

Tropische und subtropische  
Pflanzenwelt

90 (1994)

Hennig/Barthlott/Meusel/Theisen

**Mikromorphologie  
der Epicuticularwaxse  
und die Systematik der  
*Magnoliidae*, *Ranunculidae*  
und *Hamamelididae***



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, Bromelienstudien. 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 Tetragnoniaceen. 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 Didiéracées. 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, Bromelienstudien. 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 Translocators von *Periploca* L. (Asclepiadaceae), 45 S. mit 13 Abb., DM 15,60

1983

41. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (12. Mitteilung), 32 S. mit 12 Abb., DM 12,80
42. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (13. Mitteilung), 34 S. mit 20 Abb., DM 12,80
43. WERNER RAUH, Bromelienstudien. 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, Bromelienstudien. 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, Bromelienstudien. 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, Bromelienstudien. 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,-

HENNIG/BARTHLOTT/MEUSEL/THEISEN  
MIKROMORPHOLOGIE DER EPICUTICULARWACHSE  
UND DIE SYSTEMATIK DER MAGNOLIIDAE,  
RANUNCULIDAE UND HAMAMELIDIDAE

**AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR**

**MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE**

**TROPISCHE UND SUBTROPISCHE  
PFLANZENWELT**

**90 (1994)**

**Redaktion: Werner Rauh**



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

MIKROMORPHOLOGIE  
DER EPICUTICULARWACHSE  
UND DIE SYSTEMATIK  
DER MAGNOLIIDAE,  
RANUNCULIDAE UND HAMAMELIDIDAE

von

SABINE HENNIG, WILHELM BARTHLOTT,  
IRIS MEUSEL und INGEBORG THEISEN

Mit 32 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.

Autoren:

Dr. Sabine Hennig

Prof. Dr. Wilhelm Barthlott

Dipl.-Biologin Iris Meusel

Dipl.-Biologin Ingeborg Theisen

(Anschrift für alle Autoren: Botanisches Institut der Universität Bonn,  
Meckenheimer Allee 170, D-53115 Bonn)

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

**Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik  
der Magnoliidae, Ranunculidae und Hamamelididae /**

Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz. Von  
Sabine Hennig ... – Stuttgart : Steiner, 1994

(Tropische und subtropische Pflanzenwelt ; 90)

ISBN 3-515-06594-6

NE: Hennig, Sabine; Akademie der Wissenschaften und der Literatur  
<Mainz>; 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 .....	8
2.1	Material.....	8
2.2	Methoden.....	8
3.	Mikromorphologie der Epicuticularwachse .....	9
4.	Zur Chemie epicuticularer Wachse .....	11
4.1	Allgemeine Chemie epicuticularer Wachse .....	11
4.2	Methodik der chemischen Analyse.....	11
4.3	Chemische Zusammensetzung quergeriefter Stabchen .....	13
4.4	Korrelation zwischen Chemie und Mikromorphologie der Wachse des <i>Berberis</i> - und <i>Aristolochia</i> -Typs .....	15
5.	Systematische bersicht der Epicuticularwachse .....	18
5.1	<i>Magnoliidae</i> .....	18
5.1.1	<i>Magnoliales</i> .....	19
5.1.2	<i>Laurales</i> .....	22
5.1.3	<i>Piperales</i> .....	25
5.1.4	<i>Aristolochiales</i> .....	26
5.1.5	<i>Illiciales</i> .....	27
5.1.6	<i>Nymphaeales</i> .....	28
5.1.7	<i>Rafflesiales</i> .....	30
5.2	<i>Ranunculidae</i> .....	30
5.2.1	<i>Ranunculales</i> .....	30
5.2.2	<i>Papaverales</i> .....	34
5.3	<i>Hamamelididae</i> .....	35
5.3.1	<i>Trochodendrales</i> .....	36
5.3.2	<i>Hamamelidales</i> .....	36
5.3.3	<i>Daphniphyllales</i> .....	38
5.3.4	<i>Eucommiales</i> .....	39
5.3.5	<i>Urticales</i> .....	39
5.3.6	<i>Juglandales</i> .....	41

5.3.7	<i>Myricales</i> .....	41
5.3.8	<i>Fagales</i> .....	41
5.3.9	<i>Casuarinales</i> .....	43
6.	Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der <i>Magnoliidae</i> , <i>Ranunculidae</i> und <i>Hamamelididae</i> .....	44
6.1	<i>Magnoliidae</i> .....	44
6.2	<i>Ranunculidae</i> .....	48
6.3	<i>Hamamelididae</i> .....	48
7.	Zusammenfassung .....	51
8.	Summary .....	53
9.	Literaturverzeichnis .....	55
10.	Index der Familien und Gattungen .....	59



## 1. Einleitung

Nachdem innerhalb der vorliegenden Reihe bereits Untersuchungen zur Mikromorphologie epicuticularer Wachse bei den Monokotylen (FRÖLICH & BARTHLOTT 1988) sowie einigen Ordnungen dikotyler Blütenpflanzen (DITSCH & BARTHLOTT 1994, THEISEN & BARTHLOTT 1994) vorgelegt worden sind, schließt sich hiermit als Fortsetzungsband eine monographische Darstellung der Epicuticularwachse altweltlicher *Dicotyledoneae* an.

Die Cuticula der meisten Landpflanzen ist mit lipophilen Epicuticularsekreten unterschiedlichster Formausprägung bedeckt (CUTLER et al. 1982). Der Einsatz hochauflösender Raster-Elektronenmikroskopie (REM) erweist sich bei der Untersuchung dieser feinskulpturierten Wachskristalloide als äußerst hilfreich. Die Mikromorphologie epicuticularer Wachse hat sich bereits bei früheren Untersuchungen als systematisch signifikantes Merkmal erwiesen (Übersicht bei BARTHLOTT 1990), da der jeweilige Typ der Wachstform genetisch fixiert (CUTLER & BRANDHAM 1977) und häufig taxonspezifisch ist (z.B. BARTHLOTT & WOLLENWEBER 1981).

Die hier durchgeführte Studie versucht erstmals unter systematischen Aspekten, einen Überblick über die Mikromorphologie der Epicuticularwachse der Dikotylen-Unterklassen *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae* zu geben. Weiterhin soll für charakteristische Kristalloidformen die Beziehungen zur chemischen Zusammensetzung aufgezeigt werden.

Unser Dank für die Erlaubnis der Entnahme von Herbarmaterial gilt den Professoren W. Greuter und P. Hiepko (Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin Dahlem), der Leitung des Rijks-Herbariums Leiden sowie einer Reihe weiterer Kollegen, die aus ihren systematischen Arbeitsgebieten Proben zur Verfügung stellten. Besonders bedanken wir uns bei Herrn Dr. P.-G. Gülz für die Möglichkeit, im Botanischen Institut der Universität zu Köln die chemische Analyse von Wachsen durchzuführen. Weiterhin danken wir Herrn H.-J. Ensikat und Herrn Dr. C. Neinhuis (Bonn) für ihre Unterstützung bei den technischen Arbeiten am Raster-Elektronenmikroskop.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Material

In der vorliegenden Arbeit wurden etwa 450 Arten (183 Gattungen) aus 57 Familien der dikotylen Unterklassen *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae* (nach dem System von CRONQUIST 1988) untersucht. Analysiert wurde sowohl Herbar- als auch Frischmaterial. Normalerweise diente die Blattunterseite einer Pflanze als Untersuchungsobjekt, sofern sich hier jedoch keine Wachskristalloide finden ließen, wurden auch andere Organe, wie Sproß und Blüten, verwendet.

Von einer umfangreichen Materialauflistung an dieser Stelle wird abgesehen: die Taxa- und Herkunftsangaben finden sich in der systematischen Übersicht (Kapitel 5). Es werden dabei folgende Abkürzungen verwendet: Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem (B); Botanischer Garten Bonn (BONN); Rijks-Herbarium Leiden (L); Forstbotanischer Garten Köln (F KÖLN). Wird nur die angegebene Abkürzung verwendet, handelt es sich um Herbarmaterial; durch Voranstellen von "BG" wird frisches Material des jeweiligen Botanischen Gartens gekennzeichnet. Weitere Proben wurden uns freundlicherweise von Prof. Dr. H.-D. Behnke (Material Behnke), Prof. Dr. W. Morawetz (Material Morawetz) und Prof. Dr. K. Kubitzki (Material Kubitzki) zur Verfügung gestellt. Zusätzlich hat Material aus eigenen Sammlungen (Material Barthlott) Verwendung gefunden.

### 2.2 Methoden

Für die raster-elektronenmikroskopische Analyse wurde das Material im lufttrocknen oder frischen Zustand ohne vorherige Anwendung von Fixierungsmitteln mit Leitsilber auf Aluminium-Probenhalter aufgeklebt. Anschließend wurde es im "Cool-Diode-Sputtering"-Verfahren mit einer ca. 25 nm dünnen Goldschicht überzogen, wobei die Kühlung auf 10-15°C eine zu starke thermische Belastung der Wachse verhindert. Die Untersuchungen wurden zum Teil mit dem Leitz AMR 1200B gemacht. Für ein höheres Auflösungsvermögen wurde das Cambridge Stereoscan 1000 verwendet.

Die zusätzlich angewandten chemischen Analyse-Methoden werden getrennt im Abschnitt 4.2 beschrieben.

### 3. Mikromorphologie der Epicuticularwachse

Im folgenden findet sich eine Auflistung der bei vorliegender Untersuchung aufgetretenen Wachstypen. Schematische Abbildungen der wichtigsten Typen sind bei FRÖLICH & BARTHLOTT (1988) aufgeführt; ein Diagramm ihrer Verteilung appliziert auf das Angiospermen-System wird bei DITSCH & BARTHLOTT (1994) vorgestellt.

**Durchgehende Wachsschichten:** Dünne Wachsfilme, die die gesamte Cuticula gleichmäßig überziehen, zeigen keine Feinstrukturen und sind mit dem REM kaum nachweisbar. Massive Wachsschichten wurden bei keinem im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Vertreter aufgefunden.

**Klumpchen und Körnchen:** Diese rundlichen, nicht ganz regelmäßigen Wachspartikel wurden in undeutlicher Ausbildung nur bei wenigen Arten gefunden.

**Schuppen:** Mit zu den häufigsten und damit weitest verbreiteten Kristalloid-Typen gehören schuppenförmige Wachspartikel. Die innerhalb der *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae* vorkommenden Schuppen umfassen das bekannte Formenspektrum. Variabel sind Größe, Dicke, Ausprägung des Schuppenrandes (glattkantig oder unregelmäßig) und räumliche Orientierung (ungerichtet, vernetzt, rosettenförmig [*Fabales*-Typ], parallel orientiert oder in magnetfeldlinienartigen Mustern um Stomata [*Convallaria*-Typ]).

**Quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ):** Der nachfolgend beschriebene Kristalloid-Typ ist von hoher Signifikanz. Es handelt sich um den charakteristischen Kristalloid-Typ der *Magnoliidae* (BARTHLOTT 1993). Die querskulpturierten Wachs-kristalloide werden hier als "*Aristolochia*-Typ" bezeichnet, da sie für die meisten Vertreter der weltweit verbreiteten Gattung *Aristolochia* charakteristisch sind.

Die einzelnen stäbchenförmigen Kristalloide (Abb. 1 - 8, 20) weisen eine typische Querriefung auf, welche beim Betrachter den Eindruck einer rhythmischen Wachssekretion bei der Bildung der Stäbchen entstehen lassen. Der Abstand zwischen den Einschnürungen ist mehr oder weniger gleich und liegt bei ca. 0,2  $\mu\text{m}$ . Die Länge der Stäbchen variiert zwischen 1  $\mu\text{m}$  und 6  $\mu\text{m}$  (z.B.

*Williamodendron* 5-6  $\mu\text{m}$  / *Aristolochia* 1-3  $\mu\text{m}$ ) und der Durchmesser liegt zwischen 0,5  $\mu\text{m}$  und 2  $\mu\text{m}$  (z.B. *Williamodendron* 1-2  $\mu\text{m}$  / *Aristolochia* ca. 0,5  $\mu\text{m}$ ). Bei extremer Querriefung tritt der Eindruck transversal an den Stäbchen angeordneter Schuppen hervor (*Williamodendron*, Abb. 3 - 4).

**Röhrchen (Berberis-Typ):** Die aufgrund ihrer geringen Dimensionen nur bei höherer Auflösung als Hohlstrukturen erkennbaren Kristalloide sind bisher in zwei verschiedenen Röhrchen-Untertypen bekannt, die sich mikromorphologisch und in ihrer chemischen Zusammensetzung unterscheiden: lange, unverzweigte  $\beta$ -Diketon-Röhrchen sowie kurze, häufig verzweigte und in Clustern vorkommende 10-Nonacosanol-Röhrchen (siehe Kapitel 4.4).

Die hier vorgenommenen Untersuchungen zeigen, daß Röhrchen des *Berberis*-Typs sehr charakteristisch für die Unterklasse der *Ranunculidae* sind (Abb. 17 - 19). Aber auch innerhalb der *Hamamelididae* konnten sie bei einigen Familien nachgewiesen werden (Abb. 21 - 28). Wesentlich ist vor allem die Verteilung dieser 10-Nonacosanol-Röhrchen auf der Cuticula. Sie treten stellenweise gehäuft auf; es kommt zu einer Clusterbildung. Diese meist in Clustern vorkommenden und häufig verzweigten Röhrchen wurden bereits bei BARTHLOTT (1993) als "*Berberis*-Typ" bezeichnet.

## 4. Zur Chemie epicuticularer Wachse

Zunächst wird eine Übersicht über die chemischen Komponenten gegeben, die in epicuticularen "Wachsen" vorkommen. Weiterhin wird die chemische Analyse der Gesamtwachse von drei Arten aus drei Familien der *Magnoliidae* dargestellt, die mikromorphologisch durch querveriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ) charakterisiert sind. Die chemische Zusammensetzung der Wachse wird im Hinblick auf eine Korrelation zur Mikromorphologie diskutiert.

### 4.1 Allgemeine Chemie epicuticularer Wachse

Chemisch gesehen handelt es sich bei epicuticularen "Wachsen" um eine sehr heterogene Mischung einer Vielzahl von Substanzen. Üblicherweise liegen homologe Reihen von langkettigen, aliphatischen Wachslipiden vor. Kohlenwasserstoffe, Wachsester (im chemischen Sinne die eigentlichen Wachse), Aldehyde, primäre Alkohole und freie Fettsäuren sind am weitesten verbreitet. Häufiger finden sich daneben auch Ketone, Acetate,  $\beta$ -Diketone und sekundäre Alkohole. In zunehmendem Maße werden außerdem zweifach substituierte Verbindungen, wie Alkandiole und Hydroxy- $\beta$ -diketone, sowie zyklische Komponenten, wie Triterpenoide, Flavonoide oder Phytosterole, nachgewiesen. Alle diese Substanzen werden im folgenden Sprachgebrauch als "Wachse" bezeichnet. Als relevante Übersichtsartikel zur Chemie epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete sei auf folgende Arbeiten verwiesen: JEFFREE et al. (1976), KOLATTUKUDY (1976), TULLOCH (1976), KOLATTUKUDY (1980) BARTHLOTT & WOLLENWEBER (1981), BAKER (1982), JUNIPER & JEFFREE (1983), JEFFREE (1986), HENNIG et al. (1988), MEUSEL et al. (in press).

### 4.2 Methodik der chemischen Analyse

Die epicuticularen Wachse der Blätter von *Aristolochia arborea* (*Aristolochiaceae*), *Annona muricata* (*Annonaceae*) und *Umbellularia californica* (*Lauraceae*) wurden durch kurzzeitiges (2 x 1 min) Eintauchen in

Chloroform (Merck) isoliert. Die Fraktionierung und Identifizierung folgte dem Analyseschema von GÜLZ et al. (1987).

Durch sukzessive Elution mit Lösungsmitteln steigender Polarität wurden mittels Säulenchromatographie (Kieselgel 60, Merck) drei Fraktionen gewonnen: Pentan-Fraktion (Alkane), 2-Chlorpropan-Fraktion (Wachsester, Aldehyde, Triterpenolester, Ketone) und Methanol-Fraktion (sekundäre Alkohole, primäre Alkohole, Triterpenole und Fettsäuren).

Die Fraktionen wurden dann dünnschicht- und gaschromatographisch weiter aufgetrennt. Vor der Gaschromatographie wurden die freien Fettsäuren der Methanol-Fraktion methyliert (GÜLZ et al. 1987). Die einzelnen Komponenten des Wachses wurden mittels authentischer Vergleichssubstanzen über den  $R_f$ -Wert, die Retentionszeit und Farbreaktionen mit dem Sprühreagenz Carbazol (GOSH & THAKUR 1982), Palmiton darüberhinaus auch massenspektrometrisch über gekoppelte Gaschromatographie-Massenspektrometrie (GC-MS) identifiziert.

Dünnschichtchromatographie: Kieselgelplatten (Kieselgel 60, Merck), Laufmittel: Benzol (Merck); Gaschromatographie: Hewlett Packard 5710 mit FID und Integrator 3380S, Kapillarsäule: 10 m OV-1 CB, 0,25 mm i.d., Filmdicke: 0,25  $\mu\text{m}$ , Temperatur-Programm: 180°C 2 min, 180°-340°C mit 4°C/min; GC-MS: Finnigan MAT 4510, 70 eV, EI.

Trockengewichtsbestimmung: Um eine Bezugsgröße für die quantitative Analyse zu gewinnen, wurde eine Trockengewichtsbestimmung durchgeführt. Dabei wurde das jeweilige Pflanzenmaterial auf Aluminiumschälchen eingewogen und vier Stunden im Trockenschrank bei 105°C getrocknet. Danach wurden die im Exsikkator abgekühlten Aluminiumschälchen zurückgewogen (Tabelle 1).

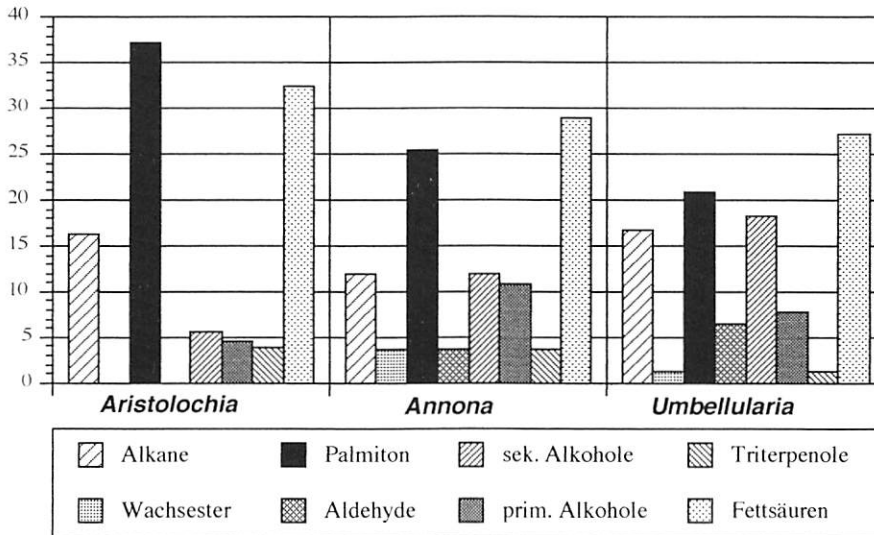
**Tabelle 1:** Trockengewichtsbestimmung der Laubblätter.

	TG/FG [%]	FG [g]	TG [g]
<i>Annona muricata</i>	23,19	35,49	8,23
<i>Aristolochia arborea</i>	33,58	44,73	15,02
<i>Umbellularia californica</i>	42,91	60,51	25,97

### 4.3 Chemische Zusammensetzung quergeriefter Stäbchen

Die Wache von *Aristolochia*, *Annona* und *Umbellularia* sind qualitativ und quantitativ auffallend ähnlich zusammengesetzt. In allen drei Wachsen wurden folgende Stoffklassen nachgewiesen: Alkane, Wachsester, Ketone, Aldehyde, sekundäre Alkohole, primäre Alkohole und Fettsäuren als aliphatische Komponenten, sowie zyklische Triterpenolester und Triterpenole (Tabelle 2). Die Anteile dieser Stoffklassen am Gesamtwachs zeigen eine sehr ähnliche Verteilung (Diagramm 1). Die aliphatischen Wachslipide stimmen darüberhinaus in ihren Homologenmustern weitgehend überein (Tabelle 3).

**Diagramm 1:** Zusammensetzung der identifizierten Stoffklassen im Epicuticularwachs von *Aristolochia arborea*, *Annona muricata* und *Umbellularia californica* in Prozent des Gesamtwachses (Wachsester enthalten auch Spuren von Triterpenolestern).



In hoher Konzentration liegt ein symmetrisches Keton der Kettenlänge  $C_{31}$  vor, das mit Hilfe von GC-MS-Daten als **Palmiton** (16-Hentriacontanon) identifiziert werden konnte. Mindestens 20% bis nahezu 40% des Wachses der drei Arten entfallen auf diese Einzelkomponente. Die Identifizierung des Palmitons erfolgte massenspektrometrisch anhand des Molpeaks ( $M^+$ )  $m/z$  450 (relative Intensität 10%) und charakteristischer Massenfragmente wie  $m/z$  239 (50%), 255 (20%), 281 (20%) 43 (100%) und 57 (97%) (GÜLZ et al. 1992).

