

**Zur systematischen Relevanz von Juglandaceen-
Blättern unter besonderer Berücksichtigung
fossiler Funde aus der Grube Messel
und dem Eckfelder Maar**

Dissertation
zur Erlangung des Grades
"Doktor der Naturwissenschaften"
am Fachbereich
Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität
in Mainz

Michael Vomberg
geb. in Mainz

Mainz, im Juni 2004

Tag der mündlichen Prüfung: 17. Dezember 2004

1. Einleitung	5
1. 1. Die Juglandaceae	6
1. 1. 1. Systematik	6
1. 1. 2. Morphologie	8
1. 1. 3. Alter	10
1. 1. 4. Paläobiogeographie	14
1. 2. Juglandaceen-Blätter in der Systematik	16
1. 2. 1. rezente Juglandaceen-Blätter	16
1. 2. 2. fossile Juglandaceen-Blätter	17
1. 3. Die Fundstätten Messel und Eckfeld	19
1. 3. 1. Die Grube Messel	19
1. 3. 2. Das Eckfelder Maar	20
1. 3. 3. Die Juglandaceen-Funde von Messel und Eckfeld	21
2. Material und Methode	24
2. 1. Material:	24
2. 2. Präparationsmethoden:	25
2. 3. Gerätschaften:	28
2. 4. Blattmerkmale für die Merkmals-Matrix	30
2. 5. Merkmals-Matrix	45
2. 6. phylogenetische Merkmalsanalyse	48
2. 7. Hauptkomponentenanalyse	51
3. Befunde	55
3. 1. phylogenetische Merkmalsanalyse	55
3. 2. Hauptkomponentenanalyse	62

4. Diskussion	69
4. 1. Die Blattmerkmale der rezenten Juglandaceen	69
4. 2. Die Blattmerkmale der fossilen Juglandaceen	75
5. Zusammenfassung	82
6. Literatur.....	84
Anhang I.....	I
Anhang II.....	XXXIII
Anhang III.....	XLVIII
Anhang IV.....	LIII

1. Einleitung

Beschäftigt man sich mit der Systematik fossiler Blätter, stößt man sehr schnell auf die grundlegende Frage welche Blattmerkmale überhaupt systematisch relevant sind. Dieser Frage wird in der vorliegenden Arbeit für die Juglandaceae nachgegangen.

Die Juglandaceae gehören zu den am besten durch Fossilien dokumentierten Pflanzenfamilien. Dies trifft auch auf die beiden Fundstellen zu, aus denen das fossile Material für diese Arbeit stammt. Bei diesen Fundstellen handelt es sich um die Grube Messel bei Darmstadt und das Eckfelder Maar bei Manderscheid in der Eifel. Der Zugang zu dem fossilen Material ist der Zusammenarbeit mit dem Forschungsinstitut Senckenberg und der Landessammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz zu verdanken. Bei der vorläufigen Bearbeitung der Juglandaceen-Blätter aus den beiden Fundstellen traten ebenfalls die eingangs geschilderten Probleme auf. Die Bearbeitung der rezenten Juglandaceen-Blätter soll die Grundlage schaffen, solche Fossilien besser systematisch auswerten zu können.

Der überwiegende Teil der Arbeit beschäftigt sich daher mit den Merkmalen rezenter Juglandaceen-Blätter, um möglichst alle systematisch verwertbaren Blattmerkmale zu erhalten. Dazu wurden 48 von ca. 60 rezenten Arten der Juglandaceen bearbeitet, um einen möglichst umfangreichen Datensatz zu erhalten. Die fossilen Juglandaceen-Blätter aus der Grube Messel und dem Eckfelder Maar wurden ebenfalls in den Datensatz aufgenommen.

Zur Analyse des Datensatzes wurden zwei Ansätze gewählt. Im ersten Ansatz werden die Merkmale rezenter Juglandaceen-Blätter auf die neueste phylogenetische Analyse dieser Pflanzenfamilie (MANOS & STONE 2001) übertragen. Durch die Verteilungsmuster der Merkmale auf dem Kladogramm von MANOS und STONE (2001) sollen die systematisch signifikanten Blattmerkmale herausgearbeitet werden.

Im zweiten Ansatz wird durch die statistische Methode der Hauptkomponentenanalyse eine Gruppierung der untersuchten Taxa vorgenommen. Dabei soll herausgefunden werden, inwieweit die systematische Gliederung der Juglandaceae anhand von Blattmerkmalen nachvollzogen werden kann. Ist dies möglich, werden die für die jeweiligen Gruppierungen verantwortlichen Blattmerkmale herausgearbeitet.

1. 1. Die Juglandaceae

1. 1. 1. Systematik

Die vorliegende Arbeit stützt sich auf den Artikel von MANOS und STONE (2001). Die Systematik, die in diesem Artikel für die Juglandaceae aufgestellt wird, basiert auf einer phylogenetischen Analyse nach dem parsimony-Prinzip mit dem Computerprogramm PAUP* (SWOFFORD 2000). Der Datensatz von MANOS und STONE umfasst neben zwei genetischen Datensätzen (cpDNA und ITS) auch chemische und morphologisch-anatomische Merkmale. Die Datensätze wurden zunächst einzeln analysiert. Danach wurden sie zusammengefasst, und aus dem resultierenden Datensatz wurde erneut ein Kladogramm errechnet (Abb. 1).

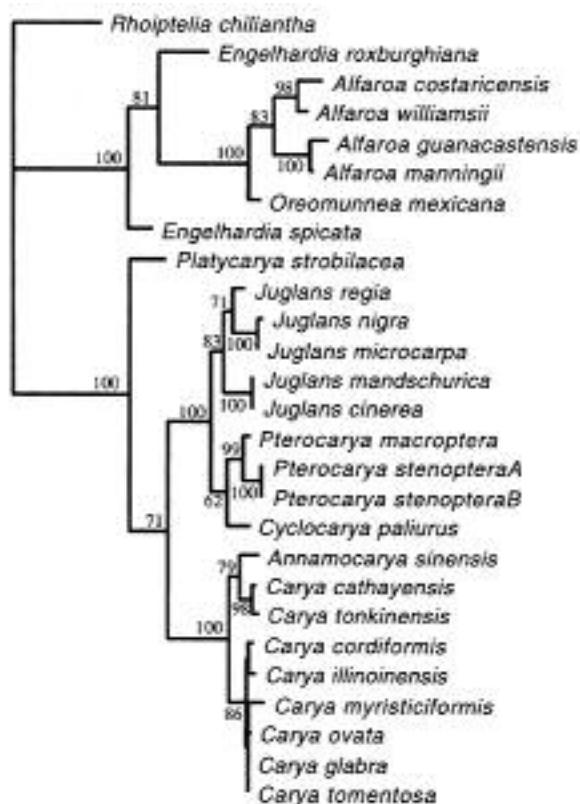


Abb 1: Kladogramm der Juglandaceae aus MANOS und STONE (2001). Es wurde aus einem kombinierten Datensatz errechnet, bei dem genetische, chemische und morphologisch-anatomische Merkmale berücksichtigt wurden. Die Zahlen geben die bootstrap-Werte in % an.

Dieses Kladogramm bildet die Grundlage für die in dem Artikel vorgenommene neue systematische Gliederung der Juglandaceae (Tabelle 1). Neben dieser Neugliederung werden auch die früheren systematischen Konzepte von LEROY (1955),

MANNING (1978), SCHAARSCHMIDT (1985), MANCHESTER (1987) und ILJINSKAYA (1990, 1993) diskutiert. In der vorgeschlagenen Systematik von MANOS und STONE werden die Unterfamilien Engelhardioideae und Juglandoideae von ILJINSKAYA bzw. MANNING übernommen. Die Tribus Platycaryeae und Juglandeae stammen von NAKAI, die Subtribus Caryinae und Juglandinae werden neu aufgestellt (vgl. Tabelle 1).

Tabelle 1: Systematische Gliederung der Juglandaceae nach MANOS & STONE (2001)

Familie:	Juglandaceae A. RICH. ex KUNTH			
Unterfamilien:	Engelhardioideae ILJINSKAYA	Juglandoideae MANNING		
Tribus:		Platycaryeae NAKAI	Juglandeae NAKAI	
Subtribus:			Caryinae STONE & MANOS	Juglandinae STONE & MANOS
Gattungen:	<i>Engelhardia</i> , <i>Oreomunnea</i> , <i>Alfaroa</i>	<i>Platycarya</i>	<i>Carya</i> , <i>Annamocarya</i>	<i>Pterocarya</i> , <i>Cyclocarya</i> , <i>Juglans</i>

Die Zahl der von MANOS und STONE untersuchten Taxa beträgt 25 der ca. 60 Juglandaceen-Arten. Dieser relativ geringen Zahl stehen in der hier vorgenommenen Analyse 48 untersuchte Juglandaceen-Arten gegenüber. Die phylogenetischen Daten aus dem Artikel von MANOS und STONE bilden die Grundlage für die Merkmalsanalyse der vorliegenden Arbeit. Daher ergeben sich aus der geringen Zahl von 25 untersuchten Taxa einige Probleme, die in Kapitel 2. 5. erläutert werden.

1. 1. 2. Morphologie

Fossile Blüten und Früchte werden üblicherweise zur Interpretation der mit ihnen vergesellschafteten Blätter herangezogen (z. B. in JÄHNICHEN & al. 1977). Auch aus den Fundstellen Grube Messel und Eckfelder Maar wurden Blüten und Früchte der Juglandaceae geborgen. WILDE (1989a) greift z. B. in seiner Diskussion der Juglandaceen-Blätter aus der Grube Messel Fruchtfunde auf. Im Artikel von MANOS und STONE (2001) werden blüten- und fruchtmorphologische Merkmale rezenter Arten für die phylogenetische Analyse und die Neugliederung der Juglandaceae herangezogen. Da in dieser Arbeit mehrmals auf diese Publikationen eingegangen wird, beschränkt sich dieses Kapitel nicht nur auf die Morphologie der Blätter. Es werden auch Blütenbau und Fruchtmorphologie der Juglandaceae erläutert.

Die Juglandaceae sind diklin. Es werden Blütenstände mit männlichen Blüten und solche mit weiblichen Blüten ausgebildet. Einige tropische Arten sollen diözisch sein (JACOBS 1960). Die Blütenstände sind traubig (Botryen oder Dibotryen), werden aber in der englischen Literatur auch als "panicles", als Rispen bezeichnet (MANNING 1938). Die männlichen Blütentrauben werden als Anpassung an Windbestäubung in Form von Kätzchen angelegt.

Als Fruchtformen kommen Steinfrüchte (Drupae) und Flügelnüsse (Samarae) vor. Diese sind bikarpellat und coenokarp (MANNING 1940). An beiden Fruchtformen sind i. d. R. jeweils vier Sepale, die brakteosen Vorblätter und das Tragblatt beteiligt.

Bei den Steinfrüchten der Gattungen *Juglans* und *Carya* sind sie mit den Karpellen verwachsen (SCHAARSCHMIDT, H. 1988). In der Gattung *Alfaroa* sind die Tragblätter an der Basis der Steinfrüchte mit diesen verwachsen (MANNING 1940).

SCHAARSCHMIDT, H. (1984) widerspricht allerdings der Klassifikation von Juglandaceen-Früchten als Steinfrüchte. Er weist darauf hin, dass bei Juglandaceen die äußerste Fruchthülle von Brakteen gebildet wird. Die äußerste Fruchthülle der Steinfrüchte besteht hingegen per Definition aus dem Exokarp, also aus dem äußeren Teil des Karpells bzw. der Karpelle. Er schlägt daher den Begriff "Braktealfrucht" vor.

Bei den Flügelnüssen der Gattungen *Pterocarya*, *Cyclocarya* und *Platycarya* liegen ebenfalls Verwachsungen von Trag- und Vorblättern mit den Karpellen vor. Bei *Pterocarya* werden die zwei Flügel von den Vorblättern gebildet. Bei *Cyclocarya* ist das Tragblatt mit den Vorblättern zu einem Flügelsaum verwachsen. Das Tragblatt von *Platycarya* verbleibt hingegen an der Achse des Fruchtstands. Die Flügel werden hier

laut MANNING (1940) durch eine seriale Gamophyllie der Vorblätter mit den zwei lateralen Sepalen gebildet.

Bei den Flügelnüssen der Gattungen *Engelhardia* und *Oreomunnea* liegt nur eine geringfügige Verwachsung von Vor- und Tragblättern mit der Karpellbasis vor (MANNING 1940). In diesen Gattungen werden die Nüsse mit einem dreilobigen Flügel verbreitet. Über dessen Morphologie bestehen unterschiedliche Ansichten. Eine ausführliche Diskussion dazu findet sich in MANNING 1940.

Die Blätter der Juglandaceae sind einfach gefiedert und meist imparipinnat, seltener paripinnat (bei den Engelhardioideae und einigen *Juglans*-Arten). Die Fiedern sind sitzend oder kurz gestielt. Die Form der Fiedern ist länglich-lanzettlich, oval oder obovat (Anhang IV, Tafel 2, Abb. 1-4). Die Form der Endfiedern kann sich erheblich von der der Seitenfiedern unterscheiden. Die Fiederränder sind gesägt oder ganzrandig. Die Nervatur ist kraspedodrom, semikraspedodrom oder brochiodrom (Anhang IV, Tafel 4, Abb. 6-8; Zur Erläuterung der Begriffe siehe auch 2. 4.). Ein typisches Merkmal für Juglandaceen-Blätter ist ein spezieller Typ von Schildhaaren, der bisher nur bei Juglandaceen beobachtet wurde (Anhang IV, Tafel 1, Abb. 5; Tafel 7, Abb. 4; Tafel 8, Abb. 4). Dieser Schildhaar-Typ findet sich auch auf Sprossachsen, Blütenkätzchen und Früchten. Daher wird er zur Identifikation fossiler Pflanzenreste herangezogen (z. B. CREPET & al. 1975, CREPET & al. 1980, FRANKENHÄUSER & WILDE 1994, WILDE & FRANKENHÄUSER 1995). Das Indument der Juglandaceen weist noch weitere, z. T. spezifische Haartypen auf. Hinweise auf solche Indumentmerkmale finden sich in Bestimmungsschlüsseln diverser Floren (z. B. JACOBS 1960, STONE 1997). Eine eingehende Untersuchung des Induments fand bisher nur bei der Gattung *Carya* statt (HARDIN & STONE 1984). Die weiteren Gattungen werden in der vorliegenden Arbeit erstmals eingehend auf Indumentmerkmale untersucht.

Die Holzanatomie spielt für die vorliegende Arbeit keine Rolle. MANOS und STONE (2001) verwenden in ihrer Datenmatrix allerdings auch holzanatomische Merkmale. Da ihr Artikel für die Durchführung der Merkmalsanalyse notwendig ist, wird hier kurz auf weiterführende Literatur verwiesen. Über die Anatomie des Juglandaceen-Holzes informieren KRIBS 1927, HEIMSCH & WETMOORE 1939, MÜLLER-STOLL & MÄDEL 1960, MILLER 1976, MANCHESTER 1983 und MANCHESTER & WHEELER 1993.

1. 1. 3. Alter

Für die Bearbeitung von Fossilien einer Fundstätte ist das Alter der Funde von entscheidender Bedeutung. Genaue Zeitangaben ermöglichen erst einen Vergleich mit anderen Fundstätten ähnlichen Alters. Auch um die Evolution eines Pflanzentaxons zu rekonstruieren sind Altersangaben notwendig.

In der vorliegenden Arbeit dient das Kapitel über Alter und Entwicklung der Juglandaceae der Fragestellung, wie weit die Fossilien aus Messel und Eckfeld entwickelt sind, und wie weit sich ihre Entwicklung von den rezenten Arten unterscheidet. Diese Fragestellung wird in der Diskussion aufgegriffen.

Die häufigen Funde von fossilen Juglandaceen und deren intensive Bearbeitung haben zu einem detaillierten, jedoch keinesfalls vollständigen Bild über die Evolution dieser Pflanzenfamilie geführt. Eine wichtige Rolle spielt dabei der Pollen. Dies ist auf zwei Eigenschaften des Pollens zurückzuführen. Einerseits ist er aufgrund seiner chemischen Struktur extrem widerstandsfähig, und dadurch das mit Abstand häufigste fossil erhaltene Pflanzenteil. Andererseits liefert die Struktur des Pollens zahlreiche systematisch verwertbare Informationen. Daher spielt fossiler Pollen auch bei der Rekonstruktion der Juglandaceen-Evolution eine wichtige Rolle.

