

## 2. Morphologie

### 2.1 Untersuchung morphologischer Unterschiede

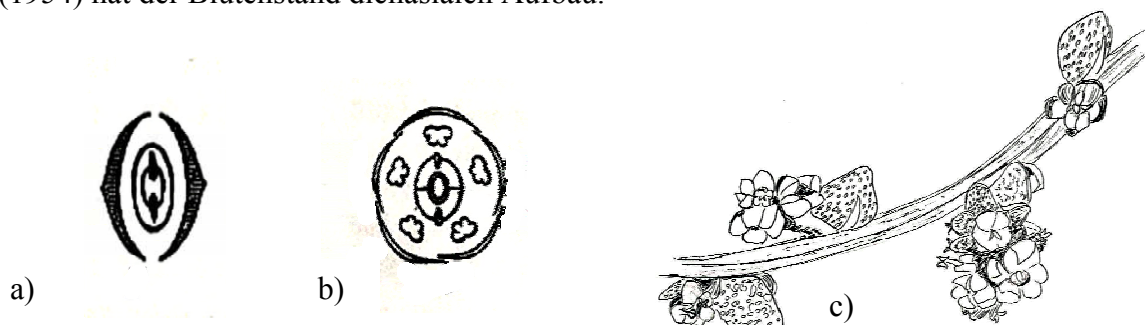
#### 2.1.1. Blütenmorphologische Unterscheidung der *Atriplex*-Arten

Die Blüten von *Atriplex* sitzen in knäueligen Agglomeraten, die aus zusammengesetzten Ähren bestehen. Der Blütenstand besteht aus dem oberen Teil der Hauptachse sowie aus blattachselständigen Seitentrieben (Coflorescenzen). Pro Blattachsel sind zwei Seitentriebe übereinander angeordnet, wobei der obere das Wachstum des unteren hemmt.

Es gibt verschieden gestaltete (polymorphe) Blüten und heterokarpe Früchte, auf letztere hatte erstmals HIERONYMUS BOCK (1539) hingewiesen:

- vertikale weibliche Blüten mit Vorblättern, aus denen fast ausschließlich vertikal stehende Samen hervorgehen (die Anheftungsstelle des Funiculus (Hilum) sitzt an der Längsseite),
- horizontale Blüten, welche ein Perigon haben, welches wie das superponierte Androeceum pentamer ist (s. Abb. 2.1 a u. b). Die horizontalen können männlich, weiblich oder zwittrig sein. Dieser Blütentyp bringt meist horizontale Samen hervor (das Hilum ist auf der Breitseite der Samen), in ca. 5% der Fälle finden sich auch vertikal stehende.

Die der Gattung *Atriplex* am nächsten stehende Gattung *Chenopodium* unterscheidet sich im Wesentlichen nur durch das Fehlen von vertikalen Samen. Nach COHN (1913) und EICHLER (1954) hat der Blütenstand dichasialen Aufbau.

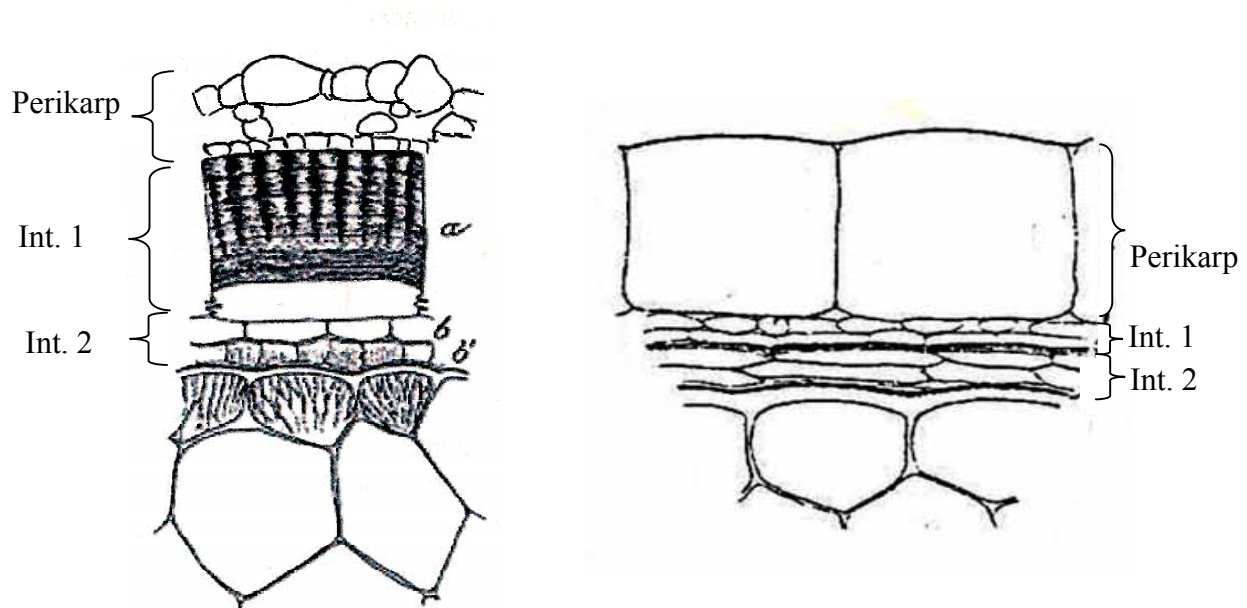


**Abb. 2.1:** Blütendiagramme einer vertikalen (a) und horizontalen (b) Blüte von *Atriplex* (aus EICHLER, 1954); c) Blütenknäuel bestehend aus vertikalen und horizontalen Blüten.

Manche Arten, wie die zur Sektion *Dichospermum* gehörenden Arten *A. hortensis*, *A. aucheri* und *A. sagittata*, bilden sowohl vertikale als auch horizontale Samen. Die zur Sektion *Teutliopsis* gehörende *A. micrantha* bildet nur vertikale Samen aus, obwohl auch horizontale weibliche und Zwitterblüten ausgebildet werden, deren Fruchtknoten sich jedoch nicht entwickeln, weil keine bzw. nur rudimentäre Griffel ohne Narben vorhanden sind.

Sowohl die horizontalen Blüten der Sekt. *Dichospermum* als auch die vertikalen Blüten sind heterokarp, d.h. sie bringen schwarze und braune Samen hervor, in seltenen Fällen auch Zwischenformen (< 1%). Die Färbung geht auf die Einlagerung von unterschiedlichen Mengen von „Verdickungsstoffen“ in das äußere Integument des Samens zurück (MEUNIER, 1890; COHN 1913, s. Abb. 2.2). Die braunen Samen haben einen größeren Durchmesser als die schwarzen und sind diskoidal (vgl. Tab. 5.8 sowie Anhang A12), die Oberfläche ist matt. Die

schwarzen sind kleiner im Durchmesser, bikonvex und haben nach Entfernen der Beschülferung eine glänzende Oberfläche.



**Abb. 2.2:** Schnitte durch die Frucht von *A. hortensis*: links: schwarze Frucht, rechts: junge braune Frucht (verändert nach MEUNIER (1890) und COHN (1913). Legende: Int.: Integument

Die horizontalen Samen sind überwiegend schwarze Samen, die Zusammensetzung der vertikalen Samen variiert nach Pflanze und Art (s. Tab. 5.8).

Die vertikalen Blüten sind perigonlos; die Vorblätter sind keine Bildungen des Kelchs, sondern leiten sich von Hochblättern ab, was man bei entarteten Individuen mit laubblattartig vergrößerten Vorblättern erkennen kann. Die Vorblätter erfahren ein postflorales Wachstum, welches innerhalb der Sektion *Dichospermum* mit den Arten *A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. aucheri* stärker als bei der Sektion *Teutliopsis* (z.B. *A. micrantha* und *A. oblongifolia*) ausgeprägt ist (s. Anhang A 12). Die Vorblätter bei *A. hortensis*, *A. aucheri* und *A. micrantha* sind in jungem Stadium wie auch die ausgewachsenen Vorblätter von *A. sagittata* spitz zulaufend, und somit nicht klar von dieser zu unterscheiden (vgl. Abb. 1.1 u. 1.2). Die Vorblätter sind unterhalb des Samens an der Vorblattbasis miteinander verwachsen. Die Verwachsung kann bei anderen Sektionen bis zur Hälfte der Vorblätter reichen (z.B. bei *A. roseum*, Sect. *Sclerocalymma*). Die Vorblatthülle wird bei Fruchtreife trockenhäutig und zusammen mit der Frucht verbreitet – vermutlich als anemochorer Verbreitungsapparat (vgl. 4.5).

Das oberständige Ovar ist einfächerig und eineiig und besteht bei den Chenopodiaceen aus zwei zweischichtigen Integumenten und ist kamylootrop (EICHLER, 1954; TROLL, 1964). Botanisch gesehen handelt sich um Schließfrüchte (BROUWER & STÄHLIN, 1975). Da die Fruchtwand in reifem Zustand aber sehr dünn ist, den Samen nicht wesentlich schützt und bei ausgewachsenen Früchten nur als trockene abreibbare Beschülferung wahrgenommen wird, werden die Früchte in dieser Arbeit, wie es in älterer Literatur (z.B. COHN, 1913; BROUWER & STÄHLIN, 1975; OSMOND et al., 1980; UNGAR, 1996) üblich war, als "Samen" (engl. „seeds“) bezeichnet, außer beim Bestimmungsteil und an ausgewählten Stellen, wo die Unterscheidung wichtig ist.

Das Ovar weist apikal 2 Pistille auf, die hyaline noppenartige Buchtungen haben (s. Anhang: A11-1c, A11-4l), an denen der Pollen hängen bleibt. Bei unfruchtbaren Blüten fehlen die

Pistille oder sind stark reduziert; oft ist an deren Stelle eine zwei- oder dreiteilige Vertiefung zu finden (vgl. 2.1.6).

### 2.1.2 Beobachtungen der Blütenverteilung bei *Atriplex*

Zur Untersuchung der Verteilung der verschiedenen Blütentypen in den Infloreszenzen wurde die Zusammensetzung der Blütenknäuel unter dem Stereomikroskop untersucht. Es wurden die Infloreszenzen von Schattenpflanzen verwendet, weil diese stärkeres Längenwachstum der Blütenstände aufwiesen und somit die Blütenknäuel deutlicher voneinander getrennt und übersichtlicher waren.

Bei *Atriplex sagittata* (s. Abb. 2.3) wurden vertikale und kleine vertikale Blüten, die kleiner als die horizontalen Blüten waren, unterschieden, sowie horizontale Blüten, die wegen des Besitzes von Antheren und des Fehlens eines Fruchtknotens männlich sind, und horizontale weibliche Blüten mit Fruchtknoten und verkümmerten oder fehlenden Antheren sowie Zwitterblüten. Das Verhältnis vertikaler zu horizontalen Blüten war etwas zu Gunsten der horizontalen Blüten (0,86:1) verschoben. Insgesamt überwogen die weiblichen (w) Blüten (vertikale plus horizontale) gegenüber den männlichen (m) im Verhältnis 1,81:1 (w/m). Die durchschnittliche Anzahl der Blüten pro Knäuel war 5,6, die maximale 11 pro Knäuel. Der erste Knäuel der Infloreszenzen-Verzweigung bestand häufig aus nur 1 bis 2 vertikalen Blüten in der Achsel, oder die achselbürtigen Blüten fehlten vollständig. Die anderen Knäuel bestanden ansonsten immer aus vertikalen *und* horizontalen Blüten. Bis auf den ersten Knäuel waren diese unabhängig von der Lage innerhalb der Inflorescenz ähnlich groß.

Die Zahlenverhältnisse vertikaler (v) zu horizontaler (h) Samen von reifen Fruchtständen waren jedoch wesentlich größer (>4:1 v/h) (s. Tab. 5.8). Dies ist nur damit zu erklären, dass entweder ein Teil der horizontalen Samenanlagen nicht über das Embryonalstadium hinaus kam, oder dass noch weitere vertikale Blüten zu einem späteren Zeitpunkt gebildet wurden, wie es bei *A. micrantha* der Fall ist. Letztere Erklärung ist wahrscheinlicher, da am reifen Fruchtstand mehr als 1 bis 2 vertikal stehende Früchte pro Knäuel vorgefunden wurden!

Bei *A. aucheri* (s. Abb. 2.4) waren durchschnittlich 6 Blüten pro Knäuel vorhanden. Das Verhältnis weiblicher (w) zu männlicher (m) Blüten betrug 1,4:1 (w/m), und das der vertikalen zu horizontalen Blüten 0,43:1 (v/h). Der Anteil der horizontalen Zwitterblüten betrug 2,7%. An der ersten und dritten Infloreszenzen-Verzweigung konnte auch wie bei *A. sagittata* eine blattachselständige Einzelblüte festgestellt werden, doch in einem Fall war diese eine horizontale Zwitterblüte!

Die Blüten von *A. hortensis* wurden in etwas fortgeschrittenerem Zustand untersucht (s. Abb. 2.5), sodass nicht nach männlichen oder weiblichen horizontalen Blüten, sondern nach dem Fruchtansatz geschaut wurde. Hierbei bedeuten „horizontale Blüten ohne Fruchtansatz“, dass deren Perianth schon gelb geworden ist, was ein Zeichen für das bevorstehende Abfallen ist. Bei diesen horizontalen Blüten konnte es sich um männliche, unfruchtbare weibliche oder Zwitterblüten gehandelt haben. Das Verhältnis vertikaler zu horizontaler Blüten war 0,35:1 (v/h) das Verhältnis vertikaler zu horizontaler Samenanlagen betrug jedoch 0,9:1 (v/h), weil der überwiegende Teil der horizontalen Blüten ohne Fruchtbildung blieb. Durchschnittlich befanden sich 5,1 Blüten pro Knäuel.

An reifen Fruchtständen konnte ein Verhältnis von vertikalen zu horizontalen Samen zwischen 1,5:1 und 3,5:1 (v/h) festgestellt werden (vgl. *A. sagittata*).

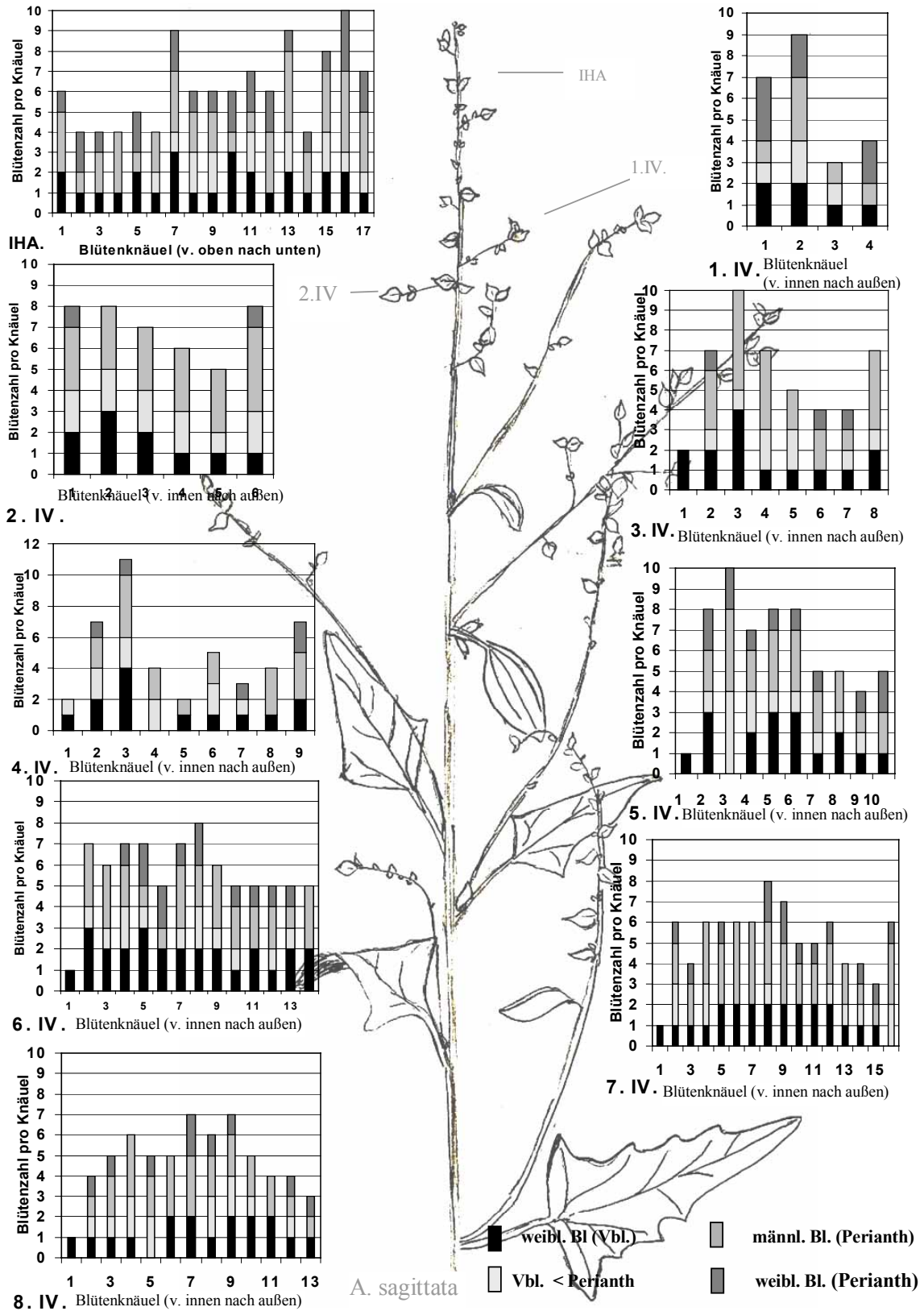
Bei *Atriplex micrantha* (s. Abb. 2.6) gestaltete sich die Untersuchung grundsätzlich schwieriger, da die Knäuel blütenreicher und der Anteil kleiner und junger vertikaler Samen größer war. Ein Auszählen weiterer Äste und z.T. im Spitzenbereich der Infloreszenzen-Verzweigungen war ein Auszählen aufgrund der Gedrängtheit der Blüten nicht mehr möglich. Durchschnittlich bildeten 11 Blüten einen Knäuel – doppelt so viele als bei den anderen untersuchten Arten. Das Verhältnis vertikaler zu horizontaler Blüten betrug 2,5:1 (v/h) – im Unterschied zu den anderen Arten, welche mehr horizontale als vertikale Blüten ausbildeten. Der Anteil der vertikalen Blüten, welche kleiner als der Durchmesser der geschlossenen horizontalen Blüten waren, war zum Zeitpunkt der Untersuchung größer als der der größeren vertikalen Blüten. Das bedeutet, dass die männlichen Blüten vorwiegend vor den weiblichen gebildet wurden und somit in gewissem Maße Proterandrie vorliegt.

An den reifen Fruchtständen war bei *A. micrantha* zu beobachten, dass die relativen Größenunterschiede von den zuerst und erst später ausgebildeten vertikalen Samen bestehen blieben („Heterospermie“!). Die Vorblattgröße korrelierte mit der Samengröße bzw. Samenart: Die zuerst gebildeten Samen sind die größeren braunen Samen, die später gebildeten überwiegend die kleineren schwarzen Samen. Offensichtlich geht die Quantität der ausgebildeten Früchte bei *A. micrantha* auf Kosten ihrer Größe (vgl. 5.7).

Aus den horizontalen Blüten gingen keine horizontalen Samen hervor; die zunächst chlorophyllhaltigen Perianthe vergilbten und fielen später ab.

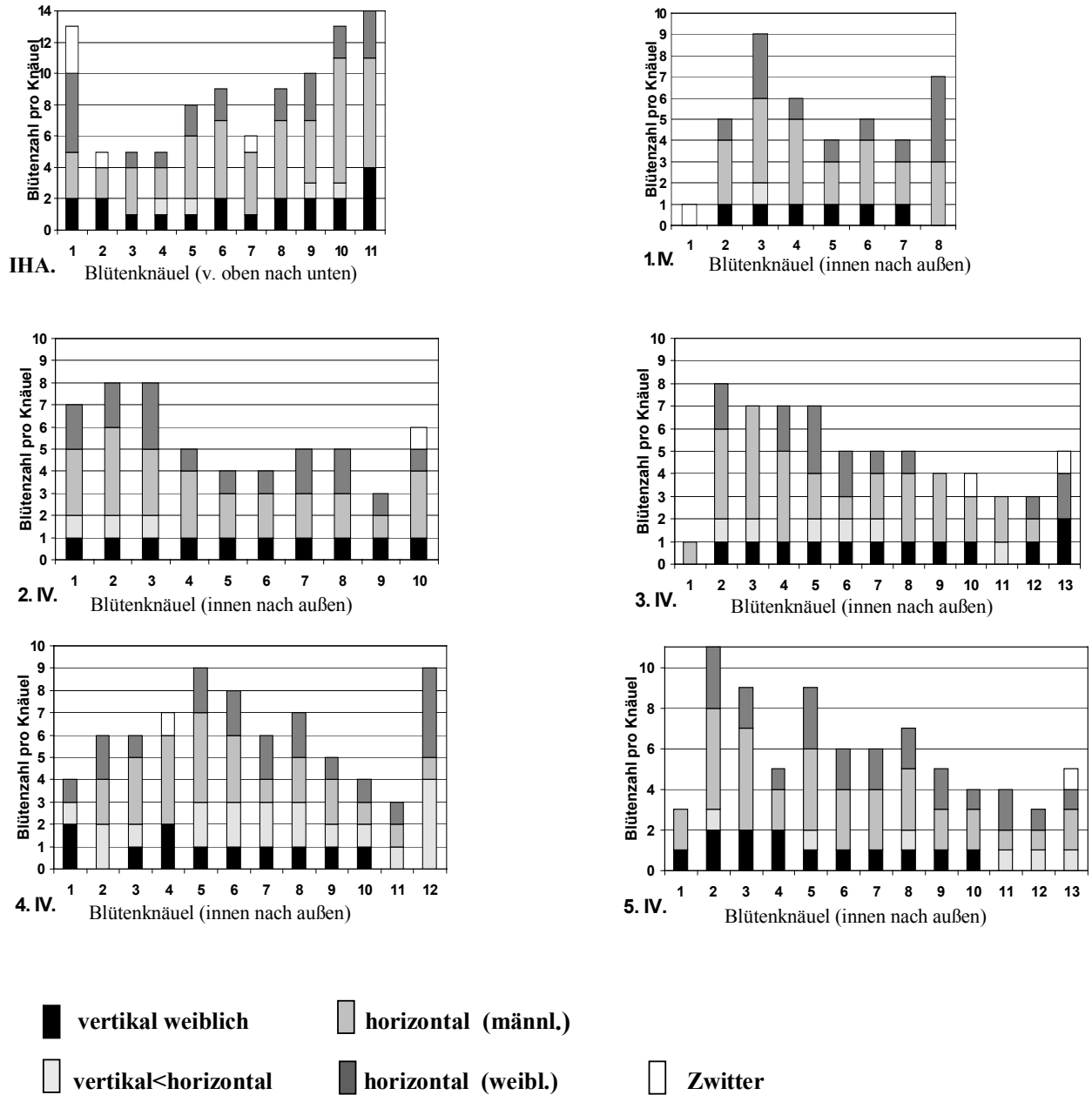
In Fällen, wo ein Same in reifen Fruchtständen scheinbar frei wie ein horizontaler Same aussah, erwies sich immer als vertikaler Same in herabgebogenen oder abgefressenen Vorblättern, was öfters zu Fehlbestimmungen geführt hat (vgl. Anhang A7).

COHN (1913) will bei der zur selben Sektion gehörenden *A. littoralis* jedoch auch horizontale Samen angetroffen haben.



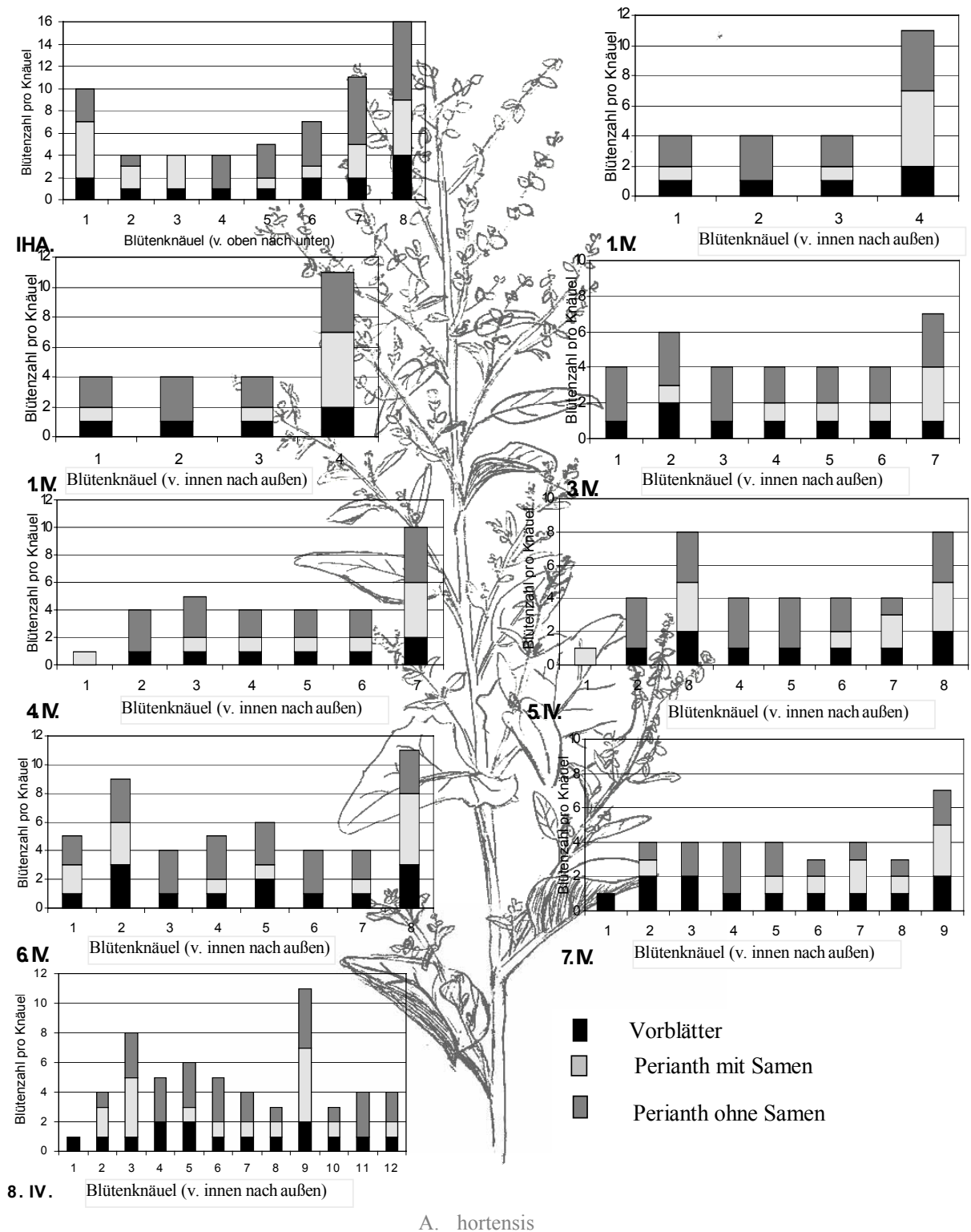
**Abb. 2.3: Zusammensetzung der Blütenknäuel der Infloreszenzhauptachse (IHA.) und von Infloreszenzverzweigungen (IV.) einer *Atriplex sagittata*-Pflanze mit vertikalen (weiblichen), horizontalen weiblichen und horizontalen männlichen Blüten.**

Die Blütenknäuel wurden bei der IHA. von oben nach unten und bei den IV. vom innersten Knoten nach außen gezählt.



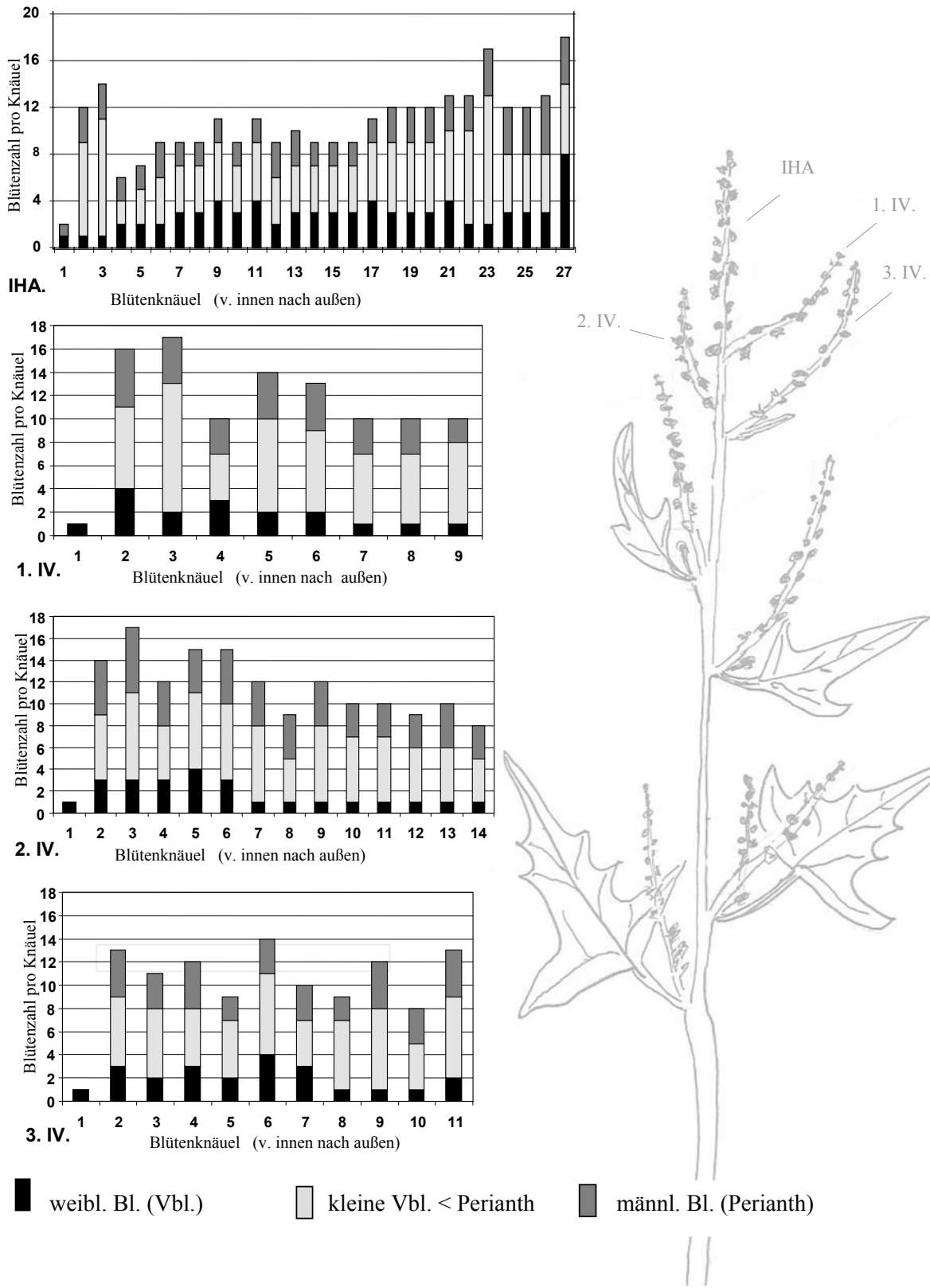
**Abb. 2.4:** Zusammensetzung der Blütenknäuel der Infloreszenzenhauptachse (IHA.) und von Infloreszenzenzerzweigungen (IV.) einer *Atriplex aucheri*-Pflanze mit vertikalen (weiblichen), horizontalen weiblichen, horizontalen männlichen Blüten und Zwitterblüten.

Die Blütenknäuel wurden bei der IHA. von oben nach unten und bei den IV. vom innersten Knoten nach außen gezählt.



**Abb. 2.5: Zusammensetzung der Blütenknäuel der Infloreszenzhauptachse (IHA.) und von Infloreszenzverzweigungen (IV.) einer *Atriplex hortensis*-Pflanze mit vertikalen Früchten (in Vorblättern) und horizontalen Blüten (in Perianth) mit und ohne Samenanatz.**

Die Blütenknäuel wurden bei der IHA. von oben nach unten und bei den IV. vom innersten Knoten nach außen gezählt.



**Abb. 2.6: Zusammensetzung der Blütenknäuel der Infloreszenzhauptachse (IHA.) und von Infloreszenzenverzweigungen (IV.) einer *Atriplex micrantha*-Pflanze mit vertikalen und horizontalen Blüten:**

Die Blütenknäuel wurden bei der IHA. von oben nach unten und bei den IV. vom innersten Knoten nach außen gezählt. Es wurden Vorblätter unterschieden, die kleiner als die geschlossenen horizontalen Blüten waren und die gleich oder größer als jene waren.