**Tabelle 2:** Zusammensetzung der identifizierten Stoffklassen im Epicuticularwachs von *Aristolochia arborea*, *Annona muricata* und *Umbellularia californica* (+ = in Spuren vorhanden, TTE = Triterpenolester, in Wachsestern als nicht quantifizierbarer Anteil enthalten)

Stoffklasse	R <sub>f</sub>	<i>Aristolochia</i>		<i>Annona</i>		<i>Umbellularia</i>	
		% Wachs	% TG	% Wachs	% TG	% Wachs	% TG
Alkane	0,70	16,3	0,09	12,0	0,12	16,8	0,05
Wachsester (TTE)	0,64	+	+	3,6	0,04	1,3	+
Palmiton	0,55	37,2	0,25	25,4	0,26	20,8	0,06
Aldehyde	0,45	+	+	3,6	0,04	6,5	0,02
Sekundäre Alkohole	0,40	5,7	0,04	12,0	0,12	18,2	0,05
Primäre Alkohole	0,06	4,5	0,03	10,9	0,11	7,8	0,02
Triterpenole	0,06	3,8	0,02	3,6	0,04	1,3	+
Fettsäuren	0,02	32,5	0,19	28,9	0,29	27,3	0,08
Summe		100,0	0,62	100,0	1,02	100,0	0,28

Die übrigen aliphatischen Stoffklassen liegen als homologe Reihen vor, in denen eine oder mehrere Kettenlängen dominieren:

**Alkane** sind im Wachs aller drei Arten deutlich vertreten (*Aristolochia* 16,3%, *Annona* 12,0%, *Umbellularia* 16,8%). In der Homologenreihe überwiegt jeweils das Nonacosan (C<sub>29</sub>) sehr deutlich mit über 40%. **Wachsester** sind hingegen kaum vorhanden (*Annona* 3,6%, *Umbellularia* 1,3%), bei *Aristolochia* nur als Spuren nachweisbar. Selbst hier dominiert bei *Annona* und *Umbellularia* mit C<sub>40</sub> dieselbe Kettenlänge. **Aldehyde** sind ebenfalls nur mit geringen Anteilen vertreten, bei *Aristolochia* sogar lediglich als Spuren. Sowohl bei *Annona*, als auch bei *Umbellularia* dominiert Octacosanal (C<sub>28</sub>). Auf **sekundäre Alkohole** entfallen dagegen deutliche Anteile, 5,7% bei *Aristolochia*, 12% bei *Annona* und sogar 18,2% bei *Umbellularia*. Die GC-MS-Analyse ergab, daß es sich um sekundäre Alkohole der Kettenlänge C<sub>31</sub> handelt, nicht jedoch in welchen Positionen die Hydroxylierungen vorliegen. **Primäre Alkohole** weisen relativ geringe Anteile auf: nur 4,5% bei *Aristolochia*, 10,9% bei *Annona* und 7,8% bei *Umbellularia*. Hexacosanol (C<sub>26</sub>) dominiert in der Homologenreihe bei allen drei Arten mit über 53%. **Fettsäuren** repräsentieren bei *Annona* (28,9%) und *Umbellularia* (27,3%) den größten, bei *Aristolochia* (32,5%) den zweitgrößten Anteil am Gesamtwachs. In diesem Fall handelt es sich jedoch nicht um eine einzelne Verbindung wie beim Palmiton, sondern um homologe Reihen, in denen je nach Art unterschiedliche Kettenlängen dominieren. Eine Übereinstimmung zeigt sich nur zwischen *Aristolochia* und *Annona* darin, daß beide hohe Anteile von Palmitinsäure (C<sub>16</sub>) aufweisen.



**Zyklische Wachskomponenten** kommen im Wachs der drei Arten in geringem Maße vor. Die Farbreaktion mit Carbazol wies darauf hin, daß außer den aliphatischen Wachsestern auch **Triterpenolester** im Wachs enthalten, jedoch nicht quantifizierbar sind. Der Anteil der **Triterpenole** am Gesamtwachs liegt unter 4% bei jeder Art: *Aristolochia* 3,8%, *Annona* 3,6%, *Umbellularia* 1,3%.

**Tabelle 3:** Homologenverteilung der aliphatischen Stoffklassen im Epicuticularwachs von *Aristolochia arborea* (Ari), *Annona muricata* (Ann) und *Umbellularia californica* (Umb) in Prozent der jeweiligen Stoffklasse (Peakfläche = 100%, C = Anzahl der Kohlenstoffatome).

C	Alkane			Wachsester			Ketone		
	Ari	Ann	Umb	Ari	Ann	Umb	Ari	Ann	Umb
20	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-	-	-	-
23	+	+	+	-	-	-	-	-	-
24	+	+	+	-	-	-	-	-	-
25	10,5	+	5,6	-	-	-	-	-	-
26	+	+	+	-	-	-	-	-	-
27	19,9	33,2	14,2	-	-	-	-	-	-
28	+	+	+	-	-	-	-	-	-
29	42,7	50,0	52,7	-	-	-	100,0	100,0	100,0
30	+	+	+	-	-	-	-	-	-
31	21,1	16,8	27,5	-	-	-	-	-	-
32	+	+	+	-	-	-	-	-	-
33	5,8	+	+	-	-	-	-	-	-
:									
38	-	-	-	+	19,4	16,3	-	-	-
39	-	-	-	+	+	+	-	-	-
40	-	-	-	+	44,9	28,6	-	-	-
41	-	-	-	+	+	+	-	-	-
42	-	-	-	+	35,7	20,4	-	-	-
43	-	-	-	+	+	+	-	-	-
44	-	-	-	+	+	20,4	-	-	-
45	-	-	-	+	+	+	-	-	-
46	-	-	-	+	+	14,3	-	-	-
47	-	-	-	+	+	+	-	-	-
48	-	-	-	+	+	+	-	-	-

#### 4.4 Korrelation zwischen Chemie und Mikromorphologie der Wachse des *Berberis*- und *Aristolochia*-Typs

Die Korrelation zwischen chemischer Zusammensetzung und Mikromorphologie von epicuticularen Wachskristalloiden gewinnt zunehmend an Bedeutung; Übersichten finden sich bei: BAKER (1982), BARTHLOTT & WOLLENWEBER (1981), JEFFREE et al. (1975), JEFFREE et al. (1976), JEFFREE (1986).

Tabelle 3: Fortsetzung (prim. Alkohole = primäre Alkohole).

C	Aldehyde			prim. Alkohole			Fettsäuren		
	Ari	Ann	Umb	Ari	Ann	Umb	Ari	Ann	Umb
10	-	-	-	-	-	-	38,3	3,0	2,2
11	-	-	-	-	-	-	+	+	+
12	-	-	-	-	-	-	19,6	3,0	8,2
13	-	-	-	-	-	-	+	+	+
14	-	-	-	+	+	0,7	12,3	21,5	11,2
15	-	-	-	+	+	+	3,5	+	+
16	-	-	-	+	+	+	22,0	22,5	8,8
17	-	-	-	20,0	+	4,8	0,8	+	+
18	-	-	-	+	+	+	+	5,2	2,2
19	-	-	-	4,5	+	1,4	+	+	+
20	+	+	+	+	+	+	1,6	1,9	32,5
21	+	+	0,8	+	+	+	+	+	+
22	+	+	+	+	12,7	7,6	0,9	7,9	9,4
23	+	+	+	+	+	+	+	+	+
24	+	+	5,9	22,2	30,7	29,7	+	14,0	11,4
25	+	+	+	+	+	+	+	+	+
26	+	24,1	21,3	53,3	56,6	55,8	1,0	18,0	8,0
27	+	+	2,1	+	+	+	+	+	+
28	+	29,5	27,2	+	+	+	+	3,0	6,1
29	+	+	+	-	-	-	-	-	-
30	+	26,8	23,0	-	-	-	-	-	-
31	+	+	+	-	-	-	-	-	-
32	+	19,6	19,7	-	-	-	-	-	-
33	+	+	+	-	-	-	-	-	-
34	+	+	+	-	-	-	-	-	-

Besonders gut untersucht ist die chemische Zusammensetzung, Ultrastruktur und Bildung röhrenförmiger Wachskristalle (JEFFREE 1974, JETTER 1993). Anhand von Rekristallisationsversuchen konnte gezeigt werden, daß allein die Anwesenheit bestimmter Wachskomponenten in genügender Konzentration die Bildung von Röhren verursacht.

Es lassen sich dabei zwei Typen von Röhren differenzieren, die sich sowohl mikromorphologisch aufgrund ihrer Proportionen, als auch in ihrer chemischen Zusammensetzung unterscheiden.

Röhren des ersten Typs kommen bei vielen *Poaceae*, aber auch einigen Arten der Gattung *Eucalyptus* vor. Sie sind korreliert mit einer hohen Konzentration an  $\beta$ -Diketonen, oft in Verbindung mit Hydroxy- $\beta$ -diketonen.

Röhren des zweiten Typs entsprechen dem *Berberis*-Typ, sind also charakteristisch für Gymnospermen und die Unterklasse der *Ranunculidae*. Chemisch bestehen sie aus 10-Nonacosanol, einem sekundären Alkohol der Kettenlänge C<sub>29</sub>, häufig gemischt mit davon abstammenden Diolen. Diese Korrelation gilt nach bisherigen Untersuchungen auch für Röhren von Taxa außerhalb der *Ranunculidae* (und Gymnospermen), z.B. den Röhren auf der Fruchtober-

fläche von *Prunus domestica* (FEHRENBACH & BARTHLOTT 1988, HOLLOWAY et al. 1976, JEFFREE 1986). Der *Berberis*-Typ läßt sich somit nicht nur mikromorphologisch, sondern auch chemisch eindeutig beschreiben.

Möglicherweise besteht auch zwischen Wachskristalloiden des *Aristolochia*-Typs und ihrer chemischen Zusammensetzung eine solche Korrelation. Das Wachs von *Aristolochia arborea*, *Annona muricata* und *Umbellularia californica* zeigt weitgehende Übereinstimmung in der Zusammensetzung der Stoffklassen. Soweit quantifizierbar, weisen die aliphatischen Komponenten sehr ähnliche Homologenverteilungen auf. Größere Abweichungen finden sich nur bei den Fettsäuren.

Als dominierende Einzelkomponente enthält das Wachs aller drei Arten ein symmetrisches Keton, das Palmiton. Palmiton wurde auch im *Aristolochia*-Wachs von *Liriodendron tulipifera*, aber nicht bei *Magnolia grandiflora* (GÜLZ et al. 1992) nachgewiesen, deren Blattoberfläche keine Kristalloide aufweist. Ebenso weist das Wachs von *Laurus nobilis* sowie zweier *Paeonia*-Arten (*P. officinalis*, *P. mlokosewitschii*) die mikromorphologisch durch *Aristolochia*-Wachse charakterisiert sind (DITSCH & BARTHLOTT 1994), hohe Anteile an Palmiton auf (MEUSEL et al. in prep.).

Möglicherweise kommt dem Palmiton eine entscheidende Bedeutung bei der Bildung dieses Wachstyps zu. GÜLZ et al. (1992) und MEUSEL et al. (in prep.) vermuteten bereits, daß Palmiton die Tendenz hat, in Form quergeriefter Stäbchen auszukristallisieren. Der Nachweis einer hohen Konzentration an Palmiton im Wachs von *Aristolochia arborea*, *Annona muricata* und *Umbellularia californica* unterstützt diese Vermutung. Bisher sind jedoch keine in-vitro Rekristallisationen von Palmiton bekannt, welche die enge Korrelation zwischen chemischer Zusammensetzung und Mikromorphologie quergeriefter Stäbchen eindeutig bewiesen.

Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß Kristalloide des *Aristolochia*-Typs auch auftreten können, wenn im Wachs kein Palmiton enthalten ist. So weisen Blätter von *Centranthus ruber* quergeriefte Stäbchen auf (THEISEN & BARTHLOTT 1994), aber im Wachs wurde kein Palmiton identifiziert (BAKER 1982).

Andererseits enthält das Wachs unreifer Blätter von *Allium porrum* und *Allium cepa* 36% Palmiton, ist aber mikromorphologisch durch gekerbte Schuppen gekennzeichnet (BAKER 1982). Das zeigt, daß außer der chemischen Zusammensetzung auch bisher unbekannt, nicht-chemische Bedingungen während der Kristallisation bzw. Bildung der Kristalloide auf die Form Einfluß nehmen können.

## 5. Systematische Übersicht der Epicuticularwache

Die in den folgenden Kapiteln aufgeführten Ergebnisse der raster-elektronenmikroskopischen Untersuchung beschreiben die Mikromorphologie der Epicuticularwache der bearbeiteten Taxa. Die Reihung der Unterklassen und Ordnungen folgt primär dem System von CRONQUIST (1988). Die neueren Systeme von DAHLGREN (1989), TAKHTAJAN (1987) und THORNE (1992) werden ebenso mit einbezogen. Daten aus der grundlegenden Arbeit zur Phylogenie der *Spermatophyta* (basierend auf Sequenzanalysen des Plastidengens *rbcl*) von CHASE et al. (1993) wurden insbesondere im Kapitel 6 berücksichtigt.

Übersichten über die verschiedenen Systeme finden sich bei GOLDBERG (1986) und BRUMMITT (1992). Innerhalb der Ordnungen stehen die Familien und Gattungen in alphabetischer Reihenfolge. Bei den Familien wird in Klammern die Anzahl der beschriebenen Gattungen und Arten, bei den Gattungen die Artanzahl angegeben. Die Daten hierüber sind den entsprechenden Familienbearbeitungen aus KUBITZKI (1993) entnommen.

### 5.1 *Magnoliidae*

CRONQUIST (1988) rechnet zu dieser Unterklasse, die der Entwicklungsstufe der "*Polycarpicae*" entspricht, die Ordnungen *Magnoliales*, *Laurales*, *Piperales*, *Aristolochiales*, *Illiciales*, *Nymphaeales*, *Ranunculales* und *Papaverales*. DAHLGREN (1989) und THORNE (1992) splitten CRONQUISTS *Magnoliidae* in eine größere Anzahl von Ordnungen (bzw. Unter-Ordnungen bei THORNE); anstelle der Einteilung in Unterklassen gliedern sie in Überordnungen. Nur TAKHTAJAN (1987) nimmt eine klare Trennung in zwei Unterklassen vor: die *Magnoliidae* und *Ranunculidae* (incl. *Ranunculales*, *Glauclidiales*, *Paeoniales* und *Papaverales*). Ebenso trennen DAHLGREN (1989) und THORNE (1992) die *Ranunculales* und *Papaverales* als eigene Überordnung *Ranunculanae* von den übrigen *Magnolianae* ab. Abweichend von CRONQUIST (1988), der die *Rafflesiales* bei den *Rosidae* einordnet, führen TAKHTAJAN (1987), DAHLGREN (1989) und THORNE (1992) diese Ordnung im Verwandtschaftsbereich der *Magnolianae* bzw. *Magnoliidae*.

### 5.1.1 *Magnoliales*

Die Ordnung der *Magnoliales* wurde bislang in fast allen neueren Systemen an die Basis der *Magnoliidae* gestellt. Einerseits wird dies durch die altertümlichen monosulcaten Pollen, andererseits durch die relativ ursprüngliche Holzanatomie und Blattmorphologie begründet. Bei CRONQUIST (1988) umfassen die *Magnoliales* folgende zehn Familien: *Winteraceae*, *Degeneriaceae*, *Himantandraceae*, *Eupomatiaceae*, *Austrobaileyaceae*, *Magnoliaceae*, *Lactoridaceae*, *Annonaceae*, *Myristicaceae* und *Canellaceae*. TAKHTAJAN (1987) und DAHLGREN (1989) hingegen akzeptieren nur *Magnoliaceae*, *Degeneriaceae* und *Himantandraceae*; die *Annonaceae*, *Canellaceae* und *Myristicaceae* werden gesondert in der Ordnung *Annonales* (Überordnung *Magnolianae*) aufgeführt. *Austrobaileyaceae*, *Eupomatiaceae*, *Lactoridaceae* und *Winteraceae* sind im TAKHTAJAN'schen System als jeweils eigene Ordnung eingestuft. Dies stimmt weitgehend mit dem System DAHLGREN's überein; mit der Ausnahme von *Eupomatiaceae* und *Austrobaileyaceae*, die er bei den *Annonales* beläßt. THORNE (1992) plaziert fast alle Familien der *Magnoliales* (sensu CRONQUIST 1988) in die Unterordnung der *Magnoliineae*; nur die *Winteraceae* und *Austrobaileyaceae* (jeweils als eigenständige Unterordnungen bildend), sowie die *Lactoridaceae* (*Piperineae* / *Magnoliales*) bleiben davon ausgenommen.

Die Ordnung *Magnoliales* (sensu CRONQUIST 1988) wird überwiegend durch Wachskristalloide des *Aristolochia*-Typs charakterisiert; nur wenige untersuchte Familien zeigen Schuppen oder sind ohne nachweisbare Wachskristalloide. Die *Winteraceae* zeigen Röhrrchen (*Berberis*-Typ).

#### *Annonaceae* JUSS. (128/2300)

Meist ohne Kristalloide; sonst beinahe ausnahmslos querverriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ); wenige Arten mit unregelmäßigen, z.T. gefransten Schuppen.

*Alphonsea* HOOK.f. & THOMSON (30) - *A. javanica* SCHEFF. (L: 080994). - Keine Kristalloide.

*Anaxagorea* A.ST.-HIL. (20) (= *Eburopetalum* BECC.) - *A. spec.* (L: 985007921). - Keine Kristalloide.

*Annona* L. (110) - *A. bicolor* URB. (L: 914114119); *A. cherimola* MILL. (BG BONN s.n.); *A. dioica* A.ST.-HIL. (L: 92016237); *A. hypoglauca* MART. (L: 904259-5); *A. muricata* L. (BG BONN 10589); *A. squamosa* L. (BG BONN s.n.); *A. spec.* (L: 1691); *A. spec.* (BG BONN 21524). - Überwiegend querverriefte Stäbchen (Abb. 5), zwei Arten mit kleinen, unregelmäßigen Schuppen.

*Artabotrys* R.BR. (100) - *A. suaveolens* BLUME (L: 986203396); *A. spec.* (L: 920160658). - Keine Kristalloide.

*Asimina* ADANS. (8) - *A. triloba* (L.) DUNN (BG BONN 25010). - Keine Kristalloide.

*Cananga* HOOK.f. & THOMSON (4) - *C. odorata* (LAM.) HOOK.f. & THOMSON (BG B: s.n.). - Keine Kristalloide.

*Cyathostemma* GRIFF. (8) - *C. excelsum* J.SINCLAIR (L: 083188). - Keine Kristalloide.

**Ephedranthus** S.MOORE (4) - *E. parviflorus* S.MOORE (B: France 19246); *E. spec.* (B: France 15115). - Unregelmäßige, z.T. gefranste Schuppen.

**Fissistigma** GRIFF. (60) - *F. spec.* (L: 1702). - Erodierete Kristalloide.

**Friesodielsia** STEENIS (60) - *F. spec.* (BG BONN 24205). - Quergeriefte Stäbchen.

**Goniothalamus** HOOK.f. & THOMSON (115) - *G. uvarioides* KING (L: 125326). - Keine Kristalloide.

**Meiocarpidium** ENGL. & DIELS (1) - *M. lepidotum* (OLIV.) ENGL. & DIELS (Material Morawetz / Wilde 1942). - Quergeriefte Stäbchen.

**Monodora** DUNAL (15) - *M. crispata* ENGL. (BG BONN 05037); *M. junodii* ENGL. & DIELS (BG BONN s.n.); *M. myristica* DUNN (BG BONN 01033); *M. tenuifolia* BENTH. (BG B s.n.). - Quergeriefte Stäbchen (Abb. 7).

### **Austrobaileyaceae** CROIZAT (1/1)

Nur an intakten Stellen wenige unregelmäßige Schuppen.

**Austrobaileya** *scandens* C.T.WHITE (L: 5949).

### **Canellaceae** MART. (6/16)

Soweit beim stark kontaminierten Material Kristalloide erkennbar waren handelte es sich um kleine Schuppen.

**Canella** P.BROWNE (2) - *C. alba* MURR (B: Smitensis 620b); *C. winterana* (L.) GAERTN. (B). - Erodierete Kristalloide.

**Cinnamodendron** ENDL. (5) (= *Capsicodendron* HOEHNE) - *C. dinisii* (SCHWACKE) OCC. (B: 12847). - Erodierete Kristalloide.

**Warburgia** ENGL. (3) - *W. salutaris* (BERTERO) CHIOV. (B: Mavi 1467); *W. ugandensis* SPRAGUE (B: Semoei 2740). - Eine Art mit wenigen, sehr kleinen Schuppen.

### **Degeneriaceae** I.W.BAILEY & A.C.SM. (1/2)

Vereinzelt unregelmäßige kleine Schuppen.

**Degeneria** I.W.BAILEY & A.C.SM. - *D. vitiensis* I.W.BAILEY & A.C.SM. (L: 954154629).

### **Eupomatiaceae** ENDL. (1/2)

Heteromorphe Wachskristalloide: quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ) mit Tendenz zur Röhrenbildung (Abb. 8), sowie große, z.T. liegende, platten- bis schuppenförmige Kristalloide.

**Eupomatia** R.BR. - *E. bennettii* F.MUELL. (BG BONN 00062); *E. laurina* R.BR. (BG BONN 08242).

### **Himantandraceae** DIELS (1/2)

Keine Kristalloide.

**Galbulimima** F.M.BAILEY - *G. belgraveana* SPRAGUE (L: 476730).

**Lactoridaceae** ENGL. (1/1)

Unregelmäßige, gefranst- bis glattrandige, z.T. parallel angeordnete Schuppen (Abb. 10).

*Lactoris fernandeziana* PHIL. (L: 96264178).

**Magnoliaceae** JUSS. (7/185)

Meist quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ), vereinzelt glattrandige Schuppen, sowie klümpchenförmige Epicuticularwachse.

*Magnolia* L. (120) - *M. denudata* DESR. (BG BONN 08670); *M. kobus* DC. (BG BONN 00742); *M. kobus* DC. var. *stellata* BLACKBURN (F BG KÖLN s.n.); *M. x proctoriana* REHDER (F BG KÖLN s.n.); *M. sieboldii* KOCH (BG BONN 11931); *M. stellata* MAXIM. (BG BONN 02008); *M. wilsonii* REHDER (BG BONN 02672). - Quergeriefte Stäbchen (Abb. 6); zwei Arten mit dicht stehenden, glattrandigen Schuppen; eine Art mit klümpchenförmigen Epicuticularwachsen.

