

Teil 1

Einführung in die Systematik

1 Aufgaben der Systematik

Neben der Erkennung und Beschreibung der Organismen ist es eine vornehmliche Aufgabe der Systematik, die Organismen übersichtlich zu ordnen, zu klassifizieren. Grundeinheit für diese Klassifizierung ist die **Art (= Species)**.

Existieren für eine Art verschiedene Bezeichnungen („Synonyme“), so gilt nach der **Prioritätsregel** die älteste, wobei man bei den Blütenpflanzen aber nicht weiter als bis zur Publizierung der ersten Auflage von Linnés „Species Plantarum“ zurückgeht (d. h. bis zum 1. Mai 1753), als zum ersten Male die binäre Nomenklatur konsequent durchgeführt wurde.

Hat sich dagegen die Überführung einer Art aus dem Verband einer Gattung (z. B. *Delphinium*, Rittersporn) zu einer anderen (z. B. *Consolida*) als notwendig erwiesen, so wird unter Beibehaltung des Artnamens (z. B. *ajacis*) der erstbeschreibende Autor (hier: Linné) in Klammern hinzugefügt:

Delphinium ajacis L. → *Consolida ajacis* (L.) Schur

Hätte bereits eine – mit der überführten nicht identische – Art *Consolida ajacis* existiert („Homonym“, was bei Artnamen wie *vulgaris*, *officinalis* o. ä. jedem Leser als denkbar einleuchtet), so hätte Schur in diesem Falle eine neue Artbezeichnung wählen müssen.

Regeln hierzu sind im **Internationalen Code der Botanischen Nomenklatur (ICBN)** festgelegt. In der von Linné 1753 eingeführten **binären Nomenklatur** lautet der wissenschaftliche Name z. B. für die Blaubeere (Droge: „Heidelbeeren DAC“) *Vac-*

cinium myrtillus L. Der eigentliche **Artname** (Art-Epitheton) *myrtillus* – immer klein geschrieben – steht an zweiter Stelle. Hinzugefügt ist der Name des **Autors**, der die Art zuerst mit dem betreffenden Namen beschrieben hat, in diesem Falle Linné (Autornamen meist abgekürzt, hier: L.).

Der erste Begriff faßt eine Anzahl sehr ähnlicher Organismen zusammen (Gattungsname). So zieht man die phänetisch ähnlichen Preiselbeeren (*Vaccinium vitis-idaea* L.), Moorbeeren (*Vaccinium uliginosum* L.) und Moosbeeren (*Vaccinium oxycoccos* L.) zu einer **Gattung (= Genus)** zusammen. Es gibt aber auch monotypische Gattungen mit nur einer Art, z. B. *Tussilago farfara* L., die Stammpflanze der Droge Huflattichblätter.

Nach dem Prinzip abgestufter, abnehmender Merkmalsähnlichkeiten werden also Pflanzenarten zu Gattungen, diese zu Familien, Familien zu Ordnungen, Ordnungen zu Unterklassen usw. zusammengefaßt. Diese hierarchische Struktur der Nomenklatur der Pflanzen ist in Tab. 1 am Beispiel der Blaubeere dargestellt.

Innerhalb einzelner Arten unterscheidet man gegebenenfalls noch Unterarten, Varietäten, Unter-varietäten und Formen, die schließlich zum Teil nur noch modifikatorisch (d. h. standörtlich) bedingte Abweichungen ausdrücken.

Alle diese Kategorien nennt man Sippen (= Taxa). Die **Taxonomie** beschreibt und klassifiziert sie.

Die **Systematik** stellt die Taxa unter Berücksichtigung möglichst vieler, verschiedenartiger Merk-

Tab. 1: Nomenklatur hierarchisch abgestufter Taxa bei Samenpflanzen am Beispiel von *Vaccinium myrtillus*

| Sippe (= Taxon) | Endung | Beispiel |
|-----------------|-----------|-----------------------------------|
| Abteilung | -ophyta | Spermatophyta |
| Unterabteilung | -ophytina | Magnoliophytina (Angiospermen) |
| Klasse | -opsida | Rosopsida |
| Unterklasse | -idae | Asteridae |
| Überordnung | -anae | Ericanae |
| Ordnung | -ales | Ericales |
| Familie | -aceae | Ericaceae |
| Unterfamilie | -oideae | Vaccinioideae |
| Tribus | -eae | Vaccinieae |
| Subtribus | -inae | |
| Gattung | | <i>Vaccinium</i> |
| Art | | <i>Vaccinium myrtillus</i> |

male in einen mutmaßlichen Verwandtschaftszusammenhang.

Ausgehend von der Vorstellung, daß eine solche hierarchische Ordnung das Ergebnis abgestufter phylogenetischer Verwandtschaft ist, wird man, auf der Grundlage der Gesamtheit der möglichen Merkmale, ein solches System auch als „natürlich“ bezeichnen wollen. Schwierigkeiten haben sich allerdings schon immer dadurch ergeben, daß (1) nicht alle Merkmale hinreichend bekannt und damit vergleichbar sind, (2) bestimmte, oft eher auffällige Merkmale (zu) hoch gewichtet werden, und (3) es schwierig ist, Homoplasien von monophyletischen Entwicklungen zu unterscheiden. Durch die nunmehr in bemerkenswertem Maße erfolgte Einbeziehung (makro)molekularer und damit in hohem Grade phylogenetisch signifikanter Merkmale haben sich neue Bewertungen ergeben.

1.1 Die Phylogenie der Pflanzen

Auch heute noch sind wir weit davon entfernt, mit Hilfe fossiler Funde eine einigermaßen akzeptable phylogenetische Entwicklung der Pflanzen beschreiben zu können. Insofern läßt sich diese Entwicklung nur in großen Zügen nachvollziehen.

Nachdem sich die Prokaryoten in einer langen „**chemischen Evolution**“ aus „Ursuppen“-Bestandteilen vielleicht schon vor fast 4 Milliarden Jahren entwickelt hatten, verstrichen noch einmal mehr als 2 Milliarden Jahre, bis sich – offenbar symbiotisch – die Eukaryoten konstituierten. Die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den eukaryotischen Grün-, Rot-, Braun- und anderen Algengruppen und die mit ihnen zum Teil verknüpfte Entstehung der Pilze zeichnen sich erst langsam ab.

An der Grenze zwischen Silur und Devon, d. h. vor ca. 400 Millionen Jahren, begann das **Paläophytikum** (Abb. 1). Diese Pteridophytenzeit umfaßte 150 Millionen Jahre mit den vielleicht interessantesten phylogenetischen Entwicklungen: die Entstehung der ersten landbesiedelnden isosporen Urfarne aus offenbar grünalgenartigen Vorfahren, mit besonderen, an das Landleben angepaßten Strukturen und Stoffen, wie

- Festigungs- und Leitsystemen mit dem Holzstoff Lignin
- sekundärem Dickenwachstum
- Abschlußsystemen mit den Stoffen Cutin und Suberin
- leistungsfähigen Wurzelsystemen zur Wasserversorgung.

Aufgrund der neuen molekularen Befunde ist damit zu rechnen, daß – fossil nicht nachweisbare – Moose schon vorher das Landleben einläuteten (vgl. hierzu Abb. 31).

Daneben erfolgte die Aufspaltung der anfänglich wohl bärlappartigen Ur-Landpflanzen in die drei noch heute lebenden Klassen der **Bärlappe**, **Schachtelhalme** und **Farne** im engeren Sinne, die alle in paralleler Entwicklung den Übergang von der Isosporie zur Heterosporie vollzogen.

Schließlich fällt in das Paläophytikum auch schon die Entstehung der ersten **samentragenden Pflanzen**, bei den Bärlappen mit den Lepidospermae offensichtlich in eine phylogenetische Sackgasse führend, von den urfarnartigen Progymnospermen ausgehend jedoch die Bildung der heutigen Gymnospermen und Angiospermen einleitend. – Die Pteridophyten kulminierten in der Steinkohlenzeit, von der uns die Existenz mächtiger Sumpfwälder aus 20–30 m hohen Siegel- und Schuppenbäumen, Baumschachtelhalmen und großblättrigen Farnpflanzen überliefert ist. Ihr Kohlenstoff steht uns in Form der Steinkohle zur Verfügung, ihre Abdrücke sind im Kontakt der Flöze erhalten geblieben. Ein eindrucksvolles Bild der Steinkohlenwälder und ihrer Lebensbedingungen zeichnete Mägdefrau (1968). Rasbach und Wilmanns (1976) schilderten anschaulich Gestalt, Geschichte und Lebensraum der Pteridophyten aus vergangener und heutiger Zeit.

Das folgende, durch Dominanz gymnospermer Pflanzen (Abb. 1) geprägte **Mesophytikum** dauerte ebenfalls etwa 150 Millionen Jahre. Es löste in der Mitte der Permzeit das Paläophytikum ab. Diese Zeit wird geprägt durch die Entfaltung der gymnospermen Samenpflanzen in reicher Artenfülle. Daran ändert auch im Prinzip nichts, daß die „Blüte“zeit der Cordaiten, Samenfarne und Progymnospermen bereits vorüber war. Bei allmählich trockeneren Klimaverhältnissen erwies es sich für die Pflanzen jener Zeit als vorteilhaft, daß die Befruchtung vom Substrat unabhängig wurde und sich nach der (Wind-)Bestäubung der Transport der Spermatozoiden von dem auf der Samenanlage gelandeten Pollenkorn bis zur Eizelle des Prothalliums auch bei widrigen Außenbedingungen vollzog. Diese Tatsache wie auch das leistungsfähigere Leitsystem des Stammes müssen wesentlich zur Überlegenheit der Gymnospermen gegenüber den Pteridophyten beim Ringen um die Besiedlung eines Standortes beigetragen haben. Die im Paläophytikum so imposanten Pteridophytenwälder verschwanden weitgehend. Abgesehen von den wenigen rezenten Baumfarnen blieb nur den krautigen Vertretern im Schutz des Kronendaches

der Samenpflanzen-Wälder bis heute eine wichtige ökologische Nische.

Gegen Ende des Tertiärs, zur Zeit der Menschwerdung, hat man weitgehend mit dem Artenspektrum zu rechnen, das wir auch heute noch kennen. Etwa 100 Millionen Jahre aber sind es her, seit in der Mitte der Kreidezeit das durch Gymnospermen beherrschte Florenspektrum sich wandelte und die Vorherrschaft der Angiospermen begann. Das **Neophytikum** (vgl. Abb. 1) läuft also der Vögel- und Säugerzeit, dem Neozoikum, voraus. Selbstverständlich ist die Entstehung der ersten

Angiospermen noch früher anzusetzen. Es ist bedauerlich, daß wir über diesen wichtigen Evolutionsschritt durch fossile Daten nur bruchstückweise unterrichtet sind. Allerdings sind in letzter Zeit bemerkenswerte Neufunde erfolgt, die die Vorstellung über den Bau der ersten Angiospermen deutlich verschoben haben (siehe hierzu: Kap. 9.4.1 Magnoliopsida). Fruchtblätter dienten nun dem zusätzlichen Schutz der zarten Samenanlagen. Im Gametophyten wurde insbesondere das weibliche Prothallium stark reduziert (8 Kerne, bzw. 6 Zellen + 2 Kerne); die „doppelte Befruch-

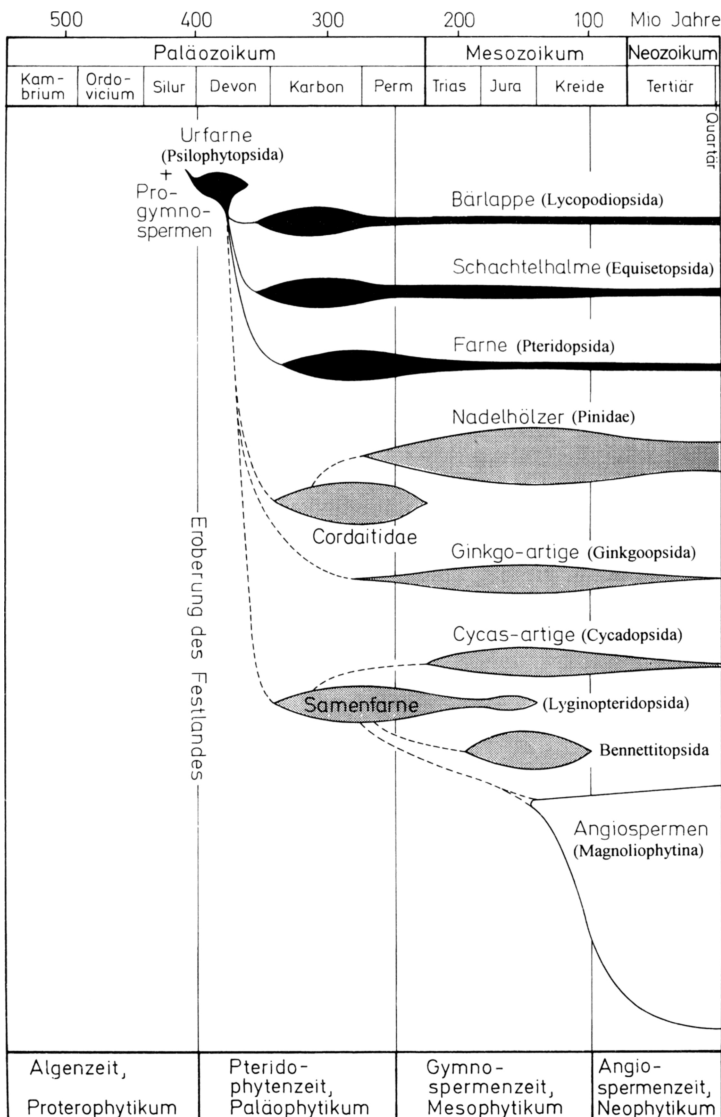


Abb. 1: Mutmaßliche stammesgeschichtliche Zusammenhänge zwischen den Klassen und Unterabteilungen der Kormophyten und ihre Entfaltung im Laufe der Erdgeschichte. Unsichere, durch Fossilfunde nicht dokumentierte Verbindungen gestrichelt; Pteridophyten dunkel, Gymnospermen hellgrau, Angiospermen weiß (nach Ehrendorfer, erweitert).

tung“ vermied die primäre Endospermibildung „auf gut Glück“. Die Einbeziehung der Insekten in den Bestäubungsvorgang hatte die Entstehung und Förderung auffällig gefärbter Blüten und pollenkittreichen Blütenstaubes zur Folge. Die zunehmende Bedeutung der Pflanzenfresser trug zur Selektion von Pflanzen mit einem reichen Spektrum an physiologisch wirksamen Sekundärstoffen (Alkaloiden, Cardenoliden, Phenolen, Gerbstoffen, ätherischen Ölen u. a.) bei. Von daher erklärt sich auch, warum gerade unter den Angiospermen die wichtigsten Arzneipflanzen zu finden sind.