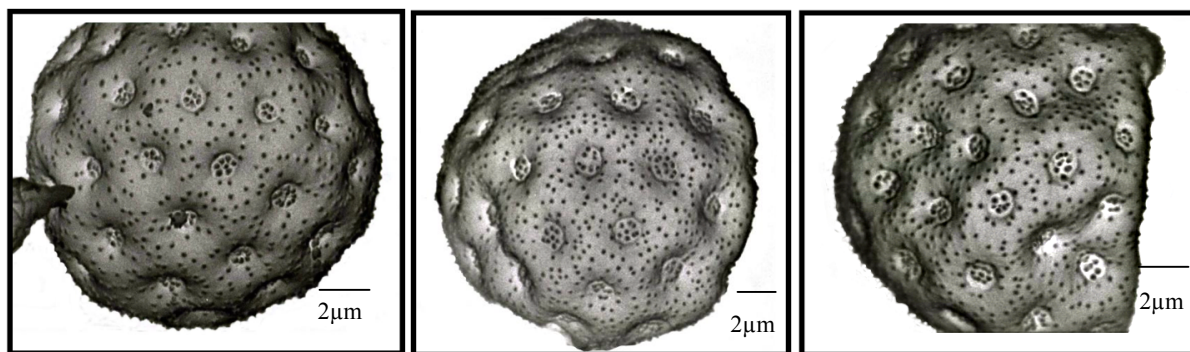
### 2.1.3 Pollenmorphologische Untersuchung von *Atriplex hortensis*, *sagittata* und *micrantha* anhand von rasterelektronenmikroskopischen (REM) Aufnahmen

#### Vorbehandlung der Pollen

Die Pollen wurden von Herbarmaterial mit einer Pinzette entnommen und ohne Vorbehandlung auf den Klebestreifen des Objektträgers aufgetupft. Die Proben wurden mittels Sputting-Technik mit Gold beschichtet. Die REM-Aufnahmen erfolgten mit dem ISI-SS40 Sanning Microscope bei 10 kV Elektrodenspannung. Die Vergrößerung lag zwischen 2400 und 3800 fach.

#### Ergebnisse

In Abb. 2.7 sind je eine REM-Aufnahme von *A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. micrantha* abgebildet. Äußerliche Merkmale sind die radiale symmetrische isopolare Form; die Oberfläche ist von rundlichen eingesenkten Poren bedeckt (pantoporat). Diese sind mit einem Operkulum verschlossen (das in den REM-Aufnahmen heller erscheint). Sowohl die Opercula als auch die Pollenoberflächen sind von stacheligen Erhöhungen, den Spinae, bedeckt. Die Chenopodiaceen, Amaranthaceen und Caryophyllaceen ähneln darin einander sehr (DAMBACH, 1993; PINAR, 1999).



**Abb. 2.7:** *Atriplex*-Pollen: links : *A. hortensis*, Mitte: *A. sagittata*, rechts: *A. micrantha* (REM Aufnahmen)

Systematisch verwendbare Unterschiede könnten im durchschnittlichen Durchmesser der Pollenkörner, der Zahl der Poren pro Ansichtseite, der durchschnittlichen Anzahl der Spinae pro Operculum, sowie der Länge der Spinae bestehen. Letztere Größe wurde aus technischen Gründen nicht bestimmt.

Die anderen Größen waren bei *A. hortensis*, *A. micrantha* und *A. sagittata* in allen untersuchten Merkmalen zu ähnlich, um als rasches und eindeutiges Unterscheidungsmerkmal zu dienen. Alle drei Arten gehören in die von DAMBACH (1993) festgestellten morphologischen Gruppe 3 (von 5 festgelegten) mit den Merkmalen: über 24 Poren pro Pollen und unter 17 Spinulae pro Pore.

DAMBACH untersuchte Arten verschiedener Gänsefuß-Gattungen, u.a. *Atriplex*, worunter auch *A. sagittata* war. Sie konnte entgegen der Veröffentlichung von MONOSZON (1964) anhand der genannten Kriterien keine Unterscheidbarkeit von Chenopodiaceen auf Artebene anhand von licht- und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen feststellen. Der Vergleich der eigenen Ergebnisse von *A. hortensis*, *A. micrantha* und *A. sagittata* mit denen der *A. sagittata* von KARIN DAMBACH und der gesamten Gattung erbrachte kein gegenteiliges Ergebnis.

### 2.1.4 Vergleich der Morphologie der Blasenhaare<sup>1</sup>

*Atriplex* weist einen besonderen Haartyp auf: sog. Blasenhaare, welche u.a. dazu dienen, überschüssige Ionen aufzunehmen und diese mit deren Abfällen zu entsorgen. Es wurden Rasterelektronenmikroskopische Bilder verschiedener *Atriplex*-Spezies aufgenommen und auf morphologische Unterschiede hin verglichen, da Hinweise auf unterschiedliches Aussehen der Endzelle bei *A. spongiosa* (birnenförmig) oder *A. nummularia* (kartoffelförmig) vorlagen (OSMOND et al., 1980: 19).

#### 2.1.4.1 Material und Methoden

Um die Blätter mit den empfindlichen Blasenhaaren und Blüten für die Goldbedampfung und anschließende Rasterelektronenmikroskopie verwenden zu können, wurde eine Kritisch-Punkt-Trocknung durchgeführt. Hierzu wurden die Objekte zunächst in einer Alkoholreihe schonend dehydriert (30, 50, 70, 80, 90, 96, 100% Ethanol). Anschließend wurde der reine Alkohol in einer Kritisch-Punkt-Apparatur sublimiert und gegen CO<sub>2</sub> ausgetauscht. Hierzu wurde einmal das Gerät CPD 020 (BALZERS, Liechtenstein) verwendet. Es wurde bei 5°C Kühltemperatur und 40 °C Heiztemperatur eingestellt. Der Gasaustausch wurde 7 mal wiederholt. Einmal wurde der Kritisch-Punkt-Apparat CPD 030 (Bal-Tec, Liechtenstein) bei 8°C Kühltemperatur und 40°C maximaler Heiztemperatur eingesetzt. Hierbei wurde der Gasaustausch 8 Mal wiederholt. Die genaue Durchführung wurde den Herstelleranweisungen entnommen.

Für die REM-Aufnahmen wurde das Rasterelektronenmikroskop ISI-SS40 Sanning Microscope verwendet.

#### 2.1.4.2 Ergebnisse

Prinzipieller Aufbau der Blasenzellen:

Blasenhaare bestehen aus einer Basalzelle in der Blattepidermis, einer Stielzelle und einer blasenartig erweiterten Endzelle, die mit Flüssigkeit gefüllt ist.

Durch die unterschiedliche Länge der Stielzellen und Größe der Endzelle – die höher stehenden sind größer – werden die Blasenhaare in bis zu zwei Etagen übereinander angeordnet. Die untersuchten Arten (*A. micrantha*, *A. sagittata*, *A. aucheri*, *A. hortensis*, *A. oblongifolia*) unterschieden sich darin nicht.

Auch in der Form der Endzellen, die rundlich bis leicht oval sind, unterschieden sie sich nicht, jedoch von den entfernter verwandten o.g. *A. nummularia* und *A. spongiosa*.

Der Querschnitt der Stielzelle war teils oval (*A. aucheri*, *A. micrantha*), teils kreisrund (*A. hortensis*).

Die Blasenhaare haben neben der Funktion, überschüssige Ionen abzugeben, auch die der Lichtreflexion zur Herabsetzung der Erwärmung und Verdunstung. Die Lichtreflexion wird erreicht durch Kollabieren und Verkleben der Blasenzellen zu cellophanartigen Flächen (s. Anhang A11-1 l) und 11-5 j). Ist der Abstand der Blasenhaare zueinander relativ groß, z.B. wenn die Blattspreiten relativ groß werden und die Haardichte ausgedünnt wird, dann bleiben die kollabierten Blasenhaare solitär und können durch Scherkräfte leicht entfernt werden. Die geplatzen und vertrockneten Blasenhaare werden als weißliche Beschülferung wahrgenommen.

<sup>1</sup> Abbildungen der besprochenen Pflanzenteile sind im Anhang A11 unter den entsprechenden Artnamen einzusehen. Es wird im weiteren Text nicht mehr gesondert darauf verwiesen!

### 2.1.5 Vergleich der Morphologie der Samen und Früchte

Die Oberfläche der schwarzen Samen aller untersuchten Arten ist strukturlos und glänzend, nur am Würzelchen sind erhabene parallel liegende Rhizodermiszellen sichtbar\*.

Die braunen Samen sind umgeben von einem schmälere Rand. Der Same ist matt, oval bis rund und lagerungsbedingt durch Dehydrierung bisweilen leicht runzelig.

Die braunen Samen der voll- und halbroten Gartenmelde unterscheiden sich aber von der grünen und gelben Sorte und den übrigen untersuchten Arten. Sie sind nierenförmig, am apikalen Rand am dicksten und haben meist ein etwas dunkler gefärbtes Zentrum. Die schwarzen Früchte bzw. die Samen mit Fruchthülle erhalten durch die getrocknete Fruchthülle eine Struktur, die der Beschülferung ähnlich, ihrer Entstehung nach jedoch verschieden ist.

Nur die vertikalen schwarzen Früchte der *A. hortensis* und *A. oblongifolia* sind aufgrund der Längsstreifen, welche durch Längsfaltung der Fruchthülle entstanden sind, von den übrigen Arten zu unterscheiden.

Die bei *A. hortensis*, *A. aucheri* und *A. sagittata* vorkommenden horizontalen schwarzen Früchte sind weder an dem pentameren Perianth noch an der Fruchthüllenstruktur voneinander zu unterscheiden.

### 2.1.6 Vergleich der Morphologie der Fruchtknoten

Während die Fruchtknoten der vertikalen Blüten der verschiedenen Arten keine morphologisch auffällige Unterschiede zeigen, sind die der horizontalen Blüten, die aufgrund der fehlenden Griffel als männliche anzusprechen sind, verschieden (Abbildungen von Blüten einiger Arten im Anhang A11).

Der Fruchtknoten von *A. oblongifolia* hatte eine trichterförmige Vertiefung.

Der von *A. hortensis* und *A. micrantha* wies eine kleine Grube auf, die sich zwischen zwei Lappen, an deren Stelle beim Fruchtknoten der vertikalen Blüte der Griffel läge, befindet. Das Aussehen erinnert an einen geöffneten Fischmund.

Bei *A. sagittata* konnten zweierlei verschiedene Fruchtknotentypen festgestellt werden, der eine glich dem von *A. hortensis* bzw. *micrantha*, der andere hatte nur die Griffelbasis ausgebildet, die ca. einem Drittel der normalen Griffelgröße entspricht.

Ähnlich ist es auch bei *A. aucheri*, daneben wurden Fruchtknoten mit einer Grube und zwei sowie mit drei Lappen gefunden.

\* Die Oberflächenstruktur sowohl brauner als auch schwarzer Samen ist bei subfossilen Funden (KÖRBER-GROHNE, 1987; STIKA., 1996) jedoch nicht glatt, sondern mit noppenartig oder fein-buckeliger Oberfläche. Dies kommt offensichtlich durch Abtragung der äußeren Schicht des Integuments der Samenschale während der jahrhundertelangen Lagerung im Boden zustande.

### 2.1.7 Vergleich der Vorblätter

#### Nervatur

Die Hauptadern der Vorblätter von *A. hortensis* und *A. aucheri* vereinigen sich im unteren Drittel zu einem Stiel, der hier als Fructifer<sup>#</sup> („Fruchttträger“) bezeichnet wird, da die Frucht innerhalb der Vorblätter an dem Verzweigungspunkt der Hauptadern sitzt, wodurch Frucht und Fructifer in den transparenten Vorblättern zusammen das Aussehen eines Lolli haben. Abweichend davon sind Sonderbildungen bei v.a. den roten Varietäten von *A. hortensis* festzustellen: anstelle des klar gegliederten Fructifers und des beiderseits dazu verlaufenden adernlosen Streifens, laufen die Adern in einer strukturlosen etwas erhabenen Fläche zusammen (s. Anhang 12: Abb. 12-11a u. b). Bei *A. sagittata* und *A. oblongifolia* vereinigen sich die Hauptadern erst an der Basis der Vorblätter.

Bei *A. micrantha* verlaufen die drei Hauptadern ohne sich zu vereinigen bis in das Füßchen. Die Nervatur von *A. micrantha* und *A. oblongifolia* ist weniger stark ausgeprägt und meist auf Hauptadern beschränkt, während bei den übrigen drei Arten auch die feinere Verästelung zu erkennen ist, u.a. weil die Vorblätter etwas transparent sind.

#### Form

Bei *Atriplex sagittata* und *oblongifolia* sind die Vorblätter spitz zulaufend und länger als breit. Ihr Längen-Breitenverhältnis<sup>\*</sup> liegt zwischen 1,2 und 1,5 (L/B *sagittata* verschiedener Herkünfte: 1,2; 1,2; 1,43; 1,51; *oblongifolia*: 1,31). Das Längen-Breitenverhältnis von *A. micrantha* liegt zwischen 1 und 1,2 (L/B: 0,99; 1,19; 1,19). In die Längenmessung eingeflossen ist auch das Füßchen, welches ca. 1 mm lang ist. Ohne Füßchen erscheint die Spreitenfläche doch eher rundlich als es das Verhältnis angibt.

Bei *A. hortensis* sind sie oval, bisweilen spitzig oder kreisrund, das Längen-Breitenverhältnis liegt zw. 0,95 und 1,37. (L/B: 0,95; 0,98; 1,17; 1,2; 1,37). Es fällt auf, dass dies Verhältnis mit Zunahme der Spreitenfläche abnimmt. Eine Sonderbildung wurde bei einer Pflanze entdeckt, deren Vorblätter apikal und basal gleichermaßen spitz zuliefen (s. Anhang 12: Abb. 12-11c)

Bei *A. aucheri* liegen nur 2 Werte für Früchte verschiedener Herkunft vor, deren Längen-Breitenverhältnis<sup>\*</sup> 1,1 und 1,28 beträgt.

Während die reifen fruchttragenden Vorblätter einer Pflanze von *A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. aucheri* einheitlich groß sind, sind sie bei *A. micrantha* bezüglich der Größe heterogen (Namensherkunft: *A. heterosperma* Bunge!).

Bei *A. hortensis* (rote Varietät) und *A. aucheri* wurden auch Vorblätter ohne entwickelten Samen angetroffen. Die Vorblätter waren äußerlich gut kenntlich, da sie blasenartig aufgetrieben waren.

<sup>#</sup> In Anlehnung an den griechischen Terminus „Karpophor“, den AELLEN (1979) für diese Struktur verwendet hatte, und der in der botanischen Literatur ansonsten für den Fruchthalter der Spaltfrüchte von Apiaceen verwendet wird, dessen Entstehung jedoch von der genannten Struktur bei den Melden-Vorblättern verschieden ist.

<sup>\*</sup> Jeder angegebene Meßwert ist der Mittelwert von mindestens 10 Einzelmessungen einer Pflanze eines Standortes bzw. einer Herkunft.

### 2.1.8 Längen-Breitenverhältnis der Blattspreiten verschiedener *Atriplex*-Arten

Im Habitus der *Atriplex*-Arten fällt die Variationsbreite der Blattgestalten auf. Apikale und basale Blätter unterscheiden sich meist deutlich, weil sie tendenziell die Spießecken zur Spitze hin verlieren und lanzettlich werden. JONES & STOREY (1975) untersuchten in ähnlicher Weise *A. littoralis*, *A. patula* und *A. prostrata* (*A. triangularis*-Gruppe), um die Arten voneinander abzugrenzen. Dies Verhalten ist unabhängig von der absoluten Pflanzengröße, aber artspezifisch in unterschiedlichem Maß zu beobachten.

#### 2.1.8.1 Methode

Es wurden die Blattspreitenlänge und -breite entsprechend Abb. 2.8 (rechts unten) von *Atriplex aucheri*, *A. hortensis*, *A. micrantha*, *A. prostrata* und *A. sagittata* ausgemessen und als Blattspreitenindex (Länge/Breite) angegeben. Bei den Blättern von *A. aucheri* und *micrantha* wurde nach überwiegend sonnigem und schattigerem Standort („Sonnenform“ bzw. „Schattenform“) unterschieden, weil diese modifikative Variabilität aufwiesen (vgl. Tab. 2.1). Zur besseren Vergleichbarkeit von niedrigen nur ca. 60cm hohen Pflanzen und von bis 2,60m hohen Riesenexemplaren wurde der Blattspreitenindex auf die relative Höhe des jeweils ausgemessenen Blattes bezogen.

Durch die sich ergebenden Punktwolken wurden Regressionsgeraden gelegt. Die Gleichung der Regressionsgeraden gibt die Tendenz der Veränderung des Blattspreitenindex mit der relativen Pflanzenhöhe an.

#### 2.1.8.2 Ergebnisse

In Abb. 2.8 ist der Blattspreitenindex in Abhängigkeit der relativen Blatthöhe dargestellt.

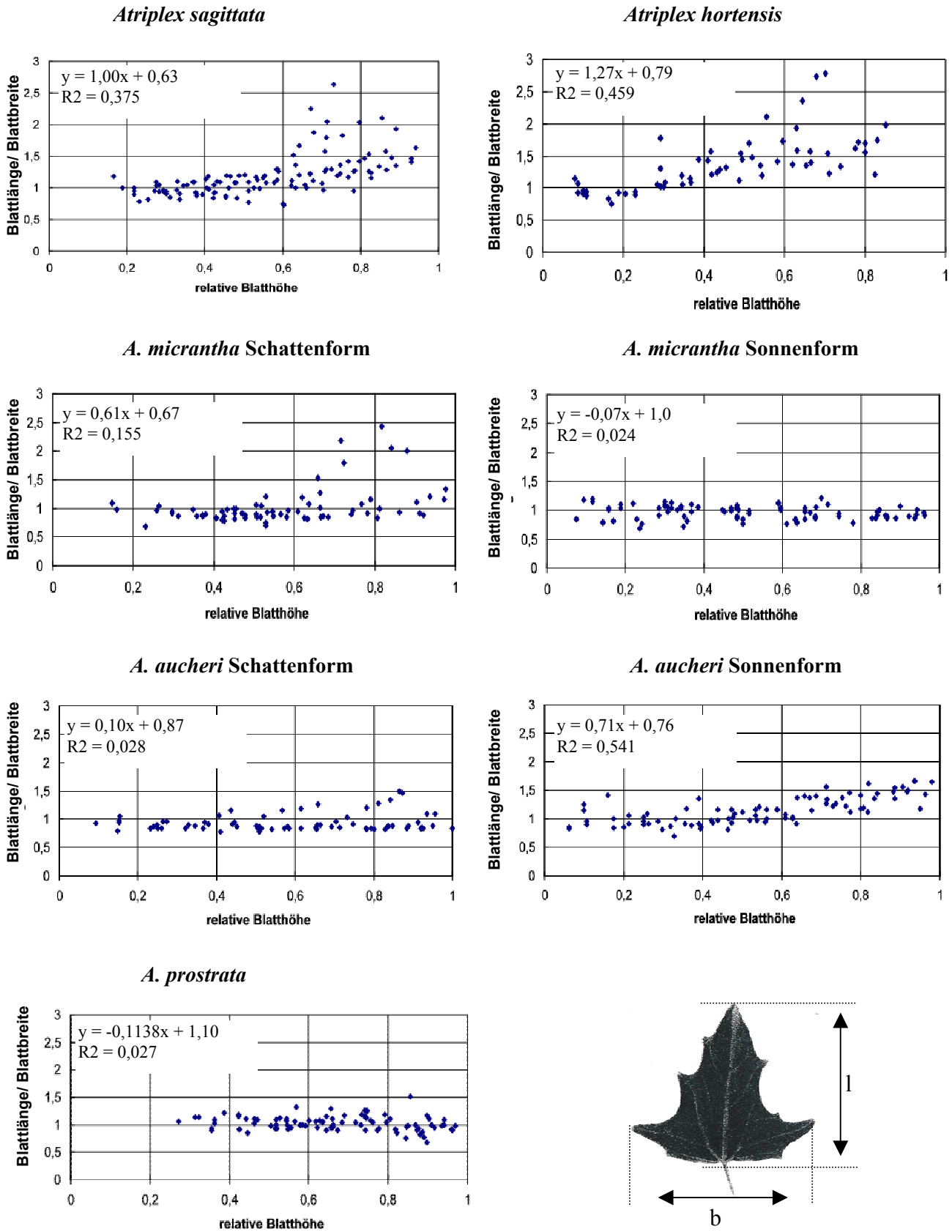
Es zeigt sich, dass die Blätter aller Arten und Herkünfte an den unteren Knoten zumeist einen Index um 1 haben.

*Atriplex sagittata* und *hortensis* weisen eine Steigung größer 1 auf – die Blätter werden apikal länger und schmaler, und die Spießecken werden kleiner. Auffällig sind etliche Ausreißer mit einem Blattindex größer als 2; diese sind apikal stehende Blätter, welche keine Spießecken ausgebildet haben und lanzettlich sind.

Einen geringeren, jedoch einheitlicheren Anstieg weist auch die Sonnenform von *A. aucheri* auf. Die Schattenform von *A. aucheri* unterscheidet sich davon; sie steigt nur geringfügig an ( $m = 0,1$ ) und nur eine Minderheit der Blätter verlängert die Blattspreite gegenüber der Breite. Bei den meisten bleibt der Index unter 1.

Die Beobachtung, dass die Blattspreiten der Sonnenform von *A. micrantha* unabhängig von der Blatthöhe den Umriss von dreiseitigen Dreiecken haben, wird durch den fast waagerechten Verlauf der Geraden (Steigung 0) und den bei 1 liegenden Achsenabschnitt untermauert. Die Blätter der Schattenform haben ebenfalls vorwiegend einen Index von 1, jedoch treten im apikalen Bereich einzelne Blätter mit stark verlängerter Blattspreite auf, die zu einer deutlich positiven Steigung der Regressionsgeraden ( $m = 0,61$ ) führen.

*A. prostrata* hat eine schwach negative Steigung der Regressionsgeraden, was bedeutet, dass die Blätter mit der Höhe etwas breiter werden, ausgehend von basalen Blättern mit einem Blattindex über 1.



**Abb. 2.8:** Längen-Breitenverhältnis der Blattspreiten an den Hauptachsen in Abhängigkeit von der relativen Blatthöhe bei verschiedenen *Atriplex*-Arten. In den Diagrammen ist die Gleichung der Regressionsgeraden sowie das Bestimmtheitsmaß angegeben.  
 Legende: rechts unten: l : Spreitenlänge, b: Spreitenbreite



*A. prostrata*



*A. hortensis* ( grüne Var.): Sorte mit Spießecken



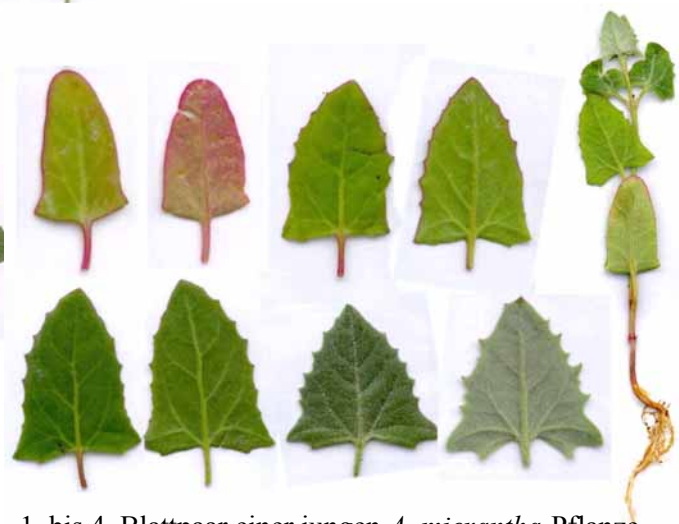
*A. hortensis* ( grüne Var.): Sorte ohne Spießecken



*A. sagittata*



*A. micrantha*



1. bis 4. Blattpaar einer jungen *A. micrantha*-Pflanze

**Abb. 2.9:** Ober- und Unterseiten der Laubblätter verschiedener *Atriplex*-Arten.

### 2.1.9 Periodizität des Internodien-Längenwachstums

Bei der Gattung *Atriplex* wie auch bei anderen Chenopodiaceen und Phytolaccaceen ist die Abfolge der Internodien (die Sprossabschnitte zwischen zwei Knoten) komplizierter als bei den meisten anderen Pflanzenfamilien. Die basal ausgebildete Gegenständigkeit der Blätter an den Knoten geht in Wechselständigkeit über, wobei auch zufällig Gegenständige unter den Wechselständigen zu finden sind (s. Abb. 2.11). Dieser Verlauf lässt sich als zwei sich überlagernde eingipfelige Internodien-Kurven interpretieren und darstellen. (GROOM, 1909; MOLL zit. in TROLL, 1967 Teil 1).

Eine Darstellung der Internodienabstände als Kurve, bei welcher der Abstand zweier gegenüberstehender Blätter als Null angenommen wird, ist in Abb. 2.10 wiedergegeben. Dieser Verlauf ist unabhängig von abiotischen Faktoren, und ob die Pflanze niederliegend oder aufrecht wächst (GROOM, 1909).

Es wurde untersucht, in wieweit die Internodienabfolge innerhalb einer Art variiert, und ob Unterschiede als Artmerkmal genutzt werden können.

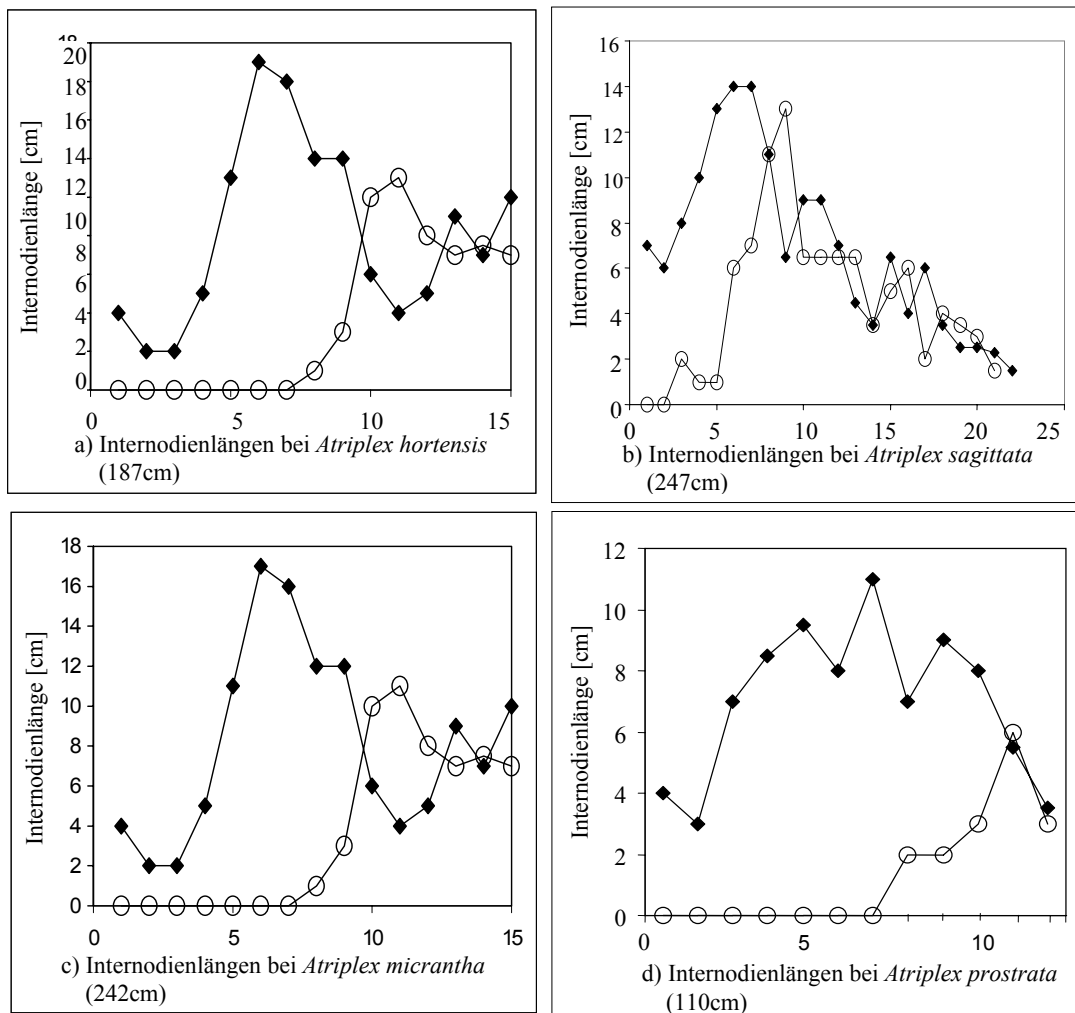


Abb. 2.10: Längenkurven der Internodien von a) *Atriplex hortensis*, b) *A. sagittata*, c) *A. micrantha* und d) *A. prostrata*.

Anmerkung: Die Kurve mit Rautensymbol ist die eigentliche Internodienkurve. Die Kurve mit den Kreissymbolen gibt die durch Einschaltung von Achsengliedern zwischen die Blattpaare entstehende Verschiebung der Blätter aus der gegenständigen (wirteligen) in die wechselständige (zerstreute) Blattstellung wieder.



### 2.1.9.1 Methode

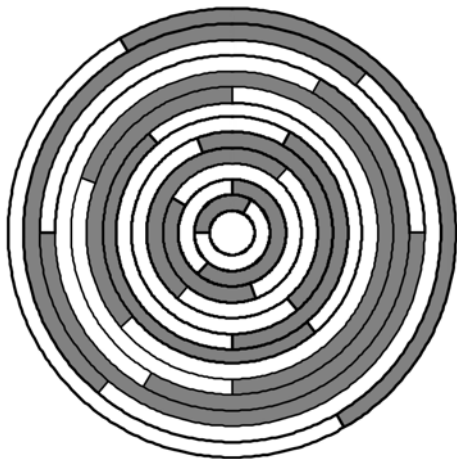
Als Parameter wurde der Übergang von gegen- zu wechselständiger Blattstellung bei *Atriplex micrantha*, *sagittata*, *hortensis*, *aucheri* und *prostrata* verwendet. Dieser Übergang ist in den Graphiken der Abb. 2.10 an der Kurve mit Kreissymbol zu erkennen, wenn diese von der Nulllinie ansteigt.

#### Erstellung der Graphen in Abb. 2.10:

Sind zwei Blätter gegenständig, ist der Abstand zwischen ihnen null – der Wert der Kurve mit Kreissymbol ist somit auch null! Der Abstand zur nächsten Blattinsertionsstelle ergibt die Internodienlänge der Kurve mit Rautensymbol. Die andere Kurve mit Kreissymbol hat den Wert null, wenn an der Blattinsertionsstelle (Knoten) die Blätter gegenständig sind; wenn aber wechselständige vorliegen, hat sie den Wert des Abstandes dieses Blattpaares.

Als wechselständig wurden die Knoten gezählt, deren Blätter > 1cm voneinander entfernt entsprangen. Die Höhe und Ordinalzahl des diesem vorhergehenden Knotens mit gegenständigen Blättern, der im folgenden LGK (Letzter Gemeinsamer Knoten) abgekürzt wird, wurde notiert und in Verhältnis zur Gesamthöhe der Pflanze gesetzt. Untersucht wurde Material verschiedener Standorte und Vegetationsstadien.

Zur statistischen Auswertung wurde von den Werten das arithmetische Mittel, der Median, das geometrische Mittel und der Modus mit Hilfe des Microsoft® Excel-2000-Tabellenkalkulationsprogramms berechnet.



**Abb. 2.11:** Darstellung der Blattstellung einer *Atriplex micrantha* Pflanze. Ein radialer Strich symbolisiert die Insertionsstelle eines Blattes und somit einen Knoten. Ein Ring stellt jeweils ein zusammengehöriges Blattpaar dar. Der äußerste Ring ist der epikotyle Knoten.

### 2.2.9.2 Ergebnisse

Die Werte für den Übergang von Gegen- zu Wechselständigkeit sind in Tab. 2.1 verzeichnet. Trotz einer relativ starken Variabilität des Übergangs von Gegen- zu Wechselständigkeit bei *A. micrantha* (einschließlich dem „Jerevan-Typ“) zwischen dem 3. bis 9. Knoten bei einer relativen Höhe von zwischen 0,12 bis 0,86 war der LGK doch deutlich von *A. sagittata* zu unterscheiden.

Bei *A. micrantha* war der LGK der 7te (Moduswert), der Medianwert war der 6te, das arithmetische Mittel betrug 5,57. Die relative durchschnittliche Höhe des LGK war  $0,41 \pm 0,2$ .

*A. sagittata* hatte im Gegensatz hierzu wesentlich niedrigere Werte: das arithmetische Mittel und der Median lagen 2 Einheiten niedriger, der Modus 3. Die relative durchschnittliche Höhe des LGKs war mit  $0,12 \pm 0,095$  um Faktor drei niedriger und variierte weniger als bei *A. micrantha*. Während bei *A. micrantha* kein LGK unter 0,1 relativer Höhe lag, betrug der Median von *A. sagittata* 0,09.

Die LGKs bewegten sich bei *A. prostrata* zwischen 6 und 8 bei einer relativen Höhe von  $>0,46$ , also Bereiche, die bei *A. sagittata* nie vorkamen.

Die Werte von *A. hortensis* und *aucheri* bewegen sich zwischen denen von *A. micrantha* und *A. sagittata*: *A. hortensis* hat einen Median und Moduswerte für den LGK von 5. Der durchschnittliche relative Höhenwert betrug  $0,29 \pm 0,165$ . *A. aucheri* hatte einen Median- und mittleren Moduswert von 4. Der durchschnittliche Höhenwert lag bei  $0,21 \pm 0,08$ .

