan* [Vergleichende Anatomie der Samen (in Russ.)] 6: Dicotyledonae. Rosidae II: 342–360. – St.-Petersburg: Nauka.
- TSENG C.C., 1967: Anatomical studies of flower and fruit in the Hydrocotyloideae (Umbelliferae). – *Univ. Calif. Publ. Bot.* 42: 1–59.

- TSENG C.C., 1973: Systematic palynology of *Tupidanthus* and *Plerandra* (Araliaceae). – *Grana* 13: 51–56.
- TSENG C.C. & HOO G., 1982: A new classification scheme for the family Araliaceae. – *Acta Phytotax. Sin.* 20: 125–130.
- TSENG C.C. & SHOUP J.R., 1978. Pollen morphology of *Schefflera* (Araliaceae). – *Am. J. Bot.* 65: 384–394.
- VYSHENSKAYA T.D., 2000: Fam. Araliaceae. – In: TAKHTAJAN A.L. (ed.): *Srawnitel'naja anatomija semjan* [Vergleichende Anatomie der Samen (in Russ.)] 6: Dicotyledonae. Rosidae II: 321–342. – St.-Petersburg: Nauka.
- WEN J., PLUNKETT G.M., MITCHELL A.D. & WAGSTAFF S.J., 2001: The evolution of Araliaceae: a phylogenetic analysis based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. – *Syst. Bot.* 26, 1: 144–167.
- WILLIS J.C., 1973: A dictionary of the flowering plants and ferns. 8th ed. – Cambridge: University Press.