

Ingeborg Theisen/Wilhelm Barthlott

Mikromorphologie  
der Epicuticularwachse  
und die Systematik  
der *Gentianales*, *Rubiales*,  
*Dipsacales* und *Calycerales*



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ

FRANZ STEINER VERLAG · STUTTGART

# REIHEN DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE

## TROPISCHE UND SUBTROPISCHE PFLANZENWELT

1981

32. WILHELM BARTHLOTT, ECKHARD WOLLENWEBER, Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. 67 S. mit 39 Abb., DM 24,80
33. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (10. Mitteilung). 28 S. mit 9 Abb. (= 26 Einzelfiguren), DM 11,20
34. EVELIN BÖHNKE-GÜTLEIN und FOCKO WEBERLING, Palynologische Untersuchungen an Caprifoliaceae. I. Sambuceae, Viburneae und Diervilleae. 63 S. mit 15 Abb., DM 24,40
35. WILHELM TROLL und FOCKO WEBERLING, Infloreszenzstudien an Aizoaceen, Mesembryanthemaceen und Tetragoniaceen. 99 S. mit 48 Abb., DM 36,20
36. DOROTHEA und FOCKO WEBERLING, Zur Morphologie und Anatomie der Gattung *Belonanthus* GRAEBN. (Valerianaceae). 41 S. mit 17 Abb. DM 14,20

1982

37. ZAFERA ANTOINE RABESA, Weitere Untersuchungen an Didiereaceen. 5. Teil: Recherches chimiosystématiques sur les flavonoïdes des Didiéréacées. 26 S. mit 3 Abb., DM 11,80
38. GERD ESSER, Vegetationsgliederung und Kakteenvegetation von Paraguay, 113 S. mit 76 Abb. und 1 Faltkarte, DM 42,80
39. WERNER RAUH und WILHELM BARTHLOTT, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (11. Mitteilung). 35 S. mit 20 Abb. DM 12,80
40. BODO SCHICK, Zur Morphologie, Entwicklung, Feinstruktur und Funktion des Translators von *Periploca* L. (Asclepiadaceae), 45 S. mit 13 Abb., DM 15,60

1983

41. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (12. Mitteilung), 32 S. mit 12 Abb., DM 12,80
42. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (13. Mitteilung), 34 S. mit 20 Abb., DM 12,80
43. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (14. Mitteilung), 65 S. mit 42 Abb., DM 24,40
44. DIETRICH PRESTING, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 128 bis 146. 93 S. mit 44 Abb., DM 32,-

1984

45. WERNER RAUH (Hrsg.), Anatomisch-biochemische Untersuchungen an Euphorbien. Teil 1. 108 Seiten mit 53 Abb. und 2 Tab., DM 38,-
46. WOLFGANG L. WERNER, Die Höhen- und Nebelwälder auf der Insel Ceylon (Sri Lanka). Mit einer Einleitung von ULRICH SCHWEINFURTH. 200 Seiten mit 42 Abb., 9 Profilen und 2 Faltkarten, DM 48,-
47. HERMANN LÖRCHER und FOCKO WEBERLING, Anatomie und Achsenverdickung brasilianischer Valerianaarten (Series Polystachyae). 31 Seiten mit 10 Abb. und 1 Tab., DM 12,80
48. RAINER SCHILL und CHRISTINE DANNENBAUM, Bau und Entwicklung der Pollinien von *Hoya Carnosa* (L.) Br. (Asclepiadaceae). 54 Seiten und 48 Abb., DM 24,80
49. HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 17 bis 49 Gymnospermae und Monocotyledones. 89 Seiten mit 41 Tafeln, DM 34,60
50. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (15. Mitteilung). 36 S. mit 18 Abb., DM 14,80
51. MARIE-THERÈSE CERCEAU-LARRIVAL, MONIQUE KE-RAUDREN-AYMONIN (†), DANIELLE LOBREAU-CALLEN, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica, Addenda und REM. Familien 50-59bis, 61-64, 99-110, 147-154, 155-166, 184-188. 136 Seiten mit 82 Tafeln, DM 48,-

1985

52. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (16. Mitteilung). 82 S. mit 50 Abb. in 104 Teilbildern, davon 3 farb., DM 32,-
53. WERNER RAUH, Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (17. Mitteilung). 62 S. mit 34 Abb. in 62 Teilbildern, davon 5 farb., DM 26,-

THEISEN/BARTHLOTT

MIKROMORPHOLOGIE DER EPICUTICULARWACHSE  
UND DIE SYSTEMATIK DER GENTIANALES,  
RUBIALES, DIPSACALES UND CALYCERALES

**AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR**

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

**TROPISCHE UND SUBTROPISCHE  
PFLANZENWELT**

89 (1994)

Redaktion: Werner Rauh



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ  
FRANZ STEINER VERLAG · STUTTGART

MIKROMORPHOLOGIE **108**  
DER EPICUTICULARWACHSE  
UND DIE SYSTEMATIK  
DER GENTIANALES, RUBIALES,  
DIPSACALES UND CALYCERALES

von

INGEBORG THEISEN und WILHELM BARTHLOTT

Mit 42 Abbildungen



AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR · MAINZ  
FRANZ STEINER VERLAG · STUTTGART

Gefördert durch das Bundesministerium für Forschung und Technologie, Bonn,  
und das Ministerium für Wissenschaft und Kunst des Landes Baden-Württemberg,  
Stuttgart.

**Anschriften der Autoren:**

Dipl.-Biologin Ingeborg Theisen, Botanisches Institut der Universität Bonn,  
Meckenheimer Allee 170, D-53115 Bonn

Prof. Dr. Wilhelm Barthlott, Botanisches Institut der Universität Bonn,  
Meckenheimer Allee 170, D-53115 Bonn

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

**Theisen, Ingeborg:**

Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik  
der Gentianales, Rubiales, Dipsacales und Calycerales / von  
Ingeborg Theisen und Wilhelm Barthlott. Akademie der  
Wissenschaften und der Literatur, Mainz. – Stuttgart : Steiner,  
1994

(Tropische und subtropische Pflanzenwelt ; 89)

ISBN 3-515-06525-3

NE: Barthlott, Wilhelm.; GT

© 1994 by Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz  
Druck: Rhein Hessische Druckwerkstätte, Alzey  
Printed in Germany

Gedruckt auf säurefreiem, chlorfrei gebleichtem Papier

## Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung .....	7
2.	Material und Methoden .....	9
2.1	Material.....	9
2.2	Methoden.....	10
3.	Mikromorphologie der Epicuticularwachse .....	11
4.	Systematische Übersicht der Epicuticularwachse .....	13
4.1	<i>Gentianales</i> .....	14
4.2	<i>Rubiales</i> .....	30
4.3	<i>Dipsacales</i> .....	36
4.4	<i>Calycerales</i> .....	42
5.	Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der <i>Gentianales</i> , <i>Rubiales</i> , <i>Dipsacales</i> und <i>Calycerales</i> .....	51
6.	Zusammenfassung .....	53
7.	Summary.....	54
8.	Literaturverzeichnis.....	55
9.	Index der Familien und Gattungen .....	61

## 1. Einleitung

In Fortsetzung früherer Untersuchungen zur Mikromorphologie epicuticularer Wachse bei den monokotylen Blütenpflanzen (FRÖLICH & BARTHLOTT 1988), sowie bei den gerade als Vol. 88 dieser Reihe veröffentlichten Studien Dilleniiden-Ordnungen (DITSCH & BARTHLOTT 1994), werden in der vorliegenden Bearbeitung erstmals die hochabgeleiteten dikotylen Blütenpflanzen-Ordnungen der *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* (*Lamiidae*) und *Calycerales* (*Asteridae*) behandelt, um eine natürliche Gliederung untereinander und eine mögliche Abgrenzung von den übrigen "progressiven" tetracyclischen Sympetalae darzustellen.

SPRENGEL (1793) und KARSTEN (1857) gehörten mit zu den ersten Botanikern, die auf hydrophobe Epicuticularsekrete aufmerksam machten. Diese sogenannten "epicuticularen Wachse" sind oft schon makroskopisch als blau-weißer Reifbelag auf den Cuticeln verschiedener Pflanzenorgane erkennbar (z.B. Heidelbeeren). Chemisch gesehen handelt es sich bei den Wachsen um ein sehr heterogenes Gemisch verschiedener organischer Stoffklassen (aliphatische, seltener cyclische Kohlenwasserstoffe). Übersichten zur Chemie der Wachse und Wachsmorphogenese finden sich bei BARTHLOTT & WOLLENWEBER (1981), CUTLER, ALVIN & PRICE (1982), JUNIPER & JEFFREE (1983), KOLATTUKUDY (1976, 1980), VON WETTSTEIN-KNOWLES (1979).

Die charakteristische Mikromorphologie der Wachsskulpturierung ist häufig taxonspezifisch und weitestgehend unabhängig von Umwelteinflüssen. Es variieren nur Bestandsdichten und Proportionen der Wachskristalloide (BAKER 1974). Rekrystallisationsversuche ergaben, daß die komplexe Vielfalt der verschiedenen Kristalloidtypen überwiegend durch die chemische Zusammensetzung der Wachse bestimmt wird. Auf die Korrelation zwischen Mikromorphologie eines Wachstypes und der zugrundeliegenden chemischen Zusammensetzung wird u.a. bei JEFFREE, BAKER & HOLLOWAY (1975), JEFFREE (1986) und MEUSEL, LEISTNER & BARTHLOTT (in prep.) eingegangen. Da der jeweilige Typ der epicuticularen Skulpturierung einer strengen genetischen Kontrolle unterliegt (CUTLER & BRANDHAM 1977), läßt sich die Formenvielfalt taxonomisch auswerten. Die systematische Verwendbarkeit dieses Merkmals belegen u.a. Untersuchungen Monokotylen (BARTHLOTT & FRÖLICH 1983) und *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae* (HENNIG et al. in prep.).



Dank für die großzügige Erlaubnis zur Entnahme von Frisch- und Herbarmaterial schulden wir den Herren Prof. Dr. W. Greuter, Prof. Dr. P. Hiepko und Dr. B. Leuenberger (Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem), Prof. Dr. G. Prance und Dr. G.L. Lucas (Royal Botanic Gardens Kew). Außerdem gilt unser herzlicher Dank Herrn Prof. Dr. W. Rauh, sowie dem Direktor der Städtischen Sukkulentsammlung Zürich, Herrn D. Supthut, für die Überlassung weiteren, wertvollen sukkulenten Pflanzenmaterials. Dank gebührt ebenso Herrn Prof. Dr. F. Weberling für eine anregende Diskussion im Hinblick auf die Caprifoliaceen-Thematik. Für die freundliche Hilfe bei den fotografischen und technischen Arbeiten danken wir Frau C. Salz (Bonn) und Herrn H.-J. Ensikat (Bonn).

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Material

Für die vorliegende Arbeit sind 731 Arten (279 Gattungen) aus 30 Familien der Ordnungen *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* und *Calycerales* analysiert worden. Im wesentlichen stützten sich die Untersuchungen auf Frischmaterial. Bei Familien, die nicht in Kultur waren oder bei denen zu wenig Material verfügbar war, wurde auf Herbarmaterial zurückgegriffen.

Grundsätzlich ist Frischmaterial zur wachsmikromorphologischen Analyse besser geeignet: Artefakte, die sich beim Herbarmaterial aus unsachgemäßer Probenentnahme (mechanische Beschädigungen durch Herbarpresse) oder Lagerung (Trocknen in Heißluftöfen: einige Wachse schmelzen ab 40°C) ergeben, können so weitestgehend vermieden werden. Häufig ist am herbarisiertem Material, welches für die Untersuchung interessant wäre, keine intakte Stelle zu finden; über den Wachstumstyp kann nur entschieden werden, wenn dieser wenigstens noch stellenweise unbeschädigt vorgefunden wird.

Bei der Probenentnahme des Frischmaterials ist darauf geachtet worden, daß relativ junge, jedoch ausgereifte, saubere Blätter und Sprosse gesammelt wurden. Häufig zeigen allzu junge Pflanzenteile anstatt der charakteristischen Wachskristalloide nur undifferenzierte Wachsfilme. Ältere Organe hingegen sind oft kontaminiert und weisen erodierte Wachse auf.

Fast ausschließlich sind Blattunter- und -oberseiten auf ihre Wachsmikromorphologie hin überprüft worden. Sofern sich hier keine Epicuticularwachse nachweisen ließen, sind auch andere Organe (Sproß, Frucht, Blattstiele, Kelchblätter etc.) untersucht worden.

Stichprobenweise wurden die Epicuticularsekrete auf ihre lipophile Löslichkeit getestet. Hierzu wurden Blattproben für 24 h in Xylol verbracht und mit der unbehandelten Kontrollprobe verglichen.

Auf eine detaillierte Materialliste wird an dieser Stelle verzichtet; die Angaben zu den untersuchten Taxa und ihrer Herkunft finden sich in der systematischen Übersicht (Kapitel 4). Die hierbei verwendeten Abkürzungen nach dem Index Herbariorum (HOLMGREN et al. 1990) sind: Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem (B); Botanischer Garten Bonn (BONN); Royal Botanic Gardens and Herbarium Kew (K); Städtische Sukkulentsammlung Zürich (ZSS). Das Frischmaterial ist durch Hinzufügen von (BG) markiert, das Herbarmaterial durch die Abkürzung (H) gekenn-

zeichnet worden. Soweit vorhanden sind die Akzessionsnummern der kultivierten Pflanzen bzw. die Sammler der Herbarbelege angegeben.

Des weiteren wurden uns freundlicherweise Material von folgenden Personen zur Verfügung gestellt, für die wir uns an dieser Stelle nochmals ganz herzlich bedanken möchten: Prof. Dr. W. Rauh: Material aus Madagaskar (leg. Rauh); Dr. E. Fischer: Material aus Rwanda und Zaire (leg. Fischer); Dr. S. Porembski: Material aus Brasilien, Malawi, Elfenbeinküste (leg. Porembski); Dr. C. Neinhuis: Material Gardasee (leg. Neinhuis); Dipl.-Biologe R. Seine: Material aus Australien (leg. Seine). Außerdem wurde Material aus eigenen, überwiegend aus Ecuador stammenden Sammlungen verwendet (leg. Theisen).

## **2.2 Methoden**

Die lufttrockenen oder frischen Materialproben wurden meist ohne weitere Vorbehandlung mit kolloidalem Kohlenstoff (Leitcarbon) auf Aluminium-Probenteller aufgeklebt. Eine neuartige Glycerin-Präparationsmethode (ENSIKAT & BARTHLOTT 1994), die die turgeszente Form der Zellen fixiert ohne die Wachsstrukturen anzugreifen, wurde zu Vergleichsstudien herangezogen. Aufwendige Fixierungs- oder Dehydrations-Verfahren ("Critical-Point-Trocknung") dürfen wegen Instabilität der Wachse nicht angewendet werden. Die Proben wurden durch Kathodenzerstäubung mit einer ca. 25 nm dünnen Goldschicht beschichtet. Das hierbei verwendete "Cool-Diode-Sputtering-Verfahren" verhindert eine thermische Belastung der Proben (Kühlung auf ca. 10° - 15° C). Die Untersuchungen erfolgten in einem hochauflösendem Raster-Elektronenmikroskop (Cambridge "Steroscan 200") bei 2.000 bis 40.000 facher Vergrößerung und Spannungen zwischen 10 - 25 kV.

### 3. Mikromorphologie der Epicuticularwachse

Nachfolgend folgt eine Auflistung der bei vorliegender Untersuchung aufgetretenen Wachskristalloid-Typen. Klassifikationen diverser Wachstypen, sowie zusammenfassende Darstellungen der Epicuticularwachse stehen bei DE BARY (1871), AMELUNXEN et al. (1967), BARTHLOTT & WOLLENWEBER (1981), JEFFREE (1986). Schematische Abbildungen der wichtigsten Typen finden sich bei FRÖLICH & BARTHLOTT (1988); ein Diagramm zur Verteilung der Wachstypen appliziert auf das Angiospermensystem bei BARTHLOTT (1993).

Im Prinzip lassen sich die epicuticularen Wachse in zwei Hauptgruppen untergliedern: flächige, durchgehende Schichten sowie lokale Wachsstrukturen (Kristalloide), in Form von Stäbchen, Fäden, Röhrchen, Schuppen und deren Modifikationen.

Es ließen sich bei den untersuchten Taxa folgende Typen unterscheiden:

**Durchgehende, glatte Schichten:** Dünne Wachsfilme, die die Cuticula gleichmäßig überziehen, zeigen keine Mikroskulpturierung und sind im Raster-Elektronenmikroskop nicht immer eindeutig nachweisbar (Abb. 30).

**Wachsschollen:** Besonders dicke Wachspanzer, die während der Ontogenie in große Platten oder Schollen aufbrechen, finden sich auf Oberflächen sukkulenter Pflanzen. Massive Wachsschichten konnten für einige *Asclepiadaceae* nachgewiesen werden (Abb. 5).

**Klumpchen- und körnchenförmige Kristalloide:** Die oft unregelmäßigen, mehr oder weniger rundlichen, kompakten Wachspartikel treten recht selten auf (Abb. 12, 26). Für systematische Erwägungen scheinen sie weniger geeignet, da es sich oft um Erosionsprodukte anderer Kristalloidtypen handelt.

**Schuppenförmige Kristalloide:** Abgeflachte und mit einer Kante der Cuticula aufsitzende Wachspartikel gehören zu den häufigsten und weitest verbreiteten Kristalloidtypen. Variabel ist ihre Dicke (massiv bis häutig), die Höhen-Breiten-Relation (Kurzschuppen bis bandartige Schuppen), die Ausprägung des Schuppenrandes (glatt bis unregelmäßig), sowie der Neigungswinkel (aufrecht bis liegend) und die räumliche Orientierung (ungerichtet und vernetzt; rosettenartig gruppiert; parallel orientiert).

**Bandförmige Kristalloide:** Die mehr oder weniger flachen, im Querschnitt rechteckigen Wachskristalloide sind oft spiralg eingerollt. Gewundene, band- bis schuppenartige Wachse wurden u.a. bei *Ceropegia* (*Asclepiadaceae*) gefunden (Abb. 11).

**Einfache Stäbchen und Fäden:** Einfache, d.h. nicht aus Untereinheiten bestehende, glatte und massive Kristalloide variieren in Länge, Durchmesser und Anordnung auf der Cuticula. Stäbchen- bis fadenförmige Kristalloide wurden bei *Galium* (*Rubiaceae*) gefunden (Abb. 28). Oft werden Röhren bei zu geringer Auflösung als massive Stäbchen fehlgedeutet.

**Zusammengesetzte Stäbchen (*Strelitzia*-Typ):** Extreme Längsriefungen zeigen, daß diese Wachsstäbchen aus mehreren massiven Stäbchen-Untereinheiten aggregieren, und oft komplexe "manschetten"-artige Wachskamine um die Stomata bilden. Stomatäre Wachskamine aus zusammengesetzte Stäbchen finden sich bei einigen sukkulenten *Asclepiadaceae*; *Dischidia* (Abb. 8).

**Quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ):** Markante Querriefungen bis hin zu transversal angeordneten Schuppen entlang einer zentralen stäbchenförmigen Achse kennzeichnen den *Aristolochia*-Typ (BARTHLOTT 1993). Nicht selten treten einzelne Stäbchen zu komplexen Hohlstrukturen zusammen (kantige quergeriefte "Röhren"). Eine exakte Abgrenzung diverser Übergangsformen oder konvergenter Kristalloidtypen ist wohl nur chemisch möglich (MEUSEL, LEISTNER & BARTHLOTT in prep.).

**Röhren:** Nur bei höherer Auflösung als Hohlstruktur identifizierbar, sind bislang zwei verschiedene Röhren-Untertypen bekannt, die sich nicht nur durch ihre chemische Zusammensetzung voneinander unterscheiden lassen. Lange, unverzweigte  $\beta$ -Hydroxy-Diketon-Röhren z.B. einiger *Eucalyptus*-Arten; sowie kurze, für Gymnospermen und Ranunculiden charakteristische, oft in Clustern vorkommende und häufig verzweigte 10-Nonacosanol-Röhren des *Berberis*-Typs (BARTHLOTT 1993). Hierzu gehören möglicherweise die spiralg aufgebauten Röhren der *Caprifoliaceae* (Abb. 37-38).

#### 4. Systematische Übersicht der Epicuticularwachse

Für die vorliegende Studie wurden die für die *Asteridae* sensu lato als basal angesehenen Ordnungen der *Gentianales* (incl. *Rubiaceae*, THORNE 1992b) und *Dipsacales* (incl. *Calyceales*, DAHLGREN 1989) ausgewählt. Alle vier untersuchten Ordnungen stehen auf der Entwicklungsstufe der "Sympetalen Tetracycliae" und werden von CRONQUIST (1988) zur Unterklasse der *Asteridae* s.l. (incl. *Lamiidae*) gestellt. Diese am stärksten abgeleitete und möglicherweise evolutiv jüngste Unterklasse der *Dicotyledoneae* ist im Vergleich zu dem dilleniiiden und rosiden "Mittelbau" der Zweikeimblättrigen nur relativ wenigen taxonomischen Umgruppierungen unterworfen gewesen. Dennoch existieren für einige kleinere Familien Unsicherheiten bezüglich ihrer Zugehörigkeit zu den Ordnungen bzw. der Unterklasse. Neben den altbewährten Methoden der klassischen Morphologie, Anatomie, Embryologie, Palynologie etc. tragen besonders die Ergebnisse der Chemotaxonomie, Molekulargenetik, Serologie und Ultrastruktur (Mikromorphologie, Siebröhren-Plastiden) zur Klärung dieser Fragestellung bei.

Die in den nachfolgenden Unterkapiteln aufgeführten Ergebnisse der hochauflösenden raster-elektronenmikroskopischen Untersuchung sollen einen systematischen Überblick über die bearbeiteten Taxa und ihrer Epicuticularwachse geben. Hierbei wird ein kurzer Vergleich von Umfang und Gliederung der Ordnungen bzw. Familien in den verschiedenen neueren Systemen (CRONQUIST 1988, DAHLGREN 1989, G. DAHLGREN 1991, TAKHTAJAN 1987, THORNE 1992b) gegeben.

Die Auswahl der untersuchten Familien folgt primär der Auflistung nach dem System von CRONQUIST (1988); einen detaillierten Überblick der diversen Systeme geben GOLDBERG (1986) und BRUMMITT (1992). Familien, Gattungen und Arten werden in alphabetischer Abfolge behandelt. In Klammern sind bei den Familien die Anzahl der bisher bekannten Genera und Species aufgeführt, bei den Gattungen die Artenzahl. Die Angaben hierüber stammen fast ausnahmslos aus MABBERLEY (1989) und AIRY SHAW (1988).

#### 4.1 *Gentianales*

Die Ordnung der *Gentianales* wird im System von CRONQUIST (1988) an die Basis der Unterklasse *Asteridae* s.l. plaziert. Ebenso verfährt TAKHTAJAN (1987), der bei seiner Aufteilung der Entwicklungsstufe "Sympetalae Tetracycliae" CRONQUISTS *Asteridae* s.l. in *Lamiidae* und *Asteridae* s.str. splittet, und die *Gentianales* als basale Gruppe der *Lamiidae* einstuft.

Die *Gentianales* umfassen nach CRONQUIST (1988) nur 5 Familien (*Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Gentianaceae*, *Loganiaceae* s.l.\*1) und *Saccifoliaceae*). Die z.B. von CRONQUIST (1988) als Loganiaceen-Unterfamilien eingestuften *Antoniaceae*, *Desfontainiaceae*, *Potaliaceae*, *Spigeliaceae*, *Strychnaceae* und die als Asclepiadaceen-Unterfamilie angesehenen *Periplocaceae* werden hier aus praktischen Erwägungen als eigenständige Familien behandelt. Auch die *Plocospermataceae* - bislang als Unterfamilie bei den *Apocynaceae* (CRONQUIST 1988, THORNE 1992b) bzw. als Tribus bei den *Loganiaceae* (LEEUWENBERG 1980) geführt - wurden gemäß TAKHTAJAN (1987) auf Familienniveau erhoben.

Die aufgrund ihres fehlenden intraxylären Phloems und ihrer zellulären Endospermentwicklung von CRONQUIST (1988) nicht zu den *Gentianales* gerechneten *Buddlejaceae*, *Menyanthaceae* und *Oleaceae* werden hier dennoch im Rahmen der *Gentianales* bearbeitet. DAHLGREN (1989), TAKHTAJAN (1987) und THORNE (1983) stellen die *Oleaceae* als einzige Familie in die Ordnung der *Oleales*, zu der Überordnung der *Gentiananae*. Die *Buddlejaceae*, die zusammen mit den *Oleaceae* im CRONQUISTSchen System bei den *Scrophulariales* stehen, werden nur von HUTCHINSON (1973), YOUNG (1981) und THORNE (1983) den *Gentianales* zugeordnet; wohingegen sie THORNE (1992) gemeinsam mit den *Oleaceae* zu den *Bignoniales* stellt.

Hinzu kommen assoziierte Familien, die von den verschiedensten Autoren zu den *Gentianales* gerechnet wurden: *Columelliaceae*, *Dialypetalanthaceae*, *Salvadoraceae*, *Retziaceae*.