Diese Ergebnisse werden auch in der Längenkurvendarstellung der Internodien (s. Abb. 2.10) deutlich: Die zweite, kleinere Längenkurve (Kreissymbol) steigt bei *A. sagittata* schnell etwas an, fällt aber danach – wie bei fast allen untersuchten Exemplaren dieser Species – wieder etwas ab, um dann recht schnell zum Maximum anzusteigen. Bei den anderen Arten verlässt diese Kurve die Nulllinie erst am 5., 6. oder 7. Knoten (Übergang von Gegen- zu Wechselständigkeit).

Die Merkmalskombination von LGK-Wert und dessen relative Höhe (rH) lässt sich als nicht ausschließliches, aber zusätzliches Unterscheidungsmerkmal für die Arten *A. micrantha* (LGK:  $\geq 5$ ; rH:  $>0,2$ ), *A. prostrata* (LGK:  $\geq 6$ ; rH:  $> 0,45$ ) und *A. sagittata* (LGK:  $\leq 4$ ; rH:  $<0,15$ ) verwenden.

Tab. 2.1: Übergang von gegenständiger zu wechselständiger Blattstellung:

*Atriplex micrantha*

Gesamthöhe [cm]	letzter Knoten mit gegenst. Blättern	desen Höhe [cm]	dessen relative Höhe
47	7	34	0,72
30	2	3,5	0,12
45	6	32	0,71
47	6	40,4	0,86
60	6	21	0,35
62	6	37	0,6
64	5	30	0,47
65	7	27	0,42
66	5	32	0,48
67	10	41,5	0,62
68	8	37	0,54
69	5	10,5	0,15
70	7	36	0,51
70	4	23,1	0,33
72	7	28,6	0,4
79	7	32	0,41
83	2	12,5	0,15
85	9	72	0,85
85	7	36	0,42
90	3	19	0,21
94	6	29	0,31
98	7	39	0,4
100	5	29,1	0,29
105	6	51	0,49
106	5	24,5	0,23
118	6	80,6	0,68
150	7	63	0,42
155	4	24,5	0,16
160	3	26,5	0,17
173	4	26	0,15
242	7	57	0,24
<b>arithm. Mittel</b>	<b>5,71</b>		<b>0,41 +/- 0,2</b>
<b>Median</b>	<b>6</b>		<b>0,41</b>
<b>geom. Mittel</b>	<b>5,55</b>		<b>0,37</b>
<b>Modus</b>	<b>7</b>		

*Atriplex sagittata*

Gesamthöhe [cm]	letzter Knoten mit gegenst. Blättern	desen Höhe [cm]	dessen relative Höhe
90	4	22	0,24
156	4	34	0,22
168	5	66	0,39
173	4	9	0,05
176	4	38	0,22
180	3	21	0,12
182	4	25	0,14
228	4	28	0,12
236	3	15	0,06
240	4	19	0,08
245	3	16	0,07
247	2	13	0,05
248	2	13	0,05
251	3	12	0,05
260	4	7	0,1
266	3	24	0,09
251	3	12	0,05
<b>arithm. Mittel</b>	<b>3,47</b>		<b>0,12 +/- 0,095</b>
<b>Median</b>	<b>4</b>		<b>0,09</b>
<b>geom. Mittel</b>	<b>3,37</b>		<b>0,10</b>
<b>Modus</b>	<b>4</b>		

*Atriplex aucheri*

Gesamthöhe [cm]	letzter Knoten mit gegenst. Blättern	desen Höhe [cm]	dessen relative Höhe
42	5	12	0,29
50	4	8	0,16
80	6	20	0,25
82	7	30	0,37
103	5	22	0,21
105	3	22,5	0,21
216	4	32	0,15
250	3	30	0,12
<b>arithm. Mittel</b>	<b>4,63</b>		<b>0,21 +/- 0,082</b>
<b>Median</b>	<b>4</b>		<b>0,21</b>
<b>geom. Mittel</b>	<b>4,37</b>		<b>0,20</b>
<b>Modus</b>	<b>(3, 4, 5)</b>		

*Atriplex hortensis*

Gesamthöhe [cm]	letzter Knoten mit gegenst. Blättern	desen Höhe [cm]	dessen relative Höhe
150	5	65	0,43
170	5	71,5	0,42
178	6	40	0,22
187	5	84	0,45
240	6	26	0,11
250	5	25	0,1
<b>arithm. Mittel</b>	<b>5,33</b>		<b>0,29 +/- 0,165</b>
<b>Median</b>	<b>5</b>		<b>0,16</b>
<b>geom. Mittel</b>	<b>5,31</b>		<b>0,32</b>
<b>Modus</b>	<b>5</b>		

*Atriplex prostrata*

Gesamthöhe [cm]	letzter Knoten mit gegenst. Blättern	desen Höhe [cm]	dessen relative Höhe
58	8	45	0,78
80	6	43,5	0,54
85	8	63	0,74
110	7	51	0,46
<b>arithm. Mittel</b>	<b>7,25</b>		<b>0,63 +/- 0,154</b>
<b>Median</b>	<b>7,50</b>		<b>0,64</b>
<b>geom. Mittel</b>	<b>7,20</b>		<b>0,62</b>
<b>Modus</b>	<b>8</b>		

### 2.1.10 Das Wurzelsystem von *Atriplex micrantha*

Chenopodiaceen bilden meist eine (spindel- bis) pfahlförmige Primärwurzel aus (KUTSCHERA 1997) und gelten als nicht mykorrhiziert. Beides wurde an *Atriplex micrantha*-Pflanzen untersucht.

#### 2.1.10.1 Material und Methoden

##### Freilegen des Wurzelwerks

Zur Untersuchung der unterirdischen Teile wurde das Wurzelwerk von *Atriplex micrantha* von im Garten und in 50-l-Pflanzkübeln gewachsenen Pflanzen nach Erreichen der Samenreife freigelegt. Hierzu wurde das Erdreich mit fließendem Wasser und unter Zuhilfenahme der Hände und eines Spatels ausgewaschen. Auf diese Weise wurden insgesamt sieben Wurzelstöcke freigelegt.

##### Wurzel-Mykorrhiza-Färbung

Die Feinwurzeln einer Pflanze eines Straßenrand-Standortes wurden untersucht. Nachdem die Wurzeln gründlich von Erdresten befreit worden sind, wurden sie zum Aufhellen über Nacht in 10%iger KOH bei 60°C gelegt, anschließend zweimal mit Leitungswasser gespült und zum nochmaligen Aufhellen zwei bis drei Minuten in 10%ige HCl gelegt. Hiernach wurden die Wurzelfasern in 0,05%igem Anilinblau gefärbt. Nach zwei bis vier Stunden bei 60°C (Wärmeschrank) wurden die Wurzeln mit 90%iger Milchsäure versetzt und darin auf den Objektträger gelegt und mikroskopiert.

#### 2.1.10.2 Ergebnis und Diskussion

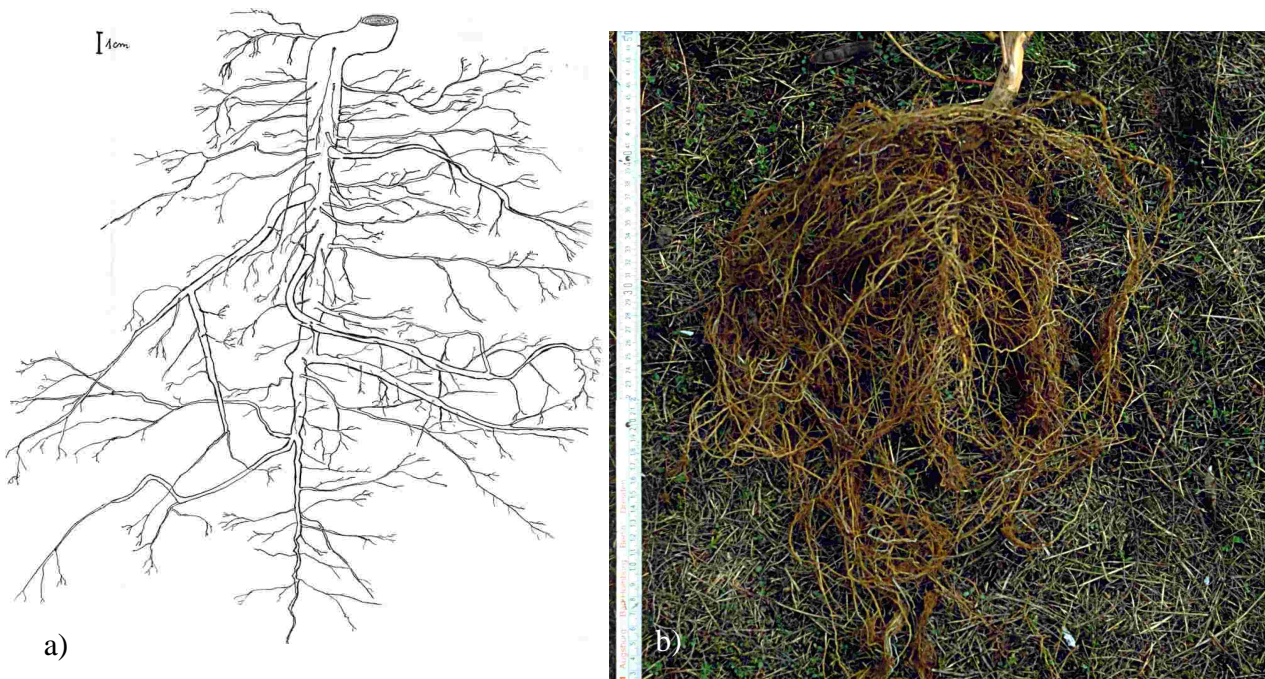
Die einjährigen *Atriplex micrantha*-Pflanzen bilden eine kräftige, verholzte Pfahlwurzel aus, die sich aber relativ rasch in den ersten 20cm verjüngt. Die Seitenwurzeln sind am pfahlförmigen Teil der Primärwurzel zahlreich, meist sind aber nur drei bis sechs davon kräftig. Die zumeist dünneren Seitenwurzeln sind nahezu rechtwinklig abstehend, wodurch sich ein sparriges Aussehen ergibt. Die unteren und die kräftigeren sind mehr bogig oder senkrecht nach unten geneigt. Wurzeln erster Ordnung verzweigen sich zu mehreren langen und zahlreichen kürzeren Seitenwurzeln zweiter und dritter Ordnung. Die Wurzelfarbe ist weißlichgelb.

An den zwei Standorten, dem Garten, am Rande eines mit Kürbissen bewachsenen und regelmäßig gegossenen nährstoffreichen Hügelbeetes, und dem Pflanzkübel, mit wenig humosem Lehmboden an einem sehr sonnigen Standort, entwickelten die Melden auch etwas unterschiedliche Wurzelsysteme. An ersterem wurden weniger und kürzere Seitenwurzeln ausgebildet (s. Abb. 2.12 a), an letzterem mehr und längere Faserwurzeln (s. Abb. 2.12 b).

So ist bekannt, dass in trockenen Gebieten wachsende Pflanzen ein sehr dichtes und weites Wurzelnetz in der obersten Bodenschicht ausbilden, um bei Niederschlägen das kostbare Nass schnell und möglichst quantitativ aufnehmen zu können (KUTSCHERA et al., 1997).

Eine Konzentrierung der Faserwurzeln in einem einzigen Ballen und keine Ausbildung einer primären Pfahlwurzel, sondern nur 2 bis 3 tiefeichende abwärts reichende kräftige Wurzeln, wie es für *A. nitens* (= *A. sagittata*) auf einem Müllplatz von BAUER (1938) beschrieben worden ist, konnte bei *A. micrantha* nicht festgestellt werden.

Es konnte keine Mykorrhiza in den Feinwurzeln entdeckt werden (Bestätigung des Ergebnisses durch Frau ADELA BECK, Univ. Tübingen), was für die Chenopodiaceen und die Caryophyllales insgesamt zu erwarten war.



**Abb. 2.12:** Oberer Wurzelbereich von einer samenreifen *A. micrantha*, welche a) in Gartenboden am Rande eines Hügelbeetes und b) in einem 50-l-Pflanzkübel mit Lehm Boden an einem Sonnenstandort gewachsen war.

## 2.2 Vergleich der Zeichnungen verschiedener *Atriplex*-Arten in der Literatur

Beim Bestimmen sind Abbildungen der Pflanzen oder Teile davon hilfreich. Die Qualität der Abbildungen lässt jedoch häufig zu wünschen übrig, weil beispielsweise die in Abhängigkeit des Reifezustandes des abgebildeten Objektes beschriebenen Merkmale noch nicht oder nicht mehr zu sehen sind; manchmal werden auch Abbildungen mit denen verwandter Arten verwechselt, oder es hat der Zeichner einfach ein untypisches Exemplar abgebildet. Im folgenden sollen Abbildungen der untersuchten *Atriplex*-Arten aus der Bestimmungsliteratur auf die Qualität und Richtigkeit der Darstellung überprüft und miteinander verglichen werden.

### 2.2.1 Vergleich der Zeichnungen von *Atriplex aucheri* Moq. in der Literatur

Verschiedene Abbildungen von *Atriplex aucheri* Moq. aus der Literatur sind in Abb. 2.13 gezeigt. Aufgrund der mittelasiatischen Verbreitung ist die Anzahl der zugänglichen Floren, die diese Art verzeichnen, nicht sehr zahlreich.

#### Habitus

Der Habitus ist lediglich anhand eines abgelichteten Herbarbeleges in HEDGE (1997) (**d**) zu ersehen. Hierbei sind nur wenige Details zu entdecken. Lediglich die oberen Blätter mit keilförmigen Grund und Spießbecken geben einen Hinweis darauf, dass die relativ großen ovalen Vorblätter keiner *A. hortensis* angehören. Das lanzettliche Blatt in GROSSHEIM (1945) (**c**) kommt im Infloreszenzen-Bereich vor, jedoch ist diese unspezifische Blattform in sehr vielen *Atriplex*-Arten so gestaltet, so dass dies kein charakteristisches Merkmal darstellt.

#### Vorblätter

Die Vorblätter in AELLEN (1940) (**a**) und in **c**) sind von der Außenseite gezeichnet, die Abbildung in HEDGE (1997) (**b**) mit entferntem vorderen Vorblatt. Die Form ist oval-eiförmig. Der Same sitzt ebenfalls wie bei *A. hortensis* auf einem relativ langen Fructifer auf, jedoch kommt der Same nicht wie bei *A. hortensis* mittig, sondern ein wenig tiefer zu liegen. Dieses Detail ist in **c**) jedoch nicht ersichtlich.

Aus **b**) geht hervor, dass diese Art wie auch die *A. hortensis* und *A. sagittata* netznervige Vorblätter besitzt. Die Hauptadern entspringen aus einem Fructifer<sup>#</sup>, welcher an der Basis des Samens im unteren Drittel des Vorblattes endet. Dies wird in **a**) und **b**) korrekt wiedergegeben. Bei kleinen Vorblättern kann der Fructifer recht kurz sein, so dass die Nervatur aussieht, als entspringe sie der Basis ähnlich der *A. sagittata*. Eine Nervatur wie in **c**) trifft auf keine der untersuchten *Atriplex*-Arten zu, weil die untersten Verzweigungen erster Ordnung erstens zu tief beginnen und zweitens diese basal waagrecht von der Hauptader abzweigen. Die basalen Ränder sind normalerweise aber frei von Verzweigungen erster Ordnung und höchstens fein netznervig durch Verzweigungen höherer Ordnung.

<sup>#</sup>Fructifer (Fruchtträger): bezeichnet die basal zu *einem* Stiel vereinigten Hauptadern der Vorblätter. Innerhalb der Vorblätter sitzt die Frucht an dem Verzweigungspunkt von welchem sich die Hauptadern trennen. Bei transparenten Vorblättern von *A. hortensis* und *A. aucheri* ähnelt die auf dem Stielchen sitzende Frucht dem Aussehen eines Lutschers (s. auch 2.1).



d)  
**Abb. 2.13:** Abbildungen von *Atriplex aucheri* Moq. in verschiedenen Floren: **a)** AELLEN (1940) als *A. hortensis* subsp. *desertorum* **b)** HEDGE (1997); **c)** GROSSHEIM (1945) als *Atriplex amblyostegia* Turcz.; **d)** HEDGE (1997).

### 2.2.2 Vergleich der Zeichnungen von *Atriplex hortensis* L. in der Literatur

Verschiedene Abbildungen von *Atriplex hortensis* L. aus der Literatur werden in Abb. 2.14 gezeigt. Wegen der kulturhistorisch bedingten weiten Verbreitung dieser Art existieren in sehr vielen Floren Zeichnungen.

#### Habitus

In HESS (1967) (**g**) und in FIORI et al. (1970/1933) (**k**), dessen Abbildungen mit PIGNATTI (1982) identisch sind, wird der Ausschnitt einer fruchtenden Pflanze dargestellt. In den Darstellungen von AELLEN (1979) (**h**), welche fast identisch mit der in MAIRE (1962) (**i**) ist, und von ABTAMS (1974) (**j**) sind blühende und fruchttragende Infloreszenzen gezeigt. Die blühenden Teile sind relativ unspezifisch – sie treffen auch auf andere Arten dieser Gattung zu.

#### Blattspreite

Die Blattspreiten sind herzförmig-dreieckig, ganzrandig oder seicht gebuchtet wie in **g**, **k** und bei WISSKIRCHEN & Krause (1994) (**l**) gezeigt. Bei manchen Sorten haben die unteren auch Spießbecken, wie in der GROSSHEIM (1945) (**m**) und in JÁVORKA & CSAPODY (1979)(**n**) dargestellt. Ein wesentlicher Unterschied zu den anderen *Atriplex*-Arten liegt in der lappigen und oberflächlich eingebuchteten Oberfläche der Spreiten. Dieses Merkmal ist gut in den Darstellungen **g**, **k**) und **l**) wiedergegeben. In **m**) und **n**) ist der Eindruck der Oberfläche eher glatt und plan.

#### Vorblätter

Die Vorblätter sind bei *A. hortensis* oval bis kreisrund, wie in AELLEN (1966) (**a**), in SENGHAS & SEYBOLD (2000)(**c**), **h**) bzw. **l**) und ABTAMS (1974) (**j**) sowie in **m**) und bei HAEUPLER & MUER (2000) (**o**) gezeichnet. Selten sind sie aber auch leicht spitzig zulaufend wie bei STACE (1991)(**b**) und in **i**). Die Zeichnung in **b**) ist offensichtlich von einer noch nicht ausgereiften, d.h. grünen Frucht, angefertigt worden, da die Aderung fehlt. Die spitz zulaufenden Vorblätter in AELLEN (1940)(**f**) sowie in **m**) geben nach meinem Dafürhalten ein *Atriplex sagittata*-Vorblatt wieder. In **m**) wird diese Vermutung noch durch die Kombination mit der wenig typischen Blattspreite bestärkt und in **f**) durch die herzförmige Blattform.

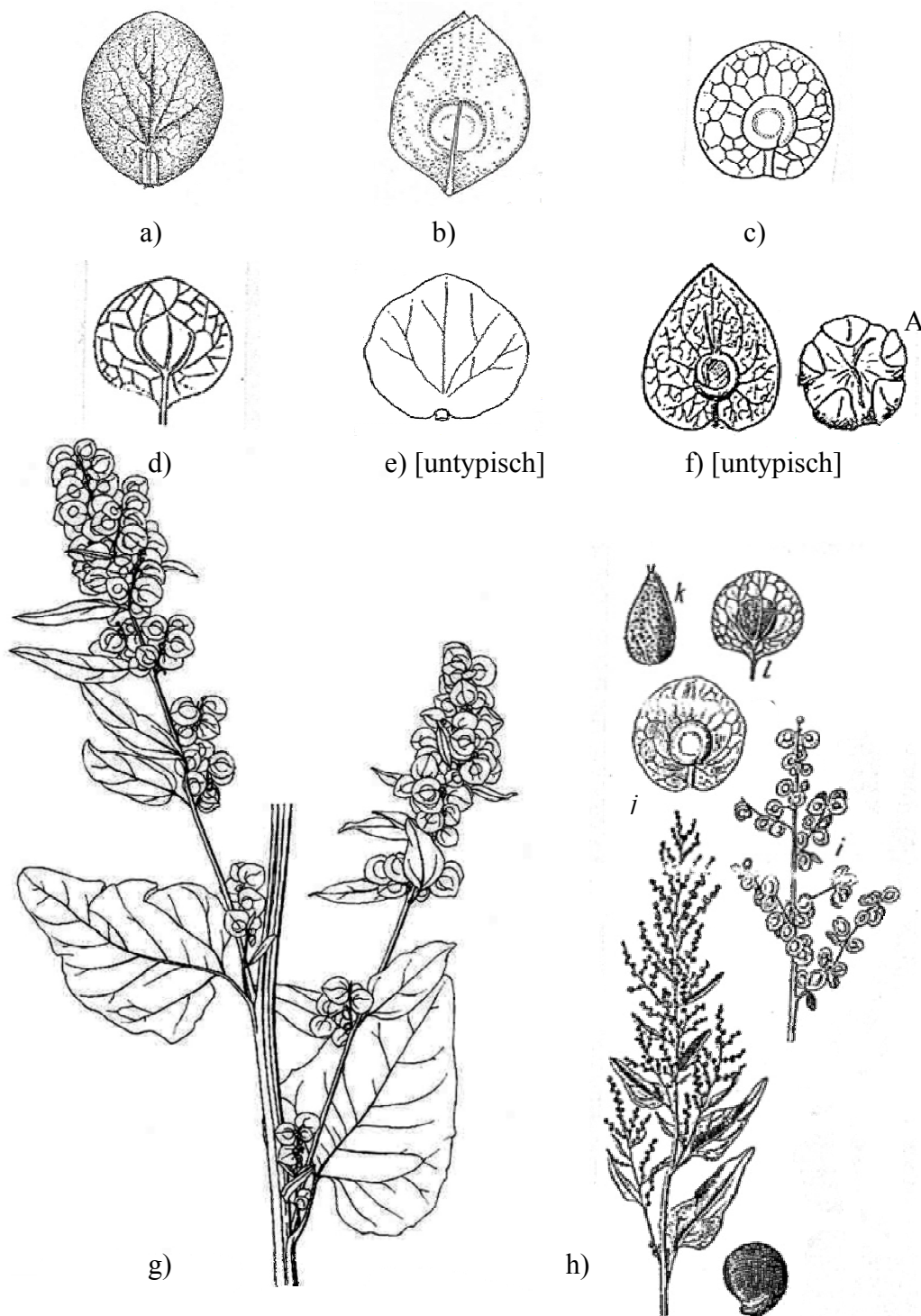
Das Bild des Vorblattes in HEJNÝ & SLAVÍK (**e**) ist untypisch, wegen der unruhigen Randlinie und der Kontur, die breiter als hoch ist.

*Atriplex hortensis* ist in trockenem Zustand netznervig. Dieses Merkmal wurde in den meisten Zeichnungen versucht wiederzugeben. Außerdem hat diese Art einen relativ langen Fructifer – länger als bei *A. sagittata* oder *A. micrantha* – welcher auch von der Außenseite als nervenloses breites Band zu sehen ist, das besonders deutlich in **a**), **b**) und **l**) von außen und in **c**), **f**), **h**)**j**) und **i**)**E**) in den aufgeklappten Vorblättern zu erkennen ist. Durch den Fructifer kommt der Samen relativ mittig im Vorblatt zu liegen.

In **h**)**k**) bzw. **i**)**c**) sind die jungen weiblichen Blüten im zweiblättrigen Perianth zu sehen. Der bei dieser Art – ebenso bei *A. sagittata* und *A. aucheri* – immer auch auftretende horizontale Samen, welcher in einem fünfteiligen Perianth eingeschlossen wird, ist nur in **f**) dargestellt.

Nach dem Abfallen des Vorblattes bleibt das Stielchen, mit welchem das Vorblatt angewachsen ist, häufig noch am Vorblatt. Dies ist in den Abbildungen **d**), **h**)**l**), **i**)**D**) und **o**) zu sehen. Bei *A. micrantha*, *A. sagittata* und *A. oblongifolia* bleibt das Stielchen i.d.R. an der Pflanze zurück.





**Abb. 2.14:** Abbildungen von *Atriplex hortensis* in verschiedenen Floren und Publikationen: **a)** AELLEN (1966); **b)** STACE C. (1991); **c)** SENGHAS & SEYBOLD (2000); **d)** ROTHMALER (1994); **e)** HEJNÝ & SLAVÍK (1990); **f)** AELLEN (1940) als ssp. *eu-hortensis*; **g)** HESS et al. (1967); **f)** AELLEN (1979); [Fortsetzung nächste Seite]



Fortsetzung Abb. 2.14 i) MAIRE (1962); j) ABTAMS (1974); k) PIGNATTI (1982) = FIORI et al. (1970/1933); l) WISSKIRCHEN & Krause (1994); m) GROSSHEIM (1945); n) JÁVORKA & CSAPODY (1979); o) HAEUPLER & MUER (2000).

### 2.2.3 Vergleich der Zeichnungen von *Atriplex micrantha* C.A.Mey. in Ledeb. in der Literatur

Die Qualität der Abbildungen von *Atriplex micrantha* C.A.Mey. in Ledeb. bzw. *A. heterosperma* Bunge in verschiedenen Floren und Veröffentlichungen (s. Abb. 2.15, a bis g):

#### Habitusbild

Das Habitusbild in HEDGE (1997) (**f**) und HEJNÝ & SLAVÍK (1990) (**g**) zeigt die dichten rispigen Fruchtstände dieser Art und die zur Spitze der Fruchtstände ganzrandig lanzettlich werdende Blattspreiten, während die unteren Blätter zumindest immer Spießbecken aufweisen. In **f**) sind die Infloreszenzen in jungem fruchtenden Zustand zu sehen – erkenntlich an der spitzzackigen Kontur der aneinandergereihten Vorblätter, welche – wie auch bei *A. hortensis* der Fall – in jungem Zustand der spitzig zulaufenden Vorblattform von *A. sagittata* ähneln, was sich während dem postfloralen Wachstum jedoch ändert. In **g**) sind die typischen unübersichtlichen dicht beisammen stehenden Agglomerate der Früchte gezeichnet. In GROSSHEIM (1945) (**e**) sind die verschieden großen und unterschiedlich groß bleibenden Vorblätter gut zu erkennen.

#### Vorblätter

Die Zeichnungen von *A. micrantha* dokumentieren Vorblätter verschiedenen Reifezustands. GROSSHEIM (1945) (**e**) zeigt die Vorblätter in noch grünem Zustand. Hier sind die sonst erst im reifen und trockenen Zustand zu sehenden Aderungen und die sich etwas umrollenden Ränder nicht zu erkennen. Das Durchschimmern der Kontur der in den Vorblättern liegenden Samen zeigt, dass ein Herbarstück als Vorlage gedient hat. Die Flora der U.S.S. R (**c**) zeigt ein fast reifes aber noch grünes Exemplar in frischem Zustand, ebenfalls ohne Aderung, aber mit schon etwas randlich abstehenden Vorblättern und mit durch die Frucht aufgewölbtem zentralen Teil.

Bei den in KOMAROV & SHISHKIN (1936) (**c**), WISSKIRCHEN & KRAUSE (**d**), GROSSHEIM (1945) (**e**) und etwas schwächer in HEJNÝ & SLAVÍK (1990) (**g**) vergrößert dargestellten Vorblätter ist das aus der Spreite herausgewölbte Fußstück zu sehen, über welches die Vorblätter mit den Infloreszenzen-Achsen verbunden sind. Dieses ist bei *A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. oblongifolia* nicht vorhanden, an dessen Stelle kann aber ein Stielansatz sitzen. Am besten ist das Fußstück in **d**) wiedergegeben; es fehlt aber ganz bei ROTHMALER (**a**) und AELLEN **b)B**. Die Zeichnung in **b)A** hat zwar ein Stielchen, jedoch ist dieses der leicht herzförmigen Blattspreite nur angesetzt. Dieses Vorblatt ist deshalb und auch wegen der Spreitenform als nicht typisch zu bezeichnen.

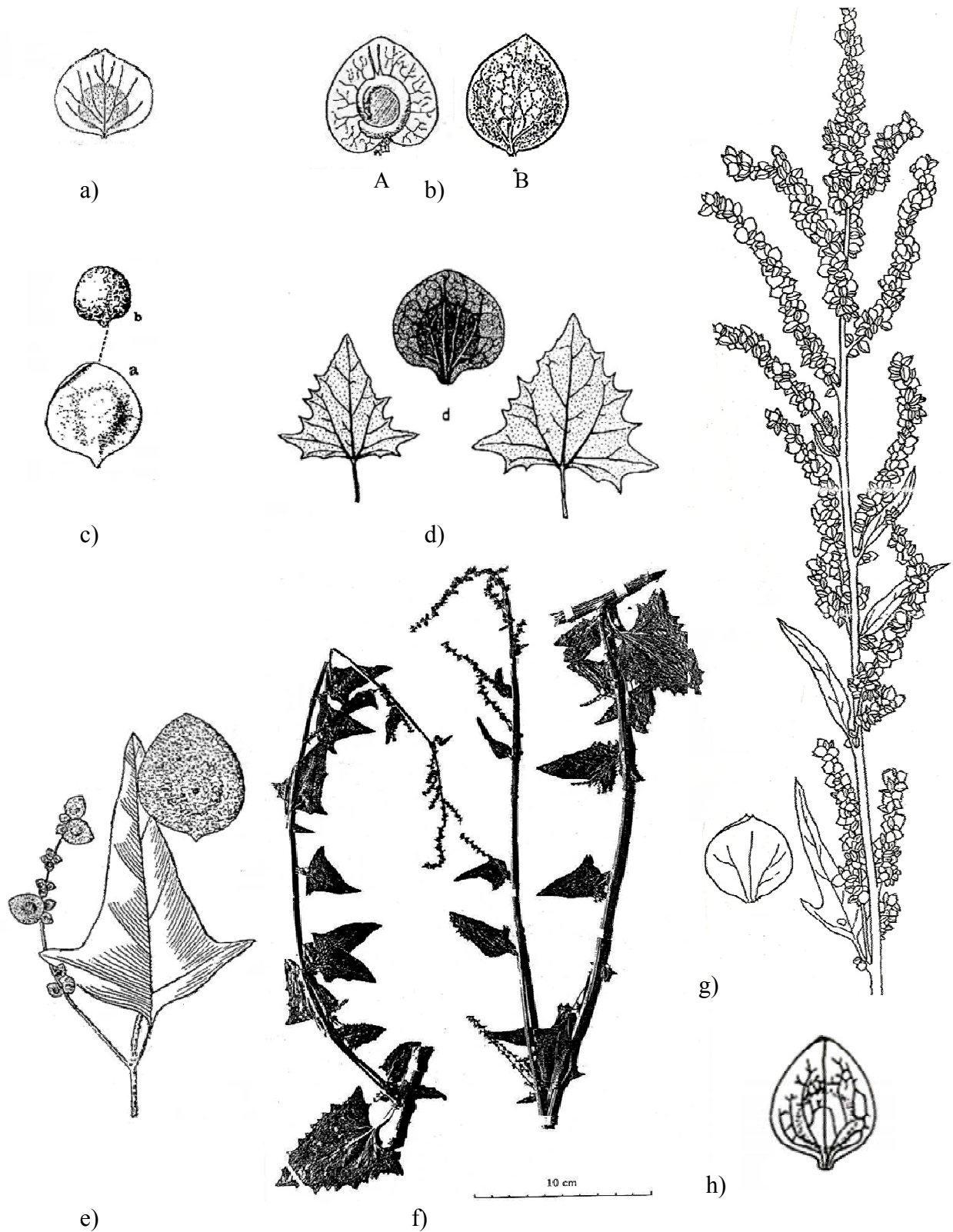
Bei *A. micrantha* ist die makroskopisch sichtbare Aderung – im Gegensatz zu *A. sagittata* und *hortensis* – nicht netznervig. In trockenem Zustand, in welchem die Adern besonders hervorstehen, sind lediglich die drei bis vier Hauptadern deutlich zu sehen. Die in **b)A** dargestellte Aderung kann nur unter Vergrößerungshilfe erstellt worden sein – oder es handelt sich unter Beachtung der herzförmigen Spreitenausbildung und dem Stielchenansatz nicht um *A. micrantha*! In **a**) und **b)B** verzweigen sich die drei Hauptadern aus einem Punkt an der Basis. Charakteristisch für die Aderung der *A. micrantha* ist jedoch, dass die Mittelader und je eine seitliche Hauptader schon im Füßchenbereich parallel zueinander verlaufen, wie in (**g**) deutlich wiedergegeben.

### Blattspreite

Die Blattspreitenform lässt sich in zwei Gruppen einteilen. Einerseits gibt es Pflanzen, welche dreieckig-dreiseitige eingebuchtete Blätter hervorbringen, so wie in **d**) dargestellt. Diese werden von "Sonnenformen" ausgebildet.

Die andere Gruppe weist schwach gebuchtete, meist nur mit Spießbecken versehene Blätter auf, die länger als breit sind, wie in **e**) und **f**) zu sehen ist. Das unterste Blatt in **g**) mit nach vorne gerichteten Spießbecken muss jedoch als Ausnahme betrachtet werden!

Wie bei allen *Atriplex*-Arten der Sektionen *Dichospermum* Dumort. und *Teutliopsis* Dumort. haben auch bei *A. micrantha* die obersten Blätter im Infloreszenzbereich länglich-lanzettliche Form ohne Spießbecken (siehe **g**).