1.2 Rekonstruktion phylogenetischer Zusammenhänge

In Anbetracht der allzu lückenhaften Kenntnisse fossiler Pflanzen kann die Erforschung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse von Pflanzen notgedrungen nur über die heute lebenden Vertreter führen. Sie sind einer vielseitigen und exakten (Merkmals-)Analyse zugänglich. Unterschiedliche Vorgehensweisen sind nicht nur ein Ausdruck modischer Trends in der systematischen Forschung, sondern spiegeln auch deutlich neu erschlossene Merkmalsbereiche mit den dafür adäquaten Methoden wider.

In der **numerischen Taxonomie**, die auf Sokal und Sneath zurückgeht, stand der Gedanke Pate, daß die Schwäche der bisherigen, oft recht subjektiv erscheinenden Verwandtschaftsentwürfe überwunden werden könne, wenn man möglichst viele und genetisch nicht gekoppelte Merkmale ungewichtet in den Vergleich von Taxa einbezieht. So wie sich eine abgestufte Verwandtschaft in einer mehr oder weniger abgestuften Ähnlichkeit der Organismen widerspiegelt, wird man umgekehrt vom Grad der Übereinstimmung in der Summe aller Strukturen und chemisch-physiologischer Prozesse den Grad der Verwandtschaft erschließen dürfen. Und je näher man dem Ideal der Einbeziehung aller Merkmalskomplexe bei einem solchen Vergleich kommt, desto geringer dürfte die Gefahr sein, konvergente, d. h. ähnliche oder gleiche, aber auf verschiedenen Wegen erworbene Ausbildungen bereits im Sinne von Verwandtschaft deuten zu müssen. Wenn Heywood (1971) die Zahl von 50 **Einzelmerkmalen** („unit characters“) für ausreichend hält, so gibt diese Zahl eine untere Grenze für Praktikumsaufgaben an. – Wichtige Kriterien dieser numerischen Taxonomie sind in die moderne taxonomische und phylogenetische Forschung ein-

gegangen, für eine konsequente Anwendung der Prinzipien der numerischen Taxonomie aber fehlten letztlich die notwendigen Datenressourcen. Statt dessen traten in der Folge Vorgehensweisen in den Vordergrund, bei denen bestimmte Merkmalsaussagen (plesiomorph – apomorph) bzw. Einzelmerkmalskomplexe im Vordergrund standen.

In der **cladistischen Analyse** werden die zur Verfügung stehenden Differentialmerkmale einer zu vergleichenden Pflanzengruppe nach ihrer Bedeutung abgefragt, ob es sich um ursprüngliche („primitive“, plesiomorphe) oder abgeleitete (apomorphe) Merkmale handelt. Besonderes Gewicht wird dabei auf die apomorphen Merkmale gelegt in der Absicht, Taxa mit gemeinsamen apomorphen Merkmalen („Synapomorphien“) als monophyletische Endgruppe eines Stammbaumes zu erkennen. Grundlage bildet eine Datenmatrix für die apomorphen versus plesiomorphen Merkmalsausbildungen. Der Stammbaum wird, von Taxa mit der größten Zahl an Synapomorphien ausgehend, Stück für Stück von „oben nach unten“ aufgebaut. Dahlgren & Rasmussen haben die Grundlagen und Vorgehensweisen 1983 anhand der Monokotyledonen ausführlich dargestellt. In unserem Buch sind einige cladistische Stammbäume aufgenommen worden, z. B. der Asteraceen (Abb. 142 B). Die Gesamtheit der jeweils zugrundegelegten Merkmale kann in den Originalarbeiten nachgelesen werden. Die Schwierigkeiten der cladistischen Analyse liegen darin, daß die Festlegung der Apomorphien letztlich die Annahme einer Entwicklungsrichtung voraussetzt.

Die bisher genannten Vorgehensweisen haben letzten Endes den Vergleich von Taxa im Auge und deuten phänetische oder cladistische Ähnlichkeiten im Sinne von Verwandtschaft. In diesem Sinne gibt es eine morphologische, anatomische, karyologische oder auch physiologische Systematik genau so wenig wie eine chemische („Chemotaxonomie“), sondern nur sich ergänzende Methoden der Verwandtschaftsforschung. Das Ergebnis läßt sich als Stammbaum interpretieren, was selbstverständlich mit um so größeren Vorbehalten zu geschehen hat, je weniger Merkmale und Merkmalsklassen in die Darstellung einbezogen worden sind.

Ein anderer Ansatz hat primär nicht so sehr die Sippenevolution und die phylogenetischen Zusammenhänge von Taxa im Auge, als vielmehr **merkmalsphylogenetische** Aspekte. Im morphologischen, anatomischen, karyologischen, palynologischen Bereich sind derartige „Ableitungen“ interessante Beiträge zu Überlegungen, wie sich die Merkmale in der Evolution sukzessive verändert haben mögen. Die Entwicklung beispielsweise von

hochspezialisierten Pollentypen innerhalb der Angiospermen aus monocolpaten über monoporate bzw. tricolpate zu komplizierteren Strukturen gibt Entwicklungstendenzen an, wie sie sicher wiederholt stattfanden, ohne prinzipiell auch einmal umgekehrte Entwicklungen ausschließen zu können. Merkmalsphylogenien sind dort besonders interessant, wo sie ernsthafte Hinweise auf Sippenphylogenien zu geben vermögen. Innerhalb einer eng umschriebenen Pflanzengruppe, wie es etwa die Gattung *Polygonum* s.l. ist, kann man schon eine annähernd deckungsgleiche Sippen- und Pollen-evolution annehmen, wobei sich die Pollenkörner ausgehend von tricolpaten Formen (*P. molle*) über tricolporate zu solchen mit auffälligen Anastomo-

sen (*P. aviculare*), zum anderen über polycolpate, wie sie etwa *P. amphibium* repräsentiert, zu polyporaten der *P. persicaria*-Gruppe entwickelt haben mögen.

In der letzten Zeit haben molekulare Merkmalsphylogenien besondere Beachtung gefunden, denen wir uns wegen der Ausrichtung dieses Buches im folgenden eingehender zuwenden wollen. Damit soll auch auf ihre besondere Bedeutung in der modernen Systematik hingewiesen werden. Dennoch – Grundlage aller taxonomischen wie auch phylogenetischen Betrachtungen bleibt die Pflanze selbst in ihrer gesamten morphologischen Erscheinung.

2 Systematik und chemische Merkmale

Merkmalsphylogenetische Untersuchungen von Proteinen und insbesondere Nukleinsäuren haben in jüngster Zeit einen besonderen Stellenwert in der Systematik erhalten. Trotz ihrer relativ großen phylogenetischen Signifikanz für Verwandtschaftsanalysen (s. u.) seien aber die Beiträge nicht vergessen, die von Sekundärstoffen geliefert wurden. Diese mögen heute weniger zur Abklärung phylogenetischer Zusammenhänge als zu einer profunderen Charakterisierung von Pflanzengruppen beitragen; die Kenntnis ihrer Verteilung im Pflanzenreich aber hat in vielen Fällen zur Definition systematischer Zusammenhänge ausschlaggebende Kriterien beigesteuert. Als Beispiele seien genannt:

- Benzylisochinolin-Alkaloide bei den Magnoliopsida
- Senfölglicoside bei den Capparales und Verwandten
- Betalaine bei Centrospermen
- Polyine für den Zusammenhang zwischen Araliales und Asterales

Die Anwendung chemischer Kriterien in der Systematik ist nicht neu. Hinter dem Geruch, dem Geschmack oder der Blütenfarbe verbergen sich ebenso stoffliche Qualitäten wie hinter der Feststellung bestimmter Gift- oder Arzneiwirkungen. Bereits De Candolle hat die Bedeutung der chemischen Kriterien klar erkannt (1804). Form „ver-

wandtschaft“ war für ihn im allgemeinen mit Wirkstoff „verwandtschaft“ gekoppelt. Gegen Ende des vorigen Jahrhunderts war es insbesondere Greshoff, der in großem Maßstab vergleichend-chemisch arbeitete. Er erhielt 1888 von der holländischen Regierung den Auftrag, Arzneipflanzen Indonesiens chemisch zu untersuchen. Bei der Auswahl der Arten ließ er sich von bekannten Verwandtschaftszusammenhängen leiten. Er wies u. a. eine allgemeine Verbreitung von Alkaloiden in Annonaceen und Lauraceen nach und durchforschte die Flacourtiaceen nach cyanogenen Verbindungen. In dem Maße, wie im Verlauf der letzten Jahrzehnte unsere Kenntnisse über Struktur und Vorkommen von Pflanzenstoffen anwuchsen, stieg die Bedeutung der chemischen Merkmale in der botanischen Verwandtschaftsforschung. Ihre Beiträge haben manche postulierten Verwandtschaftszusammenhänge in Frage gestellt, andere bestätigt oder zur genauen Erforschung vieler systematischer Beziehungen angeregt.

2.1 Sekundärstoffe

Die Bedeutung chemischer wie aller anderer Merkmale geht von der Tatsache aus, daß die Evolution der Pflanzen das Resultat der Evolution der genetischen Informationssysteme ist. Auf dem

9.4.3 Liliopsida (= Monocotyledoneae), einkeimblättrige Bedecktsamer

Auch wenn durch die Einführung der Magnoliopsida als basale Klasse der Angiospermen die altgewohnte Einteilung der Angiospermen in Zwei- und Einkeimblättrige formal aufgegeben wurde, ist sie faktisch so lange noch erhalten, bis man sich dazu entschließt, auch basale monokotyle Pflanzengruppen in die Magnoliopsida (siehe die Diskussionen dort) mit aufzunehmen.

Folgende Merkmale charakterisieren schwerpunktmäßig die Liliopsida:

- 1 Keimblatt.
- Dreizählige Blüten.
- Streifenervige Blätter.
- Sekundäre Homorrhizie des Wurzelsystems.
- Zerstreute Anordnung der Leitbündel im Sproß und das Fehlen echten sekundären Dickenwachstums.
- Siebröhren-Plastiden vom P-Typ mit kristalloiden Proteineinschlüssen. Siehe hierzu Abb. 145.

Im übrigen wird auf die Merkmalsgegenüberstellung Rosopsida (zweikeimblättrig) – Liliopsida (einkeimblättrig), die auch die chemischen Merkmale umfaßt, hingewiesen (Abb. 144 und Tab. 13).

Die Liliopsida sind aus der Basalgruppe der ursprünglichen Angiospermen (Magnoliopsida) hervorgegangen (Abb. 53) und haben sich unabhängig als offenbar monophyletische Gruppe weiterentwickelt. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß auch unter den Magnoliopsida verschiedentlich monocotylenartige Merkmalsausbildungen vorkommen:

- Manchmal findet man nur 1 Keimblatt, wie bei Arten der Ranunculaceen-Gattungen *Anemone*, *Eranthis* und *Ranunculus* inkl. *R. ficaria*.
- Zerstreut angeordnete Leitbündel mit frühzeitigem Erlöschen der Kambium-Tätigkeit gibt es bei Nymphaeaceen, *Podophyllum* (Berberidaceae) u. a.
- Homorrhizie ist bei krautigen Magnoliidae nicht selten.
- Dreizählige Blüten sind für etliche Magnoliidae und Ranunculidae charakteristisch.
- Monosulcate Pollenkörner findet man auch bei fast allen Magnoliidae (sonst sind die Pollenkörner der Dikotyledonen meist triaperturat oder davon abgeleitet).
- Siebröhren-Plastiden vom monokotylen P-Typ (mit cuneaten Protein-Kristalloiden) sind auch

für *Asarum* und *Saruma* (beides Aristolochiaceae) nachgewiesen worden.

- Ätherisches Öl führende Idioblasten (Einzelzellen), die für Zingiberaceen, *Acorus* und einige weitere monokotyle Vertreter charakteristisch sind, kommen unter den dikotylen Pflanzen auch bei den Magnoliidae vor.

Die phylogenetisch begründete Gliederung der Liliopsida kann sich nunmehr auch auf *rbcL*-Sequenzvergleiche (Abb. 146) und weitere molekulare Daten stützen, die auch diesem Buch zugrunde liegen.

Zur Frage nach den ursprünglichsten Gruppen unter den heute lebenden Liliopsida wird auf die Achse Alismatales – Arales – Dioscoreales (Abb. 146) verwiesen. Die meisten Plesiomorphien findet man bei den Dioscoreales, aber auch die Alismatales weisen auffällig viele ursprüngliche Merkmale auf. Im *rbcL*-Stammbaum steht *Acorus* (Arales) an der Basis.

Wir werden auch den neuesten phylogenetischen Erkenntnissen am besten gerecht, wenn wir die einkeimblättrigen Pflanzen in die 5 Unterklassen der **Alismatidae**, **Aridae**, **Liliidae**, **Arecidae** und **Commelinidae** aufteilen, auch wenn es sich nicht in allen Fällen um gesicherte monophyletische Gruppen handeln dürfte. Diese Unterklassen lassen sich nach der Verteilung wichtiger Inhaltsstoffe (Silikatkörper, Reservestärke und UV-fluoreszierende Substanzen in der Zellwand wie Ferula-, p-Cumar- und Diferulasäure) und der Ausformung der Epicuticularwachse (siehe auch Abb. 148) neben weiteren allgemeinen Eigenschaften ganz gut charakterisieren (Abb. 147).

Dabei fallen die Wasser- und Feuchthabitate besiedelnden Alismatidae durch das Fehlen der genannten Inhaltsstoffe auf; ihre Blüten sind oft (wohl sekundär) polymer. Die Aridae sind in vielem den Alismatidae ähnlich: gefäßlose Sproßachsen und Blätter, ähnliche Blattentwicklung, ähnliche Embryogenese und Embryonen. In manchen *rbcL*-Topologien bilden beide ein einheitliches Cluster. Die Liliidae haben, wie diese, keine UV-fluoreszierenden Substanzen und unterscheiden sich darüber hinaus von den folgenden Unterklassen durch ihre Epicuticularwachse vom „Convallaria“-Typ (Abb. 148); Silikatkörper und Stärkebildung in den Samen fehlen weitgehend. Eine eige-

| Rosopsida (dikotyl) | | Liliopsida (monokotyl) |
|----------------------------------|---|---|
| G oft 5 oder 4 | Gynoeceum | G 3 |
| A meist 2x5 oder 4 | Androeceum | A 2x3 |
| C meist 5 oder 4 | Perianth | P(Perigon) 2x3 |
| K meist 5 oder 4 | | |
| kreisförmig vorhanden | Leitbündel-Anordnung Kambium und norm. sek. Dickenwachstum | zerstreut fehlt |
| netzaderig | Blattnervatur | streifig |
| oft geteilt oder zusammengesetzt | Blatt | meist einfach |
| häufig selten | Blattstiele Blattscheiden | selten häufig |
| meist 2 | Keimblätter | 1 |
| meist langlebig | Hauptwurzel | kurzlebig, ersetzt durch sproßbürtige Wurzeln |
| oligarch | Leitbündel | polyarch |

Abb. 144: Die wichtigsten morphologisch-anatomischen Unterscheidungsmerkmale zwischen Rosopsida (dikotyl) und Liliopsida (monokotyl).