*Liriodendron* L. (2) - *L. chinense* (HEMSL.) SARG. (BG BONN 08776); *L. tulipifera* L. (BG BONN 08734). - Quergeriefte Stäbchen.

**Myristicaceae** R.BR. (17/370)

Fast alle Arten mit unregelmäßigen, z.T. gefransten Schuppen.

*Cephalosphaera* WARB. (1) - *C. usambarensis* WARB. (B: Semser 1124). - Unregelmäßige Schuppen.

*Gymnacranthera* WARB. (7) - *G. spec.* (L: 315846). - Dicht stehende, unregelmäßige, gefranste Schuppen.

*Horsfieldia* WILLD. (100) - *H. crassifolia* WARB. (L: 958013542). - Wenige gefranste, unregelmäßige Schuppen.

*Knema* LOUR. (90) - *K. glaucescens* JACK (L: 21030); *K. intermedia* (BLUME) WARB. (L: 928334-130). - Z.T. vernetzte, dicht stehende, unregelmäßige Schuppen (Abb. 9).

*Myristica* GRONOV. (72) - *M. bucheriana* WARB. (L: s.n.); *M. fragrans* KOCH (BG BONN 01171); *M. holtrungii* WARB. (L: 193791). - Eine Art mit unregelmäßigen Schuppen.

*Otoba* (DC.) H.KARST. (6) - *O. parviflora* MARKGR. (B: Steyermark 94350). - Dichte, unregelmäßige Schuppen.

*Pycnanthus* WARB. (7) - *P. kombo* WARB. (B: Büsgen 193); *P. microcephalus* (BENTH.) WARB. (B: Arnshoff 5874). - Unregelmäßige Schuppen.

**Winteraceae** LINDL. (4/65)

Dichte in Gruppen stehende, z.T. vernetzte Röhren, die den Röhren der *Ranunculidae* (*Berberis*-Typ) entsprechen.

*Drimys* J.R.FORST. & G.FORST. (11) - *D. brasiliensis* MIERS (L: 136969); *D. lanceolata* (POIR.) BAILLET (L: 624219); *D. spec.* (L: 4161121); *D. winteri* J.R.FORST. & G.FORST. (BG BONN 00768). - Röhren (Abb. 11).

*Pseudowintera* DANDY (3) - *P. colorata* DANDY (BG BONN 00770). - Röhren.

*Zygogynum* BAILL. (50) - *Z. bicolor* TIEGH. (L: 237782). - Blattoberseite mit Schuppen; Röhren auf der Blattunterseite.

### 5.1.2 *Laurales*

Die Ordnung der *Laurales* umfaßt nach CRONQUIST (1988) folgende acht Familien: *Amborellaceae*, *Trimeniaceae*, *Monimiaceae* (incl. *Atherospermataceae*, *Hortoniaceae*, *Siparunaceae*), *Gomortegaceae*, *Calycanthaceae*, *Idiospermaceae*, *Lauraceae* (incl. *Cassythaceae*) und *Hernandiaceae* (incl. *Gyrocarpaceae*). Die Systeme DAHLGRENS (1989), TAKHTAJANS (1987) und THORNES (1992) weisen große Übereinstimmung mit dem System CRONQUISTS auf. Abweichend hiervon listet TAKHTAJAN die *Atherospermataceae*, *Siparunaceae* und *Gyrocarpaceae* als eigenständige Familien auf; wohingegen DAHLGREN die *Idiospermaceae* den *Calycanthaceae* und die *Hernandiaceae* den *Lauraceae* als Unterfamilien beordnet. THORNE (1992) rechnet außer den acht CRONQUISTSchen Familien auch die *Chloranthaceae* zu den *Magnoliales / Laurineae*; in seinem System von 1981 kamen zusätzlich die Lactoridaceen hinzu, die 1992 bei der Unterordnung *Piperineae* stehen. Die *Idiospermaceae* gliedert er ebenfalls als Unterfamilie den *Calycanthaceae* ein.

#### *Amborellaceae* PICHON (1/1)

Unregelmäßige Schuppen, die nur im Vorhof der Stomata zu finden sind.

*Amborella trichopoda* BAILL. (Material Barthlott).

#### *Calycanthaceae* LINDL. (3/7)

Sofern Kristalloide vorhanden sind: quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ).

*Calycanthus* L. (2) - *C. floridus* L. (L: 955326); *C. glaucus* WILLD. (B: Baenitz); *C. occidentalis* HOOK. & ARN. (L: 950161802). - Eine Art mit quergerieften Stäbchen

*Chimonanthus* LINDL. (4) - *C. praecox* (L.) LINK (BG BONN 06058). - Keine Kristalloide.

#### *Gomortegaceae* REICHE (1/1)

Nur unspezifische, erodierte Wachsreste nachweisbar.

*Gomortega nitida* RUIZ & PAV. (B: Quezede 28732).

#### *Hernandiaceae* BLUME (5/60)

Eine Art mit kleinen, wahrscheinlich schuppenförmigen Wachskristalloiden.

*Gyrocarpus* JACQ. (3) - *G. americanus* JACQ. (L: 308335). - Keine Kristalloide.

*Hernandia* L. (22) - *H. ovigera* L. (L: 938210225). - Keine Kristalloide.

*Illigera* BLUME (20) - *I. pulchra* BLUME (L: 924329437); *I. rhodantha* HANCE (L: 908155-262); *I. vespertilio* (BENTH.) BAKER (L: 908310454). - Eine Art mit unregelmäßigen, erodierten Schuppen.



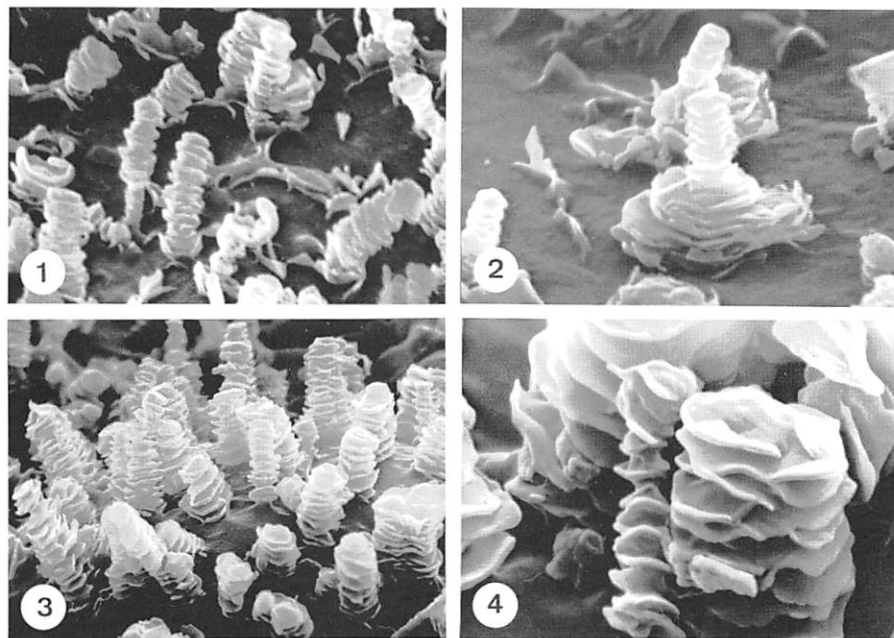


Abb. 1 - 4: Epicuticularwachse der *Magnoliidae* I - quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ). - Abb. 1: *Aristolochia trilobata* LAM. (*Aristolochiaceae*), x 15.000; Blattunterseite. - Abb. 2: *Aristolochia gigantea* MART. & ZUCC. (*Aristolochiaceae*), x 12.120; Blattunterseite. - Abb. 3 - 4: *Williamodendron quadrilocellatum* (VAN DER WERFF) KUBITZKI & H.G.RICHT. (*Lauraceae*), x 4.300 / x 14.500; Blattunterseite.

### *Idiospermaceae* S.T.BLAKE (1/1)

Nur unspezifische, erodierte Wachsreste nachweisbar.

*Idiospermum australiense* (DIELS) S.T.BLAKE (B: 10745)

### *Lauraceae* JUSS. (50/2500-3500)

Meist quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ); selten Schuppen.

*Alseodaphne* NEES (50) - *A. bancana* MIQ. (L: 985210787). - Quergeriefte Stäbchen.

*Apollonias* NEES (2) - *A. barbuiana* (CAV.) BORNH. (BG BONN 00323). - Quergeriefte Stäbchen.

*Beilschmiedia* NEES (250) - *B. insignis* GAMBLE (L: 516598). - Zu stark kontaminiert; keine Kristalloide.

*Caryodaphnopsis* AIRY SHAW (15) - *C. baviensis* (LECOMTE) AIRY SHAW (L: 279711); *C. tonkiensis* (LECOMTE) AIRY SHAW (L: 937293128). - Eine Art erodierte Schuppen.

*Cinnamomum* SCHAEFFER (350) - *C. camphora* NEES & EBERM. (BG BONN 00083); *C. mindanaense* ELMER (BG BONN s.n.). - Z.T. besonders breite und flache quergeriefte Stäbchen.

- Cryptocarya** R.BR. (350) - *C. spec.* (L: 9850196). - Quergeriefte Stäbchen.
- Dehaasia** BLUME (35) - *D. corynantha* KOSTER (L: 516589). - Quergeriefte Stäbchen.
- Laurus** L. (2) - *L. azorica* (SEUB.) FRANCO (BG BONN 00574); *L. nobilis* L. (BG BONN 00311). - Quergeriefte Stäbchen.
- Lindera** THUNB. (100) - *L. praecox* BLUME (BG BONN 02679); *L. umbellata* BLUME (BG BONN 03215); *L. spec.* (L: 237807); *L. spec.* (L: 9866085702). - Zwei Arten mit quergeriefsten Stäbchen.
- Litsea** LAM. (400) - *L. japonica* JUSS. (BG BONN 00573); *L. spec.* (L: 302363); *L. spec.* (L: 914256121). - Quergeriefte Stäbchen.
- Neolitsea** MERR. (100) - *N. sericea* KOIDZ. (BG BONN 00826). - Quergeriefte Stäbchen kombiniert mit großen, häutigen Schuppen.
- Ocotea** AUBL. (350) - *O. cuprea* (MEISN.) MEZ (Material Kubitzki: Gentry 26111); *O. debilis* MEZ (Material Kubitzki: Liesner 9311); *O. cf. glomerata* (NEES) MEZ (Material Kubitzki: Pio 43); *O. foetens* (AITON) BENTH. (BG BONN 00575); *O. nitida* (MEISN.) ROHWER (Material Kubitzki: Ferreira); *O. sandwithii* KOSTERM. (Material Kubitzki: Prance 4219); *O. splendens* (MEISN.) BAILL. (Material Kubitzki 825); *O. xanthocalyx* (NEES) MEZ (Material Kubitzki: Hatschbach 35035). - Fünf Arten mit quergeriefsten Stäbchen.
- Persea** MILL. (200) - *P. americana* MILL. (BG BONN s.n.); *P. borbonica* SPRENG. (BG BONN s.n.); *P. indica* SPRENG. (BG BONN s.n.). - Quergeriefte Stäbchen.
- Phoebe** NEES (100) - *P. spec.* (L: 180826); *P. spec.* (L: 189368). - Erodierete Wachsreste.
- Sassafras** PRESL (3) - *S. albidum* NEES (BG BONN 08775). - Quergeriefte Stäbchen.
- Umbellularia** (NEES) NUTT. (1) *U. californica* (HOOK. & ARN.) NUTT. (BG BONN 02674). - Quergeriefte Stäbchen.
- Williamodendron** KUBITZKI & H.G.RICHT. (3) - *W. quadrilocellatum* (VAN DER WERFF) KUBITZKI & H.G.RICHT. (Material Kubitzki 9455; Material Kubitzki 17626). - Quergeriefte Stäbchen (Abb. 1 - 2).

### Monimiaceae JUSS. (34/440)

Sofern Wackskristalloide auftraten, handelte es sich um glattrandige bis unregelmäßige Schuppen. Abweichend nur *Atherosperma* mit quergeriefsten Stäbchen vom *Aristolochia*-Typ. Diese Gattung wird von TAKHTAJAN (1987) als eigene Familie geführt.

- Atherosperma** LABILL. (1) - *A. moschatum* LABILL. (B: Schodde 3395). - Quergeriefte Stäbchen.
- Palmeria** F.MUELL. (14) - *P. schoddei* PHIL. (B: Bergmann 175). - Vereinzelt glattrandige Schuppen.
- Peumus** MOLINA (1) - *P. boldus* SCHULT. (BG BONN 00562). - Keine Kristalloide.
- Tambourissa** SONN. (44) - *T. peltata* BAKER (B: Lorence 2402); *T. castri-delphinii* CAVACO (BG BONN 10285). - Keine Kristalloide.
- Tetrasynandra** PERKINS (3) - *T. pubescens* (BARTH) PERKINS (B: 2527). - Keine Kristalloide.
- Wilkiea** F.MUELL. (6) - *W. macrophylla* DC. (B: Walter 2683). - Glattrandige bis unregelmäßige Schuppen.
- Xymalos** BAILL. (1) - *X. monospora* (HARV.) BAILL. (B). - Keine Kristalloide.

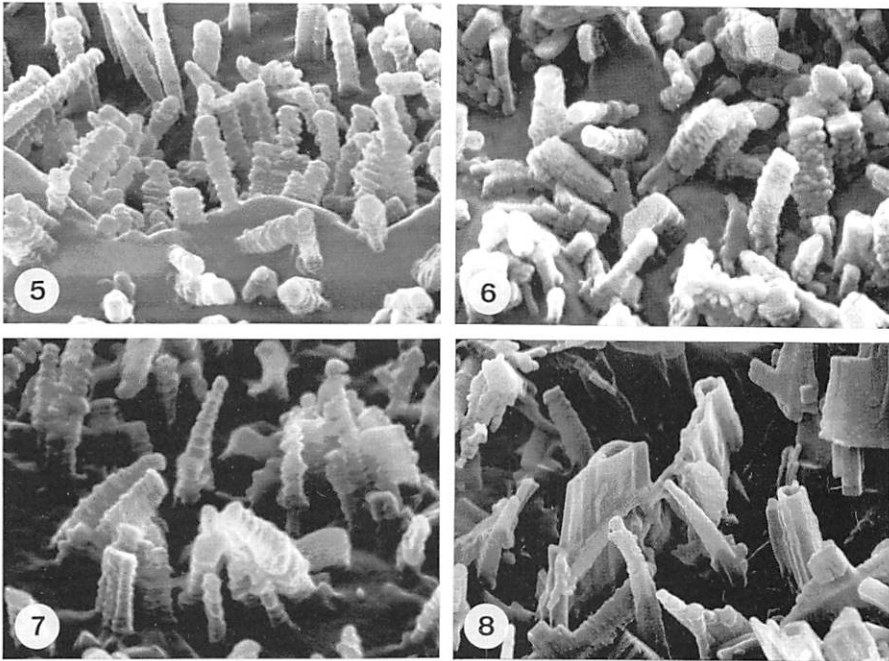


Abb. 5 - 8: Epicuticularwachse der *Magnoliidae* II - quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ). - Abb. 5: *Annona squamosa* L. (*Annonaceae*), x 10.750; Blattunterseite. - Abb. 6: *Magnolia wilsonii* REHDER (*Magnoliaceae*), x 15.500; Blattunterseite. - Abb. 7: *Monodora myristica* DUNN (*Annonaceae*), x 15.750; Blattunterseite. - Abb. 8: *Eupomatia laurina* R.BR. (*Eupomatiaceae*), x 7.250; Calyptra.

### *Trimeniaceae* GIBBS (1/5)

Vereinzelt kleine, unregelmäßige nicht-orientierte Schuppen.

*Trimenia* SEEM. (5) (= *Piptocalyx* BENTH.) - *T. moorei* (OLIV.) PHILIPSON (Material Behnke).

### 5.1.3 *Piperales*

CRONQUIST (1988) faßt unter dieser Ordnung die folgenden drei Familien zusammen: *Chloranthaceae*, *Saururaceae*, *Piperaceae* (incl. *Peperomiaceae*). Mit Ausnahme der *Chloranthaceae*, die als eigene Ordnung abgetrennt werden, verfahren DAHLGREN (1989) und TAKHTAJAN (1987) in der Familienauswahl ähnlich. Gehören die *Piperales* und *Chloranthales* bei TAKHTAJAN zu den *Magnolianaes*, so stellt DAHLGREN die *Piperales* zur Überordnung *Nymphaeanae*. THORNE (1992) ordnet die *Saururaceae*, *Piperaceae*, *Lactoridaceae* der

Unterordnung *Piperineae* (*Magnoliales*) und die *Chloranthaceae* der Unterordnung *Laurineae* (*Magnoliales*) zu.

***Chloranthaceae* R.BR. ex LINDL. (4/75)**

Keine Kristalloide.

***Chloranthus* Sw. (18)** - *C. brachystachys* BLUME (BG BONN 00141); *C. officinalis* BLUME (BG BONN 09667).

***Piperaceae* C.AGARDH (5/3000)**

Keine Kristalloide.

***Peperomia* RUIZ & PAV. (1000)** - *P. hernandifolia* A.DIETR. (BG B s.n.); *P. hutchinsonia* (Material Barthlott); *P. pernambucensis* MIO. (BG BONN s.n.); *P. rotundifolia* GRISEB. (BG B s.n.); *P. rubella* HOOK. & ARN. (BG B s.n.).

***Piper* L. (1000)** - *P. betel* BLANCO (BG B s.n.); *P. caraccasanum* BREDEM. (BG B s.n.); *P. cubeba* L. (BG B s.n.); *P. nigrum* BEYER (BG B s.n.); *P. sylvaticum* ROXB. (BG B s.n.).

***Saururaceae* E.MEY. (4/6)**

Meist ohne Kristalloide; nur eine Art mit unregelmäßigen, z.T. parallel orientierten Schuppen.

***Anemopsis* HOOK & ARN. (1)** - *A. californica* (NUTT.) HOOK. (B: Ewan 1221). - Unregelmäßige, z.T. parallel orientierte Schuppen.

***Houttuynia* THUNB. (1)** - *H. cordata* THUNB. (B: Togasi 35). - Keine Kristalloide.

***Saururus* L. (2)** - *S. chinensis* BAILL. (B: Tsang); *S. lowerii* DECNE. (B); *S. spec.* (B: Kohlmeier 2102). - Keine Kristalloide.

**5.1.4 *Aristolochiales***

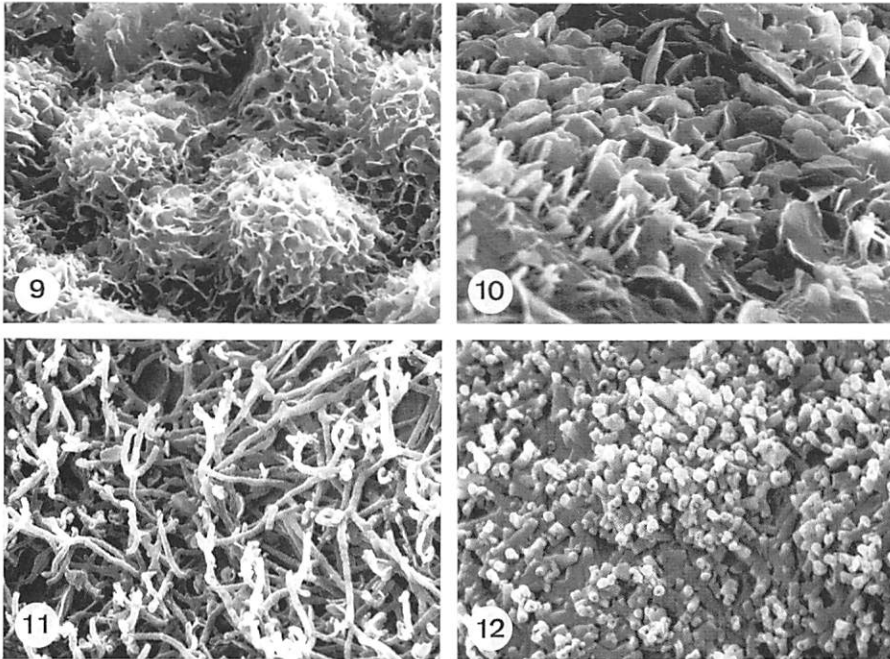
CRONQUIST (1988), DAHLGREN (1989) und TAKHTAJAN (1987) zählen zu dieser Ordnung lediglich die *Aristolochiaceae*. THORNE (1992) plaziert diese Familie zur Unterordnung der *Magnoliineae*, die innerhalb der *Magnoliales* steht.

***Aristolochiaceae* JUSS. (7/410)**

Nur die Gattung *Aristolochia* ist mehrheitlich durch querveriefte Stäbchen vom *Aristolochia*-Typ gekennzeichnet; wenige Arten mit z.T. parallel orientierten Schuppen.

***Apama* LAM. (12)** - *A. siliquosa* LAM. (Material Behnke). - Querveriefte Stäbchen.

***Aristolochia* L. (300)** - *A. arborea* LINDEN (BG BONN 02560); *A. californica* TORREY (L: 281663); *A. cauliflora* ULE (BG BONN 24248); *A. clematidis* L. (BG BONN 05130); *A. cymbifera* MART. (BG BONN 21532); *A. gigantea* MART. & ZUCC. (BG BONN 02099); *A. grandiflora* ARRUDA (BG BONN 21651); *A. macroura* B.A.GOMES (BG BONN 21633);



**Abb. 9 - 12:** Epicuticularwachse der *Magnoliidae* III - Schuppen und Röhrcchen (*Berberis*-Typ). - Abb. 9: *Knema intermedia* (BLUME) WARB. (*Myristicaceae*), x 1.450; Blattunterseite. - Abb. 10: *Lactoris fernandeziana* PHIL. (*Lactoridaceae*), x 7.000; Blattunterseite. - Abb. 11: *Drimys winteri* J.R.FORST. & G.FORST. (*Winteraceae*), x 6.620; Blattunterseite. - Abb. 12: *Nelumbo nucifera* GAERTN. (*Nelumbonaceae*), x 10.375; Blattoberseite.