**Abb. 2.15:** Abbildungen von *Atriplex micrantha* C.A.Mey. in Ledeb. bzw. *A. heterosperma* Bunge in verschiedenen Floren und Publikationen: **a)** ROTHMALER (1994); **b)** AELLEN, A: (1940) **B:** (1979); **c)** KOMAROV & SHISHKIN (1936); **d)** WISSKIRCHEN & KRAUSE (1994); **e)** GROSSHEIM (1945); **f)** HEDGE (1997); **g)** HEJNÝ & SLAVÍK (1990) **h)** HAEUPLER & MUER (2000).

### 2.2.4 Vergleich der Zeichnungen von *Atriplex oblongifolia* Waldst. & Kit. in der Literatur

#### Habitus und Blattformen

Verschiedene Abbildungen von *A. oblongifolia* Waldst. & Kit. sind in Abb. 2.16 gezeigt.

Der Habitus eines fruchtenden Exemplars ist in PIGNATTI (1982) (e) und HEJNÝ & SLAVÍK (1990) (f) dargestellt. Die Früchte in ihren Vorblättern sitzen lückig aneinandergereiht an den Fruchttästen. Deutlich ist die Heterogenität der Blätter zu erkennen: die unteren können breit rautenförmig sein, die mittleren sind dreilappig mit verlängertem buchtig-gezähnten Mittellappen und keilförmigem Grund, die oberen sind schmal mit Spießbecken und die obersten lanzettlich und ganzrandig. Typische Blattformen sind in (f) sowie in WISSKIRCHEN & KRAUSE (1994) (h) abgebildet, die jedoch als alleiniges Bestimmungsmerkmal nicht ausreichend sind, da diese Formen auch bei Chenopodiaceen (z.B. *Chen. album* L., *Chen. ficifolium* Sm.) in ähnlicher Weise ausgebildet werden.

#### Vorblätter

Es tritt die ganzrandige Form wie in (h) dargestellt auf, die mit 1-2 Zähnchen in der unteren Hälfte des Vorblatt-Randes wie bei HEJNÝ & SLAVÍK (1990) (b), von ROTHMALER (1994) (c) und HAEUPLER & MUER (2000) (d) gezeichnet, sowie eine Form, welche auch in der oberen Hälfte des Randes gezähnt ist, wie in (f)1b und 1c und bei JÁVORKA & CSAPODY (1979) (g) abgebildet.

Manchmal fehlend oder nur schwach ausgebildet sind 2-4 Höcker auf der Vorblattspreite, welche nur in (f)1c dargestellt sind. Die ganzrandige Form ohne Höcker (h) kann relativ leicht mit *A. sagittata* oder *A. micrantha* verwechselt werden, mit *A. sagittata* v.a. wegen der Spitzigkeit des Vorblattes.

Die Zeichnungen in (a), welche fast identisch mit der in WEIBE & GARCKE (1972) ist, und in (e) bilden junge Vorblätter ab, deren Aderung in diesem Stadium nicht zu erkennen sind. Die Punktierung stellt wohl die Beschülferung durch Blasenhaare dar, die jedoch zu regelmäßig dargestellt ist. Die Frucht ist in (a) mittig zwischen den Vorblättern sitzend angedeutet. Richtigerweise sitzt sie aber mehr basal – wie in (b), (c) und (h) gezeigt.

#### Aderung

Die Vorblätter sind natürlich von feinen Äderchen versorgt; makroskopisch gut sichtbar und erhaben sind aber nur die 3 (-5) Hauptnerven der trockenen Vorblätter. Die basal abzweigenden äußeren Hauptadern gehen in spitzem Winkel von der Mittelader weg und streben aufwärts, wie in (b) und (h) angedeutet.



**Abb. 2.16:** Abbildungen von *Atriplex oblongifolia* Waldst. & Kit. in verschiedenen Floren und Publikationen: **a)** SENGHAS & SEYBOLD (2000), **b)** HEJNÝ & SLAVÍK (1990), **c)** ROTHMALER (1994), **d)** HAEUPLER & MUER (2000), **e)** PIGNATTI (1982), **f)** HEJNÝ & SLAVÍK (1990), **g)** JÁVORKA & CSAPODY (1979); **h)** WISSKIRCHEN & KRAUSE (1994).

### 2.2.5 Vergleich der Zeichnungen von *Atriplex sagittata* Borkh. in der Literatur

Verschiedene Abbildungen von *Atriplex sagittata* Borkh. bzw. *A. nitens* Schkuhr oder *A. acuminata* Waldst. & Kit. aus ausgewählten Floren und Veröffentlichungen sind in Abb. 2.17 dargestellt.

#### Habitus und Blattform

Der Habitus eines blühenden und fruchtenden Exemplars von *A. sagittata* ist in AELLEN (1979) (**i**)**a**+ **b** und der eines fruchtenden in **i**)**c**, HEJNÝ & SLAVÍK (1990) (**f**) und in HESS et al. (1967) (**j**) gezeigt. Die Seitenzweige sind von der Fruchtlast herabgebogen. In **i**)**a** und **j**) sind die obersten Blätter der Infloreszenzen-Hauptachse ganz ohne Spießecken dargestellt, was auch der Realität entspricht. Jedoch sind sie in diesen Darstellungen nicht von *A. hortensis* unterscheidbar macht, zumal die Vorblätter in den Fruchtständen undeutlich spitz sind. Ebenso ist in PIGNATTI (1982) (**d**) ein untypisches Blatt gewählt. Die anderen Einzel-Blattdarstellungen sind hingegen gut gelungen. Besonders die Darstellungen mit größerem Längen/Breiten-Index in GROSSHEIM (1945) (**g**), JÁVORKA & CSAPODY (1979) (**h**) und in WISSKIRCHEN & KRAUSE (**k**) geben den häufigsten Fall der Blattform wieder.

#### Vorblätter

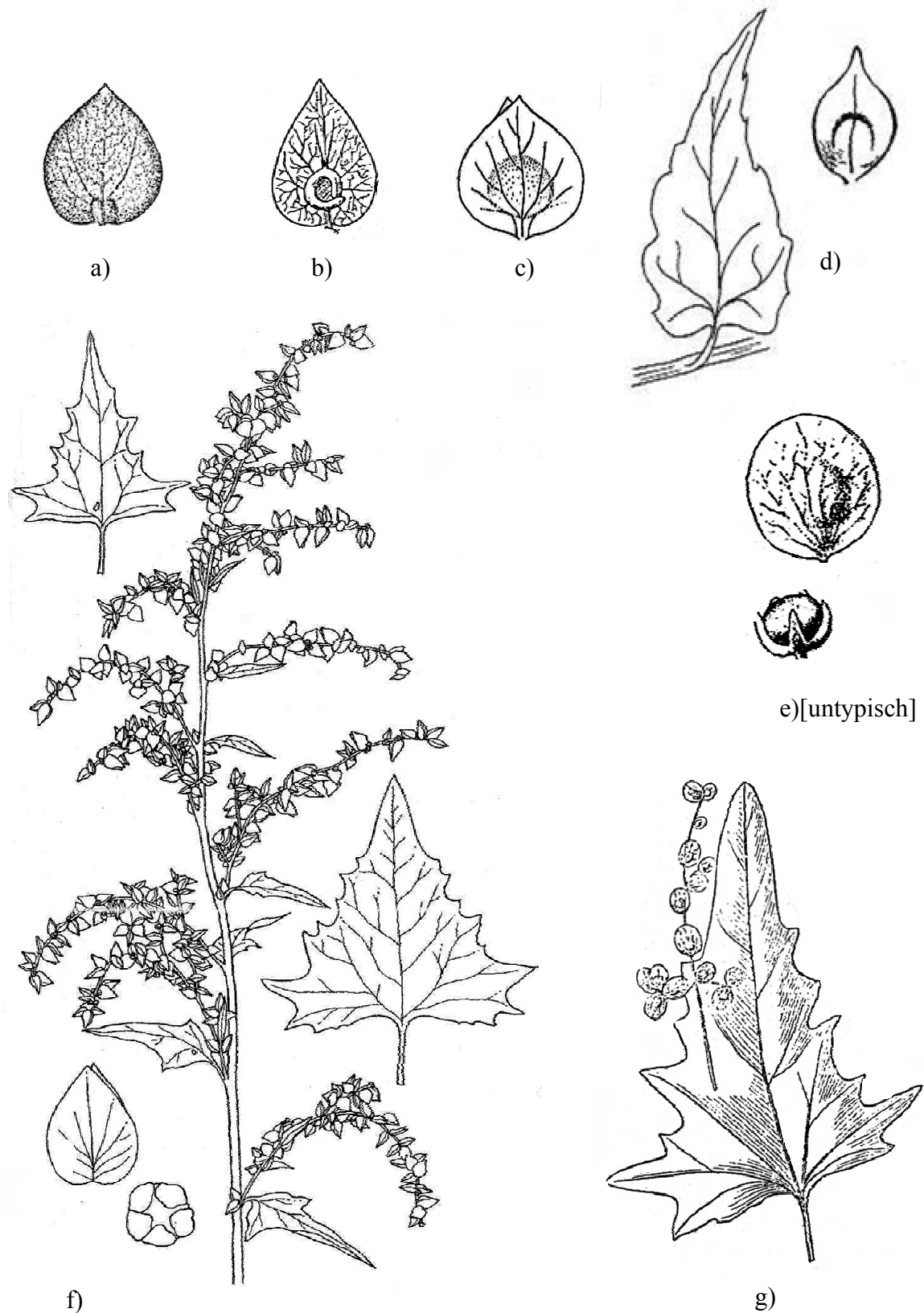
Charakteristisch für die Vorblattform ist, dass sie spitz ( $< 90^\circ$ ) zuläuft, wie in **a**), **b**), **c**), **f**), **h**); **k**) und **l**) dargestellt. Die Zeichnung in **d**) und **i**)**e** ist zwar auch spitz, jedoch schnabelartig verlängert, was nach meiner Erfahrung untypisch ist. Ganz runde Vorblätter sind in KOMAROV & SHISHKIN (1936) (**e**) und in (**g**) dargestellt – offensichtlich eine Verwechslung mit *A. hortensis* bzw. in ersterem Fall eine vertauschte Beschriftung.

Die Aderung ist netznervig. Diese ist am besten bei WISSKIRCHEN & KRAUSE (**k**) wiedergegeben, bei AELLEN (**b**) und JÁVORKA & CSAPODY (1979) (**h**) sowie in **i**) ist sie angedeutet, in **c**), **f**) und HAEUPLER & MUER (2000) (**l**) sind jedoch nur die Hauptverzweigungen schematisch gezeichnet. In **f**) ist die Verzweigung des untersten Adernpaares nicht korrekt dargestellt, da es unterhalb des Fructifers ansetzt.

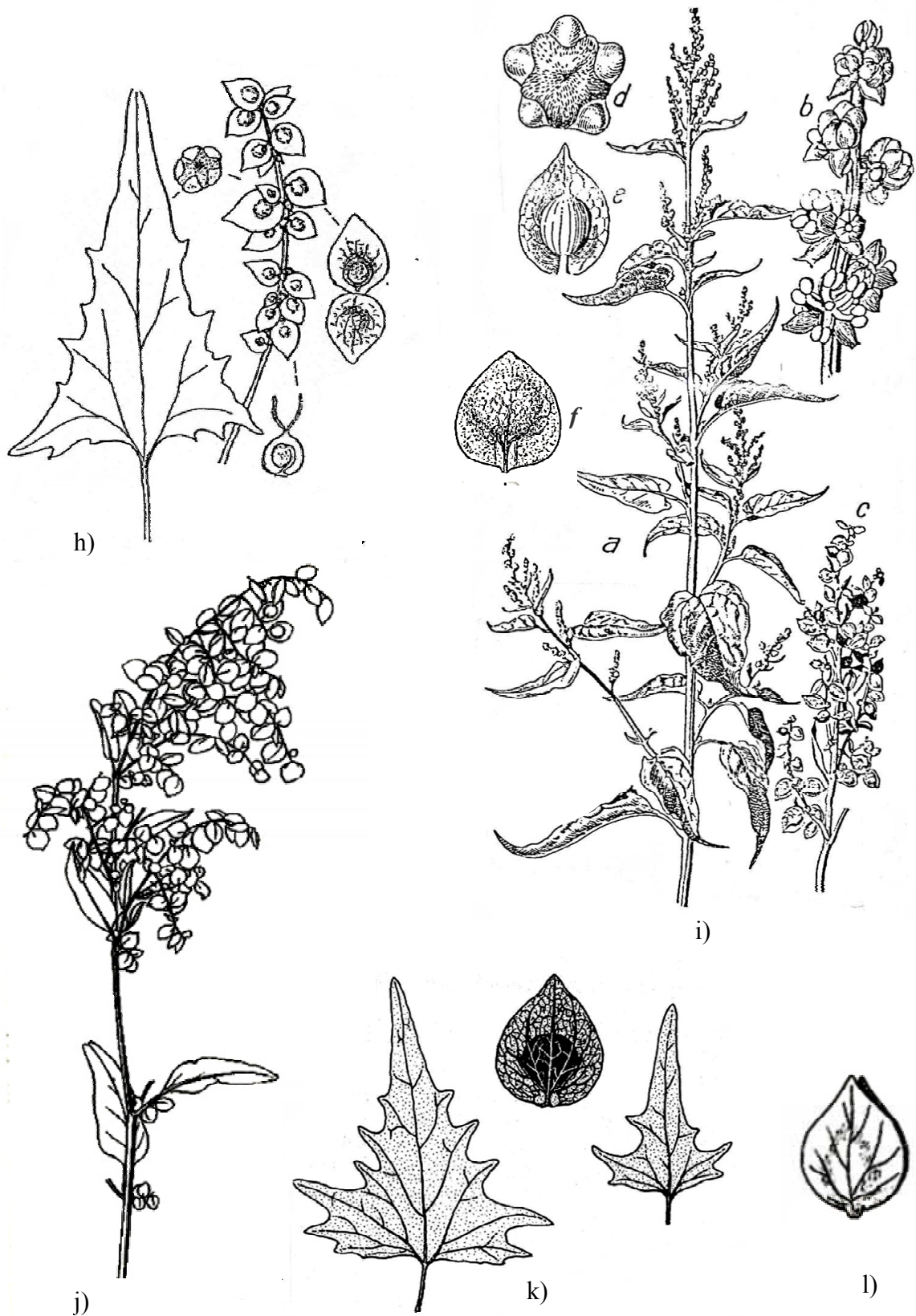
Der Fructifer kann beidseitig durch eine adernlose Zone begleitet sein, wodurch er auffälliger wird; dies ist in AELLEN (1966)(**a**), in ROTHMALER (1994) (**c**), **k**) sowie **i**)**f** von der äußeren Vorblattseite und in **i**)**e** zusammen mit der Frucht von der inneren Vorblattseite gezeichnet. Der Fructifer der Abbildung **i**)**f** ist besonders lang, so dass der Same am oberen Rand des Vorblattes zu liegen kommt. Dieses ist jedoch nach meiner Erfahrung nie der Fall, sondern der Same sitzt basal bis höchstens mittig zwischen den Vorblättern, wie in den anderen Abbildungen dargestellt. Auch wegen der fast stumpfwinkligen Spitze des Vorblattes könnte es sich bei **i**)**f** um das Vorblatt einer Gartenmelde handeln.

Die horizontalen Samen, welche auch bei *A. hortensis* (siehe Abb. 2.4 e) und *aucheri* vorhanden sind, nicht jedoch bei *A. micrantha*, werden in **f**), **h**) und **i**)**d** in Vergrößerung gezeigt.





**Abb. 2.17:** Darstellung von *Atriplex sagittata* Borkh. in verschiedenen Floren: **a)** AELLEN (1966) als *A. nitens*; **b)** AELLEN (1940) als *A. hortensis ssp. desertorum*. **c)** ROTHMALER (1994) als *A. nitens* **d)** PIGNATTI (1982) als *A. nitens*; **e)** KOMAROV & SHISHKIN (1936); **f)** HEJNÝ & SLAVÍK (1990); **g)** GROSSHEIM (1945); [Fortsetzung nächste Seite]



**Fortsetzung Abb. 2.17:** h) JÁVORKA & CSAPODY (1979); i) AELLEN (1979); j) HESS et al. (1967); k) WISSKIRCHEN & KRAUSE (1994), l) HAEUPLER & MUER (2000).

## 2.3 Bestimmungsschlüssel

### I. nach vegetativen Merkmalen

1.
  - a. kräftiges, längliches rotes Saftmal in der Blattachsel und/oder distinkte rote Streifen beiderseits des Blattansatzes des Haupttriebes; Blätter plan oder konvex (Spießbecken zur Unterseite) gebogen, dunkelgrün oder graugrün. 2.
  - b. keine od. schwache rote Male in den Blattachsen, Blätter konkav gebogen. 3.
  
2.
  - a. roter Streifen in der Blattachsel glasartig und leicht erhaben; Blätter fleischig, dreieckig-spießförmig, ganzrandig; die Spießbecke wird vom 1. oder 2. Zahn gebildet; Pfl. <100cm, Seitenäste +/- waagrecht abstehend. *A. prostrata* Boucher ex DC.
  - b. roter Streifen nicht glasartig, v.a. die unteren Bl. buchtig gezähnt; die Spießbecke wird vom 1. bis 3. Zahn gebildet; junge Blätter stark grau beschülfer<sup>\*</sup>; Pfl. bis über 2,5m. Vorkommen: an Straßenrändern, Gewässern und auf Abraumhalden: Blühbeginn: ab Ende August. *A. micrantha* C.A.Mey. in Ledeb.
    - a) Baden-Württemberg-Typ:  
Distinkte rote Streifen am Haupttrieb immer deutlich, Früchte gleichmäßig an Infloreszenzenachse verteilt.
    - b) Jerevan-Typ: (bisher noch nicht in Deutschland gefunden)  
Distinkte rote Streifen bisweilen nur schwach ausgebildet, Blühbeginn: Mitte September. Fruchstände in dicht gedrängten Agglomeraten an den Infloreszenzen-Enden.
  
3.
  - a. Ober- u. Unterseite +/- gleich, gelbgrün oder bleichgrün; Blätter lappig, mit Furchen und Einbeulungen auf der Oberfläche (nicht faltenfrei zu herbarisieren), ohne Glanz, untere Blätter bis handförmig groß. Blühbeginn: Anfang Juli. Vorkommen: nur aus der Kultur bekannt. *A. hortensis* L.
    1. grüne Varietät:
      - α Blätter ohne ausgeprägte Spießbecken, untere Bl. gebuchtet;
      - β untere Blätter mit Spießbecken, buchtig-gesägt.
    2. gelbe Varietät: gelblich-grüne Blätter, im Habitus wie 1α
    3. vollrote Varietät: Blätter und Stängel tief dunkelrot, auf der Unterseite v.a. der unteren Blätter kräftig pink, im Habitus wie 1α
    4. rote Varietät: Blätter und Stängel schmutzigrot, im Habitus wie 1β
  - b. Blätter auf der Unterseite heller oder weißlicher als Oberseite. 4.
  
4.
  - a. Blätter lindgrün, Geschmack eklig bitter und brennend, untere u. mittlere unregelmäßig (doppelt) gesägt, obere wachsartig glänzend; die Spießbecke wird vom 3. bis 6. Zahn gebildet; Blühbeginn: Anfang August. *A. sagittata* Borkh.
  - b. Blätter dunkel- bis graugrün, nicht bitter und brennend. 5.

<sup>\*</sup> Beschülferung: Blasenhaare bleiben nach dem Zerplatzen als helle Plättchen locker an den Blättern, Vorblättern und in geringerem Umfang an Stängeln haften, wodurch diese bepudert aussehen. Ähnliches Aussehen hat die Oberfläche der reifen Früchte, da sich das vertrocknete häutige Perikarp von der Testa ablöst.

5. a. Blätter in der Längsachse verdreht, graugrün, eiförmig bis rhombisch, mit keilförmigem Blattgrund, bis 6cm lang, obere lanzettliche Bl. plan, nicht eingerollt; Pfl. bis 1,5m hoch; Blühbeginn: Mitte August. *A. oblongifolia* Waldst. & Kit.  
 b. untere Blätter größer, grob buchtig gezähnt, dunkelgrün, konkav gebogen, nicht verdreht; Unterseite der oberen Blätter weiß filzig, obere Bl. oft tütenförmig eingerollt (an Sonnenstandorten); Pfl. bis 2,50m. Blühbeginn: Anfang September. *A. aucheri* Moq.

## II. nach Blütenmerkmalen

1. a. die Blütenknäuel bestehen aus durchschnittlich > 8 Blüten. 2.  
 b. die Blütenknäuel bestehen aus < 8 Blüten. 3.
2. a. verblühte männl. Blüten schwärzlich werdend. *A. oblongifolia* Waldst. & Kit.  
 b. verblühte männl. Blüten gelb werdend. *A. micrantha* C.A.Mey. in Ledeb.
3. a. Blätter eklig bitter und brennend schmeckend, obere mit Glanz; Blütezeit Anfang August. *A. sagittata* Borkh.  
 b. Blätter neutral bis säuerlich schmeckend. 4.
4. a. Blütezeit ab Anfang Juli; untere Blätter lappig, handförmig groß, mit Furchen und Einbeulungen auf der Oberfläche (nicht faltenfrei zu herbarisieren), *A. hortensis* L.  
 b. Blütezeit im September; Blätter nicht lappig. (bisher nicht in Deutschland).  
*A. aucheri* Moq.

## III. nach Vorblattmerkmalen

1. a. Vorblätter (Vbl.) noch grün. 2.  
 b. Vorblätter (Vbl.) reif und trocken. 3.
2. a. Vbl. länger als breit, im spitzen Winkel zulaufend. 3.  
 b. Vbl. oval bis kreisrund, höchstens zugespitzt. 4.
3. a. keine horizontalen Samen vorhanden, Vbl. mit roter Mittelader (auch auf sonnenabgewandter Seite), breiteste Stelle unterhalb der Mitte, zwei Höcker auf der Vbl. fläche (Lupe!) und/oder 1 bis 2 Zähne am Rand. Vbl. max. 0,6cm lang. *A. oblongifolia* Waldst. & Kit.  
 b. horizontale Samen in 5-teiligem Perianth vorhanden; Vbl. bis 1,3cm lang, breiteste Stelle mittig, Vbl. einheitlich groß, Samendurchmesser ca. halb so groß wie Vbl.-Länge, wenn Mittelader rot, dann auch die anderen Adern rot. *A. sagittata* Borkh.
4. a. horizontale Samen in 5-teiligem Perianth vorhanden; durchschnittlich < 8 Früchte pro Blütenknäuel; Vbl. 1 bis 1,5cm lang, einheitlich groß, Samendurchmesser halb so groß wie Vbl.-länge. 5.  
 b. keine horizontalen Samen vorhanden, durchschnittlich > 8 Früchte pro Knäuel, Vbl. verschieden groß, < 7 mm lang. Vbl. wenig größer als Samen; Vbl. in sehr jungem Stadium spitz zulaufend, erst später rundlich. *A. micrantha* C.A.Mey. in Ledeb.

5. a. Vbl. mehr rundlich oder breiter als lang, Same sitzt zwischen den Vbl. ziemlich mittig, Fructifer<sup>#</sup> 1/4- 1/5 so lang wie Vbl., größere Vbl. 1-2 mm gestielt, Samenbildung schon im Juli möglich (früheste aller Arten), Trockenhäutigwerden der Vbl. im August. *A. hortensis* L.  
 b. Vbl. oval; der Samen liegt etwas unterhalb der Vbl.-Mitte, Fructifer<sup>\*</sup> 1/5-1/6 so lang wie Vbl. Die Griffelreste der vertikalen schwarzen Samen sind recht lang (Vbl. mit Pinzette öffnen); einzelne Vbl. mit rotem Rand und roter Mittelrippe, Blüte erst ab September, Trockenhäutigwerden der Vbl. erst im November. *A. aucheri* Moq.
6. a. Vbl. netzaderig, etwas glänzend, gelbliche Farbe, Samendurchmesser halb so groß wie Vbl.-länge., beim Zerreiben faserig, nicht krümelnd, horizontale Samen in 5-teil. Perianth vorhanden; Vbl. mit einheitlicher Größe. 7.  
 b. Nur Hauptadern erhaben u. sichtbar; Vbl. von schmutzig brauner Farbe; Samendurchmesser wenig kleiner als Vbl.-breite, beim Zerreiben leicht zerkrümelnd; Hauptadern von der Basis an getrennt; keine horiz. Samen in fünfteil. Perianth. 9.
7. a. die drei Hauptadern des Vbl. von der Basis an getrennt, Vbl. spitz zulaufend; „braune“ Samen nicht goldgelb. *A. sagittata* Borkh.  
 b. die drei Hauptadern des Vbl. sich erst nach 1/4 bis 1/5 der Vbl.-länge oberhalb der Basis trennend; beiderseits des Fructifers<sup>\*</sup> eine 1-1,5 mm breite adernlose Zone, Vbl. rundlich-oval oder leicht nierenförmig, nicht oder wenig zugespitzt; diskoidale Samen oft goldgelb oder nierenförmig, dann aber braun. 8.
8. a. Vbl. oval, bis 1,5cm lang, Vbl. häufig mit rötl. Rand; die vertikalen schwarzen Samen weisen auffällig lange Griffel auf (sofern noch nicht abgebrochen!); bisher nicht in Mitteleuropa vorkommend. *A. aucheri* Moq.  
 b. Vbl. rund oder breiter als lang, oder leicht nierenförmig bis 1,3cm lang, oft derb; Stielchen löst sich oft mit dem Vorblatt ab; selten – und dann nur an Sonnenseite rötl. überlaufen (bei der grünen Varietät!). *A. hortensis* L.

(halb- oder vollrote) Varietät:

die im frischen Zustand roten Vbl. verlieren beim Trockenhäutigwerden ihre Farbe vollständig; die verschwindende rote Farbe verbleibt am längsten an den Knoten; Fructifer zu beiden Seiten frei von Nerven.

9. a. breiteste Stelle der Vbl. unterhalb der Mitte; Vbl. spitz zulaufend; zwei Höcker auf der Vbl. fläche (Lupe!) und/oder 1 bis 2 Zähne am Rand. Vbl. max. 0,6cm lang, z.T. mit kleinem Füßchen, Farbe des Füßchens wie Vbl., *A. oblongifolia* Waldst. & Kit.  
 b. breiteste Stelle der Vbl. mittig; Vbl. rundlich oder etwas breiter als lang; mit farblich hellerem Füßchen, Vbl. unterschiedlich groß, *A. micrantha* C.A.Mey. in Ledeb.

α) Baden-Württemberg-Typ (s. 2.8):

Vbl.+/- rundlich mit Rand, den Samen einschließend; verknittertes Aussehen; Rand nach außen gewölbt, am Füßchen herablaufend, dadurch Füßchen im Querschnitt länglich.

[Fortsetzung S. 58]

\* Fructifer (Fruchträger): bezeichnet die basal zu einem Stiel vereinigten Hauptadern der Vorblätter. Innerhalb der Vorblätter sitzt die Frucht an dem Verzweigungspunkt von welchem sich die Hauptadern trennen. Bei transparenten Vorblättern von *A. hortensis* und *A. aucheri* ähnelt die auf dem Stielchen sitzende Frucht dem Aussehen eines Lutschers (s. auch 2.1).

**Tab. 2.2:** Beobachtete Merkmale der verschiedenen *Atriplex*-Arten:

		<i>Atriplex micrantha</i> C.A.Mey. in Ledeb.	<i>A. sagittata</i> Borkh.
<b>Habitus</b>	<b>Höhe</b>	bis 2,50 m	bis 2,50 m
	<b>in fructiferem Zustand</b>	<b>Fruchtstand +/- aufrecht bleibend, locker-verzweigt, sparrig</b>	Fruchtstand vom Gewicht stark überhängend
<b>Laubblätter</b>	<b>Form</b>	dreieckig-spießförmig, grob buchtig gezähnt oder ganzrandig, mit ausgezogenen Spießecken; oberste Blätter ganzrandig ohne basale Spießecken, länglich-verkehrteiförmig; Sonnenblätter <b>dreiseitige Dreiecksform; größte Spießecke ist die 2. oder 3.</b> von unten	dreieckig-spießförmig, grob buchtig spitz gezähnt, mit ausgezogenen Spießecken; länger als breit erscheinend; oberste Blätter ganzrandig-geschweift gezähnt, <b>die größte Spießecke ist die 3. - 5.</b> von unten
	<b>Farbe</b>	<b>OS u. US +/- gleich, dunkelgrün-graugrün</b> , beschülfert, oft schmaler roter Rand oder rötl. Blattstiel	<b>OS. u. US. verschieden</b> , OS dunkel lindgrün, <b>US heller bis weißlich</b> , oft schmaler roter Rand oder rötl. Blattstiel,
	<b>Farbe absterbender Bl.</b>	<b>großflächig rot überlaufen</b>	vom Rand oder Spitze her partiell rötl. überlaufend, nie ganz rot
	<b>Glanz</b>	z.T. bei den oberen Bl. an sehr sonnigem Standort vorhanden	regelmäßig auf den oberen Blättern (frühestens ab 6. Blattpaar) vorkommend; wachsartig
	<b>Wölbung</b>	Sonnenblätter <b>plan bis konvex</b> (auch bei durch Läusebefall eingerollte Blätter)	an Sonnenstandorten <b>konkav</b> bis rinnenartig an Mittelader zusammengeneigt, die Blatthälften am Mittelnerv zusammenklappend
<b>Stiel</b>	<b>Farbe</b>	an Sonnenstandorten stark rötlich meist streifig überlaufen; in der Blattstielachsel und <b>seitl. des Blattstielansatzes beiderseitig ein distinkter dunkelroter Streifen</b> (0,5- 0,8 cm lang), die auch an sehr jungen Pflanzen schon vorhanden sind, z.T. sehr beständig und auch an alten Herbarbelegen noch erkennbar <sup>#</sup> ; an Seitenästen aber z.T. fehlend.	weiß gestreift, z.T. an Sonnenstandorten ungleichmäßig rot bepunktet, manchmal in Blattachsel oberhalb des Blattstielansatzes ein rotes Saftmal
	<b>Farbe in trockenem Zustand</b>	<b>strohgelb-orange</b> , rötl. überlaufen	weißlich-gelblich, z.T. rötl. überlaufen
<b>Samen</b>	<b>Lage</b>	nur vertikale, in 2 Vorblättern eingeschlossen	vertikale (v): in 2 Vorblättern, und <b>horizontale (h)</b> : in 5-teiligem Perianth liegend
	<b>Farbe</b>	schwarze und dunkelbraune Samen, die schwarzen Samen +/- homogene oder diffuse Beschülferung oder nicht wahrnehmbar; nach Entfernen der Beschülferung schwarze S. glänzend	schwarze (v, h) und braun-graue Samen (h), nach Entfernen der Beschülferung schwarze S. glänzend
	<b>Größe</b>	4/5 der Vbl.-höhe	2/5-1/2 Vbl.-höhe
	<b>gekeimte S. im Kühlschrank</b>	oberhalb der Wurzel u. Kotyledonen stark rot überlaufen	nur leicht rosa überlaufen

<sup>#</sup> Herbarbelege von 1954 (KR; E. Oberndorfer), 1962 (W; Nr. 6415), 1967 (W; Nr. 2775) und später.