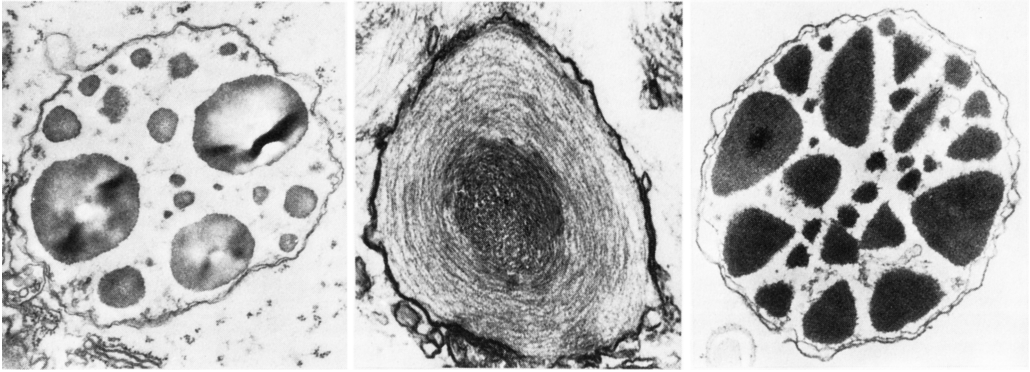


Abb. 145: Siebröhrenplastiden bei Angiospermen. **A:** S-Typ mit Störkeeinschlüssen (*Nuphar*, Nymphaeaceae). **B:** P-Typ mit fädigen Proteineinschlüssen (*Allenrolfea*, Chenopodiaceae). **C:** P-Typ mit kristalloiden Proteineinschlüssen (*Gloriosa*, Colchicaceae). – (A 20 000 ×, B und C 30 000 ×; nach Behnke.)

Tab. 13: Wichtige chemische Unterscheidungsmerkmale zwischen Rosopsida und Liliopsida

| Rosopsida | | Liliopsida |
|---|-------------------------------------|--|
| verbreitet; | Ellagsäure und Ellagitannine | fehlen |
| verbreitet neben kondensierten auch hydrolysierbare Gerbstoffe | Gerbstoffe | wenig; vorwiegend kondensierte Gerbstoffe (keine „Gerbstoffpflanzen“) |
| verbreitet; in Einzelzellen, mehrzelligen Exkretbehältern, Drüsen etc. | ätherische Öle | wenig; z. B. falls vorkommend, dann in Einzelzellen (Zingiberaceae), die manchmal auch schlauchförmig gestreckt sein können (Poaceae) |
| häufig als Triterpensäuren z. T. häufig | Triterpene | verbreitet als Alkohole oder deren Methylether |
| verbreitet | Polyterpene (Kautschuk) | wenig |
| häufig; fast immer Triterpensaponine (Steroidsaponine u. a. bei <i>Digitalis</i> , <i>Trigonella</i> , <i>Solanum</i>) | Alkaloide | insgesamt selten; nur bei einigen Sippen gehäuft (Amaryllidaceae, Orchidaceae, Areca) |
| vielfach als Drusen | Saponine | verschiedentlich; fast immer Steroidsaponine (ein Triterpensaponin z. B. <i>Avena</i>) |
| verschiedene Aminosäuren als Precursoren | Calciumoxalat | meist als Raphiden |
| häufig mit Uronsäurekomponente | Cyanogene Glykoside | überwiegend solche, die sich vom Tyrosin ableiten (Dhurrin, Taxiphyllin, Triglochinin) |
| | Schleime | meist uronsäurefrei; d. h. neutrale Schleime |

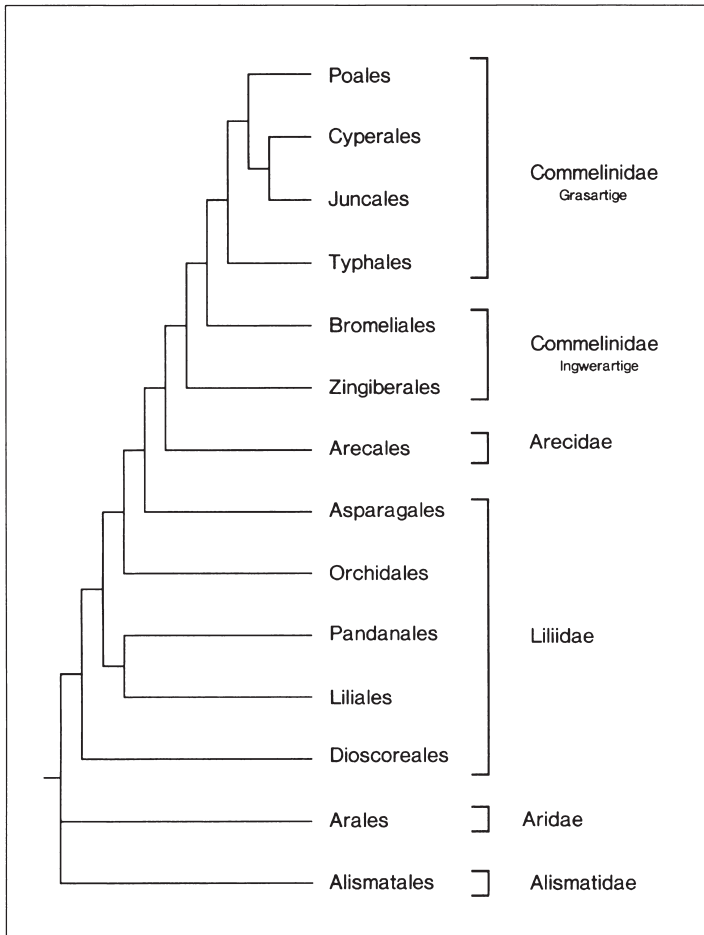


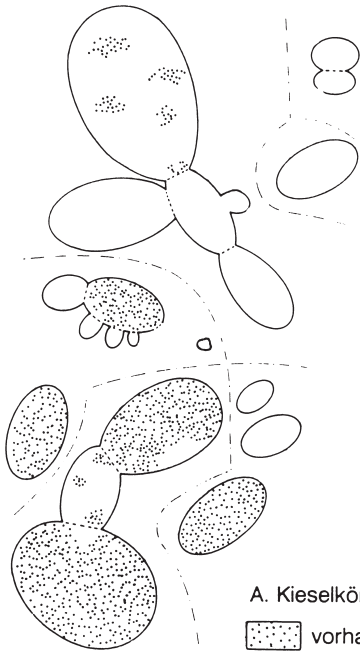
Abb. 146: Die phylogenetischen Zusammenhänge bei Liliopsida aufgrund von *rbcl*-Sequenzvergleichen, vereinfacht. (Nach u. a. Chase et al. 1993 und Clark et al. 1993)


ne Gruppe stellen die palmenartigen Arecidae dar. Die zoogamen Ingwerartigen nähern sich den durch das Syndrom der Windbestäubung charakterisierten grasartigen Commelinidae: Epicuticularwachse vom „Strelitzia“-Typ, Silikatkörper, Stärkebildung im Endosperm und Perisperm, deutlich im UV-Licht blau fluoreszierende Zellwände (Abb. 147).

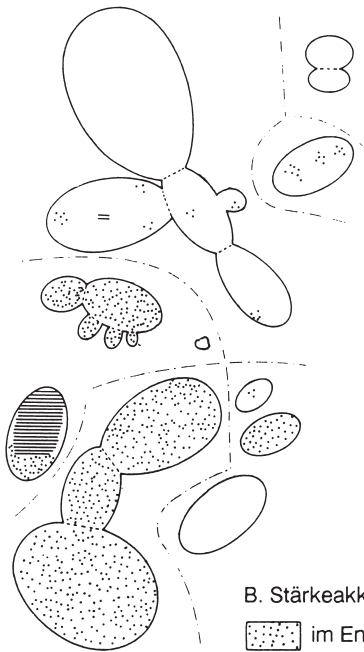
Literatur Liliopsida



- Burger WC: The Piperales and the monocots – alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers. Bot Rev 43: 345–393, 1977.
- Carlquist S, Daur K, Nishimura S Y: Wood and stem anatomy of Saururaceae with reference to ecology, phylogeny, and origin of the monocotyledons. IOWA J 16: 133–150, 1995.
- Clifford H T, Williams W T: Interrelationships amongst the Liliatae: A graph theory approach. Aust J Bot 28: 261–268, 1980.
- Daghlian C P: A review of the fossil record of monocotyledons. Bot Rev 47: 517–555, 1981.

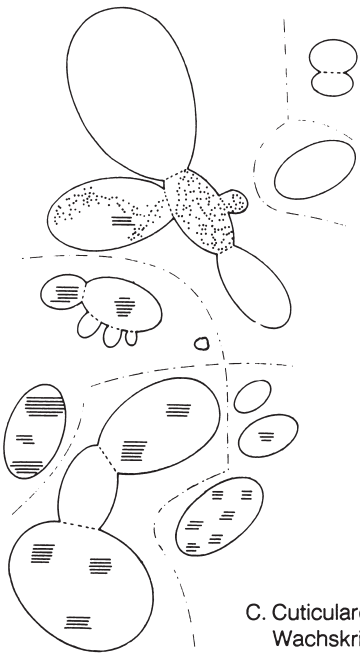
Abb. 147: Vorkommen taxonomisch wichtiger Pflanzenstoffe bei Ordnungen der Liliopsida auf der Grundlage des Systems von Dahlgren (1989), vereinfacht und bezüglich der Typhales etwas verändert. (Angaben nach Dahlgren et al. 1985 und Frölich & Barthlott 1988)





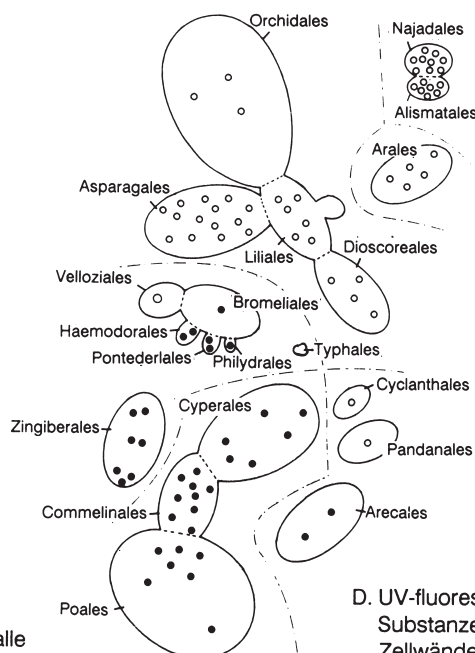
A. Kieselkörper
 vorhanden



B. Stärkeakkumulation
 im Endosperm
 im Perisperm



C. Cuticulare Wachskristalle
 Convallaria Typ
 Strelitzia-Typ



D. UV-fluoreszierende Substanzen in den Zellwänden
 ● vorhanden
 ○ fehlend

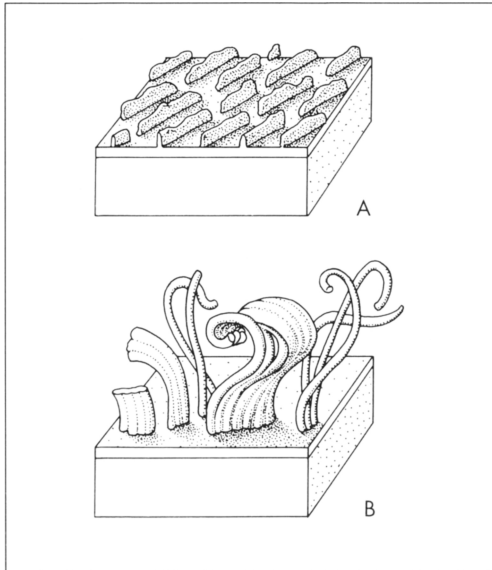


Abb. 148: Zwei bei Liliopsida besonders häufige epicuticuläre Wachstrukturen: *Convallaria*-Typ **A** und *Strelitzia*-Typ **B**. Zum Vorkommen vgl. Abb. 147C. (Nach Frölich & Barthlott 1988)

- Dahlgren R, Clifford H T, Yeo P F: The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1985.
- Dahlgren R, Clifford H T: The monocotyledons. A comparative study. Bot Syst. 2. Academic Press, London, 1981.
- Dahlgren R, Rasmussen F N: Monocotyledon evolution, characters and phylogenetic estimation. In: Hecht M K, Wallace B, Prance G T (eds.): Evolutionary biology 16: 255–395, 1983.
- Davis J I: A phylogenetic structure for the monocotyledons, as inferred from chloroplast DNA restriction site variation, and a comparison of measures of clade support. Syst Bot 20: 503–527, 1995.
- Frölich D, Barthlott W: Mikromorphologie der epicuticulären Wachse und das System der Monokotylen. Akad Wiss Lit Mainz, Mathem-nat wiss Kl 63: 279–409, 1988.
- Harris P J, Hartley R D: Phenolic constituents of the cell walls of monocotyledons. Biochem Syst Ecol 8: 153–160, 1980.
- Huber H: The treatment of the monocotyledons in an evolutionary system of classification. Plant Syst Evol, Suppl 1: 285–298, 1977.
- Tomlinson P B: Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. Taxon 23: 109–128, 1974.
- Wagner P: Vessel types of the monocotyledons: A survey. Bot Not 130: 383–402, 1977.

1. Unterklasse: Alismatidae (= Helobiae)

krautartige Wasser- und Sumpfpflanzen
zum Teil polymere Blüten

Die Vertreter der Alismatidae sind Sumpf- oder (z.T. submerse) Salz-, Brack- oder Süßwasserpflanzen. Phylogenetisch lassen sie sich am besten an die Nymphaeales der dicotylen Pflanzen anschließen. Insbesondere die nymphaeale *Cabomba* ähnelt durch ihre 3-zählige Blüte, helobiale Endosperm Bildung u. a. Merkmalen manchen wasserbewohnenden Alismatidae. Einige ursprüngliche Merkmale nähern die Alismatidae darüberhinaus den Magnoliidae insgesamt, wobei das manchmal vielzählige Androeceum (z. B. bei *Sagittaria*, Abb. 149) und die oft chorikarpen Gynoeceen besonders auffallen. Andererseits sieht man durch einige eher abgeleitete Merkmale stärkere Beziehungen zu den Arales, z. B. unbeblätterte Stengel ohne Tracheen, trinukleate Pollenkörner, fehlendes Endosperm (oder Perisperm) in den reifen Samen.