Die phytochemisch und morphologisch mit den *Cornales* der Unterklasse *Rosidae* verwandten *Gentianales* (= "Contortae"), lassen sich als *Asteridae* s.l. mit radiären Blüten, oft mit gedrehter Knospenlage der Kronblätter, gegenständigen ganzrandigen Blättern, meist 2-blättrigen und ober- bis unterständigen Fruchtknoten, nucleärer Endospermentwicklung und bikollateralen Leitbündel mit intraxylärem Phloem kennzeichnen.

---

\*1) Nach der neuesten Familien-Revision (LEEUWENBERG 1980) werden die *Loganiaceae* s.l. in 10 Tribus eingeteilt: *Antonieae*, *Buddlejeae*, *Desfontainieae*, *Gelsemieae*, *Loganieae*, *Plocospermeae*, *Potalieae*, *Retzieae*, *Spigeliaceae*, *Strychneae*.

Tabelle 1: Die Familien der *Gentianales* s.l. in den neueren Systemen.

	TAKHTAJAN 1987 (in Loganiac.)	CRONQUIST 1988 (in Loganiac.)	DAHLGREN 1989 (in Loganiac.)	THORNE 1992b (in Loganiac.)
Antoniac.				
Apocynac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Gentianales Asteridae	Gentianales Gentiananae	Gentianales Gentiananae
Asclepiadac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Gentianales Asteridae	Gentianales Gentiananae	in Apocynac.
Buddlejac.	Scrophulariales Lamianae Lamiidae	Scrophulariales Asteridae	Lamiales Lamianae	Scrophulariineae Scrophulariales Gentiananae
Columelliac.	Escalloniineae Hydrangeales Cornanae Rosidae	Rosales Rosidae	Cornales Cornanae	Hydrangeales Cornanae
Desfontainiac.	(in Loganiac.)	(in Loganiac.)	Gentianales Gentiananae	Hydrangeales Cornanae
Dialypetalanthac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Rosales Rosidae	Gentianales Gentiananae	Gentianales Gentiananae
Gentianac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Gentianales Asteridae	Gentianales Gentiananae	Gentianales Gentiananae
Loganiac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Gentianales Asteridae	Gentianales Gentiananae	Gentianales Gentiananae
Menyanthac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Solanales Asteridae	Cornales Cornanae	Campanulales Asteranae
Oleac.	Oleales Gentiananae Lamiidae	Scrophulariales Asteridae	Oleales Gentiananae	Scrophulariineae Scrophulariales Gentiananae
Retziac.	Scrophulariales Lamianae Lamiidae	Gentianales Asteridae	Lamiales Lamianae	(in Stilbac.) Scrophulariineae Scrophulariales
Saccifoliac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Gentianales Asteridae	Gentianales Gentiananae	Gentianales Gentiananae
Salvadorac.	Celastrineae Celastrales Celastranae	Celastrales Rosidae	Salvadorales Violanae	Brassicales Violanae



Die an die Basis der *Gentianales* gestellten Vertreter der *Loganiaceae* s.l. (CRONQUIST: *Loganiaceae* s.str., *Antoniaceae*, *Desfontainiaceae*, *Potaliaceae*, *Spigeliaceae*, *Strychnaceae*) bilden eine sehr heterogene Familie; Chemie und Anatomie (HEGNAUER 1992; METCALFE & CHALK 1983) lassen erkennen, daß sie aus mehreren, gut umgrenzten Gruppen besteht, die untereinander nicht enger verwandt sind als mit Gliedern anderer, nahestehender Familien. So hat THORNE (1983, 1992b) eine Ausgliederung der *Desfontainiaceae* aus den *Loganiaceae* vorgenommen und sie aufgrund palynologischer Befunde zu den *Hydrangeales* gestellt (HOC & BRAVO 1984). Soweit die Familie bewacht war - es wurden verschieden ausgeprägte Schuppen gefunden, lassen sich wachsmikromorphologisch diese verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Tribus bzw. Familien nicht widerlegen.

Die *Gentianaceae*, die mit den *Loganiaceae* eng verwandt sind und möglicherweise sich von diesen ableiten (TAKHTAJAN 1980), sind durch Wachsschuppen charakterisiert, die in den meisten Fällen eher den *Apocynaceae* und *Asclepiadaceae* ähneln, als den nur bei *Villarsia* (*Menyanthaceae*) beobachteten wenigen Schuppen-Kristalloiden. Trotz der gegensätzlichen anatomischen und embryologischen Merkmale: *Menyanthaceae* ohne intraxyläres Phloem und mit zellulärer Endospermentwicklung (METCALFE & CHALK 1983; G. DAHLGREN 1991), sehen TAKHTAJAN (1980) und DAHLGREN (1983) aufgrund phytochemischer Befunde (HEGNAUER 1992) eine sehr nahe Verwandtschaft der *Menyanthaceae* zu den *Gentianaceae* gegeben. Infolge der abweichenden Merkmale allerdings stellt z.B. CRONQUIST (1988) die *Menyanthaceae* in die Ordnung der *Solanales*; THORNE (1983, 1992b) verlagert sie u.a. wegen andersartiger Blütenmorphologie (ORNDUFF 1988) aus den *Gentianales* zu den *Campanulales*.

Auch die *Oleaceae* werden aufgrund ihrer zellulären Endospermentwicklung und eines fehlenden intraxylären Phloems (METCALFE & CHALK 1983; BAAS et al. 1988) von CRONQUIST (1988) aus den *Gentianales* ausgegliedert und zusammen mit den *Buddlejaceae* in die *Scrophulariales* gestellt. Von den gefundenen Wachsschuppen können die *Oleaceae* aber ohne weiteres in den *Gentianales* verbleiben.

Die meist wachskristalloidlosen *Buddlejaceae*, die noch 1983 bei THORNE den *Gentianales* zugeordnet wurden, zeigen mit ihren Wachsschuppen Ähnlichkeiten zu den *Loganiaceae* auf. G. DAHLGREN (1991) faßt die *Buddlejaceae* und *Retziaceae* aufgrund ihrer terminalen Endosperm-Haustorien (wie alle *Lamiales* = *Scrophulariales*) als eine engere Verwandtschaftsgruppierung auf. Die *Retziaceae*, von LEEUWENBERG (1980) und THORNE (1983) als Tribus bzw. Unterfamilie der *Loganiaceae* gewertet, werden von THORNE (1992b) wegen holzanatomischer, embryologischer (CARLQUIST 1986, ENGELL 1987) und phytochemischer Merkmale (DAHLGREN et al. 1979) bei den *Stilbaceae*, in

die Ordnung der *Scrophulariales* integriert. Sich deutlich von den durch Schuppen charakterisierten *Loganiaceae* s.l. und *Buddlejaceae* abgrenzend, zeichnen sich die *Retziaceae* durch filigranartige, vernetzte dünne Stäbchen und Fäden aus, die überwiegend auf den Trichomspitzen vorkommen. Vergleichsdaten zur Wachsmikromorphologie aus der Ordnung *Scrophulariales*, wohin die Familie alternativ gestellt wird, liegen bislang nicht vor.

Die *Apocynaceae*, die über *Plocosperma* (*Plocospermataceae*) mit den *Loganiaceae* verwandt sind (*Plocosperma* wird je nach Autor zu den *Apocynaceae* oder zu den *Loganiaceae* gezählt) sind überwiegend durch den Besitz schuppenförmiger Wachskristalloide charakterisiert, die die Verwandtschaft mit den *Loganiaceae* unterstreicht. Davon abweichend wurden bei der Gattung *Apocynum* zusätzlich auch massive, mit einer mehr oder weniger deutlich erkennbaren Querriefung versehene Stäbchen nachgewiesen. Diese als *Aristolochia*-Typ bezeichnete, sehr variable Kristalloidform ist kennzeichnend für viele magnoliide Familien (HENNIG et al. in prep.). Vereinzelt kommen sie auch in anderen Pflanzengruppen vor: *Butomaceae* (FRÖLICH & BARTHLOTT 1988), *Caryophyllaceae* (BARTHLOTT 1993), *Paeoniaceae* und *Actinidiaceae* (DITSCH & BARTHLOTT 1994), sowie *Valerianaceae* (vorliegende Arbeit). Eine Verifizierung der systematischen Signifikanz dieser Einzelfälle kann nur dann sinnvoll erfolgen, wenn ihr Gesamtvorkommen im Angiospermensystem bekannt ist.

Engstens mit den *Apocynaceae* verwandt sind die *Asclepiadaceae* (HEGNAUER 1992; THORNE 1983: er sieht beide Familien als Unterfamilien eines Taxons an); dies wird auch durch die Wachsmorphologie (meist häutig-zerklüftete Wachsschuppen) bestätigt. Als Besonderheit haben sich bei den sukkulenten Vertretern dicke Wachsschichten bzw. grobe, abschilfernde Wachsplatten gezeigt; ein Merkmal, das in der Ordnung der *Gentianales* keine Wiederholung findet.

Eine systematische Charakterisierung anhand von Wachdaten ist bei den *Saccifoliaceae* wegen Materialmangels nicht möglich. Sie werden aufgrund blütenmorphologischer (LINDSEY 1940), holzanatomischer und chemischer Indizien (MAGUIRE & PIRES 1978) von CRONQUIST (1988) in die Nähe der *Gentianaceae* und *Loganiaceae* gestellt und von THORNE (1983) als Unterfamilie der *Gentianaceae* angesehen.

Die Familie der *Columelliaceae* besitzt bis heute eine recht isolierte Stellung. Aufgrund ihrer schwach sympetalen, leicht zygomorphen Blütenkrone wird sie z.B. von HUTCHINSON (1973) mit den *Asteridae* s.str. in Verbindung gebracht und dort in die Ordnung der *Scrophulariales* gestellt. Ebenso die unitegmischen und tenuinucellaten Samenanlagen würden eine solche Zuordnung rechtfertigen. Die relativ ursprüngliche Holzanatomie aber widerspricht einer solchen Stellung im System, sie deutet eher auf eine

verwandtschaftliche Beziehung zu den holzigen *Saxifragaceae* (besonders *Escalloniaceae*) hin (STERN et al. 1969). So plazieren CRONQUIST (1988), TAKHTAJAN (1987) und THORNE (1983) die *Columelliaceae* in die *Rosales* bzw. *Saxifragales*. Nur AIRY SHAW (1988) und GOLDBERG (1986) sehen eine Beziehung zu den *Loganiaceae*. Die Auswertung morphologischer und chemischer Befunde veranlaßt HUFFORD (1992) die *Columelliaceae* als Schwestergruppe der *Caprifoliaceae* zu deuten. Die isolierte Stellung der *Columelliaceae* hat sich auch im Hinblick auf die Wachsmikromorphologie bestätigt. So haben Blattproben auf ihren Oberflächen lange Wachsröhrchen gezeigt, die sowohl auf den Trichomspitzen der Blattunterseite als auch im vermehrten Maße auf der Blattoberseite zu finden waren. Dieser Befund läßt sich nicht mit den Wachsschuppen der *Loganiaceae* in Korrelation bringen. Da wachsmikromorphologische Daten zu den *Scrophulariales* noch ausstehen, können im Hinblick auf die systematische Zuordnung der *Columelliaceae* keine Aussagen getroffen werden. Röhrchen, wie sie bei den *Caprifoliaceae* auftreten, sind weitaus kürzer, dicker und von teilweise spiraligem Aufbau, so daß beide Röhrchen wohl eine konvergente Erscheinung bilden.

Die systematische Zuordnung der *Dialypetalanthaceae* ist sehr unsicher. Wegen ihrer gegenständigen Beblätterung und des Vorhandenseins von Stipeln stellen TAKHTAJAN (1987), DAHLGREN (1989) und THORNE (1983) die monotypische Familie in die Nähe der *Rubiales* und *Gentianales*. Aufgrund freier Kronblätter und zahlreicher Antheren ist auch eine verwandtschaftliche Beziehung zu den *Myrtales* möglich. CRONQUIST (1981) kann jedoch für die Familie keine solche Verwandtschaft erkennen; er stellt sie daher in die weit gefaßte Ordnung der *Rosales*. Die gefundenen wachsmikromorphologischen Daten geben auch keinen sicheren Aufschluß über die systematische Stellung der Familie. Zwar passen die unregelmäßig geformten und gelappten Wachsschuppen ins mikromorphologische Umfeld der *Rubiales* und *Gentianales*, aber genauso gut wäre eine Plazierung in den *Rosales* möglich. Eine beobachtete Clusterbildung der Wachsschuppen, die entfernt an Wachstrosetten der *Fabales* erinnert, könnte wegen der zahlreichen Staubblätter eventuell eine Angliederung an die Leguminosen bedeuten; dies muß jedoch mit anderen Merkmalen (Pollen-, Holz-, Blatt-, Blüten-Morphologie etc.) verglichen werden.

Nur THORNE (1983), GOLDBERG (1986) und ROULEAU (1981) stellen die Familie der *Salvadoraceae* in die Ordnung der *Oleales*. Die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Familie sind noch heute recht unklar. Allgemein scheint die Zugehörigkeit zu den *Celastrales* akzeptiert zu werden (z.B. bei CRONQUIST 1988, TAKHTAJAN 1987). WEBERLING (1982) interpretiert Ähnlichkeiten in der Stipularmorphologie als Hinweis auf Verwandtschaft mit den *Celastrales* und befürwortet eine Ausgliederung der Familie aus den *Oleaceae* bzw. *Gentianales*. DAHLGREN (1989) ist in der Zuordnung der Familie als eigen-

ständige Ordnung in die Überordnung der *Violanae* nicht ganz sicher. Nur HUBER (1991) plaziert die Familie wegen crassinucellater, bitegmischer Samenanlagen als Satellitengruppe in die Ordnung der *Capparidales*, weist aber auf Gemeinsamkeiten in der Exotesta auf die mögliche Verwandtschaft zu den *Oleales* hin; ähnlich bewertet THORNE (1992b) diese Merkmale und stellt sie ebenfalls zu den *Brassicales*. Wachsmikromorphologische Befunde bekräftigen die Abtrennung der *Salvadoraceae* aus den *Oleales* THORNS. Obwohl beide Familien durch Wachsschuppen charakterisiert sind, zeigen sich diese bei den beiden Familien in unterschiedlicher Ausprägung. Da Vergleichsdaten zur Wachsmikromorphologie der *Celastrales* und *Capparidales* noch ausstehen, kann im Hinblick auf deren verwandtschaftliche Zusammenhänge mit den *Salvadoraceae* noch keine Aussage getroffen werden.

#### ANTONIACEAE (ENDL.) J. AGARDH (4/8)

Nur unspezifische, erodierte Wachsreste nachweisbar.

*Antonia* POHL (1) - *A. ovata* POHL (H B: M.J. Jansen-Jacobs 1032).

*Bonyunia* SCHOMB. ex PROGEL (4) - *B. minor* N.E. BR. (H K).

#### APOCYNACEAE JUSS. (97/2100)

Meist unregelmäßige, gelappte bis gekerbte, sowie glatte, z.T. parallel orientierte Schuppen. Bei *Apocynum* wurden außerdem quergeriefte Stäbchen vom *Aristolochia*-Typ gefunden.

*Acokanthera* G. DON (5) - *A. oblongifolia* (HOCHST.) CODD (BG K 196-58.19604), *A. spectabilis* HOOK. (BG K 000-69.11771), *A. venenata* G. DON (BG B 060-87-74-70). - Wenige glatte, z.T. liegende bis unregelmäßige, z.T. fadenförmig ausgezogene Schuppen.

*Adenium* ROEM. & SCHULT. (5) - *A. boehmianum* SCHINZ (ZSS), *A. obesum* (FORSSKAL) ROEM. & SCHULT. (BG BONN 02390), *A. obesum* (FOSRK.) ROEM. & SCHULT. ssp. *multiflorum* (KLOTZSCH) CODD (ZSS 1987 AD/AD3), *A. oleifolium* STAPF (ZSS 762734), *A. swazicum* STAPF (BG BONN 15656). - Eine Art mit unregelmäßig gelappten Schuppen auf den Schließzellen der Stomata.

*Allamanda* L. (12) - *A. cathartica* L. var. *hendersonii* BAILEY & RAF. (BG BONN 00271), *A. neriifolia* HOOK. (BG B GH-5272). - Keine Kristalloide.

*Alyxia* BANKS ex R. BR. (120) - *A. daphnoides* CUNN. (BG B 008-27-74-84), *A. ilicifolia* F. MUELL. (leg. Seine), *A. lindii* F. MUELL. (BG K 577-65.57705), *A. ruscifolia* R. BR. (BG BONN 00792). - Keine Kristalloide.

*Amsonia* WALTER (20) - *A. elliptica* ROEM. & SCHULT. (BG BONN 04963), *A. illustris* WOODSON (BG POTSDAM), *A. tabernaemontana* WALTER (BG BONN 03919). - Eine Art mit glatten, z.T. liegenden Schuppen.

*Apocynum* L. (7) - *A. androsaemifolium* L. (BG BONN 03922), *A. cannabinum* L. (BG BONN 03920). - Dicht stehende, gekerbte bis lang gefranste Schuppen. Eine Art zusätzlich mit quergerieften Stäbchen auf der Sproßepidermis, die dem *Aristolochia*-Typ entsprechen (Abb. 1-3).

**Aspidosperma** MART. & ZUCC. (80) - *A. dasycarpen* A. DC. (H B: H.S. Irwin, J.W. Grear Jr., R. Souza, R. Reis dos Santos 16191), *A. tomentosum* MART. & ZUCC. (H B: H.S. Irwin & T.R. Soderstrom 5101). - Keine Kristalloide.

**Carissa** L. (37) - *C. bispinosa* DESF. (BG B 026-17-74-80), *C. edulis* VAHL (BG B 011-05-78-14), *C. macrocarpa* A. DC. (BG K 327-75.03135), *C. spectabilis* L. (BG B 057-21-74-73). - Zwei Arten mit wenigen, glatten bis gelappten Schuppen.

**Catharanthus** G. DON (8) - *C. roseus* (L.) G. DON (BG B 127-19-82-10), *C. trichophyllus* (BAKER) PICHON (BG K 292-86.02347). - Keine Kristalloide.

**Cerbera** L. (6) - *C. manghas* L. (BG B 020-40-74-73). - Lokal wenige glatte, parallel orientierte Schuppen.

**Chilocarpus** BLUME (15) - *C. obtusifolium* MERR. (H K), *C. rostratus* MITF. (H K). - Wenige gekerbte bis gelappte Schuppen.

**Chonemorpha** G. DON (13) - *C. fragrans* (MOON) ALSTON (BG K 461-57-46110). - Keine Kristalloide.

**Couma** AUBL. (15) - *C. guianensis* AUBL. (H B: J.J. Granville, L. de Allorge, W.J. Hahn & M. Hoff 9459). - Verstreut häufig zerklüftete, z.T. fadenförmig ausgezogene Schuppen.

**Cylindropsis** PIERRE (1) - *C. parvifolia* PIERRE (H B: A.J.M. Leeuwenberg 5600). - Keine Kristalloide.

**Dipladenia** A. DC. (30) - *D. sanderi* HEMSL. (BG B 054-05-74-83), *D. splendens* A. DC. (BG K 280-90.01992). - Eine Art mit wenigen glatten bis gelappten Schuppen.

**Funtumia** STAPP (2) - *F. elastica* (PREUSS) STAPP (BG K 174-69.01344). - Keine Kristalloide.

**Gonioma** E. MEY. (1) - *G. kamassi* E. MEY. (BG K 000-73.12044). - Keine Kristalloide.

**Kopsia** BLUME (25) - *K. arborea* BLUME (BG K 310-76.06362). - Verstreut kleine unregelmäßig gelappte Schuppen.

**Landolphia** P. BEAUV. (60) - *L. congolensis* (STAPP) PICHON (H K), *L. maxima* (K. SCHUM. ex HALL. f.) PICHON (H K). - Keine Kristalloide.

**Leuconotis** JACK (10) - *Leuconotis suaveolens* BOERL. (H K). - Dicht stehende, erodierete Schuppen.

**Melodinus** J.R. FORST. & G. FORST. (50) - *M. polyadenus* BAILL. (H K), *M. scandens* J.R. FORST. (H B: Bergeret 128), *M. suaveolens* CHAMP. ex BENTH. (BG K 220-78.02286). - Eine Art mit wenigen unregelmäßigen, gelappten bis bandförmig ausgezogenen Schuppen.

**Nerium** L. (2) - *N. indicum* MILL. (BG BONN 00158), *N. oleander* L. (BG BONN 00335). - Wenige glatte, parallel orientierte aufrechte Schuppen.

**Ochrosia** JUSS. (23) - *O. davensis* JUSS. (BG K 200-56.20002). - Keine Kristalloide.

**Pachypodium** LINDL. (13) - *P. horombense* H. POISS. (ZSS 823762), *P. baronii* COSTANTIN & BOIS (ZSS 801446), *P. baronii* COSTANTIN & BOIS var. *windsori* (H. POISS.) PICHON (BG BONN 05072), *P. bispinosum* (L. f.) A. DC. (BG BONN 05073), *P. decaryi* H. POISS. (ZSS 802375), *P. densiflorum* BAKER (ZSS 823755), *P. geayi* COSTANTIN & BOIS (BG BONN 02389), *P. lamerei* DRAKE (BG BONN 05074), *P. lealii* WELW. ssp. *saundersii* (N.E. BR.) ROWL. (ZSS 805415), *P. namaquanum* WELW. (ZSS 872707/g), *P. rosulatum* BAKER (ZSS 823768), *P. rosulatum* BAKER var. *rosulatum* BAKER (BG B 009-02-87-70), *P. rutenbergianum* VATKE (BG K 507-89.03844), *P. succulentum* (L. f.) A. DC. (BG B 009-74-74-80). - Vier Arten mit unregelmäßigen, gelappt bis gekerbten, z.T. liegenden Schuppen (Abb. 4).

**Pleiocarpa** BENTH. (3) - *P. mutica* BENTH. (BG K 000-69.14009). - Wenige glatte Schuppen.

**Plumeria** L. (7) - *P. acutifolia* POIR. (BG B 060-45-74-70), *P. bicolor* RUIZ & PAV. (BG K 241-68.24105), *P. duckei* (BG K 547-70.04876), *P. inodora* JACQ. (BG K 344-79.03138), *P. lutea* RUIZ & PAV. (BG BONN 07659), *P. obtusa* BERTERO & A. DC. (BG K 399-88.03187), *P. tricolor*

RUIZ & PAV. (BG K 237-37.23701). - Eine Art lokal dicht mit gelappt bis gekerbten, z.T. ineinander geschachtelten Schuppen.

**Rauvolfia** L. (110) - *R. densiflora* BENTH. ex HOOK. f. (BG K 0017-84.00769), *R. serpentina* (L.) KURZ (BG B 135-01-79-83), *R. tetraphylla* L. (BG B 340-23-85-40). - Keine Kristalloide.

**Rhazya** DECNE. (2) - *R. orientalis* (DECNE.) A. DC. (BG POTSDAM). - Keine Kristalloide.

**Roupellia** WALL. & HOOK. - *R. grata* WALL. & HOOK. (BG BONN 05017). - Vereinzelt glatte, z.T. parallel orientierte, sowie ± liegende, gelappte, plättchenartige Schuppen.

**Saba** (PICHON) PICHON (3) - *S. florida* (BENTH.) BULLOCK (H B: A.A. Enti FE-1857). - Keine Kristalloide.

**Stephanostema** K. SCHUM. (1) - *S. stenocarpum* K. SCHUM. (BG K 358-78.03616). - Keine Kristalloide.

**Strophanthus** DC. (38) - *S. divaricatus* WALL. (BG B GH-22292), *S. floribundus* DC. (BG B), *S. gratus* (HOOK.) BAILLON (BG B 058-87-74-80), *S. hispidus* DC. (BG B 003-82-77-10), *S. intermedius* PAX (BG B 058-86-74-73), *S. kombe* OLIVER (BG K 015-84.00068), *S. preussii* ENGL. (BG K 845-59.84505), *S. sarmentosus* DC. (BG K 234-51.23401), *S. speciosus* REBER (BG B). - Drei Arten mit meist dichten, glatten, parallel orientierten Schuppen.

**Tabernaemontana** L. (100) - *T. coronaria* WILLD. (BG BONN 04968), *T. divaricata* (L.) R. BR. (BG K 504-52.50401). - Keine Kristalloide.

**Thevetia** L. (8) - *T. peruviana* (PERS.) K. SCHUM. (BG B 011-28-78-10). - Keine Kristalloide, lokal großflächig abschilfernde Wachsschichten.

**Trachelospermum** LEM. (20) - *T. asiaticum* NAKAI (BG K 078-56.07801), *T. jasminoides* LEM. (BG BONN 03921). - Eine Art mit stark erodierten Schuppen bis granuloser Wachsschicht.

**Trachomitum** WOODSON (6) - *T. venetum* (L.) WOODSON (BG BONN 11945). - Keine Kristalloide.

**Vallaris** BURM. f. (3) - *V. solanacea* K. SCHUM. (BG K 133-46.13302). - Keine Kristalloide.

**Vallesia** RUIZ & PAV. (8) - *V. glabra* LINK (BG B 054-32-74-70). - Keine Kristalloide.

**Vinca** L. (7) - *V. difformis* POURRET (BG K 217-75.02073), *V. major* L. (BG BONN 06812), *V. minor* L. (BG BONN 03918). - Zwei Arten mit unregelmäßigen, gelappten bis bandförmig ausgezogenen Schuppen.