**Legende:** F.: Fructifer, S.:Samen, L.: Länge, B.: Breite, H.: Höhe, OS.: Oberseite, US.: Unterseite, v.: vertikal, h.: horizontal, Var.: Varietät

<i>A. hortensis</i> L. (grüne Varietät)	<i>A. oblongifolia</i> Waldst. & Kit.	<i>A. aucheri</i> Moq.
bis 2,50 m	bis 1,5 m	bis über 2,5 m
Fruchtstand vom Gewicht stark überhängend		Fruchtstand vom Gewicht stark überhängend
buchtig gezähnt bis ganzrandig, Spießbecken sortenbedingt vorhanden bis nur angedeutet; obere Blätter länglich oder verkehrt eiförmig	eiförm. bis rundlich, gezähnt oder ganzrandig, rautenförmig oder <b>mit keilförmigem Grund</b> , obere Bl. linealisch; <b>Spießbecken leicht nach vorne gerichtet, größte Spießbecke ist die 1.-2. von unten</b>	dreieckig-spießförmig., grob buchtig gezähnt, mit ausgezogenen Spießbecken; obere Blätter längl verkehrt eiförmig.
Bei älteren Blättern OS. und US. +/- gleiche Farbe, in jungem Zustand US mehr als OS. beschülfert, selten schmaler roter Rand oder rötl. Blattstiel	graugrün, OS. u. US. +/- gleich, anfängl. stärker bemehlt, später fast kahl	<b>OS. u, US. verschieden</b> , OS dunkelgrün, <b>US heller bis weißlich, bei Sonnenblättern weiß-filzig</b>
von gelb nach gleichmäßig blass rötlich übergehend, Adern z.T. tief rot	gelb werdend mit rotem Rand, aber nicht flächig rötlich überlaufen, Blattadern auf der US. leicht rötl.	Adern auf der US. rot, auf der OS Blattstiel und angrenzende Hauptader rot
z.T. bei den oberen Bl. an sehr sonnigem Standort vorhanden	z.T. bei den oberen Bl. an sehr sonnigem Standort vorhanden	vorhanden auf den oberen Blättern
<b>Lappig</b> , obere Blätter <b>konkav</b> , wegen oberfl. Wölbungen u. Einbuchtungen und bogigem Wuchs nur <b>zerknittert</b> zu pressen, obere Bl. an Sonnenstandorten konkav.	<b>plan-konkav, die Blätter in der Längsachse verdreht</b> , dadurch gegenständige Blätter auf gleiche oder entgegengesetzten Seite gekippt.	plan-konkav, bei Sonnenblättern an Mittelader rinnenartig zusammengeklappt
grün-weiß gestreift, nicht rötlich überlaufend	ungleichmäßig rot bepunktet, nicht einheitlich rötl. überlaufen oder gestreift	teils gleichmäßig rötlich überlaufen, teils gepunktete Linien u. Flächen
kalkweiß-strohgelb	schmutzig braun-beige	gelblich-beige
vertikale (v): in 2 Vorblättern, und <b>horizontale (h):</b> in 5-teiligem Perianth liegend	nur vertikale, in 2 Vorblättern eingeschlossen	vertikale (v): in 2 Vorblättern, und <b>horizontale (h):</b> in 5-teiligem Perianth liegend
schwarze (v, h) und goldgelb- hellbraun (v, h); <b>vertikale schwarze S. mit Längsstreifen</b> der Beschülferung; nach Entfernen der Beschülferung schwarze S. glänzend	schwarze und dunkelbraune-graue Samen; <b>schwarze S. mit Längsstreifung</b> der Beschülferung; nach Entfernen der Beschülferung schwarze S. glänzend	vertikale schwarze S. oft mit langen Griffelresten; nach Entfernen der Beschülferung schwarze S. glänzend
2/5 - 1/2 Vbl.-höhe	4/5 der Vbl.-höhe	1/2 -1/3 Vbl.-höhe
<b>Keime weiß bleibend</b>	stark rötl. überlaufen	stark rötl. überlaufen

Fortsetzung Tab. 2.2:

		<i>Atriplex micrantha</i> C.A.Mey. in Ledeb.	<i>A. sagittata</i> Borkh.
<b>Vorblätter</b>	<b>in jungem Zustand</b>	kein gutes Unterscheidungsmerkmal, da wie <i>A. sagittata</i> spitzig zulaufend (vgl. Abb. 1.1 u. 1.2)	kein gutes Unterscheidungsmerkmal
	<b>Adern</b>	<b>nur die Hauptnerven (3-5) hervortretend</b> , diese getrennt und parallel zur Ansatzstelle des Stieles (im Füßchen) laufend, Rand meist rötl. bis rot, Mittelnerve an Sonnenstandort zuweilen rötl.	hervortretend, <b>netznervig</b> , Hauptnerven vereinigen s. entweder zu Fructifer (F.) oder <b>trennen sich schon an der Basis; Länge des F. ca. 1/10 der Vbl.-Länge</b>
	<b>sonstige Besonderheit</b>		
	<b>Länge (L.) , Breite (B)</b>	rundl. bis oval, z.T. B>L, größte Breite in der Hälfte, max. L bzw. B: 0,8 cm; am Grunde in ein <b>Fußstück verschmälert</b> , dieses heller als übriges Vbl.!, max L. u. B.: 6 mm;	immer spitz zulaufend, H>B größte Breite in der basalen Hälfte, max. L: 1 cm, B: 0,7 cm.
	<b>Farbe in trockenem Zustand</b>	<b>schmutzig-(oliv)braun</b> z.T. rötl. überlaufen, <b>nicht transparent</b>	strohgelb-bräunlich, z.T. rötl. überlaufen, transparent
	<b>Habitus in reifem grünem Zustand</b>	<b>hellgrün-graugrün, an Sonnenstandort stark rötl. überlaufen</b>	leuchtend hellgrüne Vbl., an Sonnenstandort rötl. überlaufen
	<b>Habitus in trockenem Zustand</b>	Vbl. wellig und randlich oft nach außen umgebogen -> Samen z.T. sichtbar, <b>verknittertes Aussehen</b>	das Vbl.-Paar +/- paßgenau schließend
	<b>Größenvariation in trockenem Zustand</b>	<b>stark</b>	gering, wenige kleine, keine mittelgroßen Vbl.
	<b>Beschaffenheit</b>	<b>leicht zu pulverisieren</b>	faserig
<b>Blühbeginn<sup>#</sup></b>	<b>frühester beobachteter Zeitpunkt</b>	Ende August	Ende Juli
<b>Blüten</b>	<b>Blüten mit Perianth nach dem Verblühen gelblich bis bräunlich</b>	Blüten mit Perianth nach dem Verblühen gelblich bis bräunlich; mehr vertikale als horizontale Blüten (v/h: ca. 2,5)	Blüten mit Perianth nach dem Verblühen gelblich bis bräunlich. Mehr vertikale (v) als horizontale (h) Blüten (v/h ca. 2,5)
<b>junge Pflanzen (unter guten Lichtverhältnissen)</b>		Blattspreite graugrün, <b>mit rotem Rand</b> , US stark beschültert; Keimblätter US. sich rot färbend, ca. 3,5 -4 cm lang, 6 mm breit; erstes Blattpaar spießförmig, max. Breite an den wenig ausgezogenen Spießbecken, bis 3 cm lang, Blattstiel im rechten Winkel zur Spreitenbasis ansetzend; in der Blattstielachsel und seidl. des Blattstielansatzes immer je 1 distinkter dunkelroter Streifen; ab dem 3. Blattpaar sind die Blattadern auf der OS. stark beschültert; <b>Blätter plan bis konvex gebogen</b>	Blattspreite lindgrün, rötl. gefärbt US stark beschültert; Keimblätter US. sich rot färbend, ca. 4 cm lang, erstes Bl.paar max. Breite im unteren Drittel, ca. 2,5 cm lang, Stiel steht in 70-80°-Winkel zur Blattbasis; Spreite des 1. Bl.paares mehr eiförmig; <b>Blätter plan bis konkav gebogen</b>
<b>Sonstiges</b>			<b>sehr selten</b> von Läusen befallen; wenn doch, dann nur sehr spärlich

<sup>#</sup> Dauer d. Blühperiode: 2-3 Wochen



<i>A. hortensis</i> L. (grüne Varietät)	<i>A. oblongifolia</i> Waldst. & Kit.	<i>A. aucheri</i> Moq.
kein gutes Unterscheidungsmerkmal	kein gutes Unterscheidungsmerkmal	kein gutes Unterscheidungsmerkmal
hervortretend, <b>netznervig</b> , Hauptnerven vereinigen s. zu Fructifer (F); <b>Länge des F. ca. 1/4 - 1/5 der Vbl.-Länge; beiderseits des F. ca. 1-1,5 mm breite Zone ohne Adern, diese im Gegenlicht pergamentartig durchscheinend</b>	nur Hauptnerven hervortretend, diese laufen in dem Stielansatz zusammen, <b>fast immer roter Mittelnerv und roter Rand</b> (auch auf sonnenabgewandter Seite) der unreifen Vorblätter	hervortretend <b>netznervig</b> , Hauptnerven vereinigen sich zu Fructifer (F); Länge des F. ca. (1/4)1/5 - 1/6 der Vbl.-Länge; <b>beiderseits des F. ca. 1-1,5 mm breite Zone ohne Adern, diese im Gegenlicht pergamentartig durchscheinend</b> ; bei kleinen Vorblättern kann F. auch unscheinbar klein sein
	<b>zwei Höcker auf der Oberfläche</b> auf etwa halber Vbl. höhe (z.T. unscheinbar oder fehlend)	
rundl. bis oval, z.T. leicht zugespitzt, größte Breite in der Mitte, max.: L 1,5 cm; B: 1,3 cm	L>B, spitz zulaufend, größte Breite in der basalen Hälfte, dort z. T mit 1-2 Zähnen, so dass hier die Rundung eckig wird. max. L.: 0,6 cm, B. 0,45 cm; mit Fußstück-ähnlichem Stielansatz (gleiche Farbe wie Vbl.)	L>B, eher oval als kreisförmig, mit oder ohne Spitzchen, max. L.: 1,5 cm, B.: 1,2 cm
weißlich- strohgelb, z.T. rötl. überlaufen, transparent	schmutzig-olivgrün bis braun-schwärzlich	weißlich-strohgelb, z.T. rötl. überlaufen
leuchtend grüne Vbl., an Sonnenstandort selten leicht rötl. überlaufen	graugrün	Rand und Spitzchen häufig rötlich, Adern z.T. rötl. überlaufen, z.T. Vbl. an der Sonnenseite ganz rot überlaufen, keine rote Mittelader
das Vbl.-Paar +/- paßgenau schließend	das Vbl.-Paar +/- paßgenau schließend; einzelne Vbl. schwärzlich werdend	
gering, wenige kleine, keine mittelgroßen Vbl.	stärker	gering
faserig	<b>leicht zu pulverisieren</b>	faserig
Anfang Juli (rote Var. auch schon Mitte Juni)	Mitte August	Anfang September
Blüten mit Perianth nach dem Verblühen gelblich bis bräunlich	<b>Blüten mit Perianth nach Verblühen schwarz werdend</b>	z.T. Perianth in noch geschlossenem Zustand rötl. überlaufen, deshalb der Blütenstand rötliches Aussehen
Blattspreite saftig grün, Keimblätter US. sich rot färbend, Keimbl. ca. 5,5 cm lang, erstes Bl.paar max. Breite im unteren Drittel, ca. 3,5 cm lang, Stiel steht in spitzem Winkel zur Blattbasis, bei den höheren bei 70-80°		Blattspreite graugrün- hellgrün, mit rotem Rand, US stark beschülferf; Keimblatt-US. sich rot färbend, Blattspreiten plan bis konkav; erstes Blattpaar spießförmig, max. Breite an den wenig ausgezogenen Spießbecken, in Blattachsel rotes Saftmal, aber keine distinkten roten Streifen seitl. des Blattansatzes; <b>Blätter plan bis konkav gebogen</b>
<b>regelmäßig und stark</b> von Pflanzenläusen befallen		

Legende: F.: Fructifer, S.:Samen, L.: Länge, B.: Breite, H.: Höhe, OS.: Oberseite, US.: Unterseite, v.:vertikal, h.: horizontal, Var.: Varietät

**β) Jerevan-Typ (s. 2.8):**

Vbl. länglich schalenförmig, wegen fehlendem Rand ist Same nicht vollständig eingeschlossen. Wegen fehlendem Rand wirkt Füßchen von Vbl. abgesetzt; Füßchen im Querschnitt kreisförmig; trockene Vbl gelblich, teilw. rötl. überlaufen, nicht braun.

**IV. Bestimmung anhand von Samen**

1. a. trockene „braune“ Samen (leicht) nierenförmig und dunkel-rotbraun, >1,2 mm dick, apikale Seite dicker als basale; Beschülferung „schwarzer“ vertikaler S. mit auffälliger Längsstreifung. *A. hortensis* L. (halbrote und vollrote Varietät)  
b. Samen diskoidal. **2.**
2. a. Die „braunen“ vertikalen Samen goldgelb bis hellbraun. **3.**  
b. Die „braunen“ vertikalen Samen dunkel bis schmutzig braun. **4.**
3. a. Nach Keimung im Kühlschrank (>1,5cm Keimlänge) keine rote Verfärbung des Hypokotyls. *A. hortensis* L.(grüne und gelbe Var.)  
b. Nach Keimung im Kühlschrank stark rote Verfärbung. *A. aucheri* Moq.
4. a. Nach Keimung im Kühlschrank (>1,5cm Keimlänge) keine rote Verfärbung des Hypokotyls. *A. hortensis* L.(grüne Var.)  
b. Nach Keimung im Kühlschrank rötliche Verfärbung des Hypokotyls. **5.**
5. a. auch horiz. Samen vorhanden (Griffelrest und Hilum zentral auf der Breitseite liegend!); Nach der Keimung im Kühlschrank (>1,5cm Keimlänge) Hypokotyl rosa verfärbt. *A. sagittata* Borkh.  
b. keine horizontalen Samen vorhanden; starke rote Verfärbung des Hypokotyls von im Kühlschrank gekeimten Samen (>1,5cm Keimlänge). **6.**
6. a. Weißliche Beschülferung der schwarzen Samen +/- homogen oder nicht wahrnehmbar. *A. micrantha* C.A.Mey. in Ledeb.  
b. Die Beschülferung weist Längsstreifung auf. *A. oblongifolia* Waldst. & Kit.

## 2.4 Chromosomen- und DNA-Mengen-Bestimmung

### 2.4.1 Material und Methoden

Untersucht wurden die Kern-DNA-Mengen der Zellen von Blattgewebe. Anhand dieser wurde der Ploidiegrad von verschiedenen *Atriplex*-Arten bestimmt. Die erhaltenen Werte wurden untereinander und mit den schon bekannten Chromosomenzahlen und C-Werten von *Atriplex hortensis* und *A. patula* verglichen.

Es wurden gesunde mittelgroße Blätter bei den großblättrigen, und große Blätter bei kleinblättrigen Arten verwendet. Ungefähr 3-4cm<sup>2</sup> kleine Stücke wurden mit wenigen Tropfen „Solution A: Nuclei Extraction“ des „High Resolution DNA Kit Type P“ der Firma PARTEC benetzt, dann mit einer Rasierklinge solange zerkleinert bis eine breiige Konsistenz erreicht war (ca. 2-3min). Die Flüssigkeit daraus wurde über einen aus feiner Gaze bestehenden Filter in das Probenröhrchen abgekippt. Die Kerne wurden somit mechanisch und enzymatisch herausgelöst, mit einem Filter von den restlichen Zellbestandteilen wie z.B. den Chloroplasten abgetrennt. Zu dem Filtrat wurde ca. 5-10min vor Messung „Solution B: DNA staining solution“ entsprechend den Herstelleranweisungen pipettiert. Darin ist der Fluoreszenz-Farbstoff DAPI (4',6-Diamidin-2-phenyl-indol; Anregung: 358nm, Emission: 461nm) enthalten. Der Farbstoff bindet stöchiometrisch. Dadurch korreliert die gebundene Farbstoffmenge mit dem DNA-Gehalt, welcher im Flow-Cytometer (PARTEC PA I und PA II, Fa. PARTEC, Münster) anhand der Fluoreszenzintensität analysiert wurde. Die gemessenen Fluoreszenz-Intensitäten waren abhängig von der Geräteeinstellung (Photomultiplier), die jedoch innerhalb einer Messreihe nicht verändert wurde, um die Messergebnisse untereinander vergleichen zu können. Ein Peak, welcher in der Reihe „Uni-Hohenheim“ (Abkürzung: Ho.) bei ungefähr 20 auf der x-Achse (Intensität) lag, entsprach in der Reihe „Uni Hamburg“ (Abkürzung: Ha.) einem Peak bei etwa 40. Dementsprechend liegen die folgenden Peaks um ungefähr den Faktor 2 verschoben. Die höhere Multiplizierleistung lässt eine genauere Auflösung zu, was aus technischen Gründen in Hohenheim nicht eingestellt werden konnte.

Die Kalibrierung erfolgte mit Forellen Erythrozyten (trout-erythrocytes fluorescent, Fa. PARTEC). Als externer Standard dienen die Messwerte von *Atriplex hortensis* und *patula*, von denen die Chromosomenanzahl und der C-Wert aus der Literatur (OSMOND et al., 1980, RGB Kew DNA-C-values-Datenbank, 2001) bekannt sind. Es wurde kein interner Standard verwendet. Die Messwerte sind in Histogrammen dargestellt, in welchen die Zahl der analysierten Zellkerne gegen die Fluoreszenzintensität aufgetragen ist. Die Auswertung der Histogramme erfolgte mit dem Auswerteprogramm „DPAC V2.1“ von „Data Pool Software“ sowie gegebenenfalls per Hand da das Analyseprogramm die zugehörigen Peaks bzw. ihre Fläche nicht korrekt abgegrenzt hat. Die manuell gemessenen oder geschätzten Werte sind in Tab. 2.4 mit „circa“ versehen.

Die Messungen wurden von mir an der Universität Hohenheim, Institut für Pflanzenzüchtung, Populationsgenetik und Saatgutforschung sowie in Auftrag an der Universität Hamburg, Institut f. Angewandte Botanik, Abt. Saatgutprüfung durchgeführt.

Es wurden zwei Methoden der Chromosomenzählung angewandt:

#### 1. Orcein-Essigsäure-Methode:

Samen von *Atriplex micrantha* aus Baden-Württemberg wurden in einer feuchten Kammer zur Keimung ausgelegt. Nach 3-5 Tagen wurden die Wurzelspitzen von 0,5 bis 2cm langen Wurzeln abgeschnitten und über Nacht in ein Gläschen mit Orceinessigsäure (engl.: Carnoy's

solution) gestellt. Diese wurde hergestellt, indem 1g Orcein (ALDRICH-Chemie, Steinheim) unter Erhitzung in 100ml 50%iger Essigsäure gelöst und nach dem Abkühlen filtriert wurde. Die Wurzelspitzen wurden in ein Gläschen mit 1n HCL überführt und 10min bei 60°C inkubiert. Hiernach wurden das Wurzelmaterial in ein Gläschen mit Orceinessigsäure gegeben und 3min in einem siedenden (nicht kochendes!) Wasserbad erhitzt. Die Probe wurde auf einen Objektträger gegeben und mit einem Deckgläschen abgedeckt und gequetscht. Anschließend wurde das Präparat in Entellan<sup>®</sup> (MERCK, Darmstadt) eingebettet.

#### 2. Karminessigsäure-Methode:

Auf die Wurzelspitzen von Keimlingen wurde Mazeratlösung (1 Teil Essigsäure + 1 Teil Ethanol 80%) getropft, und mehrere Minuten darin belassen. Anschließend wurde Karminessigsäure, die nach der Anweisung von GERLACH (1984) hergestellt worden war, zugegeben und über der kleinen Bunsenbrennerflamme erhitzt. Anschließend wurde ein Deckglas aufgelegt und mit diesem das Präparat gequetscht. Die Einbettung erfolgte mit Kaisers Glyceringelatine (Merck, Darmstadt).

Die Präparate wurden mit dem Mikroskop (Leitz, Dialux 22) in 600 bis 1250 facher Vergrößerung (1250 x mit Immersionsöl) betrachtet. Ausgewertet wurden Mitose-Stadien, in denen die Chromosomen kondensiert vorlagen.

### 2.4.2 Ergebnis Chromosomenzählung

Trotz optimaler Färbung und Vorliegen schöner Mitose-Stadien (Bestätigung durch Dr. WÖRZ, STU) erwies sich die Bestimmung der Chromosomenzahl von *Atriplex micrantha* als schwierig und widersprüchlich, da die Chromosomen relativ klein sind. In mehreren Anaphasen der Wurzelzell-Präparate, welche mit Orceinessigsäure angefärbt waren, konnten 8-11 parallel zueinander liegende Chromosomen gezählt werden (Abb. 2.18, a–f), die auf die Grundzahl 9 schließen lassen. In anderen Präparaten, die mit der Karminessigsäure-Methode gefärbt worden waren, konnten deutlich mehr, 35-39 als schwarze Punkte vorliegende Chromosomen gezählt werden, die auf  $2n = 36$  hindeuten (Abb. 2.18, g–i).

### 2.4.3 Diskussion Chromosomenzählung

In der Literatur (OSMOND et al., 1980) sind für die Gattung *Atriplex* nur Vielfache von 9 als Chromosomenzahlen angegeben (s. Tab. 2.3). Bei 46 Arten wurde  $2n = 18$ , bei 17 Arten  $2n = 36$ , bei 4 Arten  $2n = 54$  gezählt; bei 3 der 46 Arten wurden zwei verschiedene Chromosomenzahlen ermittelt. Es ist bekannt, dass in der Wurzelspitze unterschiedliche Ploidiestufen vorkommen können. Diese Polysomatie infolge Endomitose tritt gewöhnlich in den Spitzen der ersten Wurzeln von *Atriplex* und anderen Chenopodiaceen (*Chenopodium*, *Monolepsis*, *Obione*, *Kochia* und *Bassia*) auf und wurde erstmals in Wurzelzellen von *Spinacia* von STOMPS (1910) gefunden (WULFF, 1936 u. 1937; GUSTAFSSON, 1973; OSMOND et al., 1980: 66). Das Vorliegen verschiedener Chromosomenzahlen war von der Lage der Zellen im Wurzelgewebe abhängig. Im Dermatogen und Plerom wurde der diploide Chromosomensatz gefunden, im Periblem der tetraploide und oktoploide. Unter den 40 untersuchten Chenopodiaceen wurde bei der Hälfte Polysomatie festgestellt – nie wurde jedoch eine Zahl gefunden, die auf Haploidie schließen ließe.

### 2.4.4 Ergebnis und Diskussion DNA-Mengen-Bestimmung

Die Tab. 2.4 zeigt die Ergebnisse der beiden unabhängigen durchflußzytometrischen Messungen. Die Werte sind den Histogrammen (x-Achse: Fluoreszenz-Intensität; y-Achse: Anzahl der gemessenen Zellkerne) entnommen, von denen je eines pro untersuchter Art beispielhaft im Anhang A3 dargestellt ist. In Tab. 2.4 sind die Lage der Peaks, die das Vorliegen von  $2C^{\#}$ ,  $4C$  oder  $8C$  bzw. von diplo-, tetraploiden oder oktaploiden Zellkernen darstellen, sowie der Prozentsatz der Kerne, welche durch die Peak-Fläche dargestellt werden.

Folgendes kann festgestellt werden:

1. *Atriplex sagittata* und *A. prostrata* sowie die Farbvarietäten von *A. hortensis* weisen zwei Peaks auf, wobei der erste Peak ( $G_1$  bzw.  $G_0$ -Kernphase) zwischen 20 und 27 (Ho.) bzw. zwischen 34 und 47 (Ha.) liegt, der zweite entsprechend ungefähr doppelt so weit. Deshalb ist anzunehmen, dass bei allen die gleiche diploide Chromosomenzahl vorliegt, die in der Literatur für einige mit  $2n = 18$  angegeben wird. Demnach haben auch die rote und halbrote Farbvarietäten, von denen bisher keine Chromosomenzählungen vorlagen 18 Chromosomen.

2. Es fällt auf, dass bei den Arten *micrantha* und *patula*, deren Chromosomensätze in der Literatur (OSMOND et al., 1980) mit jeweils  $2n = 36$  angegeben werden, in der Hamburger Meßreihe drei Peaks aufweisen, wobei im ersten Peak nur wenige Prozent der Kerne liegen, während der zweite Peak den größten Anteil der Zellkerne und der dritte wiederum nur wenige Prozent enthält. In der anderen Messreihe (Ho) sind nur zwei Peaks detektiert worden. Deshalb ist der zweite Peak (Ha.) als Teil der Kerne zu deuten, welche in der  $G_1$ - bzw.  $G_0$ -Phase sind. Der dritte Peak (Ha.) ist dann als der Anteil der Zellkerne der S- und  $G_2$ -Phase anzusprechen. Bei den Kernen des ersten Peaks handelt es sich wohl um beschädigte Kerne, die DNA verloren haben. Solche tauchen bei den Arten mit  $2n = 18$  und bei den in Hohenheim gemessenen *Atriplex micrantha*-Kernen nicht auf, da diese wegen dem insgesamt geringeren DNA-Gehalt entsprechend weiter links im Histogramm zu liegen kommen und deshalb jenseits des Schwellenwerts der Meßbarkeit liegen.

KATEMBE et al. (1998) haben bei DNA-Dichtemessungen bei *A. patula* einen ähnlich geringen Anteil der Zellen im ersten Peak wie in (Ha.) gemessen und diesen als  $2C$ -Stadium gewertet. Den weitaus größten Anteil haben sie in  $8C$  (und  $16C$ ) gefunden und als deutliches Auftreten von Polyploidie gewertet.

Der  $G_1$  bzw.  $G_0$ -Phasen-Peak hat etwa die Fluoreszenzintensität von ungefähr der Höhe des  $G_2$ -Peaks der Arten mit  $2n = 18$ . Aus diesem Grund ist bei *A. patula* und den *A. micrantha* Herkünften aus Jerevan und Baden-Württemberg ein tetraploider Chromosomensatz anzunehmen. Von *A. micrantha* lagen bisher nur Chromosomenzählungen aus Amerika vor. Damit können auch Vermutungen über eine möglicherweise stattgefundenen Polyploidierung der sich verbreitenden Sippen als Ursache einer erhöhten Konkurrenzkraft ausgeschlossen werden.

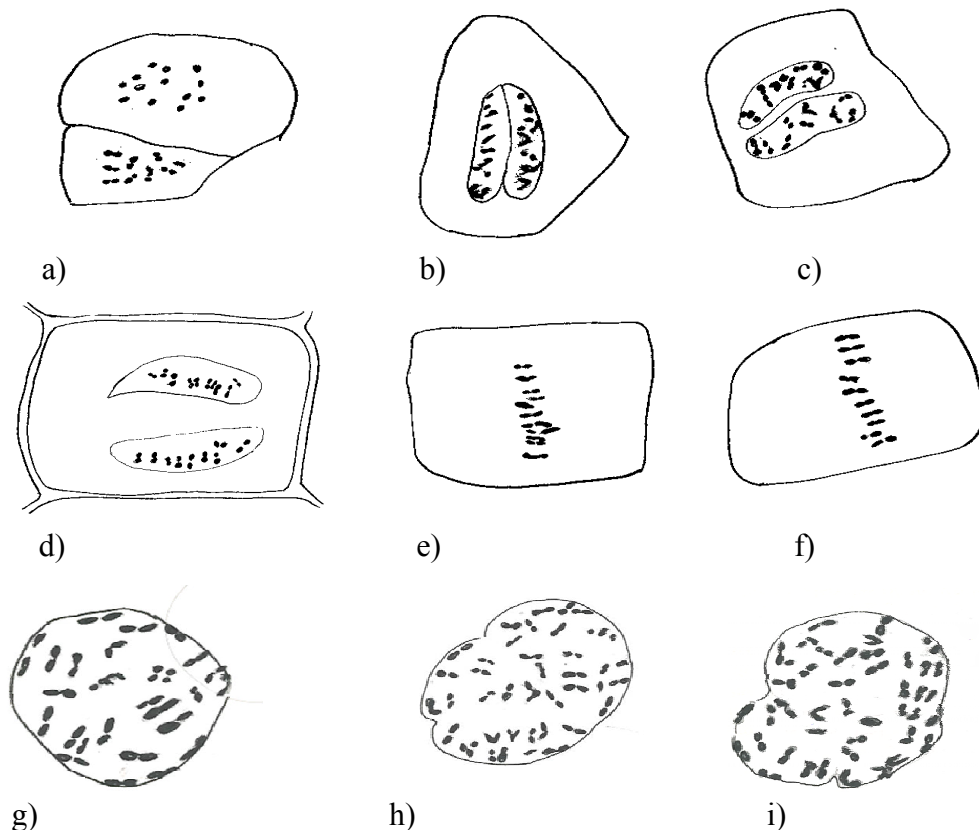
3. *Atriplex aucheri* ist in keinen der beiden Messreihen weder mit diploiden, noch mit tetraploiden Arten in Bezug auf die Lage der Peaks eindeutig einzuordnen. Der erste Peak (Ha.) liegt immer signifikant weiter rechts von dem der diploiden und zu weit links der tetraploiden Arten. Dies allein könnte mit dem Vorliegen größerer, d.h. DNA-reicherer Chromosomen zu erklären sein, was innerhalb der Schwankungsbreite läge und in der Gat-

<sup>#</sup> Ein C-Wert gibt die Menge an nukleärer DNA in seinem unreplizierten haploiden oder gametischen Kern unabhängig von dem Ploidiegrad des Taxon an (SWIFT, 1950).

tung *Atriplex* nichts Ungewöhnliches zu sein scheint, wenn man die Standardabweichung der C-Werte der Gattung betrachtet (s. auch C-Werte von *A. patula* und *A. hortensis* in Tab. 2.3): Der mittlere C-Wert von 9 *Atriplex*-Arten mit  $2n = 18$  beträgt 1,31 mit der Standardabweichung 0,53 bzw. 41% (Kew DNA-C-values-Datenbank 2001).

Bei Vorliegen von Oktoploidie müsste der Peak jedoch in beiden Messreihen noch wesentlich weiter rechts im Histogramm liegen. Eine Anzahl zwischen 36 und 54 kam bisher jedoch bei keiner der 67 untersuchten Arten vor (OSMOND et al, 1980).

Aufgrund der morphologisch (s. 2.1 u. 2.3) und genetisch (s. 2.5) belegten engen Verwandtschaft mit *A. hortensis* und *A. sagittata* wären  $2n = 18$  zu erwarten.



**Abb. 2.18:** Chromosomen von Präparaten der *Atriplex micrantha* (BW.), welche in Orceinsäure [a)–f)] und mit Karminessigsäure [g)–i)] gefärbt wurden.

**Tab. 2.3:** Chromosomenzahlen aus OSMOND et al. (1980) und Kew DNA-C-values- Datenbank (2001):

Art / Herkunft / Anzahl der Chromosomenzählungen	Chromosomenzahl ( $2n$ )	Ploidiegrad	C-Wert $2C$ (pg)
<i>A. hastata</i> / Europa / 2	18	2	
<i>A. hortensis</i> / N-Amerika (Europa?) / 3	18	2	2,35
<i>A. sagittata</i> / (Europa?) / 1	18	2	
<i>A. patula</i> / N-Amerika, Europa / 7	36	4	4,3
<i>A. micrantha</i> / N-Amerika / 4	36	4	

**Tab. 2.4:** Lage und Fläche der DNA-Peaks von Zellkernen, die in durchflußzytometrischen Messungen ermittelt wurden:  
Mit Fettschrift ist der jeweils größte Peak hervorgehoben.

Art	Chromosomenzahl		Uni Hohenheim			Uni Hamburg		
	(Literaturwert <sup>#</sup> )	(neu bestimmt)	Lage / Anteil [%] der Zellkerne in den Peaks			Lage / Anteil [%] der Zellkerne in den Peaks		
			erster Peak	zweiter Peak	dritter Peak	erster Peak	zweiter Peak	dritter Peak
<i>Atriplex hortensis</i> (grün)	(2n = 18)	(2n = 18)	ca. 20/ ca. 40%	<b>40 / 46%</b>		<b>38/ 75%</b> <b>43/ 72%</b>	75/ 19% 87/ 20%	
<i>Atriplex hortensis</i> (gelb)	(2n = 18)	(2n = 18)	20/ 40%	<b>39/ 48%</b>		<b>46/ 53%</b> <b>47/ 52%</b>	96/ 27% 97/ 26%	
<i>Atriplex hortensis</i> (halbrot)	n.b.	(2n = 18)	<b>ca. 20/ ca. 40%</b>	39/ 32%				
<i>Atriplex hortensis</i> (vollrot)	n.b.	(2n = 18)	ca. 18/ ca.40%	<b>31 /54%</b>				
<i>Atriplex patula</i>	(2n = 36)	(2n = 36)	ca. 20/ ca 40%	<b>44/ 48%</b>	84/ 9%	44/ 4% 36/ 5%	<b>120/ 55%</b> <b>82/ 69%</b>	238/ 22% 167/ 16%
<i>Atriplex sagittata</i>	(2n = 18)	(2n = 18)	<b>ca. 22/ ca. 60%</b>	37/ 20%		<b>ca. 53/ ca. 70%</b> <b>55/ 68%</b>	107/ 20% 109/ 18%	
<i>Atriplex prostrata</i>	(2n = 18)	(2n = 18)	<b>ca. 20/ ca. 60%</b>	37/ 35%		<b>40/ 70%</b> <b>34/ 68%</b>	82/ 23% 70/ 25%	
<i>Atriplex aucheri</i>	nicht bekannt	(2n =18) unsicher!	<b>38/ ca. 80%</b> <b>37/ 70%</b>	65/ 10% ca.70/ ca. 10%		65/ 25% <b>67/ ca. 60%</b>	<b>130/ 44%</b> 134/ ca.30%	
<i>Atriplex micrantha</i> (BW.)	(2n = 36)	(2n = 36)	<b>36/ 46%</b>	73/ 12%		38/ 7%	<b>103/61%</b> <b>79/ 75%</b>	201/ 10% ca. 160/ ca. 4%
<i>Atriplex micrantha</i> (Jerevan)	(2n = 36)	(2n = 36)	<b>27/ 86%</b>	ca. 55/ ca. 10%		34/ 3%	<b>90/ 68%</b> <b>107/ ca. 70%</b>	ca. 180/ ca. 10% ca. 220/ ca. 10%

<sup>#</sup>OSMOND et al. (1980)

## 2.5 Vergleich der DNA-Sequenzen verschiedener *Atriplex*-Arten

Ziel war es, die aufgrund von morphologischen Merkmalen festgestellten Sektionszugehörigkeiten von *A. micrantha* und anderen *Atriplex*-Arten auf genetischer Ebene zu überprüfen. Außerdem sollte versucht werden, über phylogenetische Analysen (Distanzmethoden, Parsimony- und Maximum-Likelihood-Methoden) die evolutionären Beziehungen der Gruppen und Arten, insbesondere der *Atriplex hortensis* und ihre möglichen Wildformen, aufzuklären. Um die annähernd maximale Mutationsrate, die während der Phylogenie der Gattung *Atriplex* innerhalb der untersuchten ITS (Internal transcribed spacer)–Regionen der nukleären ribosomalen DNA stattgefunden hat, abzuschätzen, wurden neben der *Atriplex hortensis*-Gruppe, die nach Ansicht der Taxonomen recht ursprüngliche Merkmale aufweist (HALL & CLEMENTS, 1923; LOTOVA & MELIKIAN, 1999), auch Arten untersucht, welche Zweihäusigkeit und C4-Photosynthese aufweisen und perennierend geworden sind.