Arznei- und Nutzpflanzen fehlen. Charakteristische **chemische Merkmale** zumindest bei Hydrocharitaceae und Potamogetonaceae sind apiose-

haltige Hemizellulosen der Zellwände sowie verbreitetes Vorkommen von Kaffeesäurederivaten und C-Glykosylflavonen. Polyphenolische Verbindungen sind häufig mit Schwefelsäure verestert. Wir unterscheiden folgende Ordnungen:

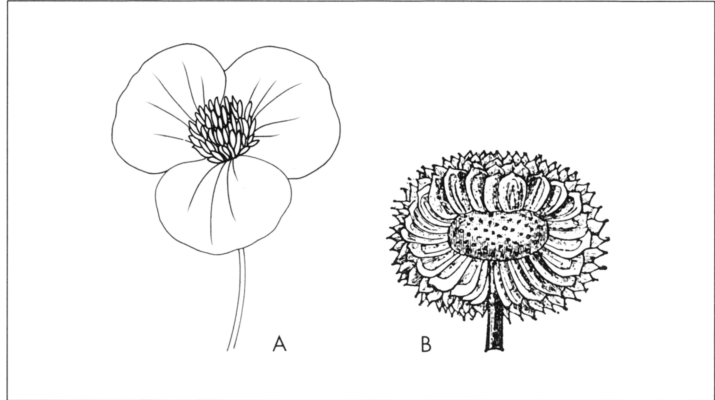
1. Ordnung: Alismatales

die den ursprünglichen Typus unter den Alismatidae verkörpern. Das Perianth ist auffällig gefärbt und meist in Kelch und Krone gegliedert.

Butomaceae, Schwanenblumengewächse (13) mit *Butomus umbellatus*, der Schwanenblume; Balgfrüchte.

Alismataceae, Froschlöffelgewächse (70). Einheimisch die Gattungen *Alisma* (Froschlöffel) und *Sagittaria* (Pfeilkraut). Nüßchenfrüchte. Die in *Alisma*-Rhizomen aufgefundenen Alisole sind tetracyclische Triterpene.

Abb. 149: *Sagittaria sagittifolia*, Pfeilkraut (Alismataceae). **A:** Männl. Blüte mit zahlreichen Staubblättern (vergr.). **B:** Gynoeceum einer weibl. Blüte aus zahlreichen Nüßchen, teilweise schon abgefallen (vergr.). (A nach Hess, Landolt und Hirzel, B nach Buchenau)



Hydrocharitaceae, Froschbißgewächse (100). Einheimisch sind *Stratiotes aloides* (Krebsschere) und *Hydrocharis morsus-ranae* (Froschbiß). Eingebürgert ist die nordamerikanische *Elodea canadensis* (Wasserpest). In Aquarien und gelegentlich verwildert wächst die subtropische *Vallisneria spiralis*.

2. Ordnung: Najadales, mit oft ganz fehlendem Perianth.

Die einzige Art der **Scheuchzeriaceae, Blasenbinsengewächse** (1), ist *Scheuchzeria palustris*, die Blasenbinse. Sie kommt in nährstoffärmsten Mooren (auch Hochmooren!) vor, mit nordischer (-kont.) Verbreitung und vereinzelt Reliktvorkommen in Mitteleuropa. Die Fruchtblätter sind zur Reifezeit getrennt und bauchig verdickt (Name!). Die Pflanze ist durch Triglochinin-Vorkommen stark cyanogen. Das gilt auch für die folgenden **Juncaginaceae, Dreizackgewächse** (18). Einheimisch in Salzwiesen *Triglochin maritimum* (Dreizack), in Niedermooren *T. palustre*. **Potamogetonaceae, Laichkrautgewächse** (90): Die unscheinbaren Blü-

ten der süßwasserbewohnenden Laichkraut-Arten (*Potamogeton*) haben keine Blütenhülle, jedoch kleine blumenblattartige Konnektivanhängsel. Bei den manchmal auch in die Potamogetonaceae einbezogenen Familien **Najadaceae, Nixenkrautgewächse** (35), **Ruppiaceae, Saldengewächse** (2), und **Zannichelliaceae, Teichfadengewächse** (20), handelt es sich um untergetaucht lebende Pflanzen des Süß- und Brackwassers. Die **Zosteraceae, Seegrassgewächse** (14), kommen nur im Salzwasser vor.

Literatur Alismatidae

- Argue C L: Pollen studies in the Alismataceae with special reference to taxonomy. Pollen & Spores 18: 161–201, 1976.
- Erbar C, Leins P: Flowers in Magnoliidae and the origin of flowers in other subclasses of the angiosperms. I. The relationships between flowers of Magnoliidae and Alismatidae. Pl Syst Evol, Suppl. 8: 193–208, 1994.
- Posluszny U, Charlton W A: Evolution of the helobial flower. Aqu Bot 44: 303–324, 1993.
- Wilder G J: Phylogenetic trends in the Alismatidae (Monocotyledoneae). Bot Gaz 136: 159–170, 1975.

2. Unterklasse: Aridae

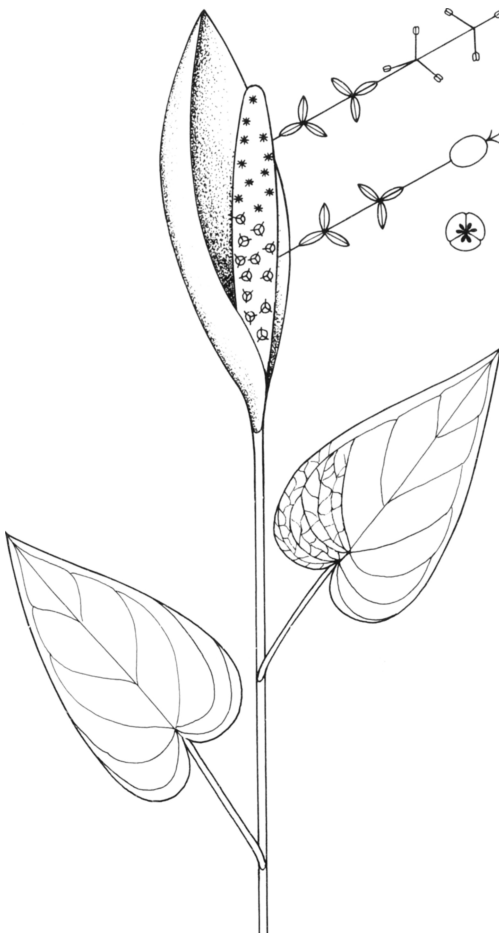
meist krautige Pflanzen mit ungeteilten Blättern
Blüten in fleischigen Ähren (Kolben), von Hochblatt (Spatha) überragt
meist Beerenfrüchte

Die **einzige Ordnung Arales** enthält vorwiegend krautige Pflanzen mit mehr oder weniger ungeteilten Blättern, deren oft kolbenartiger Blütenstand von einem Hochblatt (Spatha) überragt wird (Abb. 150). Durch die fehlenden Tracheen, das

amöboide Tapetum, trinukleate Pollenkörner und andere gemeinsame Merkmale lassen sich die Arales an die Alismatidae anschließen. Molekulare Daten unterstützen diese Beziehungen eindeutig. Im übrigen vgl. den Bauplan.

Aufgrund morphologischer und molekularer Daten wird neuerdings die als besonders ursprünglich angesehene monogenerische 1. Familie der **Acoraceae, Kalmusgewächse** aus den Araceae ausgegliedert. Die Gattung *Acorus* (Kalmus; 2) unterscheidet sich von den Araceen zum Beispiel durch ihre ätherisch Öl-Zellen und die fehlenden Oxalatrappiden; das Sekretionstapetum der Antheren bleibt während der Pollenreifung in situ und ist nicht amöboid wie bei den Araceen; die Endosperm-Entwicklung geschieht zellulär, während sich zusätzlich ein Perisperm ausbildet (ähnlich den Zingiberales und Piperales).

Das als *Aromaticum amarum*, insbesondere als *Stomachicum* verwendete Kalmusrhizom weist sowohl im Gehalt als auch in der Zusammensetzung des ätherischen Öls erhebliche Unterschiede auf. Während das Öl diploider Pflanzen (var. *americanus*) kein β -Asaron (cis-Isoasaron) enthält, ist dieser cancerogene Phenylpropankörper in den Ölen tri- und tetraploider Formen eine auffällige, z. T. dominierende Komponente. Daneben kommen im Öl charakteristische Sesquiterpenketone und in der Droge Gerb- und Bitterstoffe vor.



A: meist 3 + 3

G: meist 3, synkarp, oberständig. Ovar 3-(-1)fächrig. Endospermbildung zellulär. Früchte meist Beeren.

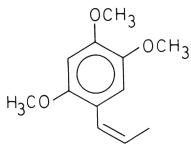
P: unauffällig, meist 3 + 3.

Blü: klein, monözisch (selten diözisch), in Vielzahl an unverzweigten, verdickten Kolben; diese von einem Hochblatt („Spatha“) umgeben.

Bl: groß, ungefaltet (nicht plicat) und \pm ungeteilt, ganzrandig, wie bei den Magnoliatae oft mit Blattstiel und Netzervatur.

Pfl: vorwiegend krautige (Rhizom-) Pflanzen, denen Tracheen (außer in Wurzeln) völlig fehlen.

Bauplan 23: Arales



β-Asaron (cis-Isoasaron)

Acorus calamus, Kalmus (Abb. 150 A–C), in Röhricht- und Großseggenesellschaften. Spatha grün, scheinbar den Stengel fortsetzend. In Mitteleuropa nur die triploide, sich vegetativ vermehrende Form (diploid: Nordamerika, Osteuropa bis Asien; tetraploid: Ostasien).

Die zentrale Familie der Arales ist die 2. Familie der **Araceae, Aronstabgewächse** (2500) mit Arten überwiegend tropisch-subtropischer Verbreitung. Auffällige Vertreter sind Schlingpflanzen und Epiphyten tropischer Regenwälder. *Amorphophallus*

titanum hat bis zu 2 m lange Blütenstände. Außerordentlich artenreich sind die neotropischen Gattungen *Anthurium* (700, ohne Milchröhren) und *Philodendron*.

Die Araceen-Blüten sind klein und in der Regel zu kolbenartigen Blütenständen vereinigt (Abb. 150). Auffällige Farben der Spathen, hohe Temperaturen in deren unterem, bauchigen Teil wie auch (für den Menschen unangenehme) Gerüche locken Fliegen und Käfer an. Unterstützt wird die Geruchsbildung durch Stoffe, die durch Stärkeabbau in dem sterilen, kolbigen Ende des Blütenstandes entstehen. Die Früchte sind zumeist Beeren.

Bei den Araceae handelt es sich um die größte Familie latexführender Monokotyledonen. Dieser **Latex** ist meist wasserklar, in allen neuweltlichen Arten der Unterfamilie Colocasiodeae aber weiß-opaque durch ca. 1 µm große, freie Sterole enthaltene Partikel, die den sterolhaltigen Latexpartikeln von Euphorbiaceen ähneln.

Calciumoxalat kommt in der Familie verbreitet vor, meist in Form von Raphidenbündeln, die in

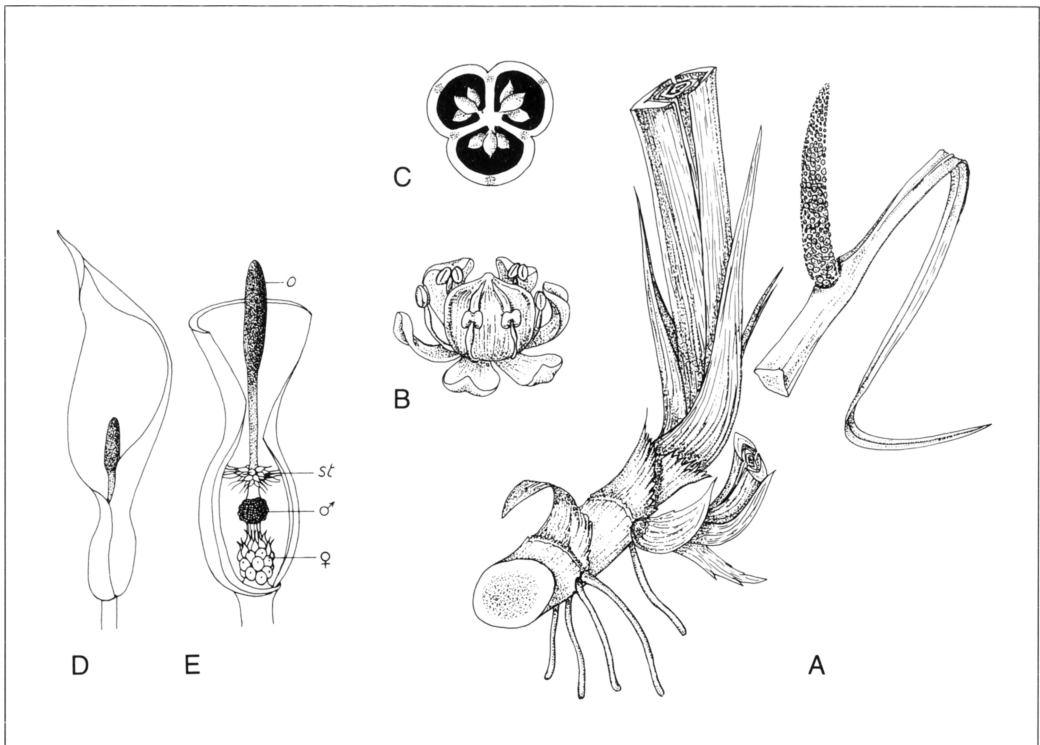


Abb. 150: Arales. A–C *Acorus calamus*, **A:** blühende Pflanze (1/4 ×), **B:** Einzelblüte, **C:** Fruchtknoten, quer (stark vergr.). **D–E:** *Arum maculatum*, Blütenstand mit Spatha, bei E vorne geöffnet; o Osmophor (Spadix), st sterile Reusenblüten über den männlichen und weiblichen Blüten. (A nach Karsten, B, C nach Graf, D, E nach Rohwedder und Endress)

Schleim eingebettet sind. Nicht selten sind auch **Proanthocyanidine**, zumeist in Gerbstoffidioblasten oder in den Milchsafschläuchen, angereichert. Ferner findet sich verbreitet **Triglochinin** als cyanogenes Glykosid, das leicht durch eine spezifische β -Glucosidase gespalten werden kann.