**Voacanga** THOUARS (12) - *V. africana* STAPP (BG B 003-98-77-13). - Keine Kristalloide.

## ASCLEPIADACEAE R. BR. (139/2730)

In Bezug auf Typ und Grad der Wachsbedeckung eine sehr variationsreiche Familie. Häufig finden sich schuppenförmige oder seltener bandförmig gewundene Wachskristalloide. Sükkulente Vertreter sind durch dicke, glatte oder verkrustete Wachsschichten und/oder große, sich von der Cuticula ablösende Wachsplatten, sowie ringförmige Strukturen entlang der Stomata gekennzeichnet. Diese stomatären Wachsmanschetten sind entweder aus längs miteinander verschmolzenen Stäbchen (z.B. *Dischidia*, Abb. 12) oder aus horizontal geschichteten Wachsplatten entstanden (z.B. *Cynanchum*, Abb. 7).

**Araujia** BROT. (2) - *A. sericifera* BROT. (BG B 050-33-74-80). - Keine Kristalloide.

**Asclepias** L. (120) - *A. curassavica* L. (BG BONN 00275), *A. incarnata* L. (BG BONN 03731), *A. syriaca* L. (BG BONN 06816), *A. tuberosa* L. (BG BONN 03268). - Unterhalb dichter Behaarung keine Kristalloide.

**Brachystelma** R. BR. (60) - *B. pygmaeum* (SCHLTR.) N.E. BR. (ZSS 882399/a), *B. swazicum* R.A. DYER (ZSS 901825/0). - Keine Kristalloide.

**Caralluma** R. BR. (120) - *C. cf. ango* (A. RICH.) N.E. BR. (ZSS 911199), *C. arachnoidea* (BALLY) GILBERT (ZSS 911186), *C. deflersiana* LAVRANOS (ZSS 903761/0), *C. dummeri* (N.E. BR.) F. WHITE & SLOANE (BG BONN 11946), *C. edulis* (EDGEW.) BENTH. & HOOK. (BG K 610-88-05262), *C. foulcheri-delbosicii* LAVRANOS (ZSS 903328), *C. maris-mortui* ZOHARY (BG K 457-77.04320), *C. schweinfurthii* A. BERGER (BG B 027-31-74-80), *C. spec.* (ZSS 904141/0), *C. speciosa* (N.E. BR.) N.E. BR. (ZSS 881304), *C. staintonii* H. HARA (BG K 478-88.03835), *C. tuberculata* N.E. BR. (ZSS 901261/0), *C. umbellata* HAW. (BG BONN 15431; ZSS 891256). - Alle Arten auf Sproß oder Blatt mit unterschiedlich mächtigen, meist glatten, in z.T. großen Schollen aufgebrochenen Wachsschichten. Eine Art zusätzlich dicht mit vernetzten, häutig zerklüfteten Schuppen.

**Ceropegia** L. (160) - *C. albisepta* JUM. & PERR. (ZSS 883114), *C. arabica* H. HUBER (BG BONN 04833), *C. aristolochioides* DECNE. (BG BONN 04828), *C. armandii* RAUH (ZSS 904268), *C. barklyi* HOOK. f. (ZSS 871019/a), *C. cimiciodora* OBERM. (BG BONN 02535), *C. debilis* N.E. BR. (BG B 061-35-74-80), *C. dichotoma* HAW. (BG BONN 05422), *C. dimorpha* H. HUMB. (ZSS 911045/a), *C. elegans* WALL var. *gardneri* (THWAITES) H. HUBER (BG B 012-74-74-80), *C. fusca* BOLLE (BG BONN 04823), *C. hians* SVENT. (BG K 326-85.03570), *C. kroboensis* L. (BG BONN 05416), *C. leroyi* RAUH & MARN.-LAP. (ZSS 834012), *C. multiflora* BAK. (ZSS 882400), *C. nilotica* KOTSCHY var. *grandis* E.A. BRUCE (BG BONN 05425), *C. radicans* SCHLTR. (ZSS 863503), *C. rendallii* N.E. BR. (ZSS 792535), *C. sandersonii* HOOK. f. (BG BONN 05417), *C. succulenta* E.A. BRUCE (ZSS 853116), *C. woodii* SCHLTR. (BG BONN 05414). - Acht Arten mit rauhen bis glatten, in unterschiedlich großen Schollen aufgebrochenen Wachsschichten (Abb. 5). Vier Arten mit dichten, vernetzten, häutig zerklüfteten Schuppen (Abb. 10). Sechs Arten mit wenigen unregelmäßig gelappten, z.T. gewundenen, band- bis schuppenförmigen Kristalloide (Abb. 11).

**Cynanchum** L. (55) - *C. macrolobum* JUM. & PERR. (ZSS 873052; leg. Rauh), *C. marnieranum* RAUH (BG B 052-46-74-80), *C. messeri* (BUCH.) JUM. & PERR. (leg. Rauh), *C. perrieri* CHOUX (ZSS 11986), *C. rauhianum* DESC. (ZSS 863700), *C. rossii* RAUH (ZSS 872478), *C. socotranum* L. (ZSS 872628). - Sproß mit ± glatten, dünnen bis mächtigen, in unterschiedlich große Schollen aufgebrochenen Wachsschichten. Um Stomata flache wulstförmige oder hohe, seitlich auseinanderbrechende, horizontal geschichtete Wachskamine (Abb. 6). Eine Art zusätzlich mit wenigen glatten Schuppen.

**Dischidia** R. BR. (80) - *D. albida* GRIFF. (ZSS 863388), *D. astephana* SCORTECH. ex KING & GAMBLE (ZSS 851336), *D. benegalensis* COLEBR. (BG B 054-84-74-83), *D. griffithii* HOOK. f. (BG B GH-23918), *D. hirsuta* DECNE. (ZSS 853103), *D. imbricata* STEUD. (ZSS 853104), *D. major* (VAHL) MERR. (BG BONN 00065), *D. membranifolia* BENTH. (ZSS 853105), *D. mihei* R. BR. (ZSS 853106), *D. ovata* BENTH. (ZSS 853108), *D. platyphylla* SCHLTR. (ZSS 853077/1), *D. purpurea* MERR. (ZSS 822972). - Sproß und Laubblätter, sowie Urnenblätter jeweils beidseitig mit dicken, glatten bis rauhen, in unterschiedlich großen Schollen aufbrechenden Wachsschichten bedeckt. Z.T. auf den Wachspanzern, zusätzlich glatte, unregelmäßige bis häutig-zerklüftete Schuppen oder skulpturierte Klümpchen (Abb. 12). Häufig mächtige, stomatare Wachskamine (Abb. 8).

**Dregea** E. MEY. (3) - *D. sinensis* HEMSL. (BG K 951-31.95108). - Keine Kristalloide.

**Echidnopsis** HOOK. f. (29) - *E. cereiformis* HOOK. f. (ZSS 771688), *E. dammaniana* SPRENG. (ZSS 882528), *E. ericiflora* LAVRANOS (ZSS 752201). - Glatte Wachsschichten in ± großen Platten abschilfernd.

**Edithcolea** N.E. BR. (1) - *E. grandis* N.E. BR. (ZSS 893956). - Rauhe Wachsschicht; z.T. in unregelmäßig gefransten schuppenförmigen Platten abschilfernd.

**Fockea** ENDL. (10) - *F. angustifolia* K. SCHUM. (ZSS 892142), *F. crispa* (JACQ.) K. SCHUM. (BG B 048-03-74-80; BG K 274-61.27401 [synon. *F. capensis* ENDL.]), *F. multiflora* K. SCHUM. (ZSS 892342), *F. notalevis* ENDL. (ZSS 862773). - Zwei Arten mit verstreut unregelmäßigen, gelappten bis bandförmig verlängerten Schuppen.

**Folotsia** COSTANTIN & BOIS - *F. spec.* (BG B 001-64-82-10). - Sproß mit dichten, unregelmäßigen, gelappt bis gekerbten, z.T. band- bis fadenförmig verlängerten Schuppen.

**Frerea** DALZELL (1) - *F. indica* DALZELL (BG BONN 02124; BG B 055-65-74-80). - Sproß mit glatter, in mehrfach geschichteten großen Platten abschilfernden Wachsschicht.

**Funastrum** FOURN. (15) - *F. gracile* SCHLTR. (BG B 252-05-86-10). - Wenige kleine unregelmäßige Schuppen.

**Gomphocarpus** R. BR. (50) - *G. physocarpus* R. BR. (BG K). - Im Bereich der Stomata kleine unregelmäßige Schuppen.

**Hoodia** SWEET ex DECNE. (17) - *H. juttae* DINTER (BG BONN 02123), *H. gordonii* (MASSON) SWEET (BG K 513-86.04863). - Sproß mit granuloser Wachsschicht.

**Hoya** R. BR. (90) - *H. affinis* HEMSL. (BG K 377-84.03823), *H. bella* HOOK. (BG B 259-01-85-83), *H. carnosa* R. BR. (BG B 163-01-85-80), *H. diptera* SEEM. (BG B 117-06-88-83), *H. fraterna* BLUME (BG K 320-84.03340), *H. lacunosa* BLUME var. *pallidiflora* (BG B 244-54-84-80), *H. lacunosa* BLUME (BG B GH-23926), *H. linearis* WALL (ZSS 843340), *H. longifolia* WALL (BG B 244-57-84-80), *H. multiflora* BLUME (BG K 362-83.04486), *H. parasitica* WALL ex TRAIL (ZSS 853094), *H. pauciflora* WIGHT (ZSS 853095), *H. polyneura* HOOK. f. (BG B 179-10-85-80), *H. sana* BAILEY (ZSS 882645), *H. serpens* HOOK. f. (ZSS 901195), *H. shepherdii* SHORT ex HOOK. (ZSS 843341). - Fünf Arten mit glatten bis rauhen, in unterschiedlich großen Schollen aufgebrochenen Wachsschichten. Drei Arten mit ± glatten, parallel orientierten, aufrechten Schuppen. Acht Arten mit wenigen, unregelmäßig gelappt bis gekerbten, z.T. bandförmig verlängerten Schuppen.

**Huernia** R. BR. (67) - *H. arabica* N.E. BR. (ZSS), *H. concinna* N.E. BR. (BG BONN 02341), *H. guttata* (MASSON) R. BR. (BG K 301-84.02830), *H. keniensis* R.E. FRIES (ZSS 903879), *H. namaquensis* PILL. (ZSS 892677), *H. pendula* E.A. BRUCE (BG K 189-81.02569). - Meist glatte bis granulose, in große Schollen aufgebrochene Wachsschichten. Zwei Arten mit häutig zerklüfteten bis unregelmäßig gelappten, z.T. bandförmig verlängerten Schuppen.

**Kanahia** R. BR. (1) - *K. laniflora* R. BR. (BG K 409-77.03290). - Granulose, kleinfächig aufgebrochene Wachsschicht mit gelappten bis bandförmigen Schuppen.

**Karimbolea** DESCOINGS (1) - *K. verrucosa* DESCOINGS (leg. Rauh). - Dicke längsgeriefte Wachskruste, sowie kleine, parallel orientierte glatte Schuppen.

**Marsdenia** R. BR. (100) - *M. edulis* S. WATSON (BG B 054-28-80-10), *M. aff. macrocalyx* ROTHER (BG K), *M. rostrata* R. BR. (leg. Seine). - Eine Art mit gelappt bis gekerbten, sowie kleinen, glatten Schuppen. Eine Art mit granuloser Wachsschicht.

**Matelea** AUBL. (130) - *M. carolinensis* (JACQ.) WOODSON (BG B 001-03-85-50), *M. trianae* (DECNE. ex TRIN.) SPELLMAN (BG K 034-89.00270). - Keine Kristalloide.

**Metaplexis** R. BR. (6) - *M. japonica* MAKINO (BG BONN 03925). - Keine Kristalloide.

**Micholitzia** N.E. BR. (1) - *M. obcordata* N.E. BR. (BG K). - Verstreut unregelmäßige, gelappt bis bandförmig verlängerte Schuppen.

**Orbea** HAW. (20) - *O. conjuncta* HAW. (ZSS 863518), *O. prognatha* (BALLY) L.C. LEACH (ZSS 872655). - Sproß mit dicken glatten, in Schollen aufgebrochenen Wachsschichten; zusätzlich eine Art mit glatten aufrechten Schuppen.

**Orbeanthus** L.C. LEACH (2) - *O. hardyi* (DYER) L.C. LEACH (BG K 195-89.01320; BG BONN 04017 [synon. *Stultitia hardyi* DYER]). - Sproß mit vielschichtigen, abschilfernden großen Wachsschollen.



**Oxypetalum** R. BR. (100) - *O. coeruleum* (D. DON) DECNE. (BG BONN 00042). - Keine Kristalloide.

**Oxystelma** R. BR. (4) - *O. bornouense* R. BR. (leg. Poremski). - Dicht stehende, gekerbte Schuppen.

**Pachycymbium** L.C. LEACH (2) - *P. keithii* (DYER) L.C. LEACH (ZSS 891334/e). - Sproß mit glatter, in großen Platten aufbrechenden Wachsschicht.

**Pectinaria** HAW. (3) - *P. asperiflora* N.E. BR. (ZSS 873846/0). - Sproß mit rauher, in großen Schollen aufgebrochenen Wachsschicht.

**Piarranthus** R. BR. (16) - *P. foetidus* N.E. BR. (BG BONN 00048), *P. pillansii* N.E. BR. var. *inconstans* N.E. BR. (BG BONN 00049), *P. punctatus* (MASSON) R. BR. (ZSS 883083). - Zwei Arten mit dicken glatten, in Schollen aufgebrochenen Wachsschichten auf der Sproßepidermis. Eine Art mit wenigen glatten bis gelappten Schuppen.

**Quaqua** N.E. BR. (5) - *Q. incarnata* (L. f.) P.V. BRUYNS (ZSS 883038/a), *Q. pruinosa* (MASSON) P.V. BRUYNS (ZSS 893731/0). - Sproß mit dicken, glatten bis granulösen, in Schollen aufgebrochenen Wachsschichten. Eine Art zusätzlich mit wulstigen, horizontal geschichteten, stomatären Wachskaminen.

**Raphionacme** HARV. (30) - *R. galpinii* SCHLTR. (ZSS 852341), *R. welwitschii* SCHLTR. & RENDLE (BG K 684-86.06421). - Keine Kristalloide.

**Sarcostemma** R. BR. (10) - *S. andongense* HIERN (BG K Gilbert-8891), *S. daltoni* DECNE. (ZSS), *S. insigne* (N.E. BR.) B. DESCOINGS (ZSS 904386), *S. stolonifera* B.R. ADAMS & R.W.K. HOLLAND (BG K 437-77.03866), *S. vivimale* R. BR. (BG B 059-42-74-80). - Sproß mit extrem dicken, ± glatten, großflächig aufgebrochenen Wachsschichten, sowie stomatäre, horizontal geschichtete Wachskamine.

**Stapelia** L. (50) - *S. engleriana* SCHLTR. (ZSS 873543), *S. flavirostris* N.E. BR. (ZSS 811131). - In Platten abschilfernde Wachsschichten. Eine Art mit wenigen, gelappten bis bandförmigen Schuppen.

**Stapelianthus** CHOUX (9) - *S. insignis* DESCOINGS (BG K 208-90.01391), *S. kerandreniae* BOSSER & P. MORAT (ZSS 903329), *S. pilosus* LAVRANOS & HARDY (BG BONN 04244). - Sproß mit massiven, in Schollen aufgebrochenen, glatten Wachsschichten.

**Tenaris** E. MEY. (7) - *T. rubella* E. MEY. (ZSS 902517/0). - Keine Kristalloide.

**Trichocaulon** N.E. BR. (15) - *T. annulatum* N.E. BR. (ZSS 892874/a), *T. meloforme* MARLOTH (BG K 354-84.03608), *T. pedicellatum* SCHINK. (BG BONN 11947), *T. triebneri* NEL (ZSS 882284). - Sproß mit glatten oder schuppenförmig aufgerauten, in großen Schollen aufbrechenden Wachsschichten.

**Tridentea** HAW. (17) - *T. peculiaris* (LUCKH.) L.C. LEACH (ZSS 882393). - Sproß mit verkrusteter, in großen geschichteten Platten aufgebrochenen Wachsdecke.

**Tromotriche** HAW. (3) - *T. engleriana* (SCHLTR.) L.C. LEACH (BG K 493-88.03782). - Glatte, abschilfernde, geschichtete Wachsplatten.

**Tylophora** R. BR. (50) - *T. laevigata* R. BR. (BG K), *T. sylvatica* R. BR. (BG B GH-9399). - Keine Kristalloide.

**Vincetoxicum** WOLF (15) - *V. canescens* DECNE. (BG B 137-84-80-50), *V. fuscatum* REICHB. (BG BONN 06466), *V. hirundinaria* MEDIKUS (BG BONN 05053), *V. nigrum* (L.) MOENCH (BG BONN 03924), *V. rossicum* (BG B GH-23496). - Eine Art mit wenigen, kleinen glatten Schuppen.

**BUDDLEJACEAE** K. WILH. (10/121)

Nur zwei Arten der Gattung *Nuxia* mit unregelmäßigen Schuppen.

**Buddleja** L. (100) - *B. davidii* FRANCHET (BG BONN 07164), *B. globosa* HOPE (BG BONN 03926), *B. indica* LAM. (BG B GH-9919), *B. japonica* LINDEN (BG BONN 03927), *B. nivea* DUTHIE (BG B). - Unter dichter Behaarung keine Kristalloide.

**Gomphostigma** TURCZ. (2) - *G. virgatum* BAILL. (H B: R. Seydel 2909). - Keine Kristalloide.

**Nicodemia** TEN. (6) - *N. diversifolia* TEN. (BG K 000-69.14011). - Keine Kristalloide.

**Nuxia** COMM. ex LAM. (15) - *N. congesta* R. BR. (H B: Hiepko 2683), *N. floribunda* BENTH. (leg. Fischer; H B: Schlieben 7357), *N. involucrata* DC. (H B: R. Viguier & H. Humbert 739). - Zwei Arten mit wenigen unregelmäßigen Schuppen.

**COLUMELLIACEAE** D. DON (1/2)

Dicht stehende und meist in Gruppen stehend, lange Röhrrchen, die z.T. auch Trichome bedecken (Abb. 21-22).

**Columellia** RUIZ & PAV. (2) - *C. oblonga* RUIZ & PAV. ssp. *sericea* (KUNTH) BRIZ. (H B: W.H. Camp E-4461).

**DESFONTAINIACEAE** ENDL. (1/1)

Gleichmäßig verteilte sehr kleine Wachskörnchen, sowie an den Stomata konzentrisch angeordnete unregelmäßige Schuppen (Abb. 18).

**Desfontainia spinosa** RUIZ & PAV. (H B: H. Magens 1232).

**DIALYPETALANTHACEAE** RIZZINI & OCCHIONI (1/1)

Unregelmäßige, zerklüftet häutige Schuppen, teilweise in rosettenartigen Gruppen angeordnet (Abb. 32).

**Dialypetalanthus fuscescens** KUHLM. (H K).

**GENTIANACEAE** JUSS. (50/1200)

Nur bei einem knappen Drittel der untersuchten Arten meist unregelmäßig gekerbte, gelappte bis gefranste Schuppen; z.T. plattenförmig abschilfernde Wachsschichten.

**Blackstonia** HUDS. (6) - *B. perfoliata* (L.) HUDS. (leg. Neinhuis). Dicht stehende, gelappte bis gekerbte Schuppen (Abb. 20).

**Canscora** LAM. (30) - *C. decussata* SCHULT. (H K). - Keine Kristalloide.

**Centaurium** HILL. (30) - *C. minus* MOENCH (BG B), *C. muhlenbergii* (GRISEB.) W. WIGHT (H K). - Keine Kristalloide.

**Chironia** L. (15) - *C. baccifera* L. (BG BONN 00124), *C. laxa* GILG (H K), *C. purpurascens* BENTH. & HOOK. f. ssp. *humilis* VERD. (H K). - Nur eine Art mit vernetzten, häutig zerklüfteten Schuppen im Bereich der Stomata.

**Eustoma** SALISB. (3) - *E. grandiflorum* (RAF.) SHINN. (BG POTSDAM). - Dicht stehende, ungerichtete, gekerbte bis gelappte Schuppen (Abb. 19).

**Exacum** L. (25) - *E. affine* BALF. f. (BG B 039-02-88-70), *E. pedunculatum* L. (H K). - Keine Kristalloide.

**Gentiana** L. (300) - *G. acaulis* L. (BG BONN 03916), *G. asclepiadea* L. (BG BONN 03914), *G. crinita* FROELICH (BG BONN 03917), *G. cruciata* L. (BG BONN 06398), *G. dahurica* FISCH. (BG B GH-16427), *G. decumbens* L. (BG BONN 03912), *G. flavida* A. GRAY (BG BONN 09485), *G. gelida* M. BIEB. (BG B 251-37-80-14), *G. germanica* WILLD. (H BONN), *G. lutea* L. (BG BONN 07039), *G. nivalis* L. (H BONN), *G. pneumonanthe* L. (BG B 200-14-87-10), *G. robusta* KING ex HOOK. f. (BG B 281-06-84-10), *G. sedifolia* KUNTH (leg. Theisen), *G. septemfida* PALL. (BG BONN 03911), *G. sino-ornata* BALF. f. (BG BONN 03915), *G. tibetica* KING ex HOOK. f. (BG BONN 03913), *G. verna* L. (H BONN), *G. walujewii* REGEL & SCHMALH. (BG BONN 08953). - Fünf Arten mit wenigen, z.T. nur in den Stomata-Vorhöfen sitzenden, unregelmäßigen Schuppen. Zwei Arten mit plattenförmig sich ablösenden Wachsschichten. Eine Art mit dicht stehenden, gelapprandigen Schuppen, im Bereich der Stomata feldlinienförmig orientiert.

**Gentianella** MOENCH (125) - *G. spec.* (leg. Theisen), *G. x pumplinii* (DRUCE) EFW. (H K). - Hybride mit wenigen unregelmäßigen Schuppen.

**Halenia** BORKH. (70) - *H. elliptica* D. DON (BG B 313-44-89-50), *H. meyeri-johannis* GILG (leg. Theisen), *H. weddelliana* GILG (leg. Theisen). - Keine Kristalloide.

**Hoppea** WILLD. (2) - *H. fastigiata* C.B. CLARKE (H K). - Keine Kristalloide.

**Irbachia** MART. (12) - *I. alata* (AUBL.) MAAS (H B: J.T. Atwood 3350), *I. purpurascens* (AUBL.) MAAS (H B: M.J. Jansen-Jacobs, E.M. Nic Lughadha, B.J.H. ter Welle, D. Gopaul 1388). - Keine Kristalloide.

**Ixanthus** GRISEB. (1) - *I. viscosus* GRISEB. (BG BONN 00008). - Keine Kristalloide.

**Neurotheca** SALISB. ex BENTH. (1) - *N. loeseloides* OLIVER (leg. Porembski). - Keine Kristalloide.

**Orphium** E. MEY. (1) - *O. frutescens* (L.) E. MEY. (BG BONN 00552). - Dicht verteilte, gekerbte bis gelappte Schuppen; auch auf Trichomen.

**Sebaea** SOL. ex R. BR. (60) - *S. grandiflora* SCHINZ (leg. Porembski), *S. grandis* STEUD. (H K), *S. leiostyla* GILG (H K). - Eine Art mit wenigen, sehr unregelmäßigen, zerklüfteten bis z.T. fadenförmig ausgezogenen Schuppen.

**Swertia** L. (50) - *S. petiolata* ROYLE (BG B 260-78-83-10), *S. speciosa* WALL (BG B GH-12826). - Erodierete, unregelmäßige Schuppen.

**Tachadenus** GRISEB. (7) - *T. carinatus* GRISEB. (H K). - Keine Kristalloide.

**Voyria** AUBL. (30) - *V. cf. flavescens* GRISEB. (leg. Porembski), *V. spec.* (leg. Theisen). - Keine Kristalloide.

### LOGANIACEAE R. BR. ex MART. (10/98)

Fünf von zehn Arten mit unregelmäßigen, z.T. fädig ausgefranst, sowie mit glatten, parallel orientierten Schuppen.

**Gelsemium** JUSS. (2) - *G. sempervirens* (L.) J. ST. HIL. (H B: F. Bailey 38). - Keine Kristalloide.

**Gentostoma** J.R. FORST. & G. FORST. (52) - *G. densiflorum* BAILL. *oleifolium* (S. MOORE) B.J. CONN. (H B: Luciano Bernardi 9813). - Keine Kristalloide.

**Labordia** GAUDICH. (20) - *L. fagraeoides* A. GRAY var. *hillebrandii* GAUDICH. (H B: O. Degener 19727). - Keine Kristalloide.

**Logania** R. BR. (15) - *L. albiflora* (ANDR.) DRUCE (H B: H. Streimann 8916), *L. buxifolia* F. MUELL. (H B: H.J. Eichler 21080), *L. campanulata* R. BR. (H B: A. Strid 21640), *L. ovata* R. BR. (BG B 011-07-87-10), *L. vaginalis* F. MUELL. (H B: A. Strid 21357). - Drei Arten mit aufrechten, parallel ausgerichteten, ± glatten, sowie unregelmäßigen Schuppen; letztere mit lang fadenförmig ausgezogenen Rändern (Abb. 13-14).