### 2.5.1 Material und Methoden

#### 2.5.1.1 DNA-Isolierung

Die DNA der *Atriplex*-Arten (s. Tab. 2.5) wurde an der Universität Tübingen mit dem NucleoSpin Plant Kit (Clontek) unter Anwendung einer Kugelmühle gemäß der in BEGEROW et al. (1997) beschriebenen Methode und an der Universität Stuttgart mit dem DNeasy Plant Mini Kit von QUIAGEN (Cat. Nr. 69103) gemäß den Angaben des Herstellers isoliert. In fast allen Fällen wurde getrocknetes Herbariummaterial verwendet, nur bei der *A. hortensis* (grüne Varietät) und *A. prostrata* wurde auch von Frischmaterial ausgegangen.

#### 2.5.1.2 Polymerase-Kettenreaktion

Die Polymerasekettenreaktion (polymerase chain reaction, PCR) ermöglicht die gezielte Vervielfältigung von DNA-Sequenzen. Hierzu wird die doppelsträngige Ausgangs-DNA in Einzelstränge aufgespalten, so dass sich die Primer (kurze DNA-Stücke definierter Basenabfolge) an den gewünschten DNA-Abschnitt anlagern können. Die DNA-Polymerase verlängert die Primer des gewünschten DNA-Abschnitts (Elongation). Durch Wiederholung des Verfahrens findet eine enorme Vermehrung der Sequenz der Ausgangs-DNA statt. Die Zusammensetzung der hierzu benötigten Reagenzien und das verwendete Temperaturregime sind in Tab. 2.6 bis 2.8 aufgeführt. Es wurden verschiedene Primer für die ITS-Regionen der ribosomalen Kern DNA getestet. Neben ITS 1 und ITS 5 wurde auch der etwas längere Primer ITS L (L = large!) in Kombination mit jeweils ITS 4 verwendet. Die Primer-Bindungssequenzen überlappen einander 10 bzw. 11 Basen (s. Tab. 2.9).

#### 2.5.1.3 Reinigung der PCR-Amplifikate

Die Reinigung von PCR-Produkten (Abtrennung von nicht eingebauten Nukleotiden, Primern etc.) erfolgte in Tübingen mit dem nucleoSpin SEQ Kit von MARCHERY-NAGEL, in Stuttgart mit MinElute PCR Purification Kit von QUIAGEN. Die Reinigung wurde jeweils entsprechend den Angaben des Herstellers durchgeführt.



**Tab. 2.5:** Herkunft des Pflanzenmaterials für die Matrizengewinnung der PCR:

Art	det. & leg.-	Fundort	Fund-/ Ern- te-Datum	Sonstiges	Nachweis Herbarium
<i>A. aucheri</i> Moq.		Herbarmaterial Botanischer Garten Novosibirsk; Frischmaterial, Samen Herkunft Jerevan	1998, 2001		STU
<i>A. halimus</i> L.	S. SEYBOLD	Portugal-Algarve, Carvoeiro-Vale Cavo	03.03.2000	Nr. 14536	STU
<i>A. hortensis</i> L. (halbrote, rote, grüne und gelbe Varietät)	O. SCHWARZ	Kultiviert im Garten am Maierwald (Stuttgart); Samen von A. EMMERLING-SKALA (2000)	25.08.2001		STU
<i>A. hymenelytra</i> (Torr.) S. Wats.	U. KULL	USA, Kalifornien, Death Valley National Park, Badwater	21.09.1987	6179	STU
<i>A. littoralis</i> L.	O. SCHWARZ	Kultiviert im Garten am Maierwald (Stuttgart)	25.08.2001		STU
<i>A. micrantha</i> C.A.Mey. in Ledeb. (Santiago)	M. ROSAS	Metropolitana de Santiago (Chile), Batuco	22.11.1987	1789	M
<i>A. micrantha</i> C.A.Mey. in Ledeb. (Jerevan)	O. SCHWARZ	Kultiviert im Garten am Maierwald (Stuttgart), Samen aus Jerevan	25.08.2001		STU
<i>A. micrantha</i> C.A.Mey. (BW.)	O. SCHWARZ	Kultiviert im Garten am Maierwald (Stuttgart), Samen vom Auffüllhügel der A 81 vor dem Leonberger Tunnel	2000		STU
<i>A. nummularia</i> Lindley subsp. <i>omissa</i> Aellen	F. J. BUDMAN	South Australia, Lake Eyre, Screechowl Creek, 4 km E of Venables Springs, Finniss Springs Station	07.08.1990	4294	STU
<i>A. oblongifolia</i> Waldst. & Kit.	O. SCHWARZ M. SCHMID	A5 Autobahnraststätte Rasthof Hardtwald (1), sowie kultiviert auf Dach des Museums aus Samen von Wertheim (2) und von MTB 6323/2 Hochhausen (3), beide leg. & det. M. SCHMID	(1) 04.11.2000 (3) 09.09.2000		STU
<i>A. patula</i> L. und <i>A. prostrata</i> Boucher ex DC.	O. SCHWARZ	Aufsammlung aus Stuttgart	2001		STU
<i>A. sagittata</i> Borkh.	O. SCHWARZ	Kultiviert im Garten am Maierwald (Stuttgart), Samen aus BG Erlangen (Nr. 65)	2000		STU
<i>A. spongiosa</i> F. Müll.	PYANKOV et al. (2001)	Literatur-Daten	2001		STU
<i>A. rosea</i> L.	O. SCHWARZ	Kultiviert im Garten am Maierwald (Stuttgart), Samen aus dem Bot. Garten Halle sowie als „ <i>A. tatarica</i> “ aus dem Bot. Garten Marburg	23.08.2000		STU
<i>A. vestita</i> (Thunb.) Aellen	U. KULL	Namibia, Etosha: Okankuejo	24.04.1984	4126	STU

**Tab. 2.6:** PCR–Standardansätze:

Puffer (10 x, ohne MgCl)	5 µl
ddH <sub>2</sub> O	34,3 µl
MgCl <sub>2</sub> (50 mM)	1,5 µl
dNTP's (5 mM)	2 µl
Primer # 1 (10 pmol)	1 µl
Primer # 2 (10 pmol)	1 µl
Matrize	5 µl
Polymerase	0,5 U

Abwandlungen: Anstelle eines Teils des ddH<sub>2</sub>O wurde „Q-Solution“ (QUAIGEN) verwendet. Dieser Puffer soll die Funktion der Polymerase an Abschnitten stabilisieren, an denen ein Basenpaar dominiert (in diesem Fall Guanin und Cytosin), was häufig zum Kettenabbruch führt.

**Tab. 2.7:** Verwendete Polymerasen:

Taq-Polymerase (Life Technologies)	Quiagen
------------------------------------	---------

**Tab. 2.8:** Das Standard- Temperaturregime der PCR:

Denaturierung	Annealing	Elongation	Zyklen
94 °C / 0,5 min	50 °C / 0,5 min	72 °C / 1 min	1
94 °C / 0,5 min	50 °C / 0,5 min	72 °C / 1 min	30
		72 °C / 7 min	1

**Tab. 2.9:** Verwendete Primer (TERMO HYBAID GmbH, Ulm) für die Sequenzierung der ribosomalen Kern-DNA:

Anmerkung: Die überlappenden Sequenzabschnitte sind mit Fettschrift bzw. kursiver Fettschrift hervorgehoben.

Primer	Lokalisation	Sequenz	T <sub>m</sub>
ITS 5	nu - SSU-1744 -5'	5'-GGA AGT AAA AGT <b>CGT AAC AAG G</b> - 3'	54,7 °C
ITS L	nu - SSU-1756 -5'	5'- <b>TCG TAA CAA GGT TTC CGT AGG TG</b> - 3'	54,9 °C
ITS 1	nu - SSU-1769 -5'	5'- <b>TCC GTA GGT GAA</b> CCT GCG G- 3'	55,8 °C
ITS 4	nu -LSU-0060 -3'	5'-TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC- 3'	49,6 °C

### 2.5.1.4 Sequenzierung

Die Abfolge der Basen dieses DNA-Abschnitts kann durch Sequenzierung bestimmt werden. Zuvor müssen die Amplifikate erneut einer PCR (cycle-sequencing) zugeführt werden. In dieser sind jedoch ein Bruchteil der Basen, die zur Kettenverlängerung eingesetzt werden, fluoreszenzmarkierte Didesoxynukleotide. Der Einbau dieser modifizierten Basen führt zum Kettenabbruch (nach SANGER et al., 1977). Durch basenspezifische Fluoreszenzmarkierung

sind unterschiedlich lange DNA Fragmente als laserdetektierbare Banden zu identifizieren, wenn das Sequenzierprodukt über ein Gel mittels ABI (Amersham Biosciences) Polyacrylamidgel-Elektrophorese aufgetrennt wird. Aus der Abfolge der Fluoreszenzfarbstoffe wird die Basenabfolge ermittelt. Alle Gelbilder wurden mit CHROMAS (Version 1.45, Griffith University, Queensland) nachbearbeitet.

Die Sequenzierung wurde teils in Tübingen mit ABI 373A (PERKIN ELMER, applied Biosystems Inc., Foster City, Ca., USA) durchgeführt, teils wurde die Sequenzierung bei GATC Biotech AG (Konstanz) in Auftrag gegeben. Dort wurde ebenfalls mit einem ABI System gearbeitet. In Tübingen wurde das *BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit* entsprechend den Angaben des Herstellers verwendet.

### 2.5.1.5 Phylogenetische Analysen

Phylogenetische Analysen wurden mit dem *Phylogeny Inference Package (Phylip)* (Version 3.6a2, FELSENSTEIN J., 1993) durchgeführt. Hierbei wurden die Unterprogramme „seqboot“, „dnadist“, „neighbor“, „dnapars“, „dnaML“ und „consense“ verwendet.

„Seqboot“ ist ein Programm, welches die Bootstrap-Methode anwendet, die zufallsbedingt Basenabschnitte herausgreift, diese auf Gleichheit überprüft und sie zufallsbedingt neu anordnet. Die gegebenen Sequenzdaten wurden in der vorliegenden Arbeit 200 mal neukombiniert. Bootstrapping ist meistens der erste Schritt vor der Verwendung der weiteren Programme. Die Bootstrap-Werte geben Auskunft darüber, wie hoch die statistische Signifikanz eines Baumes ist. Der mit dieser Methode erstellte Baum ist in Abb. 2.19 dargestellt.

„Dnadist“ wurde zur Berechnung der Distanzen Matrix nach dem Kimura „2-Parameter“ Modell gewählt. Das Kimura „2-Parameter“ Modell berechnet die Anzahl der Substitutionen pro Nukleotid, die sich seit der Trennung von zwei betrachteten Arten ereignet haben. Dieses spezielle Modell gewichtet die Transversionen, dem Austauschen von Purinbasen (Adenin, Guanin) gegen Pyrimidinbasen (Cytosin, Thymin), und Transitionen, dem Austausch zwischen Basen der jeweils gleichen Struktur, unterschiedlich. Es wurde eine Transitions/ Transversionsrate von *zwei* gewählt. Je kleiner die berechnete Zahl ist, als desto näher verwandt gelten zwei Arten. Die mit dieser Methode berechneten Distanzen sind in Tab. 2.11 gezeigt.

Mit „neighbour“ wurde nach dem Neighbour-Joining-Verfahren ein „ungewurzelter Phylogenie-Baum“ erstellt. Das Neighbour-Joining-Verfahren ist eine konstruktive Methode mit der die Taxa paarweise so angeordnet werden, dass die entstehenden Phylogenie-Schemata möglichst kleine Gesamtlängen bekommen. Der mit dieser Methode erstellte Baum ist in Abb. 2.20 dargestellt.

Das „dnapars“-Programm wurde für die Erstellung des „ungewurzelteten Phylogenie-Baumes“ („unrooted Trees“) nach der Maximum Parsimony (größte Sparsamkeit)-Methode verwendet. Diese Methode zählt nach bestimmten Kriterien die Anzahl der Basenveränderungen von gegebenen Bäumen und sucht denjenigen, der mit den wenigsten Substitutionsschritten auskommt.

Die Maximum-Likelihood-Methode wurde mit „dnaML“ angewandt. Sie ist die rechenintensivste Methode. Sie bezieht auch die Sequenzbereiche, die phylogenetisch als nicht informativ gelten, mit in die Berechnungen ein (Abb. 2.21).

Das Unterprogramm „Consense“ stellt aus multiplen Einzelbäumen, welche mit einem der Modelle (Neighbour-Joining, Bootstrap oder Likelihood) berechnet wurden, *einen* (den „Consensus-Baum“) zusammen, der die Kombination von Verzweigungen enthält, welche jeweils am häufigsten (> 50% - sog. Majority rule) in den Einzelbäumen vertreten waren. Die Zahlen an den Verzweigungen geben die Häufigkeit an, mit der die Verzweigung derart in den Einzelbäumen vertreten ist.

Es wurden 660 Basenpaaren der bis zu 700 bp langen Sequenzen analysiert. Lücken, welche durch das Fehlen der Sequenzdaten bedingt sind, wurden mit Fragezeichen als Platzhalter ausgefüllt. Taxonomisch bedingte Lücken in der Sequenz wurden mit „-“ ausgefüllt an der ersten Stelle, gefolgt von „?“ , wenn mehrere Lücken in Folge kommen. Diese Verfahrensweise verhindert eine Übergewichtung von hintereinanderliegenden Lücken als lauter einzelne und unabhängige evolutive Ereignisse, da die meisten Programme „-“ wie eine 5. Base gewichten. Ein „?“ hingegen gibt nur die Information wieder, dass hier irgendeine Base vorhanden ist oder sein könnte.

## 2.5.2 Ergebnis und Diskussion

Die ITS-Region (internal transcribed spacer) der ribosomalen Kern-DNA wird häufig genutzt für die Bestimmung der Verwandtschaft von Pflanzen-Gruppen auf Art-Niveau (SANG et al., 1994; BALDWIN et al., 1995; STANFORD et al., 2000; FRANCISCO-ORTEGA et al., 2001; BALDWIN & MARKOS, 1998; DENDUANGBORIPANT et al., 2001; LEE & WEN, 2001, ZHANG et al., 2001, AINOUCHE et al., 1999).

In den ca. 670 Basen langen Sequenzen fanden sich 81 Bereiche, an denen sich die untersuchten *Atriplex*-Arten unterschieden. Bei den Unterschieden handelte es sich um Basensubstitutionen und Deletionen. Diese verteilen sich v.a. auf zwei variable Bereiche, ITS 1 und ITS 2, die von dem stark konservierten 5,8 S rDNA Gen getrennt werden. Von dem 18S und 28S rRNA-Gen wurde nur eine partielle Sequenz erhalten. Die Funktion der „spacer“ wird im posttranskriptionalen Processing vermutet. Die Variabilität dieses DNA-Abschnitts ist bei der Gattung *Atriplex* in vergleichbarer Größenordnung wie bei der Gattung *Dendroseris* (Asteraceae) mit 35 Unterschieden bei 9 Arten (SANG et al., 1994) und bei der Gattung *Juglans* (Juglandaceae) mit 73 Basenunterschieden in 22 Arten (STANFORD et al., 2000).

Die empirischen Frequenzhäufigkeiten der Basen in den untersuchten Sequenzen sind:

Adenin: 0.17, Cytosin: 0.28, Guanin: 0.30, Thymin: 0.25. Es überwiegen also die Basen Guanin und Cytosin. Diese bilden z.T. Sequenzabschnitte, in denen bis zu 8 gleiche Basen aufeinander folgen. Dies führte anscheinend zu Problemen der Bereitstellung der Basen für die Polymerase im Cycle-Sequencing, so dass es häufig zu einem Kettenabbruch an einem GC-reichen Sequenzabschnitt kam, der in etwa der Mitte der Gesamtsequenz liegt.

Die erhaltenen Sequenzen sind in Anhang A2 aufgeführt. Unter diesen sind die von *A. littoralis* und *patula* unvollständig, weil in diesen Arten repetitive Primersequenzen (bis zu 9) aufgetreten sind, die zu Überlagerungen der Sequenz geführt haben (vgl. hierzu: MÖLLER, 2000). Annealing-Temperaturen von höherer Stringenz (+ 2°C) brachten keine Abhilfe. Die der EMBL Datenbank entnommene ITS Sequenz der *A. spongiosa* enthält eine 99 Basen-Lücke, über deren Ursache (z.B. Schwierigkeiten in der Sequenzierung infolge Kettenabbruch oder evolutiv bedingter Sequenzverlust) nichts bekannt ist (PYANKOV et al., 2001).

In Tab. 2.10 sind die interspezifisch abweichenden Basen zusammengefasst. Die genetischen Distanzen nach dem Kimura-2-Modell sind in tabellarischer Form in Tab. 2.11, und als Topologie nach dem Neighbour-Verfahren in Abb. 2.20 dargestellt.

**Tab. 2.10:** Sequenzunterschiede von 16 untersuchten Arten bzw. Subspezies und Varietäten:

<i>Atriplex</i>	1	1a	1b	1c	1d	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>sagittata</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	A	C	C	A	G	A	-	?	C	G	T	A	G	T
<i>aucheri</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	A	C	C	A	G	A	-	?	C	G	T	A	G	T
<i>hortensis</i> (gelb,grün,rot)	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	A	C	C	A	G	A	-	?	C	G	T	A	G	T
<i>hortensis</i> (halbrot)	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	A	C	C	A	G	A	-	?	C	G	T	A	G	T
<i>oblongifolia</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	A	C	C	A	G	A	-	?	C	G	T	A	G	T
<i>spongiosa</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	G	C	T	A	C	G	-	?	C	G	T	A	G	A
<i>rosea</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	A	A	C	G	A	A	C	T	A	C	G	-	?	C	G	T	A	G	A
<i>vestita</i>	G	G	A	A	A	G	A	C	T	A	C	A	A	A	C	T	A	C	G	A	G	A	A	T	A	G	A
<i>hymenelytra</i>	A	-	?	?	?	A	A	G	T	A	G	G	A	A	T	T	A	C	G	-	?	C	A	T	A	C	A
<i>nummularia</i> ssp. <i>omissa</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	G	T	T	A	A	G	-	?	C	A	T	A	G	A
<i>halimus</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	T	A	G	G	G	A	C	T	A	C	G	-	?	C	A	A	T	G	A
<i>patula</i> (unvollst.)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>littoralis</i> (unvollst.)	A	-	?	?	?	G	A	G	T	T	G	G	G	A	C	T	T	G	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>prostrata</i>	A	-	?	?	?	G	A	G	T	T	G	G	G	A	C	T	T	G	A	-	?	C	G	T	A	G	A
<i>micrantha</i> (BW)	A	-	?	?	?	G	G	G	T	T	G	G	G	A	C	T	T	G	A	-	?	C	G	T	A	T	A
<i>micrantha</i> (Erevan)	A	-	?	?	?	G	G	G	T	T	G	G	G	A	C	T	T	G	A	-	?	C	G	T	A	T	A

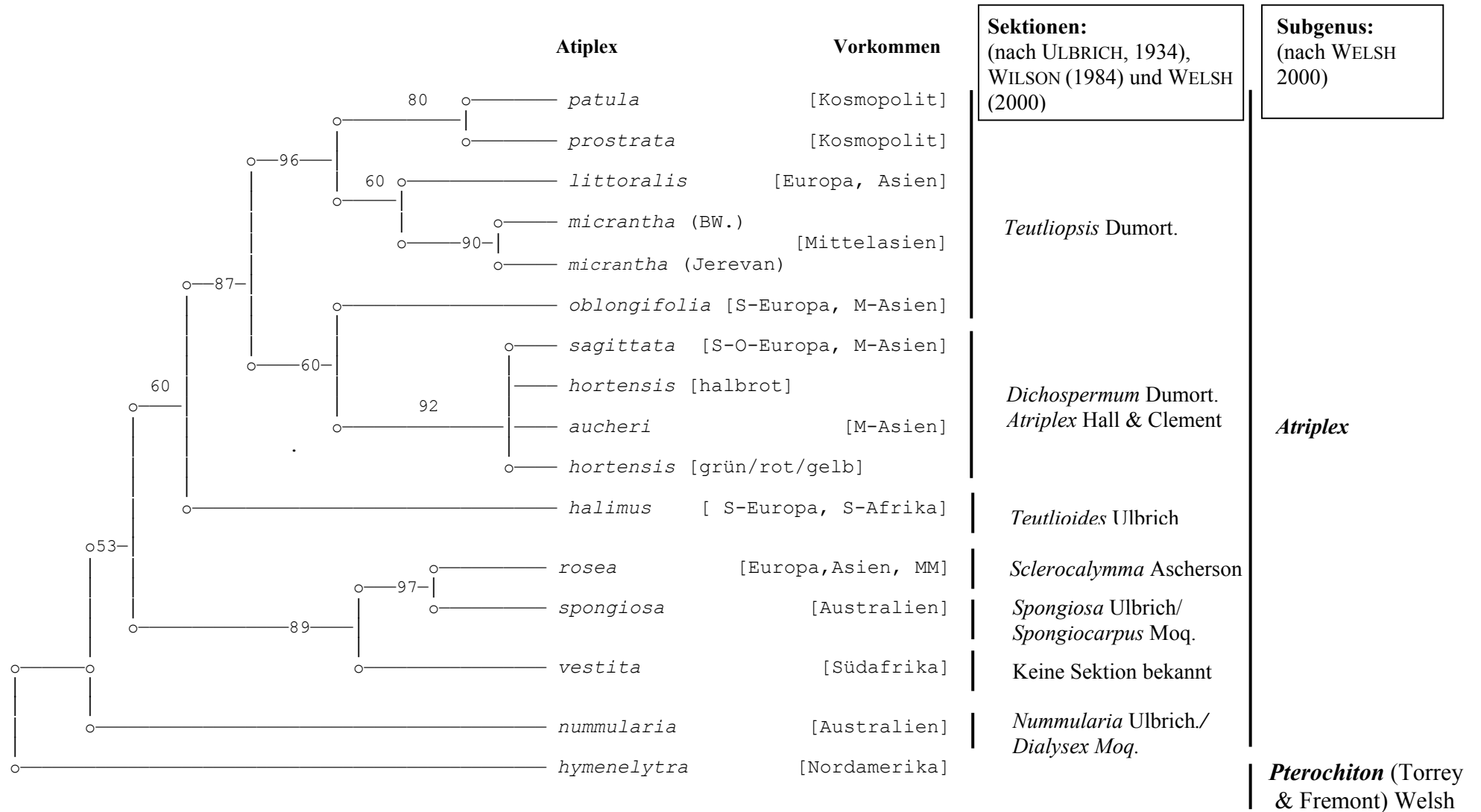
<i>Atriplex</i>	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
<i>sagittata</i>	C	C	G	A	G	C	C	A	A	C	A	G	G	G	-	?	C	G	T	T	A	G	T	G	G	A	G
<i>aucheri</i>	C	C	G	A	G	C	C	A	A	C	A	G	G	G	-	?	C	G	T	T	A	G	T	G	G	A	G
<i>hortensis</i> (gelb,grün,rot)	C	C	G	A	G	C	C	A	A	C	A	G	G	G	-	?	C	G	T	T	A	G	T	G	G	A	G
<i>hortensis</i> (halbrot)	C	C	G	A	G	C	C	A	A	C	A	G	G	G	-	?	C	G	T	T	A	G	T	G	G	A	G
<i>oblongifolia</i>	C	C	G	A	G	C	C	A	A	C	C	G	G	G	-	?	C	G	T	T	A	G	T	G	G	A	G
<i>spongiosa</i>	T	?	G	A	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	C	G	T	T	A	G	C	G	G	A	G
<i>rosea</i>	T	T	G	A	G	C	C	T	A	C	A	A	T	G	-	?	C	T	T	T	A	G	C	A	A	A	G
<i>vestita</i>	T	T	A	A	G	C	C	T	C	A	G	G	A	G	-	?	C	G	T	A	C	A	T	A	A	G	G
<i>hymenelytra</i>	C	T	G	A	T	C	C	A	A	C	A	A	G	G	-	?	C	G	A	T	A	G	T	A	A	A	A
<i>nummularia</i> ssp. <i>omissa</i>	C	T	G	T	T	C	C	A	A	C	A	T	G	G	G	-	C	G	A	T	C	G	T	A	A	A	G
<i>halimus</i>	T	T	G	A	T	C	C	A	A	C	A	G	G	G	G	G	C	G	A	T	A	G	T	A	G	A	G
<i>patula</i> (unvollst.)	?	T	G	A	T	C	A	A	A	C	G	G	G	T	G	-	C	G	T	T	A	T	T	A	G	G	G
<i>littoralis</i> (unvollst.)	?	?	G	A	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>prostrata</i>	C	T	G	A	T	C	A	A	A	C	G	G	G	T	G	-	C	G	T	T	A	T	T	A	G	G	G
<i>micrantha</i> (BW)	C	T	G	A	T	T	C	A	A	C	G	G	G	G	-	?	C	G	T	T	A	T	T	A	G	G	G
<i>micrantha</i> (Erevan)	C	T	G	A	T	T	C	A	A	C	G	G	G	G	-	?	T	G	T	T	A	T	T	A	G	G	G

Fortsetzung Tab. 2.10:

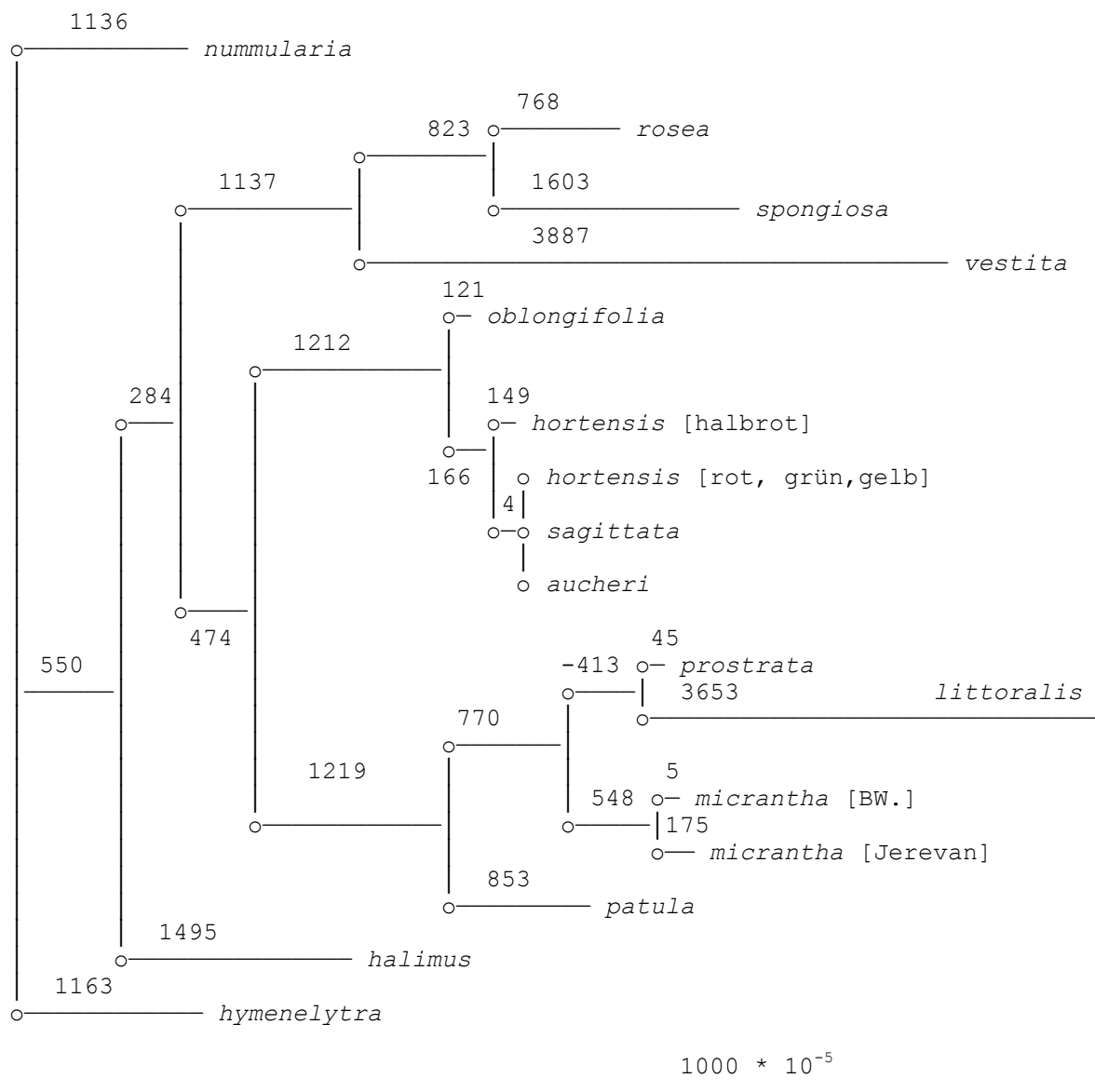
<i>Atriplex</i>	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
<i>sagittata</i>	G	A	T	T	G	A	A	A	T	C	G	T	A	G	C	A	G	G	T	G	T	A	G	T	A	C	G
<i>aucheri</i>	G	A	T	T	G	A	A	A	T	C	G	T	A	G	C	A	G	G	T	G	T	A	G	T	A	C	G
<i>hortensis</i> (gelb,grün,rot)	G	A	T	T	G	A	A	A	T	C	G	T	A	G	C	A	G	G	T	G	T	A	G	T	A	C	G
<i>hortensis</i> (halbrot)	G	A	T	T	G	A	A	A	T	C	G	T	A	G	C	A	G	G	C	G	T	A	G	T	A	C	G
<i>oblongifolia</i>	G	A	T	T	G	A	A	A	T	C	G	T	A	G	C	A	G	G	T	G	T	A	G	T	A	C	G
<i>spongiosa</i>	G	G	T	T	G	A	A	A	T	G	G	C	G	G	A	G	T	C	C	G	T	A	T	A	A	C	G
<i>rosea</i>	G	G	T	T	G	A	A	A	T	G	G	C	G	G	C	G	A	C	C	G	T	A	T	A	A	C	G
<i>vestita</i>	G	G	T	T	G	G	A	G	C	C	G	G	G	C	G	A	C	C	G	C	A	T	A	T	C	A	
<i>hymenelytra</i>	G	G	T	C	G	A	A	G	T	C	G	C	G	G	C	G	A	G	T	G	T	G	G	A	A	C	G
<i>nummularia</i> ssp. <i>omissa</i>	G	G	T	T	A	A	A	G	T	C	G	T	G	G	C	G	A	A	T	G	T	A	G	A	A	C	G
<i>halimus</i>	G	G	T	C	A	A	A	G	T	C	G	C	G	A	C	A	A	G	T	G	T	A	G	A	A	C	G
<i>patula</i> (unvollst.)	A	G	C	T	G	A	G	A	T	C	G	C	G	A	C	A	G	G	T	G	T	A	G	A	A	T	G
<i>littoralis</i> (unvollst.)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	G	T	C	C	A	G	A	A	T	G
<i>prostrata</i>	G	A	C	C	G	A	G	A	T	C	G	C	G	A	C	A	G	G	T	G	T	A	G	A	A	T	G
<i>micrantha</i> (BW)	G	G	C	T	G	A	G	A	T	C	A	C	G	A	C	A	G	G	T	G	C	A	G	A	A	T	A
<i>micrantha</i> (Erevan)	G	G	C	T	G	A	G	A	T	C	A	C	G	A	C	A	G	G	T	G	C	A	G	A	A	T	A

Tab. 2.11: Kimura „2-Parameter“ Distanzen zwischen den Taxa der Gattung *Atriplex*

	<i>prostrata</i>	<i>sagittata</i>	<i>aucheri</i>	<i>micrantha</i> (BW)	<i>hortensis</i> (rot,gelb,grün)	<i>hortensis</i> (halbrot)	<i>oblongifolia</i>	<i>halimus</i>	<i>micrantha</i> (Erevan)	<i>rosea</i>	<i>vestita</i>	<i>hymenelytra</i>	<i>nummularia</i>	<i>patula</i>	<i>littoralis</i>
<i>prostrata</i>	0.0000	0.0376	0.0376	0.0194	0.0376	0.0394	0.0376	0.0431	0.0212	0.0621	0.0816	0.0486	0.0541	0.0111	0.0324
<i>sagittata</i>	0.0376	0.0000	0.0000	0.0430	0.0000	0.0017	0.0017	0.0412	0.0448	0.0487	0.0753	0.0429	0.0411	0.0407	0.0757
<i>aucheri</i>	0.0376	0.0000	0.0000	0.0430	0.0000	0.0017	0.0017	0.0412	0.0448	0.0487	0.0753	0.0429	0.0411	0.0407	0.0757
<i>micrantha</i> (BW)	0.0194	0.0430	0.0430	0.0000	0.0430	0.0448	0.0430	0.0449	0.0017	0.0639	0.0756	0.0521	0.0559	0.0178	0.0406
<i>hortensis</i> (grün,rot,gelb)	0.0376	0.0000	0.0000	0.0430	0.0000	0.0017	0.0017	0.0412	0.0448	0.0487	0.0753	0.0429	0.0411	0.0407	0.0757
<i>hortensis</i> (halbrot)	0.0394	0.0017	0.0017	0.0448	0.0017	0.0000	0.0035	0.0430	0.0466	0.0469	0.0734	0.0448	0.0430	0.0430	0.0845
<i>oblongifolia</i>	0.0376	0.0017	0.0017	0.0430	0.0017	0.0035	0.0000	0.0431	0.0448	0.0506	0.0754	0.0448	0.0430	0.0408	0.0757
<i>halimus</i>	0.0431	0.0412	0.0412	0.0449	0.0412	0.0430	0.0431	0.0000	0.0468	0.0507	0.0679	0.0301	0.0338	0.0337	0.0583
<i>micrantha</i> (Erevan)	0.0212	0.0448	0.0448	0.0017	0.0448	0.0466	0.0448	0.0468	0.0000	0.0657	0.0775	0.0539	0.0578	0.0200	0.0406
<i>rosea</i>	0.0621	0.0487	0.0487	0.0639	0.0487	0.0469	0.0506	0.0507	0.0657	0.0000	0.0525	0.0413	0.0452	0.0575	0.1233
<i>vestita</i>	0.0816	0.0753	0.0753	0.0756	0.0753	0.0734	0.0754	0.0679	0.0775	0.0525	0.0000	0.0658	0.0621	0.0721	0.1415
<i>hymenelytra</i>	0.0486	0.0429	0.0429	0.0521	0.0429	0.0448	0.0448	0.0301	0.0539	0.0413	0.0658	0.0000	0.0230	0.0453	0.0934
<i>nummularia</i>	0.0541	0.0411	0.0411	0.0559	0.0411	0.0430	0.0430	0.0338	0.0578	0.0452	0.0621	0.0230	0.0000	0.0500	0.0929
<i>patula</i>	0.0111	0.0407	0.0407	0.0178	0.0407	0.0430	0.0408	0.0337	0.0200	0.0575	0.0721	0.0453	0.0500	0.0000	0.0769
<i>littoralis</i>	0.0324	0.0757	0.0757	0.0406	0.0757	0.0845	0.0757	0.0583	0.0406	0.1233	0.1415	0.0934	0.0929	0.0769	0.0000
<i>spongiosa</i>	0.0630	0.0495	0.0495	0.0675	0.0495	0.0473	0.0495	0.0562	0.0698	0.0189	0.0606	0.0538	0.0539	0.0517	0.1335