Ein wichtiges phytochemisches Merkmal der Familie ist das Vorkommen von **Scharfstoffen** unbekannter Natur, deren oft heftige örtliche Reizwirkung erst nach Erzeugung feinsten Wunden durch Raphiden aufzutreten scheint. Die Raphiden tragen an der Spitze harpunenartige Widerhaken und zwei Längsrillen, in denen Lösungen der toxischen Stoffe mitgeführt werden können. Bei den in den Tropen als Nahrungsmittel genutzten Rhizomknollen einiger Araceen müssen die schleimhautirritierenden Reizstoffe daher durch Wässern und Kochen entfernt werden. Die von *Philodendron*-Arten bekannt gewordenen Hautreizstoffe sind 5-Alkyl- und 5-Alkenylresorcinderivate. Sie ähneln den von Anacardiaceen her bekannten Verbindungen und führen zu einer allergen bedingten Kontaktdermatitis.

Einheimische Arten: *Arum maculatum*, Aronstab (Abb. 150), in Laubwäldern. Gleitfallen-Blütenstand. Einzelblüten stark reduziert. *Calla palustris*, Schlangenzunge, auf nassen Torfschlammböden, mit weißer Spatha und völlig perianthlosen Blüten. Als Zierpflanzen findet man insbesondere Vertreter der Gattungen *Anthurium* (Spatha grün, weiß oder intensiv rot) und *Dieffenbachia* aus Mittel- und Südamerika. *Monstera*, *Scindapsus*, *Philodendron* klettern und besitzen Haft- bzw. Nährwurzeln.

Die 3. Familie der **Lemnaceae, Wasserlinsengewächse** (25), läßt sich durch die Schwimmpflanze *Pistia stratiotes* (Araceae) an die Araceen anschließen, als fossiles Zwischenglied wird das frühtertiäre *Limnobiophyllum* angesehen. Der Bau der Lemnaceen ist infolge der Anpassung an den Lebensraum Wasser extrem vereinfacht. Es handelt sich um kleine, schwimmende Pflänzchen, wobei *Wolffia arrhiza*, die wurzellose Zwerglinse, mit 1–1,5 mm Durchmesser als die kleinste Blütenpflanze Europas gilt. Einheimisch sind außerdem die *Lemna*-Arten (Wasserlinsen) mit jeweils einer Wurzel pro Sproßglied und *Spirodela polyrrhiza* (Teichlinse) mit Wurzelbüscheln.

Versuche, Wasserlinsen zur Abwasser- und Gewässerreinigung – durch Akkumulation von Phosphat und Kalium sowie von toxischen Stoffen wie Schwermetallen, PCB und Herbiziden – einzusetzen, haben bereits zur Entwicklung von Wasser- aufbereitungsanlagen in technisch ausgereifter Form geführt.

Arznei- und Nutzpflanzen der Arales



Acoraceae. *Acorus calamus* L.: Kalmuswurzelstock (ÖAB, PhHelv).

Araceae. *Colocasia esculenta* (L.) SCHOTT var. *antiquorum* (SCHOTT) HUBB. et REHD. („Taro“) und *Xanthosoma sagittifolium* (L.) SCHOTT („Tannia“) mit stärkereichen Rhizomknollen.

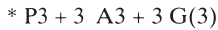
Literatur Aridae

- Appenroth K-J, Augsten H: Wasserlinsen und ihre Nutzung. Biologie i. u. Z. 26: 187–195, 1996.
- Chandra S (ed.): Edible aroids. Oxford Univ. Press, 1984.
- Duvall M R, Learn G H, Eguarte L E, Clegg M T: Phylogenetic analysis of *rbcl* sequences identifies *Acorus calamus* as the primal extant monocotyledon. Proc Natl Acad Sci USA 90: 4641–4644, 1993.
- Fox M G, French J C: Systematic occurrence of sterols in latex of Araceae: Subfamily Colocasioideae. Amer J Bot 75: 132–137, 1988.
- French J C: Structure of ovular and placental trichomes of Araceae. Bot Gaz 148: 198–208, 1987.
- French J C: Systematic occurrence of anastomosing laticifers in Araceae. Bot Gaz 149: 71–81, 1988.
- Grayum M H: A summary of evidence and arguments supporting the removal of *Acorus* from the Araceae. Taxon 36: 723–729, 1987.
- Grayum M H: Evolution and phylogeny of the Araceae. Ann Miss Bot Gard 77: 628–697, 1990.
- Grayum M H: Systematic embryology of the Araceae. Bot Rev 57: 167–203, 1991.
- Hösel W, Nahrstedt A: Spezifische Glucosidasen für das Cyanglucosid Triglochinin. Hoppe-Seyler's Z Physiol Chem 356: 1265–1275, 1975.
- Keller K, Odenthal K P, Leng-Peschlow E: Spasmolytische Wirkung des isoasaronefreien *Kalmus*. Planta Med 51: 1–9, 1985.
- Keller K, Stahl E: Kalmus: Inhaltsstoffe und β -Asarongehalt bei verschiedenen Herkünften. Dtsch Apoth Ztg 122: 2463–2466, 1982.
- Kvacek Z: *Limnobiophyllum* Krassilov – a fossil link between the Araceae and the Lemnaceae. Aqu Bot 50: 49–61, 1995.
- Motley T J: The ethnobotany of sweet flag, *Acorus calamus*. Econ Bot 48: 397–412, 1994.
- Nahrstedt A: Über Cyanogenese der Araceen. Phytochemistry 14: 1339–1340, 1870–1871, 2627–2628, 1975.
- Reffstrupp T, Boll P M: Allergenic 5-alkyl- und 5-alkenylresorcinsols from *Philodendron* species. Phytochemistry 24: 2563–2565, 1985.
- Williams C A, Harborne J B, Mayo S J: Anthocyanin pigments and leaf flavonoids in the family Araceae. Phytochemistry 20: 217–234, 1981.
- Zeunig T M, McClure J W: The flavonoid chemistry of *Pistia stratiotes* L. and the origin of the Lemnaceae. Aquat Bot 3: 49–54, 1977.

3. Unterklasse: Liliidae

Blütenbau meist nach der Formel $P3 + 3 A3 + 3 G(3)$
Blüten zoogam

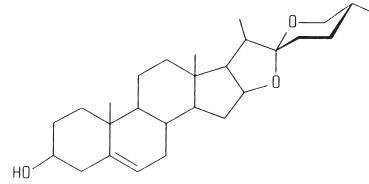
Für die meisten Vertreter der Liliidae ist aufgrund wenig ausgeprägter Blütenreduktion die typische Grundformel monokotyle Blüten maßgebend:



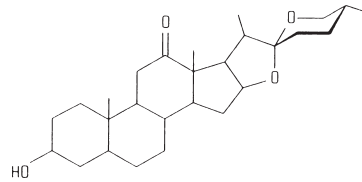
Die Blüten sind durchweg radiärsymmetrisch; Verwachsungen der Perianthblätter kommen vor, sind aber wie bei allen Monocotyledoneae von geringem diagnostischen Wert. Das Perianth ist regelmäßig als auffällig gefärbtes Perigon ausgebildet. Der coenokarpe Fruchtknoten kann ober- oder unterständig sein. Er enthält zahlreiche Samenanlagen. Im meist hornartigen Endosperm der Samen ist Stärke in der Regel durch „Reservezellulosen“ ersetzt.

Die Liliidae stehen im Mittelpunkt der Monokotyledonen. Mit den **(1) Dioscoreales** enthalten sie eine Ordnung mit auffälligen ursprünglichen Merkmalen. Die **(2) Liliales** und **(3) Asparagales** können dem „Mittelbau“ der Angiospermen zugeordnet werden. Schon hochspezialisierte Anpassungen an eine besondere Lebensweise und Bestäubungsmechanismen findet man bei den **(4) Orchidales**.

Einige Familien mit lianenartigen Vertretern besiedeln tropisch-subtropische Gebiete. Für die meisten Familien aber sind Blattsukkulente oder Geophyten charakteristisch, die mit Zwiebeln, Knollen oder Rhizomen ungünstige Jahreszeiten



Diosgenin

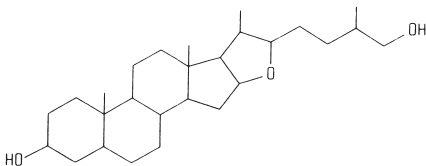


Hecogenin

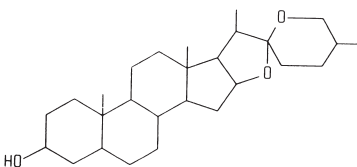
überdauern. In den unterirdischen Organen treten neben oder anstelle von Stärke häufig andere **Polysaccharide** auf: inulinähnliche Fructane (z. B. bei *Urginea maritima*) oder aus Mannanen oder Glucomannanen bestehende Zellinhaltsschleime.

Calciumoxalatkristalle, zumeist in Raphidenbündeln, sind weit verbreitet (Abb. 151), fehlen aber bei den Colchicaceae und Liliaceae. Ein fast durchgehend vorkommender Inhaltsstoff scheint die **Chelidonsäure**, eine γ -Pyron- α, α' -dicarbonsäure zu sein, wenn auch ihr Vorkommen bei den Iridaceae noch unsicher ist und bei den Liliaceae nicht bestätigt wurde.

Besonders charakteristisch sind **(Steroid-)Saponine**. Es handelt sich um Glykoside (Zuckeranteil überwiegend Glucose und Rhamnose) mit einem C_{27} -Aglykon, die genuin meist als Furostanol-3,26-diglykoside vorkommen. Erst nach Abspaltung des Zuckers am C-26 bildet sich die charakteristische Spirostanolstruktur aus. Wegen des Saponin gehaltes werden bzw. wurden manche Arten als Waschmittel oder auch als Arzneipflanzen genutzt. Heute sind die Steroidsaponine vor allem als Rohstoff für die halbsynthetische Darstellung von Steroidhormonen (Nebennierenrindenhormone, Sexualhormone) von Bedeutung. Soweit Steroidsaponine monokotyle Pflanzen benutzt werden, wählt man entweder das leicht erhältliche



Furostanoltyp



Spirostanoltyp

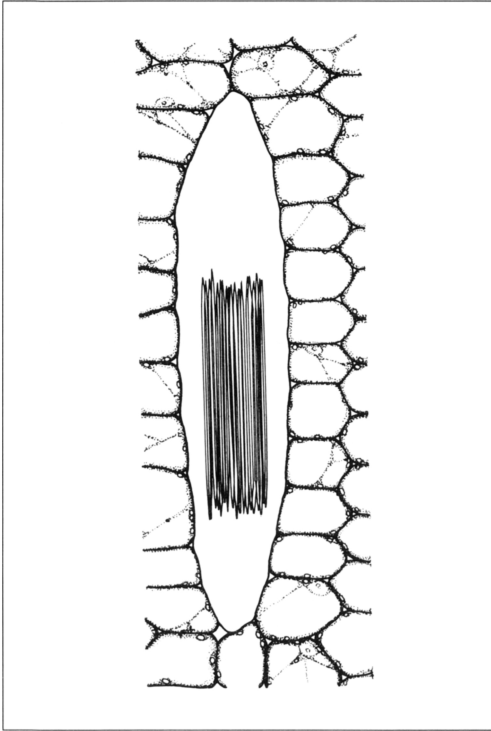


Abb. 151: Raphidenbündel aus dem Blatt von *Agave americana* (vergr.; Orig.).

Hauptsapogenin Diosgenin, insbesondere der Dioscoreaceae, oder aber mit dem Hecogenin und strukturverwandten Verbindungen der Agavaceae, bes. der bereits zur Fasergewinnung kultivierten *Agave sisalana*, Ringsysteme mit solchen Substituenten, die auf chemischem Wege nur schwer eingeführt werden könnten. Die erwünschten Verbindungen erhält man vielfach durch Umwandlung der Aglyka in Progesteron (Abspaltung des Spiroketalanteils), das nun mikrobiellen Umwandlungsprozessen wie stereospezifischen Hydroxylierungen am Steroidgerüst und Oxidationen unterworfen werden kann.

1. Ordnung: Dioscoreales

Die Dioscoreales sind durch einige dicotylenartige bzw. ursprüngliche Merkmale charakterisiert. So findet man oft netznervige, eventuell gestielte, breite Laubblätter, kreisförmig angeordnete Leitbündel im Stengelquerschnitt, seitliche Stellung des Keimblattes und freie Griffel (Abb. 152). Alle diese Merkmale kommen bei den anderen Ordnungen in der Regel nicht mehr vor.

1. Familie: **Dioscoreaceae, Yamsgewächse** (650). Krautige oder holzige Schlingpflanzen mit knolligen, stärkereichen Reserveorganen. In den Tropen und Subtropen verbreitet.

Die Dioscoreaceen sind mit ihren netznervigen, gestielten Blättern, den 2 Keimblättern (neben dem ergrünenden wird das Haustorium als zweites gedeutet) und der ringförmigen Anordnung der Leitbündel im Stengel interessant für die Diskussion möglicher phylogenetischer Beziehungen zwischen ein- und zweikeimblättrigen Pflanzen.

Bei den Dioscoreaceen sind Steroidsaponine verbreitet. Hauptsapogenin ist, soweit bisher untersucht, das Diosgenin, Ausgangsmaterial für die Teilsynthese von Hormonen (s.o.). Dioscorin und andere Piperidin-Alkaloide kommen in verschiedenen *Dioscorea*-Arten vor.

Viele *Dioscorea*-Arten in trop.-subtropischen Gebieten sind wichtige Kulturpflanzen, deren stärkereiche Wurzelknollen („Yams“) essbar sind und in den Tropen als Nahrungsmittel eine große Rolle spielen. Wegen des meist hohen Saponingehaltes sind sie erst nach entsprechender Vorbehandlung genießbar. Die einzige einheimische Art ist die mediterran-atlantische Liane *Tamus communis* (Schmerwurz), deren Knollen stark hautreizende Stoffe und biologisch aktive Phenanthren-derivate mit antimikrobieller und fungistatischer Wirkung enthalten.

2. Familie: **Trilliaceae, Dreiblattgewächse** (53) mit den wichtigsten Gattungen *Paris* (im temp. Eurasien) und *Trillium* (in Nordamerika und Ostasien). Die Laubblätter und Blütenorgane stehen meist in 3-zähligen Wirteln, bei *Paris quadrifolia* zu viert (Frucht eine blauschwarze Beere).

3. Familie: **Smilacaceae, Stechwindengewächse** (310) mit der mediterranen Macchienliane *Smilax aspera*. Blätter netzaderig und gestielt. Blattgrund zu paarigen Ranken verlängert. Frucht eine Beere.