**Mostuea** DIDR. (8) - *M. batesii* BAKER (H B: A.J.M. Leeuwenberg 7186), *M. brunonis* DIDR. (H B: G.U. Lucas, C. Jeffrey, Kirika 234). - Unregelmäßige schmale Schuppen.

### MENYANTHACEAE (DUMORT.) DUMORT. (5/40)

Nur *Villarsia* mit kleinen, parallel orientierten, an den Stomata feldlinienförmig ausgerichteten, glatten Schuppen.

**Menyanthes** L. (1) - *M. trifoliata* L. (BG BONN 03910). - Keine Kristalloide.

**Nephrophyllidium** GILG (1) - *N. crista-galli* (HOOK.) GILG [synon. *Fauria crista-galli* FRANCH.] (H B: J.A. Calder, D.B.O. Savile, R.L. Taylor 22078). - Keine Kristalloide.

**Nymphoides** SEGUIER (20) - *N. indica* (L.) KUNTZE (BG BONN 01082), *N. peltata* (S. GMELIN) KUNTZE (BG BONN 06319). - Keine Kristalloide.

**Villarsia** VENT. (16) - *V. capensis* (HOULT.) MERR. (H B: E. Werdermann & H.-D. Oberdieck 762), *V. exaltata* F. MUELL. (BG BONN 00280). Beide Arten mit parallel orientierten glatten Schüppchen, besonders häufig im Bereich der Stomata.

### OLEACEAE HOFFMANNS. & LINK (70/900)

Meist keine Kristalloide, stattdessen enormer Reichtum an Cuticularfalten. Etwa ein Drittel der Arten mit kleinen glatten, z.T. parallel orientierten, sonst unregelmäßig gelappten bis gekerbten oder bandförmigen, schmalen Schuppen.

**Abeliophyllum** NAKAI (1) - *A. distichum* NAKAI (BG BONN 03903). - Keine Kristalloide.

**Chionanthus** L. (120) - *C. retusa* PAXTON (BG B 20-01e-605), *C. sessiliflora* (H B: C. Ledermann 14530), *C. virginica* L. (BG BONN 03908). - Keine Kristalloide.

**Comoranthus** KNOBL. (3) - *C. madagascariensis* H. PERRIER (H B: S. Forest 16364), *C. minor* H. PERRIER (H B: R. Capuron, F. Chauvet 20785-SF). - Keine Kristalloide.

**Fontanesia** LABILL. (2) - *F. fortunei* CARR. (BG BONN 11948), *F. phillyroides* LABILL. (H B: I. Hagemann, J. Binder, W. Schwarz 2408). - Vereinzelt kleine glatte Schuppen.

**Forestiera** POIR. (15) - *F. ligustrina* POIR. (BG BONN 03890), *F. neo-mexicana* A. GRAY (BG BONN 03891), *F. phillyoides* TORR. (H B: A. Carter, R. Ferris 3820). - Nur eine Art mit wenigen glatten, z.T. parallel orientierten Schuppen.

**Forsythia** VAHL (7) - *F. europaea* DEGENER & BALD. (BG BONN 03901), *F. giralдина* LING (BG BONN 08940), *F. suspensa* VAHL (BG BONN 03907), *F. viridissima* LINDL. (BG BONN 03906),

*F. x intermedia* ZABEL (BG BONN 00190). - Zwei Arten mit wenigen glatten, parallel orientierten, sowie dicht stehenden, unregelmäßigen Schuppen.

**Fraxinus** L. (65) - *F. americana* L. (BG BONN 11949), *F. angustifolia* VAHL (H B: Kehl), *F. excelsior* L. (BG BONN 02010), *F. ornus* L. (BG BONN 07610), *F. xanthoxyloides* (G. DON) DC. var. *dumosa* LINGELSH. (BG BONN 03902). - Keine Kristalloide.

**Jasminum** L. (450) - *J. angulare* VAHL (BG K 367-63.36701), *J. azoricum* L. (BG K 000-73.12543), *J. humile* L. (BG B 106-20-82-10), *J. maingayi* C.B. CLARKE (BG K 000-69.51736), *J. mesnyi* HANCE (BG B 008-67-74-83), *J. nudiflorum* LINDL. (BG BONN 03909), *J. odoratissimum*

L. (BG BONN 02406), *J. officinale* L. (BG BONN 00286), *J. polyanthum* FRANCH. (BG B 008-65-74-80), *J. simplicifolium* G. FORST. (BG K 000-73.12904), *J. sinense* HEMSLEY. (BG K 000-73.12548), *J. tortuosum* WILLD. (BG K 349-67.34909). - Acht Arten mit unregelmäßigen, z.T. gelappten bis gekerbten, schmalen, band- bis fadenförmig verlängerten Schuppen (Abb. 23). Eine Art mit glatten kleinen, z.T. hexagonalen Schuppen.

**Ligustrum** L. (50) - *L. amurense* L. (BG BONN 05968), *L. compactum* HOOK. f. & THOMS. (BG B 069-51-84-10), *L. confusum* L. (BG B 132-01-84-54), *L. japonicum* THUNB. var. *rotundifolium* (BG BONN 00628), *L. vulgare* L. (BG B 303-53-85-10). - Zwei Arten mit unregelmäßigen, schmalen Schuppen. Eine Art mit glatten, parallel orientierten Schuppen (Abb. 24).

**Nestegis** RAF. (4) - *N. apetala* (VAHL) L. JOHNSON (BG K 671-66.67112), *N. cunninghamii* (HOOK. f.) L. JOHNSON (BG K 671-86.67114). - Keine Kristalloide.

**Noronhia** STADMANN ex THOUARS (40) - *N. emarginata* (LAM.) POIRET (H B: Glen Spence 127). - Vereinzelt z.T. parallel orientierte, gelappt- bis gekerbte Schuppen.

**Notelaea** VENT. (9) - *N. ligustrina* VENT. (H B: H. & E. Walter 2207), *N. microcarpa* R. BR. (BG K 051-82.00264). - Keine Kristalloide.

**Olea** L. (20) - *O. africana* (MILL.) P. GREEN (BG BONN 00206), *O. cuspidata* WALL (H B: W. Schwalbe), *O. europaea* L. (BG BONN 00629), *O. indica* L. (BG K 606-53.60601), *O. lancea* LAM. (BG K 331-55.33101), *O. paniculata* R. BR. (BG K 671-66.67111). - Nur eine Art mit stark erodierten Schuppen.

**Osmanthus** LOUR. (15) - *O. delavayi* FRANCHET (BG BONN 06065), *O. fragrans* LOUR. (BG BONN 00304), *O. heterophylla* HORT. ex C. KOCH (BG BONN 03904), *O. suavis* KING ex C.B. CLARKE (BG BONN 03905). - Keine Kristalloide.

**Phillyrea** L. (4) - *P. angustifolia* L. (BG B 030-76-74-84), *P. latifolia* L. (H BONN), *P. media* L. (H B: K.H. Rechinger 37942), *P. vilmoriniana* BOISS. & BAL. (BG BONN 03156). - Nur eine Art mit schmalen, z.T. bandförmigen Schuppen.

**Picconia** DC. (2) - *P. excelsa* DC. (H B: Hagemann 2857). - Parallel orientierte, glatte Schuppen.

**Schrebera** ROXB. (8) - *S. alata* WELW. (BG K 000-69.18826; H B: O. West 6670), *S. trichoclada* WELW. (H B: R.M. Harley 9282). - Keine Kristalloide.

**Syringa** L. (25) - *S. afghanica* C. SCHNEIDER (BG BONN 03896), *S. amurensis* RUPR. (BG BONN 03893), *S. josikaea* JACQ. (BG BONN 03900), *S. pinnatifolia* HEMSLEY (BG BONN 03899), *S. reflexa* SCHNEIDER (BG BONN 03894), *S. sweginzowii* KOEHNE & LINGELSH. (BG BONN 05640), *S. tigerstedtii* HARRY SMITH (BG BONN 04988), *S. villosa* VAHL (BG BONN 03897), *S. x persica* L. (BG BONN 03898). - Vier Arten mit wenigen, schmalen, glatten kleinen Schuppen.

### PERIPLOCACEAE SCHLTR. (41/117)

Drei Arten verstreut mit kleinen glatten, z.T. parallel orientierten Schuppen; sowie abschlifernde Wachsschichten.

**Cryptostegia** R. BR. (2) - *C. glaberrima* HOCHR. (BG B 024-33-84-40). - Abschlifernde Wachsschicht mit kleinen glatten, z.T. parallel orientierten Schuppen.

**Mondia** SKEELS (2) - *M. whitei* SKEELS (BG B 084-38-53; BG K 080-67.08002). - Keine Kristalloide.

**Periploca** L. (11) - *P. graeca* L. (BG BONN 03923), *P. sepium* BUNGE (BG B 123-52-83-10). - Verstreut bis dicht stehende unregelmäßig gekerbte, sowie glatte und parallel orientierte Schuppen.

**Tacazzea** DECNE. (15) - *T. apiculata* DECNE. (BG K 052-82.03447). - Keine Kristalloide.

**PLOCOSPERMATACEAE HUTCH. (1/1)**

Keine Kristalloide.

*Plocosperma buxifolium* BENTH. (H B: B. Leuenberger & C. Schiers 2696).

**POTALIACEAE MART. (3/50)**

Unregelmäßige und glatte, teilweise parallel orientierte Schuppen.

*Anthocleista* AFZEL. ex R. BR. (14) - *A. grandiflora* GILG (leg. Fischer). - Glatte, ± liegende Schuppen.

*Fagraea* THUNB. (35) - *F. berteriana* A. GRAY (H B: M.H. Sachet 1927), *F. obovata* WALL (BG B). - Aufrechte, glatte und unregelmäßige Schuppen, z.T. parallel orientiert.

**RETZIACEAE BARTL. (1/1)**

Beinahe ausschließlich entlang der Blattnervatur und auf den Trichomen der Blattunterseite längs zusammengesetzte Stäbchen bis Fäden (Abb. 17). Ein Kristalloidtyp, der in ähnlicher Ausprägung bei den untersuchten Ordnungen kein zweites Mal auftrat.

*Retzia capensis* THUNB. (H K: Dr. E. de Villiers).

**SACCIFOLIACEAE MAGUIRE & PIRES (1/1)**

Material der monotypischen Familie (*Saccifolium bandeirae* MAGUIRE & PIRES) stand für eine Untersuchung nicht zur Verfügung.

**SALVADORACEAE LINDL. (10/11)**

Vier von neun Arten mit meist unregelmäßigen bis häutig zerklüfteten Schuppen. Eine Art mit glatten, parallel orientierten Schuppen.

*Azima* LAM. (4) - *A. sarmentosa* (BLUME) BENTH. (H B: K. & S.S. Larsen 33766), *A. spinosissima* ENGL. (H B: Dr. R. Seydel 1066), *A. tetraantha* LAM. (BG K 000-73.12749, H B: H.G. Faulkner 3101) - Zwei Arten mit dicht stehenden, glatten, parallel orientierten, sowie mit unregelmäßigen bis häutig zerklüfteten Schuppen (Abb. 31).

*Dobera* JUSS. (2) - *D. glabra* A. DC. (H K), *D. roxburghii* PLANCHON (H B: J.K. Jackson 3092). - Wenige, ± erodierte, häutig zerklüftete Schuppen.

*Salvadora* L. (5) - *S. angustifolia* TARRILL (H K), *S. australis* SCHWEICK. & VERD. (H K), *S. oleoides* DECNE. (H B: Abrak Hussain), *S. persica* L. (BG BONN 06033, BG K 000-73.12748). - Keine Kristalloide.

**SPIGELIACEAE MART. (2/97)**

Keine Kristalloide.

*Mitrasacme* LABILL. (40) - *M. paradoxa* R. BR. (H B: W. Greuter 20967).

*Spigelia* L. (50) - *S. humboldtiana* CHAM. & SCHLECHT. (H B: W. Schwalbe).

**STRYCHNACEAE LINK (6/210)**

Nur drei Arten mit glatten bis stärker gelappten, teilweise bandförmig verlängerten Schuppen.

*Neuburgia* BLUME (12) - *N. neocaledonica* BLUME (H B: Gilg-Bened & L. Bernardi 9621). - Besonders Blattnervatur mit dicht stehenden, glatt- bis gelapptenrandigen, teilweise bandförmigen Schuppen (Abb. 16).

*Strychnos* L. (190) - *S. aculeata* SOLER. (H B: A.J.M. Leeuwenberg 5353), *S. madagascariensis* POIT. (H B: E. Werdermann & H.-D. Oberdieck 2014), *S. nux-vomica* L. (BG K 38-72.000391), *S. spinosa* LAM. (BG B 282-11-88-10), *S. spinosa* LAM. (leg. Porembski), *S. usambariensis* GILG ex ENGL. (H B: A.J.M. Leeuwenberg 3814). - Zwei Arten mit unregelmäßigen, z.T. bandförmig ausgezogenen Schuppen, vorwiegend auf den Blattnerven.

**4.2 Rubiales**

Die Ordnung der *Rubiales* wird nur von CRONQUIST (1988) und von STEBBINS (1974) aufrechterhalten, wohingegen THORNE (1992b), DAHLGREN (1989) und TAKHTAJAN (1987) die *Rubiaceae* den *Gentianales* zuordnen. Im Gegensatz zu CRONQUIST (1988), der wie BREMEKAMP (1957, 1966) oder ROULEAU (1970) noch eine Splittung der *Rubiales/Rubiaceae* in vier einzelne Familien (*Rubiaceae*, *Theligonaceae*, *Henriqueziaceae*, *Naucleaceae*) vornimmt, wird in der vorliegenden Arbeit (mit der Ausnahme der *Theligonaceae*) die Familie der *Rubiaceae* im Sinne von ROBBRECHT (1988) behandelt, in dessen revidierter Monographie eine Aufteilung in Unterfamilien und Tribus vorliegt (vgl. älteres System von VERDCOURT 1958).

Tabelle 2: Die Familien der *Rubiales* in den neueren Systemen.

	TAKHTAJAN 1987	CRONQUIST 1988	DAHLGREN 1989	THORNE 1992b
Rubiac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Rubiales Asteridae	Gentianales Gentiananae	Gentianales Gentiananae
Theligonac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	Rubiales Asteridae	Gentianales Gentiananae	(in Rubiaceae)

Nach Meinung von CRONQUIST (1981, 1988) bilden die *Rubiaceae* eine Mittlergruppe zwischen den ursprünglichen *Gentianales* (hier besonders die *Loganiaceae*) und den weiter abgeleiteten *Dipsacales*, speziell den *Caprifoliaceen*. Gemeinsamkeiten mit den *Gentianales* sind u.a. nucleäres Endosperm, Ausbildung echter Stipeln, Exinestrukturen der Pollen und gleiche chemische Ausstattung an Iridoidalkaloiden (HEGNAUER 1992; DAHLGREN et al. 1981). Durch Fehlen von Nebenblättern und Alkaloiden, sowie Auftreten von zellulärem Endosperm lassen sich die *Dipsacales* von den *Rubiales* abtrennen (WAGENITZ 1959; WEBERLING 1977b), haben aber mit diesen unterständige Fruchtknoten und fehlendes intraxyläres Phloem gemein (METCALFE & CHALK 1950). Serologische Untersuchungen weisen enge Beziehungen der *Rubiaceae* sowohl mit den *Caprifoliaceae* als auch mit den *Cornaceae* auf (LEE & FAIRBROTHERS 1978).

Die *Rubiaceae*, eine vorwiegend aus tropischen Bäumen bestehende Familie, sind in der Mehrzahl nicht oder nur spärlich mit häutig-zerklüfteten oder gelapptrandigen Wachsschuppen bedeckt. Auch für die oben erwähnten, von einigen Autoren als eigenständige Familien geführten *Henriqueziaceae* und *Naucleaceae* sind unregelmäßige Schuppen charakteristisch. Verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Loganiaceae* und *Dipsacales*, wie sie durch embryologische (G. DAHLGREN 1991) und phytochemische Merkmale gegeben sind, kann nach wachsmikromorphologischen Gesichtspunkten nicht widersprochen werden, da *Dipsacales* und *Gentianales* ähnliche Wachskristalloide zeigen.

Die *Theligonaceae*, deren Position im Angiospermensystem lange Zeit absolut umstritten war, können aufgrund ihrer embryologischen Entwicklung (WUNDERLICH 1971), Vorkommen von Raphiden und Galiumglucosid (KOOIMAN 1971) sowie den Siebröhren-Plastiden vom S-Typ (BEHNKE 1975) heute zu den *Rubiaceae* gestellt werden. Ausdruck ihrer unsicheren Stellung im System ist die Vielzahl (insgesamt 14) der verschiedenen Zuordnungen, die *Theligonum* als Genus oder Familie erfahren hat. Zuletzt wurde sie von HUTCHINSON (1973) in die *Chenopodiaceae* und von TAKHTAJAN (1969) als eigenständige Familie in die *Caryophyllidae* gestellt. Allerdings läßt sich aus den Befunden der Wachsmikromorphologie keine Aussage über die systematische Stellung der Familie machen, da sich *Theligonum* als wachskristalloidlos erwies.



**RUBIACEAE** JUSS. (183/10700) \*2)

Knapp ein Viertel der untersuchten Arten mit wenigen, meist kleinen, glatten, oft parallel orientierten, sowie unregelmäßigen, gelappt bis gekerbten, seltener band- bis fadenförmig ausgezogenen Schuppen oder mit glatten bis granulosen, z.T. abschilfernden Wachsschichten. Eine Art mit stäbchen- bis fadenförmigen Kristalloiden (*Galium*).

- Adina** \*<sup>N</sup> SALISB. (3) - *A. rubella* HANCE (H K). - Wenige erodierte Schuppen.
- Aidia** LOUR. (25) - *A. micrantha* (K. SCHUM.) BULLOCK ex F. WHITE (H K). - Keine Kristalloide.
- Alberta** E. MEY. (5) - *A. magna* E. MEY. (BG BONN 00712). - Keine Kristalloide.
- Alibertia** A. RICH. ex DC. (35) - *A. edulis* A. RICH. (H K), *A. latifolia* K. SCHUM. (H K). - Eine Art mit großen, nicht orientierten glatten, sowie kleineren, gelappten Schuppen mit Tendenz zur Rosettenbildung.
- Amaioua** AUBL. (25) - *A. guianensis* AUBL. (H K). - Keine Kristalloide.
- Anthospermum** L. (40) - *A. welwitschii* HIERN (leg. Porembski). - Keine Kristalloide.
- Asperula** L. (90) - *A. cynanchica* L. (BG BONN 05338), *A. nitida* STBTH. & SMITH (BG BONN 08351), *A. purpurea* (L.) EHREND. (BG BONN 08227), *A. tinctoria* L. (BG BONN 06512). - Eine Art mit kleinen glatten Schuppen.
- Bertiera** AUBL. (55) - *B. racemosa* K. SCHUM. (leg. Fischer), *B. rufa* A. RICH. (H K). - Eine Art mit wenigen glatten, z.T. liegenden Schuppen.
- Bouvardia** SALISB. (20) - *B. laevis* MART. & GAL. (BG K 912-38.91201), *B. triphylla* SALISB. (BG K 544-55.54401). - Keine Kristalloide.
- Breonadia** RIDSDALE (1) - *B. microcephala* RIDSDALE (synon. *Adina microcephala* HIERN) (H K). - Unregelmäßige, gelappte, nicht orientierte Schuppen.
- Burchellia** R. BR. (2) - *B. bubalina* (L. f.) SIMS (BG K 187-90.01249), *B. capensis* R. BR. (BG K 000-69.12118). - Eine Art mit wenigen schmalen, unregelmäßigen Schuppen.
- Burttdavya** \*<sup>N</sup> HOYLE (1) - *B. nyasica* HOYLE (H K). - Wenige erodierte Schuppen.
- Calochone** KEAY (2) - *C. redingii* (DE WILD.) KEAY (BG K 027-75.00334). - Keine Kristalloide.
- Canthium** LAM. (50) - *C. guenzii* SOND. (leg. Fischer), *C. oligocarpum* HIERN (leg. Fischer), *C. spec.* (leg. Fischer). - Zwei Arten mit schmalen, unregelmäßig gelappten, sowie glatten, parallel orientierten Schuppen.
- Catesbaea** L. (10) - *C. spinosa* L. (BG B 066-22-83-50). - Keine Kristalloide.
- Cephaelis** SW. (100) - *C. ipecacuanha* (BROT.) TUSSAC (BG B 054-52-74-70). - Keine Kristalloide.
- Cephalanthus** L. (6) - *C. occidentalis* L. (BG BONN 04061). - Keine Kristalloide.
- Chassalia** COMM. ex POIR. (42) - *C. spec.* (BG K 188-89.01280), *C. subochreate* (DE WILD.) ROBYNS (leg. Fischer). - Keine Kristalloide.
- Chiococca** P. BROWNE (6) - *C. bermudiana* P. BROWNE (BG K 424-78.04441). - Keine Kristalloide.

---

\*2) Die bei AIRY SHAW (1988) aufgelisteten und von einigen Autoren als eigenständige Familien geführten *Henriqueziaceae* (BREMELKAMP 1957) und *Naucleaceae* (ROULEAU 1970) sind in der vorliegenden Arbeit bei den *Rubiaceae* (ROBBRECHT 1988) integriert; die Gattungen werden mit \*<sup>N</sup> für *Naucleaceae* bzw. mit \*<sup>H</sup> für *Henriqueziaceae* markiert.

**Cinchona** L. (40) - *C. pubens* (MICHAX) HOSACK (BG B 285-23-89-80). - Keine Kristalloide.

**Coccocypselum** P. BROWNE (20) - *C. condalia* PERS. (BG B 030-24-78-14), *C. hirsutum* BARTLING ex DC. (BG BONN 05679), *C. spec.* (BG BONN 05678). - Keine Kristalloide.

**Coddia** VERDC. (1) - *C. rudis* (E. MEY. ex HARV.) VERDC. (BG B 054-15-74-73). - Keine Kristalloide.

**Coffea** L. (40) - *C. arabica* L. (BG BONN 00357), *C. canephora* PIERRE (BG K 398-85.04649). - Z.T. granulose Wachsschicht.

**Coprosma** J.R. FORST. & G. FORST. (90) - *C. acerosa* CUNN. (BG BONN 00184), *C. acutifolia* F. MUELL. (BG K 416-86.03617), *C. baueri* ENDL. (BG BONN 00186), *C. cheesemani* W. OLIVER (BG K 146-88.01387), *C. montana* HILLEBR. (BG K 365-53.36501), *C. petriei* CHEESEMAN (BG BONN 00185), *C. propinqua* CUNN. (BG B 004-45-79-10), *C. robusta* RAOUL (BG K 007-90.08071),

*C. rotundifolia* CUNN. (BG K 411-89.02717). - Drei Arten mit wenigen, z.T. parallel orientierten, glatten, sowie band- bis fadenförmigen Schuppen.

**Crucianella** L. (30) - *C. angustifolia* L. (BG B). - Dichte, vernetzte und häutig zerklüftete Schuppen (Abb. 25).

**Cruciata** MILL. (10) - *C. laevipes* OPIZ (BG BONN 04079). - Keine Kristalloide.

**Declieuxia** KUNTH (27) - *D. asphalathoides* MUELL. ARG (H K), *D. fruticosa* WILLD. ex KUNTZE (H K). - Keine Kristalloide.

**Duroia** L. f. (20) - *D. velutina* HOOK. f. ex K. SCHUM. (H K). - Unregelmäßige klümpchenförmige Wachspartikel.

**Euclinia** SALISB. - *E. longiflora* SALISB. (BG B). - Wenige, ± erodierte kleine Schuppen.

**Galium** L. (400) - *G. boreale* L. (H BONN), *G. glaucum* L. (BG BONN 06513), *G. mollugo* L. (BG BONN 04078), *G. odoratum* (L.) SCOP. (BG BONN 06209), *G. pumilum* (s. str.) MURRAY (H BONN), *G. rubioides* L. (BG B), *G. verum* L. (BG BONN 06673). - Drei Arten mit wenigen, kleinen, eine Art mit großen, dichten, gekerbten Schuppen. Eine Art mit liegenden, dünnen stäbchen- bis fadenförmigen Kristalloiden (Abb. 28).

**Gardenia** ELLIS (200) - *G. aquilla* (leg. Poremski), *G. cornuta* HEMSL. (BG K 516-54.51601), *G. globosa* HOCHST. (BG B 057-81-74-73), *G. jasminoides* ELLIS (BG K 223-53.22305), *G. kershawii* BAILEY (BG K 203-84.01515), *G. posoquerioides* S. MOORE (BG K 487-79.05490), *G. volkensii* K. SCHUM. ssp. *spathulifolia* (STAPP & HUTCH.) VERDC. (BG B 126-16-79-10), *G. thunbergia* L. f. (BG B 057-82-74-73). - Keine Kristalloide.

**Genipa** L. (7) - *G. cf. americana* L. (leg. Theisen), *G. clusiifolia* GRISEB. (BG B). - Keine Kristalloide.

**Geophila** D. DON. (20) - *G. macropoda* DC. (BG BONN 06011), *G. repens* (L.) JOHNSTON (leg. Poremski; BG K 136-80.001231; BG B 086-16-86-40 [synon. *Carinta repens* L.]). - Keine Kristalloide.