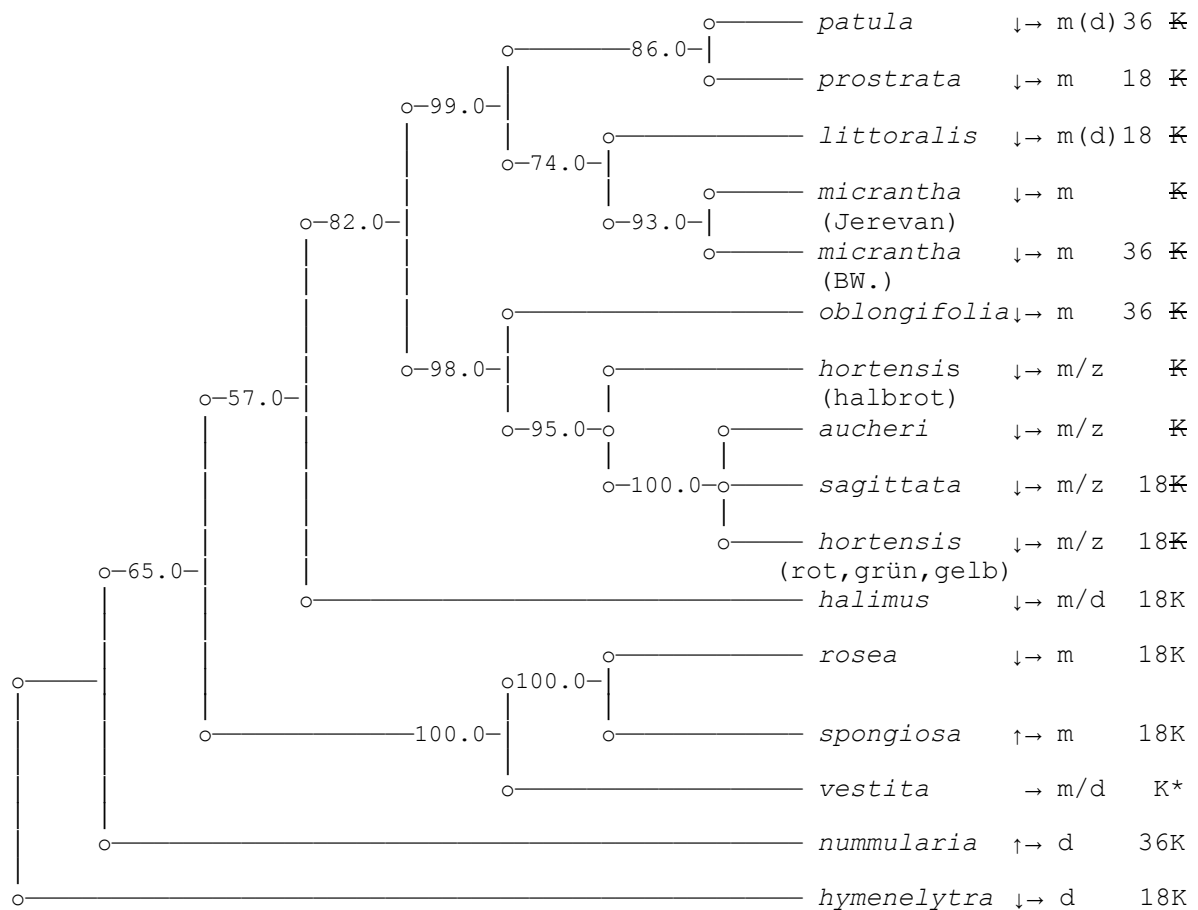
**Abb. 2.19:** Consensus bootstrap Baum (Majority rule). Die Zahlen an den Knoten geben den Prozentsatz der Bäume an, in denen die links davon stehenden Arten in gleicher Weise so angeordnet worden sind. (seqboot, dnapars, consense, 200 replicates)



**Abb. 2.20:** Topologie von 18 *Atriplex*-Arten mit Neighbour-Joining-Verfahren. Die Zahlen geben die genetischen Distanzen an. [ $10^{-5}$  Substitutionen pro Nukleotid]. (dnadist, neighbour, single replicate).

Anmerkung: Werte sind kaufmännisch gerundet. Negative Werte wurden wie positive dargestellt.





**Abb. 2.21:** Ungewurzelter Consensus-Baum aus 100 Bäumen, welche nach der Maximum-Likelihood-Methode (seqboot, dnaML, consense) erstellt wurden, mit weiteren morphologischen Merkmalen.

Symbole: ↑ Würzelchen des Embryos aufwärts; → Würzelchen des Embryos seitwärts; ↓ Würzelchen des Embryos abwärts zeigend; m: monözisch; d: diözisch; z: zwittrig; K: mit Kranzanatomie; ⊠: keine Kranzanatomie; Zahlenangaben: Chromosomenzahl; in Klammern: selten vorkommend; K\*: Kranzanatomie ist anzunehmen;

**Tab. 2.12:** Anteil der *Atriplex*-Arten mit Kranz-Anatomie (Hinweis auf C4-Photosyntheseweg) bezogen auf regionale Arten-Gruppen (verändert nach OSMOND et al., 1980: 23):

Region	Artenanzahl gesamt	Prozentsatz mit Kranzzellen
Europa	13	15
Mittelmeer	14	57
Zentral-Asien	10	30
Ost-Asien	4	50
Australien	54	94
Süd-Afrika	9	78
Süd-Amerika	10	100
Zentralamerika	2	100
Nordamerika	42	86

**Tab. 2.13:** Sektionszugehörigkeit, Verbreitung und Sektionsmerkmale der untersuchten *Atriplex*-Arten (nach ULBRICH, 1934; MERXMÜLLER, 1967; NOBS, 1975; AELLEN, 1979; OS-MOND et al., 1980; WILSON et al., 1984 und WELSH, 2000).

Anmerkung: Bei abweichenden Sektionseinteilungen ist das abweichende Werk in Klammern angegeben.

Art	Sektion	ursprüngl. Verbreitung	Sektionsmerkmale
<i>A. hortensis</i> L. (halbrote, rote, grüne u. gelbe Varietät)	Sekt. 1 <i>Dichospermum</i> * Dumort. (1827), Sekt. 1 <i>Atriplex</i> (in: Wilson)	kosmopolitisches Gartengemüse, (von Indien bis Europa genossen)	einj. Kraut, Bl. monöz., weibl. Bl. in zwei Formen auftretend: a) 2 mit Vbl. ohne Bl. hülle (vertikale S.), b) ohne Vbl. mit Blütenhülle (horizont. S.); Embryo mit abwärts oder seitwärts gerichtetem Würzelchen. $2n = 18$
<i>A. sagittata</i> Borkh.	“	Süd-, Ost-Europa, Vorder- Mittelasien	“
<i>A. aucheri</i> Moq.	“	Mittelasien	“ Chromosomenzahl aus Literatur nicht bekannt, eigene Bestimmung s. 2.6
<i>A. micrantha</i> C.A.Mey. in Ledebour	Sekt.2 <i>Teutliopsis</i> Dumort., Sekt.2 <i>Heterosperma</i> Aellen (in: Aellen)	Mittelasien	einj. Kraut, Bl. monözisch, weibl. Bl. ohne Bl. hülle, mit 2 nicht geäderten rhombisch oder dreieckigen, nur am Grund bis höchst. zur Mitte verbundenen Vbl.; Embryo mit abw. od. seitwärts gerichtetem Würzelchen. $2n = 18$
<i>A. patula</i> L.	Sekt.2 <i>Teutliopsis</i> Dumort	kosmopolitisch	“ $2n = 36$
<i>A. littoralis</i> L.	Sekt.2 <i>Teutliopsis</i> Dumort	Europa, Sibirien, Asien	“ $2n = 18$
<i>A. oblongifolia</i> Waldst. & Kit.	Sekt.2 <i>Teutliopsis</i> Dumort., Sekt.2 <i>Heterosperma</i> Aellen (in Aellen)	Europa, Asien, Sibirien	“ $2n = 18, 36$
<i>A. prostrata</i> Boucher ex DC.	Sekt.2 <i>Teutliopsis</i> Dumort	kosmopolitisch, fehlt in Australien	“ $2n = 18$
<i>A. vestita</i> Thunb.	nicht bekannt	Südafrika	Bis 2m hoher Strauch, mon- od. diözisch; Vbl. bis nahe zum Grund getrennt, ohne oder mit knotigen, geweih- oder blattartigen Anhängen; Würzelchen des Embryos seitwärts gerichtet. Chromosomenzahl nicht bekannt.
<i>A. nummularia</i> Lindley ssp. <i>omissa</i> Aellen	Sekt.10 <i>Nummularia</i> Ulbrich Sekt. 3 <i>Dialysex</i> Moq.; Sekt 5 <i>Dialysex</i> (in: Wilson)	Australien	Strauch Bl. diözisch, männl. Bl. am Ende der Zweige, weibl. Bl. achselständig, Vbl. bis zum verhärteten Grunde frei od. wenig verwachsen; Embryo mit nach oben oder seitw. gerichtetem Würzelchen. $2n = 36$

[Fortsetzung der Tabelle nächste Seite]

\* Namensherkunft: διχρα: zweifach, σπερμα: Samen. Vielfach unrichtig als “*Dichrospermum*“ bezeichnet (z.B. in KOMAROV & SHISHKIN, 1936; WELSH, 2000).

Fortsetzung Tab. 2.13:

<i>A. halimus</i> L.	Sekt. 4 <i>Teutlioides</i> Ulbrich	Mittelmeergebiet, Kanarische Inseln, Südafrika	Strauch, monözisch; Vbl. am Grunde od. bis zur Mitte verbunden, meist am Grunde verhärtend. Embryo mit nach unten, seltener seitw. gerichtetem Würzelchen. $2n = 18$
<i>A. spongiosa</i> F. Müller	Sekt. 8 <i>Spongiosa</i> (Ulbrich), Sekt. 3 <i>Spongio-carpus</i> (in :Wilson)	Australien	am Grunde verholz. Halbstauch, Bl. monözisch, Vbl. kugelig und schwammig, die Fr. völlig einschließend, kugelige Scheinfrucht bildend, Embryo mit aufw. oder seitw. gerichtetem Würzelchen. $2n = 18$
<i>A. hymenelytra</i> (Torr.) S. Wats.	Subgenus <i>Pterochiton</i> (Torrey & Fremont) Welsh	Nordamerika (Kalifornien, Utah, Arizona)	Strauch, Blüten diözisch, Würzelchen des Embryo nach unten od. seitlich. $2n = 18$
<i>A. rosea</i> L.	Sekt. <i>Sclerocalymma</i> (Ascherson) Ascherson & Graebner	Europa, Mittelmeergebiet, Vorder- u. Zentralasien	einj. Kraut, Bl. monözisch, Vbl. bis zur Mitte verbunden, verhärtend, bei Fr.-reife knorpelig verhärtet. Würzelchen des Embryo nach unten od. seitlich. $2n = 18$

Folgendes kann festgestellt werden:

1. Es wurde *A. micrantha* aus Südamerika (Santiago de Chile), Jerevan (Armenien) und Baden-Württemberg untersucht. Während zwischen dem südamerikanischen und dem heimischen Material 100% Übereinstimmung festgestellt werden konnte, unterschied sich das Pflanzenmaterial aus Jerevan in *einer* Base. Der Unterschied ist durch Transition (C→T) zustande gekommen.
2. Innerhalb der gelben, grünen und vollroten Farbvarietäten der *A. hortensis* konnten keine Basenunterschiede festgestellt werden, jedoch wies die halbrote Varietät, welche sich morphologisch von den übrigen mehr rundblättrigeren Varietäten durch die ausgeprägte Spießeckenausbildung und länglicheren Blättern sowie durch etwas andere Vorblattstruktur und nierenförmiger brauner Früchte unterschied, in *einer* Base ab. Es hat eine Transition (C→T) stattgefunden.
3. Die sehr enge morphologisch begründete Verwandtschaft von *A. hortensis*, *A. sagittata* und *A. aucheri* (vgl. AELLEN, 1961: S. 672) und Zugehörigkeit zu *einer* Sektion (*Dichospermum* Dumort.) konnte bestätigt werden. Es waren keine Basenunterschiede zwischen *A. sagittata*, *A. aucheri* und *A. hortensis* (grüne/gelbe/rote-Varietät) nachweisbar. Die Fragestellung, ob *A. sagittata* die Wildform von *A. hortensis* sei oder *A. aucheri*, konnte deshalb nicht beantwortet werden.
4. *A. oblongifolia* wurde bisher wegen des Fehlens der weiblichen Blütenhülle bzw. der horizontalen Samen in die Sektion *Teutliopsis* Dumort. (z.B. in Ulbrich, 1934; KOMAROV & SHISHKIN, 1936; BASSETT et al., 1983; WELSH, 2000) gestellt. AELLEN (1979) brachte *A. oblongifolia* zusammen mit *A. micrantha* wegen den oft glatten oder anhängselarmen Vorblättern in einer eigenen Sekt. *Heterosperma* Aellen unter, welche er in die Nähe zur Sekt. *Dichospermum* stellte.

Der untersuchte Sequenzabschnitt von *A. oblongifolia* stimmt mit dem der *Hortensis*-Gruppe fast vollständig überein; die Abweichung von *A. sagittata* bzw. *A. aucheri* beträgt nur eine Base. Eine Verwechslung des Probenmaterials oder die Verwendung von Hybriden wurde durch Wiederholungen und Untersuchung unterschiedlicher Proben, welche eindeutige und typische Merkmalsausprägung aufwiesen, ausgeschlossen! Die molekulargenetische Verwandtschaft stellt die postulierten morphologischen Evolutionstrends innerhalb der Gattung *Atriplex*, welche auf der Sek. *Dichospermum* als den primitivsten Vertretern der Gattung basiert (HALL & CLEMENTS, 1923; LOTOVA & MELIKIAN, 1999) in Frage, da sie morphologische Merkmale aufweist, die in weiter evolvierten Sektionen vorkommen. Als primitive Merkmale gelten: mehrzellige Haare auf den Blättern, freie (= nicht verwachsene) Vorblätter mit bei Fruchtreife sichtbarer Innervation, keine Anhängsel auf der Vorblattoberfläche, hermaphrodite Blüten mit fünfteiligem Perianth und barochore Dissemination der horizontalen Früchte (LOTOVA & MELIKIAN, 1999). *A. oblongifolia* weist keine horizontalen Früchte, aber häufig zwei Anhängsel auf den Vorblättern auf!

Das Ergebnis von Kreuzungsversuchen, wonach *A. oblongifolia* mit *A. patula* fruchtbare Hybriden hervorbringen (BASSETT et al., 1983), welche auch natürlicherweise in Deutschland in gemeinsamen Standorten gefunden worden sind ( $\times$  *A. northusana* Wein; WEIN, 1913), würde eine engere Verwandtschaft zur Sekt. *Teutliopsis* nahelegen. Jedoch relativieren andere Kreuzungsexperimente, welche sektionsübergreifend zu fruchtbaren Bastarden führten (z.B. *A. rosea*  $\times$  *A. triangularis*, *A. rosea*  $\times$  *A. glabriuscula*; BJÖRKMAN et al., 1973) diese Folgerung.

5. *A. micrantha* wurde teilweise für die asiatische Wildform der *A. hortensis* gehalten (AELLEN 1979: 670) und deshalb auch zur Sekt. *Dichospermum* gestellt (HEDGE et al., 1997: 67: “there is no doubt that the two species [*A. micrantha* u. *aucheri*] are very closely allied and part of the *A. hortensis*-group”). Von Aellen (1979) wurde sie zusammen mit *A. micrantha* der Sekt. *Heterosperma* Aellen zugeordnet, die er in die Nähe zu *Dichospermum* rückte. Häufiger wird sie aber in die Sekt. *Teutliopsis* Dumort. gestellt (KOMAROV & SHISHKIN, 1936; BASSETT et al., 1984; WISSKIRCHEN & HAEUPLER, 1998; WELSH, 2000).

Gestützt auf die genetischen Ergebnisse kann *A. micrantha* zusammen mit *A. prostrata*, *A. patula* und *A. littoralis* in die Sektion *Teutliopsis* Dumort. gestellt werden.

6. Aus den auf unterschiedlichen Rechner-Modellen (vgl. 2.5.1.5) basierenden Baum-Topologien (s. Abb. 2.19 bis 2.21), lassen sich fünf taxonomische Gruppen erkennen:

I. Die Sektion *Teutliopsis* Dumort. mit *A. micrantha*, *A. patula*, *A. prostrata*, *A. littoralis* und *A. micrantha*. Innerhalb dieser Gruppe sind nach der Maximum-Likelihood-Methode (Abb. 2.21) und dem Consensus bootstrap Baum (Abb. 2.19) *A. micrantha* mit *A. littoralis*, und *A. prostrata* mit *A. patula* näher verwandt. Nach dem Neighbour-Joining Verfahren stehen sich *A. prostrata* und *A. littoralis* näher – die absolute Distanz ist jedoch recht groß (s. Abb. 2.20, Tab. 2.13). Der größte Abstand zwischen zwei Schwesterarten wird zwischen *A. littoralis* und *A. patula* gefunden, da die Sequenzen von *A. littoralis* und *A. patula* unvollständig sind, und sich die Unsicherheit (bei *A. littoralis* 117 Basen!) in einer größeren genetischen Distanz widerspiegelt. Die Tatsache aber, dass bei *A. patula* und *A. littoralis* die ITS-Region nur schwierig und unvollständig sequenziert werden konnte, könnte als Zeichen hoher genetischer Übereinstimmung gewertet werden. Offensichtlich treten in dieser Gruppe große Überlagerungen der Sequenzen auf, die auf Vorliegen von einer Viel-Kopien Tandem-Struktur (MÖLLER, 2000, s.u.) hindeuten. Nur eine Klonierung dieser Sequenzabschnitte könnte eine starke intraspezifische Variabilität offen legen.

JONES (1975), der die Strukturen von Flavonolen der Blätter als chemotaxonomisches Merkmal heranzog, stellte einen größeren Unterschied zwischen *A. patula* und *A. prostrata* fest als zwischen jeweils diesen und *A. littoralis*, wobei das Flavonolmuster der *A. littoralis* geringfügig mehr Ähnlichkeit mit *A. patula* aufwies als mit *A. prostrata*.

**II.** Die Sektion *Dichospermum* Dumort. mit *A. hortensis*, *A. sagittata*, *A. aucheri* und *A. oblongifolia*. Die etwas größere Distanz von *A. oblongifolia* zu den anderen Arten dieser Gruppe (s. Abb. 2.19 bis 2.21), insbesondere im Vergleich zu der halbroten *A. hortensis*, welche ebenfalls in einer Base von *A. sagittata*, *A. aucheri* bzw. der grünen, roten oder gelben Varietät der Gartenmelde abweicht, beruht darauf, dass eine Transversion stattgefunden hat. Bei der halbroten Gartenmelde hat eine Transition stattgefunden. Transversionen sind seltenere Ereignisse als Transitionen und werden deshalb in der Berechnung höher bewertet, was zu einer größeren phylogenetischen Distanz führt.

**III.** In diese Gruppe gehören die annuelle Art *A. rosea*, eine Vertreterin der Sekt. *Sclerocalymma* Ascherson, der Halbstrauch *A. spongiosa*, die in der eigenen Sekt. *Spongiosa* Ulbrich bzw. *Spongiocarpus* Moq. steht, und der südafrikanische Strauch *A. vestita*, von dem in der Literatur keine Sektionszugehörigkeit veröffentlicht ist.

Der australische Endemit *A. spongiosa* wird mit hoher Wahrscheinlichkeit (97 bzw. 100%; s. Abb. 2.19 bzw. 2.21) zur Sekt. *Sclerocalymma* gestellt. Dies ist erstaunlich, da sich die kugelige schwammartige Fruchthülle dieser Sektion, der eine Reihe von Arten wie z.B. *A. holocarpa*, *A. vesicaria*, *A. semibaccata* und *A. lindleyi* angehören) von der Sekt. *Sclerocalymma*, welche mit hart-werdenden (skleros = hart) blätterartigen Vorblättern ausgestattet ist, deutlich unterscheidet. Außerdem unterscheidet sie sich durch die ausschließlich australische Verbreitung sowie der Lage des Würzelchens des Embryos, welche ein taxonomisch relevantes Merkmal sein soll. Die Lage des Würzelchens beim Embryo ist bei *A. spongiosa* entgegengesetzt zu *A. rosea* (s. Abb. 2.21). Nach früheren Einteilungen (z.B. HALL & CLEMENTS, 1923) war die Lage des Embryos das Einteilungsmerkmal für die beiden Subgenus *Euatripex* und *Obione*. *A. spongiosa* wurde deshalb zu *Obione* gestellt und hatte nach HALL und CLEMENTS' Meinung keine Verbindung zu nordamerikanischen oder europäischen Gruppen (OSMOND et al., 1980).

Der südafrikanische Endemit *A. vestita* wird als Schwesterart ebenfalls in diese Gruppe gestellt (89%). *A. vestita* hat nur seitwärts gerichtete Würzelchen im Embryo; aufgrund dieses Merkmals nimmt sie eine Zwischenstellung zwischen den Sektionen *Sclerocalymma* und *Spongiosa* ein. Ebenfalls hat sie die geographische Zwischenstellung zwischen *A. rosea* und *spongiosa* inne.

Gemeinsames Merkmal dieser Gruppe ist das Vorhandensein der Kranzanatomie (Zellen der Gefäßbündelscheiden), was sie als C4-Pflanzen ausweist.

Die Kranzanatomie bzw. die Zugehörigkeit zu dem Photosynthesetyp scheint allerdings nicht primäres Kennzeichen der Sektionszugehörigkeit zu sein, sondern eine sekundäre Anpassung an hohe Temperaturen und Trockenheit. Dies zeigt sich darin, dass 100% der indigenen *Atriplex*-Arten in Süd- und Zentral-Amerika und zu 94% in Australien C4-Pflanzen sind, in Europa dagegen nur 15% (s. Tab. 2.12). Die unterschiedlichen Wege der CO<sub>2</sub>-Fixierung, der C4- (= HATCH-SLACK-Zyklus) und C3-Zyklus (= CALVIN-Zyklus), sind in beiden Subgenera *Obione* und *Atriplex* vorhanden und haben sich offensichtlich unabhängig voneinander an verschiedenen Orten (s. Tab. 2.12) entwickelt (WELSH, 2000). Innerhalb der Familie der Chenopodiaceen, welche mit Abstand den höchsten Anteil an C4-Arten (39%) innerhalb der Dikotyledonen hat, soll der C4-Photosyntheseweg 5 Mal unabhängig, vermutlich im Miozän, entstanden sein (SAGE, 2001).

Wie Kreuzungsexperimente zeigen, lassen sich C3- und C4-Pflanzen sektionsübergreifend bastardieren (z.B. *A. rosea* x *A. triangularis*, *A. rosea* x *A. glabriuscula*; BJÖRKMAN et al., 1971). Die F1- und Folgegenerationen hatten eine intermediäre Kranzanatomie und PEP-Caroxylase-Aktivität im Vergleich zu den Eltern. Ein anderes, ein chemotaxonomisches Kennzeichen innerhalb der Chenopodiaceen, welches ebenfalls nicht Gattungs- oder Sektionsstetig ist, ist das Vorhandensein von Phytoecdysteroiden (DINAN et al., 1998). Diese Substanzen sind Pflanzensteroid-Analoga von Insekten-Steroid-Hormonen, denen Fraßschutzwirkung zugeschrieben wird. Sie sind innerhalb den Sektionen *Dichospermum* und *Teutliopsis* teils vorhanden, teils nicht.

**IV.** Weil in den Rechenmodellen *A. halimus* eine von den anderen Gruppen separate Stellung einnimmt, wird diese als Angehörige einer vierten Gruppe gezählt.

Diese auch als „Meermelde“ bezeichnete Art ist eine Charakterart der Meeresküsten und Salzstellen des Mittelmeergebietes und wurde von ULBRICH in die Sekt. *Teutlioides* gestellt. Im Consensus bootstrap Baum (Abb. 2.19) und nach der Likelihood-Methode (Abb. 2.21) wird *A. halimus*, obwohl sie ein Strauch mit dem C4-Photosynthesesystem ist, näher der ersten und zweiten Gruppe, die ausschließlich aus annuellen C3-Arten besteht, zugeordnet. Die Lage des Würzelchen des Samens ist jedoch ebenfalls abwärts bis seitwärts geneigt. Nach der Bootstrap-Methode beträgt die mittlere Wahrscheinlichkeit, mit der *A. halimus* näher zur *Teutliopsis-Dichospermum*-Gruppe gestellt wird, 60%. Auch mit der Maximum-Likelihood-Methode wird dieses nicht sehr sichere Resultat (57%) erhalten.

Betrachtet man die berechneten genetischen Distanzen zum jeweils nächsten Vertreter der anderen Gruppen, (Abb. 2.20), so ergeben sich wesentlich kleinere Distanzen zu *A. nummularia* und *A. hymenelytra*, die beide ebenfalls C4-Sträucher sind.

**V.** Die nordamerikanische, sehr am Rande der Gattung *Atriplex* stehende *A. hymenelytra*, welche zu dem nur in Nordamerika beheimateten Subgenus *Pterochiton* (Torrey & Fremont) Welsh gehört und früher zur Gattung *Obione* gestellt worden war, sowie die australische *A. nummularia* wurden als outgroup für die Arten mit überwiegend europäisch-mittelasiatischer Herkunft, gewählt. Es zeigte sich, dass diese beiden Endemiten jedoch enger als mit irgend einer der anderen Arten miteinander verwandt sind. Beide sind (Halb-)sträucher, zweihäusig, sowie mit Kranzanatomie ausgestattet. Die Lage der Würzelchen beim Embryo ist hingegen verschieden (s. Abb. 2.21). Wenn diese beiden Arten zu einer Gruppe zusammengefasst werden, dann nur wegen ihrer Außenseiterrolle.

### 2.5.3 Eignung der ITS-Region zur Bestimmung der Verwandtschaftsverhältnisse bei der Gattung *Atriplex*

Die weitgehende Übereinstimmung in der Sequenz trotz morphologisch festzumachenden Merkmalsunterschieden bei *A. hortensis*, *sagittata*, *aucheri* und *oblongifolia* lässt sich auf erst in erdgeschichtlich jüngster Zeit stattgefundene rasche Auftrennungen zurückführen. Beispiele für rasche Artbildung wurden bei der Radiation von Taxa auf Inseln gefunden (SANG et al., 1994; KIM et al., 1996). Exemplarisch sei hier die Untersuchung von *Saintpaulia* (Usambara-Veilchen, Gesneriaceae) durch MÖLLER & CRONK (1997) genannt, bei der 11 Arten nicht phylogenetisch aufzulösen waren, weil die Sequenzen identisch waren (bei 7 Arten) oder sich nur durch einzelne Lücken unterschieden. Diese Artengruppe kommen zwar nicht auf einer Meeres-Insel vor, jedoch stammen sie von einer „Habitat-Insel“, dem Usambara-Gebirge in Tanzania.

GUSTAVSON (1976) glaubte anhand der hochpolymorphen *Atriplex prostrata*-Gruppe (auch „*Atriplex triangularis*-Gruppe“ genannt; näheres zu ihrer Differenzierung: JONES, 1975) herausgefunden zu haben, dass chromosomale und morphologische Differenzierung sich unabhängig voneinander entwickelt haben; denn entweder sind relativ ähnliche Arten cytologisch recht unterschiedlich oder sind morphologisch recht verschiedene Arten cytologisch ohne Unterschied, d.h. gut miteinander kreuzbar.

Die rasche Radiation innerhalb der Sektionen *Dichospermum*, *Teutliopsis* und einzelner Vertreter der großen Gruppe der *Sclerocalymma* im mittelasiatischen Raum, dem vermuteten Diversitätszentrum, könnte durch das Auftreten der Eiszeiten erklärt werden (s. 2.6).

Andererseits darf nicht aufgrund der Analyse der Evolutionsgeschwindigkeit eines Sequenzabschnittes auf die des gesamten Genoms geschlossen werden. SANG et al. (1984) stellte bei *Dendroseris* (Asteraceae) eine 38-fach höhere Evolutionsgeschwindigkeit der ITS-Region gegenüber der Chloroplasten-DNA fest. ITS ist ein aus sowohl konservierten wie auch variablen Regionen bestehendes Erbmaterial, im Vergleich zu dem es noch variabelere Regionen gibt, wie z.B. die ETS (external transcribed spacer)-Region, welche um den Faktor 1,3 bis 2,4 variabler ist (BALDWIN et al., 1998) und die *matK*- Plastid-Gen-Sequenz (STANFORD et al., 2000).

Die Vergleichsstudien von ITS mit ETS und *matK* zeigten aber, dass trotz verschiedener Evolutionsgeschwindigkeiten übereinstimmende Aussagen getroffen werden und die Sequenzdaten zusammengefasst werden konnten (BALDWIN & MARKOS, 1998; STANFORD et al., 2000; CUÉNOUD et al., 2002).

MÖLLER (2000) weist darauf hin, dass intraspezifischer Polymorphismus der ITS-Region teilweise größer sein kann (Bsp. *Zea mays*) als die interspezifische-Variation. Dies hänge mit den Viel-Kopien-Tandem-Struktur der ITS-Einheiten zusammen, in denen dann Primer nur an unvariierte Bindungsstellen andocken können, wodurch also nicht die Gesamtheit der Kopien erfasst wird und die am häufigsten amplifizierten Einheiten dominieren und ausgewertet werden. DENDUANGBORIPANT (1998) konnte eine intraspezifische Variation zwischen 0 bis 5% von klonierten Sequenzkopien bei *Aeschynanthus* (Gesneriaceae) feststellen.

## 2.6 Das Quartär und der Einfluß der pleistozänen Klimaschwankungen auf die Artbildung bei *Atriplex*

Wie sich beim Sequenzvergleich in 2.5 zeigte, deutet die nahezu vollständige Übereinstimmung der Gensequenz der ITS-Region der Sekt. *Dichospermum* Dumort. auf eine vergleichsweise junge Aufspaltung in die zugehörigen Arten hin.

Ein weiteres Beispiel einer Radiation, die offensichtlich erst seit Ende der letzten Eiszeit stattgefunden haben kann, bietet die zur Sektion *Teutliopsis* gehörenden sog. *Triangularis*-Gruppe. Die vornehmlich nur an den Küsten der Ostsee und im skandinavischen Raum beheimateten Arten *Atriplex glabriuscula*, *calotheca*, *longipes* ssp. *praecox* und ssp. *longipes* bedienen sich, wie GUSTAVSON (1973) feststellte, hierbei zweierlei Separations-Mechanismen: Praelzygotische Hybridisierungsbarrieren (unterschiedliche Blühzeiten, räumliche Trennung) und eine postzygotische Hybridisierungs-Barriere (stark reduzierte Fruchtbarkeit in F1- und F2-Generation).

Denkbar wäre aber auch die räumliche Auftrennung durch die Vergletscherungsereignisse während der Eiszeiten des Pleistozäns. Unter Berücksichtigung der relativ raschen Aufspaltung der *Triangularis*-Gruppe kämen für die relativ nahe verwandten Arten der Sektion *Dichospermum* und *Sclerocalymma* nur die jüngeren glazialen Ereignisse, die Riß- und Würm-Eiszeit, infrage. Das diese Niedrigtemperaturperioden unterbrechende Interglazial, die Eem-Warmzeit, scheint kein optimales Klima für die typischerweise in Steppen- und an Salzstandorten vorkommenden

*Atriplex*-Arten in Eurasien gewesen zu sein. Wie FRENZEL (1991) untersuchte, lagen die Mitteltemperaturen des kältesten und wärmsten Monats, sowie die Jahresmitteltemperaturen 2 bis 4°C über den heutigen. Zudem wurde die Temperaturerhöhung von einem Anstieg der Jahresniederschläge begleitet. Hierdurch ist die südliche Waldgrenze mehrere hundert Kilometer (200 bis 400 km) weiter in das heutige mehr oder weniger natürliche Steppenareal vorgestoßen und die Waldsteppengebiete haben sich ausgebreitet. Die Küstenlinie des Kaspischen Meeres war weit nach Norden vorgerückt. Eine verbesserte Wassersituation konnte nahezu überall, auch am Westrand der mittelasiatischen Gebirge, in den Steppen und im Mittelmeergebiet nachgewiesen werden.