Verschiedene amerikanische *Smilax*-Arten liefern die früher als Antisiphilitikum hochgeschätzte Sarsaparillwurzel, eine Droge, für die heute auf Grund ihres Saponingehalts Wirkungen im Sinne einer unspezifischen Reizkörpertherapie (Immunstimulation?) diskutiert werden.

Arznei- und Nutzpflanzen der Dioscoreales



Dioscoreaceae. *Dioscorea*-Arten: Yams-Wurzelknollen, Steroidsaponine.

Smilacaceae. *Smilax*-Arten: Sarsaparillwurzel, Extr.

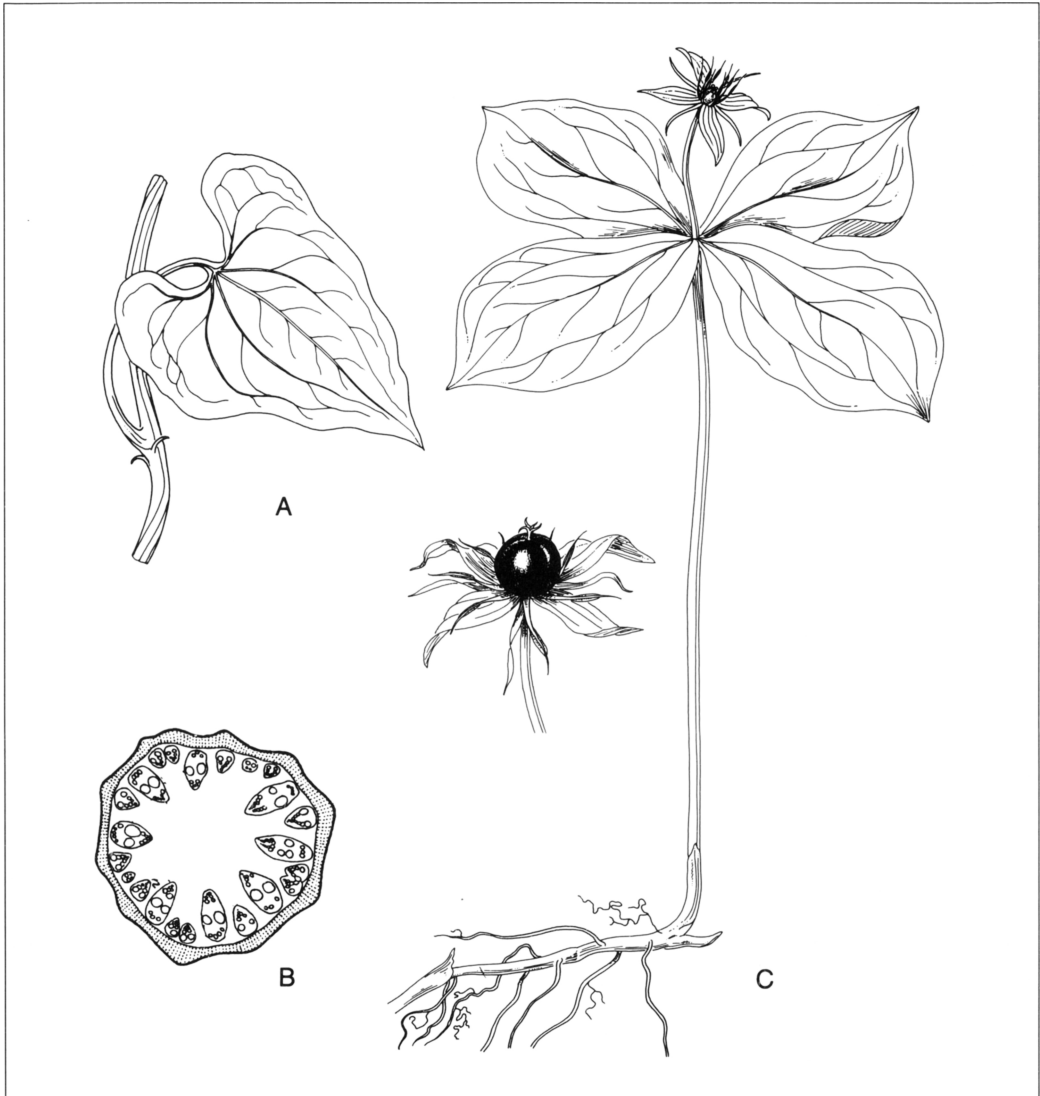


Abb. 152: Dioscoreales. **A, B:** *Tamus communis* (Dioscoreaceae), Blatt (A) und Stengelquerschnitt (B). **C:** *Paris quadrifolia* (Trilliaceae), Pflanze, Beere. (Nach Dahlgren)

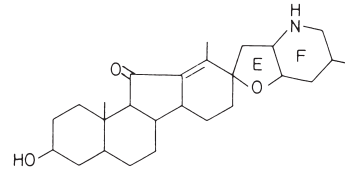
2. Ordnung: Liliales

Die Liliales schließen aufgrund molekularer Daten eng an die Dioscoreales an. So werden die Trilliaceae und Smilacaceae (beide: Dioscoreales) auch zu den Liliales gestellt. Von den folgenden Asparagales unterscheiden sich die Liliales durch Nektarsekretion am Grunde der Tepalen oder Staubblätter (nie kommen Septalnektarien vor). Die Früchte sind fach- oder wandspaltige Kapseln, nur ausnahmsweise Beeren. Die Samen sind nie schwarz

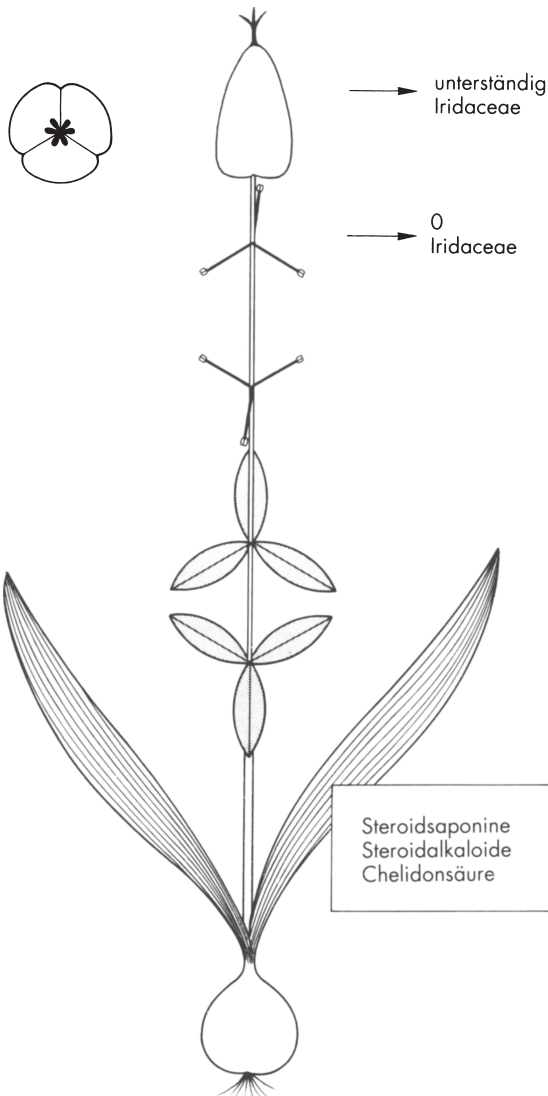
gefärbt, wohl aber durch Phlobaphene bräunlich pigmentiert. Ihr inneres Integument ist erhalten geblieben. Mit Ausnahme einiger Iridaceen fehlen Herzglykoside. Vgl. auch den Bauplan.

In manchen Melanthiaceae (z. B. *Veratrum*-Arten; *Schoenocaulon officinale*) und wenigen Liliaceae (*Fritillaria*) sind die Steroidsaponine weitgehend durch Pseudoalkaloide ersetzt. Diese sog. **Steroidalkaloide** sind stark toxische Substanzen, wenn das Cevan-Grundgerüst (Protoverin, Zygadenin) mit

Säuren verestert ist (z.B. Protoveratrin A). Die sauerstoffärmeren Verbindungen der Jervatrumgruppe (Jervin, Cyclopamin) mit ihrer charakteristischen Furanopiperidinstruktur der Ringe E/F haben sich als teratogene, d. h. Mißbildungen hervorrufende Naturstoffe erwiesen. Steroidalkaloide sind sonst im wesentlichen nur noch von der Gattung *Solanum* her bekannt.



Jervin



G: aus meist 3 Fruchtblättern verwachsen und nur bisweilen noch fast frei. Fruchtknoten oberständig (z.B. Liliaceae) bis unterständig (Iridaceae), meist 3fächrig mit oft vielen, zentralwinkelständigen Samenanlagen, selten 1fächrig mit parietaler Plazentation.

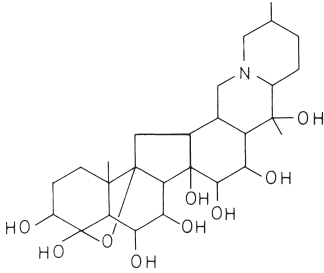
A: meist 3 + 3, bei Iridaceen innerer Staubblattkreis immer ausgefallen.

P: meist 3 + 3, oft gleichartig (Perigon) und auffällig gefärbt, frei (z.B. *Tulipa*) oder teilweise verwachsen (z.B. *Colchicum*).

Blü: radiär (z.B. Liliaceae) bis schwach zygomorph (Iridaceae).

Bl: streifenförmig, bei geophytischer Lebensform oft grundständig (viele Liliaceen, Iridaceen).

Bauplan 24: Liliales

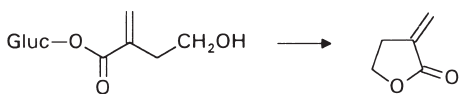


Protoverin

1. Familie: **Melanthiaceae, Germergewächse** (130). Rhizomstauden. Fruchtknoten oberständig. Fruchtblätter überwiegend frei bei der Simsenlilie *Tofieldia*, dagegen mehr oder weniger miteinander verwachsen bei *Narthecium ossifragum* (Beinbrech) und *Veratrum* (Germer). Frucht eine septizide Kapsel mit länglichen, im Querschnitt isodiametrischen Samen.

Auf Grund mangelnder Pflanzenkenntnisse der Sammler hat *Veratrum album*, der weiße Germer, auf alpinen Hochstaudenfluren und Weiden wachsend, beim Graben der zur Herstellung des Enzianschnapses benötigten Wurzel des Gelben Enzians zu gefährlichen Verwechslungen geführt. Gesundheitlich bedenklich ist auch gepulverte *Veratrum*wurzel (Nieswurz) als Bestandteil von Niespulver.

2. Familie: **Liliaceae, Liliengewächse** (300). Zu den eng gefaßten Liliaceae mit fast immer $x = 12$ Chromosomen gehören u.a. die Gattungen *Fritillaria* (Schachblume, Abb. 153 A), *Gagea* (Gelbstern), *Lilium* (Lilie) und *Tulipa* (Tulpe). Es sind Zwiebelpflanzen mit einem oft mehrblättrigen Stengel. Der Fruchtknoten ist oberständig. Die Frucht ist eine lokulizide Kapsel mit flachem Samen. Bei Tulpen und der nah verwandten Gattung *Alstroemeria* (Alstroemeriaceae) wird eine Protoanemonin-artige, allergene Verbindung gebildet. Dieses α -Methylenbutyrolacton (= Tulipalin A) wird aus dem Esterglucosid Tuliposid A nach Verletzen des Gewebes freigesetzt und erzeugt bei prädisponierten Personen unangenehme Hautschädigungen („Tulpenfinger“-Ekzem).

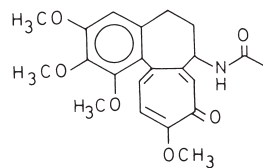


Tuliposid A

Tulipalin A

3. Familie: **Colchicaceae, Herbstzeitlosengewächse** (155). Knollenpflanzen. Fruchtknoten oberständig. Perigonblätter bei *Colchicum* basal zu einer langen Röhre verwachsen und den sich tief im Boden befindenden, erst im kommenden Frühsommer emporwachsenden und reifenden Fruchtknoten umschließend (Abb. 153 B).

Die Colchicaceae, die im übrigen keine Steroidsaponine und Steroidalkaloide enthalten, synthetisieren Tropolonalkaloide vom Typ des Colchicins (z.B. *Colchicum autumnale*, die Herbstzeitlose oder *Gloriosa superba*, die Hakenlilie), was taxonomisch von um so größerer Bedeutung ist, als dieser Biosyntheseweg – soweit wir heute wissen – von keiner anderen pflanzlichen Sippe beschritten wird. Colchicin ist ein Mitosehemmstoff, der jedoch wegen zu geringer therapeutischer Breite als Cytostatikum nicht eingesetzt werden kann. Eine gewisse Bedeutung kommt ihm noch bei der Therapie des akuten Gichtanfalls zu. Durch Hemmung der Polymerisation von Tubulin verhindert es die Bildung von Mikrotubuli in den Leukozyten, die dann nicht in das von der Gicht befallene Gelenk eindringen können. – Neben Colchicinen sind die Colchicaceae gegenüber den übrigen Familien der Ordnung durch die Dominanz der Flavone Luteolin und Apigenin gut charakterisiert.



Colchicin

4. Familie: **Iridaceae, Schwertliliengewächse** (1600). Die Iridaceae, nach *rbcL*-Daten schon dem Asparagales-Ast angehörend, sind weltweit verbreitet, haben ihr Hauptvorkommen aber in der Südhemisphäre, insbesondere in Afrika südlich der Sahara. Diese Familie ist durch abgeflacht unifoliale Blätter, „zunehmende“ Dorsiventralität der Blüte (*Crocus* und *Iris* „noch“ radiär, *Gladiolus* schwach dorsiventral) sowie Ausfall des inneren Staubblattkreises gekennzeichnet. Fruchtknoten unterständig. Die Früchte sind lokulizide Kapseln. Es handelt sich um Rhizom-, Knollen- oder Zwiebel-Geophyten.