Die Juglandaceae sind eine relativ alte Pflanzenfamilie. Pollenfunde, die auf die Existenz von Juglandaceen schließen lassen, sind bereits in der ausgehenden Kreide bekannt, also ca. 70 Mio. Jahre alt (MANCHESTER 1989). Allerdings lassen sich derart alte Pollen häufig nicht eindeutig einer Pflanzenfamilie zuordnen. Der Formenkomplex („Normapolles-Komplex“) aus dem der Juglandaceen-Pollen hervorgeht, wird auch als Ursprung anderer Amentiferae angesehen (WOLFE 1975). So findet man z. B. oft die systematische Zuordnung „Myricales/Juglandales“ (THIELE-PFEIFFER 1988, NICKEL 1996). Der Pollen der rezenten Gattung *Rhoiptelea*, die ebenfalls zu den Juglandales gehört, weist die meisten Übereinstimmungen zum Normapolles-Komplex auf (WOLFE 1973). Auch der Pollen rezenter Engelhardioideae ähnelt sehr stark den *Momipites*-Pollen aus dem Normapolles-Komplex. Ein Vergleich der Arbeiten von WHITEHEAD 1965 und STONE & BROOME 1975 für den rezenten Pollen mit den Arbeiten von THIELE-PFEIFFER 1988 und NICKEL 1996 für den fossilen Pollen verdeutlicht das hohe Maß an Übereinstimmungen rezenter und fossiler Pollenformen der Juglandaceae. Dieses und einige weitere Merkmale (z. B. Holzanatomie) weisen die rezenten Engelhardioideae als die ursprünglichsten heute noch lebenden Vertreter der Juglandaceae aus (vgl. 1. 1. 1.).

Die Ähnlichkeit der Engelhardioideae-Pollen mit den *Momipites*-Pollen wird als Beleg für die Herkunft der Juglandaceen aus dem Normapolles-Komplex gewertet. Ein weiteres Indiz für die Herkunft der Juglandaceae sind Blütenfunde aus der Unterkreide Schwedens und Deutschlands (FRIES 1983). Diese Blüten unterscheiden sich von den rezenten Juglandaceen-Blüten. Sie sind bikarpellat oder trikarpellat, monoklin, epigyn, und unilokular mit einer orthotrophen Samenanlage. In den Blüten findet sich häufig Normapolles-Pollen. Auch Juglandaceen-Blüten haben ein bikarpellates, epigyne und unilokulares Gynocoeum mit orthotropher Samenanlage, sind aber normalerweise diklin. Es können auch aberrante Formen mit drei oder mehr Karpellen vorkommen (SCHAARSCHMIDT, H. 1984, MANNING 1940, eigene Beob.), und gelegentlich treten Blütenkätzchen mit monoklinen Blüten auf (SU & HE 1984, MANNING 1940, ZICK 1935, eigene Beob.). Diesen Übereinstimmungen entsprechend werden die schwedischen Blütenfunde aus der Unterkreide als Vorläufer der heutigen Juglandaceen interpretiert.

Makrofossilien treten bereits im Paläozän auf. Aus dieser Zeit ist auch das erste Radiationseignis der Juglandaceae überliefert. Dies dokumentieren Fossilien einiger ausgestorbener Juglandaceen-Taxa wie z. B. *Casholdia* CRANE & MANCHESTER und *Polyptera* MANCHESTER & DILCHER, aber auch das erste Auftreten von *Cyclocarya* ILJINSKAYA. Damit ist *Cyclocarya* ILJINSKAYA die älteste heute noch lebende Juglandaceen-Gattung (MANCHESTER 1987). Aus dem Paläozän sind aber auch Juglandaceen-Früchte bekannt, die keiner heute existierenden Gattung zugeordnet werden können. Ein Beispiel hierfür ist *Juglandicarya* BROWN, die erste dokumentierte Juglandaceen-Steinfrucht.

Wahrscheinlich handelt es sich um ein frühes Taxon der Caryinae, einige Autoren ordnen *Juglandicarya* sogar in die Gattung *Carya* bzw. *Annamocarya* ein (LEROY 1952, HU 1952). Auch wenn dieses Vorgehen gemeinhin nicht akzeptiert wird, so ist doch die Zuordnung zu den Caryinae allgemein anerkannt. Gestützt wird diese Zuordnung u. a. durch mit der Frucht vergesellschafteten Pollen (MANCHESTER 1987).

Neben der bereits erwähnten *Casholdia* treten im Eozän weitere Engelhardioideae auf (Abb. 2). Darunter finden sich auch solche mit den typischen dreiflügeligen Früchten, die auch für die meisten rezenten Vertreter der Unterfamilie charakteristisch sind (*Palaeocarya* SAPORTA emend. MANCHESTER, *Paraengelhardtia* BERRY, *Paleooreomunnea* DILCHER, POTTER & CREPET). Eine Aufspaltung der fossilen Taxa mit dreiflügeligen Früchten in einen ‚*Engelhardia*-Komplex‘ und in einen ‚*Oreomunnea*-Komplex‘ ist ebenfalls schon im Eozän zu beobachten. Fossilfunde von

Alfaroa, der einzigen Gattung der Engelhardioideae mit Steinfrüchten, sind nicht bekannt (MANCHESTER 1987).

Die Platycaryeae sowie *Carya*, *Juglans* und *Pterocarya* sind durch Fruchtfunde erstmals im Eozän dokumentiert (Abb. 2).

Demnach ist im Eozän ein erstes Maximum der Diversität von Juglandaceen zu beobachten. Neben den heute noch existierenden Taxa sind aus dieser Zeit einige später ausgestorbene Taxa bekannt (Abb. 2). Die beiden Fundstätten, aus denen das fossile Material für die vorliegende Untersuchung stammt, sind auf das Mittel-Eozän datiert (vgl. 1. 3.). Die zahlreichen Juglandaceen-Taxa aus den beiden Fundstätten dokumentieren die Diversität dieser Pflanzenfamilie im Eozän (s. u. 1. 3. 3.).

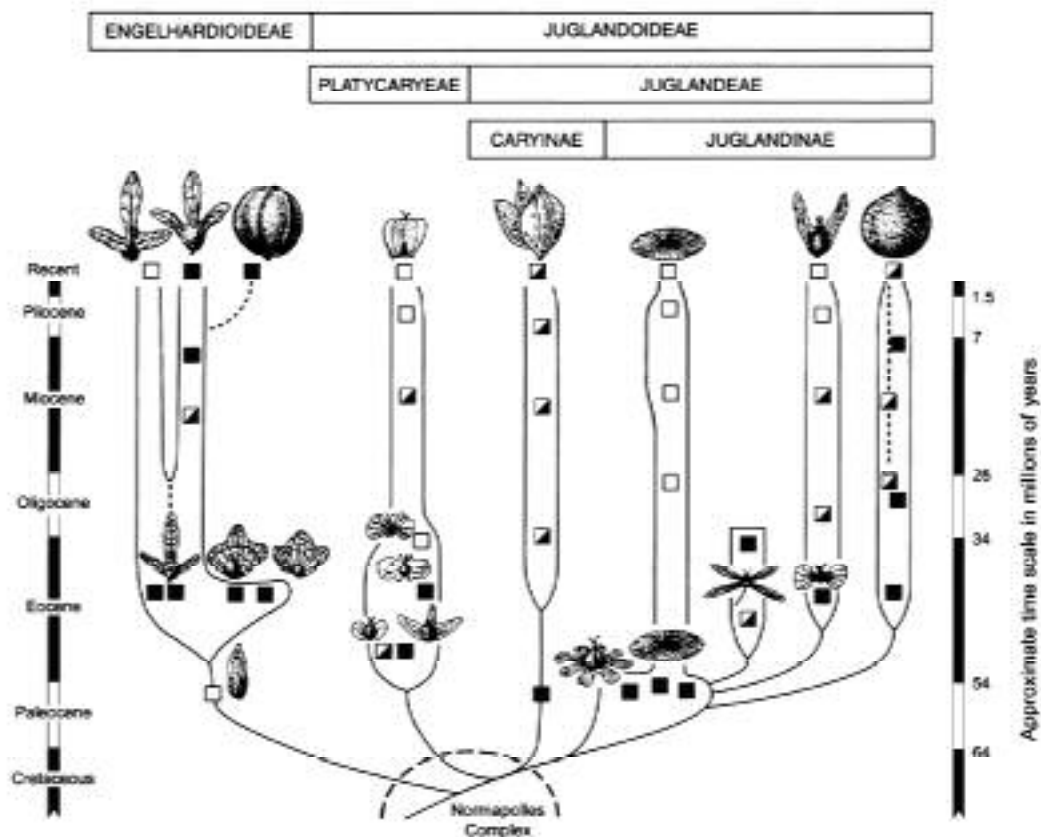


Abb. 2 illustriert die Phylogenie der Juglandaceae, rekonstruiert anhand von Funden fossiler Früchte. Die kleinen Quadrate weisen auf den jeweils ältesten Fund der Früchte hin. Als rezente Gattungen werden abgebildet (v. l. n. r.): Engelhardioideae: *Engelhardia*, *Oreomunnea*, *Alfaroa*; Platycaryeae: *Platycarya*; Caryineae: *Carya*; Juglandineae: *Cyclocarya*, *Pterocarya*, *Juglans*. Aus MANOS & STONE (2001).

Im ausgehenden Eozän fand das erste große Extinktionsereignis statt (MANCHESTER 1987). Dies betrifft die Gattungen *Casholdia*, *Paraengelhardtia*, *Paleooreomunnea* (Engelhardioideae), *Polyptera* (Juglandaeae) und *Paleoplatycarya* (Platycaryeae). Neben diesem Aussterben ganzer Taxa kam es durch lokal begrenzte Aussterbeereignisse zum

Rückgang der einstmals großen Verbreitungsareale (s. u. 1. 1. 4.). Weitere Extinktionsereignisse folgten im Quartär (MANCHESTER 1987).

1. 1. 4. Paläobiogeographie

Die geographische Verbreitung fossiler Taxa spielt bei deren Analyse eine wichtige Rolle. Aus ihr lassen sich Rückschlüsse über Ursprung und Entwicklung der untersuchten Taxa ableiten, die durch Untersuchungen rezenter Taxa allein nicht möglich sind (s. u.). Paläobiogeographische Studien erklären auch, warum es in Europa Juglandaceen-Taxa gab, deren Nachkommen heute in Amerika und Asien zu finden sind. Auch für die Florenanalyse einzelner Fundstätten liefern sie wertvolle Hinweise. Die Gattung *Juglans* ist z. B. erstmals im Eozän Nordamerikas dokumentiert, europäische Nachweise sind jüngeren Datums (MANCHESTER 1987). Für die Fundstätten Grube Messel und Eckfelder Maar sind daher *Juglans*-Funde nicht zu erwarten.

Wie auch bei Untersuchungen von Alter und Entwicklung von Pflanzentaxa wird für paläobiogeographische Analysen häufig auf Pollenfunde zurückgegriffen.

Da die Juglandaceae sich aus dem Normapolles-Komplex (vgl. 1. 1. 3.) heraus entwickelt haben weisen sie anfangs auch dessen Verbreitungsmuster auf. Die ältesten Blätter und Früchte der Juglandaceae entstammen dem Paläozän Nordamerikas und Europas. Im Paläozän und im Eozän, zur Zeit der ersten Radiation der Juglandaceae, waren nahezu alle Taxa sowohl in Nordamerika als auch in Europa verbreitet. Dieses Verbreitungsmuster findet sich auch bei anderen Sippen arktotertiären Ursprungs (sensu ENGLER, s. in MAI 1995). Ein derartiges Verbreitungsmuster ist vor allem darauf zurückzuführen, dass im Tertiär oft noch ein Austausch zwischen dem nordamerikanischen und dem europäischen Florengebiet stattfand. Dies geschah über eine nordatlantische Landbrücke, die bei Meeresregressionen auftrat (TIFFNEY 1985b). Durch das tropisch-subtropische Klima seinerzeit blieb die Landbrücke eisfrei, was zu einer ungehinderten Migration zahlreicher Tier- und Pflanzenarten zwischen Nordamerika und Europa führte. Entsprechend groß waren die Übereinstimmungen zwischen der nordamerikanischen und der europäischen Tertiärflora (TIFFNEY 1985b). Diese Bezüge konnten auch durch Juglandaceen-Funde aus der Grube Messel belegt werden (MANCHESTER & al. 1994). WOLFE (1975) spricht in diesem Zusammenhang von einem nordhemisphärischen „boreotropischen Reich“, und einem südhemisphärischen „austrotropischen Reich“. Im Jungtertiär wurde diese Landbrücke durch Meerestransgressionen wiederholt unterbrochen. Die im Quartär folgenden Klimaverschlechterungen beendeten schließlich den intensiven Florenaustausch.

Doch schon aus dem Tertiär sind Klimaverschlechterungen belegt (MAI 1981, 1995). Die erste ist aus dem ausgehenden Eozän bekannt (TIFFNEY 1985b). Aus dieser Zeit ist das erste große Aussterbeereignis der Juglandaceae dokumentiert. Viele Taxa, die aus der Radiation des Paläozäns/Eozäns hervorgingen verschwanden wieder (Abb. 2). Die Verbreitung der verbliebenen Taxa wurde stark reduziert. Im ausgehenden Tertiär/ beginnenden Quartär verschwanden die Juglandaceae aus Europa. *Cyclocarya*, *Pterocarya* und *Platycarya* verschwanden auch aus Nordamerika. Heute kommen sie nur noch in Reliktarealen in Asien vor (MAI 1995). Doch auch in Asien kam es zum Aussterben von Juglandaceen-Arten, die heute nur noch in Nordamerika verbreitet sind (ENDO 1933)

In Asien findet sich heute ein Diversitätszentrum der Juglandaceae. Sechs der acht Juglandaceen-Gattungen sind dort vertreten: *Carya*, *Juglans*, *Platycarya*, *Pterocarya*, *Cyclocarya* und *Engelhardia*. Dies hat einige Autoren zur Überzeugung geführt, der Ursprung der Juglandaceae liege in Asien (z. B. LU 1982). Anhand von Fossilien lässt sich jedoch belegen, dass die einzelnen Juglandaceen-Taxa erst in Nordamerika und in Europa auftraten. Asiatische Funde sind deutlich jünger (MANCHESTER & al. 1994). Dieses und andere Beispiele der „boreotropischen Flora“ des Tertiärs zeigen, dass vor allem bei älteren Taxa das heutige Diversitätszentrum nicht immer dem phylogenetischen Ursprungsort entsprechen muss (s. a. TIFFNEY 1985a, WOLFE 1975). Bei Taxa wie den Juglandaceae, deren heutige Verbreitung auch auf Extinktionsereignisse zurückzuführen ist, wird der phylogenetische Ursprungsort durch solche Ereignisse maskiert.

1. 2. Juglandaceen-Blätter in der Systematik

1. 2. 1. rezente Juglandaceen-Blätter

Vor allem in den Bestimmungsschlüsseln zahlreicher Floren finden sich naturgemäß Merkmale von Juglandaceen-Blättern (LU & al. 1999, CAMPBEL-GASIS 1995, JACOBS 1960, KAUL 1986, MANNING 1952, PHAM HOANG HO 1992, SARGENT 1933, STONE 1977, STONE 1997). Dies trifft auch auf regionale Bestimmungsschlüssel einzelner Juglandaceen-Gattungen zu, die nicht im Rahmen von Floren erschienen sind (MANNING 1950, 1957, 1959, 1960, 1963, 1966, ELIAS 1972, CAMPBEL-GASIS 1993). Die Blattmerkmale der Floren werden i. d. R. zur Unterscheidung einzelner Arten herangezogen, zur Unterscheidung höherer taxonomischer Einheiten werden Blattmerkmale eher selten verwendet. Häufig verwendete Blattmerkmale sind u. a. die Anzahl der Fiedern pro Blatt und Indumentmerkmale. *Carya ovata* kann man z. B. sehr leicht an den Haarbüscheln auf den Zähnen des Blattrandes erkennen. Ein Indumentmerkmal wird sehr oft zur Erkennung von Juglandaceen herangezogen: Die für die Familie typischen Schildhaare (s. u. Kapitel 1. 1. 2).

Der Umstand, dass Juglandaceae ausnahmslos Fiederblätter haben, hat lange Zeit zu unterschiedlichen Meinungen bezüglich der Systematik der Familie geführt. Die Juglandaceae waren die einzige Familie in den Hamamelideae, die Fiederblätter aufweisen. Die heutige Einordnung in die ‚Rosidae‘ erscheint daher kongruenter (GUNTER & al. 1994).