Hier stellt sich nun die Frage, wo die *Atriplex*-Arten während dieser feucht-warmen Phase ihren Lebensraum hatten. Durch erhöhten Niederschlag waren salzige Standorte sicherlich seltener, die Vegetation war dichter gewesen und die großräumige Steppenlandschaft als ihr Lebensraum nur rudimentär vorhanden. Hier könnte also ein „Verinselungs“-Effekt aufgetreten sein, der zu einer Aufspaltung in morphologisch und genetisch sich unterscheidenden Populationen geführt hat.

Eine erhebliche Vergrößerung der Steppengebiete erfuhr Eurasien während der Eiszeiten. Infolge der Festlegung des Wassers in den Eispansern sank der Meeresspiegel (PFANNENSTIEL 1944; STREIF, 1991) – so auch der des pontokaspischen Binnensee-Systems. Es entstanden in diesem Gebiet zusätzliche zu besiedelnde Flächen. Wie prähistorische Funde vieler Steppentiere wie z.B. Saiga Antilope (*Saiga tatarica*), der Steppenspringer (*Arctaga iaculus*), der Zwergpfeifhase (*Lagomys pusillus*) oder das Steppenmurmeltier (*Arctomys bobac*) beweisen, drangen diese heute nur noch in den mittelasiatischen Steppen vorkommenden Tiere bis nach Nordfrankreich vor (WAGNER, 1931). Vermutlich konnten sich einige Vertreter der heute steppenbesiedelnden *Atriplex*-Arten im Steppenklima weiträumig ausbreiten. Wie Pollenanalysen (FRENZEL 1968, EICHER et al., 1991) beweisen, waren Chenopodiaceen, deren pollenmorphologische Differenzierung auf Gattungs- und v.a. Artebene schwer möglich ist (vgl. 2.1.3), stark an der Tundren- und Steppenvegetation in der Ältesten Dryaszeit beteiligt, in der Südukraine und dem Unterlauf der Wolga waren die Chenopodiaceen sogar dominierendes Vegetationselement (FRENZEL 1968: 231 ff.). Aufgrund der Anpasstheit an trockene Standorte und der Fähigkeit, bei niedrigen Temperaturen zu keimen (s. 5.3.1), ist anzunehmen, dass die Vertreter der Gattung *Atriplex* auch imstande waren, in den angrenzenden sehr trockenen und kälteren Gebieten der Südukraine oder den Steppengebieten Europas zu gedeihen (FRITZ, 1996). Infolge der großräumigen Besiedlung könnten auch Arten disjunkt geworden sein, was ebenfalls zu einer raschen Radiation geführt haben kann.

Anders als bei der *Triangularis*-Gruppe könnte die Herausbildung der Gartenmelde auf Zutun des Menschen zurückzuführen sein. Wie nur wenige Pflanzen, so z.B. die Vorfahren der Getreidepflanzen, lässt die weiträumige Verbreitung der Gartenmelde – von Indien, Mittelasien bis in das Mittelmeergebiet (AELLEN, 1979: 670) – und frühe historische (s. 6.1.1) und archäologische Nachweise auf eine jahrtausendealte Kultivierung schließen. Außerdem deutet das Fehlen eines natürlichen Verbreitungsgebietes und das ausschließliche Vorkommen in menschlicher Obhut darauf hin, dass sie aus einer Wildform ausgelesen und gezüchtet worden war. Wie in 2.7 dargelegt, kommt aufgrund der Inhaltsstoffe nicht *A. sagittata* Borkh., sondern *A. aucheri* Moq. als Vorfahr in Betracht.



## 2.7 Sensorische Unterscheidung von *Atriplex*-Arten

Wie die Nahrungsauswahl des Menschen und nahe verwandter Primaten zeigt, liegt eine naturgegebene Präferenz für süße und an Bitterstoffen arme Nahrungsmittel vor. Viele Vertreter der Chenopodiaceen zeichnen sich durch Fehlen von mechanischen Schutzmechanismen (Stacheln, Dornen u.ä.), leichte Erreichbarkeit durch niedrigen Wuchs und saftige Blätter mit meist wenig Bitterstoffen aus. Die Gartenmelde (*Atriplex hortensis*) war im ganzen indogermanischen Raum seit alters her als Kulturpflanze besonders geschätzt, so dass sie in historischer Vergangenheit (vgl. Kapitel 6) ausschließlich als Ergasiophyt oder sekundär ruderal auftrat. Bis heute ist kein indigenes Wildvorkommen bekannt (Anökophyt) (AELLEN, 1979).

Viele Botaniker halten eine selektive Herauszüchtung der *A. hortensis* L. aus *A. sagittata* Borkh. (= *A. nitens* Schkuhr) für wahrscheinlich (HALL & CLEMENTS, 1923: 248, JIRÁSEK, 1964, MEUSEL et al. 1965; AELLEN 1966 [„as a weed of cultivation“] u. 1979). Mit der Verkostung verschiedener *Atriplex*-Arten sollte aus den subjektiven Geschmacksempfindungen Übereinstimmungen herausgefiltert werden, die evtl. taxonomische Bedeutung haben und Hinweis auf eine Züchtung der Gartenmelde aus der glänzenden Melde (*Atriplex sagittata*) geben.

### 2.7.1 Versuchsdurchführung

Die Verkostung wurde mit nicht verwandten Personen verschiedenen Alters und Geschlechts durchgeführt. Von jeder Art wurde ein gesundes, mittelgroßes und gewaschenes Blatt in zufälliger Reihenfolge, jedoch mit *Atriplex sagittata* als letzter, auf einem Teller gereicht. Als Referenz wurde ein Blatt Endiviensalat verkostet. In drei Fällen wurden nach Verkostung der rohen Blätter auch für ca. 10 Minuten im Schnellkochtopf gedämpfte Blätter gereicht. Die Probanden kosteten einzeln in meiner Gegenwart, ohne Beeinflussung durch weitere Personen. Es wurde darauf geachtet, dass kurz vor dem Test keine geschmacksbeeinflussende Getränke oder Speisen von den Probanden aufgenommen worden waren. Bei den Personen handelte es sich nicht um geschulte Tester. Die Befragung wurde parallel zu der Verkostung durchgeführt. Sie bestand einmal in der Protokollierung der spontan geäußerten Wahrnehmungen. Dann wurde versucht, die Quantität der Geschmacksqualitäten (sauer, bitter, salzig) durch Nachfragen und durch Vergleiche mit den zuvor gekosteten Proben zu ermitteln. Wenn ein Proband einen Geschmacksreiz abweichend von anderen getesteten Personen beurteilte oder nicht benannte, wurde nach diesem und in Alternative zu einem oder mehrerer anderen Qualitäten nachgefragt. Die Befragung wurde an verschiedenen Tagen über einen Zeitraum von zwei Wochen durchgeführt, so dass Blätter verschiedener Pflanzen einer Art verwendet wurden. Es stand bei den Verkostungen nicht immer Material aller Arten zur Verfügung.

### 2.7.2 Ergebnis

Die Geschmacksbeurteilungen aller Probanden sind in Tab. 2.14 und 2.15 zusammengefasst. Die Einzelwertungen sind im Anhang A10 einzusehen.

Der Geschmack der Blätter von *A. aucheri* und *A. micrantha* wird vorwiegend als neutral, höchstens schwach sauer oder bitter eingestuft, je einmal auch als schwach salzig. Jedoch wurde von einer Probandin bei beiden auch ein deutlicher Eigengeschmack festgestellt. Meist wurden sie dem Endiviensalat vorgezogen, der i.d.R. als bitter empfunden wurde. Die durch Oxalat bedingte Rauheit der Zähne und Zunge nach dem Verzehr wurde einmal bei diesen beiden Arten sowie bei der *A. sagittata* festgestellt. Die *A. hortensis* wurde in allen drei Farbvarietäten

wegen des Eigengeschmacks häufiger als die übrigen Arten mit anderen gebräuchlichen Gemüse in Zusammenhang gebracht. Das Geschmacksprofil zeichnet sich häufig durch eine bittere Komponente aus, einmal wurde die halbrote Varietät als für den rohen Salatgenuss als nicht geeignet eingeschätzt, im allgemeinen jedoch als angenehm bewertet. Der *A. prostrata* wurde am häufigsten die Qualität salzig zugeordnet. Sie führte zu den heterogensten Geschmacksempfindungen. Ihr Eigengeschmack wurde von neutral bis deutlich vorhanden eingestuft.

Die Assoziationen mit bekannten Geschmacksrichtungen fallen natürlich sehr unterschiedlich aus, da hierbei individuell verschiedene Erfahrungshorizonte und Essgewohnheiten eine Rolle spielen.

Deutlich von allen Meldungen und dem Salat zu unterscheiden war *Atriplex sagittata*. Diese Art wies eine i.d.R. als sehr unangenehm empfundene Bitterkeit auf, die noch Stunden nach der Verkostung anhielt und als Brennen ähnlich dem Halsweh empfunden wurde. Keiner der Tester konnte sich diese Art als zum Verzehr geeignet vorstellen.

### 2.7.3 Diskussion

Der Gehalt bitterer Inhaltsstoffe bei *Atriplex sagittata*, welche dieser Art sicherlich als Fraßschutz dienen, lässt sich zur taxonomischen Identifizierung und zur Abgrenzung von *A. micrantha* und *A. aucheri* heranziehen. Auch im Jungstadium (beispielsweise Pflanze mit erst 3 Blattpaaren) sind die Bitterstoffe deutlich wahrnehmbar, wenn auch noch nicht so ausgeprägt wie bei älteren Pflanzen.

Die von einigen Autoren geäußerte Vermutung, dass *Atriplex sagittata* eine Wildform von *A. hortensis* darstelle, und der Specioide aus diesem Ausgangswildtyp gezüchtet worden sei, ist aufgrund des einheitlich ausgefallenen Geschmackstests sehr unwahrscheinlich. Wenn ein Mensch in prähistorischer Vorzeit diese Pflanze einmal gekostet hatte, hat er sie höchstwahrscheinlich kein zweites Mal als potentiell Nahrungsmittel ausprobiert. Aufgrund der damals hinsichtlich der Nahrung sehr wichtigen kulturbedingten Tradierung von Erfahrungen, werden auch nur zahlenmäßig wenige Nachkommen diese Pflanze getestet haben und die Wahrscheinlichkeit, dass hierbei einmal eine Pflanze mit weniger Bitterstoffen angetroffen zu haben, welche vom Menschen als züchtungswürdig angesehen wurde, ist nicht besonders hoch einzuschätzen.

Die *A. aucheri* ist hingegen wie *A. hortensis* mild im Geschmack und neigt ebenso wie diese und im Gegensatz zur *A. sagittata* zu einer gewissen Sukkulenz, die gewöhnlicherweise für Gemüse erwünscht ist. Eine Ableitung von *A. hortensis* aus *A. aucheri* scheint somit wahrscheinlicher zu sein!

**Tab. 2.14:** Zusammenfassung der Bewertung verschiedener *Atriplex*-Arten und eines Salates:

Anmerkung: Die Zahlen stellen die Summe aller Geschmacks-Bewertungen (1 = schwach, 2 = deutlich, 3 = stark) der einzelnen Geschmacksqualitäten durch die Tester dar.

	<i>A. aucheri</i>	<i>A. micrantha</i>	<i>A. sagittata</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. hortensis</i> (grün)	<i>A. hortensis</i> (rot)	<i>A. hortensis</i> (halbrot)	Endivien- salat
Anzahl der Verkostungen	8	8	8	5	8	3	3	7
neutral	2	2		1				
scharf			5	1	1	1		1
bitter	3		23	3	4		4	8
bitterer Nachgeschmack			9	2	3	2		2
sauer	3	2	3	2	5		2	
salzig	1	1		4				
Eigengeschmack	3	5	7	4	5	3	2	4

**Tab. 2.15:** Zusammenfassung der Beurteilung des Geschmacks verschiedener *Atriplex*-Arten durch mehrere Probanden:

Versuchspersonen	Vergleich und Beurteilung des Geschmacks							
	<i>A. aucheri</i>	<i>A. micrantha</i>	<i>A. sagittata</i>	<i>A. prostrata</i>	<i>A. hortensis</i> (grün)	<i>A. hortensis</i> (rot)	<i>A. hortensis</i> (halbrot)	Endiviensalat
Blätter roh, Proband 62 Jahre			nicht genießbar	wie <i>A. aucheri</i>	ein bisschen wie Sauerklee			
Blätter roh, Proband 33 Jahre	Stiel intensiver, ein bisschen wie rohe Bohnen	in Richtung Apfelschalengeschmack	langanhaltendes Brennen im Hals, Schlucken tut weh	Stiel schmeckt am intensivsten	ein bisschen wie rohe Bohnen/Spinat, Stiel ein bisschen intensiver	ein bisschen wie Spinat		
Blätter gekocht, Proband 33 Jahre	weniger Eigengeschmack als <i>A. micrantha</i>	ein bisschen wie Rosinen	ekelhaft		ein bisschen wie Grünkohl	milder wie <i>A. micrantha</i> , ein bisschen wie Spinat		
Rohe Blätter, Probandin ca. 30 Jahre		angenehm	unangenehm		guter Geschmack		guter Geschmack, intensiver als alle anderen	im Geschmack weniger gut als <i>A. aucheri</i>
Blätter roh: Probandin ca. 58 Jahre	würzig, wohl-schmeckend	nussig, Zähne und Zunge belegt, Stiel intensiver, weniger als Salat geeignet	erdig-dumpf-bitter, Brennen im Gaumen unangenehm, ganz intensiver Eigengeschmack	spinatartig, Stiel wie Spreite schmackhaft			unangenehm fahl-bitter, nicht als Salat zu verwenden, Stiel erdig	unangenehm
Blätter roh: Proband 30 Jahre	mild		unangenehm, nicht genießbar		mehr Eigengeschmack als <i>A. aucheri</i>			unangenehm
Blätter gekocht, Proband 32 Jahre	Zunge und Zähne nach Verzehr rau	Zunge und Zähne rau nach Verzehr	nicht genießbar	alkalisch				
Blätter roh, Proband 32 Jahre		ähnlich Endivie; hat Nachgeschmack	ekelhaft, säuerl. Nachgeschmack, Brennen im Rachen		ein bisschen wie Mais		intensiver als <i>A. aucheri</i> und <i>A. hortensis</i> (grün)	
Blätter gekocht, Proband 32 Jahre	unangenehmer als <i>A. micrantha</i>	angenehmer als <i>A. aucheri</i>	Zunge und Zähne belegt					

## 2.8 Neubeschreibung einer Unterart von *Atriplex micrantha* C.A.Mey. in Ledeb.

Die *Atriplex micrantha*-Früchte aus Jerevan (Armenien), welche mir freundlicherweise die Kuratorin des dortigen Herbariums (ERE), Frau E. GABRIELIAN, zugesandt hatte, wichen in ihrem Aussehen etwas von dem einheimischen Material ab. Deshalb entschloss ich mich, einen Teil davon in 50-Liter-Pflanzkübel auf dem Museumsdach sowie im Garten zu kultivieren. Alle Pflanzen, welche aus diesen Samen herangezogen wurden, wiesen einheitliche morphologische Unterschiede zu der in Baden-Württemberg (BW.) vorkommenden *A. micrantha* und dem parallel dazu unter gleichen Bedingungen kultiviertem hiesigen Samenmaterial auf. Diese morphologischen Abweichungen konnten auch an einigen Herbarbelegen der umfangreichen Herbarsammlungen des „Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève“ (G) (Belege: 8704/37/ 38/ 45/ 86/ 95) und des Nationalen Belgischen Botanischen Gartens (BR) (Beleg: 824665) festgestellt werden. Die Fundorte waren hier stets die Bergregionen südlich des Kaukasus bzw. aus Armenien, Aserbaidschan sowie dem nordwestlichen Iran.

Folgende Unterschiede können festgestellt werden:

Im Habitus fällt auf, dass die Knäuel mit den Früchten in dicht gedrängten Agglomeraten angeordnet sind, während der BW.-Typ die Knäuel gleichmäßig locker an den längeren Seitenzweigen verteilt hat.

Die Vorblätter sind kleiner als die der Pflanzen gleicher Größe des BW.-Typs. Sie umhüllen die Frucht schalenförmig, aber vermögen oft nicht den Samen vollständig zu umschließen, so dass er z.T. sandwichartig zwischen den Vorblättern herauschaut. Den Vorblättern fehlt der Rand, der beim BW.-Typ aufeinanderliegt und am äußeren Rand meistens umgerollt ist.

Auch fehlt dem Füßchen der beim BW.-Typ herablaufende Rand. Deshalb ist die Aufsicht auf die Ansatzstelle des Füßchen im Querschnitt rundlich und nicht langgezogen, und das Füßchen sieht vom restlichen Vorblatt abgesetzt aus (s. Abb. 2.23 g) + h).

Die Vorblätter des Jerevan-Typs sind spitziger zulaufend und länger als breit und haben, verstärkt durch das abgesetzte Stielchen, ein schlankeres Aussehen als der BW.-Typ, bei welchem die Vorblätter rundlich, häufig auch etwas breiter als lang sind.

Die schwarze Frucht des Jerevan-Typs unterscheidet sich durch deutliche Längsstreifen der Fruchthülle, während der BW.-Typ homogen oder diffus beschülfert erscheint.

Die distinkten roten Streifen in den Blattachsen waren bei jungen Pflanzen nicht so deutlich ausgeprägt wie beim BW.-Typ.

Die Blühzeit war noch später als die des BW.-Typs, ab Mitte September, obwohl beide zum gleichen Zeitpunkt eingesät und unter identischen Bedingungen herangewachsen waren. Das Trockenhäutigwerden der Vorblätter verzögerte sich dementsprechend bis in den November. Das späte Reifen ist auch in Übereinstimmung mehrerer Samenproben, die Frau E. GABRIELIAN aus Jerevan zur Verfügung gestellt hat. So waren die Vorblätter von *A. micrantha* und auch *A. aucheri* zum Erntezeitpunkt 5.11. und 16.11.2000 noch grün!

Die Stängel der Pflanzen, die in einem Pflanzkübel an einem Sonnenstandort (auf dem Flachdach des Museums) in Stuttgart gewachsen waren, hatten einen gelb-orangen Grundton, welcher aber großflächig rot überlaufen war. Der an gleichem Standort gewachsene BW.-Typ wies hingegen i.d.R. eine rote Streifung, entlang der ursprünglich grün-weißen Stängelstreifung auf.

Der Vergleich der Gensequenz der ITS-Region (s. 2.5) der beiden Typen ergab zudem *einen* Basenunterschied. Die Basenabfolge des Jerevan-Typs war TGIGT anstatt TGCGT beim B.W.-Typ – es lag somit eine Transition vor.

Aufgrund der Unterschiede wäre nach meinem Dafürhalten eine Klassifizierung des Jerevan-Typs als Subspezies angebracht.

Die Unterschiede, auf die bei der neu festzusetzenden Subspezies *conglomerata* vornehmlich abgestellt wird, sind erst in reifem fruchtenden Zustand deutlich. Da es sich bei dem Typus-Exemplar von *A. micrantha* C.A.Mey. in Ledeb. subsp. *micrantha* (LE) um eine Pflanze mit Blüten und jungen Früchten handelt, sind diese Merkmale weder dem Herbarbeleg, noch den darauf beigefügten Zeichnungen und auch nicht der Erstbeschreibung zu entnehmen.

Von mehreren hundert untersuchten *A. micrantha*-Belegen entsprachen die überwiegende Mehrzahl der Belege dem bei uns neophytisch vorkommenden und von mir als „Baden-Württemberg-Typus“ (BW.-Typ) bezeichneten Erscheinungsbild, den ich für *A. micrantha* ssp. *micrantha* halte. Im folgenden sei eine Auswahl von Herbarbelegen aus der Herbarsammlung des „Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève“ genannt, die stellvertretend für den Typusbeleg zum Vergleich herangezogen worden sind:

Beleg-Nr. 8704/82 /89 /84 (bei Kabul/ Afghanistan), 8704/87 (bei Semipalatinsk/ Kasachstan), 8704/48 /49 /56 /57 – 60 /75 /76 /77 /99 /105 (Provinzen Azarbayjan-E Sharqi und Azarbayjan E Gharbi, Iran), 8704/52 /53 (Prov. Esfhan, Iran), 8704/ 64/ 65/ 69 (Bagdad, Irak), 8704/ 68 (Ankara, Türkei).

### 2.8.1 Überprüfen des Jerevan-Typs auf frühere Beschreibungen

PAUL AELLEN hat mehrere Varietäten und Formen der *A. micrantha* unterschieden, u.a. auch eine Varietät „*congesta*“ mscr. („zusammen gedrängt“), die dem Jerevan-Typ entspricht und dicht gedrängte Fruchtstände aufweist. Herbarmaterial dieses Namens wurde im belgischen Nationalmuseum (Nr. 824665, s. Abb. 2.23 g) und in Genf (G)(Nr. 8704/37 /38) aufgefunden, wo sich auch der Typusbeleg msc. (Nr. 8704/185; s. auch Abb. 2.23 j und Tab. 2.16) befindet. AELLEN hat ähnliche Exemplare dieses Typs auch mit anderen Varietätsnamen bezeichnet, so z.B. var. *typica* Aell. forma *angustifolia* Blom mscr. (s. Abb. 2.23 f) ) nach den von CARL BLOM in Lackalänga gefundenen Meldenfunde, die als früheste Funde in Europa galten (vgl. 3.6.1, Abb. 3.13). In AELLENS Nachlass befand sich auch ein kleines Stück eines Fruchtstandes mit dicht gedrängtem kurzästigem Fruchtstand eines Herbarstücks einer *A. heterosperma*-Pflanze aus dem Besitz ALEXANDER V. BUNGES; vermutlich typusnahen Materials, da ansonsten keine weiteren Belege dieser Spezies aus BUNGES Sammlung bekannt sind. Tatsächlich grenzte Bunge in seiner Erstbeschreibung von *A. heterosperma* („Beitrag zur Kenntniss der Flor Russlands und der Steppen Central-Asiens“, 1850) diese von *A. micrantha* und *A. nitens* aufgrund folgender Merkmale ab:

- durch die viel kleineren Kelchblätter (selbst wo sie größer sind),
- durch die sehr zahlreichen schwarzen, krustigen Samen
- die verkürzten und dichterem Ähren, die aufgerichtet, oben daumendick und dicht zusammengedrängt sind.
- Der Stängel ist zwei Fuß hoch und höher, einfach, nur an der Spitze in viele blütenreiche gerade oder gebogene und verkürzte Zweige geteilt

Es scheint somit, dass der von mir identifizierte Jerevan-Typ synonym zu BUNGES *A. heterosperma* (1854) und AELLENS *A. micrantha* var. *congesta* Aell. mscr. ist; letzterer ist anscheinend nirgends gültig publiziert worden.

Hieraus ergibt sich zusammenfassend:

*Atriplex micrantha* C.A.Mey. publiziert in LEDEBOUR C.F.A. (1829): Icones plantarum novarum vel imperfecte cogitarum FLORAM ROSSIAM Imprimis altaticam illustrantes (s. auch Tab. 1.1 und Anhang A1). Holo-Typus: Sankt Petersburg (LE). Locus typicus: In locis salsis humidiusculis deserti Songoro-Kirghisici trans fl. Irtysch; (sc. leg.: C.A. Meyer).

*Atriplex heterosperma* Bge. in BUNGE A. v. (1850): Beitrag zur Kenntniss der Flor Russlands und der Steppen Cental-Asiens, Seite 272 f., Nr. 1102 (s. auch Tab. 1.1 und Anhang A1). Holo-Typus in Sankt Petersburg (LE), Locus typicus: Steppe zwischen Busuluk und Uralsk; (sc. leg.: A. LEHMANN).

*Atriplex micrantha* subsp. *micrantha*: *Atriplex* annum erectum canescenti-lepidotum, foliis triangulati-subhastatis subintegerrimis, calycibus femineis herbaceis bipartitis ellipticis acutis margine integerrimis disco laevibus.

*Atriplex micrantha* subsp. *conglomerata* Oliver Schwarz subsp. nova.

Ab *A. micrantha* C.A.Mey. subsp. *micrantha* este subspecies recedit abbreviatis et densioribus congestis caulem terminantibus fructiferibus spicis, multo minoribus bracteis (etiam majoribus) quibus semines verticales saepe non omnino obtecti, ovatis-ellipticis subprocerisque bracteis, pedulis bractorum in sectione transversa in orbem actis, lineis crustaceis involucri fructus seminum nigrorum. Lineae distinctae utrimque ad foliorum insertiones minus rubrae.

Ordo desoxiribonucleo-acoris regionis ITS subspeciei uno loco differt.

Floret inferior, ab medio Septembre. Habitat: Armenia, Aserbaidshan, N-W Iran. Locus typicus: secundum vias.

Typus: Deutschland, Neckarland, MTB 7121/3, Museum am Löwentor, angepflanzt, Samenherkunft Jerevan, Sammel-Nr. 1, 20.10.2001, OLIVER SCHWARZ. Holo-Typus: STU (s. Abb. 2.22)

Synonyme der Unterart: vermutlich

A. *A. heterosperma* Bunge,

B. *A. micrantha* var. *congesta* Aellen mscr., non publ.

C. *A. micrantha* var. *typica* Aell. forma *angustifolia* Blom msr.

In Tab. 2.16 sind Exemplare von infraspezifischen Taxa der *Atriplex micrantha*, die im Herbarium Genf (G) hinterlegt sind, aufgelistet. Die Sammlung BEHBOUDI & AELLEN ist auch in der Münchner Staatsammlung (M) mit Exemplaren vertreten.

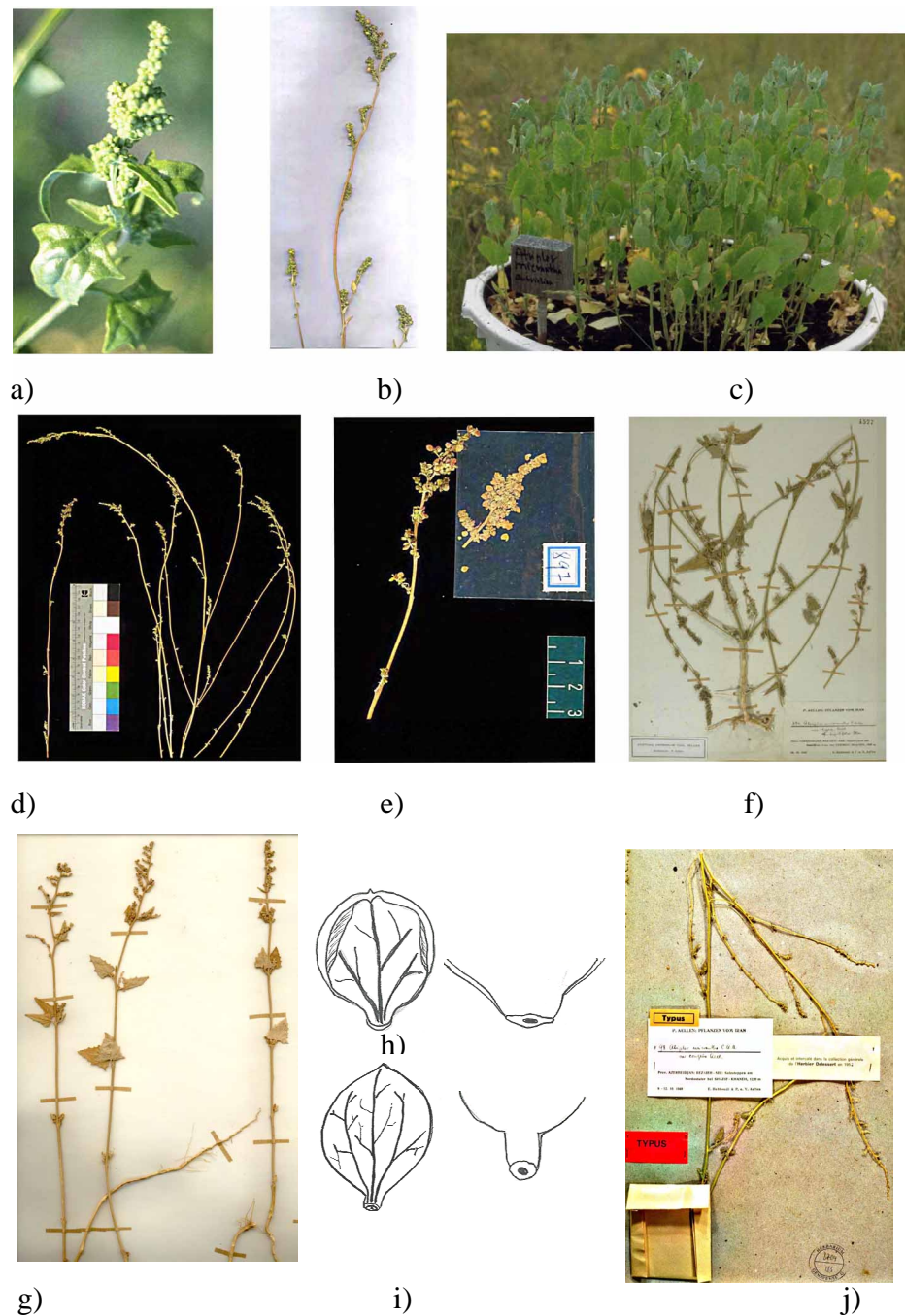
**Tab. 2.16:** Exemplare von infraspezifischen Taxa der *Atriplex micrantha*, die im Herbar „Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève“ (G) bzw. im Herbarium der Münchner Staatssammlung (M) hinterlegt sind:

82. <i>Atriplex micrantha</i> C.A.Mey. var. vel subsp. <i>karatepensis</i> Aell. mscr., non publ.	Prov. Azerbeidjan Re- zaieh-See*: Bergsteppen am Bergübergang von Khoi nach Shampur, 1700m	16.10.1948	E. BEHBOUDI & P. und Y. AELLEN	G 8706/187; M (Beleg Nr. 81)
97. <i>Atriplex micrantha</i> C.A.Mey. var. <i>nitidula</i> Aell. mscr., non publ.	Prov. Azerbeidjan Re- zaieh-See*: Salz bei Sharif-Khanehm, 1220m	9.-12.10. 1948	E. BEHBOUDI & P. und Y. AELLEN	G 8704/186; M
103. <i>Atriplex micrantha</i> C.A.Mey. var. <i>typica</i> Aell. f. <i>salina</i> Aell. mscr., non publ.	Prov. Azerbeidjan Re- zaih-See*: Salzsteppen am Nordostufer bei Sha- rif-Khaneh, 1220m	9.-12.10. 1948	E. BEHBOUDI & P. und Y. AELLEN	G 8704/188; M
98. <i>Atriplex micrantha</i> C.A.Mey. var. <i>congesta</i> Aell. mscr., non publ.	Prov. Azerbeidjan: Re- zaieh-See*: Salzsteppen am Nordostufer bei Sha- rif-Khaneh, 1220m	9.-12.10. 1948	E. BEHBOUDI & P. und Y. AELLEN	G 8704/185

\* heutiger Name: Urmia-See



**Abb. 2.22:** Holotypus *Atriplex micrantha* subsp. *conglomerata* Oliver Schwarz subsp. nova, STU.



**Abb. 2.23:** *Atriplex micrantha* (Jerevan-Typ):

junger fruchtender Spross; **b)** fruchtender Spross kurz vor dem Trockenwerden der Vorblätter; **c)** Anpflanzung auf dem Museums-Dach; **d)** Fruchtstände der vollständig abgestorbenen Sprosse; **e)** links: Fruchtstand einer auf dem Museumsdach gewachsenen Pflanze, rechts: Stück eines Belegs von *A. heterosperma* Beleg (des Typusbelegs ?) von A. BUNGE im Nachlass von P. AELLEN, **f)** 8704/45 (G) *A. micrantha* C.A.Mey. var. *typica* Aell. f. *angustifolia* BLOM, Prov. Azerbeidjian: Rezaieh-See, Salzsteppen am West-Ufer bei Gurmeh-Khaneh, 1220m, 18.10.1949, E. BEHBOUDI & P. u. Y. AELLEN; **g)** 824665 (BR), *A. micrantha* var. *congesta*, 99. Azerbeidjahn: Rezaieh-See: Salzsteppen am West-Ufer bei Sharif-Khaneh, 1200m, 9.-12.10.1948, E. BEHBOUDI & AELLEN; **h)** BW.-Typ: Vbl. und Vbl.-Ansatzstelle; **i)** Vbl. Jerevan-Typ: Vbl. und Vbl.-Ansatzstelle; **j)** 8704/185 (G) Typus (non publ.): 98 *Atriplex micrantha* C.A.Mey. var. *congesta* Aell., Azerbeidjahn: Rezaieh-See: Salzsteppen am West-Ufer bei Sharif-Khaneh, 1200m, 9.-12.10.1948, E. BEHBOUDI & AELLEN.