*A. momandul* K.SCHUM. (L: 377023); *A. olivieri* COLLETT (L: 6444); *A. petersiana* KLOTZSCH (B: Faulkner 2610); *A. platanifolia* DUCHESNE (L: 972050476); *A. siphon* L'HER. (L: 951109216); *A. tagala* CHAM. (L: 456239); *A. taliscana* HOOK. & ARN. (BG BONN 10155); *A. triangularis* CHAM. (L: Schnem 2130); *A. tricaudata* LEM. (BG BONN 04999); *A. trilobata* LAM. (BG BONN s.n.); *A. spec.* (L: 460518); *A. spec.* (BG BONN 24223); *A. spec.* (BG BONN 15507-10). - Zwei Drittel der Arten mit quergelieferten Stäbchen (**Abb. 1 - 2**); sechs Arten mit glattrandigen, z.T. parallel hintereinander angeordneten Schuppen.

**Asarum** L. (70) - *A. caudatum* LINDL. (B: Clark 5319); *A. macranthum* HOOK. (B: Biltmore 452b); *A. spec.* (BG BONN 02675). - Keine Kristalloide.

**Thottea** ROTTB. (14) - *T. borneensis* VALETON (L: 926176123). - Keine Kristalloide.

**Saruma** OLIV. (1) - *S. henryi* OLIV. (BG BONN 02618). - Keine Kristalloide.

### 5.1.5 *Illiciales*

CRONQUIST (1988), DAHLGREN (1989), TAKHTAJAN (1987) und THORNE (1992) rechnen zu dieser Ordnung (bei THORNE Unterordnung *Illiciineae*) die

Familien *Illiciaceae* und *Schisandraceae*, die von allen vier Autoren zu den *Magnoliales* gestellt werden.

Beide Familien, die *Illiciaceae* und *Schisandraceae*, sind durch schuppenförmige Wachskristalloide charakterisiert.

#### *Illiciaceae* (DC.) A.C.SM. (1/42)

Kleine als auch große, meist glattrandige Schuppen, die den Kristalloiden der *Schisandraceae* und *Trochodendraceae* ähneln (Abb. 13 - 14).

*Illicium* L. (42) - *I. anisatum* SIEBOLD & ZUCC. (BG BONN 18235); *I. floridanum* ELLIS (BG BONN 00567); *I. henryi* DIELS (BG BONN 00568).

#### *Schisandraceae* BLUME (2/47)

Große und kleine Schuppen, die den Kristalloiden der *Illiciaceae* und *Trochodendraceae* ähneln.

*Schisandra* MICHX. (25) - *S. rubiflora* REHDER & WILSON (BG BONN 00727). - Große und kleine Schuppen.

*Kadsura* JUSS. (22) - *K. heteroclita* (ROXB.) CRAIB (L: 908126-1663); *K. japonica* JUSS. (L: 908126-1628). - Eine Art mit großen und kleinen Schuppen.

### 5.1.6 *Nymphaeales*

Die *Nymphaeales* (sensu CRONQUIST 1988) gliedern sich in folgende Familien: *Nelumbonaceae*, *Nymphaeaceae* (incl. *Euryalaceae*), *Barclayaceae*, *Cabombaceae* und *Ceratophyllaceae*. Im Unterschied zu CRONQUIST trennt DAHLGREN (1989) die *Nelumbonaceae* als eigene Ordnung *Nelumbonales* (*Magnolianaes*) von den übrigen Familien ab, die als *Nymphaeales* zur Überordnung *Nymphaeanaes* gehören. Eine ähnliche Zusammenstellung findet sich bei TAKHTAJAN (1987); er unterteilt die *Nymphaeanaes* in eine weitere Ordnung *Ceratophyllales* (*Ceratophyllaceae*); die *Nelumbonales* sind zur eigenen Überordnung *Nelumbonanaes* aufgewertet. THORNE (1992) splittet ebenfalls in *Nelumbonales* und *Ceratophyllales*, die zu den *Magnolianaes* stellt und von den *Nymphaeanaes* abtrennt.

Von den hier untersuchten Familien weisen nur die *Nelumbonaceae* Wachskristalloide in Form von Röhren auf, die den Kristalloiden der *Ranunculidae* (Röhren des *Berberis*-Typs) ähnlich sind.

#### *Cabombaceae* A.RICH. (2/6)

Die aquatischen Cabombaceen weisen keine Wachskristalloide auf.

*Cabomba* AUBL. (5) - *C. aquatica* L. (BG BONN s.n.).

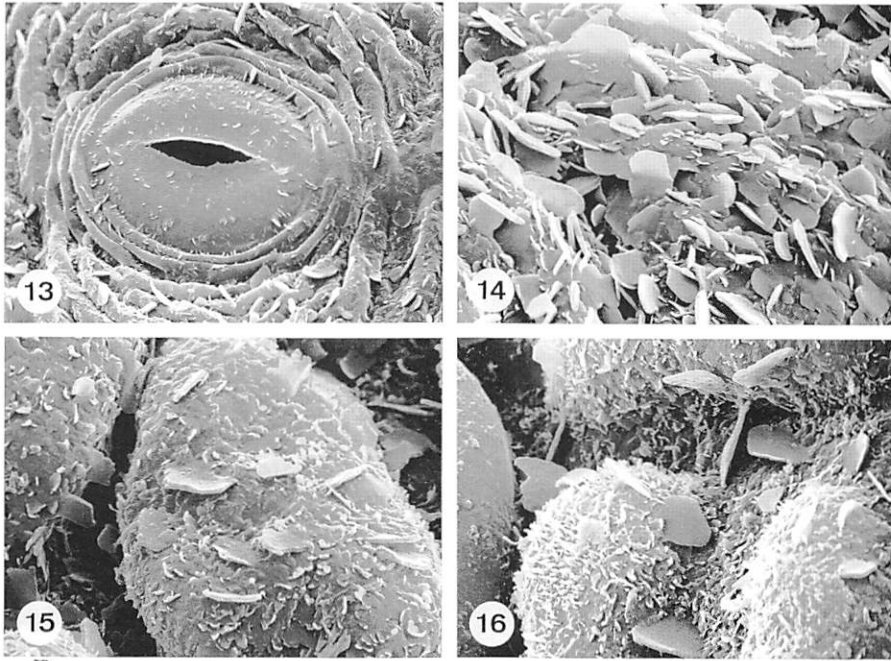


Abb. 13 - 16: Epicuticularwaxse der *Illiciales* (*Magnoliidae*) und *Trochodendrales* (*Hamamelididae*). - Abb. 13: *Illicium henryi* (*Illiciaceae*), x 1.310; Blattunterseite. - Abb. 14: *Illicium floridanum* ELLIS (*Illiciaceae*), x 2.825; Blattunterseite. - Abb. 15 - 16: *Trochodendron aralioides* SIEBOLD & ZUCC. (*Trochodendraceae*), x 2.620 / x 2.625; Blattunterseite.

### *Ceratophyllaceae* S.F.GRAY (1/6)

Die submers-aquatischen *Ceratophyllaceae* weisen keine Kristalloide auf.

*Ceratophyllum* L. (6) - *C. demersum* L. (BG BONN s.n.).

### *Nelumbonaceae* (DC.) DUMORT. (1/2)

Dicht stehende Röhrrchen, die den Röhrrchen der *Ranunculidae* (*Berberis*-Typ) entsprechen (Abb. 12).

*Nelumbo* ADANS. (2) - *N. nucifera* GAERTN. (BG BONN 01074).

### *Nymphaeaceae* SALISB. (6/69)

Keine Kristalloide.

*Nymphaea* L. (50) - *N. x doubenyana* (BG BONN s.n.); *N. gigantea* HOOK. (BG BONN 01728); *N. stellata* WILLD. var. *rosea* (BG BONN 01061).

### 5.1.7 *Rafflesiales*

Die Ordnung der *Rafflesiales* (*Hydnoraceae*, *Mitrastemonaceae*, *Rafflesiaceae*) wird von CRONQUIST (1988) nicht zu den *Magnoliidae* gestellt, sondern zu den *Rosidae*. DAHLGREN (1989) gliedert sie eng an die *Aristolochiales* (*Magnolianaes*) an. Als eigene Überordnung *Rafflesianae* wird sie von TAKHTAJAN (1987) den *Magnoliidae* angegliedert. THORNE (1992) stellt sie als *Rafflesianae* an die Seite der Überordnungen *Magnolianaes* und *Nymphaeanaes*.

#### *Rafflesiaceae* DUMORT. (9/55)

Es ließen sich keine Wachskristalloide nachweisen.

*Cytinus* L. (6) - *C. ruber* (FOURR.) KOM. (BG BONN 00696).

## 5.2 *Ranunculidae*

CRONQUIST (1988) erkennt die *Ranunculidae* (sensu TAKHTAJAN 1987) nicht als eigene Unterklasse an, vielmehr rechnet er die Ordnungen der *Ranunculales* und *Papaverales* zu den *Magnoliidae*. DAHLGREN (1989) dagegen trennt diese beiden Ordnungen klar als eigene Überordnung *Ranunculanaes* von den *Magnolianaes* und *Nymphaeanaes* ab. Auch TAKHTAJAN (1987) rechnet zu den *Ranunculidae* die *Ranunculales* und *Papaverales*. Zusätzlich führt er hier noch die Ordnungen der *Paeoniales* (*Paeoniaceae*) und *Glaucidiales* (*Glaucidiaceae*) an. THORNE (1992) hingegen zählt die von anderen Autoren zu den *Ranunculales* und *Papaverales* gerechneten Familien zur Ordnung der *Berberidales* (*Magnolianaes*), die er in die Unterordnungen *Berberidineae* und *Papaverineae* untergliedert.

### 5.2.1 *Ranunculales*

CRONQUIST (1988) faßt unter dieser Ordnung folgende acht, auch bei DAHLGREN (1989) und TAKHTAJAN (1987) genannten Familien: *Ranunculaceae* (incl. *Glaucidiaceae*, *Helleboraceae*, *Hydrastidaceae*), *Circaeasteraceae* (incl. *Kingdoniaceae*), *Berberidaceae* (incl. *Leonticaceae*, *Nandinaceae*, *Podophyllaceae*), *Sargentodoxaceae*, *Lardizabalaceae* und *Menispermaceae* zusammen. Andere von ihm angeführte Familien - *Coriariaceae* und *Sabiaceae* (incl. *Meliosmaceae*) - werden von den übrigen Autoren nicht in diesen Verwandtschaftskreis gestellt. TAKHTAJAN (1987) führt die *Hydrastidaceae* und *Nandinaceae* als eigene Familien. Die ebenfalls von DAHLGREN (1989) genannten *Glaucidiaceae* wertet TAKHTAJAN (1987) sogar als eigene Ordnung



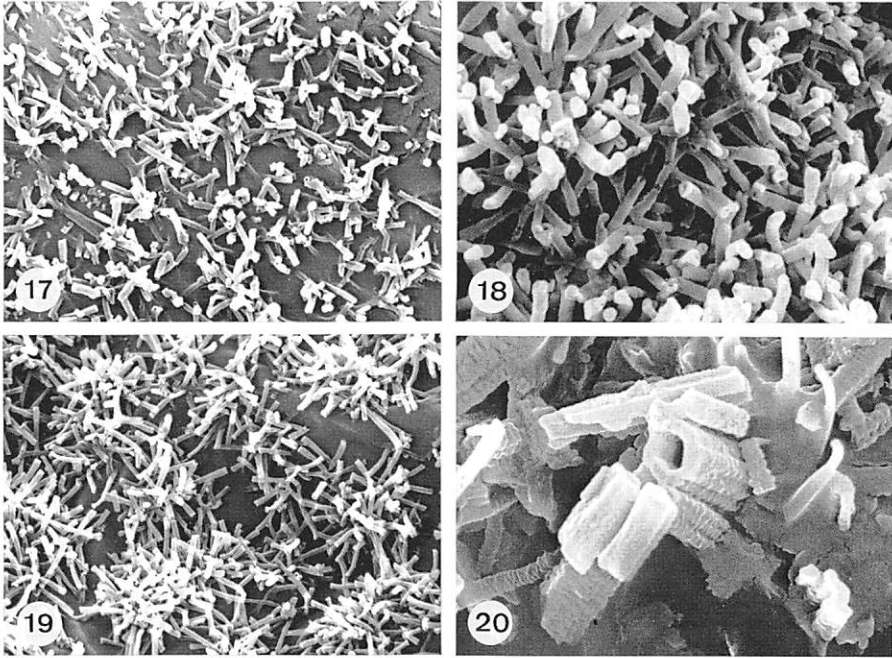


Abb. 17 - 20: Epicuticularwachse der *Ranunculidae* I - Röhrcchen (*Berberis*-Typ). - Abb. 17: *Berberis thunbergii* (*Berberidaceae*), x 5.500; Blattoberseite. - Abb. 18: *Epimedium diphyllum* MORREN & DECNE. (*Berberidaceae*), x 11.625; Blattunterseite. - Abb. 19: *Corydalis cava* (L.) SCHWEIGGER & KÖRTE (*Fumariaceae*), x 5.300; Blattoberseite. - Abb. 20: *Podophyllum peltatum* L. (*Berberidaceae*), x 18.500; Sproß.

*Glaucidiales* und zählt sie nicht mehr zu den *Ranunculales*. THORNE (1992) stellt diese Familien zur Unterordnung der *Berberidinea*.

Die Ordnung der *Ranunculales* ist weitgehend durch das Auftreten röhrenförmiger Kristalloide des *Berberis*-Typs charakterisiert.

### *Berberidaceae* JUSS. (15/650)

Mehrheitlich durch Röhrcchen des *Berberis*-Typs charakterisiert; je eine Art mit unregelmäßigen Schuppen und querverieften Stäbchen.

*Berberis* L. (500) - *B. aggregata* GUS.SCHNEID. (BG BONN 08927); *B. amurensis* RUPR. (BG B s.n.); *B. chinensis* HORTON (BG B s.n.); *B. dictyota* JEPS. (B: Twisselmann 3581); *B. gagnepainii* GUS.SCHNEID. (BG B s.n.); *B. henryana* GUS.SCHNEID. (B: Hieronymus); *B. heteropoda* SCHRENK (BG B s.n.); *B. heterophylla* JUSS. (BG B s.n.); *B. koreana* PALIB. (BG B s.n.); *B. julianae* GUS.SCHNEID. (BG B s.n.); *B. nummularia* BUNGE (BG B 157198112); *B. pruinosa* FRANCH. (BG B s.n.); *B. thunbergii* DC. (BG BONN 02774); *B. tsarongensis* STAFF (BG B s.n.); *B. verna* GUS.SCHNEID. (BG B s.n.); *B. verruculosa* HEMSL. & WILSON (BG BONN 02775); *B. wilsonae* HEMSL. (BG B s.n.). - Röhrcchen (Abb. 17).

**Caulophyllum** MICHX. (3) - *C. thalictroides* (L.) MICHX. (B). - Röhrrchen.

**Epimedium** L. (25) - *E. alpinum* L. (BG BONN 08008); *E. diphyllum* MORREN & DECNE. (BG B); *E. pinnatum* FISCH. (BG BONN 02777); *E. rubrum* MORREN (BG B s.n.); *E. spec.* (B: Togasi 1281). - Röhrrchen (Abb. 18); eine Art mit dicht stehenden, unregelmäßig gekerbten Schuppen.

**Jeffersonia** BARTON (2) - *J. diphylla* (L.) PERS. (B: Dearness); *J. dubia* BENTH. & HOOK. (B: Diels). - Röhrrchen.

**Mahonia** NUTT. (100) - *M. aquifolium* NUTT. (BG BONN 01929). - Röhrrchen.

**Nandina** THUNB. (1) - *N. domestica* THUNB. (BG BONN 00445). - Röhrrchen.

**Podophyllum** L. (2) - *P. peltatum* L. (BG BONN 02779). - Nur Fruchtoberfläche mit großen querverrieften Stäbchen, die z.T. zu großen Röhren aggregieren (Abb. 20).

### **Circaeasteraceae** HUTCH. (1/1)

Keine Kristalloide.

**Circaeaster** *agrestis* MAXIM. (B: Cooper 5957).

### **Glaucidiaceae** TAMURA (1/1)

Keine Kristalloide.

**Glaucidium** *palmatum* SIEBOLD & ZUCC. (B: Maximowicz 1861).

### **Lardizabalaceae** DECNE. (8/35)

Röhrrchen des *Berberis*-Typs.

**Akebia** DECNE. (5) - *A. quinata* DECNE. (BG BONN 02763); *A. spec.* (BG B s.n.); *A. trifoliata* (THUNB.) KOIDZ. (BG BONN s.n.). - Röhrrchen.

**Decaisnea** HOOK.f. & THOMS. (1) - *D. fargesii* FRANCH. (BG BONN 02761). - Röhrrchen.

### **Menispermaceae** JUSS. (71/450)

Überwiegend Röhrrchen des *Berberis*-Typs; nur eine Art mit kleinen glattrandigen Schuppen.

**Abuta** AUBL. (32) - *A. spec.* (B: 7572); *A. spec.* (B: Pires 661). - Keine Kristalloide.

**Albertisia** BECC. (17) - *A. spec.* (B: Junod 464). - Keine Kristalloide.

**Anomospermum** MIERS (6) - *A. chloranthum* DIELS (B: Tessmann). - Keine Kristalloide.

**Antizoma** MIERS (2) - *A. calcarifera* (D.G.BURCH) MIERS (B: Seydel 1931); *A. spec.* (B: Walter 2000). - Röhrrchen.

**Chasmanthera** HOCHST. (2) - *C. welwitschii* TROUPIN (B: Wilde 2286). - Vereinzelt kleine glattrandige Schuppen.

**Chondrodendron** RUIZ & PAV. (3) - *C. tomentosum* RUIZ & PAV. (B: Smith 288885); *C. platyphyllum* (A.ST.-HIL.) MIERS (B: Eichler). - Keine Kristalloide.

**Cissampelos** L. (20) - *C. andromorpha* DC. (B: Caazalet 5051); *C. friesiorum* DIELS (B: Fries 1635); *C. galapagensis* A.ST.-HIL. (B: Howell 9038); *C. glaberrima* A.ST.-HIL. (B: Ficbig 6341); *C. mucronata* A.RICH. (B: 261). - Röhrrchen.

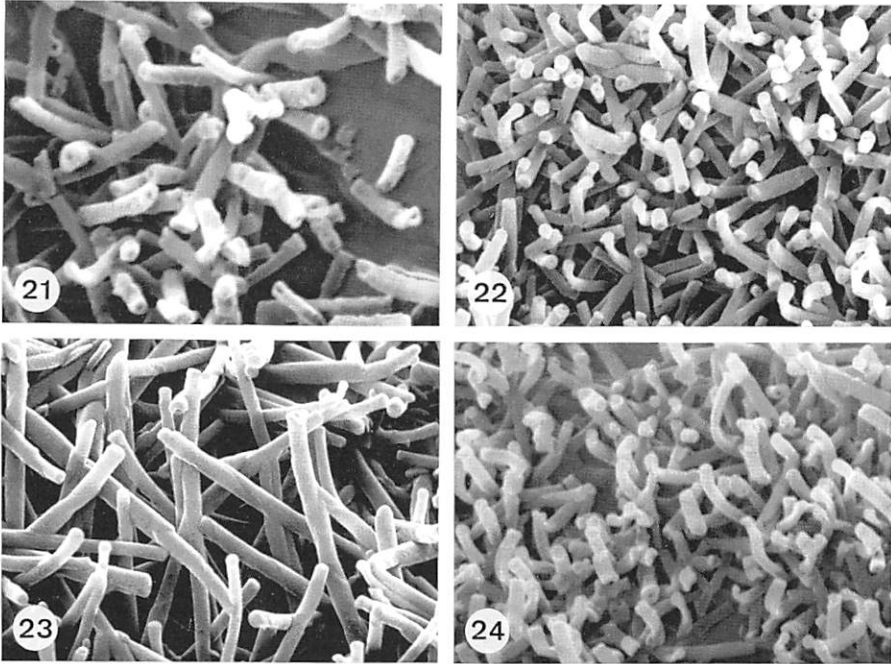


Abb. 21 - 24: Epicuticularwache der *Ranunculidae* II - Röhrrchen (*Berberis*-Typ). - Abb. 21: *Menispermum dauricum* DC. (*Menispermaceae*), x 16.050; Blattunterseite. - Abb. 22: *Semiaquilegia ecalcarata* SCHIPCZ. (*Ranunculaceae*), x 10.750; Blattunterseite. - Abb. 23: *Papaver rhoeas* L. (*Papaveraceae*), x 14.000; Frucht. - Abb. 24: *Eschscholzia californica* CHAM. (*Papaveraceae*), x 10.625; Blattunterseite.

**Cocculus** DC. (8) - *C. hirsutus* (L.) DIELS (B: Rechingher 28555); *C. pendulus* DIELS (B: Luikenga 10); *C. trilobus* DC. (B: 108048510). - Röhrrchen.

**Hypserpa** MIERS (9) - *H. spec.* (B). - Röhrrchen.

**Menispermum** L. (4) - *M. dauricum* DC. (BG BONN 02764). - Röhrrchen (Abb. 21).

**Stephania** LOUR. (30) - *S. hernandifolia* WALP. (BG BONN s.n.); *S. delavayi* DIELS (BG BONN 00595); *S. tetrandia* S.MOORE (B: Tanaka 11044); *S. venosa* SPRENG. (B). - Röhrrchen.

**Triclisia** BENTH. (10) - *T. subcordata* OLIV. (BG BONN s.n.). - Keine Kristalloide.

### *Ranunculaceae* JUSS. (59/2500)

Meist ohne Kristalloide; wenige Arten mit Röhrrchen des *Berberis*-Typs bzw. mit unregelmäßigem Schuppem, sowie quergeriefte Stäbchen.