In anatomisch-morphologischen Arbeiten wird vor allem der systematische Wert des Induments hervorgehoben (HARDIN & STONE 1984, HUMMEL & STAESCHE 1962, METCALFE & CHALK 1979, NAGEL 1914, SOLEREDER 1899). Daher verwundert es, dass es keine detaillierte Arbeit über Indumentstrukturen der Juglandaceen gibt. In der einzigen neueren Publikation über das Indument amerikanischer *Carya*-Arten kommt der Bedarf nach weiteren Arbeiten auf diesem Gebiet zum Ausdruck (HARDIN & STONE 1984). Für das Erstellen der Datenmatrix, auf der die Analyse der vorliegenden Arbeit basiert, wurde auf die o. g. Floren, Monographien und anatomisch-morphologischen Publikationen zurückgegriffen (vgl. 2. 4.).

1. 2. 2. fossile Juglandaceen-Blätter

Die Bearbeitung fossiler Juglandaceen-Blätter stellt sich besonders in älteren Floren als sehr verwirrend dar. Juglandaceen-Blätter wurden oft anderen Taxa zugeordnet, z. B. *Rhus*, *Zanthoxylum*, *Myrica*, *Ilex*, *Sapindus*, *Schinus*, *Hakea*, *Banksia*, *Grevillea*, *Celastrus*, *Fraxinus* und *Thouinia*. Eine Übersicht über solche Fehlbestimmungen geben KVACEK 1972 und JÄHNICHEN et al. 1977.

Die Bestimmung eines Fossils als Juglandaceen-Blatt wurde oft nicht oder sehr vage begründet, ist also nicht immer nachvollziehbar. Andere Autoren stützen ihre Zuordnungen auf Merkmale, die bei rezenten Juglandaceen derart variabel ausgeprägt sind, dass diese Zuordnungen heute nicht mehr haltbar erscheinen. Beispiele finden sich vor allem in älteren Floren, etwa in WEYLAND 1941, ENGELHARDT 1911, RÜFFLE 1963, ENGELHARDT & KINKELIN 1908.

Ein weiteres Problem ist die früher übliche Einordnung von Fossilien in rezente Gattungen. Dies führt z. B. dazu, dass BERRY (1912) fossile *Juglans*-Blätter aus der mittleren Kreide erwähnt. Heute kommen die frühesten anerkannten *Juglans*-Funde aus dem Eozän Amerikas, sind also nicht einmal halb so alt (MANCHESTER 1987). Inzwischen werden Fossilien nur noch selten rezenten Gattungen zugeordnet. Vielmehr werden Form-Taxa wie z. B. „*Engelhardioxylon*“, „*Polyptera*“ oder „*Oreora*“ genutzt, wie dies bei fossilem dispersen Pollen schon länger üblich ist. Allerdings wird dieses Konzept auch heute nicht konsequent angewendet. Ein Nachteil der verschiedenen Nomenklatur-Konzepte sind die zahlreichen Synonyme für eine Blattform. Dies erschwert die Bearbeitung erheblich, ein Überblick über fossile Blattformen und ihre Verbreitung ist nur schwer zu erlangen.

Auch fossile Juglandaceen-Blätter werden anhand des für die Familie typischen Schildhaar-Typs identifiziert. Eine weitergehende Zuordnung geschieht i. d. R. durch vergesellschaftete Juglandaceen-Früchte oder Pollen (z. B. in JÄHNICHEN & al. 1977, WING & HICKEY 1984, MANCHESTER & DILCHER 1997).

Besonders intensiv bearbeitet, wohl auch wegen der großen Fundhäufigkeit, sind die Blätter fossiler Engelhardioideae. Im Gegensatz zu früheren Aufspaltungen in verschiedene Arten fassen JÄHNICHEN & al. (1977, 1984, JÄHNICHEN 1991) alle Engelhardioideae-Blätter des europäischen Tertiärs zu *Palaeocarya osbergensis* zusammen. Die Vergesellschaftung mit stets derselben Fruchtform (*Palaeocarya macroptera*) führt sie zur Schlußfolgerung, dass es sich um Organe einer biologischen

Art handelt. Dieses Vorgehen berücksichtigt die morphologische Variabilität bei Blattformen, wie sie in rezenten Juglandaceen-Taxa beobachtet werden kann, und entspricht deshalb eher einem natürlichen Artkonzept.

Ebenso wie DILCHER & MANCHESTER (1986) assoziieren die Autoren das fossile Blattmaterial mit den neotropischen Gattungen *Oreomunnea* und *Alfaroa*. Als Argumente werden revolute Fiederbasen z. T. mit Auriculae, ein scharf gezählter Blattrand, von Papillen umgebene Stomata und die Größe der Schildhaare angeführt. Revolute Fiederbasen und Auriculae kommen bei fossilen Engelhardioideae-Blättern nicht immer vor, in Messel und Eckfeld fehlen sie am engelhardioiden Blattpfand völlig (vgl. Kapitel 1. 3. 3.). Ein scharf gezählter Blattrand ist auch an rezenten *Engelhardia*-Jungpflanzen zu finden (vgl. Kapitel 4. 1.). Auch die von Papillen umgebenen Stomata scheinen nicht immer vorhanden zu sein (JÄHNICHEN & al. 1977). Am Blattmaterial von Messel und Eckfeld fehlen sie ganz. Im Gegensatz zu JÄHNICHEN & al. (1977) sehen DILCHER & MANCHESTER (1986) die Schildhaargröße nicht als geeignet an, um die drei Gattungen der Engelhardioideae zu unterscheiden. Sie meinen, Tendenzen seien zwar sichtbar, die Überschneidungen zwischen den Gattungen seien aber zu groß. Aufgrund dieser Sachlage erscheint eine eindeutige Zuordnung des fossilen Materials zu den neotropischen oder den paläotropischen Engelhardioideae nicht möglich. Nach dem Studium der Literatur und dem Material aus Messel und Eckfeld scheint allerdings eine Tendenz während des Tertiärs deutlich zu werden. Im europäischen Alttertiär scheinen die Merkmale der paläotropischen Gattung *Engelhardia* zu überwiegen, während im Jungtertiär zunehmend die Merkmale der neotropischen Gattungen *Oreomunnea* und *Alfaroa* auftreten. Solch ein zeitlicher Zusammenhang der Merkmalskomplexe wurde bisher noch nicht untersucht.

Diese Übersicht (1. 2.) über die bisherige Rolle von Juglandaceen-Blättern in der Systematik verdeutlicht, dass der dieser Arbeit zugrunde liegende Ansatz neu ist, er wird hier erstmals angewandt. Ferner liefert der Überblick die für die Diskussion notwendigen Hintergrundinformationen.

1. 3. Die Fundstätten Messel und Eckfeld

1. 3. 1. Die Grube Messel

Die Grube Messel ist eine bekannte Fossilfundstätte bei Darmstadt in Hessen. Vor allem durch Säuger-Funde erlangte die Fundstätte über den Kreis von Paläontologen hinaus Ansehen (TOBIEN 1969, VON KOENIGSWALD 1988). Für die Botanik sind die äußerst seltenen fossilen Blüten von herausragender Bedeutung (SCHAARSCHMIDT, F. 1984, SCHAARSCHMIDT & WILDE 1986). Heute ist sie als „UNESCO Weltnaturerbe der Menschheit“ geschützt (VON KOENIGSWALD & STORCH 1998).

Die Sedimente der Fundstätte stammen aus dem untersten Lutetium (M 11, Mitteleozän, Alttertiär), sie sind also etwa 47 bis 49 Mio. Jahre alt. Dieses Alter wurde durch vergleichende Untersuchungen an Säugetierfunden ermittelt (TOBIEN 1968). Bei den Sedimenten handelt es sich um bituminöse Süßwasser-Pelite, fein geschichtete Tonsteine mit einem hohen Anteil organischer Substanz (IRION 1977). Der organische Sedimentanteil ist hauptsächlich auf eine periodische Algenblüte zurückzuführen (GOTH 1986, GOTH & al. 1988). Daher wurde das Sedimentgestein zur Gewinnung von Öl abgebaut. Im Rahmen dieses Tagebaus wurden schließlich die ersten Fossilien entdeckt (FRANZEN 1977a). Gegen Ende des Tagebaus begannen wissenschaftliche Grabungen, die sehr schnell zu spektakulären Funden führten.

Die Sedimente stellen Ablagerungen eines tiefen Sees dar, dessen Entstehungsgeschichte lange Zeit umstritten war. Eine frühere Theorie ging davon aus, dass der See durch tektonische Senkungen im Rahmen der Entstehung des Oberrhein-Grabens entstanden ist (FRANZEN 1977b). Alternativ wurde die Möglichkeit eines Maar-Sees diskutiert (RIETSCHEL 1988, 1994). 2001 wurde schließlich durch Forschungsbohrungen die Entstehung der Fossilfundstätte Messel geklärt. Die Analyse der unter den Sedimenten liegenden Gesteine bestätigten die Theorie eines Maars (HARMS 2002).

Die zoologischen und die botanischen Funde der Grube Messel weisen ebenso wie mineralogische Analysen der Tone (IRION 1977) auf ein tropisch bis subtropisches Klima zur Zeit der Sedimentbildung hin. Demnach war es vor 47 bis 49 Mio. Jahren in unseren Breiten wesentlich wärmer und feuchter. Belege hierfür finden sich in Form von Krokodilen (TOBIEN 1969) und Palmen (SCHAARSCHMIDT & WILDE 1986). Der See wurde von einem tropisch-subtropischen Wald umgeben. Dies ist durch Makrofossilien tropischer Holzpflanzen belegt (SCHAARSCHMIDT & WILDE 1986, STURM 1971, WILDE

1989a). Das Fehlen von größeren Holzresten, wie sie in einem Waldsee zu erwarten wären, ist vermutlich tafonomisch bedingt (FERGUSON 1993).

1. 3. 2. Das Eckfelder Maar

Das Eckfelder Maar ist eine Fossilfundstätte bei Manderscheid in der Eifel. Es weist zahlreiche Gemeinsamkeiten mit der Grube Messel auf. Eine dieser Gemeinsamkeiten ist die Bildung der beiden Seen, es handelte sich um Maar-Seen. Wie auch bei der Grube Messel wurden verschiedene Theorien zur Entstehung des Sees diskutiert. Bohrungen bestätigten auch hier die Hypothese eines Maar-Sees (PIRRUNG 1992, PIRRUNG & BÜCHEL 1994).

Die gleiche Genese der Seen von Messel und Eckfeld führte zu sehr ähnlichen Resultaten, nämlich zu relativ kleinen, sehr tiefen Seen mit relativ steilen Ufern (NICKEL 1996). Auch das Klima und die umgebende Vegetation ähneln der Grube Messel. Dies wird durch zahlreiche fossile Arten belegt, die aus beiden Fundstellen geborgen wurden (WILDE 1989b, WILDE & FRANKENHÄUSER 1993). Demnach lag das Eckfelder Maar ebenfalls inmitten eines tropisch-subtropischen Urwalds. Dieser Umstand macht die Fundstätten Eckfeld und Messel besonders interessant für die Rekonstruktion der tertiären Floren Deutschlands und Mitteleuropas. Im Gegensatz zu den Braunkohlfloren ähnlichen Alters handelt es sich bei den Fossilfunden von Eckfeld und Messel um Reste der zonalen Vegetation dieser Zeit (WILDE & FRANKENHÄUSER 1993, NICKEL 1996). Die wesentlich häufigeren Braunkohlfloren repräsentieren hingegen eine frühere Moorvegetation, also eine extrazonale Vegetationsform. Eckfeld und Messel ergänzen daher das Bild der tertiären Vegetation Mitteleuropas in idealer Weise.

Da Genese und Ökologie der Grube Messel und des Eckfelder Maars identisch sind, ist es auch im Eckfelder Maar zur Ablagerung von bituminösen Süßwasser-Peliten gekommen (LUTZ 1993).

Das Eckfelder Maar ist etwas jünger als die Grube Messel, es wurde anhand von Säugetierfunden auf ca. 44 bis 45 Mio. Jahre datiert (FRANZEN 1993, 1994).

1. 3. 3. Die Juglandaceen-Funde von Messel und Eckfeld

Die Fundstätten Grube Messel und Eckfelder Maar weisen etliche Übereinstimmungen bei fossilen Juglandaceen auf. So finden sich zahlreiche Sporomorphen, die den Juglandaceen zugeordnet werden, in beiden Fundorten (THIELE-PFEIFFER 1988, NICKEL 1996). Einige dieser Pollenformen lassen sich mit rezenten Gattungen assoziieren. Dies kommt im Gattungsnamen der Pollenformen zum Ausdruck, etwa *Platycaryapollenites*, *Caryapollenites* oder *Pterocaryapollenites*. Vertreter der Engelhardioideae sind durch *Momipites*-Pollen vertreten. Einige Formen von *Plicatopollis* und *Subtriporopollenites* können zwar den Juglandaceae, aber keiner rezenten Gattung zugeordnet werden. Sehr wahrscheinlich handelt es sich um Pollen früher Juglandaceen-Taxa, die später ausgestorben sind. Insgesamt konnten in Messel 14 Pollenformen und in Eckfeld 17 Pollenformen den Juglandaceen zugeordnet werden.

Sowohl in der Grube Messel (SCHAARSCHMIDT, F. 1988) als auch im Eckfelder Maar (FRANKENHÄUSER, pers. Mitt.) wurden staminate Kätzchen gefunden, deren Blüten Juglandaceen-Pollen beinhalten.

In der Grube Messel wurden bisher drei verschiedene Fruchtformen gefunden, die den Juglandaceen zugeordnet werden, *Palaeocarya*, *Hooleya* und *Cruciptera* (MANCHESTER & al. 1994). Im Eckfelder Maar wurden bislang zwei dieser Fruchtformen gefunden, *Palaeocarya* (WILDE & FRANKENHÄUSER 1995) und *Hooleya* (FRANKENHÄUSER & WILDE 1994). Die typische dreiflügelige Frucht von *Palaeocarya* wird den Engelhardioideae zugeordnet. Die zweiflügeligen *Hooleya*-Früchte wurden zuerst mit der Gattung *Pterocarya* assoziiert (MANCHESTER & DILCHER 1982). Spätere Fossilfunde stützen jedoch eher eine Zuordnung zu den Platycaryeae (WING & HICKEY 1984, MANCHESTER 1987). Die vierflügeligen *Cruciptera*-Früchte lassen sich nur schwer systematisch einordnen, sie weisen keine Ähnlichkeiten zu rezenten Juglandaceen-Früchten auf. Anfangs wurden diese Früchte in die Malpighiaceen-Gattung *Tetrapteris* gestellt. MANCHESTER (1991) ordnet *Cruciptera* erstmals den Juglandaceen zu, und stellt die Früchte zu den Juglandaceae. Dieser Tribus (nach MANOS & STONE 2001 Subtribus) umfasst neben *Juglans* auch Gattungen mit Flügelfrüchten, wie *Pterocarya*, *Cyclocarya* und die nur als fossile Fruchtform vorliegende *Polyptera* (vgl. Kap. 1. 1. 3., Abb. 2).

Die Juglandaceen-Blätter aus der Grube Messel sind bereits im Rahmen der Blattflora von WILDE (1989a) untersucht worden. In dieser Arbeit wurden vier Formengruppen („Formenkeise“) unterschieden.

Formenkreis 1 (Anhang IV, Tafel 1, Abb. 1) ähnelt stark einer Blattform, die im europäischen und nordamerikanischen Tertiär weit verbreitet ist. Wie diese wird er mit den Engelhardioideae assoziiert. Allerdings weist er im Unterschied zu anderen Funden dieses Blatttyps keine Papillen an den Stomata, sowie eine plane Fiederbasis ohne Auriculae auf (WILDE 1989a).

Formenkreis 2 (Anhang IV, Tafel 1, Abb. 2) weist eine revolute Fiederbasis, z. T. mit Auriculae auf. Daher werden diese Fiedern trotz fehlender Papillen an den Stomata mit dem „*Oreomunnea-Alfaroa*-Komplex“ sensu DILCHER & MANCHESTER (1986) verglichen.

Im Gegensatz zu den rezenten Engelhardioideae weisen die Blätter von Formenkreis 1 und 2 eine imparipinnate Fiederung auf.