**Haldina** RIDSDALE (1) - *H. cordifolia* (HOOK. f.) RIDSDALE (H K). - Lokal dichte, glatte Körnchen bis kleine, ± erodierte Schuppen (Abb. 29).

**Hamelia** JACQ. (16) - *H. patens* JACQ. (BG B 155-15-79-10). - Keine Kristalloide.

**Hedyotis** L. (150) - *H. auricularia* L. (H K). - Keine Kristalloide.

**Hedythyrus** BREMEK. (2) - *H. thamnoides* (K. SCHUM.) BREMEK. (leg. Fischer). - Keine Kristalloide.

**Henriquezia** \*<sup>H</sup> SPRUCE ex BENTH. (7) - *H. verticillata* SPRUCE ex BENTH. (H K). - Wenige, glatte bis gelappte Schuppen.

**Hoffmannia** SW. (125) - *H. refulgens* HEMSL. (BG B 235-13-81-80). - Keine Kristalloide.

**Hydnophytum** JACK (60) - *H. formicarum* JACK (BG K 100-91.00616), *H. spec.* (BG BONN 01627), *H. subfalcifolium* VALETON (BG BONN 10805). - Durchgehende granulose Wachsschicht mit sich ablösenden Schollen und bandartigen Plättchen (**Abb. 27**).

**Hymenodictyon** WALL. (20) - *H. floribundum* (HOCHST. & STEUD.) ROBINSON (leg. Fischer), *H. orixense* (ROXB.) MABB. (H K), *H. parvifolium* OLIVER (BG B 057-94-74-73). - Eine Art mit wenigen kleinen, unregelmäßigen Schuppen.

**Ixora** L. (300) - *I. chinensis* LAM. (BG K 000-73.20208), *I. coccinea* L. (BG BONN 05063), *I. williamsii* SANDW. (BG K 386-58.38603). - Keine Kristalloide.

**Kohautia** CHAM. & SCHLTDL. (60) - *K. caespitosa* SCHNITZL. (H K). - Keine Kristalloide.

**Lasianthus** JACK (150) - *L. curtisii* KING & GAMBLE (H K), *L. fordii* HANCE (H K), *L. kilimandscharicus* K. SCHUM. (leg. Fischer). - Eine Art mit kleinen glatten Schuppen; meist flächige Wachsbeläge.

**Luculia** SWEET (5) - *L. gratissima* SWEET (BG K 489-85.08273), *L. intermedia* HUTCH. (BG K 425-78.04474). - Keine Kristalloide.

**Ludekia** RIDSDALE (2) - *L. bernardoi* MERR. (H K). - Verstreut kleine, glatte Schuppen.

**Macrosphyra** HOOK. f. (3) - *M. longistyla* HOOK. f. (BG B 008-11-77-13). - Keine Kristalloide.

**Manettia** L. (80) - *M. luteo-rubra* BENTH. (BG K 058-77.070151). - Keine Kristalloide.

**Mitragyna** <sup>\*N</sup> KORTH. (10) - *M. parvifolia* KORTH. (H K). - Keine Kristalloide.

**Mitriostigma** HOCHST. (5) - *M. axillare* HOCHST. (BG K 000-73.13751). - Keine Kristalloide.

**Morinda** L. (50) - *M. citrifolia* L. (BG B GH-5637). - Keine Kristalloide.

**Mussaenda** L. (100) - *M. elegans* K. SCHUM. & THONN. (BG B 040-77-74-78), *M. erythrophylla* K. SCHUM. & THONN. (BG B 111-21-86-50), *M. flava* BAKH. (BG BONN 05047). - Eine Art mit wenigen, unregelmäßigen, z.T. gekerbt bis gelappten Schuppen.

**Myrmecodia** JACK (45) - *M. armata* DC. (BG B), *M. beccarii* HOOK. f. (BG K 100-91.00614), *M. platyrea* BECC. (BG K 100-91.00613), *M. salomonensis* BECC. (BG K 100-91.00612), *M. tuberosa* JACK (BG K 000-73.13752). - Eine Art mit wenigen, glatten Schuppen; meist flächige, abschilfernde Wachsbeläge.

**Myrmeconauclaea** <sup>\*N</sup> MERR. (3) - *M. strigosa* (KORTH.) MERR. (H K). - Keine Kristalloide.

**Nauclaea** <sup>\*N</sup> MERR. (10) - *N. latifolia* SMITH (BG B 003-32-77-13). - Keine Kristalloide.

**Nertera** BANKS & SOL. ex GAERTN. (6) - *N. granadensis* (MUTIS) DRUCE (BG BONN 00347). - Keine Kristalloide.

**Nesohedyotis** (HOOK. f.) BREMEK. (1) - *N. arborea* (ROXB.) BREMEK. (BG K 350-85.03736). - Keine Kristalloide.

**Oldenlandia** L. (300) - *O. ichthyoderma* CUF. (H K). - Keine Kristalloide.

**Ophiorrhiza** L. (150) - *O. spec.* (H K). - Keine Kristalloide.

**Otomeria** BENTH. (8) - *O. micrantha* K. SCHUM. (H K). - Keine Kristalloide.

**Oxyanthus** DC. (40) - *O. pyriformis* (HOCHST.) SKEELS (BG K 000-73.12735), *O. racemosus* (K. SCHUM. & THONN.) KEAY (BG K 186-60.16601). - Keine Kristalloide.

**Paederia** L. (20) - *P. scandens* (LOUR.) MERR. (BG B 04-20-74-70). - Keine Kristalloide.

**Palicourea** AUBL. (250) - *P. riparia* BENTH. (BG K 460-89.03185), *P. spec.* (leg. Theisen). - Keine Kristalloide.

**Pauridiantha** HOOK. f. (25) - *P. dewevrei* (DE WILD. & DURAND) BREMEK. (H K). - Verstreut glatte, z.T. gelappte Schuppen.

**Pavetta** L. (400) - *P. assimilis* SONDER (BG K 000-69.13978), *P. capensis* (HOULT.) BREMEK. (BG K 431-66.43101), *P. indica* L. (BG B GH-19970), *P. revoluta* HOCHST. (BG K 000-69.51879), *P. termitaria* BREMEK. var. *glabra* L. (BG K 000-69.14015). - Vier Arten mit verstreuten, schmalen, unregelmäßigen, z.T. bandförmig verlängerten Schuppen.

**Pentagonia** BENTH. (25) - *P. spec.* (BG K 492-85-05383). - Wenige unregelmäßig gelappt bis gekerbte, kleine Schuppen.

**Pentas** BENTH. (34) - *P. lanceolata* (FORSSKAL.) DEFL. (BG B 137-01-85-83). - Keine Kristalloide.

**Phuopsis** (GRISEB.) HOOK. f. (1) - *P. stylosa* (TRIN.) B.D. JACKSON (BG BONN 04058). - Keine Kristalloide.

**Phyllis** L. (2) - *P. nobla* L. (BG K 046-73.00193). - Keine Kristalloide.

**Placopoda** BALF. f. (1) - *P. virgata* BALF. f. (H K). - Keine Kristalloide.

**Platycarpum** <sup>\*H</sup> BONPL. (10) - *P. froesii* BREMEK. (H K), *P. orinocense* var. *orionocense* KUNTH (H K), *P. rhoplodactylum* WOODSON & STEYERM. (H K). - Wenige unregelmäßige, gefranste, oder dicht stehende, ineinander geschachtelte Schuppen (Abb. 26).

**Portlandia** P. BROWNE (18) - *P. albiflora* BRITTON & HARRIS ex STANDLEY (BG K 107-86.01047), *P. grandiflora* L. (BG K 119-91.00694). - Eine Art mit wenigen, kleinen unregelmäßigen Schuppen.

**Posoqueria** AUBL. (12) - *P. latifolia* ROEM. & SCHULT. (BG K 034-89.00260). - Keine Kristalloide.

**Psychotria** L. (1400) - *P. ankasensis* J. HALL (BG K 475-82.05098), *P. hirtella* OLIVER (BG B 257-02-87-84), *P. mahonii* C.H. WRIGHT (BG B 060-55-74-73), *P. nervosa* BENTH. (BG K 081-84.00508), *P. parvistipulata* E. PETT (leg. Fischer), *P. spec.* (leg. Theisen), *P. vogeliana* BENTH. (BG B 002-27-76-13). - Zwei Arten mit unregelmäßigen, schmalen bis bandförmigen Schuppen.

**Putoria** PERS. (3) - *P. calabrica* PERS. (BG BONN 00714). - Vereinzelt kleine, unregelmäßig gelappte bis gekerbte Schuppen.

**Ramosmania** TIRVENG. & VERDC. (1) - *R. heterophylla* (BALF. f.) TIRVENG. & VERDC. (BG K 281-86.02515). - Keine Kristalloide.

**Randia** L. (300) - *R. echinocarpa* [MOÇIÑO & SESSE] ex DC. (BG B GH-5327), *R. stipularis* F. MUELL. (BG K 271-72.02561), *R. tomentosa* HOOK. f. (H K). - Eine Art mit wenigen, häutig zerklüfteten Schuppen.

**Rondeletia** L. (125) - *R. amoena* HEMSL. (BG K 188-52.18801), *R. cordata* BENTH. (BG K 000-69.17372), *R. odorata* JACQ. (BG B 054-02-74-83). - Keine oder nur erodierte Kristalloide.

**Rothmannia** THUNB. (30) - *R. annae* (E. WRIGHT) KEAY (BG K 334-78.03524), *R. capensis* THUNB. (BG K 375-85.04063). - Eine Art mit wenigen, kleinen glatten Schuppen.

**Rubia** L. (60) - *R. fruticosa* AITON (BG B 142-14-85-50), *R. peregrina* L. (BG B 269-05-89-10), *R. roundifolia* SOL. (BG B 246-97-81-10), *R. tinctorum* L. (BG BONN 07916). - Keine Kristalloide.

**Rutidea** DC. (22) - *R. orientalis* BRIDSON (leg. Fischer). - Wenige parallel orientierte, kleine, glatte Schuppen.

**Rytigynia** BLUME (70) - *R. bugoyensis* (K. KRAUSE) VERDC. (leg. Fischer), *R. spec.* (leg. Fischer). - Eine Art mit granuloser Wachsschicht und sich ablösenden glatten, z.T. hexagonalen Plättchen.

**Sabicea** AUBL. (120) - *S. calycina* BENTH. (H K), *S. spec.* (leg. Fischer). - Keine Kristalloide.

**Scyphochlamys** BALF. f. (1) - *S. revoluta* BALF. f. (BG K 466-81.06383). - Keine Kristalloide.

**Serissa** COMM. ex JUSS. (3) - *S. japonica* THUNB. (BG K 651-59.65123). - Flächige, z.T. abschilfernde Wachsschicht.

**Sherardia** L. (1) - *S. arvensis* L. (BG BONN 07917). - Keine Kristalloide.

**Tarena** GAERTN. (180) - *T. alpestris* (WIGHT) BALAKR. (BG K 522-86.04903), *T. sechellensis* SUMMERH. (BG K 094-91.00567). - Keine Kristalloide; eine Art mit flächigem Wachsbelag (Abb. 30).

**Tricalysia** A. RICH. ex DC. (100) - *T. anomala* E.A. BRUCE (leg. Fischer), *T. cacondensis* HIERN (H K), *T. congesta* HIERN (H K), *T. cryptocalyx* BAKER (BG K 171-69.01333), *T. niammiamensis* SCHWEINF. ex HIERN (leg. Fischer), *T. ruandensis* BREMEK. (leg. Fischer). - Verstreut unregelmäßige, gelappt bis gekerbte, kleine Schuppen. Eine Art mit parallel orientierten, ± glatten Schuppen.

**Uncaria** <sup>\*N</sup> SCHREB. (34) - *U. orientalis* GUILL. (H K), *U. spec.* (BG K 190-88.01776). - Eine Art mit wenigen unregelmäßigen Schuppen.

**Vangueria** COMM. ex JUSS. (27) - *V. infausta* BURCH. (BG B 058-64-74-70)), *V. madagascariensis* J. GMELIN (BG K 000-73.13612), *V. volkensii* K. SCHUM. (H K). - Eine Art mit glatten Schuppen.

**Virectaria** BREMEK. (7) - *V. major* (K. SCHUM.) VERDC. (leg. Fischer), *V. multiflora* VERDC. (leg. Porembski). - Keine Kristalloide.

**Warszewiczia** KLOTZSCH (4) - *W. cf. coccinea* (VAHL) KLOTZSCH (leg. Theisen). - Keine Kristalloide.

### THELIGONACEAE DUMORT. (1/3)

Keine Kristalloide.

**Theligonum** L. (3) - *T. cynocrambe* L. (BG BONN 03619).

## 4.3 Dipsacales

Die Ordnung *Dipsacales* im CRONQUIST'schen Sinne bezeichnet *Asteridae* s.l. mit unterständigem oder halb unterständigem Fruchtknoten, meist gegenständigen und stipellosen Blättern und fehlenden speziellen Pollen-Präsentationsmechanismen.

Gliederung und Umfang der Ordnung wird von den diversen Autoren recht unterschiedlich gefaßt (siehe Tabelle 3).

Auch die Ordnung der *Dipsacales* ist - ähnlich den *Gentianales* und *Rubiales* - fast ausschließlich durch Wachsschuppen in meist spärlicher Verteilung charakterisiert. Zusätzlich treten zwei weitere Wachskristalloid-Typen auf: querveriefte Stäbchen, die dem *Aristolochia*-Typ entsprechen bei der Gattung *Centranthus* (*Valerianaceae*) und Röhrrchen mit deutlich spiralgem Aufbau taxonspezifisch für die Tribus der *Lonicereae* (*Caprifoliaceae*).

Tabelle 3: Die Familien der *Dipsacales* s.l. in den neueren Systemen.

	TAKHTAJAN 1987	CRONQUIST 1988	DAHLGREN 1989	THORNE 1992b
Adoxac.	Dipsacales Cornanae Rosidae	Dipsacales Asteridae	Cornales Cornanae	Dipsacales Cornanae
Alseuosmiac.	Escalloniineae Hydrangeales Cornanae Rosidae	Rosales Rosidae	Cornales Cornanae	Hydrangeales Cornanae
Caprifoliac.	Dipsacales Cornanae Rosidae	Dipsacales Asteridae	Dipsacales Cornanae	Dipsacales Cornanae
Carlemanniac.	Gentianales Gentiananae Lamiidae	(in Caprifoliac.)	(nicht erwähnt)	(nicht erwähnt)
Dipsacac.	Dipsacales Cornanae Rosidae	Dipsacales Asteridae	Dipsacales Cornanae	Dipsacales Cornanae
Morinac.	Dipsacales Cornanae Rosidae	(in Dipsacac.)	Dipsacales Cornanae	Dipsacales Cornanae
Sambucac.	(in Caprifoliac.)	(in Caprifoliac.)	Cornales Cornanae	(in Adoxac.)
Triplostegiace.	Dipsacales Cornanae Rosidae	(in Valerianac.)	Dipsacales Cornanae	Dipsacales Cornanae
Valerianac.	Dipsacales Cornanae Rosidae	Dipsacales Asteridae	Dipsacales Cornanae	Dipsacales Cornanae
Viburnac.	(in Caprifoliac.)	(in Caprifoliac.)	Cornales Cornanae	(in Adoxac.)

TAKHTAJAN (1987) sieht enge Beziehungen der *Dipsacales* zu den *Loganiaceae* und *Rubiaceae* sowie zu den *Cornales*, aus denen er die Taxa ableitet. Auch CRONQUIST (1988) sieht die *Dipsacales* von den *Rubiales* abgeleitet, die über die ursprünglichen *Gentianales* (*Loganiaceae*) Verbindung mit den *Cornales* (*Rosidae*) besitzen. Im Hinblick auf die schuppenförmigen Wachskristalloide, die sowohl bei den *Caprifoliaceae*, *Valerianaceae*, *Sambucaceae* und *Cornaceae* auftreten, können diese verwandtschaftlichen Bindungen durchaus bestätigt werden.

Eine isolierte Stellung der Gattung *Sambucus* innerhalb der heterogenen Familie der *Caprifoliaceae* (vgl. HILLEBRAND & FAIRBROTHERS 1970) bzw. deren Abtrennung als eigenständige Familie *Sambucaceae* läßt sich durch die Wachsfunde (dimorpher Wachsbelag aus großen und kleinen Schuppen) durchaus nachvollziehen. Nach HILLEBRAND & FAIRBROTHERS (1970) stehen *Viburnum*, *Adoxa* und *Sambucus* serologisch der Gattung *Cornus* näher als den übrigen Caprifoliaceen-Genera. *Sambucus*, *Viburnum* und *Adoxa* weichen auch in anderen Merkmalen deutlich von den *Dipsacales* ab (DONOGHUE 1983; WEBERLING 1977a, WILKINSON 1949). Unter Ausschluß der vorgenannten Gattungen bilden die *Dipsacales* s.str. durch einen trichomatischen Kronröhren-Nektarientyp eine klar umgrenzte, monophyletische Gruppe (WAGENITZ & LAING 1984). Aus diesem Grunde vollzog DAHLGREN im neueren System (1989) eine Aufspaltung der *Caprifoliaceae*; die noch im 83iger-System als Caprifoliaceen-Gattungen geführten *Sambucus* und *Viburnum*, sind nun als separate Familien den *Cornales* zugeordnet.

Zu der Aufrechterhaltung einer eigenständigen Familie der *Carlemanniaceae* (AIRY SHAW 1965), die sowohl morphologische Ähnlichkeiten mit den *Rubiaceae* (MAJUMDAR & CHANDA 1980) als auch zu den *Hydrangeaceae* (HALLIER 1910) zeigt und bei CRONQUIST (1988) zu den *Caprifoliaceae* gestellt wird, kann wegen unzureichender Wachskristalloid-Daten nicht beurteilt werden.

Die große Mannigfaltigkeit innerhalb der *Caprifoliaceae* - Vertreter der Tribus *Linnaeae* weisen floral größere Ähnlichkeiten mit den *Valerianaceae* auf, als etwa mit *Sambucus* (WILKINSON 1949) - läßt sich auch an der Art der Bewachung erkennen. Zeigte die Tribus der *Sambuceae* (bzw. *Sambucaceae*) mehr oder weniger dimorphes Wachs, so ließen sich Vertreter der Tribus der *Lonicereae* (*Leycesteria*, *Lonicera*) durch Röhrrchen charakterisieren. Die systematische Stellung der Gattung *Symphoricarpos* innerhalb der *Caprifoliaceae* war bislang recht unsicher. Bei FRITSCH (1891) noch in die Tribus *Linnaeae* gestellt, äußerten bereits TROLL & WEBERLING (1966) aufgrund abweichender Daten in der Infloreszenz-Morphologie Zweifel an dieser Platzierung. Anhand der Wachsbefunde (Röhrrchen) kann jetzt eindeutig eine Zuordnung der Gattung in die Tribus der *Lonicereae* vorgenommen werden. Palynologische Untersuchungen (BÖHNKE-GÜTLEIN & WEBERLING 1981) und Studien zur Tapetum-Entwicklung (WEBERLING & HILDENBRAND 1983, 1986) bestätigen diese vorgeschlagene Umgruppierung von *Symphoricarpos*.

Die engen verwandtschaftlichen Beziehungen im weiter abgeleiteten *Valerianaceae-Dipsacaceae*-Komplex (HOFMANN & GÖTTMANN 1990) können durch die gleichförmige Wachsschuppenbedeckung nicht widerlegt werden. Bemerkenswert ist die eindeutige Charakterisierung der Gattung *Centranthus* durch die in der Familie *Valerianaceae* nur hier auftretenden quergeliefen

Stäbchen, die dem *Aristolochia*-Wachstyp entsprechen. Diese aus wachsmikromorphologischen Daten sich ableitende, isolierte Position der Gattung, spiegelt sich auch in der abweichenden Pollenmorphologie wieder (CLARKE 1978).

Fehlende Wachskristalloide bei den *Morinaceae* (sie werden trotz abweichender embryologische und palynologische Befunde (CANNON & CANNON 1984) bei einigen Autoren zu den *Dipsacaceae* gestellt) und den *Triplostegiaceae* (von CRONQUIST 1988 als Unterfamilie der *Valerianaceae* angesehen und bei THORNE (1981) den *Dipsacaceae* integriert) lassen keine Bewertung ihrer systematischen Einordnung zu.

Die unsichere systematische Position der *Alseuosmiaceae*, die von WAGENITZ (1964) bei den *Caprifoliaceae* aufgeführt wurden, läßt sich mangels epicuticularer Wachse nicht weiter klären. Aufgrund abweichender holz-, blatt-anatomischer (DICKISON 1986, 1989) und pollenmorphologischer Merkmale (Erdtman 1954), sowie unterschiedlicher Embryologie, Blütenmorphologie und Inhaltsstoffe (PHILIPSON 1977, GARDNER 1978) werden die *Alseuosmiaceae* von CRONQUIST (1988) in die Nähe der holzigen *Rosales-Saxifragales* gestellt. TAKHTAJAN (1987) rechnet sie zu den *Escalloniaceae-Hydrangeales*; THORNE (1992b) sieht die nächsten Verwandten der *Alseuosmiaceae*, die bei ihm noch 1983 als Saxifragaceen-Unterfamilie geführt wurden, im *Hydrangeales-Cornales*-Komplex.

#### ADOXACEAE TRAUTV. (3/3)

Keine Kristalloide.

*Adoxa* L. (1) - *A. moschatellina* L. (BG BONN 06710).

#### ALSEUOSMIACEAE AIRY SHAW (3/8)

Keine Kristalloide.

*Alseuosmia* A. CUNN. (4) - *A. macrophylla* A. CUNN. (H B: H. & E. Walter).

*Wittsteinia* F. MUELL. (3) - *W. balansae* (BAILLON) STEENIS (H K).

#### CAPRIFOLIACEAE JUSS. (52/340)

Glatte bis unregelmäßige, z.T. gelappte Schuppen; sowie dicht stehende, relativ kurze, clusterartig verteilte, z.T. verzweigte Röhrrchen, die dem *Berberis*-Typ entsprechen, nur bei der Tribus *Lonicereae* (*Leycesteria*, *Lonicera*) und davon abweichend auch bei *Symphoricarpos* (Tribus *Linnaeae*).

*Abelia* R. BR. (30), Trib. *Linnaeae* - *A. dielsii* REHDER (BG B 095-67-81-10), *A. engleriana* (GRAEBNER) REHDER (BG BONN 07570), *A. floribunda* DECNE. (BG BONN 00485), *A. schumannii*



(GRAEBNER) REHDER (BG BONN 04083). - Zwei Arten mit wenigen, unregelmäßig gelappten, kleinen Schuppen.

***Diervilla*** MILL. (3), Trib. Diervilleae - *D. lonicera* MILL. (BG B), *D. sessilifolia* BUCKLEY (BG B 206-01-86-10). - Keine Kristalloide.

***Dipelta*** MAXIM. (4), Trib. Linnaceae - *D. floribunda* MAXIM. (BG B 20-cap-275), *D. ventricosa* HEMSLEY (BG B GH-11716). - Keine Kristalloide.

***Kolkwitzia*** GRAEBNER (1), Trib. Linnaceae - *K. amabilis* GRAEBNER (BG B GH-467). - Keine Kristalloide.

***Leycesteria*** WALL. (6), Trib. Lonicerae - *L. formosa* WALL. (BG BONN 04087). - Wenige unregelmäßige, kleine Schuppen; sowie nur auf den Schließzellen der Stomata dicht stehende, relativ kurze, z.T. verzweigte Röhrrchen, die dem *Berberis*-Typ entsprechen.

***Linnaea*** L. (1), Trib. Linnaceae - *L. borealis* L. (BG B GH 8329). - Wenige, schmale, unregelmäßige Schuppen.

***Lonicera*** L. (180), Trib. Lonicerae - *L. alpigena* L. (BG BONN 01986), *L. alseuosmioides* GRAEBNER (BG B GH-5980), *L. caprifolium* L. (BG BONN 01987), *L. chrysantha* TURCZ. (BG BONN 11950), *L. edulis* TURCZ. (BG BONN 11951), *L. fragrantissima* LINDL. & PAXT. (BG BONN 07574), *L. henryi* HEMSLEY (BG BONN 04082), *L. hirsuta* EATON (BG BONN 06572), *L. japonica* THUNB. (BG B 050-32-74-84), *L. korolokovii* STAPF (BG BONN 11953), *L. ledebourii* ESCHSCH. (BG BONN 11952), *L. maackii* MAXIM. f. *podocarpa* FRANCH. (BG BONN 07577), *L. morrowii* A. GRAY (BG BONN 07578), *L. nitida* WILS. (BG BONN 04767), *L. periclymenum* L. (BG BONN 04081), *L. tatarica* L. (BG BONN), *L. xylosteum* L. (H BONN). - Bei 13 Arten dicht stehende, relativ kurze, clusterartig verteilte, z.T. verzweigte Röhrrchen, die dem *Berberis*-Typ entsprechen (Abb. 38); z.T. Übergänge zu großen Schuppen. Zwei Arten mit ausschließlich glatten oder unregelmäßig gelappten bis bandförmigen Schuppen (Abb. 39).