**Aconitum** L. (300) - *A. carmichaelia* DEBEAUX (BG BONN 08161); *A. lamarckii* RCHB. (BG BONN 02747); *A. napellus* L. (BG BONN 04893); *A. vulparia* RCHB. (BG BONN 02744). - Keine Kristalloide.

**Adonis** L. (26) - *A. amurensis* REGEL & RADDE (BG BONN 06076); *A. annua* JACO. (BG BONN 09594); *A. vernalis* L. (BG BONN 02691). - Keine Kristalloide.

- Anemone** L. (144) - *A. virginiana* L. (BG BONN 02708). - Keine Kristalloide.
- Aquilegia** L. (80) - *A. chrysantha* A.GRAY (BG BONN 06658); *A. longissima* A.GRAY (BG BONN 09376); *A. vulgaris* THUNB. (BG BONN 04894). - Röhrenchen.
- Callianthemum** C.A.MEY. (14) - *C. anemonoides* ENDL. ex HEYNH. (B: Ronninger 4502). - Röhrenchen.
- Ceratocephala** MOENCH (3) - *C. falcata* (L.) PERS. (B: Fuertes 8267). - Keine Kristalloide.
- Cimicifuga** WERNISCH. (18) - *C. racemosa* NUTT. (B: Blake 9514); *C. simplex* WORMSK. (B: Karo 427). - Keine Kristalloide.
- Clematis** L. (295) - *C. orientalis* L. (BG BONN 08998); *C. recta* L. (BG B s.n.). - Unregelmäßige Schuppen.
- Delphinium** L. (320) - *D. ajacis* L. (BG B s.n.); *D. grandiflorum* L. (BG B s.n.); *D. zailii* AITCH. & HEMSL. (BG B s.n.). - Keine Kristalloide.
- Hepatica** MILL. (7) - *H. nobilis* SCHREB. (BG BONN 02712); *H. transsylvanica* FUSS (BG BONN 02716). - Keine Kristalloide.
- Pulsatilla** MILL. (38) - *P. vulgaris* MILL. (BG BONN 04899). - Keine Kristalloide.
- Ranunculus** L. (= *Batrachium* (DC.) GRAY) (592) - *R. baudotii* GODR. (B: Lomax); *R. bulbosus* L. (BG BONN 02717); *R. confusus* GREIN. & GODR. (B: Ulepitsch 1944); *R. gramineus* L. (BG BONN 02720); *R. lingua* L. (BG BONN 02721); *R. serbicus* VIS. (BG BONN 09275). - Meist ohne Kristalloide; eine Art mit Röhrenchen (*Berberis*-Typ) zwei Arten mit wenigen unregelmäßigen Schuppen; eine Art mit quergerieften Stäbchen.
- Semiaquilegia** MAKINO (1) - *S. ecalcarata* SCHIPCZ. (BG BONN 02731). - Röhrenchen (Abb. 22).
- Thalictrum** L. (330) - *T. flavum* L. (BG BONN 06665); *T. foetidum* L. (BG BONN 02693); *T. lucidum* L. (BG BONN 02695); *T. minus* L. (BG BONN 06666). - Röhrenchen.
- Trollius** L. (31) - *T. asiaticus* L. (BG BONN 02729). - Keine Kristalloide.

### 5.2.2 Papaverales

CRONQUIST (1988) und DAHLGREN (1989) zählen dazu die Familien: *Papaveraceae* (incl. *Chelidoniaceae*, *Eschscholziaceae*, *Platystemonaceae*) und *Fumariaceae* (incl. *Hypecoaceae*, *Pteridophyllaceae*). TAKHTAJAN (1987) trennt die *Hypecoaceae* als eigene Familie von den *Fumariaceae* ab. THORNE (1992) unterteilt die *Papaveraceae* in sechs Unterfamilien (*Platystemonoideae*, *Papaveroideae*, *Eschscholzioidae*, *Pteridophylloideae*, *Hypecoideae*, *Fumarioideae*). Die Ordnung ist durch das Auftreten von Röhrenchen des *Berberis*-Typ gekennzeichnet.

#### *Fumariaceae* DC. (17/530)

Röhrenchen des *Berberis*-Typs.

- Corydalis** DC. (400) - *C. cava* (L.) SCHWEIGG. & KÖRTE (BG BONN 09866); *C. lutea* (L.) DC. (BG BONN 08138); *C. ochroleuca* KOCH (BG BONN 03304). - Röhrenchen (Abb. 19).
- Dicentra** BERNHARDI (12) - *D. formosa* (ANDR.) WELP. (BG BONN 03303); *D. spectabilis* (L.) LEM. (BG BONN 03301). - Röhrenchen.
- Hypecoum** L. (18) - *H. procumbens* L. (BG BONN 03299). - Röhrenchen.

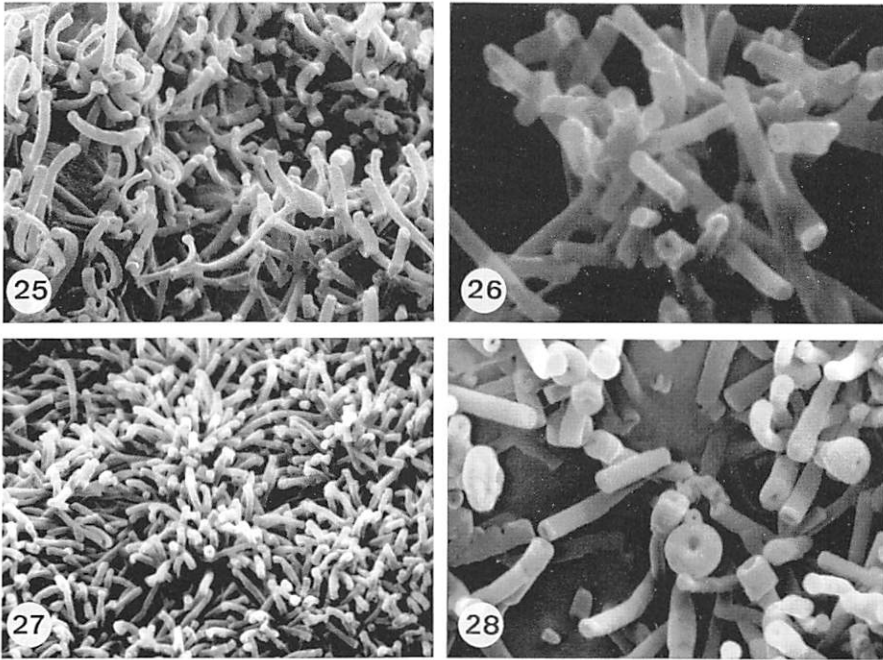


Abb. 25 - 28: Epicuticularwachse der *Hamamelididae* I - Röhren (*Berberis*-Typ). - Abb. 25: *Cercidiphyllum japonicum* SIEBOLD & ZUCC. (*Cercidiphyllaceae*), x 10.250; Blattunterseite. - Abb. 26: *Daphniphyllum humile* MAXIM. (*Daphniphyllaceae*), x 25.500; Blattunterseite. - Abb. 27: *Corylopsis spicata* SIEBOLD & ZUCC. (*Hamamelidaceae*), x 10.500; Blattunterseite. - Abb. 28: *Loropetalum chinense* OLIV. (*Hamamelidaceae*), x 14.000; Blattunterseite.

### *Papaveraceae* JUSS. (23/240)

Röhren des *Berberis*-Typs.

*Argemone* L. (33) - *A. mexicana* L. (BG BONN 03318). - Röhren.

*Eschscholzia* CHAM. (12) - *E. californica* CHAM. (BG BONN 08139). - Röhren (Abb. 24).

*Glaucium* MILL. (23) - *G. flavum* CRANTZ (BG BONN 08335). - Röhren.

*Macleaya* R.BR. (2) - *M. cordata* R.BR. (BG BONN 03309). - Röhren.

*Papaver* L. (82) - *P. atlanticum* BAILL. (BG BONN 03315); *P. sendtneri* A.KERN (BG BONN 09547); *P. rhoeas* L. (BG BONN 07921). - Röhren (Abb. 23).

### 5.3 *Hamamelididae*

Lediglich CRONQUIST (1988) und TAKHTAJAN (1987) erkennen die *Hamamelididae* als Unterklasse an. CRONQUIST rechnet dazu folgende Ordnungen: *Trochodendrales*, *Hamamelidales*, *Daphniphyllales*, *Didymelales*, *Eucommiales*, *Urticales*, *Leitneriales*, *Juglandales*, *Myricales*, *Fagales* und

*Casuarinales*. TAKHTAJAN (1987) untergliedert in *Trochodendranae* (*Trochodendrales*, *Cercidiphyllales*, *Eupteleales*), *Eucommianae* (*Eucommiales*), *Hamamelidanae* (*Hamamelidales*, *Daphniphyllales*, *Didymelales*, *Fagales*, *Casuarinales*, *Balanopales*, *Myrothamnales*, *Buxales*, *Simmondsiales*, *Betulales*) und *Juglandanae* (*Myricales*, *Rhoipteleales*, *Juglandales*). Die *Urticanae* stellt er zu den *Dilleniidae*. THORNE (1992) zählt zu den *Hamamelidales*, die er den *Rosanae* zurechnet, nur die Unterordnungen der *Trochodendrineae* und *Hamamelidineae*; *Casuarinales*, *Balanopales*, *Juglandales* und *Betulales* werden ebenfalls zu den *Rosanae* gerechnet. Ähnlich verfährt DAHLGREN (1989): einerseits sind die *Trochodendrales*, *Cercidiphyllales* und *Hamamelidales*, *Balanopales*, *Fagales*, *Juglandales*, *Myricales*, *Casuarinales*, *Buxales* den *Rosanae* untergeordnet, andererseits stehen die *Urticales* in den *Malvanae*.

### 5.3.1 *Trochodendrales*

CRONQUIST (1988), TAKHTAJAN (1987) und DAHLGREN (1989) zählen zu dieser Ordnung die *Trochodendraceae* und *Tetracentraceae*. THORNE (1992) stellt die *Trochodendraceae* (incl. *Tetracentroideae*) zusammen mit den *Eupteleaceae* und *Cercidiphyllaceae* zu den *Trochodendrineae*. Die *Eucommiaceae*, die er noch 1981 den *Hamamelidales* zurechnete, platziert er in seinem neuesten System (1992) in die *Cornales*.

#### *Tetracentraceae* TIEGH. (1/1)

Blattoberseite mit unregelmäßigen Schuppen.

*Tetracentron sinense* OLIV. (Material Barthlott).

#### *Trochodendraceae* PRANTL. (1/1)

Unterschiedlich große, unregelmäßige Schuppen, z.T. parallel orientiert. Es sind ähnliche Wachskristalloide, wie sie bei den *Illiciaceae* und *Schisandraceae* zu finden sind (Abb. 15 - 16).

*Trochodendron aralioides* SIEBOLD & ZUCC. (BG BONN 02670).

### 5.3.2 *Hamamelidales*

CRONQUIST (1988) zählt hierzu folgende Familien: *Cercidiphyllaceae*, *Eupteleaceae*, *Platanaceae*, *Hamamelidaceae* (incl. *Altingiaceae*, *Rhodoleiaceae*) und *Myrothamnaceae*. TAKHTAJAN (1987) trennt einige Familien (*Cercidiphyllaceae*, *Eupteleaceae* und *Myrothamnaceae*) als eigene Ordnungen

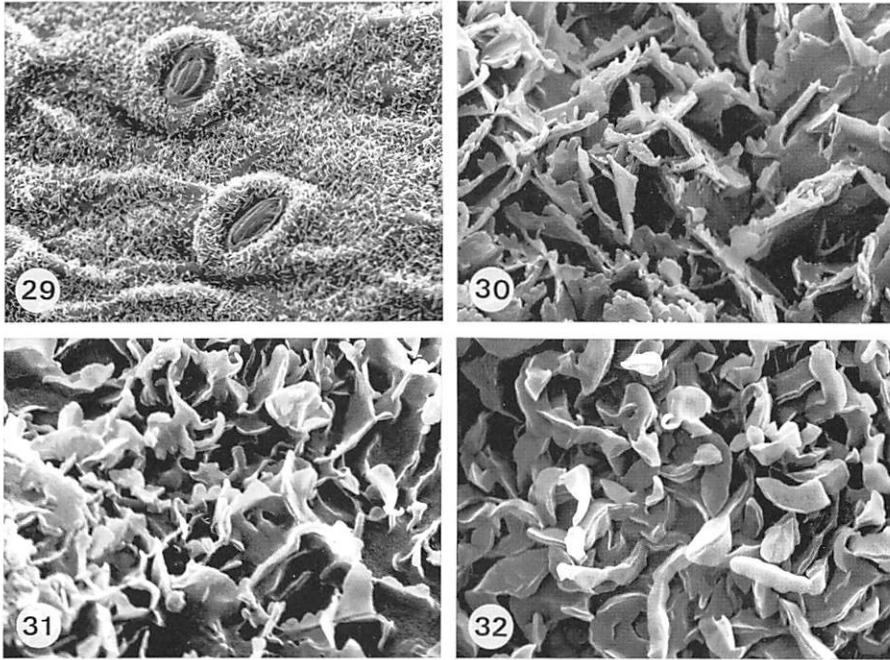


Abb. 29 - 32: Epicuticularwaxse der Hamamelididae II - Schuppen. - Abb. 29: *Quercus robur* L. (Fagaceae), x 775; Blattunterseite. - Abb. 30: *Quercus glauca* THUNB. (Fagaceae), x 5.500; Blattunterseite. - Abb. 31: *Fagus engleriana* SEEMEN (Fagaceae), x 4.800; Blattunterseite. - Abb. 32: *Alnus jorullensis* BENTH. (Betulaceae), x 7.000; Blattunterseite.

ab. Bei DAHLGREN (1989) sind die *Cercidiphyllaceae* und *Eupteleaceae* als *Cercidiphyllales* von den *Hamamelidales* abgegliedert. THORNE (1992) faßt die *Platanaceae* und *Hamamelidaceae* (incl. *Rhodoleioideae*, *Exbucklandioideae*, *Altingioideae*) als *Hamamelidaceae* zusammen; *Cercidiphyllaceae* und *Eupteleaceae* (beide Unterordnung *Trochodendrineae*), sowie *Myrothamnaceae* (*Bruniales* / *Rosanae*) sind ausgeklammert.

#### *Cercidiphyllaceae* ENGL. (1/2)

Nur eine Art (*Cercidiphyllum japonicum*) mit Röhrrchen, die den Röhrrchen der *Ranunculidae* (*Berberis*-Typ) gleichen (Abb. 25).

*Cercidiphyllum* SIEBOLD & ZUCC. (2) - *C. japonicum* SIEBOLD & ZUCC. (BG BONN 02755); *C. magnificum* (NAKAI) NAKAI (BG BONN 01988).

**Eupteleaceae** HARMS (1/2)

Keine Kristalloide.

**Euptelea** SIEBOLD & ZUCC. (2) - *E. pleiosperma* HOOK. & THOMSON (BG BONN 02685).

**Hamamelidaceae** R.Br. (30/100)

Meist keine Kristalloide. Zwei Arten mit Röhrenchen, die den Röhrenchen der *Ranunculidae* ähneln (*Berberis*-Typ); zwei Arten mit glattrandigen Schuppen.

**Corylopsis** SIEBOLD & ZUCC. (20) - *C. spicata* SIEBOLD & ZUCC. (BG BONN s.n.); *C. veitchiana* BEAN (BG BONN 02760); *C. willmottiae* REHDER & WILSON (BG BONN 00109). - Röhrenchen (Abb. 27).

**Fothergilla** MURRAY (2) - *F. monticola* ASHE (BG BONN 02756). - Keine Kristalloide.

**Hamamelis** L. (5) - *H. japonica* SIEBOLD & ZUCC. (BG BONN 06062); *H. vernalis* SARG. (BG BONN 02758). - Vereinzelte bzw. dicht stehende, glattrandige Schuppen (Abb. 29).

**Liquidambar** L. (5) - *L. styraciflua* L. (BG BONN 02006). - Keine Kristalloide.

**Loropetalum** R.Br. (3) - *L. chinense* OLIV. (BG BONN 00565). - Röhrenchen (Abb. 28).

**Parrotia** C.A.MEY. (1) - *P. persica* (DC.) C.A.MEY. (BG BONN 00645). - Keine Kristalloide.

**Sycopsis** OLIV. (3) - *S. sinensis* OLIV. (BG BONN 02750). - Keine Kristalloide.

**Myrothamnaceae** NIED. (1/2)

Wenige, kleine unregelmäßige Schuppen.

**Myrothamnus** WELW. (2) - *M. flabellifolia* WELW. (BG BONN 00605); *M. moschata* BAILL. (BG BONN s.n.).

**Platanaceae** DUMORT. (1/8)

Keine Kristalloide.

**Platanus** L. (8) - *P. x acerifolia* (AITON) WILLD. (B: Groß); *P. orientalis* L. (BG BONN 01970).

**5.3.3 Daphniphyllales**

CRONQUIST (1988) und TAKHTAJAN (1987) führen die *Daphniphyllaceae* als eigene Ordnung. Davon abweichend stellt THORNE (1992) die Familie zusammen mit den *Balanopaceae*, *Buxaceae* und *Didymelaeaceae* zur Ordnung *Balanopales* (= *Buxales*). DAHLGREN (1989) plaziert ebenfalls die *Daphniphyllaceae* in den Verwandtschaftskreis der *Rosanae* (Ordnung *Buxales*).

**Daphniphyllaceae** MÜLL. ARG. (1/10)

Röhrenchen, die denen der *Ranunculidae* (*Berberis*-Typ) ähneln (Abb. 26).



*Daphniphyllum* BLUME (10) - *D. macropodum* MIQ. (BG BONN 02689); *D. humile* MAXIM. (BG BONN 00515).

### 5.3.4 *Eucommiales*

Zu dieser Ordnung innerhalb der *Hamamelididae* rechnen CRONQUIST (1988) und TAKHTAJAN (1987) nur die Familie der *Eucommiaceae*. DAHLGREN (1989) und THORNE (1992) hingegen stellen die *Eucommiaceae* zur Überordnung der *Cornanae*. Bei DAHLGREN steht sie im Range einer Ordnung *Eucommiales*; bei THORNE ist sie den *Cornales* zugerechnet.

#### *Eucommiaceae* ENGL. (1/1)

Keine Kristalloide.

*Eucommia ulmoides* OLIV. (BG BONN 08764).

### 5.3.5 *Urticales*

Zur Ordnung *Urticales* zählen nach CRONQUIST (1988) und DAHLGREN (1989) folgende sechs Familien: *Barbeyaceae*, *Ulmaceae* (incl. *Celtidaceae*), *Cannabaceae*, *Moraceae*, *Cecropiaceae*, *Urticaceae*; zusätzlich rechnet CRONQUIST die *Physenaceae* hinzu. TAKHTAJAN (1987) klammert lediglich die *Barbeyaceae* und *Physenaceae* aus. Erstere bilden eine eigene Ordnung *Barbeyales* und verbleiben bei den *Urticanae*; zweitere Familie zählt er zu den *Sapindales* (*Rutanae*). THORNE (1992) faßt unter dieser Ordnung sämtliche Familien, die auch CRONQUIST (1988) auflistet, außer den ungewiß platzierten *Physenaceae* und *Barbeyaceae*. Wesentlich ist, daß THORNE (1992) und DAHLGREN (1989) die *Urticales* in den Verwandtschaftskreis der *Malvanae* stellen.

#### *Cannabaceae* (*Cannabidaceae*) ENDL. (2/3)

Keine Kristalloide.

*Humulus* L. (2) - *H. lupulus* L. (BG BONN 03732); *H. scandens* MORREN (BG BONN 03729).

#### *Cecropiaceae* C.C.BERG (6/180)

Keine Kristalloide.

*Cecropia* LOEFL. (80) - *C. adenopus* MART. (BG BONN 05024); *C. spec.* (BG B s.n.).  
*Coussapoa* AUBL. (30) - *C. dealbata* ANDRE (BG B s.n.).

**Moraceae** LINDL. (37/1100)

Meist ohne Kristalloide; *Ficus* vereinzelt mit glattrandigen Schuppen.

***Broussonetia*** L. HER. ex VENT. (8) - *B. papyrifera* (L.) VENT. (BG BONN 03651). - Keine Kristalloide.

***Castilla*** CERV. (3) - *C. elastica* CERV. (BG B s.n.). - Keine Kristalloide.

***Dorstenia*** L. (105) - *D. ceratosanthes* LODD. (BG BONN 11108); *D. dracaena* L. (BG BONN s.n.); *D. indica* WALL (BG BONN 11109); *D. spec.* (BG B 003127483). - Keine Kristalloide.

***Ficus*** L. (750) - *F. aspera* HORTON (BG B s.n.); *F. buxifolia* WILDE (BG B s.n.); *F. petersii* WARB. (BG B s.n.); *F. religiosa* L. (BG B s.n.); *F. schlechteri* WARB. (BG B s.n.); *F. superba* MIQ. (BG B s.n.). - Vier Arten mit verstreut stehenden, kleinen, glattrandigen Schuppen.

***Morus*** L. (15) - *M. bombycis* KOIDZ. (BG BONN s.n.). - Keine Kristalloide.

**Ulmaceae** MIRBEL (18/150)

Meist keine Kristalloide; drei Arten mit glattrandigen Schuppen.

***Celtis*** L. (100) - *C. australis* L. (BG BONN 11766); *C. bungeana* BLUME (BG BONN s.n.); *C. douglasii* PLANCH. (BG BONN s.n.); *C. laevigata* WILLD. (BG B: 025-04-86-10); *C. sinensis* PERS. var. *japonica* PERS. (BG BONN 01434); *C. tenuifolia* NUTT. (BG BONN s.n.); *C. tournefortii* LAM. (BG B s.n.). - Keine Kristalloide.