Die m-carboxy-substituierten aromatischen Aminosäuren und γ -Glutamylpeptide sind charakteristische chemische Merkmale der Iridaceen, offenbar jedoch auf die Unterfamilie Iridoideae be-

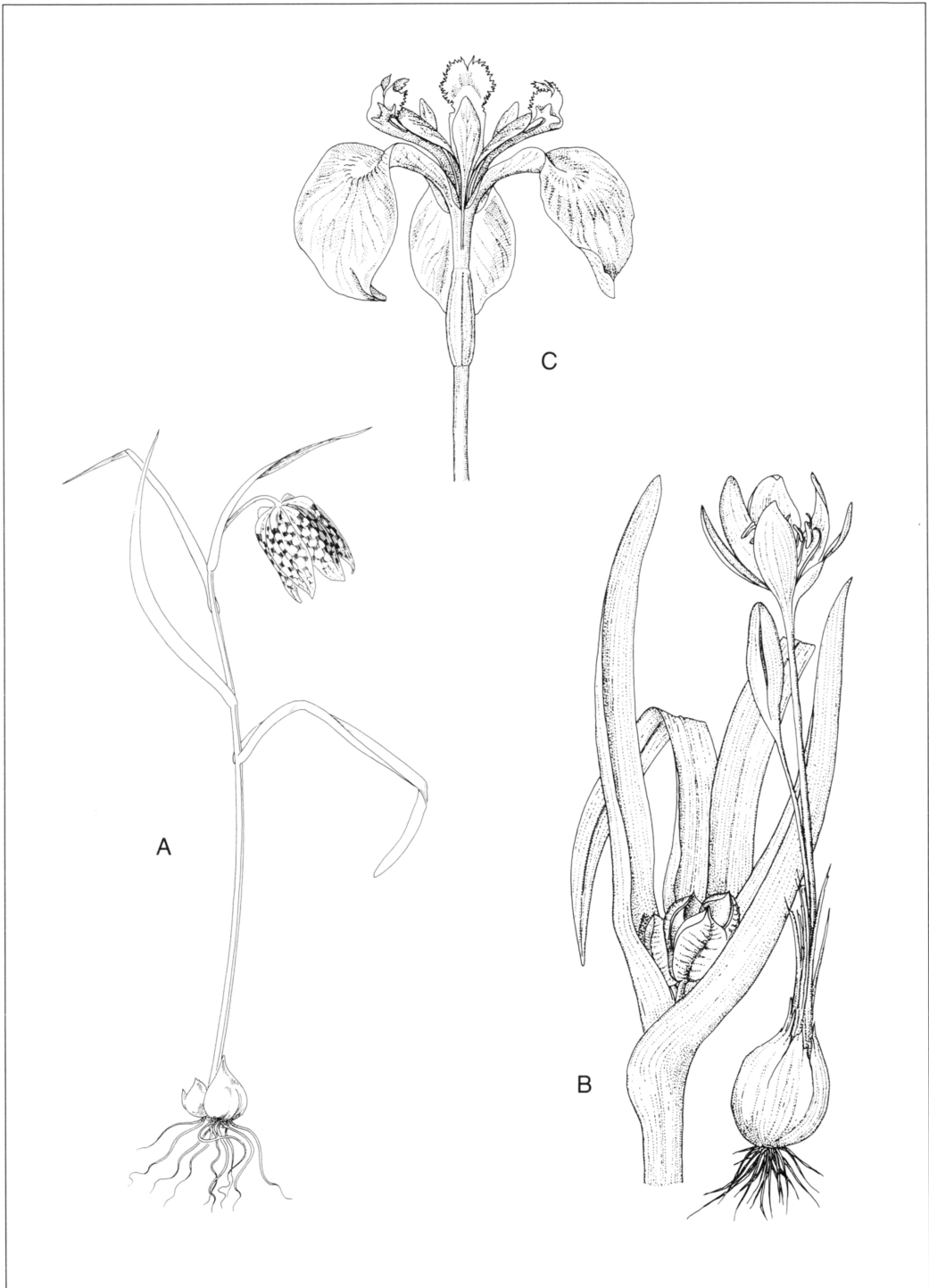


Abb. 153: Liliales. **A:** *Fritillaria meleagris* (verkl.); **B:** *Colchicum autumnale*, blühend und fruchtend (2/5 ×); **C:** *Iris pseud-acorus*, Blüte (ca. nat. Gr.). (A nach Dahlgren, B nach Firbas, C nach Troll)

schränkt. Calciumoxalat kommt vor allem in Form von Prismen vor. In zwei südafrikanischen Gattungen (*Homeria*, *Moraea*) sind Bufadienolide gefunden worden, die für die Giftigkeit gegenüber Weidetieren verantwortlich sind. Unter den phenolischen Verbindungen der Blätter dominieren neben Flavonolen die C-Glykosylflavone und das C-Glucoxanthon Mangiferin. Rein blaue Blütenfarben bei *Gladiolus* und *Iris* scheinen auf Copigmentation von Anthocyanen mit C-Glykosylflavonen und C-Glucoxanthonen zu beruhen.

Iris, Schwertlilie (Abb. 153 C), Nordhemisphäre; „Veilchenwurzel“ mit Geruchsstoffen, die sich erst nach längerer Lagerung postmortal bilden. – *Crocus*, Medit.; die Narbenschkel von *C. sativus* liefern „Safran“, als teures Küchengewürz und Färbemittel früher viel verwendet. Er enthält Farb-, Geruchs- und Bitterstoffe, die formal den Diterpenen zuzurechnen, biogenetisch aber von Carotinoiden abzuleiten sind. Zierpflanzen als z. T. hybridogene Formen aus den vorwiegend südafrikanischen Gattungen *Freesia*, *Montbretia* und *Gladiolus*.

Arznei-, Gift- und Nutzpflanzen der Liliales



Melanthiaceae, *Veratrum*-Arten: Germerrhizom mit Steroidalkaloiden.

Colchicaceae, *Colchicum autumnale* L.: Herbstzeitlosensamen (DAC), Colchicin (PhEur)

Iridaceae, *Crocus sativus* L.: Safran (DAC; ÖAB); *Iris*-Arten: „Veilchenwurzel“.

3. Ordnung: Asparagales

Die Asparagales lassen sich durch die häufig vorkommenden **Septalnektarien** (Abb. 154 E) charakterisieren. Ihre Früchte entwickeln sich zu Beeren mit unpigmentierten Samen (Convallariaceae, Dracaenaceae) oder zu fachspaltigen Kapseln mit Samen, deren Testa durch „Phytomelane“ schwarzgefärbt ist (Asphodelaceae, Anthericaceae, Hyacinthaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae); in einigen Familien kommen schwarzgefärbte Samen auch in Beeren vor (Asparagaceae, Phormiaceae, Agavaceae). Das innere Integument der Samen ist kollabiert und zu einer dünnen Wand geschrumpft.

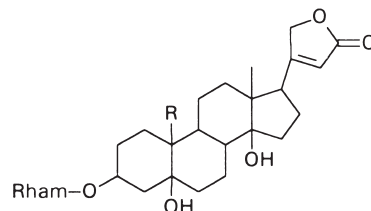
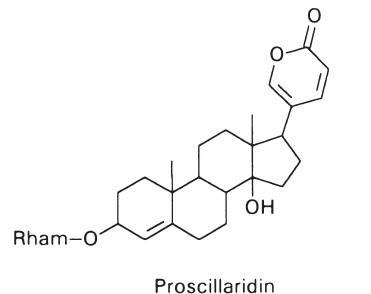
An Inhaltsstoffen kommen neben den allgemein verbreiteten Steroidsaponinen mehrfach Herzglykoside vor. Einige Sippen der Convallariaceen (z. B. *Convallaria majalis*) und Hyacinthaceen (z. B. *Urginea maritima*) sind in der Lage, die Stero-

idsynthese zur Bildung von herzwirksamen Glykosiden zu steuern. Extrakte dieser Pflanzen oder Reinglykoside, z. B. das Proscillaridin (Scillarenin-rhamnosid), sind neben den Digitalisglykosiden wichtige Arzneimittel zur Behandlung der Herzinsuffizienz („Digitaloide“).

Von den Liliales unterscheiden sich die Asparagales weiterhin durch das verbreitete Vorkommen von Schleimzellen und Raphidenbündeln. Eine insbesondere bei Convallariaceae und Agavaceae vorkommende nichtproteinogene Aminosäure ist die L-Azetidin-2-carbonsäure.

Die Eigenständigkeit der Asparagales wird durch *rbcL*-Sequenzvergleiche und vergleichende serologische Experimente an Samen-Reserveproteinen gestützt. Referenzsysteme der Asparagales (*Ornithogalum montanum*, Hyacinthaceae, und *Phormium colensoi*, Phormiaceae) zeigten faktisch nur innerhalb der Asparagales Kreuzreaktivität (Abb. 155).

1. Familie: **Convallariaceae, Maiglöckchengewächse** (100). Nordhemisphärische Rhizompflanzen mit Beeren. Perigon frei (Zweiblatt, *Maianthemum bifolium*) oder verwachsen (Salomonssiegel, *Polygonatum*-Arten; Maiglöckchen, *Convallaria majalis*, Abb. 154 A). Maiglöckchenkraut ist eine offizielle Droge, die neben Steroidsaponinen (Convallamarosid als Hauptsaponin) über 20 verschiedene herzwirksame Glykoside (Cardenolide)



| | |
|--------------------------|---------------|
| R = CHO : | Convallatoxin |
| R = CH ₂ OH : | Convallotoxol |
| R = CH ₃ : | Lokundjosid |

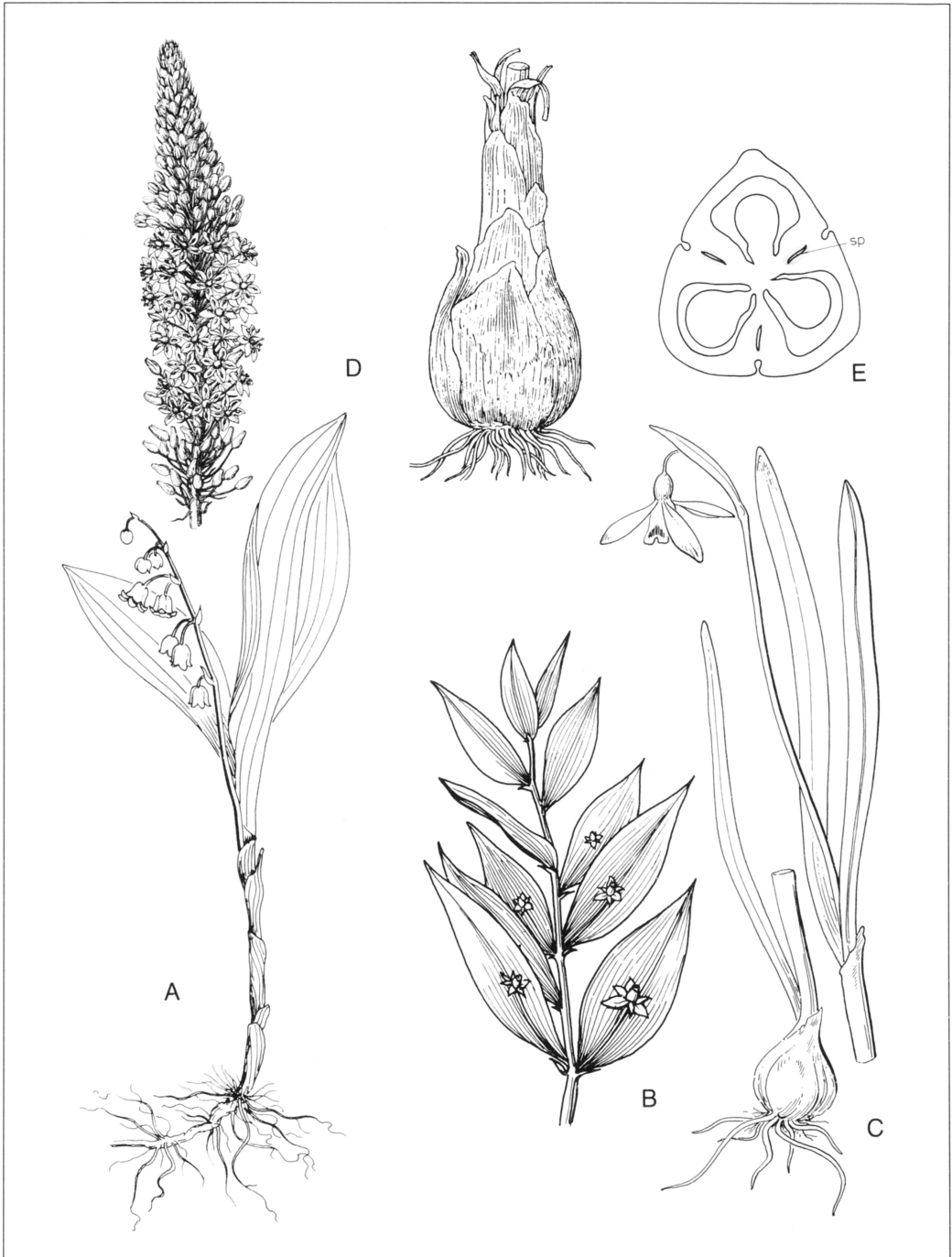


Abb. 154: Asparagales. **A:** *Convallaria majalis* (Convallariaceae), blühende Pflanze mit Rhizom (1/2 ×). **B:** *Ruscus aculeatus* (Asparagaceae), Zweig mit Schuppenblättern und blattähnlichen Phyllokladien mit Blüten (nat. Gr.). **C:** *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae), Pflanze (nat. Gr.). **D:** *Urginea maritima* (Hyacinthaceae), Blütenstand und Zwiebel. **E:** *Muscari racemosum* (Hyacinthaceae), Fruchtknoten quer mit sp Septalnektarien (vergr.). (A und D nach Köhler, B nach Johnsen aus Larsen, C nach Dahlgren, E nach Fahn)