Formenkreis 3 (Anhang IV, Tafel 1, Abb. 3) unterscheidet sich von Formenkreis 1 hauptsächlich durch seine Form und die Nerven 2. Ordnung. Ein systematischer Vergleich wurde bei diesem Formenkreis nicht angestellt.

Der vierte Formenkreis (Anhang IV, Tafel 1, Abb. 4) weist eine elliptische Fiederform auf. Der Fiederrand ist deutlich doppelt gesägt. Hier wurden Bezüge zu *Platycarya castaneopsis* aus der Arbeit von WING & HICKEY 1984 hergestellt.

Die vier Formenkreise lassen sich eindeutig anhand von Fiederform, Fiederrand und Nervatur unterscheiden. Bemerkenswert ist, dass die Kutikularstrukturen, die fluoreszenzmikroskopisch untersucht wurden, keinerlei Unterschiede zwischen den Formenkreisen erkennen lassen. Auf die Juglandaceen-Blätter des Eckfelder Maars lassen sich ebenfalls die Formenkreise, die anhand des Messel-Materials aufgestellt wurden, anwenden. Die Juglandaceen-Fiedern aus dem Eckfelder Maar lassen sich den Formenkreisen 1, 3 und 4 zuordnen. Die Blätter von Formenkreis 2 fehlen (eig. Beob.). In der vorliegenden Arbeit wird das von WILDE (1989a) aufgestellte Konzept der Formenkreise aufgegriffen. Die Nummerierung der Formenkreise wurde allerdings verändert, um die Blattfunde des Eckfelder Maars ebenfalls in dieses Konzept aufnehmen zu können (vgl. Kapitel 2. 5., Tabelle 4).

Juglandaceen-Holz wurde bislang weder in der Grube Messel noch im Eckfelder Maar gefunden. Größere Holzfunde sind in beiden Fundstätten sehr selten. Diese sind

vermutlich von der Ufervegetation zurückgehalten worden (SCHAARSCHMIDT, F. 1988, VON KOENIGSWALD 1998).

2. Material und Methode

2.1. Material:

Die fossilen Pflanzenreste stammen aus zwei Fundstätten: der Grube Messel bei Darmstadt und dem Eckfelder Maar in der Eifel. Die Pflanzenfunde der Grube Messel liegen in der Sektion Botanik/Paläobotanik des Forschungsinstitutes Senckenberg in Frankfurt am Main. Die Pflanzenfunde des Eckfelder Maars liegen im Naturhistorischen Museum Mainz, bzw. der dortigen Landessammlung für Naturkunde Rheinland Pfalz in Mainz. Alle Pflanzenfunde werden zwecks dauerhafter Konservierung in Glycerin aufbewahrt.

Das Material von den rezenten Pflanzen wurde in folgenden botanischen Gärten gesammelt: Botanischer Garten der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Botanischer Garten der Johann Wolfgang Goethe Universität Frankfurt am Main, Palmgarten Frankfurt am Main, Botanischer Garten der Technischen Universität Darmstadt, Botanischer Garten der Technischen Universität Dresden, Botanischer Garten der Universität Leipzig, Botanischer Garten der Universität Hohenheim, Jardin Botanique de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, Royal Botanic Gardens, Kew. Weiteres Material wurde durch eine Sammelreise nach Borneo, dem paläotropischen Diversitätszentrum der Gattung *Engelhardia*, beschafft.

Ferner wurden die eigenen Aufsammlungen durch entliehenes Herbariummaterial ergänzt. Folgende Herbarien stellten Material aus ihren Sammlungen zur Verfügung: Herbarium Hamburgense, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Nationaal Herbarium Nederland, Missouri Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Laboratoire de Phanerogamie/Museum National d'Histoire Naturelle Paris. Falls mehrere Bögen einer Art vorlagen, wurde für die Fiedermazeration ein ausgereiftes Herbstblatt ausgewählt. Für REM- und Kutikularpräparate wurden Frühsommerfiedern benutzt, falls dies möglich war.

Insgesamt standen 48 rezente Juglandaceen-Arten für die vorliegende Untersuchung zur Verfügung. Ferner konnte Material von *Rhoiptelea chiliantha* (Rhoipteleaceae), der den Juglandaceen nächstverwandten Art untersucht werden. Die Gliederung der fossilen Juglandaceen-Blätter wurde für die vorliegende Untersuchung nach WILDE (1989a) vorgenommen. Formenkreis 1 sensu WILDE entspricht den als M1 und E1 klassifizierten

Blattformen. Entsprechend ist Formenkreis 2 als M4 klassifiziert, Formenkreis 3 ist als M3 und E3 klassifiziert, und Formenkreis 4 ist als M2 und E2 klassifiziert. Messel-Funde sind durch ein „M“, Eckfeld-Funde durch ein „E“ gekennzeichnet. Alle untersuchten Taxa sind in Kapitel 2. 5., Tabelle 4 aufgelistet.

2. 2. Präparationsmethoden:

'cleared leaves':

Das Mazerieren von Blättern wird angewandt, um die Blattnervatur studieren zu können. Vor allem die Feinnervatur wird erst in mazerierten Blättern sichtbar. Beispiele hierfür finden sich in Kapitel 2. 4. (Merkmale Nr. 28 bis Nr. 32) und in Anhang IV, Tafel 6, Abb. 3-8.

Die Methode zum Herstellen von mazerierten Blatt- bzw. Fiederpräparaten wurde aus DILCHER 1974 entnommen und für die vorliegende Arbeit stark abgewandelt.

Die Fiedern (frisch oder getrocknet) werden für 48 Stunden in Natronlauge (10% NaOH) gelegt, wobei die Lösung nach 24 Stunden erneuert wird. Danach werden die Fiedern in Wasser gewaschen, und anschließend kurz in Essigsäure (30% CH₃COOH) angesäuert. Zum Bleichen werden die Fiedern in Natriumhypochlorit (5% Na HCl O₂ bzw. handelsüblicher Sanitärreiniger auf Chlorbasis) gegeben. Das Bleichen kann einige Minuten bis zu zwei Stunden dauern, manchmal auch länger. Generell ist für derbe, ledrige Blätter bzw. Fiedern eine deutlich längere Verweildauer und eine größere Menge Bleiche zu veranschlagen. Nach dem Bleichen werden die Fiedern wieder in Wasser gewaschen. Anschließend werden sie zum Aufklaren in eine gesättigte Chloralhydratlösung (konz. C Cl₃ CH (OH)₂) überführt und dort für 48 Stunden belassen. Danach werden die Fiedern erneut gewaschen und in einer Ethanolreihe entwässert. Die Verweildauer in den einzelnen Stufen beträgt jeweils mindestens 24 Stunden. Die 96%ige Ethanolstufe enthält zusätzlich 1% Safranin zum Anfärben der Fiedern. Schließlich werden die Fiedern in 96% Ethanol gewaschen. Eine etwaige Überfärbung kann durch längeres Belassen in 96% Ethanol kompensiert werden. Als Intermedium zwischen Ethanol und dem Einbettmittel Eukitt[®] dient Rotihistol[®], in das die mazerierten und gefärbten Fiedern für 24 Stunden überführt werden. Schließlich werden die Fiedern in Eukitt[®] eingebettet. Als Träger dienen 1 mm dicke Glasplatten mit den Maßen 12 cm x 17 cm. Für die Abdeckung wurden anfangs normale

Polyethylenfolien (Projektorfolien) verwendet, die durch ihre Flexibilität den Volumenschwund des Eukitt[®] bei der Aushärtung kompensieren können. Da diese Folien aber während des Aushärtens des Eukitts[®] Wellen schlagen und sich Luftblasen bilden, wurden sie durch Folien für Normalpapier-Kopierer von Tartan[®] ersetzt.

Der Prozeß des Aushärtens dauert bei Präparaten dieser Größe bis zu mehreren Jahren. Während dieser Zeit müssen die Präparate unbedingt liegend gelagert werden, da sonst das ungehärtete Einbettmittel im Zentrum des Präparats das randliche, ausgehärtete Einbettmittel erneut anlösen und ausfließen kann.

Kutikularpräparation:

Kutikularpräparate wurden hergestellt, um die Anatomie des Induments und der Epidermis zu untersuchen. Die Kutikularpräparate wurden mit dem Durchlichtmikroskop analysiert und ergänzen so die Befunde aus der Rasterelektronenmikroskopie.

Vom Rezentmaterial wurden wie folgt Kutikularpräparate hergestellt: Aus den Fiedern wurden Stücke von ca. 5-10 mm Kantenlänge herausgeschnitten. Dabei wurde, soweit möglich, darauf geachtet, Stücke vom Fiederrand und vom Fiederzentrum zu gewinnen. Die Stücke des Fiederzentrums sind wegen der abweichenden Struktur des Induments im Bereich der Domatien vom Bedeutung. Diese finden sich in den Nervenachseln entlang des Mittelnerfs.

Allerdings war diese Vorgehensweise nicht einheitlich durchführbar. Vor allem bei entliehenen Herbarbelegen war die Entnahme von der Genehmigung der Entleiher abhängig und daher stark eingeschränkt.

Die gewonnenen Fiederstücke wurden kurz in Schulze's Gemisch (mit Kalimchlorat gesättigte konzentrierte Salpetersäure) erhitzt, bis ihre Farbe in ein helles gelbbraun umschlug. Die Kutikulen ließen sich nach der Überführung in Wasser mehr oder weniger leicht mit einer Präpariernadel, einer feinen Pinzette und einem feinen Pinsel vom Mesophyll ablösen. Später wurden die Fiederstücke erst in Ammoniak und dann in Wasser überführt, da die huminsäurehaltigen Anteile des Mesophylls sich in Ammoniak lösen (SCHAARSCHMIDT, F. 1982), worauf sich das Blattparenchym auflöst. Dieser Zwischenschritt erleichtert die anschließende Präparation der Kutikulen erheblich, da nur noch das überbleibende Gefäßsystem vorsichtig mit einem feinen Pinsel entfernt werden muß.

Die isolierten Kutikulen wurden z. T. mit einer 0,5% wässrigen Toluidinlösung gefärbt und mit Ammoniummolybdat fixiert. Gefärbte und ungefärbte Kutikulen wurden in einer Ethanolreihe entwässert, in Rotihistol[®] (als Intermedium) überführt und in Eukitt[®] eingebettet. Die gefärbten Präparate wurden für die normale Durchlichtmikroskopie benötigt, während die ungefärbten Präparate bei interferenzkontrast- und auflichtfluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen Verwendung fanden.

REM-Präparate:

Anhand der REM-Präparate wurden Oberflächenstrukturen des Induments und der Kutikula untersucht. Das REM (Rasterelektronenmikroskop) eignet sich für diese Aufgaben wegen seiner hohen Auflösung und der dreidimensionalen Darstellungen der Objekte.

Frisches Pflanzenmaterial wurde in 70% Ethanol fixiert und gelagert.

Bereits getrocknetes Pflanzenmaterial, wie etwa die aus den Herbarbögen entnommenen Proben, wurde mindestens 12 Stunden lang in einer 10%igen Sulfobernsteinsäurelösung rehydriert. Die Rehydratation mit Sulfobernsteinsäure hat sich bei histologischen Präparaten schon seit längerem bewährt (AYENSU 1967, PETERSON & al. 1978), seit einiger Zeit wird sie auch bei REM-Präparation angewendet (ERBAR 1995). Vor der weiteren Präparation wird das rehydrierte Material kurz in Wasser gewaschen.

Die Fixierung wurde mit einem Gemisch aus 1% Glutaraldehyd, 4% Formaldehyd, 10% Ethanol, 2 g NaH₂PO₄ und 3 g K₂HPO₄ auf 500 ml dest. Wasser durchgeführt. Anschließend wurden aus dem Pflanzenmaterial 5-10 mm große Quadrate herausgeschnitten, die notwendige Größe für die Objektträger des REM.

Nach schrittweiser Entwässerung in einer Ethanolreihe wurden die Objekte mehrmals in Aceton gewaschen und kritisch-Punkt getrocknet. Die so vorbereiteten Präparate wurden auf speziellen Objektträgern für das REM montiert und mit Gold bedampft.

2. 3. Gerätschaften:

Für die Untersuchungen am Rasterelektronenmikroskop wurde das Modell Siemens XL30 ESEM TMP verwendet. Die Präparate wurden wie oben beschrieben hergestellt. Fotografiert wurde mit einer in das Rasterelektronenmikroskop integrierten Digitalkamera.

Es stellte sich allerdings bald heraus, dass Drüsenhaare des Herbarmaterials sich nicht rehydrieren lassen. Die kleinen Drüsenhaare blieben komplett kollabiert. Bei den größeren erlangten nur die Stielzellen ihre ursprüngliche Form zurück, die Köpfcenzellen blieben kollabiert und unkenntlich. Aufgrund dieser selektiven Irreversibilität lässt sich vermuten, dass die Drüsenhaare schon an der Pflanze eingetrocknet und durch das segregierte Harz verklebt sind. Dieser Zustand wäre demnach als Seneszenz-Phänomen zu interpretieren, was die selektive Irreversibilität erklären würde. Um dennoch den Bau der Drüsenhaare studieren zu können, wurde im Frühling Frischmaterial gesammelt und mit dem ESEM-Modus des REM untersucht. In diesem Modus lässt sich unpräpariertes Frischmaterial untersuchen, da in der Probekammer nur ein leichtes Vakuum erzeugt und die Luftfeuchtigkeit erhöht wird. Präparationsartefakte sind ausgeschlossen, da die oben erwähnte Fixierung, Entwässerung und Kritisch-Punkt-Trocknung bei diesem Verfahren entfällt. Dafür müssen einige Umbaumaßnahmen am REM vorgenommen werden. Die Blende des Geräts wird gegen eine ESEM-Blende ausgetauscht, eine Zusatzplatine wird installiert. Der Probenstisch wird gegen einen kühlbaren Tisch ausgetauscht. Wasserschläuche und Stecker des Kühltischs werden angeschlossen. Schließlich kann die Frischprobe auf dem Kühltisch montiert werden. Wegen des zusätzlichen, erheblichen Zeitaufwands, den die Umbaumaßnahmen verursachen, wurde die Methode nur zur Untersuchung von Drüsenhaaren der Gattung *Juglans* eingesetzt. Die komplexe Struktur der Drüsenköpfcen konnte so durch lichtmikroskopische und die elektronenmikroskopische Untersuchung von unpräpariertem Frischmaterial geklärt werden (Anhang IV, Tafel 8, Abb. 1 und 2).

Die Bilder der fossilen Blätter wurden mit einer Nikon Coolpix 885 angefertigt. Das epifluoreszenzmikroskopische Bild von fossilen Schildhaaren (Anhang IV, Tafel 1, Abb. 5) hat Herr Dr. Frankenhäuser freundlicherweise zur Verfügung gestellt. Die Aufnahmen von Herbarmaterial wurden mit einer Nikon Coolpix 995 erstellt. Die

mikroskopischen Aufnahmen wurden mit derselben Kamera angefertigt. Zu diesem Zweck wurde sie auf ein Leitz Diaplan mit Fotoaufsatz bzw. ein Wild Makroskop M 420 montiert. Die Blattmazerate wurden mit dem Scanner-Modell Tevion MD 6190 gescannt.