***Chaetachme*** PLANCH. (4) - *C. aristata* PLANCH. (B: Hougnon). - Vereinzelt kleine, glattrandige Schuppen.

***Parasponia*** MIQ. (5) - *P. andersoni* PLANCH. (B: Degener 32190). - Keine Kristalloide.

***Planera*** J.F.GMEL. (1) - *P. aquatica* J.F.GMEL. (BG BONN s.n.). - Z.T. liegende, glattrandige Schuppen.

***Pteroceltis*** MAXIM. (1) - *P. tatarinowii* MAXIM. (B: Chiao 3085). - Keine Kristalloide.

***Ulmus*** L. (30) - *U. crassifolia* NUTT. (BG BONN s.n.); *U. glaucescens* FRANCHETTI (B: Arnold Arboretum Harvard Univ.); *U. rubra* MÜHLENB. (BG B 150-40-80-13). - Keine Kristalloide.

***Zelkova*** SPACH. (5) - *Z. abelica* (LAM.) BOISSEV. (BG BONN 03724); *Z. serrata* (THUNB.) MAK. (BG BONN 01305). - Eine Art mit glattrandigen Schuppen.

**Urticaceae** JUSS. (45/1000)

Keine Kristalloide.

***Boehmeria*** JACQ. (80) - *B. biloba* WEBB (B: Takenouchi); *B. cylindrica* (L.) WILLD. (B: Klein 1197); *B. japonica* MIQ. (B: Takenouchi 9370); *B. nivea* (L.) GAUDICH. (BG BONN 03725).

***Elatostema*** J.R.FORST. & G.FORST. (300) - *E. hookeriana* WEDD. (B: Bunnemeyer 9844); *E. integrifolia* (DON) WEDD. (B: Chew); *E. panayense* MERR. (B: Edano 46019).

***Gesnouinia*** GAUDICH. (2) - *G. arborea* GAUDICH. (BG B s.n.).

***Pilea*** LINDL. (250) - *P. crassifolia* BLUME (BG BONN s.n.); *P. grandifolia* BLUME (BG BONN s.n.); *P. nummulariifolia* (SW.) WEDD. (BG B s.n.); *P. pubescens* LIEBM. (BG B s.n.); *P. spruceana* WEDD. (BG B s.n.).

***Procris*** JUSS. (20) - *P. frutescens* BLUME (BG B s.n.).

***Urera*** GAUDICH. (35) - *U. baccifera* GAUDICH. & WEDD. var. *angustifolia* WEDD. (BG B s.n.).

***Urtica*** L. (30) - *U. pilulifera* L. (BG BONN 00047).

### 5.3.6 Juglandales

Bei CRONQUIST (1988) umfaßen die *Juglandales* die Familien der *Juglandaceae* und *Rhoipteleaceae*. TAKHTAJAN (1987) bildet jeweils aus beiden Familien eigene Ordnungen, die wie bei CRONQUIST den *Hamamelididae* angehören. Dem Verwandtschaftskreis der *Rosanae* untergeordnet sind die *Juglandales* (*Juglandaceae*, *Rhoipteleaceae*) bei DAHLGREN (1989). THORNE (1992) zählt außer diesen beiden Familien auch die *Myricaceae* zur Ordnung der *Juglandales* (*Rosanae*).

#### *Juglandaceae* A.RICH. ex KUNTH (8/60)

Meist keine Kristalloide, nur *Platycarya strobilacea* zeigt vereinzelt Schuppen.

*Carya* NUTT. (14) - *C. ovata* (MILL.) K.KOCH (BG BONN 01895); *C. tomentosa* (POIR.) NUTT. (BG BONN 01898). - Keine Kristalloide.

*Juglans* L. (21) - *J. microcarpa* BERLAND. (BG BONN 03723); *J. regia* L. (BG BONN 08774). - Keine Kristalloide.

*Platycarya* KUNTH (6) - *P. strobilacea* SIEBOLD & ZUCC. (BG BONN 12057). - Vereinzelt kleine glattrandige Schuppen.

### 5.3.7 Myricales

Zur Ordnung der *Myricales* gehört nach CRONQUIST (1988) und TAKHTAJAN (1987) nur die Familie der *Myricaceae*, die beide Autoren den *Hamamelididae* - bzw. im System TAKHTAJANS auch noch den *Juglandanae* - zuordnen. Ebenfalls als eigene Ordnung *Myricales* wird sie bei DAHLGREN (1989) geführt. THORNE (1992) stellt die *Myricaceae* in die Ordnung *Juglandales*.

#### *Myricaceae* BLUME (3/45)

Meist ohne Kristalloide; eine Art mit unregelmäßigen bis bandförmig verlängerten, z.T. glattrandigen Schuppen.

*Myrica* L. (62) - *M. gale* L. (BG BONN 04926); *M. integerrima* ROTHM. (B: Rothmaler 15671); *M. kilimandscharica* ENGL. var. *macrophylla* ENGL. (B: Schlieben 9603); *M. parviflora* BENTH. (B: Asplund 17987); *M. quercifolia* L. (B: Bayliss 2359).

### 5.3.8 Fagales

Zu Ordnung der *Fagales* rechnet CRONQUIST (1988) vier Familien: *Balanopaceae*, *Fagaceae*, *Nothofagaceae* und *Betulaceae* (incl. *Carpinaceae*, *Corylaceae*). TAKHTAJAN (1987) trennt die *Balanopaceae* und *Betulaceae* als eigene Ordnungen ab. Zudem belässt er die Gattung *Nothofagus* in den

*Fagaceae* und führt sie nicht als eigene Familie. DAHLGREN (1989) rechnet zu den *Fagales* noch die *Corylaceae* als eigene Familie hinzu; klammert aber ebenso wie THORNE (1992) die *Balanopaceae* als eigene Ordnung aus. THORNE (1992) faßt unter den *Fagales* die *Fagaceae*, *Nothofagaceae* und *Betulaceae* zusammen, die er wie DAHLGREN zu den *Rosanae* stellt.

### *Betulaceae* S.F.GRAY (6/150)

Meist keine Kristalloide; sonst unregelmäßige oder bandförmige Schuppen.

*Alnus* MILL. (35) - *A. glutinosa* (L.) GAERTN. (BG BONN 01314); *A. jorullensis* BENTH. (BG BONN 04334). - Eine Art mit nicht orientierten, bandförmigen Schuppen (Abb. 32).

*Betula* L. (52) - *B. ermannii* CHAM. (BG B 193-05-84-10); *B. microphylla* BUNGE (BG B s.n.); *B. nana* L. (BG BONN 03721); *B. nigra* L. (BG BONN 01420); *B. populifolia* AITON (BG B 304-01-83-10); *B. tienschanica* D.DON (BG B s.n.). - Zwei Arten mit unregelmäßigen Schuppen.

*Carpinus* L. (35) - *C. betulus* L. (BG B s.n.); *C. caroliniana* WALTER (BG BONN 01430); *C. fargesii* C.K.SCHNEID. (BG B s.n.); *C. japonica* BLUME (BG B s.n.); *C. spec.* (BG B s.n.). - Keine Kristalloide.

*Corylus* L. (15) - *C. americana* MARSH (BG B s.n.); *C. colurna* L. (BG B s.n.); *C. iberica* WITTM. (BG B 195-30-89-90); *C. jacquemontii* DECNE. (BG B 291-01-84-10); *C. maxima* MILL. (BG BONN 10994); *C. sieboldiana* BLUME (BG BONN 10995). - Zwei Arten mit wenigen kleinen Schuppen.

### *Fagaceae* DUMORT. (8/750)

Unregelmäßig gefranste Schuppen, mit geringer Tendenz zur Rosettenbildung.

*Castanea* MILL. (10) - *C. alnifolia* NUTT. (B: Moldenke 1099); *C. crenata* SIEBOLD & ZUCC. (B: Mizushima 1059); *C. pumila* (L.) MILL. (BG B s.n.). - Eine Art mit wenigen unregelmäßigen Schuppen.

*Castanopsis* SPACH (110) - *C. indica* DC. (B: Poilane 25076); *C. megacarpa* GAMBLE (B: Amin 1032); *C. piriformis* A.CAMUS (B: Poilane); *C. tungurru* DC. (B). - Zwei Arten mit erodierten Schuppen.

*Fagus* L. (10) - *F. crenata* BLUME (BG BONN 01950); *F. engleriana* SEEMEN (BG BONN 01294); *F. orientalis* LIPSKY (B: Mattfeld 3479). - Zwei Arten mit dicht stehenden, z.T. vernetzten unregelmäßigen Schuppen (Abb. 31).

*Lithocarpus* BLUME (100) - *L. rhizalensis* REHDER (B: Clemens 45663); *L. spec.* (B: Clemens 8234). - Eine Art mit unregelmäßig gelappten Schuppen, die z.T. miteinander vernetzten und geringe Tendenz zur Rosettenbildung aufweisen.

*Quercus* L. (450) - *Q. acutissima* CARRUTH. (BG BONN s.n.); *Q. aliena* BLUME (B: Takenouchi); *Q. alnifolia* POECH (BG BONN 00547); *Q. bambusaefolia* HANCE (B: Poilane); *Q. castaneifolia* COSS. (BG BONN s.n.); *Q. gilva* BLUME (B: Takenouchi); *Q. frainetto* TEN. (BG BONN 11001); *Q. glandulifera* BLUME (B: Bornmüller); *Q. glauca* THUNB. (BG BONN 00322); *Q. grisea* LIEBM. (B: Fisher 49195); *Q. hispanica* LAM. (B: Ullepitsch); *Q. heterophylla* MICHX. (BG BONN s.n.); *Q. hypoleuca* ENGELM. (B: Clark 4899); *Q. ilex* L. (BG BONN 08352); *Q. imbricata* MICHX. (BG B s.n.); *Q. lusitana* LAM. (B: Hentze); *Q. macrocarpa* MICHX. (BG BONN 01883); *Q. macranthera* FISCH. & B.MEY. (BG B s.n.); *Q. hartwissiana* STEVEN (BG B s.n.); *Q. petraea* LIEBL. (BG BONN 08765); *Q. phillyraeoides* A.GRAY (BG BONN 01885);

*Q. phellos* L. (BG BONN 01424); *Q. prinus* L. (BG BONN 01422); *Q. pubescens* WILLD. (BG BONN 01886); *Q. robur* L. (BG BONN 01887); *Q. rubra* L. (BG BONN 01893). - Überwiegend dichte Bestände (besonders im Bereich der Stomata) von unregelmäßigen bis gefransten, z.T. vernetzten Schuppen (Abb. 29 - 30).

### *Nothofagaceae* BLUME (1/35)

Zwei Arten mit unregelmäßigen Schuppen.

*Nothofagus* BLUME (35) - *N. betuloides* BLUME (B: Magens 65b); *N. dombeyi* BLUME (B: Walter 477); *N. glauca* KRASSER (B: Sparre 438).

### 5.3.9 *Casuarinales*

Bei CRONQUIST (1988), TAKHTAJAN (1987), DAHLGREN (1989) und THORNE (1992) besteht diese Ordnung nur aus der Familie der *Casuarinaceae*. Plazieren die beiden erstgenannten Autoren die *Casuarinales* in die *Hamamelididae*, so stellen DAHLGREN und THORNE diese Ordnung in den Verwandtschaftskreis der *Rosanae*.

### *Casuarinaceae* R.BR. (4/96)

Unregelmäßige Schuppen.

*Casuarina* L. (17) - *C. glauca* SIEBOLD (B: Dietrich); *C. equisetifolia* L. (BG BONN 00489).

## 6. Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae*

Der Ergebnisteil bestätigt zunächst, daß auch in den hier untersuchten Gruppen der Angiospermen sowohl die Mikromorphologie, als auch die Chemie der epicuticularen Wachse von systematischer Bedeutung sind. Im folgenden werden die Ergebnisse systematisch zusammenfassend, auf Unterklassen- und Ordnungsebene für die *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae* (sensu CRONQUIST 1988) behandelt.

### 6.1 *Magnoliidae*

Die von angelsächsischen Autoren oft als "ranalian complex" bezeichnete Unterklasse der *Magnoliidae* (sensu CRONQUIST 1988) zeichnet sich durch den Besitz von Benzylisocholin-Alkaloiden aus (GOTTLIEB et al. 1989). Aufgrund ihrer holzigen Vertreter sowie ihrer großen, spiraligen und als primitiv erachteten Blüten (z.B. *Magnolia*) wurden die Magnoliiden lange Zeit als die ursprünglichste Angiospermen-Gruppe angesehen. Heute stellt man sie u.a. wegen ihren kleinen Blüten (z.B. *Piper*) (FRIIS & ENDRESS 1990), die den fossilen Funden am ähnlichsten sind, an die Basis der Angiospermen. Dies wird auch durch die rbcL-Sequenzanalysen von CHASE et al. (1993) bestätigt. Die *Magnoliidae* (sensu TAKHTAJAN 1987) differieren u.a. durch den Besitz monosulcater Pollen (DOYLE & HOTTON 1991, DOYLE & DONOGHUE 1986) und ätherisches Öl führender Idioblasten von den *Ranunculidae* (tricolpate Pollen, keine Ölzellen).

Für die Mehrheit der *Magnoliidae* (sensu TAKHTAJAN 1987) sind quergeriefte Stäbchen des *Aristolochia*-Typs charakteristisch. Die Unterklasse erscheint somit einheitlich und weist wachsmikromorphologische Beziehungen zu wenigen Monokotylen (*Butomaceae*, *Philesiaceae*: FRÖLICH & BARTHLOTT 1988) auf. Diese engeren verwandtschaftlichen Bindungen der *Magnoliidae* zu den *Monocotyledoneae* (HUBER 1977, 1991; KUBITZKI & GOTTLIEB 1984, DAHLGREN & CLIFFORD 1981) werden auch durch andere Merkmale bestätigt, z.B. rbcL-Sequenzanalyse (CHASE et al. 1993). Der Nachweis von *Aristolochia*-Wachsen bei den *Paeoniaceae* (DITSCH & BARTHLOTT 1994) wurde als stringenter Hinweis zur Ausgliederung dieser Familie aus den *Dilleniidae* und Einordnung, im Range einer Ordnung, in die *Magnoliidae* ge-

wertet. Die *Winteraceae* (Röhrchen vom *Berberis*-Typ), *Nelumbonaceae* (Röhrchen vom *Berberis*-Typ), *Nymphaeaceae* (keine Kristalloide), *Piperaceae* (keine Kristalloide) und besonders die *Illiciales* (kleinere dünnere und größere dickere Schuppen) weisen in Bezug auf das hier untersuchte wachsmikromorphologische Merkmal keine Beziehung zu den Kerngruppen der *Magnoliidae* auf. Es wird vielmehr vorgeschlagen, die *Nelumbonaceae*, wie auch die *Winteraceae*, im Range je einer Ordnung den *Ranunculidae* einzugliedern (BARTHLOTT 1993). Weiterhin interpretieren die Autoren die gleichartige Wachsausstattung der *Illiciales* und der *Trochodendrales* als Hinweis auf eine engere verwandtschaftliche Beziehung zueinander.

### *Magnoliales*

Bezüglich der Kristalloidenausstattung sind Vertreter der Ordnung *Magnoliales* (sensu CRONQUIST 1988) durch die für die Unterklasse der *Magnoliidae* typischen, querverriefen Stäbchen des *Aristolochia*-Typs (*Magnoliaceae*, *Annonaceae*) charakterisiert. Die übrigen Familien zeigen die im gesamten Angiospermen-System vorkommenden und systematisch wenig signifikanten Wachsschuppen. Eine Aufspaltung der durch Siebröhren-Plastiden des P-Typs (BEHNKE 1988, BEHNKE & BARTHLOTT 1983) gekennzeichneten *Magnoliales* (sensu CRONQUIST 1988) in *Magnoliales* s.str. und *Annonales* (sensu DAHLGREN 1989) läßt sich durch die Wachdaten weder befürworten noch widerlegen. Zu der ungewissen Position der *Austrobaileyaceae* (CRONQUIST 1988, ENDRESS 1980, 1993) innerhalb der *Magnoliales* oder *Laurales* kann aufgrund der Wachsmikromorphologie (Schuppen) keine Aussage getroffen werden. BEHNKE (1971, 1986, 1988) und QUI et al. (1993; rbcL-Sequenzanalyse) plazieren sie in die Nähe der *Illiciaceae* und *Chloranthaceae*.

Auch für die in den *Magnoliales* (sensu CRONQUIST 1988, LAMMERS et al. 1986, CARLQUIST 1990) unsicher plazierten *Lactoridaceae* geben die Wachdaten keinen sicheren Hinweis zur systematischen Eingliederung. TAKHTAJAN (1987) weist auf die Verwandtschaft mit den *Chloranthaceae* hin. Wegen ihrer Holzanatomie (CARLQUIST 1990) und Morphologie der Stipeln (WEBERLING 1970) werden auch Affinitäten zu den *Piperaceae* und *Saururaceae* diskutiert. CHASE et al. (1993) sehen aufgrund der rbcL-Sequenzanalyse eine Verwandtschaft zu den *Aristolochiaceae*, *Saururaceae* und *Piperaceae*, die zusammen mit den *Nymphaeales* (außer *Nelumbo*) sowie den *Amborellaceae*, *Schisandraceae*, *Illiciaceae*, *Austrobaileyaceae* und *Chloranthaceae* die Gruppe der "palaeoherbs" bilden.

Die bei CRONQUIST (1988) unter den *Magnoliales* aufgelistete Familie der *Winteraceae* zeigt röhrenförmige Wachskristalloide, die dem *Berberis*-Typ entsprechen. Dieser Kristalloid-Typ, der sich sonst nur bei den *Ranunculidae* findet, deutet durchaus auf eine engere Verwandtschaft zu dieser Unterklasse

hin. Aufgrund der Wachsdaten kann eine Eingliederung der *Winteraceae* in die *Ranunculidae* im Range einer Ordnung befürwortet werden (vgl. BARTHOLOTT 1993). CHASE et al. (1993) zählen die *Winteraceae* weiterhin zu den *Magnoliales*.

### *Laurales*

Die größte Familie der *Laurales* (sensu CRONQUIST 1988), die *Lauraceae* sowie die *Calycanthaceae* und *Atherospermataceae* sind durch Wachskristalloide des *Aristolochia*-Typs gekennzeichnet. Die übrigen untersuchten Familien der *Laurales* (*Amborellaceae*, *Monimiaceae*, *Hernandiaceae*, *Gomortegaceae*, *Trimeniaceae*) bilden keine oder schuppenförmige Wachskristalloide aus. Die differentialdiagnostischen Merkmale der *Laurales* zu den *Magnoliales* fallen nur gering aus: z.B. Reduktion auf eine Samenanlage, kleine Blüten, serologisch unterschiedliche Reserveprotein-Strukturen (FAIRBROTHERS & PETERSEN 1983). Die Wachsdaten deuten ebenso wie die rbcL-Sequenzanalyse (CHASE et al.) auf eine engere Verwandtschaft beider Ordnungen hin.

### *Piperales* und *Nymphaeales*

Die Familien der *Piperales* (sensu CRONQUIST 1988: *Piperaceae*, *Saururaceae* und *Chloranthaceae*) weisen keine Wachskristalloide auf. Somit kann hier, bezüglich dieses Merkmals keine systematische Aussage gemacht werden. Sequenzanalysen des Plastiden-Gens rbcL (CHASE et al. 1993) ergaben, daß die *Piperales* zusammen mit den *Aristolochiaceae*, *Lactoridaceae* und *Nymphaeales* (außer *Nelumbo*), *Illiciales*, *Amborellaceae* und *Austrobaileya-ceae* eine Gruppe bilden, die als "palaeoherbs" bezeichnet werden.

Die *Nymphaeales* (sensu CRONQUIST 1988) weisen eine unterschiedliche Wachsmikromorphologie auf: während die *Nymphaeaceae* keine Wachskristalloide zeigen, ist *Nelumbo* durch dicht stehende Röhren des *Berberis*-Typs charakterisiert. Diese Wachsdaten würden für einen engeren Anschluß der *Nelumbonaceae* - im Range einer eigenständigen Ordnung - an die *Ranunculidae* und damit Abtrennung von den *Magnoliidae* sprechen (BARTHOLOTT 1993). Die häufig im Range einer Überordnung (THORNE 1992) geführten, den *Magnolianaes* oder *Rosanaes* gleichwertig gegenüber gestellten *Nymphaeales* (*Nymphaeaceae*, *Cabombaceae*; außer *Ceratophyllaceae*) werden bei CHASE et al. (1993) in engster Relation zu den *Magnoliales* gewertet. *Nelumbo* wird aufgrund der rbcL-Sequenzanalyse von CHASE et al. (1993) als Schwestergruppe der *Platanaceae* gehandelt und zu den ursprünglichen Gruppen der *Hamamelididae* gestellt. Die *Ceratophyllaceae* werden bei LES (1988) und LES et al. (1991) als die ursprünglichsten Angiospermen angesehen. Dies bestätigen auch



die Untersuchungen von CHASE et al. (1993). Sie werden bei diesen als einzige Familie den gesamten anderen Angiospermen gegenübergestellt.

### *Aristolochiales*

Die nur aus der Familie der *Aristolochiaceae* bestehende Ordnung *Aristolochiales* (sensu CRONQUIST 1988) ist durch den nach ihr benannten *Aristolochia*-Typ (quergeriefte Wachsstäbchen) charakterisiert. Das Auftreten der *Aristolochia*-Wachse unterstreicht die enge Anbindung der Familie bzw. Ordnung an die *Magnoliales* (z.B. *Annonaceae*), wie dies auch SAUER & EHRENDORFER (1984), MORAWETZ (1984, 1986, 1988) und LEINS & ERBAR (1985) sehen. CHASE et al. (1993) bewerten die *Aristolochiaceae* als Mitglied der "palaeoherbs" (siehe *Piperales*).