***Symphoricarpos*** DUHAMEL (17), Trib. Linnaceae - *S. albus* (L.) BLAKE (BG B), *S. occidentalis* HOOK. (BG B 120-15-83-13), *S. oreophilus* A. GRAY var. *utahensis* (BG B Altbestand), *S. rivularis* SUKSD. (leg. Theisen). - Dicht stehende, relativ kurze, clusterartig verteilte, z.T. verzweigte Röhrrchen, die dem *Berberis*-Typ entsprechen (Abb. 37).

***Viburnum*** L. (150), Trib. Viburneae - *V. betulifolium* BATALIN (BG BONN 07579), *V. carlesii* HEMSLEY (BG BONN 07580), *V. davidii* FRANCHET (BG BONN 06059), *V. farreri* STEARN (BG BONN 02271), *V. lantana* L. (BG BONN 04088), *V. opulus* L. (BG BONN 02275), *V. plicatum* THUNB. f. *tomentosum* THUNB. (BG BONN 03652), *V. rhytidophyllum* HEMSLEY (BG BONN 07184), *V. rigidum* VENT. (BG K 320-72.03098), *V. stellatum* HEMSLEY (BG K 770-65.77002), *V. tinus* L. (BG BONN 05735), *V. utile* HEMSLEY (BG BONN 07604), *V. wrightii* MIQ. (BG BONN 08831). - Sechs Arten mit meist wenigen, schmalen, glatten, selten unregelmäßige, häufig zerklüfteten Schuppen.

***Weigela*** THUNB. (10), Trib. Diervilleae - *W. decora* (NAKAI) NAKAI (BG B), *W. florida* (BUNGE) A. DC. (BG BONN 04085), *W. x fujisanensis* (BG B), *W. maximowiczii* (S. MOORE) REHDER (BG B), *W. middendorffiana* HORT. ex C. KOCH (BG B), *W. praecox* BAILEY (BG BONN 07584), *W. sinica* (REHDER) H. HARA (BG B 087-02-85-10). - Zwei Arten mit wenigen glatten Schuppen.

### CARLEMANNIACEAE AIRY SHAW (2/5)

Keine Kristalloide.

***Carlemannia*** BENTH. (3) - *C. griffithii* BENTH. (H K), *C. tetragona* HOOK. f. (H K).

**DIPSACACEAE** Juss. (30/250)

Acht von 30 Arten mit glatten und unregelmäßigen, teilweise schmalen bis bandförmigen Schuppen.

**Cephalaria** SCHRAD. ex ROEM. & SCHULT. (65) - *C. gigantea* (LEDEB.) BOBROV (BG BONN 04044), *C. laevigata* SCHRAD. (BG K 000-89.18912), *C. leucantha* SCHRAD. (BG BONN 08233), *C. radiata* GRISEB. & SCHENK (BG B GH-885). - Wenige kleine, glatte Schüppchen.

**Dipsacus** L. (15) - *D. asper* WALL. (BG B 116-23-83-10), *D. fullonum* L. (BG BONN 04041), *D. inermis* WALL. (BG K 047-79.00347), *D. laciniatus* L. (BG BONN 06973), *D. mitis* D. DON. (BG B 260-58-83-10), *D. pilosus* L. (BG BONN 04043). - Nur eine Art mit wenigen unregelmäßigen bis bandförmig verlängerten Schuppen an den Stomata.

**Knautia** L. (60) - *K. arvensis* (L.) J. COULTER (BG BONN 04045), *K. dipsacifolia* KREUTZER (BG BONN 07004), *K. longifolia* (WALDST. & KIT.) KOCH (BG B 151-29-86-10), *K. macedonica* GRISEB. (BG BONN 04046), *K. sylvatica* DUBY (H BONN). - Keine Kristalloide.

**Pterocephalus** ADANS. (25) - *P. dumetorum* J. COULTER (BG BONN 01863), *P. perennis* DC. (BG BONN 06877), *P. virens* WEBB & BERTH. (BG B 280-01-89-10). - Eine Art mit kleinen, meist glatten Schuppen.

**Scabiosa** L. (80) - *S. argentea* L. (BG BONN 04052; BG B 270-72-89-10 [synon. *L. argentea* (L.) GREUTER & BURDET]), *S. atropurpurea* L. (BG BONN 04049), *S. caucasica* M. BIEB. (BG BONN 08123), *S. columbaria* L. (BG BONN 06583), *S. graminifolia* L. (BG BONN 04051), *S. lucida* VILLARS (BG BONN 04048), *S. ochroleuca* L. (BG BONN 04050), *S. silenifolia* WALDST. & KIT. (BG BONN 09285). - Zwei Arten mit glatten, unterschiedlich großen bis bandförmigen, z.T. parallel gerichteten Schuppen.

**Succisa** HALLER (3) - *S. petteri* KERN. & MURB. (BG K 134-32.13401), *S. pratensis* (L.) MOENCH (BG BONN 04042; BG B 295-06-85-10). - Keine Kristalloide.

**Succisella** BECK (4) - *S. inflexa* (KLUK) BECK (BG B GH-27389). - Keine Kristalloide.

**Tremastelma** RAF. (1) - *T. palaestinum* RAF. (BG K 000-69.10054). - Unregelmäßige, bandförmige Schuppen mit gelappten bis fadenartig ausgefranzten Rändern (Abb. 33).

**MORINACEAE** RAF. (4/13)

Nur eine Art mit gekörnter Wachsschicht.

**Acanthocalyx** (DC.) TIEGH. (3) - *A. nepalensis* (DC.) TIEGH. (H K). - Keine Kristalloide.

**Morina** L. (4) - *M. coulteriana* EDGEW. (BG B 011-32-84-14), *M. longifolia* WALL. (BG BONN 04047), *M. persica* L. (H K). - Bei *M. coulteriana* besonders an den Stomata gekörnte Wachsschicht.

**SAMBUCACEAE** LINK (5/20)

Eine Art mit großen und kleinen, unregelmäßigen Schuppen (Abb. 40).

**Sambucus** L. (20) - *S. ebulus* L. (BG BONN 06142), *S. nigra* L. (leg. Theisen), *S. palmensis* LINK (BG BONN 00486), *S. racemosa* L. (H BONN), *S. sieboldiana* BLUME (BG BONN 04086).

**TRIPLOSTEGIACEAE (HOECK) BOBROV. ex AIRY SHAW (1/2)**

Untersuchtes Herbarmaterial nur mit stark erodierten Wachsresten.

*Triplostegia* WALL. ex DC. (2) - *T. glandulifera* WALL. ex DC. (H B: E. Bergmann 18).

**VALERIANACEAE BATSCH (20/400)**

Nur fünf von 17 Arten mit z.T. parallel orientierten, unregelmäßigen bis bandförmigen, seltener plättchenförmigen Schuppen. Ausschließlich die Gattung *Centranthus* zeigt zusätzlich quergeriefte Stäbchen, die dem *Aristolochia*-Wachstyp entsprechen (Abb. 35-36).

*Centranthus* LAM. & DC. (9) - *C. angustifolius* DC. (BG BONN 07153), *C. lecoqii* JORDAN (BG B 252-82-85-10), *C. longiflorus* STEVEN (BG B 247-54-81-14), *C. ruber* DC. (BG BONN 04057). - Quergeriefte Stäbchen in Verbindung mit großen häutigen Schuppen (Abb. 35-36). Eine Art zusätzlich mit parallel orientierten, glatten aufrechten Schuppen (Abb. 34).

*Fedia* GAERTN. (3) - *F. cornucopiae* (L.) GAERTN. (BG BONN 07154), *F. scorpioides* GAERTN. (H B: A. Dubois). - Keine Kristalloide.

*Patrinia* JUSS. (15) - *P. intermedia* ROEM. & SCHULT. (BG BONN 04878), *P. triloba* MIQ. (BG B 069-39-87-70). - Eine Art mit verstreut, z.T. bandförmigen glatten Schuppen.

*Valeriana* L. (250) - *V. alliariaefolia* VAHL (BG BONN 04055), *V. dioica* L. (H BONN), *V. montana* L. (BG BONN 04053), *V. officinalis* L. (BG BONN 05800), *V. pyrenaica* L. (BG B 215-20-82-10), *V. sambucifolia* MIKAN (BG BONN 07155), *V. saxatilis* L. (H BONN), *V. tripteris* L. (H BONN). - Drei Arten mit unregelmäßigen, gelappten, z.T. bandförmigen Schuppen; eine Art zusätzlich mit glatten, plättchenförmigen, z.T. liegenden Schuppen auf dem Sproß.

*Valerianella* MILL. (50) - *V. amblyotis* FISCH. & MEY. ex HOHEN. (H B: K.H. Rechinger 55492), *V. coronata* DC. (BG B), *V. dentata* POLLICH (BG BONN 07925), *V. locusta* BETCKE (BG BONN 08203). - Keine Kristalloide.

**4.4 Calycerales**

Die sowohl bei CRONQUIST (1988) als auch bei TAKHTAJAN (1987) zur Ordnung erhobene Familie der *Calyceraceae* wird bei DAHLGREN (1989) und im früheren System von THORNE (1983) zur Ordnung der *Dipsacales* gestellt.

Tabelle 4: Die Familie der *Calycerales* in den neueren Systemen.

	TAKHTAJAN 1987	CRONQUIST 1988	DAHLGREN 1989	THORNE 1992b
<i>Calycerac.</i>	<i>Calycerales</i>	<i>Calycerales</i>	<i>Dipsacales</i>	<i>Asterales</i>
	<i>Campanulanae</i>	<i>Asteridae</i>	<i>Cornanae</i>	<i>Asteranae</i>
	<i>Asteridae</i>			

Die *Calycerales*, die lediglich bei CRONQUIST (1988) und TAKHTAJAN (1987) als eigene Ordnung geführt werden, bestehen nur aus der Familie der

*Calyceraceae*. Ihre Position im System ist recht umstritten. Einerseits stellen WAGENITZ (1964) und GOLDBERG (1986) die Familie zu den *Campanulales*, mit denen sie kopfige Blütenstände, vergleichbare Pollen-Präsentationsmechanismen (ERBAR 1993) und Exinestrukturen (SKVARLA et al. 1977) gemeinsam hat. Andererseits lassen verwachsene Filamente und embryologische Daten (G. DAHLGREN 1991) eine eindeutige Beziehung zu den *Dipsacales* erkennen. CRONQUIST (1988) ist der Auffassung, daß die *Calyceraceae* sich evolutiv recht spät von den *Dipsacales* als eigenständige Gruppe gelöst haben, und daß ihre nächsten Verwandten bei den *Rubiales* zu suchen seien.

Phytochemisch scheinen die *Calyceraceae* ebenfalls eine Mittlerstellung einzunehmen: ähnlich den *Asteridae* s.str. produzieren sie Inulin, andererseits sind bei *Acicarpha* iridoidartige Verbindungen gefunden worden (HEGNAUER 1992), was sie wiederum in die Nähe der *Dipsacales* rückt und gegen eine Compositenverwandtschaft spricht.

Besonders auffällig bei bewachsenen Vertretern der *Calyceraceae* (*Acicarpha*, *Boopis*) ist ein dimorpher, dichter Wachselbelag aus großen, z.T. eingerollten bis gelappten Wachsschuppen zusammen mit vernetzten, z.T. ringförmig bis gewundenen Wachsfäden oder winzigen, unregelmäßigen Schüppchen. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die *Calyceraceae* von den *Dipsacales* und erinnern bei näherer Betrachtung eher an die Asteriden. Wie Vergleichsuntersuchungen bei *Asteraceae* und *Campanulaceae* zeigen konnten, weisen auch diese Gruppen dimorphe Wachselbeläge aus großen Schuppen und kleineren gewundenen Fäden auf. Eine Aufwertung der *Calyceraceae* auf Ordnungsniveau bzw. die Abtrennung der *Calyceraceae* von der Ordnung der *Dipsacales* scheint aus Sicht der besonderen, dimorphen Wachsmikromorphologie gerechtfertigt.

#### **CALYCERACEAE** R. BR. ex RICH. (10/55)

Fünf von zehn Arten mit dimorphen Wachselbelägen: große, glatte bis unregelmäßige, z.T. eingerollte Schuppen zusammen mit vernetzten, gewundenen bis ringförmigen Fäden oder kleinen häutigen Schüppchen. Seltener parallel orientierte, glatte Schuppen oder flache Stäbchen mit Tendenz zur Rosettenbildung.

***Acicarpha*** JUSS. (5) - *A. pinnatifida* MIERS (H B: GH-W135), *A. spatulata* R. BR. (H K), *A. tribuloides* JUSS. (BG B GH-3334). - Dimorpher Wachselbelag: wenige große, z.T. eingerollte, gelappte Schuppen zwischen ringförmigen, vernetzten Fäden (**Abb. 41**).

***Boopis*** JUSS. (13) - *B. australis* DECNE. (H K), *B. gracilis* PHIL. (H B: Hager 982), *B. scapigerus* MIERS (H B: E.A.O. Donell 3915). - Zwei Arten mit dimorphem Wachselbelag: wenige große, glatte, gelappte Schuppen zwischen häutig zerklüfteten, kleinen Schüppchen und z.T. eingerollten Fäden (**Abb. 42**).

***Calycera*** CAV. (15) - *C. balsamitaefolia* RICH. (H B: M. Ricardi, C. Marticorena, O. Matthei), *C. herbacea* CAV. var. *viridiflora* (PHIL.) PONTIR. (H B: B. Leuenberg & S.C. Arroyo 3872),

*C. pulvinata* REMY (H B: Villavicencio 326). - Nur eine Art mit glatten, z.T. parallel orientierten Schuppen.

***Moschopsis*** PHIL. (8) - *M. monocephala* (PHIL.) REICHE (H K). - Keine Kristalloide.

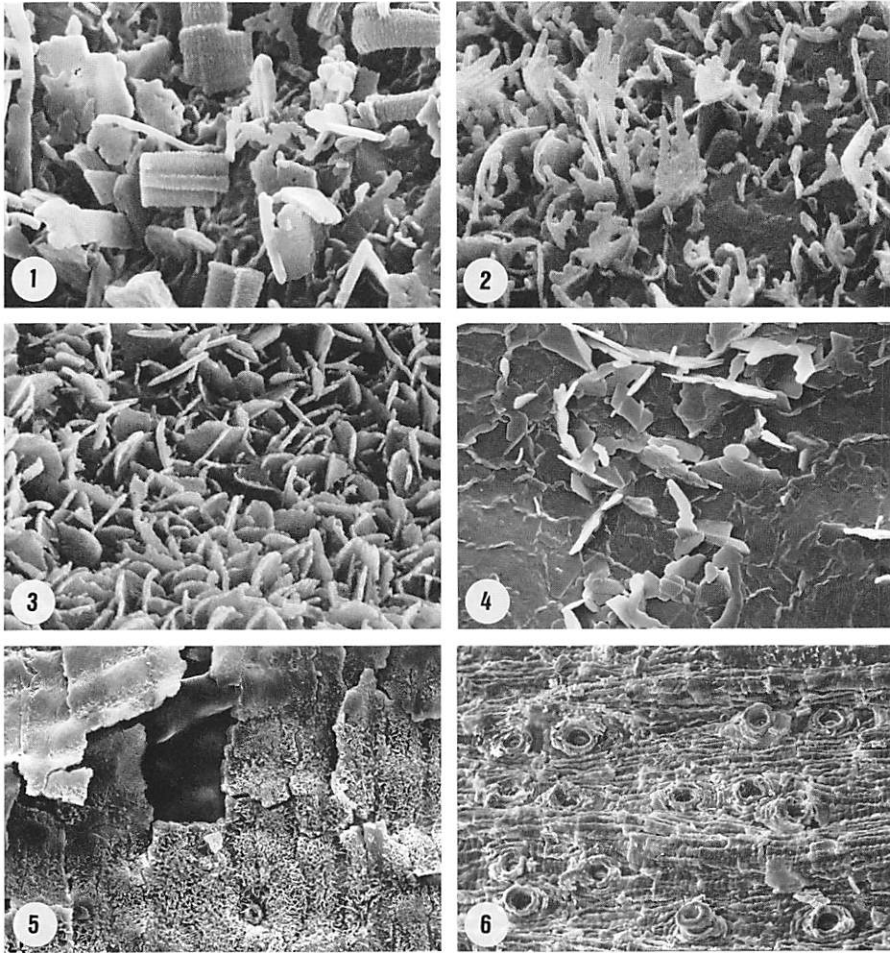


Abb. 1 - 6: Epicuticularwachse der *Gentianales* I - Abb. 1: *Apocynum androsaemifolium* L. (*Apocynaceae*), Sproß, x 8500. - Abb. 2: *Apocynum androsaemifolium* L. (*Apocynaceae*); Blattunterseite x 10650. - Abb. 3: *Apocynum cannabinum* L. (*Apocynaceae*); Blattunterseite, x 8.950. - Abb. 4: *Pachypodium bispinosum* (L. f.) A. DC. (*Apocynaceae*); Blattoberseite, x 2250. - Abb. 5: *Ceropegia kroboensis* L. (*Asclepiadaceae*); Sproß, x 545. - Abb. 6: *Cynanchum messeri* (BUCH.) JUM. & PERR. (*Asclepiadaceae*); Sproß, x 80.

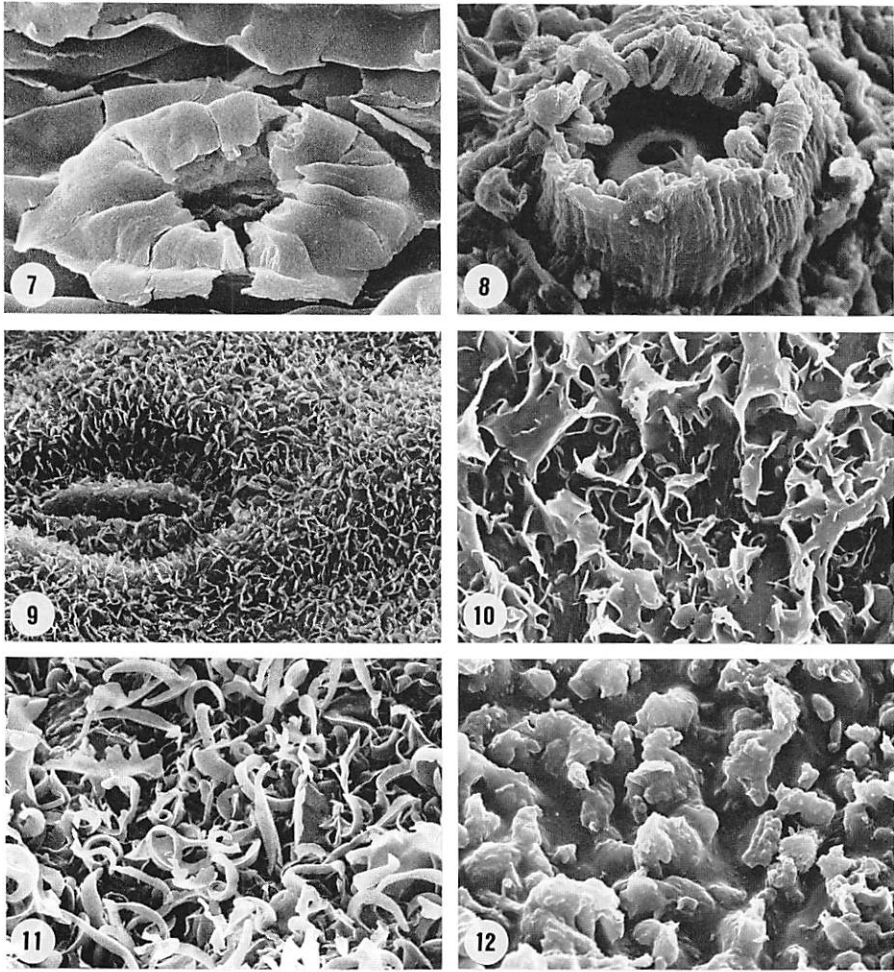


Abb. 7 - 12: Epicuticularwaxse der *Gentianales* II - Abb. 7: *Cynanchum socotranum* L. (*Asclepiadaceae*); Sproß, x 880. - Abb. 8: *Dischidia astephana* SCORTECH. ex KING & GAMBLE (*Asclepiadaceae*); Blattunterseite, x 950. - Abb. 9: *Caralluma speciosa* (N.E. BR.) N.E. BR. (*Asclepiadaceae*); Sproß, x 1220. - Abb. 10: *Ceropegia aristolochioides* DECNE. (*Asclepiadaceae*); Sproß, x 3350. - Abb. 11: *Ceropegia leroyi* RAUH & MARN.-LAP. (*Asclepiadaceae*); Sproß, 3510. - Abb. 12: *Dischidia platyphylla* SCHL. (*Asclepiadaceae*); Sproß, x 1750.

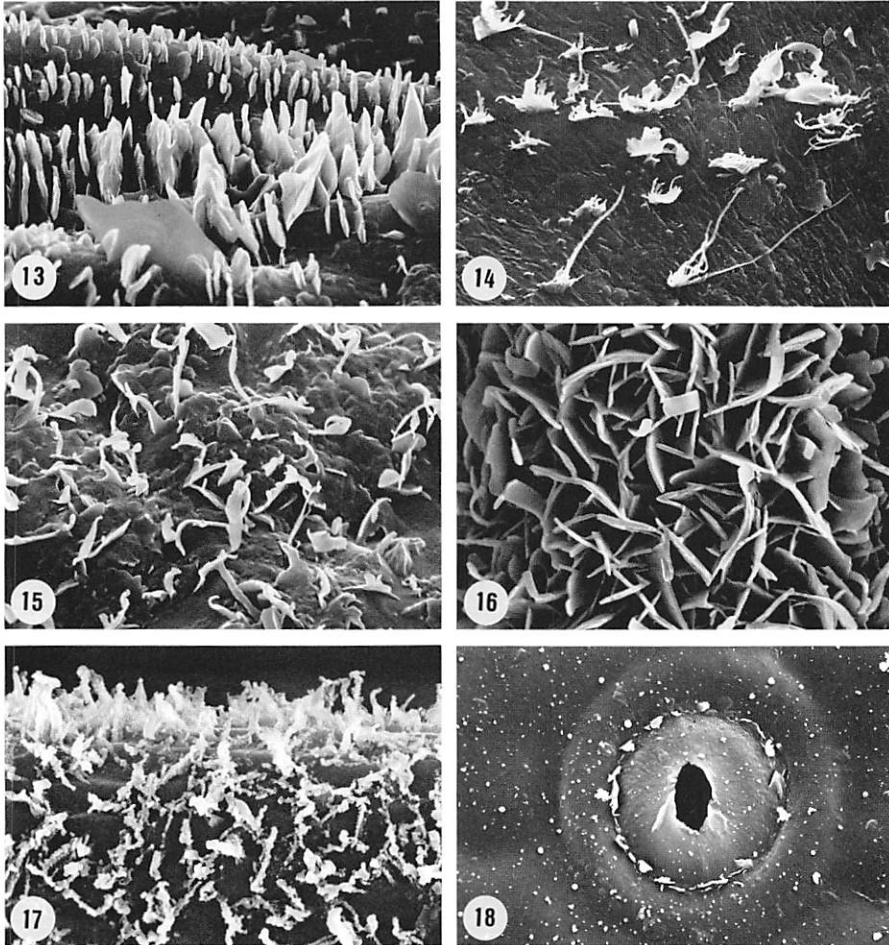


Abb. 13 - 18: Epicuticularwachse der *Gentianales* III - Abb. 13: *Logania vaginalis* F. MUELL. (*Loganiaceae*); Blattunterseite, x 2100. - Abb. 14: *Logania buxifolia* F. MUELL. (*Loganiaceae*); Blattunterseite, x 2300. - Abb. 15: *Fagraea berteriana* A. GRAY (*Potaliaceae*); Blattoberseite, x 3200. - Abb. 16: *Neuburgia neocaledonica* BLUME (*Strychnaceae*); Blattunterseite, x 4100. - Abb. 17: *Retzia capensis* THUNB. (*Retziaceae*); Blattunterseite, x 1150. - Abb. 18: *Desfontainia spinosa* RUIZ & PAV. (*Desfontainiaceae*), x xyz; Blattunterseite.