Tabelle 2: Auflistung der aus den untersuchten Arten gewonnenen Präparate

Arten	Mazerate	Kutikularpräparate	REM- Präparate
<i>Alfaroa williamsii</i>	1	3	2
<i>Carya aquatica</i>	2	3	2
<i>Carya ovata</i> var. <i>australis</i>	3	4	2
<i>Carya cathayensis</i>	4	4	2
<i>Carya cordiformis</i>	2	5	2
<i>Carya floridana</i>	1	2	/
<i>Carya glabra</i>	5	5	2
<i>Carya illinoensis</i>	2	4	2
<i>Carya laciniosa</i>	2	4	2
<i>Carya myristicaeformis</i>	1	3	2
<i>Carya ovata</i>	2	5	2
<i>Carya ovalis</i>	1	3	2
<i>Carya pallida</i>	2	3	2
<i>Carya palmeri</i>	1	2	2
<i>Carya polanei</i>	1	3	2
<i>Carya sinensis</i>	2	4	2
<i>Carya texana</i>	1	3	2
<i>Carya tomentosa</i>	2	3	2
<i>Carya tonkinensis</i>	1	3	2
<i>Cyclocarya paliurus</i>	2	3	2
<i>Engelhardia apoensis</i>	3	2	2
<i>Engelhardia rigida</i>	2	3	2
<i>Engelhardia roxburgiana</i>	1	5	2
<i>Engelhardia serrata</i>	2	4	2
<i>Engelhardia spicata</i>	2	5	2
<i>Engelhardia</i> Jungpflanzen	2	5	2
<i>Juglans</i> "microphylla" (Kew)	2	/	/
<i>Juglans ailanthifolia</i>	2	4	3
<i>Juglans australis</i>	1	4	2
<i>Juglans "boliviana"</i>	1	3	2
<i>Juglans californica</i>	1	4	2
<i>Juglans cathayensis</i>	1	4	2
<i>Juglans cinerea</i>	/	5	2
<i>Juglans cordifolia</i> v. <i>ailanthifolia</i>	/	/	/
<i>Juglans hindisii</i>	2	5	2
<i>Juglans x intermedia</i>	/	/	/
<i>Juglans jamaicensis</i>	1	4	2
<i>Juglans major</i>	3	5	2
<i>Juglans manshurica</i>	2	6	2

<i>Juglans microcarpa</i>	3	4	2
<i>Juglans mollis</i>	1	5	2
<i>Juglans neotropica</i>	1	4	2
<i>Juglans nigra</i>	2	6	2
<i>Juglans nigra</i> 'pitteusii'	/	/	/
<i>Juglans olancha</i>	1	3	2
<i>Juglans regia</i>	1	5	2
<i>Juglans regia</i> 'laciniata'	2	/	/
<i>Juglans regia</i> 'monophylla'	/	/	/
<i>Juglans sieboldiana</i>	/	/	/
<i>Oreomunnea mexicana</i>	1	3	2
<i>Platycarya longipes</i>	2	5	2
<i>Platycarya strobilacea</i>	2	5	2
<i>Pterocarya macroptera</i> <i>forrestii</i>	1	/	2
<i>Pterocarya fraxinifolia</i>	2	6	3
<i>Pterocarya hupehensis</i>	1	1	2
<i>Pterocarya insignis</i>	5	/	/
<i>Pterocarya macroptera</i>	2	5	2
<i>Pterocarya rohifolia</i>	2	5	2
<i>Pterocarya stenoptera</i>	2	4	2
<i>Pterocarya x rehderiana</i>	2	/	/
<i>Rhoiptelea chiliantha</i>	1	3	2
<i>Myrica gale</i>	1	4	2
<i>Comptonia peregrina</i>	1	3	/
<i>Betula pendula</i>	/	1	/
<i>Nothofagus antarctica</i>	/	2	/

2. 4. Blattmerkmale für die Merkmals-Matrix

Die in der vorliegenden Arbeit verwendeten Merkmale wurden in drei große Gruppen zusammengefasst. Die erste Gruppe besteht aus Merkmalen des Fiederblatts und der Fiederform, die zweite Gruppe aus Merkmalen der Nervatur und die dritte Gruppe aus den Indument-Merkmalen.

Die im folgenden erläuterten Merkmale wurden, sofern sie nicht aus eigenen Beobachtungen resultieren, aus folgenden Quellen zusammengetragen: DILCHER (1974), HARDIN & STONE (1984), SCHAARSCHMIDT, H. (1988), NAGEL (1914), ELIAS (1972), LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP (1999), HICKEY (1973), HICKEY & WOLFE (1975), METCALFE & CHALK (1979), SOLEREDER (1899), STONE (1997). Dabei wurden alle Merkmale berücksichtigt, die zur Unterscheidung von Juglandaceen-Blättern dienlich schienen. So wurde z. B. der Grad der Fiederung der Blätter nicht berücksichtigt, da alle bekannten Juglandaceen eine Fiederung ersten Grades aufweisen.

Die Definitionen der Merkmale entstammen, soweit nicht anders vermerkt, der LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP (1999) sowie METCALFE & CHALK (1979), wurden jedoch teilweise den Blattstrukturen der Juglandaceae angepasst.

Zur Auswertung mit Computerprogrammen ist eine numerische Kodierung der Merkmale notwendig. Sie werden durch die in Klammern angegebenen Zahlen in einer Merkmalsmatrix (Tabelle 3) kodiert.

Da Analyseprogramme variable Merkmalsausprägungen wie z. B. „Fiederblatt paripinnat oder imparipinnat“ nicht erfassen können, wurde für solche Fälle der Merkmalszustand „variabel“ hinzugefügt.

Ist die Angabe der Merkmalsausprägungen (Merkmals-Zustände) nicht möglich, so wird dies in Tabelle 2 mit einem „?“ vermerkt. Bei Merkmalen, die Korrelationen aufweisen besteht die Gefahr einer zu starken Gewichtung der Merkmalsausprägungen. Ganzrandige Fiedern erhalten z. B. bei Merkmal Nr. 10 den Merkmalszustand ‚ganzrandig‘. Die Merkmale Nr. 11 bis 18 beziehen sich jedoch auf die Zähnelung des Fiederrands. Würden nun alle ganzrandigen Taxa bei diesen acht Merkmalen gleichermaßen als ungezähnt kodiert, würde dies zu einer Überbewertung des Merkmals ‚ganzrandig‘ führen. Um dies zu verhindern wurden korrelierte Merkmale mit „?“ kodiert. Neben den Merkmalen Nr. 10 bis 18 ist dies auch bei den Merkmalen Nr. 41 bis 45 und Nr. 51 bis 56 der Fall.

Die Abbildungsverweise beziehen sich auf die Bildtafeln in Anhang IV.

Fiederblatt und Fiederform

Untersuchungen zur Fiederform (1. bis 9.) wurden nur an Seitenfiedern vorgenommen. Endfiedern weichen v. a. in der Form der Fiederbasis von den Seitenfiedern ab.

1. Fiederung:

- (0) paripinnat: Fiederblatt mit einer geraden Anzahl von Fiedern, ohne Endfieder
- (2) imparipinnat: Fiederblatt mit einer ungeraden Anzahl von Fiedern, mit Endfieder
- (1) variabel: beide Fiederblatttypen finden sich bei einer Art

2. max. Fiedergröße:

- (0) apikal: Die größte Fieder am Fiederblatt ist die Endfieder, die Größe der Fiedern nimmt von der Blattbasis zur Spitze hin stetig zu.

(2) mittig: Die größten Fiedern befinden sich in der Mitte des Fiederblattes. Die Größe der Fiedern nimmt von der Blattbasis zur Blattmitte hin stetig zu, erreicht hier ihr Maximum und nimmt von hier zur Fiederblattspitze hin wieder ab.

(1) variabel: Beide Fiederformen finden sich bei einer Art.

3. Fiederform:

(1) ovat: Die breiteste Stelle der Fiederlamina befindet sich zwischen Basis und Mitte der Fieder (Tafel 2, Abb. 1).

(2) obovat: Die breiteste Stelle der Fiederlamina befindet sich zwischen Apex und Mitte der Fieder (Tafel 2, Abb. 2).

(3) elliptisch: Die breiteste Stelle der Fiederlamina befindet sich in der Fiedermitte (Tafel 2, Abb. 3).

(4) oblong: Im mittleren Drittel der Fieder befindet sich ein Bereich, in dem die Fiederränder parallel zueinander verlaufen (Tafel 2, Abb. 4).

(5) ovat bis elliptisch

(6) obovat bis elliptisch

(7) oblong bis elliptisch

(8) oblong bis obovat

4. Fiederspreite:

(0) mehr oder weniger symmetrisch: Fiederspreite spiegelsymmetrisch, wobei der Mittelnerv die Spiegelachse darstellt (Tafel 2, Abb. 3).

(9) stark asymmetrisch: Die Form der Lamina auf der akroskopen Seite des Mittelnervs unterscheidet sich deutlich von der auf der basiskopen Seite. Die Fiederlamina ist basiskop gefördert. Der Mittelnerv ist meist gebogen (Tafel 2, Abb. 5).

(1) variabel: beide Fiederformen finden sich bei einer Art

5. Fiedern:

(0) ungestielt: Fieder sitzend, Stiel kürzer als 1 mm

(1) kurz gestielt: Fiederstiel 1-3 mm lang

(2) variabel: beide Formen finden sich bei einer Art

6. Fiederbasis:

(siehe auch Symmetrieverhältnisse der Fiederspreite unter "4. Fiederspreite mehr oder weniger symmetrisch/stark asymmetrisch")

- (0) +/- symmetrisch: unter +/- symmetrisch fallen auch leichte Asymmetrien, sofern der Gesamteindruck einer Symmetrie gewahrt bleibt (Tafel 2, Abb. 6).
- (2) stark asymmetrisch: Unter stark asymmetrisch fallen Fiederbasen bei denen die rechte und die linke Hälfte der Fiederlamina in unterschiedlicher Höhe des Fiederstiels auslaufen, sowie Fiederbasen, deren rechte und linke Hälften eine unterschiedliche Form aufweisen (Tafel 2, Abb. 7).
- (1) variabel: beide Formen finden sich bei einer Art

7. Fiederbasis:

- (0) plan: Lamina im Bereich der Fiederbasis plan vorliegend
- (1) revolut, mit Auriculae ('geöhrt'): Die Ränder der Fiederlamina sind im basalen Bereich abaxial zurückgeschlagen (revolut) (Tafel 1, Abb. 2), oder mit kleinen zipfeligen Auswüchsen, die i. d. R. auch abaxial zurückgeschlagen sind (Tafel 2, Abb. 8) ausgestattet.

8. Fiederspitze:

- (0) lang auslaufend: Die apikale Hälfte der Fieder verjüngt sich stetig bis zur Spitze (Tafel 3, Abb. 1).
- (1) aufgesetzt: Die Spitze der Fieder läuft i. d. R. stumpf zu, läuft dann aber abrupt schmal und spitz aus (Tafel 3, Abb. 2).
- (2) fehlend: Das Fiederende ist abgerundet, eine Spitze ist nicht vorhanden (Tafel 3, Abb. 3).
- (3) variabel: Mehrere Formen finden sich bei einer Art.

9. Fiederspitze:

- (0) spitz: Die Spitze der Fieder läuft spitz in einem Winkel $<90^\circ$ aus (Tafel 3, Abb. 2).
- (1) spitz bis stumpf
- (2) stumpf: Die Spitze der Fieder läuft stumpf in einem Winkel $>90^\circ$ aus (Tafel 3, Abb. 4).
- (3) stumpf bis rund

- (4) rund: Das Fiederende ist abgerundet, eine Spitze ist nicht vorhanden (Tafel 3, Abb. 3).

10. Fiederrand:

- (0) ganzrandig: Der Fiederrand weist keinerlei Zähnelung auf.
(1) gesägt: Der Fiederrand ist mit Zähnchen besetzt, deren Spitze zur Fiederspitze weisen. Die Flanken der Zähnchen sind verschieden.

11. Fiederzähne:

- (0) nur im apikalen Fiederteil: Der Fiederrand ist nur im apikalen Teil gesägt, der basale Teil ist ganzrandig (Tafel 3, Abb. 5).
(2) überall: Der Fiederrand ist insgesamt gesägt.
(1) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

12. Zähnelung:

- (0) gleichmäßig: Die Zähne des gesägten Fiederrandes sind in Größe, Abstand und Ausrichtung +/- gleich. Die Zähnelung erscheint homogen (Tafel 3, Abb. 6).
(2) ungleichmäßig: Die Zähne des gesägten Fiederrandes unterscheiden sich in Größe, Abstand oder Ausrichtung. Die Zähnelung erscheint unregelmäßig (Tafel 3, Abb. 7).
(1) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

13. Zähnelung:

- (1) zweifach: Anhand von Größe und Abstand lassen sich die Zähne in zwei Kategorien einordnen (Tafel 3, Abb. 8).
(2) variabel: Beide Ausprägungen finden sich bei einer Art.
(0) einfach: Das Einordnen der Zähne in zwei Kategorien ist nicht möglich (Tafel 3, Abb. 6).

14. Fiederzähne:

- (0) stumpf: Die Spitze der Fiederzähne ist stumpf (Tafel 4, Abb. 1).
(1) spitz: Die Spitze der Fiederzähne ist spitz (Tafel 4, Abb. 2).
(2) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

15. Fiederzähne:

- (0) anliegend: Die Zähne des Fiederrands sind so stark zum Fiederapex hin orientiert, dass sie dem Fiederrand anliegen (Tafel 4, Abb. 3).
- (2) abstehend: Die Zähne des Fiederrandes stehen +/- vom Fiederrand ab (Tafel 4, Abb. 4).
- (1) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

16. Fiederzähne sichelförmig gebogen (nein/ja/variierend: 0/1/2)

Die apikale Flanke der Fiederzähne ist konkav, die basale Flanke stark konvex. So ergibt sich eine sichelähnliche Form der Fiederzähne; sie erscheinen gekrümmt (Taf. 4, Abb. 5).

17. Zahnbuchten:

- (0) gekerbt: Die Flanken zweier benachbarter Zähne sind durch eine deutliche Kerbe voneinander getrennt (Tafel 4, Abb. 4).
- (1) rundlich: Die Flanken zweier benachbarter Zähne gehen fließend durch einen rundlichen Bogen ineinander über (Tafel 4, Abb. 5).
- (2) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

18. Zähne klein, mit deutl. Zwischenraum (nein/ja: 0/1)

Die Flanken zweier benachbarter Zähne grenzen nicht aneinander, sie sind durch einen gerade verlaufenden Abschnitt Fiederrands voneinander getrennt (Tafel 4, Abb. 3).

Nervatur:

Anmerkung: Die angegebenen Ordnungsgrade der Nerven beziehen sich hier auf Einzelfiedern, nicht auf das gesamte Fiederblatt. Da die Juglandaceen-Blätter eine Fiederung erster Ordnung aufweisen, muß dem angegebenen Ordnungsgrad ein weiterer hinzugerechnet werden, wenn man die Angaben auf das Fiederblatt beziehen will. Die Angabe "Nerven 2. Ordnung", die sich auf die Fieder bezieht, entspricht den Nerven 3. Ordnung in Bezug auf das Fiederblatt. Gleiches gilt für die Bezeichnung "Mittelnerv": Sie bezieht sich auf die Einzelfieder und entspricht den Nerven zweiter Ordnung, wenn man die Angaben auf das Fiederblatt beziehen will.

19. Nervatur

- (0) kraspedodrom: Die Nerven 2. Ordnung enden am Fiederrand (Tafel 4, Abb. 6).
- (1) kraspedodrom bis semikraspedodrom
- (2) semikraspedodrom: Die Nerven 2. Ordnung verzweigen sich am Fiederrand, wobei ein Zweig am Fiederrand endet, der andere sich jedoch mit dem benachbarten, apikal folgenden Nerv 2. Ordnung verbindet (Tafel 4, Abb. 7).
- (3) semikraspedodrom bis brochiodrom
- (4) brochiodrom: Die Nerven 2. Ordnung verbinden sich im Bereich des Fiederrandes mit dem benachbarten, apikal folgenden Nerv 2. Ordnung (Tafel 4, Abb. 8).

20. Mittelnerv:

Anmerkung: Auch bei diesem Merkmal wurden nur Seitenfiedern berücksichtigt, da nur bei diesen auch ungerade Mittelnerven vorkommen.

- (0) gerade: Der Mittelnerv der Fieder verläuft gerade.
- (2) ungerade: Der Mittelnerv der Fieder ist ganz oder teilweise (i. d. R. zur Endfieder hin) gebogen, die Fieder dadurch asymmetrisch.
- (1) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

21. Fiedern:

- (1) mit Randnerv: Der Randnerv verläuft unmittelbar am Fiederrand und umgibt so die gesamte Fieder (Tafel 5, Abb. 1).
- (0) ohne Randnerv: Der Randnerv fehlt.

22. Nerven 2. Ordnung

- (0) gerade: Die Nerven 2. Ordnung verlaufen gerade (Tafel 5, Abb. 2).
- (2) aufwärts gebogen: Die Nerven 2. Ordnung sind auf ihrer gesamten Länge leicht zur Fiederspitze hin gebogen. Dabei ist nicht die Biegung im Bereich des Fiederrandes gemeint, in dem sich die Nerven 2. Ordnung auch verzweigen (Tafel 5, Abb. 3).
- (1) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

23. Nerven 2. Ordnung kurz parallel zum Mittelnerv verlaufend (nein/ja: 0/1)

Die Nerven 2. Ordnung verlaufen teilweise kurz dem Mittelnerv angeschmiegt, bevor sie von diesem abzweigen. Sie können also schon vor dem Abzweigen vom Mittelnerv von diesem unterschieden werden (Tafel 5, Abb. 4).

24. Nerven 2. Ordnung

Die Nerven 2. Ordnung verzweigen sich im Bereich des Fiederrandes oft.