### *Illiciales*

Die Familien *Illiciaceae* und *Schisandraceae* sind durch dimorphe (kleine dünne und große dicke) Wachsschuppen charakterisiert. Sie weisen damit keinerlei Ähnlichkeit mit den *Magnoliidae* auf und erinnern stark an *Trochodendron aralioides* (*Trochodendraceae*). Beide Familien werden als eigene Ordnung sowohl von DAHLGREN (1989), als auch von CRONQUIST (1988) zu den *Magnolianaes* bzw. *Magnoliidae* gestellt. Die Wachsmikromorphologie spricht jedoch deutlich für einen Ausschluß aus den *Magnoliidae* und unterstützt z.B. die Auffassung von HUBER (1982, 1991), der die *Trochodendraceae*, *Illiciaceae* und *Schisandraceae* zur Ordnung *Illiciales* zusammenfaßt. Die tricolpaten Pollen der *Illiciales*, die für eine Abtrennung von den monosulcaten *Magnoliidae* sprechen würden, werden bei CHASE et al. (1993) als konvergente Entwicklung interpretiert. Die rbcL-Sequenzanalyse der *Illiciales* klassifiziert sie als "palaeoherbs" und bringt sie in die Nähe der *Nymphaeales* (sensu CRONQUIST 1988, excl. *Nelumbo*, excl. *Ceratophyllaceae*) und *Piperales*.

### *Rafflesiales*

Die Stellung der hochabgeleiteten parasitischen *Rafflesiaceae* ist recht ungewiß. DAHLGREN (1989) stellt sie zusammen mit den *Hydnoraceae* als eigene Ordnung zu den *Magnolianaes*, CRONQUIST (1988) zu den *Rosidae*. Die isolierten *Rafflesiaceae* bilden nach HUBER (1991) eine Schwestergruppe der *Aristolochiaceae* und *Myristicaceae*. Da die untersuchte Gattung *Cytinus* keine Kristalloide aufweist, lassen sich keinerlei systematische Aussagen aufgrund der Wachsmikromorphologie treffen.

## 6.2 *Ranunculidae*

Die Unterklasse der *Ranunculidae* (sensu TAKHTAJAN 1987) ist weitgehend einheitlich durch das Vorkommen röhrenförmiger Wachskristalloide (*Berberis*-Typ) gekennzeichnet; häufig treten die Kristalloide lokal gehäuft auf (Cluster-Bildung). Im Gegensatz zu der Auffassung CRONQUISTS (1988) spricht damit die Wachsmikromorphologie eindeutig für die Aufrechterhaltung der Unterklasse der *Ranunculidae* (vgl. dazu z.B. ENDRESS & HUFFORD 1989). Auch CHASE et al. (1993) und QIU et al. (1993) nehmen anhand der rbcL-Sequenzanalyse eine Aufteilung in Magnoliiden und Ranunculiden vor. Somit lassen sich die *Magnoliidae* (monosulcate Pollen) gemeinsam mit den Monokotylen (uniaperturate Pollen) von den triaperturate Pollen aufweisenden *Ranunculidae* bzw. den übrigen Angiospermen-Gruppen ("eudicots" nach DOYLE & HOTTON 1991) deutlich abgrenzen.

### *Ranunculales* und *Papaverales*

Die Familien der Ordnung *Ranunculales* (sensu DAHLGREN 1989) zeigen mehrheitlich Wachsröhrchen vom *Berberis*-Typ (*Berberidaceae*, *Lardizabalaceae*, *Ranunculaceae*). Bei den übrigen Familien finden sich keine Wachskristalloide; nur die *Menispermaceae* sind durch Schuppen gekennzeichnet.

Die *Papaveraceae* und *Fumariaceae*, die nach DAHLGREN (1989) zu den *Papaverales* zählen, sind ebenfalls durch Wachsröhrchen (*Berberis*-Typ) gekennzeichnet.

## 6.3 *Hamamelididae*

Die Unterklasse der meist anemophilen *Hamamelididae*, wie sie CRONQUIST (1988) unter dem Namen *Hamamelidae* zusammenstellt, wird von DAHLGREN (1989) als polyphyletische Unterklasse abgelehnt. Er plaziert die *Urticales* in die Nähe der *Euphorbiales*, *Malvales* und *Rhamnales* innerhalb der *Malvanae*. Dies wird durch serologische Untersuchungen gestützt (PETERSEN & FAIRBROTHERS 1985). Die Ordnungen der *Fagales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Casuarinales*, *Cercidiphyllales* und *Hamamelidales* werden bei DAHLGREN (1989) in den Verwandtschaftskreis der *Rosanae* gestellt. Diese Heterogenität der *Hamamelididae* (vgl. THORNE 1992) wird auch durch phytochemische Untersuchungen bestätigt (GIANNASI 1986): z.B. weisen cyanogene Glykoside der *Hamamelididae* mehr in Richtung *Magnoliidae*, andererseits lassen die innerhalb dieser Unterklasse gefundenen Iridoide eher auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Rosidae* schließen. Studien zu den Öffnungsmechanismen der Antheren (HUFFORD & ENDRESS 1989) weisen auf eine größere Affinität der *Hamamelididae* zu den *Magnoliidae* hin.

Auch die Wachskristalloide der *Hamamelididae* zeigen eine große Heterogenität. Die namensgebenden *Hamamelidales* (sensu CRONQUIST 1988) und *Daphniphyllales* bilden mehrheitlich röhrenförmige Wachskristalloide, die von den *Ranunculidae* als *Berberis*-Typ bekannt sind. Die übrigen Ordnungen der *Hamamelididae* (sensu CRONQUIST 1988) *Trochodendrales*, *Eucommiales*, *Juglandales*, *Myricales*, *Urticales*, *Fagales* und *Casuarinales* weisen keine oder schuppenförmige Wachskristalloide auf.

### *Trochodendrales*

Zusammen mit den *Hamamelidales* bilden die *Trochodendrales* die ursprünglichsten *Hamamelididae* (sensu CRONQUIST 1988) und werden häufig als "lower hamamelids" bezeichnet (CRONQUIST 1981, HUFFORD & CRANE 1989, EHRENDORFER 1989, THORNE 1989). Aufgrund der Antherenmorphologie (ENDRESS & HUFFORD 1989) und der Blütenmerkmale betrachtet ENDRESS (1986) die tracheenlosen *Trochodendrales* als Bindeglied zwischen den *Magnoliidae* und *Hamamelididae*. Die Wachsmikromorphologie dagegen zeigt weder deutliche Beziehungen zu den überwiegend durch querverriefte Wachsstäbchen charakterisierten *Magnoliidae*, noch zu den *Hamamelididae*. Allerdings sprechen die gleichartigen dimorphen Schuppen für eine engere verwandtschaftliche Beziehung der *Trochodendraceae* zu den *Illiciaceae* und *Schisandraceae*. CHASE et al. (1993) fassen die *Trochodendrales* mit den *Proteaceae*, *Nelumbonaceae*, *Platanaceae* als den ersten Part der *Hamamelididae* zusammen.

### *Hamamelidales, Daphniphyllales* und *Eucommiales*

Die Ordnung der *Hamamelidales* (sensu CRONQUIST 1988) ist einerseits durch Wachsröhrchen gekennzeichnet, die den Röhrchen (*Berberis*-Typs) der *Ranunculidae* entsprechen (*Hamamelidaceae*, *Cercidiphyllaceae*), andererseits durch wenige Schuppen (*Myrothamnaceae*) bzw. durch fehlende Wachskristalloide charakterisiert. Die verwandtschaftliche Beziehung der *Hamamelidaceae* zu den *Cercidiphyllaceae* läßt sich nicht nur durch die vorliegenden Wachsdaten bestätigen, sondern auch durch eine gleichartige Blütenmorphologie (CRANE & STOCKEY 1986). ENDRESS (1989) sieht *Myrothamnus* enger mit den *Trochodendrales* in phylogenetischer Bindung als mit den *Hamamelidales*.

Die *Daphniphyllales* (sensu CRONQUIST 1988) weisen ebenfalls Wachsröhrchen (*Berberis*-Typ) auf. Die Wachsdaten liefern somit weitere Hinweise für eine engere Verwandtschaft der *Cercidiphyllales* (sensu DAHLGREN 1989) zu den *Daphniphyllales*. Dies wird auch durch die rbcL-Sequenzanalyse von CHASE et al. (1993) bestätigt. Die Ansicht von SUTTON (1989), *Daphniphyllum* in den Verwandtschaftskreis der *Euphorbiales* zu stellen, wird damit abge-

schwächt. Neuere Untersuchungen zur Pollenmorphologie von ZAVADA & DILCHER (1986) zeigen, daß der Pollen von *Daphniphyllum* Ähnlichkeiten mit Pollen einiger Gruppen der *Hamamelidaceae* aufweist.

Die *Eucommiales*, die keinerlei Wachskristalloid-Bedeckung aufweisen, werden aufgrund ihrer Blattanatomie (WOLFE 1989) und der Iridoid-Synthese zu den *Cornanae* (THORNE 1992) gestellt.

#### *Myricales, Juglandales, Fagales und Casuarinales*

Die höher abgeleiteten und als "higher hamamelids" (EHRENDORFER 1989, KUBITZKI 1993) bezeichneten Ordnungen der *Hamamelididae* (sensu CRONQUIST 1988) - *Myricales, Juglandales, Fagales* und *Casuarinales* - sind einheitlich durch den Besitz einzelner, unregelmäßiger Wachsschuppen charakterisiert oder wachskristalloidlos. Die verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander werden durch die rbcL-Sequenzanalyse bestätigt. CHASE et al. (1993) reihen diese Gruppen in die Unterklasse der *Rosidae* (sensu CRONQUIST 1988) ein.

#### *Urticales*

Die *Urticales* (sensu CRONQUIST 1988) werden in vielen Systemen den *Malvanae* (DAHLGREN 1989, BERG 1989) zugerechnet. Anhand der Wachsdaten - fast ausnahmslos sind sie ohne Wachskristalloide oder durch Schuppen (*Ulmaceae, Moraceae*) charakterisiert - ergeben sich keine Hinweise zur systematischen Stellung der *Urticales*. CHASE et al. (1993) stellen die *Urticales* in die *Rosidae*, wo sie als Schwestergruppe den übrigen hochabgeleiteten *Hamamelididae* (sensu CRONQUIST 1988) (*Myricales, Juglandales, Fagales* und *Casuarinales*) gegenüber stehen.

## 7. Zusammenfassung

HENNIG, S., BARTHLOTT, W., MEUSEL, I. & THEISEN, I. (1994): Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae*. - Trop. u. Subtrop. Pflanzenwelt Bd. 90, S. 1 - 60. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Franz-Steiner-Verlag, Stuttgart.

Keywords: Angiosperms, *Hamamelididae*, *Magnoliidae*, *Ranunculidae*. Cuticle, epicuticular wax, micromorphology, scanning electron microscopy, systematics, taxonomy, wax.

Die Wachsmikromorphologie der als ursprünglich geltenden Dikotylen-Unterklassen *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae* wird basierend auf raster-elektronenmikroskopischen Untersuchungen unter vergleichend systematischen Aspekten dargestellt und durch chemische Analysen ergänzt. 57 der 65 zu diesen Gruppen gestellten Familien (sensu CRONQUIST 1988) wurden mit 183 Gattungen und rund 450 Arten bearbeitet. Die Ergebnisse werden im Zusammenhang mit bereits früher untersuchten rund 10.000 Arten von Angiospermen diskutiert. Die Wachstypen werden durch 32 REM-Aufnahmen illustriert.

Mikromorphologisch lassen sich folgende Typen epicuticularer Wachse unterscheiden: Wachsschichten, Klümpchen, Körnchen, Schuppen, quergeriefte Stäbchen (*Aristolochia*-Typ) und Röhrrchen (*Berberis*-Typ). Der *Aristolochia*- und *Berberis*-Typ werden hier im Detail beschrieben; beiden kommt eine hohe systematische Signifikanz zu.

Die Kerngruppe der *Magnoliidae* (*Magnoliales*, *Annonales*, *Laurales* und *Aristolochiales*) ist beinahe ausschließlich durch das Vorkommen des *Aristolochia*-Typs gekennzeichnet. Dieser Wachstyp konzentriert sich nach bisherigen Kenntnissen innerhalb der Angiospermen auf die *Magnoliidae*; nur sporadisch kommt er bei einigen Monokotylen (*Luzuriagaceae*, *Philesiaceae*, *Amaryllidaceae*) und wenigen anderen Dikotylen (z.B. *Paeoniaceae*, *Caryophyllaceae*) vor. Die *Piperales*, *Nymphaeales*, *Chloranthales*, *Lactoridales* und *Rafflesiales* lassen sich aufgrund fehlender Wachskristalloide keiner Gruppe zuordnen. Die *Illiciales* (*Illiciaceae* und *Schisandraceae*) erinnern mit ihren dimorphen, kleinen und großen Schuppen sehr an die *Trochodendrales* (*Trochodendraceae*).

Die *Ranunculidae* (*Berberidales*, *Ranunculales* und *Papaverales*) weisen bezüglich ihrer Wachskristalloide eine große Einheitlichkeit auf. Sie sind durch das Auftreten in Gruppen stehender und häufig verzweigter Röhrrchen

("Berberis-Typ") gekennzeichnet. Die meist zu den Magnoliiden gestellten *Nelumbonales* und *Winterales* sollten aufgrund ihrer Wachsröhrchen des *Berberis*-Typs in die *Ranunculidae* eingegliedert werden.

Die *Hamamelididae* sensu CRONQUIST (1988) erweisen sich erwartungsgemäß als heterogen. Die *Hamamelidales* (*Hamamelidaceae*, *Cercidiphyllaceae*) sowie die *Daphniphyllales* sind überwiegend durch Röhrchen des *Berberis*-Typs charakterisiert. Diese als ursprünglich erachteten Gruppen der *Hamamelididae* deuten somit möglicherweise auf eine nähere verwandtschaftliche Bindung zu den *Ranunculidae* hin. Die *Urticales*, *Juglandales*, *Myricales*, *Fagales*, *Casuarinales* zeigen mehrheitlich Schuppen.

Der für altertümliche *Dicotyledoneae* besonders charakteristische *Aristolochia*-Typ wurde chemisch am Beispiel je einer *Aristolochiaceae*, *Annonaceae* und *Lauraceae* untersucht. Als jeweils dominierende Komponente findet sich ein symmetrisches Keton, das Palmiton. Möglicherweise kommt dem Palmiton eine entscheidende Bedeutung bei der Bildung querverlieferter Stäbchen zu.

## 8. Summary

HENNIG, S., BARTHLOTT, W., MEUSEL, I. & THEISEN, I. (1994): Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der *Magnoliidae*, *Ranunculidae* und *Hamamelididae*. - Trop. u. Subtrop. Pflanzenwelt Vol. 90, p. 1 - 60. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Franz-Steiner-Verlag, Stuttgart. [Micromorphology of epicuticular waxes and the classification of *Magnoliidae*, *Ranunculidae* and *Hamamelididae*.]

Keywords: Angiosperms, *Hamamelididae*, *Magnoliidae*, *Ranunculidae*. Cuticle, epicuticular wax, micromorphology, scanning electron microscopy, systematics, taxonomy, wax.

Based on SEM studies the micromorphology of epicuticular waxes within the *Magnoliidae*, *Ranunculidae* and *Hamamelididae* is presented and discussed in a taxonomic context.

From a total of 65 families (sensu CRONQUIST 1988) 57 were investigated with 183 genera and about 450 spp. The results are discussed in relation to earlier studies of approximately 10.000 angiosperm species. The wax crystall ultrastructure is illustrated by 32 SEM pictures.

The following wax types were observed: continuous wax layers and different local wax projections (crystalloids), e.g. various platelets, transversally ridged rodlets (*Aristolochia*-type), and tubules (*Berberis*-type). The *Aristolochia*- and *Berberis*-types are described in detail. They appear to be highly significant systematic characters for the classification of angiosperms.

The core group of *Magnoliidae* (*Magnoliales*, *Annonales*, *Laurales* and *Aristolochiales*) is almost exclusively characterized by wax crystalloids of the *Aristolochia*-type. As far as known, this wax-type is abundant within the angiosperms only in the *Magnoliidae*; only sporadically it occurs in monocotyledons (*Luzuriagaceae*, *Philesiaceae*, *Amaryllidaceae*) and other dicotyledons (e.g. *Paeoniaceae*, *Caryophyllaceae*). Because of their lacking wax crystalloids the *Piperales*, *Nymphaeales*, *Chloranthales*, *Lactoridales* and *Rafflesiales* show no clear relationship to another group. The *Illiciales* (*Illiciaceae* and *Schisandraceae*) with dimorphic, small and big platelets are reminiscent of the *Trochodendrales* (*Trochodendraceae*).

The *Ranunculidae* (*Ranunculales*, *Berberidales*, *Papaverales*) demonstrate a high degree of uniformity. They are characterized by the presence of frequently clustered and branched wax tubules of the "*Berberis*-type". The same wax tubules characterize the *Nelumbonales* and *Winterales*. Both are up to now

considered as taxa of the *Magnoliidae* by most authors. However, the wax ultrastructure suggests an inclusion into *Ranunculidae*.

As can be expected, the *Hamamelididae* sensu CRONQUIST (1988) prove to be heterogenous. The *Hamamelidales* (*Hamamelidaceae*, *Cercidiphyllaceae*) and the *Daphniphyllales* are characterized by wax tubules of the *Berberis*-type. Thus suggesting a relationship to the *Ranunculidae*. The remaining orders (*Urticales*, *Juglandales*, *Myricales*, *Fagales*, and *Casuarinales*) mostly show variously shaped platelets.

The chemical composition of wax crystalloids of the *Aristolochia*-type was analyzed. Palmitone, a symmetrical ketone, occurs as the main wax component. It is supposed that palmiton is responsible for the formation of the *Aristolochia*-type ultrastructure of epicuticular wax.



## 9. Literaturverzeichnis

- 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.
- 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.
- BARTHLOTT, W. & WOLLENWEBER, E. (1981): Zur Feinstruktur, Chemie und taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und ähnlicher Sekrete. - Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 32, Akad. Wiss. Lit. Mainz (F. Steiner, Wiesbaden).
- BEHNKE, H.-D. (1971): Sieve-tube plastids of *Magnoliidae* and *Ranunculidae* in relation to systematics. - Taxon 20, 723-730.
- BEHNKE, H.-D. (1986): Sieve-element characters and the systematic position of *Austrobaileya*, *Austrobaileyaceae*. - With comments to the distribution and definition of sieve-cells and sieve-tubes. - Pl. Syst. Evol. 152, 101-121.
- BEHNKE, H.-D. (1988): Sieve-element plastids, phloem protein and evolution of flowering plants: III *Magnoliidae*. - Taxon 37, 699-732.
- BEHNKE, H.-D. & BARTHLOTT, W. (1983): New evidence from the ultrastructural and micromorphological fields of angiosperms classification. - Nord. J. Bot. 3, 43-66.
- BERG, C.C. (1989): Systematics and phylogeny of the *Urticales*. - In: CRANE, P.R. & BLACKMORE, S. (eds.) (1989): Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. - The Systematics Association Special Vol. 40b, Clarendon Press, Oxford, 193-220.
- BRUMMITT, R.K. (1992): Vascular plant families and genera. - Royal Botanic Gardens, Kew.
- CARIQUIST, S. (1990): Wood anatomy and relationships of *Lactoridaceae*. - Amer. J. Bot. 77, 1498-1505.
- CHASE, M.W., SOLTIS, D.E., OLMSTEAD, R.G., MORGAN, D., LES, D.H., MISHLER, B.D., DUVAL, M.R., PRICE, R.A., HILLS, H.G., QIU, Y.-L., KRON, K.A., RETTIG, J.H., CONTI, E., PALMER, J.D., MANHART, J.R., SYTSMAN, K.J., MICHAELS, H.J., KRESS, W.J., KAROL, K.G., CLARK, W.D., HEDREN, M., GAUT, B.S., JANSEN, R.K., KIM, K.-J., WIMPEE, C.F., SMITH, J.F., FURNIER, G.R., STRAUSS, S.H., XIANG, Q.-Y., PLUNKETT, G.M., SOLTIS, P.S., SWENSEN, S.M., WILLIAMS, S.E., GADEK, P.A., QUINN, C.J., EGUIARTE, L.E., GOLENBERG, E., LEARN, G.H., Jr., GRAHAM, S.W., BARRETT, S.C.H., DAYANANDAN, S. & ALBERT, V.A. (1993): Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. - Ann. Miss. Bot. Gard. 80, 528-580.
- CRANE, P.R. & STOCKEY, R.A. (1986): Morphology and development of pistillate inflorescences in extant and fossil *Cercidiphyllaceae*. - Ann. Miss. Bot. Gard. 73, 382-393.
- 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. - The New York Botanical Garden, Bronx, 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.
- CUTLER, D.F., ALVIN, K.L. & PRICE, C.P. (eds.) (1982): The plant cuticle. - Linn. Soc. Symp. Ser. **10**. - Academic Press, London, New York.
- DAHLGREN, G. (1989): The last Dahlgrenogram. System of classification of the Dicotyledons. - In: TAN, K. (ed.): Plant taxonomy, phytoecography and related subjects: The Davis and Hedge Festschrift. - Edinburgh University Press, Edinburgh.
- DAHLGREN, R. & CLIFFORD, H.T. (1981): Some conclusions from comparative study of the monocotyledons and related dicotyledons orders. - Ber. Dt. Bot. Ges. **94**, 203-227.
- DITSCH, F. & BARTHLOTT, W. (1994): Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der *Dilleniales*, *Lecythidales*, *Malvales* und *Theales*. - Trop. Subtrop. Pflanzenwelt **88**, 1-65.
- DOYLE, J.A. & DONOGHUE, M.J. (1986): Seed plant phylogeny and the origin of the angiosperms: an experimental cladistic approach. - Bot. Rev. **52**, 321-431.
- DOYLE, J.A. & HOTTON, C.L. (1991): Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. - In: BLACKMORE, S. & BARNES, S.H. (eds.): Pollen and spores. - Clarendon Press, Oxford, 169-195.
- EIENDORFER, F. (1989): The phylogenetic position of the *Hamamelidae*. - In: CRANE, P.R. & BLACKMORE, S. (eds.) (1989): Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. - The Systematics Association Special Vol. **40a**, Clarendon Press, Oxford, 1-8.
- ENDRESS, P.K. (1980): The reproductive structures and systematic position of the *Austrobaileyaceae*. - Bot. Jahrb. Syst. **101**, 393-433.
- ENDRESS, P.K. (1986): Floral structure, systematics, and phylogeny in *Trochodendrales*. - Ann. Miss. Bot. Gard. **73**, 297-324.
- ENDRESS, P.K. (1989): The systematic position of the *Myrothamnaceae*. - In: CRANE, P.R. & BLACKMORE, S. (eds.) (1989): Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. - The Systematics Association Special Vol. **40a**, Clarendon Press, Oxford, 1-8.
- ENDRESS, P.K. & HUFFORD, L.D. (1989): The diversity of stamen structures and dehiscence patterns among *Magnoliidae*. - Bot. J. Linn. Soc. **100**, 45-85.
- FAIRBROTHERS, D.E. & PETERSEN, F.P. (1983): Serological investigation of the *Annoniflorae* (*Magnoliidae*). - In: JENSEN, U. & FAIRBROTHERS, D.E. (eds.): Proteins and nucleic acids in plant systematics. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- FEHRENBACH, S. & BARTHLOTT, W. (1988): Mikromorphologie der epicuticularen Wachse der *Rosales* s.l. und deren Gliederung. - Bot. Jahrb. Syst. **109**, 407-428.
- FRIIS, E.M. & ENDRESS, P.K. (1990): Origin and evolution of angiosperm flowers. - Adv. Bot. Res. **17**, 99-162.
- FRÖLICH, D. & BARTHLOTT, W. (1988): Mikromorphologie der epicuticularen Wachse und das System der Monokotyledonen. - Trop. Subtrop. Pflanzenwelt **63**, Akad. Wiss. Mainz (F. Steiner, Wiesbaden).
- GIANNASI, E.D. (1986): Phytochemical aspects of phylogeny in *Hamamelididae*. - Ann. Miss. Bot. Gard. **73**, 417-437.
- GOLDBERG, A. (1986): Classification, evolution and phylogeny of the families of dicotyledons. - Smithsonian Contributions to Botany **58**, Washington.
- GOSH, P. & THAKUR, S. (1982): Spray reagent for steroids and triterpenoids on thinlayer plates. - J. of Chromatography **240**, 515-517.