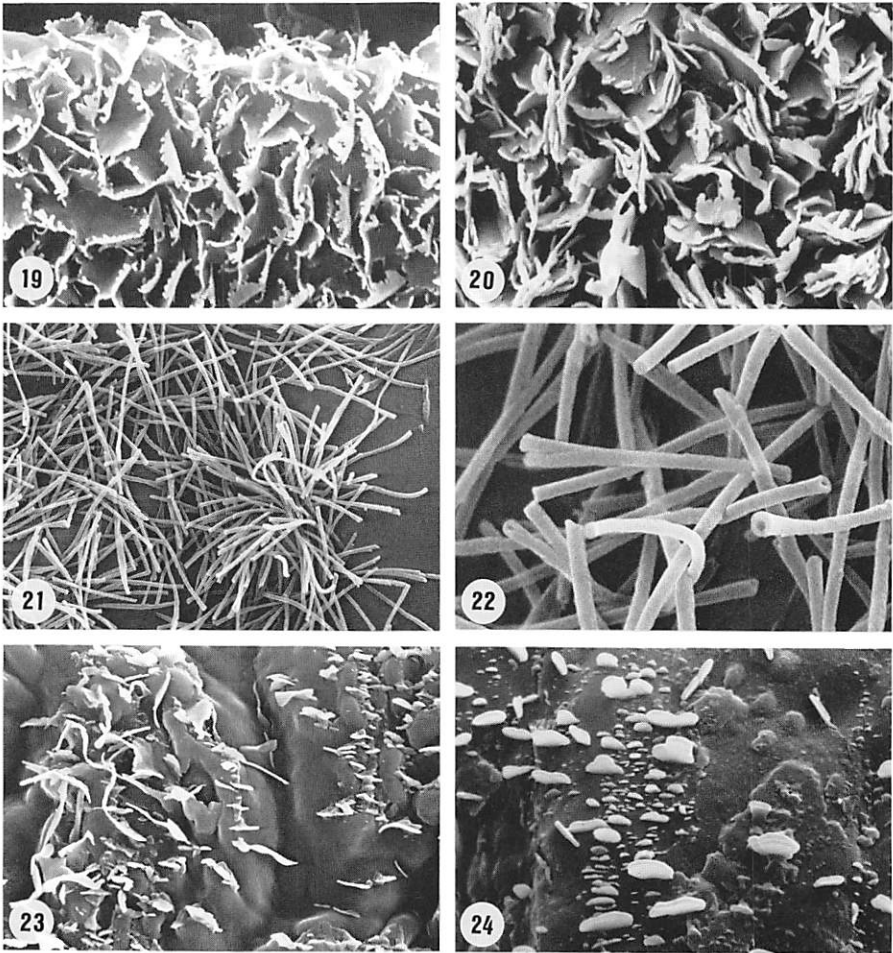


Abb. 19 - 24: Epicuticularwaxse der *Gentianales* IV - Abb. 19: *Eustoma grandiflora* (RAF.) SHINN. (*Gentianaceae*); Blattunterseite, x 5500. - Abb. 20: *Blackstonia perfoliata* (L.) HUDS. (*Gentianaceae*); Blattunterseite, x 5600. - Abb. 21: *Columellia oblonga* RUIZ & PAV. ssp. *sericea* (KUNTH) BRIZ. (*Columelliaceae*); Blattunterseite, x 1980. - Abb. 22: *Columellia oblonga* RUIZ & PAV. ssp. *sericea* (KUNTH) BRIZ. (*Columelliaceae*); Blattoberseite, x 8500. - Abb. 23: *Jasminum mesnyi* HANCE (*Oleaceae*); Blattunterseite, x 2990. - Abb. 24: *Ligustrum japonicum* THUNB. (*Oleaceae*); Blattunterseite, x 3550.

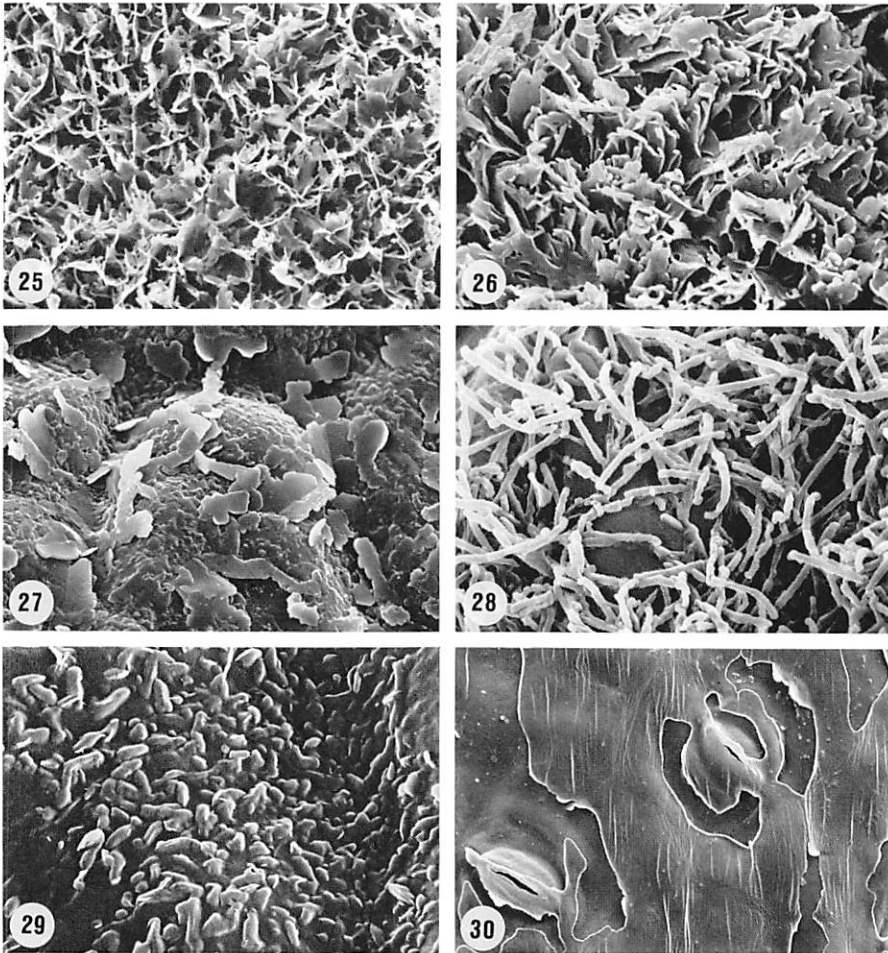


Abb. 25 - 30: Epicuticularwachse der Rubiales - Abb. 25: *Crucianella angustifolia* L. (Rubiaceae); Blattunterseite, x 4900. - Abb. 26: *Platycarpum rhoplodactylum* WOODSON & STEYERM. (Rubiaceae); Blattunterseite, x 3350. - Abb. 27: *Hydnophyllum subfalcofolium* VALETON (Rubiaceae); Blattunterseite, x 2000. - Abb. 28: *Galium glaucum* L. (Rubiaceae); Blattunterseite, x 5500. - Abb. 29: *Haldina cordifolia* (HOOK. f.) RIDSDALE (Rubiaceae / Naucleaceae); Blattoberseite, x 5750. - Abb. 30: *Tarenna alpestris* (WIGHT) BALAKR. (Rubiaceae); Blattunterseite, x 680.

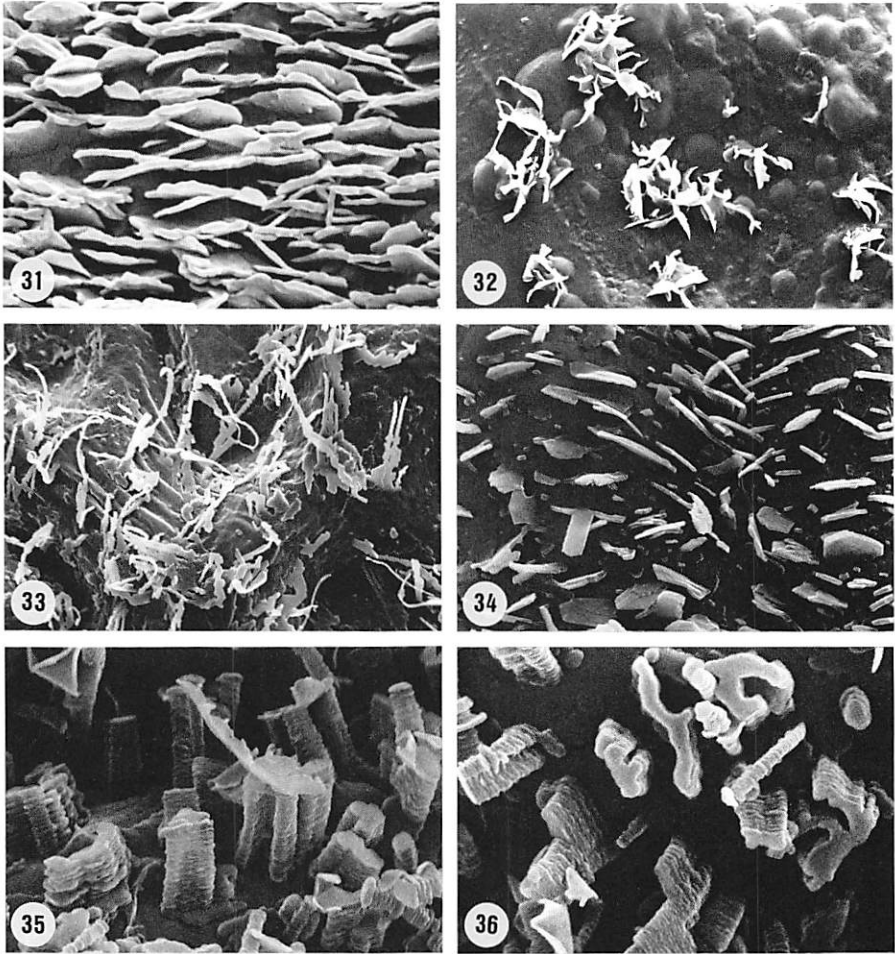


Abb. 31 - 36: Epicuticularwache der *Gentianales* V und *Dipsacales* I - Abb. 31: *Azima sarmentosa* (BLUME) BENTH. (*Salvadoraceae*); Blattunterseite, x 4690. - Abb. 32: *Dialypetalanthus fuscescens* KUHLM. (*Dialypetalanthaceae*); Blattoberseite, x 2290. - Abb. 33: *Tremastelma palaestinum* RAF. (*Dipsacaceae*); Blattunterseite, x 2250. - Abb. 34: *Centranthus ruber* DC. (*Valerianaceae*); Blattunterseite, x 3800, Blattnerve. - Abb. 35: *Centranthus lecoqii* JORDAN (*Valerianaceae*); Blattunterseite, x 8130. - Abb. 36: *Centranthus lecoqii* JORDAN (*Valerianaceae*); Blattunterseite, x 8150.

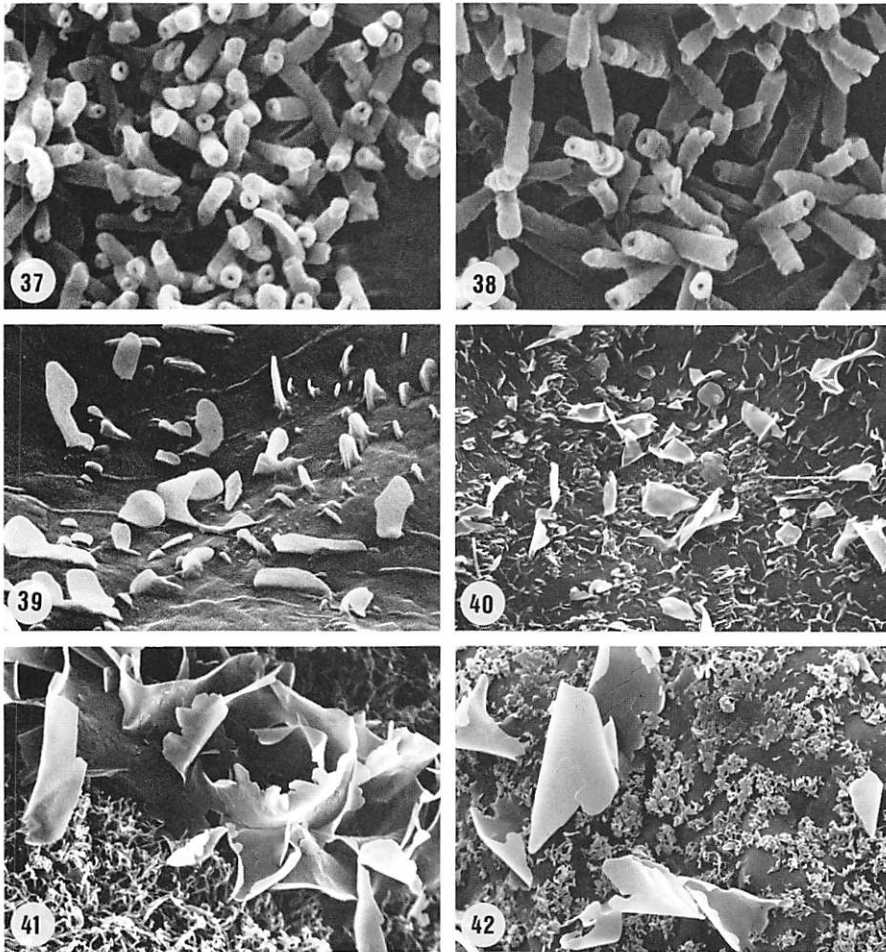


Abb. 37 - 42: Epicuticularwache der - Abb. 37: *Symphoricarpos albus* (L.) BLAKE (*Caprifoliaceae*); Blattunterseite, x 14750. - Abb. 38: *Lonicera korolkovii* STAPP (*Caprifoliaceae*); Blattunterseite, x 16130. - Abb. 39: *Lonicera henryi* HEMSLEY (*Caprifoliaceae*); Blattunterseite, x 5800. - Abb. 40: *Sambucus racemosa* L. (*Sambucaceae*); Blattunterseite, x 2660. - Abb. 41: *Acicarpha tribuloides* JUSS. (*Calyceraceae*); Blattunterseite, x 4950. - Abb. 42: *Boopis gracilis* DECNE. (*Calyceraceae*); Blattoberseite, x 2660.

## 5. Mikromorphologie epicuticularer Wachse und die Stellung der *Calycerales*, *Dipsacales*, *Gentianales* und *Rubiales*

Die hier untersuchten *Gentianales*, *Rubiales* und *Dipsacales* sind beinahe ausschließlich durch schuppenförmige Wachskristalloide verschiedenster Formgestaltung charakterisiert (außer *Calycerales* - siehe unten). Ein solch enorm breites Spektrum an unterschiedlichen Schuppen weisen selbst einzelne Gattungen oder Familien auf. Eine Abgrenzung der Ordnungen anhand der Wachsdaten, wie sie etwa für andere Großgruppen durchaus möglich ist (*Magnoliidae*, *Ranunculidae*: HENNIG 1989; Leguminosen: PATHA & BARTHOLOTT in. prep.), ist daher bei den hier bearbeiteten Taxa nicht durchführbar. Eine engere verwandtschaftliche Beziehung der Ordnungen *Gentianales*, *Rubiales* und *Dipsacales* zueinander kann aufgrund der Wachsmikromorphologie weder ausgeschlossen noch explizit nachgewiesen werden. Eine ähnliche Varianzbreite an Schuppenformen, dieses im Hinblick auf seine systematische Aussagekraft nicht signifikanten Wachskristalloids-Typs, läßt sich auch bei anderen Unterklassen nachweisen (vgl. Abbildung: Verteilung der wichtigsten Wachskristalloid-Typen appliziert auf das Angiospermen-system, DITSCH & BARTHOLOTT 1994).

Nur vereinzelt traten vom dominanten, nicht signifikanten Schuppentyp abweichende Formen der Wachskristalloide auf:

Sukkulente Vertreter der *Asclepiadaceae* zeigen häufig dicke Wachspanzer, die oft in große Wachsschollen aufbrechen. Ebenso markant sind stomatäre Wachskamine. Für systematische Erwägungen sind diese extremen Wachsauflagerungen der Sukkulanten weniger relevant, da ihnen eher eine funktionell-ökologische Bedeutung zukommt: Lichtreflektion und Transpirationsschutz zur Regulation des Wärme- und Wasserhaushaltes der Pflanze (BARTHOLOTT 1990). Ähnliche standortbedingte Adaptationen finden sich bei den *Cactaceae* (ENGEL & BARTHOLOTT 1988).

Ein singuläres Auftreten von quergiefteten Stäbchen, die dem *Aristolochia*-Typ entsprechen, konnte bei den *Apocynaceae* (nur Gattung *Apocynum*) und den *Valerianaceae* (nur Gattung *Centranthus*) festgestellt werden. Inwieweit das Auftreten, dieser für die Mehrzahl der magnoliiden Familien charakteristischen Wachskristalloide, ein Einzelfall und daher nur von eingeschränkter systematischer Bedeutung ist, oder ob hier konvergente Strukturen vorliegen, müssen chemische Analysen erweisen.

Durch filigranartige, vernetzte dünne Stäbchen und Fäden, lassen sich die häufig als Loganiaceen-Unterfamilie geführten *Retziaceae* von den übrigen *Gentianales* abgrenzen. Da Vergleichsdaten bei den *Scrophulariales/Stilbaceae* fehlen, kann eine in diese Richtung zielende verwandtschaftliche Aussage nicht getroffen werden.

Die ebenfalls z.T. mit den *Scrophulariales* in verwandtschaftlichen Zusammenhang gebrachten *Columelliaceae* unterscheiden sich von den übrigen schuppen-charakterisierten *Gentianales* durch lange unverzweigte Röhren. Wachsmikromorphologische Vergleichsdaten aus der Ordnung der *Saxifragales/Rosales* s.l. (FEHRENBACH & BARTHLOTT 1988), in die die Familie des öfteren gestellt wird, weisen den bislang recht unsicher platzierten *Columelliaceae* eher eine verwandtschaftliche Nähe zu den *Rosales* zu.

Innerhalb der *Dipsacales / Caprifoliaceae* trat ein weiterer abweichender Kristalloidtyp auf: kurze, geclusterte verzweigten Röhren vom *Berberis*-Typ kennzeichnen die Tribus der *Lonicereae* (*Lonicera*, *Leycesteria*) und die Gattung *Symphoricarpos*, die innerhalb der Familie eine sehr unsichere Stellung genießt. Bislang aufgrund der Samenmerkmale zu der Tribus der *Linnaeae* gestellt, befürworten die Wachsdaten eine Umgruppierung der Gattung zu den *Lonicereae*.

Einzig die *Calycerales* lassen sich durch ihre abweichende Wachsmikromorphologie als Ordnung von den übrigen, hier untersuchten Großtaxa eindeutig abgrenzen. Die lediglich bei CRONQUIST (1988) und TAKHTAJAN (1983) als eigene Ordnung geführten *Calycerales* vermitteln zwar durch ihre blütenmorphologischen und phytochemischen Merkmale zwischen *Dipsacales* und *Asteridae* s.str. (detaillierte Merkmalsbeschreibung siehe Kapitel 4.1), zeigen aber bezogen auf ihre dimorphen Wachsbeläge eine eindeutige verwandtschaftliche Beziehung zu den *Campanulales* und *Asterales*, die ähnliche Wachsformen aufweisen.

Die Autoren werten hier die Wachsmikromorphologie als Bestätigung für eine Abtrennung der *Calyceraceae* aus den lamiiden *Dipsacales* und eine Eingliederung der Familie im Rang einer Ordnung in die *Asteridae* s.str.

## 6. Zusammenfassung

THEISEN, I. & BARTHLOTT, W. (1994): Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* und *Calycerales*. - Trop. u. Subtrop. Pflanzenwelt Vol. 89, p. 1-62. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Franz-Steiner-Verlag, Stuttgart.

Keywords: Angiosperms, *Calycerales*, *Dipsacales*, *Gentianales*, *Rubiales*. Cuticle, epicuticular wax, micromorphology, scanning electron microscopy, systematics, taxonomy, wax.

Basierend auf raster-elektronenmikroskopischen Analysen wird die Mikromorphologie epicuticularer Wachse bei den hochabgeleiteten, tetracyclisch-sympetalen Blütenpflanzen-Ordnungen, den *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* (*Lamiidae*) und *Calycerales* (*Asteridae* s.str.) (Umgrenzung der Ordnungen weitestgehend nach CRONQUIST 1988) unter vergleichend-systematischen Aspekten dargestellt. Ihre systematische Signifikanz wird diskutiert.

Von den 731 Arten aus 279 Gattungen der 30 Familien hat sich knapp die Hälfte als bewachst erwiesen. Es treten sowohl flächige Wachsschichten, als auch lokale Wachsprojektionen (Kristalloide) auf. Die Diversität der gefundenen Wachstypen wird durch 42 REM-Aufnahmen illustriert.

Bei den *Gentianales*, *Rubiales* und *Dipsacales* läßt sich eine Dominanz an schuppenförmigen Wachskristalloiden feststellen. Vereinzelt kommen andere, feinskulpturierte Wachse vor: große flächige Wachsplatten, Röhrchen, Stäbchen, Fäden.

In wenigen Fällen lassen sich einzelnen Taxa (Gattung, Tribus, Familie) bestimmte Wachstypen zuordnen.

Sukkulente Vertreter der *Asclepiadaceae* zeichnen sich durch besonders dicke Wachskrusten und stomätäre Wachskamine aus.

Die Gattung *Symphoricarpos*, deren Position innerhalb der Familie der *Caprifoliaceae* bislang als unsicher galt, kann anhand der Wachsmikromorphologie eindeutig in die, durch Röhrchen gekennzeichnete Tribus der *Lonicereae* plaziert werden.

Die *Calycerales* zeigen durch ihr dimorphes Wachs (Schuppen und gewundene Fäden bis kurze Röhrchen) eine eindeutige verwandtschaftliche Beziehung zu den *Asterales* und *Campanulales*, die ähnliche Wachskristalloide aufweisen.

## 7. Summary

THEISEN, I. & BARTHLOTT, W. (1994): Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* und *Calycerales*. - Trop. u. Subtrop. Pflanzenwelt Vol. 89, p. 1-62. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Franz-Steiner-Verlag, Stuttgart. [Micromorphology of epicuticular waxes and the classification of *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* and *Calycerales*.]

Keywords: Angiosperms, *Calycerales*, *Dipsacales*, *Gentianales*, *Rubiales*. Cuticle, epicuticular wax, micromorphology, scanning electron microscopy, systematics, taxonomy, wax.

Based on scanning electron microscopic examinations a survey of epicuticular wax micromorphology of the tetracyclic *Sympetalae* orders of the *Asteridae* sensu lato: *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* and *Calycerales* (largely as delimited by CRONQUIST 1988) is presented. The systematical significance is discussed.

731 species out of 279 genera and 30 families showed epicuticular wax: continuous wax layers and different local wax projections (crystalloids). Their diversity is illustrated by 42 SEM micrographs.

The majority of the species investigated of the *Gentianales*, *Rubiales* and *Dipsacales* is characterized by irregular wax platelets and membranous scales. In a few cases rodlets, threads, ribbons and tubules occur.

Some taxa (genus, tribe, family) show different wax types: Succulent *Asclepiadaceae* mostly show thick wax layers and characteristic patterns around the stomata.

The genus *Symphoricarpos*, which represents an uncertain position in the *Caprifoliaceae* and often to be considered as a member of the tribe *Linnaeae*, is characterized by clustered tubules. The same tubules are typical for the tribe *Lonicereae*. So an incorporation of *Symphoricarpos* into the *Lonicereae* is proposed.

The *Calycerales* obviously belong to the *Asterales* and *Campanulales*, because of their resembling dimorphic wax (big platelets and small curled threads to short tubules).



## 8. Literaturverzeichnis

- AIRY SHAW, H.K. (1965): On a new species of the genus *Silvianthus* and on the family *Carlemanniaceae*. - *Kew Bull.* **19**, 507-512.
- AIRY SHAW, H.K. (1988): J.C. Willis - a dictionary of the flowering plants and ferns. 8th student ed. - Cambridge University Press, Cambridge.
- AMELUNXEN, F., MORGENROTH, K. & PICKSAK, T. (1967): Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Elektronenmikroskop. - *Z. Pflanzenphysiol.* **57**, 79-95.
- BAAS, P., ESSER, P.M., VAN DER WESTEN, M.E.T. & ZANDEE, M. (1988): Wood anatomy of the *Oleaceae*. - *IAWA Bull.* **9**, 103-182.
- BAKER, E.A. (1982): Chemistry and morphology of plant epicuticular waxes. - In: CUTLER, D.F., ALVIN, K.L. & PRICE, C.E. (eds.): *The plant cuticle*. - Academic Press, London, New York, 140-165.
- BARTHLOTT, W. & FRÖLICH, D. (1983): Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicuticularer Wachs-Kristalloide: Ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. - *Pl. Syst. Evol.* **142**, 171-185.
- BARTHLOTT, W. & WOLLENWEBER, E. (1981): Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicutularer Wachse und ähnlicher Sekrete. - *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* **32**, Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner, Wiesbaden).
- BARTHLOTT, W. (1990): Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. - In: CLAUGHER, D. (ed.): *Application of the Scanning EM in taxonomy and functional morphology*. - Systematics Association's Special Volume, Clarendon Press, Oxford, 69-94.
- BARTHLOTT, W. (1993): Epicuticular wax ultrastructure and systematics. - In: BEHNKE, H.-D. & MABRY, T.J. (eds.): *Evolution and systematics of the Caryophyllales*. - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- BEHNKE, H.-D. (1975): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Theligonum* und *Rubiaceae*: Feinbau der Siebelement-Plastiden und Anmerkungen zur Struktur der Pollenexine. - *Pl. Syst. Evol.* **123**, 317-326.
- BÖHNKE-GÜTLEIN, E. & WEBERLING, F. (1981): Palynologische Untersuchungen an *Caprifoliaceae*. - *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* **34**, Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner, Wiesbaden).
- BREMEKAMP, C.E. (1957): On the position of *Platycarpum* Humb. et Bonpl., *Henriquezia* Spruce ex Benth. and *Gleasonia* Standl. - *Acta Bot. Neerl.* **6**, 351-377.
- BREMEKAMP, C.E. (1966): Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the *Rubiaceae*. - *Acta Bot. Neerl.* **15**, 1-33.
- BREMER, B. & JANSEN, K. (1991): Comparative restriction site mapping of chloroplast DNA implies new phylogenetic relationships within *Rubiaceae*. - *Am. J. Bot.* **78**: 198-213
- BREMER, B. & STRUWE, L. (1992): Phylogeny of the *Rubiaceae* and the *Loganiaceae*: congruence or conflict between morphological and molecular data?. - *Am. J. Bot.* **79**, 1171-1184.
- BRUMMITT, R.K. (1992): *Vascular plant families and genera*. - Royal Botanic Gardens, Kew.