- (0) randwärts offen: Die Verzweigungen enden in der Zähnelung (Tafel 5, Abb. 5).
- (2) randwärts geschlossen: Die Verzweigungen verschmelzen mit dem jeweils apikal folgenden Nerv (Tafel 5, Abb. 6).
- (1) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

25. randliche Nerven

- (0) bogig-geschlossen: Die Nerven am Fiederrand bilden Bögen aus, dadurch entsteht ein geschlossenes Nervennetz (Tafel 5, Abb. 7).
 - (1) teilweise offen endend: Die Nerven laufen teilweise am Fiederrand aus.
- Nicht berücksichtigt werden in dieser Definition die Nerven der Zähnelung (sofern vorhanden), da diese immer in den Zähnen offen enden (Tafel 5, Abb. 8).

26. Nerven 3. Ordnung

- (0) senkrecht zu Nerven 2. Ordnung: Die Nerven 3. Ordnung zweigen von den Nerven 2. Ordnung mehr oder weniger senkrecht ab. Trifft dies zu, variiert der Winkel in Bezug auf den Mittelnerv der Fieder, da die Nerven 2. Ordnung im Randbereich der Fieder zur Fiederspitze hin gebogen sind (Tafel 6, Abb. 1).
- (1) variierend: Der Winkel der Abzweigung der Nerven 3. Ordnung variiert.

27. Nerven 3. Ordnung

- (0) die Nerven 2. Ordnung verbindend: Die Nerven 3. verbinden die benachbarten Nerven 2. Ordnung miteinander (Tafel 6, Abb. 1).
- (1) retikulat auslaufend: Die Nerven 3. Ordnung verzweigen sich und laufen in Nerven höherer Ordnung aus (Tafel 6, Abb. 2).
- (2) variabel: Beide Formen finden sich bei einer Art.

28. Nerven der Fiederzähne

Dieser Punkt bezieht sich auf die Nervatur der Fiederzähne bei gesägten Fiederrändern.

- (0) median: Ein Nerv durchläuft den jeweiligen Zahn median (Tafel 6, Abb. 3).
- (1) supramedian: Ein Nerv durchläuft den jeweiligen Zahn exzentrisch (Tafel 6, Abb. 4).

29. Nerven in die Bucht der Fiederzähne auslaufend (nein/ja/variabel: 0/1/2)

Die Nerven laufen in den Buchten der Fiederzähne aus. In solchen Fällen ist der betroffene Zahn oft nicht enerviert, es kann aber auch folgender Fall auftreten:

30. Nerven sich kurz vorher verzweigend, in Bucht und Fiederzähne auslaufend

(nein/ja/variabel: 0/1/2)

Der Nerv verzweigt sich kurz vor der Basis des Fiederzahns. Ein Ast läuft in der Zahnbucht aus, ein weiterer Ast durchläuft den Fiederzahn (Tafel 6, Abb. 5).

31. Nerven in der Bucht zusammenlaufend (nein/ja/variabel: 0/1/2)

Mehrere Nerven laufen in der Bucht der Fiederzähne in einem Punkt zusammen (Tafel 6, Abb. 3)

32. Nerven der Interkostalfelder

- (0) keine: In den Interkostalfeldern existiert keine Nervenendung (Tafel 6, Abb. 6).
- (1) einfach: Die Nerven in den Interkostalfeldern sind unverzweigt (Tafel 6, Abb. 7).
- (2) 1x verzweigt: Die Nerven in den Interkostalfeldern sind einfach verzweigt (Tafel 6, Abb. 8).
- (3) 2x verzweigt: Die Nerven in den Interkostalfeldern sind zweifach verzweigt (Taf. 7, Abb. 1).
- (4) 3x verzweigt: Die Nerven in den Interkostalfeldern sind dreifach verzweigt (Tafel 7, Abb. 2).

Indument-Merkmale:

33. Zahl der Schildhaartypen

- (0) ein Schildhaartyp
- (1) zwei Schildhaartypen (Tafel 7, Abb. 3 und 4)
- (2) drei Schildhaartypen

Schildhaare gelten als charakteristisches Erkennungsmerkmal für Juglandaceen-Blätter. Teilweise treten auch mehrere, deutlich unterscheidbare Typen von Schildhaaren auf (s. u.).

34. Schildhaartypen

(0) ein Schildhaartyp

(1) Schildhaartypen unterschiedlich groß (Tafel 7, Abb. 3 und Abb. 7)

(2) Schildhaartypen gleich groß

Dieses Merkmal wird zunächst per Augenschein untersucht, eine genaue Messung der Schildhaare bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten. Daher werden hier nur eindeutige Größenunterschiede erfasst.

35. Schildhaar-Schilde

(0) gleichmäßig rund, kreisförmig: Die Schildhaar-Schilde sind kreisrund ausgestaltet (Taf. 7, Abb. 4).

(1) unregelmäßig: Die Schildhaar-Schilde haben eine unregelmäßige Form (Tafel 7, Abb. 4).

(2) beide Typen: Es treten beide Schildhaar-Formen auf.

36. Rand der Schildhaar-Schilde

(0) ganzrandig: Der Rand der Schildhaare ist gerade und gleichmäßig.

(1) gebuchtet, gekerbt: Der Rand der Schildhaare ist gebuchtet oder gekerbt.

(2) ausgefranst: Der Rand der Schildhaare ist unregelmäßig ausgefranst (Tafel 7, Abb. 5).

(3) ganzrandig und gebuchtet: Es treten diese zwei Schildhaarformen auf (Tafel 7, Abb. 4).

(4) ganzrandig und ausgefranst: Es treten diese zwei Schildhaarformen auf.

(5) gebuchtet und ausgefranst: Es treten diese zwei Schildhaarformen auf.

37. Schildhaar-Schilde +/- kreuzförmig (nein/ja: 0/1)

Bei einigen *Carya*-Arten tritt eine besondere Form von Schildhaar-Schilden auf. Diese sind +/- kreuzförmig (Tafel 7, Abb. 6).

38. Schildhaar-Schilde

(0) einzellig: Die adulten Schildhaar-Schilde sind einzellig.

(1) mehrzellig: Die adulten Schildhaar-Schilde bestehen aus mehreren Zellen .

(2) beides: Es treten beide Schildhaar-Typen auf (Tafel 7, Abb. 7).

39. Schildhaar-Schilde napfförmig (nein/ja: 0/1)

Die Schildhaar-Schilde sind entweder schild- bis kissenförmig, oder sie sind napfförmig ausgeprägt (Tafel 7, Abb. 8).

40. Farbe(n) der Schildhaare:

- (0) weiß
- (1) gelb
- (2) braun
- (3) gelb und braun: Es treten zwei Schildhaartypen mit je einer dieser beiden Farben auf.
- (4) weiß und braun: Es treten zwei Schildhaartypen mit je einer dieser beiden Farben auf.
- (5) weiß und gelb: Es treten zwei Schildhaartypen mit je einer dieser beiden Farben auf.
- (6) variabel: Es treten mehrere Farben an einem Schildhaartyp auf.

41. Drüsenhaare vorhanden (nein/ja: 0/1)

42. Drüsenköpfchen

- (0) ein- bis dreizellig
- (1) vierzellig
- (2) vielzellig (Tafel 8, Abb. 2 und 3)
- (3) ein- bis dreizellige und vierzellige (Tafel 8, Abb. 1)
- (4) ein- bis dreizellige und vielzellige
- (5) vierzellige und vielzellige
- (6) ein- bis dreizellige, vierzellig und vielzellige

43. Drüsenköpfchen

- (0) unterschiedlich groß
- (1) gleich groß
- (2) beide Typen

Diese Unterteilung bezieht sich jeweils auf ein bis dreizellige, vierzellige oder vielzellige Drüsenköpfchen.

44. Stiele der Drüsenzellen

- (0) unterschiedlich lang
- (1) +/- gleich lang
- (2) beide Typen

Diese Unterteilung bezieht sich jeweils auf Drüsenhaare mit ein bis dreizelligen, vierzelligen oder vielzelligen Drüsenköpfchen.

45. Zahl der Stielzellen

- (0) eine bis drei Stielzellen
- (1) mehr als drei Stielzellen
- (2) beide Typen

Anmerkung: Die nun folgenden Punkte 46. bis 50. beziehen die Behaarung der Domatien nicht ein. Diese wird in den Punkten 51. bis 56. gesondert behandelt, da sie häufig von der Behaarung der restlichen Fieder abweicht. Die Definitionen der Punkte 46. bis 50. entstammen HARDIN & STONE 1984.

46. einfache Haare

- (0) fehlend
- (1) vorhanden

Hier werden spitz zulaufende, meist einzellige und unverzweigte Haare als einfache Haare bezeichnet (vgl. NAGEL 1914)

47. solitäre Haare

- (0) fehlend
- (1) vorhanden (Tafel 8, Abb. 4)
- (2) besonders lang (Tafel 8, Abb. 7)
- (3) beide Typen

Solitäre Haare sind einfache Haare, die einzeln auftreten. Es kann auch eine besonders lange Form auftreten. Der Status „besonders lang“ entspricht dem Haartyp „solitary“ in HARDIN & STONE 1984. Dies trifft auch auf die Merkmale Nr. 48 und Nr. 49 zu.

48. paarig gruppierte Haare

- (0) fehlend

(1) vorhanden (Tafel 8, Abb. 4)

(2) besonders lang

Dieser Haartyp zeichnet sich durch eine paarige Gruppierung einfacher Haare aus.

49. Haare in Büscheln

(0) fehlend

(1) vorhanden (Tafel 8, Abb. 5, 6)

(2) besonders lang

Bei diesem Haartyp sind bis zu 8 einfache Haare in Büscheln zusammengefasst (vgl. HARDIN & STONE 1984).

50. Sternhaare vorhanden (nein/ja: 0/1)

Bei diesem Haartyp sind 8 oder mehr einfache Haare in einem Büschel mit zwei Ebenen angeordnet (vgl. HARDIN & STONE 1984).

Haartypen, die im Bereich der Domatien vorkommen (vgl. WESTERKAMP & DEMMELMEYER 1997):

51. Domatien: Tüten (nein/ja: 0/1) (Tafel 8, Abb. 8)

52. Haarbüschel (nein/ja: 0/1)

53. Sternhaare (nein/ja: 0/1)

54. paarige Haare (nein/ja: 0/1)

55. solitäre Haare (nein/ja: 0/1)

56. Domatien

(0) fehlend

(1) nur am Mittelnerv

(2) auch an den Nerven 2. Ordnung

Domatien kommen bei Juglandaceen i. d. R. nur entlang des Mittelnervs vor. Bisher ist nur eine Ausnahme beobachtet worden: Bei Fiedern von *Engelhardia spicata* kommen Domatien auch an den Nerven 2. Ordnung vor (CAMPBELL-GASIS 1995).

57. Blattrand:

- (0) kahl
- (1) solitäre Haare
- (2) paarige Haare
- (3) Haarbüschel
- (4) solitäre Haare, paarige Haare und Haarbüschel
- (5) solitäre Haare, paarige Haare, Haarbüschel und Sternhaare

58. Haarbüschel nur auf den Zähnen des Blattrands (nein/ja: 0/1)

Dieses Merkmal wurde bisher nur bei *Carya ovata* beobachtet. Eine weitere Verbreitung innerhalb der Juglandaceae ist bisher nicht bekannt (Tafel 9, Abb. 1).

59. Kutikula mit Relief/Oberflächenmuster (nein/ja: 0/1)

(vgl. HARDIN & STONE 1984)

In einigen Fällen hat die Kutikula ein Oberflächenmuster, meist in der Form von Striae (Tafel 9, Abb. 2).

60. Relief/Oberflächenmuster im Bereich der Stomata (nein/ja: 0/1)

Das Oberflächenmuster der Kutikula kann auf die Umgebung der Stomata beschränkt sein (Tafel 9, Abb. 3).

61. Epidermis-Zellwände gerade/undulierend (0/1)

Die antiklinen Zellwände der Epidermis verlaufen entweder gerade oder undulierend (Tafel 9, Abb. 4 und 5). Oft finden sich in einem Präparat Bereiche mit undulierenden Zellwänden neben Bereichen mit gerader Zellwand. In solchen Fällen von unterschiedlich stark undulierenden Zellwänden wird das Präparat als undulierend eingestuft.

62. Stomata anomozytisch (nein/ja: 0/1)

Anomozytische Stomata sind nicht von Nebenzellen umgeben, die sich in ihrer Form von den restlichen Epidermiszellen unterscheiden (Tafel 9, Abb. 6).

2. 5. Merkmals-Matrix

Die Spalten der Merkmalsmatrix entsprechen den in Tabelle 4 aufgeführten Merkmalen, die Zeilen entsprechen den untersuchten Arten (Tabelle 5). Die Reihenfolge der Merkmale in der Merkmalsmatrix entspricht der Nummerierung der Merkmale in Tabelle 3. Die Merkmale werden in der Matrix üblicherweise nicht gesondert beschriftet, sie lassen sich durch die Reihenfolge der Spalten leicht feststellen.

Tabelle 3: Numerische Merkmalsmatrix:

Alf01	00611	20100	?????	??40	12210	00???	?0110	00002	0????	0????	?????	00000	00
Car01	20020	20001	12010	00101	02200	00011	11110	00203	10110	11110	01011	10000	11
Car02	20200	20301	21011	20000	02000	00100	10110	00203	10110	0????	10001	13100	11
Car03	20200	20001	21011	00020	01020	00011	10112	30202	10110	11110	00011	14000	11
Car04	20510	20101	20011	00021	02000	10011	10110	00005	10110	11110	11011	10000	11
Car05	20400	10101	12011	02001	01201	00011	10112	30202	10110	0????	11000	10000	01
Car06	20510	20101	20010	10111	00221	00110	11110	30203	10110	13110	11011	11000	11
Car07	20410	20001	22011	00001	01200	00000	00110	00203	10112	11110	11011	24000	11
Car08	20200	20001	20010	00000	01200	00000	10110	00203	14000	11110	11011	24000	11
Car09	20410	20101	21011	22001	01200	00022	10112	01202	10110	0????	11011	10000	11
Car10	20500	20101	21011	00001	01000	00000	10112	00202	10110	0????	11011	10001	11
Car11	20710	20101	21011	02001	01000	00000	10112	01206	10110	11110	11011	14100	11
Car12	20300	20001	22011	00001	01000	00000	10112	01206	10110	11110	11010	14011	11
Car13	20200	20001	21021	22001	01020	00000	00110	00001	10110	11110	11011	12000	11
Car14	20100	20341	22001	00010	00001	00011	12001	10002	10110	11000	11011	20000	11
Car15	20202	00100	?????	??41	01210	00???	?0000	00002	0????	11010	11011	20000	11
Car16	20200	10001	21001	20011	01220	00000	10212	31202	11110	13110	01010	20000	01
Car17	20400	20001	22010	02011	01220	00000	10110	00203	10110	13111	11001	25000	11
Car18	20500	20001	22011	00001	01000	00000	10112	30202	0????	11110	11011	20000	01
Cyc01	20200	20101	20011	02011	01220	00022	01110	00001	10110	11100	10011	10011	11
Eng01	00012	20000	?????	??31	02011	100??	?1112	50203	0????	0????	00001	20000	01
Eng02	00200	10100	?????	??41	02010	00???	?0110	10202	0????	0????	10001	10000	01
Eng03	0?211	10110	?????	??41	02210	10???	?1001	10002	0????	0????	?????	10000	01
Eng04	10300	00221	02010	00011	01000	00011	01112	40206	0????	11000	10001	21000	01
Eng05	00200	20100	?????	??41	01211	10???	?1112	40206	0????	11000	10001	20000	01
Jug01	20600	20101	22010	01111	01020	00000	00000	00016	16222	11111	11001	14001	11
Jug02	?2002	20101	20002	00021	01010	00111	11000	00011	16122	11110	11100	20000	01
Jug03	22012	20311	21011	00021	01000	00022	23110	00202	10110	10011	?????	00000	11
Jug04	20000	10101	22011	00010	01020	00000	20000	00001	16122	11111	01110	11000	11
Jug05	21200	00101	22011	00011	00021	00010	10000	10006	16122	11111	01111	14000	11
Jug06	12020	10001	22011	00011	01000	00011	12000	?0?01	?1?22	11110	11011	10000	11
Jug07	12011	10101	22011	00011	01000	00020	13000	10002	?1?22	11110	11011	20000	01
Jug08	21000	00001	22011	00011	01000	00021	12000	00006	14202	11110	11011	10000	11
Jug09	20200	10101	22011	00031	00020	00000	02000	00001	16122	11110	11011	14001	01
Jug10	12020	20001	22011	00011	02020	00111	11000	10001	16122	11110	11011	10000	01
Jug11	1?010	20001	20012	00011	01000	00011	10000	00001	14222	11111	11100	10000	01
Jug12	22411	20101	22022	20021	01000	00011	02000	00000	1?222	11111	11100	10000	01
Jug13	12410	20101	12011	01111	01000	00011	02000	10001	16?22	11110	11011	10001	11
Jug14	2?421	20001	20020	00021	01100	00111	02000	10002	13122	11110	11011	10000	11
Jug15	20202	20120	?????	??41	01010	00???	?4000	10001	16?22	11110	11011	10001	01
Ore01	0?211	21300	?????	??40	00010	11???	?0110	00201	0????	0????	11011	00000	10
Pla01	20020	20001	22011	00001	01000	00011	12112	30206	10110	11110	11011	10001	01