- GOTTLIEB, O.R., KAPLAN, M.A.C., KUBITZKI, K., TOLEDO BARROS, J.R. (1989): Chemical dichotomies in the magnoliacean complex. - Nord. J. Bot. 8, 437-444.
- GÜLZ, P.-G., HEMMERS, H., BODDEN, J. & MARNER, F.-J. (1987): Epicuticular leaf wax of *Euphorbia dendroides* L., *Euphorbiaceae*. - Naturforsch. 42c, 191-196.
- GÜLZ, P.-G., MÜLLER, E., SCHMITZ, K., MARNER, F.-J. & GÜTH, S. (1992): Chemical composition and surface structures of epicuticular leaf waxes of *Ginkgo biloba*, *Magnolia grandiflora* and *Liriodendron tulipifera*. - Z. Naturforsch. 47c, 516-526.
- HENNIG, S., GÜLZ, P.-G. & HANGST, K. (1988): Organ specific composition of epicuticular waxes of *Cistus albidus* L. *Cistaceae*. - Naturforsch. 43c, 806-812.
- HOLLOWAY, P.J., JEFFREE, C.E. & BAKER, E.A. (1976): Structural determination of secondary alcohols from plant epicuticular waxes. - Phytochemistry 15, 1768-1770.
- HUBER, H. (1977): The treatment of the monocotyledons in an evolutionary system of classification. - In: KUBITZKI, K. (ed.): Evolution and classification of Higher categories. - Pl. Syst. Evol. Suppl. 1, Springer, Wien.
- HUBER, H. (1982): Die Zweikeimblättrigen Gehölze im System der Angiospermen. - Mitt. Bot. München 18, 59-78.
- HUBER, H. (1991): Angiospermen: Leitfaden durch die Ordnungen und Familien der Bedecktsamer. - Fischer, Stuttgart, New York.
- HUFFORD, L.D. & CRANE, P.R. (1989): A preliminary phylogenetic analysis of the "lower" *Hamamelidae*. - In: CRANE, P.R. & BLACKMORE, S. (eds.)(1989): Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. - The Systematics Association Special Vol. 40a, Clarendon Press, Oxford, 175-192.
- HUFFORD, L.D. & ENDRESS, P.K. (1989): The diversity of anther structures and dehiscence patterns among the *Hamamelididae*. - Bot. J. Linn. Soc. 99, 301-346.
- JEFFREE, C.E. (1974): Method for recrystallizing selected components of plant epicuticular waxes as surfaces for the growth of micro-organisms. - Trans. Br. Mycol. Soc. 63, 626-629.
- JEFFREE, C.E. (1986): The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution. - In: JUNIPER, B.E. & SOUTHWOOD, R. (eds.)(1986): Insects and plant surface. - 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.
- JEFFREE, C.E., BAKER, E.A., HOLLOWAY, P.J. (1976): Origins of the fine structure of plant epicuticular waxes. - In: DICKINSON, C.H., PREECE, T.F. (eds.): Microbiology of aerial plant surfaces, 119-158. - Academic press, London.
- JETTER, R. (1993): Chemische Zusammensetzung, Struktur und Bildung röhrenförmiger Wachskristalle auf Pflanzenoberflächen. - Dissertation, Universität Kaiserslautern.
- JUNIPER, B.E. & JEFFREE, C.E. (1983): Plant surfaces. - Edward Arnold, London.
- 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.)(1980): The biochemistry of plants Vol.4. - Academic press, London.
- KUBITZKI, K. (ed.)(1993): The families and genera of vascular plants. Vol. II Flowering plants - dicotyldeons. - Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- KUBITZKI, K. & GOTTLIEB, O.R. (1984): Micromolecular patterns and the evolution and major classification of angiosperms. - Taxon 33, 375-391.
- LAMMERS, T.G. , STuessy, T.F. & SILVA, O.M. (1986): Systematic relationships of the *Lactoridaceae*, an endemic family of the Juan Fernandez Islands. - The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island 2, 793-960.

- LEINS, P. & ERBAR, C. (1985): Ein Beitrag zur Blütenentwicklung, einer Vermittlergruppe zu den Monokotylen. - Bot. Jahrb. Syst. **107**, 343-368.
- LES, H.D. (1988): The origin and affinities of the Ceratophyllaceae. - Taxon **37**, 326-435.
- LES, H.D., GARVIN, D.K. & WIMPEE, C.F. (1991): Molecular evolutionary history of ancient aquatic angiosperms. - Proc. Natl. Acad. U.S.A. **88**, 101119-10123.
- MEUSEL, I., BARTHLOTT, W. & LEISTNER, E. (in prep.): Chemistry, micromorphology and systematic significance of *Laurus* and *Paeonia* epicuticular leaf wax.
- MEUSEL, I., LEISTNER, E. & BARTHLOTT, W. (in press): Chemistry and micromorphology of compound epicuticular wax crystalloids (*Strelitzia* type). - Pl. Syst. Evol.
- MORAWETZ, W. (1984): How stable are genomes of tropical woody plants? Heterozygosity in C-banded karyotypes of *Porcelia* as compared with *Annona* (*Annonaceae*) and *Drimys* (*Winteraceae*). - Pl. Syst. Evol. **145**, 29-39.
- MORAWETZ, W. (1986): Remarks on karyological differentiation patterns in tropical woody plants. - Pl. Syst. Evol. **152**, 49-100.
- MORAWETZ, W. (1988): Karyosystematics and evolution of Australian *Annonaceae* as compared with *Eupomatiaceae*, *Himantandraceae*, and *Austrobaileyaceae*. - Pl. Syst. Evol. **159**, 49-79.
- PETERSEN, F.P. & FAIRBROTHERS, D.E. (1985): A serotaxonomic appraisal of the "Amentiferae". - Bull. Torrey Bot. Club **112**, 43-52.
- QIU, Y.-L., CHASE, M.W., LES, D.H. & PARKS, C.R. (1993): Molecular phylogenetics of the *Magnoliidae*: cladistic analyses of the nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL*. - Ann. Miss. Bot. Gard. **80**, 587-606.
- SAUER, W. & EHRENDORFER, F. (1984): Notes on the karyosystematics of *Annonaceae*. - Pl. Syst. Evol. **146**, 47-55.
- SUTTON, D.A. (1989): The *Daphniphyllales*: a systematic review. - In: CRANE, P.R. & BLACKMORE, S. (eds.) (1989): Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. - The Systematics Association Special Vol. **40a**, Clarendon Press, Oxford, 285-288.
- TAKHTAJAN, A. (1987): Systema Magnoliophytorum. - Leningrad, Officiaria Editoria "Nauka", Leningrad.
- THEISEN, I. & BARTHLOTT, W. (1994): Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der *Gentianales*, *Rubiales*, *Dipsacales* und *Calyceales*. - Trop. Subtrop. Pflanzenwelt **89**, 1-62.
- 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. (1989): "*Hamamelididae*": a commentary. - In: CRANE, P.R. & BLACKMORE, S. (eds.) (1989): Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. - The Systematics Association Special Vol. **40a**, Clarendon Press, Oxford, 9-16.
- THORNE, R.F. (1992): Classification and geography of the flowering plants. - Bot. Rev. **58**, 225-348.
- TULLOCH, A.P. (1976): Chemistry of waxes of higher plants. - In: KOLLATUKUDY, P.E. (ed.): Chemistry and biochemistry of natural waxes. - Elsevier, Amsterdam.
- WEBERLING, F. (1970): Weitere Untersuchungen zur Morphologie des Unterblattes bei den Dikotyledonen. V. *Piperales*. - Beitr. Biol. Pfl. **46**, 403-434.
- WOLFE, J.A. (1989): Leaf-architectural analysis of the *Hamamelididae*. - In: CRANE, P.R. & BLACKMORE, S. (eds.) (1989): Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. - The Systematics Association Special Vol. **40a**, Clarendon Press, Oxford, 75-104.
- ZAVADA, M.S. & DILCHER, D.L. (1986): Comparative pollen morphology and its relationship to phylogeny of pollen in the *Hamamelididae*. - Ann. Miss. Bot. Gard. **73**, 348-381.

## 10. Index der Familien und Gattungen

Abuta	32	<b>Calycanthaceae</b>	22	Corylopsis	38
Aconitum	33	Calycanthus	22	Corylus	42
Adonis	33	Cananga	19	Coussapoa	39
Akebia	32	Canella	20	Cryptocarya	24
Albertisia	32	<b>Canellaceae</b>	20	Cyathostemma	19
Alnus	42	<b>Cannabaceae</b>	39	Cytinus	30
Alphonsca	19	(Capsicodendron)	20	<b>Daphniphyllaceae</b>	38
Alsodaphne	23	Carpinus	42	Daphniphyllum	39
Amborella	22	Carya	41	Decaisnea	32
<b>Amborellaceae</b>	22	Caryodaphnopsis	23	Degeneria	20
Anaxagorea	19	Castanea	42	<b>Degeneriaceae</b>	20
Anemone	34	Castanopsis	42	Dehaasia	24
Anemopsis	26	Castilla	40	Delphinium	34
Annona	19	Casuarina	43	Dicentra	34
<b>Annonaceae</b>	19	<b>Casuarinaceae</b>	43	Dorstenia	40
Anomospermum	32	Caulophyllum	32	Drimys	21
Antizoma	32	Cecropia	39	(Eburopetalum)	19
Apama	26	<b>Cecropiaceae</b>	39	Elatostema	40
Apollonias	23	Celtis	40	Ephedranthus	20
Aquilegia	34	Cephalosphaera	21	Epimedium	32
Argemone	35	Ceratocephala	34	Eschscholzia	35
Aristolochia	26	<b>Ceratophyllaceae</b>	29	Eucommia	39
<b>Aristolochiaceae</b>	26	Ceratophyllum	29	<b>Eucommiaceae</b>	39
Artabotrys	19	<b>Cercidiphyllaceae</b>	37	Eupomatia	20
Asarum	27	Cercidiphyllum	37	<b>Eupomatiaceae</b>	20
Asimina	19	Chaetachme	40	Euptelea	38
Atherosperma	24	Chasmanthera	32	<b>Eupteleaceae</b>	38
Austrobaileya	20	Chimonanthus	22	<b>Fagaceae</b>	42
<b>Austrobaileyaceae</b>	20	<b>Chloranthaceae</b>	26	Fagus	42
(Batrachium)	34	Chloranthus	26	Ficus	40
Beilschmiedia	23	Chondrodendron	32	Fissistigma	20
<b>Berberidaceae</b>	31	Cimicifuga	34	Fothergilla	38
Berberis	31	Cinnamodendron	20	Friesodielsia	20
Betula	42	Cinnamomum	23	<b>Fumariaceae</b>	34
<b>Betulaceae</b>	42	Circaeaster	32	Galbulimima	20
Boehmeria	40	<b>Circaeasteraceae</b>	32	Gesnouinia	40
Broussonetia	40	Cissampelos	32	<b>Glaucidaceae</b>	32
Cabomba	28	Clematis	34	Glaucidium	32
<b>Cabombaceae</b>	28	Cocculus	33	Glaucium	35
Callianthemum	34	Corydalis	34	Gomortega	22

<b>Gomortegaceae</b>	22	<b>Myricaceae</b>	41	<b>Semiaquilegia</b>	34
Goniothalamus	20	Myristica	21	Stephania	33
Gymnacranthera	21	<b>Myristicaceae</b>	21	Sycopsis	38
Gyrocarpus	22	<b>Myrothamnaceae</b>	38	Tambourissa	24
<b>Hamamelidaceae</b>	38	Myrothamnus	38	<b>Tetracentraceae</b>	36
Hamamelis	38	Nandina	32	Tetracentron	36
Hepatica	34	Nelumbo	29	Tetrasynandra	24
Hernandia	22	<b>Nelumbonaceae</b>	29	Thalictrum	34
<b>Hernandiaceae</b>	22	Neolitsea	24	Thottea	27
<b>Himantandraceae</b>	20	<b>Nothofagaceae</b>	43	Triclisia	33
Horsfieldia	21	Nothofagus	43	Trimenia	25
Houttuynia	26	Nymphaca	29	<b>Trimeniaceae</b>	25
Humulus	39	<b>Nymphaeaceae</b>	29	<b>Trochodendraceae</b>	36
Hypecoum	34	Ocotea	24	Trochodendron	36
Hyperpa	33	Otoba	21	Trollius	34
<b>Idiospermaceae</b>	23	Palmeria	24	<b>Ulmaceae</b>	40
Idiospermum	23	Papaver	35	Ulmus	40
<b>Illiciaceae</b>	28	<b>Papaveraceae</b>	35	Umbellularia	24
Illicium	28	Parasponia	40	Urera	40
Illigera	22	Parrotia	38	Urtica	40
Jeffersonia	32	Pepcromia	26	<b>Urticaceae</b>	40
<b>Juglandaceae</b>	41	Persea	24	Warburgia	20
Juglans	41	Peumus	24	Wilkia	24
Kadsura	28	Phoebe	24	Williamodendron	24
Knema	21	Pilea	40	<b>Winteraceae</b>	21
<b>Lactoridaceae</b>	21	Piper	26	Xymalos	24
Lactoris	21	<b>Piperaceae</b>	26	Zelkova	40
<b>Lardizabalaceae</b>	32	(Piptocalyx)	25	Zygogynum	21
<b>Lauraceae</b>	23	Planera	40		
Laurus	24	<b>Platanaceae</b>	38		
Lindera	24	Platanus	38		
Liquidambar	38	Platycarya	41		
Liriodendron	21	Podophyllum	32		
Lithocarpus	42	Procris	40		
Litsea	24	Pseudowintera	21		
Loropetalum	38	Pteroceltis	40		
Macleaya	35	Pulsatilla	34		
Magnolia	21	Pycnanthus	21		
<b>Magnoliaceae</b>	21	Quercus	42		
Mahonia	32	<b>Rafflesiaceae</b>	30		
Meiocarpidium	20	<b>Ranunculaceae</b>	33		
<b>Menispermaceae</b>	32	Ranunculus	34		
Menispermum	33	Saruma	27		
<b>Monimiaceae</b>	24	Sassafras	24		
Monodora	20	<b>Saururaceae</b>	26		
<b>Moraceae</b>	40	Saururus	26		
Morus	40	Schisandra	28		
Myrica	41	<b>Schisandraceae</b>	28		

## 1986

54. STEFAN VOGEL, Ölblumen und ölsammelnde Bienen – Zweite Folge. *Lysimachia* und *Macropis*. 168 Seiten mit 37 Abb. und 7 Tab., DM 48,—
55. KLAUS LIENAU, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 167 bis 181. With an appendix: English translation for the numeric pollen formulas. 158 Seiten mit 84 Tafeln u. 13 Textfig., DM 54,—
56. MARTIN WOLTER und RAINER SCHILL, Ontogenie von Pollen, Massulae und Pollinien bei den Orchideen. 93 Seiten mit 111 Abb., DM 34,—
57. CHARLOTTE JAHNKE, Der Infloreszenzbau der Cornaceen sensu lato und seine systematischen Konsequenzen. 146 Seiten mit 79 Abb., 6 schematischen Darst., 3 Tafeln und 6 Tab., DM 49,60
58. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (18. Mitteilung). 63 S. mit 38 Abb. in 75 Teilbildern, DM 26,80

## 1987

59. URS EGGLE, A Type Specimen Register of Cactaceae in Swiss Herbaria. Register der Typ-Belege von Cactaceen in Schweizer Herbarien. 124 Seiten mit 5 Abb., DM 44,—
60. WERNER RAUH, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (19. Mitteilung). 102 S. mit 71 Abb. in 128 Teilbildern. DM 38,—

## 1988

61. HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 65 bis 97. 117 Seiten mit 59 Tafeln, DM 46,—
62. SYLVIA BÖHME, Bromelienstudien. III. Vergleichende Untersuchungen zu Bau, Lage und systematischer Wertbarkeit der Septalnekarien von Bromeliaceen. 154 Seiten mit 48 Tafeln und 10 Figuren, DM 54,—
63. DOROTHEA FRÖLICH und WILHELM BARTHLOTT, Mikromorphologie der epicuticularen Wachse und das System der Monokotylen. 135 Seiten mit 85 Abb., DM 49,60
64. ELVIRA GROSS, Bromelienstudien. IV. Zur Morphologie der Bromeliaceen-Samen unter Berücksichtigung systematisch-taxonomischer Aspekte. 215 Seiten mit 30 Tafeln und 7 Tabellen, DM 78,—
65. WERNER RAUH unter Mitarbeit von ELVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (20. Mitteilung). 75 Seiten mit 45 Abb. in 85 Teilbildern, DM 32,—
66. WERNER RAUH unter Mitarbeit von ELVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (Register zu 1. bis 20. Mitteilung). 19 Seiten, DM 10,80.

## 1989

67. JAN MULLER (†), MAJA SCHULLER, HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 60, 98, 98ter, 111, 120, 182, 182 bis, 183, 189, Addenda. 225 Seiten mit 124 Tafeln, DM 84,—
68. FOCKO WEBERLING und UDO HERKOMMER, Untersuchungen zur Infloreszenzmorphologie der Thymelaeaceen. 124 Seiten mit 62 Abb., DM 48,—
69. KLAUS NAPP-ZINN, ZHANG XIN-YING und KURT HANGST, Beiträge zur systematischen Anatomie der Asteraceae-Anthemideae: Anthemideen aus der Volksrepublik China. 48 Seiten mit 8 Abb. und 4 Tab., DM 26,—
70. IRMGARD JÄGER-ZÜRN, Zur Kenntnis von *Crassula Pagaea Tölken* (Syn. *Pagella Archeri* Schönl.). 72 Seiten mit 28 Abb. in 176 Teilbildern, DM 30,—
71. HANS-JÜRGEN STECK und FOCKO WEBERLING, Infloreszenzuntersuchungen an Apocynaceae. 62 Seiten mit 19 Abb., DM 28,60
72. HERBERT STRAKA und BRIGITTE FRIEDRICH, Palynologia Madagassica et Mascarenica. Familien 1 bis 16, Pteridophyta, Generalindex. 103 Seiten mit 49 Tafeln, DM 46,—

## 1990

73. STEFAN VOGEL, Ölblumen und ölsammelnde Bienen – Dritte Folge. *Momordica*, *Thladiantha* und die *Ctenoplectridae*. 186 Seiten mit 42 Abb. und 10 Tab., DM 64,—
74. HERMANN LÖRCHER, Achsenverdickung und Sproßanatomie bei *Valerianaceae*. 121 Seiten mit 45 Abb. und 6 Tab., DM 48,—
75. WERNER RAUH und ELVIRA GROSS, Bromelienstudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (21. Mitteilung). 48 Seiten mit 23 Abb. in 45 Teilbildern, DM 26,—
76. HENNING KUNZE, Morphology and Evolution of the Corona in *Asclepiadaceae* and Related Families. 51 Seiten mit 22 Abb. in 165 Teilbildern, DM 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 (Tristichioideae). 48 Seiten mit 26 Abb. in 161 Teilbildern, DM 26,—
81. EBERHARD FISCHER, Systematik der afrikanischen Lindernieae (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. INGEBORG THEISEN und WILHELM BARTHLOTT, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Gentianales, Rubiales, Dipsacales und Calycerales. 62 Seiten mit 42 Abb., DM 34,—
90. SABINE HENNIG, WILHELM BARTHLOTT, IRIS MEUSEL und INGEBORG THEISEN, Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Magnoliidae, Ranunculidae und Hamamelididae. 60 Seiten mit 32 Abb., DM 34,—