- CANNON, M.J. & CANNON, F.M. (1984): A revision of the *Morinaceae* (*Magnoliophyta-Dipsacales*). - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. **12**, 1-35.
- CARLQUIST, S. (1986): Wood anatomy of *Stilbaceae* and *Retziaceae*: ecological and systematic implications. - Aliso **11**, 299-316.
- CLARKE, G. (1978): Pollen morphology and generic relationships in the *Valerianaceae*. - Grana **17**, 61-75.
- CRONQUIST, A. (1981): An integrated system of classification of flowering plants. - Columbia University Press, New York.
- CRONQUIST, A. (1988): The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. - The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- CUTLER, D.F., ALVIN, K.L. & PRICE, C.E. (eds.)(1982): The plant cuticle. - Academic Press, London, New York.
- CUTLER, D.F., BRANDHAM, P.E. (1977): Experimental evidence for the genetic control of leaf surface characters in hybrid *Aloineae* (*Liliaceae*). - Kew Bull. **32**, 23-32.
- DAHLGREN, G. (1989): The last Dahlgrenogram. System of classification of the dicotyledons. - In: TAN, K. (ed.): Plant taxonomy, phytogeography and related subjects: The Davis and Hedge Festschrift. - Edinburgh University Press, Edinburgh, 249-260.
- DAHLGREN, G. (1991): Steps toward a natural system of the dicotyledons: embryological characters. - Aliso **13**, 107-165.
- DAHLGREN, R. (1983a): General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. - Nord. J. Bot. **3**, 119-149.
- DAHLGREN, R. (1983b): The importance of modern serological research for angiosperm classification. - In: JENSEN, U. & FAIRBROTHER, D.E. (eds.): Proteins and nucleic acids in plant systematics. - Springer, Berlin, Heidelberg.
- DAHLGREN, R., NIELSEN, B.J., GOLDBLATT, P. & ROURKE, J.P. (1979): Further notes on *Retziaceae*: its chemical contents and affinities. - Ann. Miss. Bot. Gard. **66**, 545-556.
- DAHLGREN, R., ROSENDAL-JENSEN, S. & NIELSON, B.J. (1981): A revised classification of the angiosperms with comments on correlation between chemical and other characters. - In: YOUNG, D.A. & SEIGLER, D.S. (eds.): Phytochemistry and angiosperm phylogeny. - Praeger Sci., New York, 149-204.
- DE BARY, A. (1871): Über die Wachsüberzüge der Epidermis. - Bot. Zeitschr. **29**, 129, 145-154, 161-176, 566-571, 573-585, 589-600, 605-619.
- DICKISON, W.C. (1986): Wood anatomy and affinities of the *Alseuosmiaceae*. - Syst. Bot. **11**, 214-221.
- DICKISON, W.C. (1989): Stem and leaf anatomy of the *Alseuosmiaceae*. - Aliso **12**, 567-578.
- DITSCH, F. & BARTHLOTT, W. (1994): Mikromorphologie der Epicuticularwache und ihre Systematik bei den *Dilleniales*, *Lecythidales*, *Malvales* und *Theales*. - Trop. Subtrop. Pflanzenwelt **88**, Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner, Stuttgart).
- DONOGHUE, M.J. (1983): The phylogenetic relationships of *Viburnum*. - Advances in Cladistics **2**, 143-211.
- ENGEL, T. & BARTHLOTT, W. (1988): Micromorphology of epicuticular waxes in Centrosperms. - Pl. Syst. Evol. **161**, 71-85.
- ENGELL, K. (1987): Embryology and taxonomical position of *Retzia capensis*. - Nord. J. Bot. **7**, 117-124.
- ENSİKAT, H.-J. & BARTHLOTT, W. (1994): Liquid substitution: a versatile procedure for SEM specimen preparation of biological materials without drying or coating. - J. Microscopy (in press).

- ERBAR, C. (1993): Studies on the floral development and pollen presentation in *Acicarpha tribuloides* with a discussion of the systematic position of the family *Calyceaceae*. - Bot. Jahrb. Syst. **115**, 325-350.
- ERDTMAN, G. (1954): Palynology and plant taxonomy. - VIII. Congr. Intern. Bot. Paris 1954. Rapports et communications parvenus avant le congrès. Sect. 4, 28-36.
- FEHRENBACH, S. & W. BARTHLOTT (1988): Mikromorphologie der Epicuticular-Wachse der *Rosales* s.l. und deren systematische Gliederung. - Bot. Jahrb. Syst. **109**, 407-428.
- FRITSCH, K. (1891): *Caprifoliaceae*. - In: Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV. Teil, 4. Abt. 156-169. - Pilger und Krause, Leipzig.
- FRÖLICH, D. & BARTHLOTT, W. (1988): Mikromorphologie der epicuticularen Wachse und das System der Monokotylen. - Trop. Subtrop. Pflanzenwelt **63**, Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner, Stuttgart).
- GARDNER, R.O. (1978): Systematic notes on the *Alseuosmiaceae*. - Blumea **24**, 138-142.
- GOLDBERG, A. (1986): Classification, evolution and phylogeny of the families of dicotyledons. - Smithsonian Contributions to Botany **58**, Washington.
- HALLIER, H. (1910): Über Phanerogamen von unsicherer oder unrichtiger Stellung. - Meded. Rijksherb. Leiden **1**, 1-40.
- HEGNAUER, R. (1962 - 1992): Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 1-10. - Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.
- HENNIG, S., BARTHLOTT, W., MEUSEL, I. & THEISEN, I. (in prep.): Mikromorphologie der epicuticularen Wachse bei den *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae*.
- HENNIG, S. (1989): Mikromorphologie der epicuticularen Wachse bei den *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae*. - Dissertation. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- HILLEBRAND, G.R. & FAIRBROTHERS, D.E. (1970): Serological investigation of the systematic position of the *Caprifoliaceae*. I. Correspondence with selected *Rubiaceae* and *Cornaceae*. - Amer. J. Bot. **57**, 810-815.
- HOC, P.S. & BRAVO, L.D. (1984): Estudio palinológico sobre las especies presentes en Argentina de *Spigelia*, *Strychnos* y *Desfontainia* (*Loganiaceae*). - Kurtziana **17**, 71-89.
- HOFMANN, U. & GÖTTMANN, J. (1990): *Morina* L. und *Triplostegia* Wall. ex DC. im Vergleich mit *Valerianaceae* und *Dipsacaceae*. - Bot. Jahrb. Syst. **111**, 499-553.
- HOLMGREN, P.K., HOLMGREN, N.H. & BARRETT, L.C. (1990): Index Herbariorum, Pt. 1. - New York Botanical Garden, New York.
- HUBER, H. (1991): Angiospermen: Leitfaden durch die Ordnungen und Familien der Bedecktsamer. - Fischer, Stuttgart, New York.
- HUFFORD, L. (1992): *Rosidae* and their relationships to other nonmagnoliid dicotyledons: a phylogenetic analysis using morphological and chemical data. - Ann. Miss. Bot. Gard. **79**, 218-248.
- HUTCHINSON, J. (1973): The families of flowering plants. 3th. ed. - Clarendon Press, Oxford.
- JEFFREE, C.E. (1986): The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution. - In: JUNIPER, B. & SOUTHWOOD, R. (eds.): Insects and plant surfaces. - Edward Arnold, London, 23-64.
- JEFFREE, C.E., BAKER, E.A. & HOLLOWAY, P.J. (1975): Ultrastructure and recrystallization of plant epicuticular waxes. - New Phytol. **75**, 539-549.
- JENSEN, S.R. (1992): Systematic implications of the distribution of iridoids and other chemical compounds in the *Loganiaceae* and other families of the *Asteridae*. - Ann. Miss. Bot. Gard. **79**, 284-302.
- JUNIPER, B.E. & JEFFREE, C.E. (1983): Plant surfaces. - Edward Arnold, London.

- KARSTEN, H. (1857): Über die Entstehung des Harzes, Wachses, Gummis und Schleims durch die assimilierend Tätigkeit der Zellmembran. - Bot. Ztg. 15, 313-321.
- KOLATTUKUDY, P.E. (1976): Chemistry and biochemistry of natural waxes. - Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- KOLATTUKUDY, P.E. (1980): Cutin, suberin and waxes. - In: STUMPF, P.K. & CONN, E.E. (eds.): The biochemistry of plants. Vol. 4. - Academic Press, London, 571-645.
- KOOIMAN, P. (1971): Ein phytochemischer Beitrag zur Lösung des Verwandtschaftsproblems der *Theligonaceae*. - Österr. Bot. Zeitschr. 119, 395-398.
- LEE, Y.S & FAIRBROTHERS, D.E. (1978): Serological approaches to the systematics of the *Rubiaceae* and related families. - Taxon 27, 159-185.
- LEEUWENBERG, A.J.M. (Bandredaktor)(1980): Die Natürlichen Pflanzenfamilien; Angiospermae: Ordnung *Gentianales*, Fam. *Loganiaceae*. 2nd ed., Vol. 28 bl. - Duncker-Humboldt, Berlin.
- LINDSEY, A.A. (1940): Floral anatomy in the *Gentianaceae*. - Amer. J. Bot. 27, 640-652.
- MABBERLEY, D.J. (1989): The plant-book (reprint with corrections). - Cambridge University Press, New York.
- MAGUIRE, B. & PIRES, J.M. (1978): *Saccifoliaceae*. A new monotypic family in the *Gentianales*. - In: MAGUIRE, B. et al.: The botany of the Guayana Highland - part X. Mem. New York Bot. Gard. 29, 230-245.
- MAJUMDAR, S. & CHANDA, S. (1978): Pollen morphology and taxonomy of *Carlemannia* and *Silvianthus* of the family *Rubiaceae* sensu lato. - Transaction of the Bose Research Institute (Calcutta) 41, 99-105.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. (1950): Anatomy of the dicotyledons. 1st ed., 2 vol. - Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. (1979-1983): Anatomy of the dicotyledons. 2nd ed., 2 vol. - Clarendon Press, Oxford.
- MEUSEL, I., LEISTNER, E. & BARTHLOTT, W. (1994): Chemistry and micromorphology of compound epicuticular wax crystalloids (*Strelitzia*-Type). - Pl. Syst. Evol. (in prep.)
- ORNDUFF, R. (1988): Distyly and monomorphism in *Villarsia* (*Menyanthaceae*): some evolutionary considerations. - Ann. Miss. Bot. Gard. 75, 761-767.
- PHILIPSON, W.R. (1977): Ovular morphology and the classification of dicotyledons. - Pl. Syst. Evol. Suppl. 1: 123-140.
- ROBBRECHT, E. (1988): Tropical woody *Rubiaceae*. - Opera Botanica Belgica 1. Botanic Garden of Belgium, Meise.
- ROGERS, G.K. (1984): *Gleasonia*, *Henriquezia* and *Platycarpum* (*Rubiaceae* l). - In: Flora Neotropica 39, New York Botanical Garden.
- ROULEAU, E. (1970): Guide to the generic names in the Index Kewensis and its supplements i - xiv. - Montreal, Canada.
- SKVARLA, J.J. et al. (1977): Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. - In: HEYWOOD, V.H., HARBORNE, J.B. & TURNER, B.L. (eds.) (1978): The biology and chemistry of the *Compositae*. - Academic Press, London, New York.
- SPRENGEL, C.K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur. - Friedrich Vieweg dem Aeltern, Berlin.
- STEBBINS, G.L. (1974): Flowering plants. Evolution above the species level. - London.
- STERN, W.L., BRIZICKY, G. K. & EYDE, R.H. (1969): Comparative anatomy and relationships of *Columelliaceae*. - J. Arnold. Arbor. 50, 36-75.
- TAKHTAJAN, A.L. (1980): Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). - Bot. Rev. 46, 225-359.
- TAKHTAJAN, A.L. (1987): Systema Magnoliophytorum. - Nauka, Leningrad.

- THORNE, R.F. (1981): Phytochemistry and angiosperm phylogeny: a summary statement. - In: YOUNG, D.A. & SEIGLER, D.S. (eds.): Phytochemistry and angiosperm phylogeny. - Praeger Sci., New York, 233-295.
- THORNE, R.F. (1983): Proposed new realignments in the angiosperms. - Nord. J. Bot. 3, 85-117.
- THORNE, R.F. (1992a): An updated phylogenetic classification of the flowering plants. - Aliso 13, 365-389.
- THORNE, R.F. (1992b): Classification and geography of the flowering plants. - Bot. Rev. 58, 225-348.
- TROLL, W. & WEBERLING, F. (1966): Die Infloreszenzen der Caprifoliaceen und ihre systemat. Bedeutung. - Akad. Wiss. Abh. Math.-Naturwiss. Kl. 1966; Nr. 4: 459-605.
- VERDCOURT, B. (1958): Remarks on the classification of the *Rubiaceae*. - Bull. Rijksplantentuin Bruss. 28, 209-281.
- VERDCOURT, B. (1976): *Rubiaceae* (part 1). - In: POLHILL, R.M. (ed.): Flora of tropical East Africa - London.
- VON WETTSTEIN-KNOWLES, P. (1979): Genetics and biosynthesis of plant epicuticular waxes. - In: APPELQVIST, L.A., LILJENBERG, L. (eds.) Advances in the biochemistry and physiology of plant lipids. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- WAGENITZ, G. (1959): Die systematische Stellung der *Rubiaceae*. Ein Beitrag zum System der Sympetalen. - Bot. Jahrb. Syst. 79, 17-35.
- WAGENITZ, G. (1964): 10. Reihe: *Dipsacales*; 11. Reihe: *Campanulales*. - In: MELCHIOR, H. (ed.): A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien; II. Angiospermen (12th ed.). - Borntraeger, Berlin, 472-497.
- WAGENITZ, G. (1977): New aspects of the systematics of *Asteridae*. - Pl. Syst. Evol. Suppl. 1, 376-395.
- WAGENITZ, G. (1992): The *Asteridae*: evolution of a concept and its present status. - Ann. Miss. Bot. Gard. 9, 209-217.
- WAGENITZ, G. & LAING, B. (1984): Die Nektarien der *Dipsacales* und ihre systematische Bedeutung. - Bot. Jahrb. Syst. 104, 483-507.
- WEBERLING, F. & HILDENBRAND, M. (1983): Zur Tapetumentwicklung bei *Triosteum* L., *Leycesteria* Wall. und *Kolkwitzia* Graebn. - Beitr. Biol. Pfl. 57, 481-486.
- WEBERLING, F. & HILDENBRAND, M. (1986): Weitere Untersuchungen zur Tapetumentwicklung der *Caprifoliaceae*. - Beitr. Biol. Pfl. 61, 3-20.
- WEBERLING, F. (1977a): Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Haarformen der *Dipsacales*. - Beitr. Biol. Pfl. 53, 61-89.
- WEBERLING, F. (1977b): Beiträge zur Morphologie der Rubiaceen-Infloreszenzen. - Ber. Dt. Bot. Ges. 90, 191-209.
- WEBERLING, F. (1982): Weitere Untersuchungen des Unterblattes bei den Dikotylen. X. Zur Ausbildung von Stipeln bei den *Salvadoraceae* und bei *Phyllica stipularis* (*Rhamnaceae*). - Beitr. Biol. Pfl. 58, 149-155.
- WILKINSON, A.M. (1949): Floral anatomy and morphology of *Triosteum* and of the *Caprifoliaceae* in general. - Amer. J. Bot. 36, 481-489.
- WUNDERLICH, R. (1971): Die systematische Stellung von *Theligonum*. - Österr. Bot. Zeitschr. 119, 329-394.
- YOUNG, D.A. (1981): The usefulness of flavonoids in angiosperm phylogeny: some selected examples. - In: YOUNG, D.A. & SEIGLER, D.S. (eds.) (1981): Phytochemistry and angiosperm phylogeny. - Praeger, New York.

## 9. Index der Familien und Gattungen

Abelia	39	Carlemania	40	Exacum	26
Abeliophyllum	27	Carlemaniaceae	40	Fagraea	29
Acanthocalyx	41	Catesbaea	32	Fedia	42
Acicarpa	43	Catharanthus	20	Fockea	23
Acokanthera	19	Centaurium	25	Folotsia	23
Adenium	19	Centranthus	42	Fontanesia	27
Adina	32	Cephaelis	32	Forestiera	27
Adoxa	39	Cephalanthus	32	Forsythia	27
Adoxaceae	39	Cephalaria	41	Fraxinus	27
Aidia	32	Cerbera	20	Frerea	23
Alberta	32	Ceropegia	22	Funastrum	23
Alibertia	32	Chassalia	32	Funtumia	20
Allamanda	19	Chilocarpus	20	Galium	33
Alseuosmia	39	Chiococca	32	Gardenia	33
Alseuosmiaceae	39	Chionanthus	27	Gelsemium	26
Alyxia	19	Chironia	25	Geniostoma	26
Amaioua	32	Chonemorpha	20	Genipa	33
Amsonia	19	Cinchona	33	Gentiana	26
Anthocleista	29	Coccocypselum	33	Gentianaceae	25
Anthospermum	32	Coddia	33	Gentianella	26
Antonia	19	Coffea	33	Geophila	33
Antoniaceae	19	Columellia	25	Gomphocarpus	23
Apocynaceae	19	Columelliaceae	25	Gomphostigma	25
Apocynum	19	Comoranthus	27	Gonioma	20
Araujia	21	Coprosma	33	Haldina	33
Asclepiadaceae	21	Couma	20	Halenia	26
Asclepias	21	Crucianella	33	Hamelia	33
Asperula	32	Cruciata	33	Hedyotis	33
Aspidosperma	20	Cryptostegia	28	Hedythyrus	33
Azima	29	Cylindropsis	20	Henriquezia	33
Bertiera	32	Cynanchum	22	Hoffmannia	33
Blackstonia	25	Declieuxia	33	Hoodia	23
Bonyunia	19	Desfontainia	25	Hoppea	26
Boopis	43	Desfontainiaceae	25	Hoya	23
Bouvardia	32	Dialypetalanthaceae	25	Huernia	23
Brachystelma	22	Dialypetalanthus	25	Hydnophytum	34
Breonadia	32	Diervilla	40	Hymenodictyon	34
Buddleja	25	Dipelta	40	Irlbachia	26
Buddlejaceae	25	Dipladenia	20	Ixanthus	26
Burchellia	32	Dipsacaceae	41	Ixora	34
Burttavya	32	Dipsacus	41	Jasminum	27
Calochone	32	Dischidia	22	Kanahia	23
Calycera	43	Dobera	29	Karimbolea	23
Calyceraceae	43	Dregea	22	Knautia	41
Canscora	25	Duroia	33	Kohautia	34
Canthium	32	Echidnopsis	22	Kolkwitzia	40
Caprifoliaceae	39	Edithcolea	22	Kopsia	20
Caralluma	22	Euclinia	33	Labordia	26
Carissa	20	Eustoma	26	Landolphia	20

Lasianthus	34	Pachypodium	20	Spigeliaceae	30
Leuconotis	20	Paederia	34	Stapelia	24
Lycesteria	40	Palicourea	34	Stapelianthus	24
Ligustrum	28	Patrinia	42	Stephanostema	21
Linnaea	40	Pauridiantha	34	Strophanthus	21
Logania	27	Pavetta	34	Strychnaceae	30
Loganiaceae	26	Pectinaria	24	Strychnos	30
Lonicera	40	Pentagonia	35	Succisa	41
Luculia	34	Pentas	35	Succisella	41
Ludekia	34	Periploca	28	Swertia	26
Macrosphyra	34	Periplocaceae	28	Symphoricarpos	40
Manettia	34	Phillyrea	28	Syringa	28
Marsdenia	23	Phuopsis	35	Tabernaemontana	21
Matelea	23	Phyllis	35	Tacazzea	28
Melodinus	20	Piранthus	24	Tachiadenus	26
Menyanthaceae	27	Picconia	28	Tarena	35
Menyanthes	27	Placopoda	35	Tenaris	24
Metaplexis	23	Platycarpum	35	Theligonaceae	36
Micholitzia	23	Pleiocarpa	20	Theligonum	36
Mitragyna	34	Plocosperma	29	Thevetia	21
Mitrasacme	30	Plocospermataceae	29	Trachelospermum	21
Mitriostigma	34	Plumeria	20	Trachomitum	21
Mondia	28	Portlandia	35	Tremastelma	41
Morina	41	Posoqueria	35	Tricalysia	36
Morinaceae	41	Potaliaceae	29	Trichocaulon	24
Morinda	34	Psychotria	35	Tridentea	24
Moschopsis	44	Pterocephalus	41	Triplostegia	42
Mostuea	27	Putoria	35	Triplostegiaceae	42
Mussaenda	34	Quaqua	24	Tromotriche	24
Myrmecodia	34	Ramosmania	35	Tylophora	24
Myrmeconuclea	34	Randia	35	Uncaria	36
Nuclea	34	Raphionacme	24	Valeriana	42
Nephrophyllidium	27	Rauwolfia	21	Valerianaceae	42
Nerium	20	Retzia	29	Valerianella	42
Nertera	34	Retziaceae	29	Vallisneria	21
Nesohedyotis	34	Rhazya	21	Vallesia	21
Nestegis	28	Rondeletia	35	Vangueria	36
Neuburgia	30	Rothmannia	35	Viburnum	40
Neurotheca	26	Roupellia	21	Villarsia	27
Nicodemia	25	Rubia	35	Vinca	21
Noronhia	28	Rubiaceae	32	Vincetoxicum	24
Notelaea	28	Rutidea	35	Virectaria	36
Nuxia	25	Rytigynia	35	Voacanga	21
Nymphoides	27	Saba	21	Voyria	26
Ochrosia	20	Sabicea	35	Warszewiczia	36
Oldenlandia	34	Saccifoliaceae	29	Weigela	40
Olea	28	Salvadora	29	Wittsteinia	39
Oleaceae	27	Salvadoraceae	29		
Ophiorrhiza	34	Sambucaceae	41		
Orbea	23	Sambucus	41		
Orbeanthus	23	Sarcostemma	24		
Orphium	26	Scabiosa	41		
Osmanthus	28	Schrebera	28		
Otomeria	34	Scyphochlamys	35		
Oxyanthus	34	Sebaea	26		
Oxypetalum	24	Serissa	35		
Oxystelma	24	Sherardia	35		
Pachycymbium	24	Spigelia	30		

## 1991

77. ALBRECHT ZIBURSKI, Dissemination, Keimung und Etablierung einiger Baumarten der Überschwemmungswälder Amazoniens. 96 Seiten, DM 44,—
78. HERBERT STRAKA, Palynologia Madagassica et Mascarenica, 2ème partie — Teil 2, Echantillons de surface — Oberflächenproben, 43 Seiten, DM 26,—
79. WERNER RAUH und ELVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (22. Mitteilung). 31 Seiten mit 16 Abb. in 30 Teilbildern, DM 19,80

## 1992

80. IRMGARD JÄGER-ZÜRN, Morphologie der Podostemaceae II. *Indotristicha Ramosissima* (Wight) Van Royen (Tristichoideae). 48 Seiten mit 26 Abb. in 161 Teilbildern, DM 26,—
81. EBERHARD FISCHER, Systematik der afrikanischen Linderniaceae (Scrophulariaceae). 365 Seiten mit 161 Abb., DM 98,—
82. TERESA AMALIA KRAUS, Untersuchungen zur Infloreszenz-Morphologie der Leguminosae-Mimosoideae. 64 Seiten mit 22 Abb. in 95 Teilbildern, DM 32,—

## 1993

83. GÜNTER GERLACH und RAINER SCHILL, Die Gattung *Coryanthes* Hook. (Orchidaceae). Eine monographische Bearbeitung unter besonderer Berücksichtigung der Blütenduftstoffe. 205 Seiten mit 120 Abb. in 208 Teilbildern, DM 78,—
84. MARA TISSOT und FOCKO WEBERLING, Infloreszenzuntersuchungen an Leguminosae-Caesalpinioideae. 59 Seiten mit 17 Abb. in 58 Teilbildern, DM 29,—
85. WERNER RAUH, Neue Asclepiadaceen aus Madagaskar. 41 Seiten mit 26 Abb. in 69 Teilbildern, DM 28,—
86. NADJA BIEDINGER und WILHELM BARTHLOTT, Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten I. Monocotyledoneae. 122 Seiten mit 16 Abb. in 80 Teilbildern, DM 48,—
87. BARBARA BURR und WILHELM BARTHLOTT, Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten II. Magnoliidae, Ranunculidae, Hamamelididae, Caryophyllidae, Rosidae. 193 Seiten mit 16 Abb. in 92 Teilbildern. DM 78,—

## 1994

88. FRIEDRICH DITSCH und WILHELM BARTHLOTT, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Dilleniales, Lecythidales, Malvales und Theales. 74 Seiten mit 56 Abb., DM 38,—
89. INGEBOURG THEISEN und WILHELM BARTHLOTT, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Gentianales, Rubiales, Dipsacales und Calycerales. 62 Seiten mit 42 Abb., DM 34,—