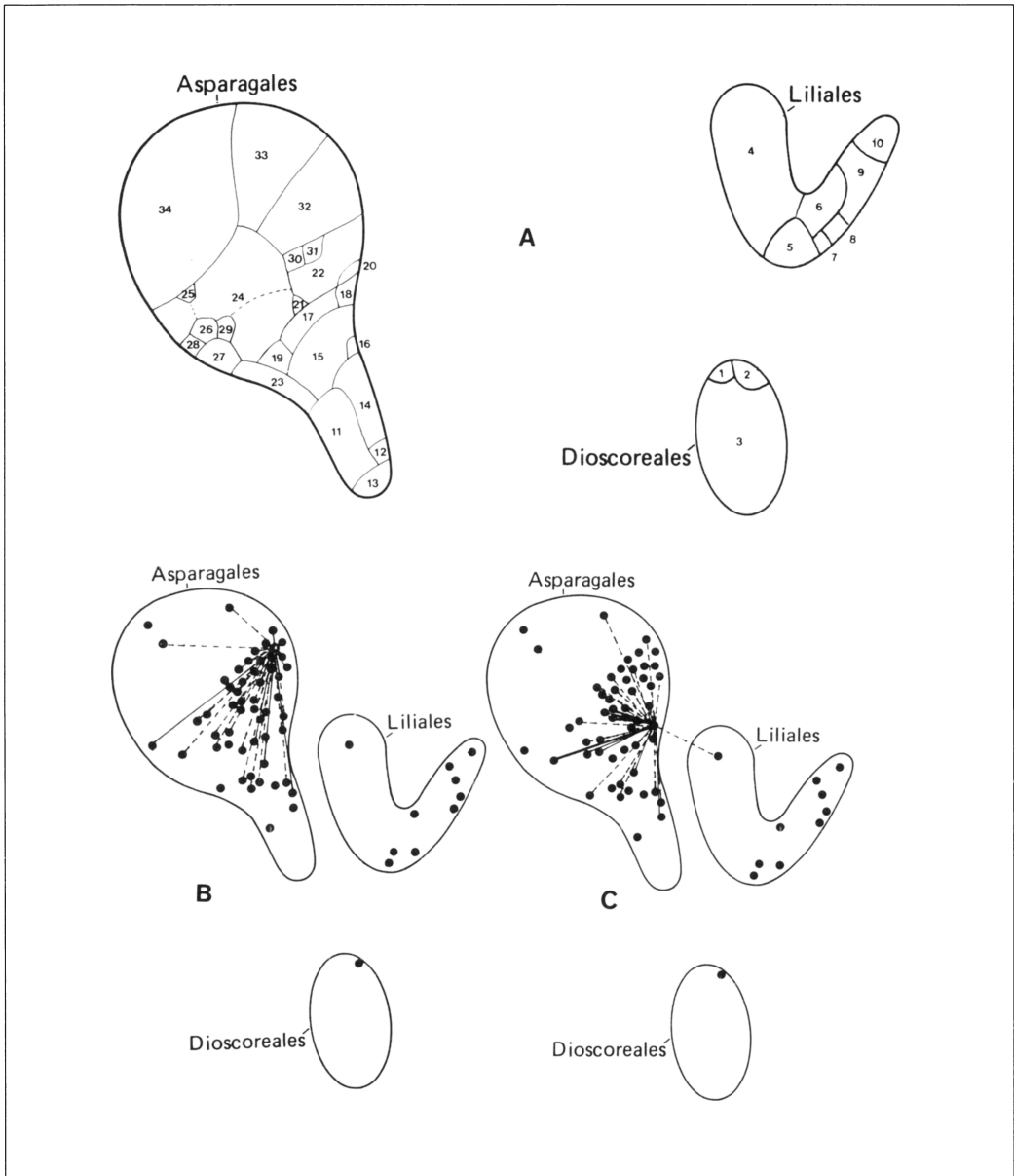


Abb. 155: Serologische Kreuzreaktionen zwischen einem *Ornithogalum montanum* (Hyacinthaceae) – Antiserum **B** bzw. einem *Phormium colensoi* (Phormiaceae) – Antiserum **C** und Antigenmaterial von Arten der Asparagales, Liliales und Dioscoreales (schwarze Punkte) belegen die Einheitlichkeit der Asparagales. Die serologischen Reaktionen sind durch Verbindungslinien gekennzeichnet. Familienstruktur **A** nach Dahlgren und Clifford (1982). Die im Text dieses Buches erwähnten Familien sind kursiv. – 1 Stemonaceae; 2 Trilliaceae; 3 Dioscoreaceae; 4 Iridaceae; 5 Colchicaceae; 6 Alstroemeriaceae; 7 Tricyrtidaceae; 8 Calochortaceae; 9 Liliaceae; 10 Melanthiaceae; 11 Smilacaceae; 12 Petermanniaceae; 13 Philesiaceae; 14 Convallariaceae; 15 Asparagaceae; 16 Herreriaceae; 17 Dracaenaceae; 18 Doryanthaceae; 19 Dasypogonaceae; 20 Phormiaceae; 21 Xanthorrhoeaceae; 22 Agavaceae; 23 Hypoxidaceae; 24 Asphodelaceae; 25 Aphyllanthaceae; 26 Dianellaceae; 27 Tecophilaeaceae; 28 Cynastraceae; 29 Eriospermaceae; 30 Hemerocallidaceae; 31 Funkiaceae; 32 Hyacinthaceae; 33 Alliaceae; 34 Amaryllidaceae. (Serologie nach Chupow und Kutiavina (1981), schematische Darstellung der Ergebnisse nach Dahlgren, 1983). Die Smilacaceae führen wir nunmehr unter den Dioscoreales.

enthält. Der mengenmäßige Anteil der Hauptglykoside – Convallatoxin, Convallatoxol, Convallolid, Lokundjosid – ist in Abhängigkeit von der geographischen Herkunft der Droge sehr unterschiedlich; im Aglykon ähneln die *Convallaria*-Cardenolide dem Strophanthidin.

2. Familie: **Asparagaceae, Spargelgewächse** (300). Die Blätter sind zu Schuppen reduziert, während Phyllokladien die Photosynthese übernehmen; Blüten eingeschlechtig, Frucht eine Beere. – *Asparagus* (Spargel) und die mediterrane Gattung *Ruscus*, diese mit breiten Phyllokladien (Abb. 154 B). Spargelwurzel ist als Diureticum gebräuchlich. Von *Ruscus aculeatus*, dem Stechenden Mäusedorn, werden saponinhaltige Extrakte als Venenmittel zur Behandlung des varicösen Symptomenkomplexes empfohlen; die Sapogenine Neoruscogenin und Ruscogenin sind Bestandteile von Präparaten gegen Hämorrhoidalleiden.

3. Familie: **Dracaenaceae, Drachenbaumgewächse** (260). Xeromorph oder sukkulent gebaute Pflanzen mit anomalem sekundären Dickenwachstum. *Dracaena* und *Sansevieria* noch mit 3 Samen in der 3-blättrigen Beeren-Frucht. – *Dracaena draco*, Drachenbaum der Kanarischen Inseln.

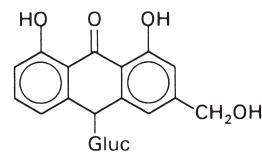
4. Familie: **Phormiaceae** (6) mit *Phormium tenax*, dem „Neuseeländischen Flachs“, dessen Blattspreiten zur Fasergewinnung dienen. Überraschenderweise wurden in den Blättern Cucurbitacine nachgewiesen.

5. Familie: **Agavaceae, Agavengewächse** (410). Blattsukkulente Schopfpflanzen arider Gebiete mit einheitlichem Karyotyp: 5 lange und 25 kurze Chromosomen (haploid). Frucht eine Kapsel. Von amerikanischer Verbreitung sind die Gattungen *Yucca* (z.B. *Yucca brevifolia*, der Joshua Tree) und *Agave* (z.B. die im Mediterrangebiet eingebürgerte *A. americana*, die nach der Blüte abstirbt). Agaven liefern die Rohprodukte zur Herstellung von Agavenwein (Pulque) und Agavenschnaps (Tequila). Zur Fasergewinnung dienen die Blattspreiten verschiedener Agaven, darunter *A. sisalana* (liefert Sisal). Von besonderer Bedeutung sind die Steroidsaponine der Agavaceen als Rohstoff für die teilsynthetische Darstellung von Steroidhormonen (s. o.).

6. Familie: **Asphodelaceae, Affodillgewächse** (600). Große, ebenfalls mehr oder weniger blattsukkulente Rosettenpflanzen insbesondere Südafrikas (*Aloe*, *Kniphofia*, *Gasteria*). *Asphodelus*-Arten sind im Mittelmeergebiet verbreitet.

An nichtsteroiden Inhaltsstoffen ist das Vorkommen von Anthranoiden zu beachten. Aus dem eingedickten Saft der das Phloem begleitenden, lang-

gestreckten Sekretschläuche von *Aloe ferox* und anderen südafrikanischen, aber auch auf küstennahen Antilleninseln und Venezuela angepflanzten *Aloe*-Arten besteht die Droge „Aloe“, die als dickdarmwirksames Laxans benutzt werden kann und Aloine (Aloemodin-C-Glykoside), z. T. auch Aloinoside (Aloine, bei denen über die CH₂OH-Gruppe am C-6 oder über eine kernständige OH-Gruppe noch O-glykosidisch Zucker gebunden sind) enthält. Für den starken Bittergeschmack der Droge sind die im sog. Aloeharz enthaltenen Chromon-C-Glykoside (Aloeresine) verantwortlich.



Aloin

Unter der Bezeichnung „Aloe vera“ spielt in der Kosmetik auch der stabilisierte visköse Saft der sukkulenten *Aloe*-Blätter eine Rolle. Er wird verschiedensten kosmetischen Zubereitungen zugesetzt, da dem *Aloe vera*-Gel hydratisierende, entzündungswidrige und antibakterielle Effekte zugeschrieben werden.

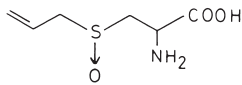
7. Familie: **Anthericaceae, Grasliliengewächse** (620). Steroidsaponinreiche, nichtsukkulente Stauden. Frucht eine Kapsel. *Chlorophytum*- und *Anthericum*-Arten in den (Sub)tropen verbreitet. Zwei *Anthericum*-Arten nördlich bis Skandinavien vorkommend.

8. Familie: **Hyacinthaceae, Hyazinthengewächse** (20). Zwiebelpflanzen mit traubigen Blütenständen. Fruchtknoten oberständig, Frucht eine Kapsel. Verbreitungszentrum ist Südafrika und das Mittelmeergebiet. *Scilla*, *Urginea* und *Ornithogalum* (Milchstern) mit fast freien Blütenblättern; verwachsen sind sie bei *Hyacinthus* und der Traubenhyazinthe *Muscari*. *Urginea maritima*, die mediterrane Meerzwiebel (Abb. 154 D), *Bowiea volubilis* und einige andere Hyacinthaceae enthalten Bufadienolide, *Ornithogalum* jedoch Cardenolide als herzwirksame Glykoside.

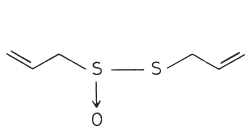
9. Familie: **Alliaceae, Lauchgewächse** (500). Zwiebelpflanzen mit grundständigen Blättern und scheindoldigen Blütenständen. Fruchtknoten oberständig, Frucht eine Kapsel.

In den Alliaceen (*Allium*, Lauch) finden sich Derivate des Cysteins, die Alliine. Es handelt sich um

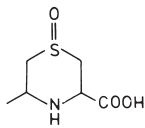
S-Alkyl-L-cysteinsulfoxide, die durch spezifische, bei den Alliaceen vorkommende Alliin-Lyasen gespalten werden. Die instabilen Spaltprodukte reagieren weiter, wobei verschiedenartigste S-haltige Verbindungen gebildet werden. Die schließlich entstehenden Di-, Tri- und Polyalkylsulfide sind Komponenten der sog. Lauchöle mit ihrem charakteristischen Geruch. Derartige Lauchöle treten vereinzelt auch in Arten anderer Familien mit auffälligem S-Stoffwechsel auf (z. B. *Alliaria petiolata*, der „Knoblauchs“-rauke, Brassicaceae). – Das tränenenerregende Prinzip der Küchenzwiebel, *Allium cepa*, ist ein Propanthial-S-oxid.



Alliin



Allicin



Cycloalliin

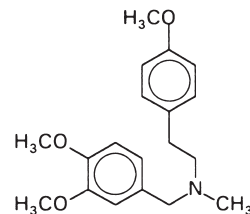
Von Bedeutung für den Arzneischatz ist – neben seiner Wertschätzung als Gewürz – vor allem *Allium sativum*, der Knoblauch. Aus dem für ihn typischen Inhaltsstoff Alliin (s. o.) entsteht zunächst das antibakteriell wirksame Allicin und im weiteren Verlaufe als Folgeprodukte Ajoene, Vinylthiine, Cycloalliin und die schon erwähnten Di-, Tri- und Polyalkylsulfide. Ob die für Knoblauchzubereitungen postulierten „antiarteriosklerotischen“ Wirkungen wie Cholesterolsenkung, HDL-Steigerung, Fibrinolyse und Thrombocytenaggregationshemmung einzelnen Komponenten oder deren Gesamtheit zuzuschreiben sind, bedarf noch der Klärung. Gleiche Wirkungen, wenn auch schwächer, werden auch dem Bärlauch, *Allium ursinum*, zugeschrieben.

10. Familie: **Amaryllidaceae, Amaryllisgewächse** (860). Krautartige Zwiebel- oder (selten) Knollen-Geophyten. Blüten wie bei den Alliaceen zu doldenartigen Blütenständen vereinigt, z. B. bei *Clivia*, oder aber bis auf Einzelblüten reduziert, z. B. beim Schneeglöckchen (Abb. 154 C). Frucht eine Kapsel oder Beere.

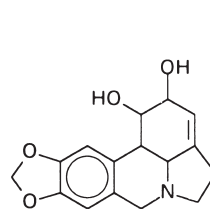
In den Zwiebeln kommen neben Stärke auch Fructane (z. B. bei *Narcissus*) und niedermolekulare Glucomannane vor; Schleime sind z. T. in Blättern und Stengeln reichlich vorhanden. Im Spektrum der Blattflavonoide ist das ausschließliche Vorkommen von Flavonolen charakteristisch.

Die Amaryllidaceen haben eine andere „Verteidigungsstrategie“ entwickelt. Sie „verzichten“ auf die Bildung von Lauchölen, Steroidsaponinen oder -alkaloiden und sind statt dessen zu einem völlig eigenen Alkaloidstoffwechsel übergegangen, der diese Familie zu einer typischen Alkaloidsippe stempelt. Diese sogenannten **Amaryllidaceen-Alkaloide**, von denen mittlerweile etwa 150 bekannt sind, leiten sich vom Grundkörper des N-Benzyl-N-β-phenylethylamins ab. Es können je nach Substitutionsmuster und Bildung weiterer Ringsysteme eine Reihe von Alkaloidtypen unterschieden werden: außer dem relativ ursprünglichen Belladin-Typ z. B. Alkaloide vom Lycorin-, Galanthamin-, Crinidin- oder Tazettintyp.

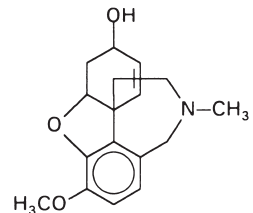
In systematischer Hinsicht dürfte ihr Vorkommen von erheblicher Bedeutung sein, da sie bisher in jeder untersuchten Amaryllidaceen-Gattung nachgewiesen werden konnten, außerhalb der Familie jedoch nicht. Lediglich bei den Aizoaceae kommen strukturell ähnliche Alkaloide vor. Bei der Biosynthese der Amaryllidaceen-Alkaloide wird sowohl Phenylalanin, das den C₆-C₁-Anteil liefert, als auch Tyrosin benötigt.



Belladin



Lycorin



Galanthamin

Das Galanthamin, das in den GUS-Staaten aus dem kaukasischen Schneeglöckchen, *Galanthus*