Pla02	21020	20001	22111	00001	01000	02011	10110	00203	10110	11000	01001	11001	11
Pte01	22320	20001	21011	00020	02020	00011	14112	30204	0????	10010	01100	10001	01
Pte02	21320	20101	20011	00020	00020	00011	14112	3020?	0????	0????	11110	10001	11
Pte03	20310	20101	20011	00021	01021	00011	14112	30203	10110	12220	01000	10001	11
Pte04	20700	20101	21011	00020	01020	00011	14112	30003	10110	12220	01011	10001	11
Pte05	20320	20001	20011	00021	01020	00011	14112	30203	0????	11000	11011	10001	11
Rho01	20320	20001	21011	00000	01020	00011	04001	10206	13110	11000	00001	11000	11
M1	2?011	10001	20012	22011	02100	01022	20000	0000?	?????	??000	?????	000??	21
M2	??50?	00301	22111	22001	0000?	02000	0?000	0000?	?????	??000	?????	000??	01
M3	??210	20301	22012	00002	0000?	01022	00000	0000?	?????	??000	?????	000??	01
M4	2?201	11001	21211	22001	0210?	01000	00000	0000?	?????	??000	?????	000??	01
E1	20411	10001	20012	22011	01000	01022	00000	0000?	?????	11000	?????	000??	?1
E2	20501	10301	22111	00000	0110?	??022	0?000	0000?	?????	11000	?????	000??	?1
E3	20210	10301	20012	00000	0100?	01022	00000	0000?	?????	11000	?????	000??	?1

Legende zur numerischen Datenmatrix:

Tabelle 4: Reihenfolge der Merkmale in der numerischen Merkmalsmatrix:

- 1.Fiederblatt paaripinnat/variabel/impaaripinnat (0/1/2)
2. max. Fiedergröße apikal/variabel/mittig (0/1/2)
- 3.Fiederform ovat/obovat/elliptisch/oblong/ov-el/oo-el/ol-el/ol-oo (0/1/2/3/4/5/6/7)
- 4.Fiederspreite +/- symmertisch/variabel/stark asymmetrisch (0/1/2)
- 5.Fiedern ungestielt/variabel/kurz gestielt (0/1/2)
- 6.Fiederbasis +/- symmetrisch/variabel/stark asymmetrisch (0/1/2)
- 7.Fiederbasis plan/revolut, mit Auriculae (0/1)
- 8.Fiederspitze lang auslaufend/aufgesetzt/fehlend/variabel (0/1/2/3)
- 9.Fiederspitze spitz/sp-st/stumpf/st-r/rund (0/1/2/3/4/5)
- 10.Fiederrand ganzrandig/gesägt (0/1)
- 11.Fiederzähne nur im apikalen Fiederteil/variierend/überall (0/1/2)
- 12.Zähnelung gleichmäßig/variabel/ungleichmäßig (0/1/2)
- 13.Zähnelung einfach/zweifach/variabel (0/1/2)
- 14.Fiederzähne stumpf/spitz/variabel (0/1/2)
- 15.Fiederzähne anliegend/abstehend/variierend (0/1/2)
- 16.Fiederzähne sichelförmig gebogen (nein/ja/variierend: 0/1/2)
- 17.Zahnbuchten gekerbt/rundlich/variabel (0/1/2)
- 18.Zähne klein, mit deutl. Zwischenraum (nein/ja: 0/1)
- 19.Nervatur kraspedodrom/k-s/semikraspedodrom/ s-b/brochiodrom (0/1/2/3/4)
- 20.Mittelnerv gerade/vaiabel/ungerade (0/1/2)
- 21.Fiedern mit/ohne Randnerv (1/0)
- 22.Nerven 2. Ordn. gerade/variabel/aufw. gebogen (0/1/2)
- 23.Nerven 2. Ordn. kurz parallel zum HN verlaufend (nein/variabel/ja: 0/1/2)
- 24.Nerven 2. Ordn. randwärts offen/geschl./variabel (0/1/2)
- 25.randl. Nerven bogig-geschlossen/teilw. offen endend (0/1)
- 26.Nerven 3. Ordnung senkrecht zu 2. Ordn. od. variierend (0/1)
- 27.Nerven 3. Ordn. die N. 2. Ordn. verbindend/retikulat auslaufend/variabel (0/1/2)
- 28.Nerven der Fiederzähne median/m-supramedian (0/1)
- 29.Nerven in die Bucht der Fiederzähne auslaufend (nein/ja/var.: 0/1/2)
- 30.Nerven sich kurz vorher verzweigend, in Bucht und Fiederzähne auslaufend (nein/ja/var.: 0/1/2)
- 31.Nerven in der Bucht zusammenlaufend (nein/ja/var. 0/1/2)
- 32.Nervenenden der Interk. keine/einfach/1x, 2x od.3x verzweigt (0/1/2/3/4)
- 33.Zahl der Schildhaartypen (1-3: 0/1/2)
- 34.Schildhaartypen 1/unterschiedl. groß/gleich (0/1/2)
- 35.Schildhaar-Schilde gleichmäßig rund/unregelmäßig/beide Typen (0/1/2)
- 36.Schildhaar-Schilde ganzrandig (gr)/gebuchtet od. gekerbt (gb)/gefranst (fr)/gr&gb/gr&fr/gb&fr (0/1/2/3/4/5)
- 37.Schildhaar-Schilde +/- kreuzförmig (0/1)
- 38.Schildhaar-Schilde einzellig/mehrzellig/beides (0/1/2)
- 39.Schildhaar-Schilde napfförmig (0/1)
- 40.Schildhaare weiß/gelb/braun/ge&br/we&br/variabel (0/1/2/3/4/5)
- 41.Drüsenhaare vorhanden (0/1)
- 42.Drüsenköpfchen a)1-3-zellig/b)4-zellig/c)vielzellig/a)&b)/a)&c)/b)&c)/a)&b)&c) (0/1/2/3/4/5/6)
- 43.Drüsenköpfchen unterschiedlich groß/gleich groß/beide Typen (0/1/2)
- 44.Stiele der Drüsenzellen unterschiedlich lang/gleich lang/beide Typen (0/1/2)

- 45.Zahl der Stielzellen 1-3/>3/beides (0/1/2)
 46.Einfache Haare fehlend/vorh.(0/1)
 47.solitäre Haare fehlend/vorh./bes. lang/beide (0/1/2/3)
 48.Haare paarig gruppiert (nein/ja/lang: 0/1/2)
 49.Haare in Büscheln (nein/ja/lang: 0/1/2)
 50.Sternhaare vorhanden (nein/ja: 0/1)
 51.Domatien: Tüten (0/1)
 52.Domatien: Haarbüschel (0/1)
 53.Domatien: Sternhaare (0/1)
 54.Domatien: paarige Haare (0/1)
 55.Domatien: solitäre Haare (0/1)
 56.Domatien fehlend/nur am Mittelnerv/an N. 2. Ordn. (0/1/2)
 57.Blattrand: kahl/solitäre Haare/paarige Haare/Haarbüschel/sH&pH&Hb/sH&pH&Hb&Sh (0/1/2/3/4/5)
 58.Haarbüschel auf den Zähnen des Blattrands (nein/ja: 0/1)
 59.Kutikula mit Relief/Oberflächenmuster (nein/ja: 0/1)
 60.Relief/Oberflächenmuster im Bereich der Stomata (nein/ja: 0/1)
 61.antikline Epidermis-Zellwände gerade/undulierend (0/1)
 62.Stomata anomozytisch (nein/ja: 0/1)

Tabelle 5: Reihenfolge der untersuchten Arten in der Merkmalsmatrix:

untersuchte Arten:	Arten-Kürzel:	untersuchte Arten:	Arten-Kürzel:
1.Alfaroa williamsii	al01	29.Juglans cathayensis	ju04
2.Carya aquatica	ca01	30.Juglans cinerea	ju05
3.Carya carolinae-septentrionalis	ca02	31.Juglans hindisii	ju06
4.Carya cathayensis	ca03	32.Juglans jamaicensis	ju07
5.Carya cordiformis	ca04	33.Juglans major	ju08
6.Carya floridana	ca05	34.Juglans manshurica	ju09
7.Carya glabra	ca06	35.Juglans microcarpa	ju10
8.Carya illinoensis	ca07	36.Juglans mollis	ju11
9.Carya laciniosa	ca08	37.Juglans neotropica	ju12
10.Carya myristicaeformis	ca09	38.Juglans nigra	ju13
11.Carya ovalis	ca10	39.Juglans olancha	ju14
12.Carya ovata	ca11	40.Juglans regia	ju15
13.Carya pallida	ca12	41.Oreomunnea mexicana	or01
14.Carya palmeri	ca13	42.Platycarya longipes	pl01
15.Carya poilanei	ca14	43.Platycarya strobilacea	pl02
16.Carya sinensis	ca15	44.Pterocarya fraxinifolia	pt01
17.Carya texana	ca16	45.Pterocarya hupehensis	pt02
18.Carya tomentosa	ca17	46.Pterocarya macroptera	pt03
19.Carya tonkinensis	ca18	47.Pterocarya rhoifolia	pt04
20.Cyclocarya paliurus	cy01	48.Pterocarya stenoptera	pt05
21.Engelhardia apoensis	en01	49.Rhoiptelea chiliantha	rh01
22.Engelhardia rigida	en02	50. (engelhardioid')	M1
23.Engelhardia roxburghiana	en03	51. (grob gesägt, obovat)	M2
24.Engelhardia serrata	en04	52. (breit-elliptisch)	M3
25.Engelhardia spicata	en05	53. (revolute/gehörte Basis)	M4
26.Juglans ailanthifolia	ju01	54. (engelhardioid')	E1
27.Juglans australis (Missouri)	ju02	55. (grob gesägt, obovat)	E2
28.Juglans californica	ju03	56. (breit-elliptisch)	E3

M 1 - M 4: Fossile Formengruppen aus Messel

E 1 - E 3: Fossile Formengruppen aus Eckfeld

2. 6. phylogenetische Merkmalsanalyse

Anfangs wurde versucht, mit den zusammengetragenen Blattmerkmalen eine phylogenetische Analyse mithilfe des Computerprogramms PAUP[®] durchzuführen. Das Ergebnis der Rechnung waren 335 Kladogramme. Ein aus den Kladogrammen errechneter ‚consensus tree‘ zeichnete sich durch zahlreiche Polytomien aus. Die phylogenetischen Informationen des ‚consensus trees‘ waren entsprechend gering. Da dieser Ansatz nicht genügend phylogenetische Informationen für das weitere Vorgehen lieferte wurde er aufgegeben.

Die für die weiteren Analysen notwendigen phylogenetischen Informationen wurden aus der Literatur zusammengetragen. Die phylogenetische Merkmalsanalyse stützt sich auf die Publikation von MANOS & STONE (2001). Aus den Ergebnissen dieser Publikation wurde mit dem Computerprogramm MacClade[®] ein Kladogramm der Juglandaceae erstellt. Die Topologie des Kladogramms ist durch diese Publikation vorgegeben. Anschließend wurden ausgehend von der erarbeiteten Merkmalsmatrix (s. o.) die Blattmerkmale auf das Kladogramm übertragen (auf das Kladogramm ‚gemappt‘). Als Resultat ergeben sich insgesamt 62 auf dem Kladogramm basierende, farbig dargestellte Merkmalsverteilungen für jedes einzelne der 62 Merkmale. Jede Farbe repräsentiert einen bestimmten Merkmalszustand.

In folgendem Beispiel (Abb. 3) wird die Merkmalsverteilung von Merkmal Nr. 1 (Fiederblatt paripinnat/variabel/imparipinnat) erläutert. Der Merkmalszustand ‚paripinnat‘ ist weiß markiert, der Merkmalszustand ‚imparipinnat‘ ist schwarz markiert, und der Merkmalszustand ‚variabel‘ ist lila markiert. Die Merkmalsverteilung innerhalb des Kladogramms wird vom Computerprogramm ermittelt.

Diese Darstellungen lassen nicht nur Rückschlüsse auf die Merkmalsverteilung in den Juglandaceae zu. Durch das zugrunde liegende Kladogramm wird die Merkmalsevolution in den Juglandaceae veranschaulicht. Anhand der Verteilungsmuster der einzelnen Merkmale lassen sich solche mit phylogenetischer Signifikanz, also Synapomorphien einzelner Taxa, von weniger informativen Merkmalen unterscheiden.

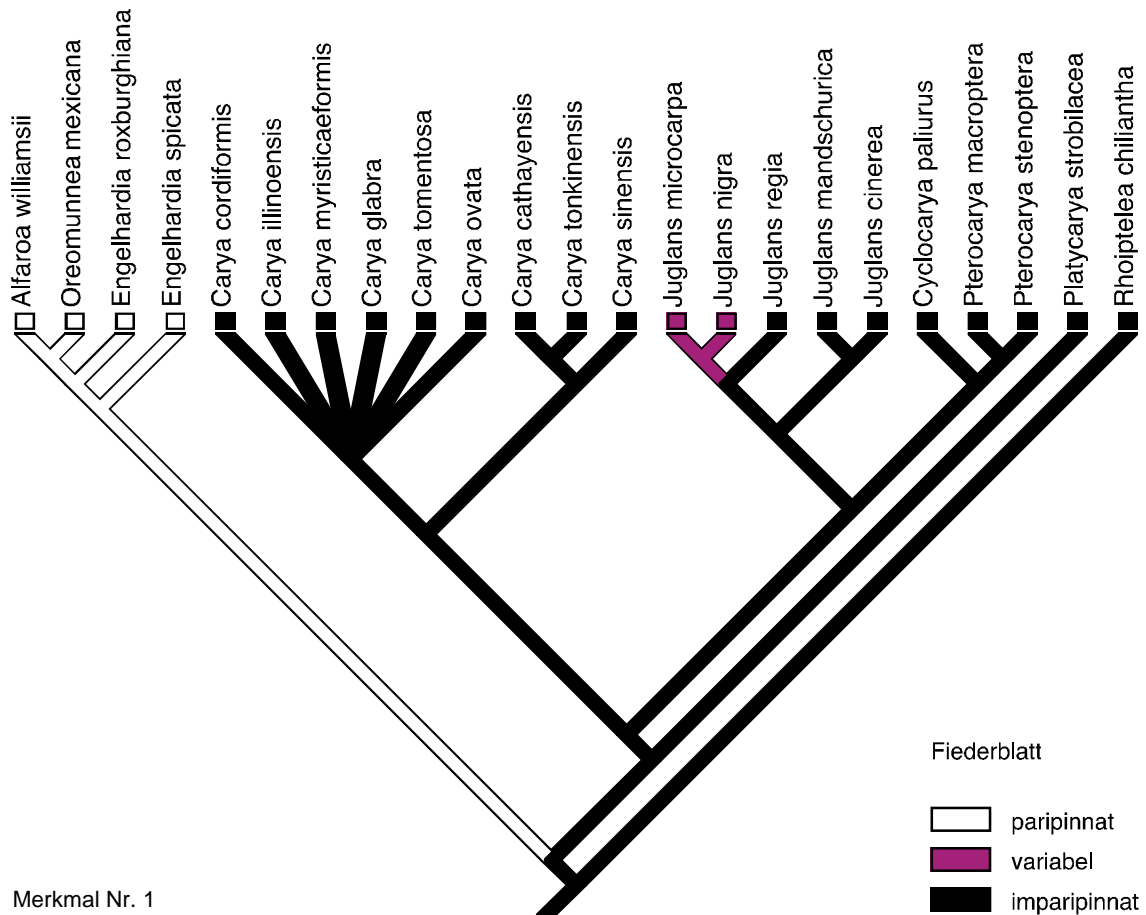


Abb. 3: Merkmals-Kodierung am Beispiel von Merkmal Nr. 1 (Blattfiederung). Der Merkmalszustand „paripinnat“ ist weiß markiert, der Merkmalszustand „imparipinnat“ ist schwarz markiert, und der Merkmalszustand „variabel“ ist lila kodiert.

In der hier vorgenommenen Merkmalsanalyse können nur solche Taxa berücksichtigt werden, die auch in der Arbeit von MANOS und STONE (2001) bearbeitet wurden. Nur für diese Taxa liegen die notwendigen phylogenetischen Informationen vor. Daher beschränkt sich die vorliegende Analyse auf 22 der 48 in der vorliegenden Arbeit untersuchten Juglandaceen-Arten, für die sowohl Blattmerkmale als auch phylogenetische Daten aus MANOS und STONE vorliegen.

Eine genauere Auflösung z. B. bei der Gattung *Carya* wäre für die Merkmalsanalyse wünschenswert gewesen, leider liegen zur Zeit keine genaueren Daten zur intragenerischen Phylogenie von *Carya* vor (STONE, pers. Mitt.). Die relativ geringe Zahl der hier verwendeten Taxa kann bei einzelnen Merkmalen zu Fehldeutungen führen. Daher wurden die Befunde aus den Kladogrammen anhand aller 48 untersuchten Arten überprüft. Hierfür wurde ergänzend zu den Kladogrammen auf die Merkmalsmatrix zurückgegriffen.

Aufgrund der Tatsache, dass die Fossilien nicht in die Merkmalsanalyse integriert werden können, wurde zusätzlich eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt. Da aber nur die Merkmalsanalyse detaillierte Informationen über die Merkmalsevolution liefert, konnte in der vorliegenden Arbeit nicht auf sie verzichtet werden.

Der Merkmalszustand „equivocal“ wurde vom Programm MacClade[®] ausgegeben. Er wird auf die Bereiche des Kladogramms angewandt, in denen es unklar ist, welcher Merkmalszustand vorliegt. Bei Merkmal Nr. 49 (Büschelhaare vorhanden oder fehlend) z. B. wird der Ast zwischen *Platycarya stroilacea*, *Carya*, *Juglans* und *Pterocarya/Cyclocarya* als „equivocal“ (zweideutig) deklariert. Die Merkmalsverteilung bei diesen Taxa lässt für diesen Bereich keine eindeutige Aussage zu, Büschelhaare können hier ausgeprägt sein oder auch nicht.

2. 7. Hauptkomponentenanalyse

Die Hauptkomponentenanalyse basiert auf der in Kapitel 2. 5. dargestellten Merkmalsmatrix. Im Gegensatz zur phylogenetischen Merkmalsanalyse konnten hier alle Taxa berücksichtigt werden, also auch die fossilen Juglandaceen-Blätter aus der Grube Messel und dem Eckfelder Maar.

Durch die Hauptkomponentenanalyse soll festgestellt werden, ob die untersuchten Taxa anhand von Blattmerkmalen Gruppierungen bilden (Abb. 4). Auftretende Gruppierungen werden mit der aktuellen Systematik verglichen.

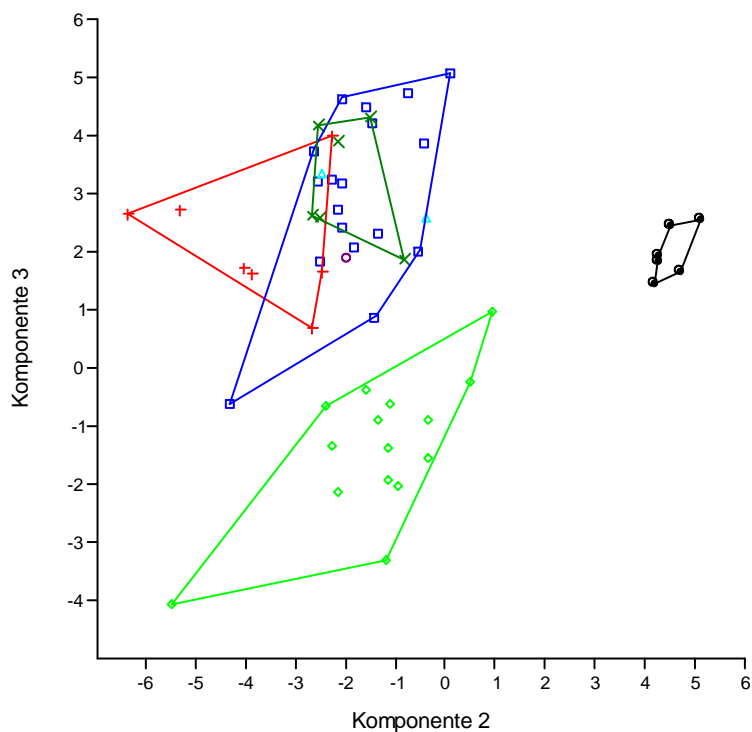


Abb. 4: In dieser Grafik werden die Arten der Gattung *Juglans* mit hellgrünen Rhomben dargestellt. Sie werden durch negative Werte der „Komponente 3“ gruppiert (vgl. Kap. 3. 2.). Die fossilen Taxa werden durch schwarze Punkte dargestellt. Sie gruppieren durch stark positive Werte der „Komponente 2“.

Entspricht eine auftretende Gruppierung z. B. einer Gattung, werden die Faktoren, die für diese Gruppierung verantwortlich sind, extrahiert. Die Analyse dieser Faktoren

führt zu den Blattmerkmalen, die zur entsprechenden Gruppierung (z. B. einer Gattung) geführt haben.

Durch die Hauptkomponentenanalyse lassen sich demnach zwei Fragestellungen beantworten. Zum einen lässt sich feststellen, inwieweit sich systematische Einheiten anhand von Blattmerkmalen abgrenzen lassen. Zum anderen lassen sich, sofern dies zutrifft, die Blattmerkmale ermitteln, die die abgegrenzten systematischen Einheiten charakterisieren.

Vor der eigentlichen Analyse wurden die gesammelten Daten standardisiert. Dazu wurde von allen Spalten der Merkmalsmatrix, also der Werte der Merkmale, Mittelwerte gebildet. Dann wurde von jedem einzelnen Wert einer Spalte deren Mittelwert subtrahiert. Zur Analyse der gesammelten Daten wurde eine Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis, PCA) mit dem Computerprogramm PAST[®] (HAMMER & al. 2001) durchgeführt. Bei diesem statistischen Verfahren werden die Merkmale (Variablen) zu den sog. Hauptkomponenten (Principal Components, PC) gruppiert (FRY 1996). Diese Hauptkomponenten zeichnen sich durch unterschiedliche Korrelationen von Merkmalen aus.

Der Anteil, den ein Merkmal an einer Hauptkomponente hat, wird als Ladung (,loading') angegeben. Diese Ladung entspricht einem Korrelationskoeffizienten mit einem Wert zwischen -1 und 1 (vgl. Anhang II, Abb. 7-12). Je höher der absolute Wert (unabhängig vom Vorzeichen) des Korrelationskoeffizienten, desto größer ist der Anteil des Merkmals an der Hauptkomponente. Ein Merkmal ist somit an jeder Hauptkomponente beteiligt. Es hat jedoch an jeder Hauptkomponente einen unterschiedlichen, dem jeweiligen Korrelationskoeffizienten entsprechenden Anteil (vgl. Anhang II, Abb. 7-12 und Tab. 2). Mathematisch entspricht der Korrelationskoeffizient eines Merkmals den Koordinaten eines Vektors, dem ,Eigenvektor' (Abb. 5).

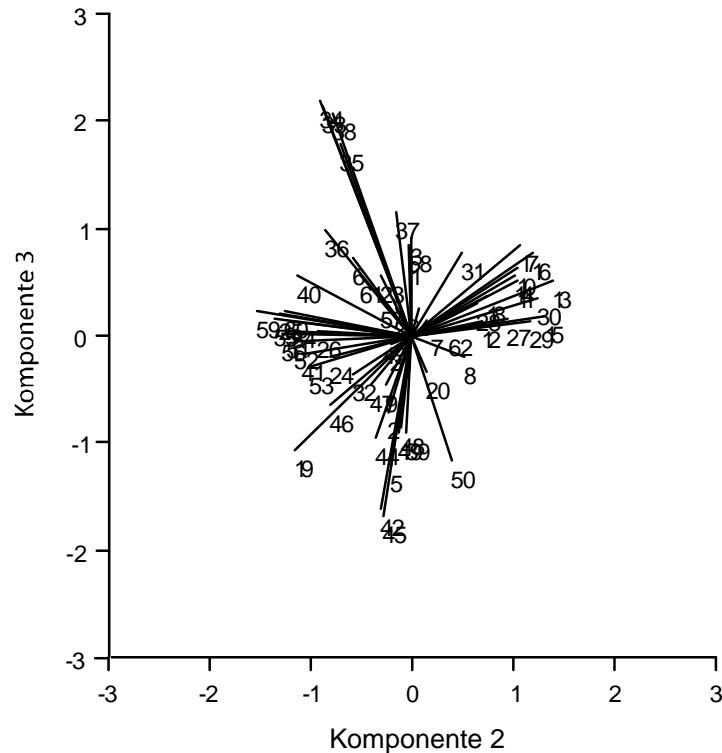


Abb. 5: Eigenvektoren der 62 Merkmale der Analyse, hier aufgetragen auf Hauptkomponente 2 gegen Hauptkomponente 3. Je länger der Eigenvektor, desto höher ist der Korrelationskoeffizient. Dementsprechend hoch ist der Anteil des Merkmals an der Hauptkomponente.

Aus den Eigenvektoren (bzw. den Korrelationskoeffizienten) einer Hauptkomponente wird ihr ‚Eigenwert‘ ermittelt. Der ‚Eigenwert‘ gibt die Varianz der Korrelationseffizienten einer Hauptkomponente an (vgl. Anhang II, Tab. 1). Damit besteht ein Zusammenhang zwischen ‚Eigenwert‘ und der Varianz des Datensatzes. Die erste Hauptkomponente erklärt die größte Varianz des Datensatzes, und hat dadurch die größte Aussagekraft (vgl. Anhang II, Tab. 1). Eigenwert und Varianz werden daher für die ersten Hauptkomponenten angegeben (vgl. Anhang II, Tab. 1). Mit Abnahme dieser Parameterwerte verlieren die Hauptkomponenten an Bedeutung für die Analyse des Datensatzes. In der Regel werden daher nur die ersten Hauptkomponenten bei der Analyse des Datensatzes berücksichtigt. In diesen Fällen spricht man von einer ‚reduzierten Faktorenlösung‘. Die Analyse der untersuchten Taxa, die üblicherweise OTU's (organisational taxonomic unit) genannt werden, wird dann mit den Hauptkomponenten statt den einzelnen Merkmalen durchgeführt. Für jede OTU wird pro Hauptkomponente ein Wert (‚score‘) errechnet (Anhang II, Tab. 3). Dann werden aus zwei oder drei Hauptkomponenten zwei- oder dreidimensionale Graphen (sog.

„plots“) gebildet. In diesen werden die OTU's entsprechend ihren ‚scores‘ gegen die Hauptkomponenten aufgetragen (Abb. 4). Die sich ergebenden Verteilungsmuster lassen Rückschlüsse auf Ähnlichkeit oder Unterschiedlichkeit der OTU's zu. Zur einfacheren Analyse wurden alle Arten (OTU's) einer Gattung mit dem gleichen Symbol versehen. Somit lassen sich die Verteilungsmuster von Gattungen besser erkennen (Abb. 4). Anhand ihrer Koordinaten lassen sich in der Tabelle mit den ‚scores‘ (vgl. Anhang II, Tab. 3) die Artenkürzel der OTU's ermitteln. Mit Tabelle 3 in Kap. 2. 5. lassen sich dann die jeweiligen Taxa identifizieren. Der Schlüssel für die verwendeten Symbole befindet sich in Anhang II, S. XXXIV.

3. Befunde

3. 1. phylogenetische Merkmalsanalyse

Aus der phylogenetischen Merkmalsanalyse resultieren insgesamt 62 Grafiken, die in Anhang I zu finden sind. Jede dieser Grafiken stellt die Verteilung eines Merkmals in dem der Merkmalsanalyse zugrunde liegenden Kladogramm dar (vgl. 2. 6.).

Anhand der Grafiken in Anhang I lassen sich folgende Gruppen von Merkmalen unterscheiden: Autapomorphe Merkmale, synapomorphe Merkmale und plesiomorphe Merkmale.

Autapomorphe Merkmale sind neu erworbene Merkmale eines einzigen Taxons. Hierzu zählen die Merkmale Nr. 7, 13, 21, 27, 58, 59 (Bsp.: Abb. 6).

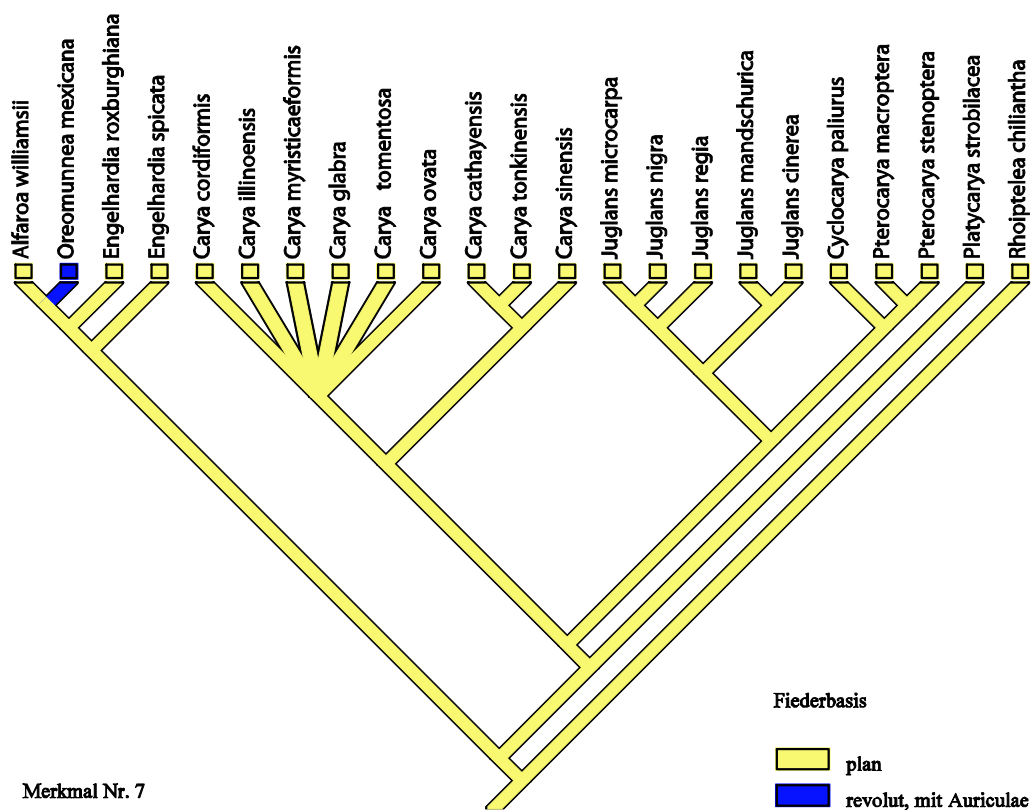


Abb. 6: *Oreomunnea mexicana* besitzt als einziges Taxon des Kladogramms eine revolute Fiederbasis mit Auriculae (blau markiert), eine Autapomorphie.

Ihre phylogenetische Bedeutung ist relativ gering, da sie zur Gruppierung der Taxa nur wenig beitragen (RIEPEL 1999). Zur Identifizierung einzelner Arten sind autapomorphe Merkmale allerdings gut geeignet.

Autapomorphe Merkmale finden sich bei den Taxa *Oreomunnea mexicana* (Merkmale Nr. 7, Nr. 27), *Platycarya strobilacea* (Merkmal Nr. 13), *Carya glabra* (Merkmal Nr. 16), *Alfaroa williamsii* (Merkmal Nr. 21), *Carya ovata* (Merkmal Nr. 58), *Cyclocarya paliurus* (Merkmal Nr. 59).

Oreomunnea mexicana zeichnet sich als einziges Taxon durch eine revolutive Fiederbasis mit Auriculae (Merkmal Nr. 7), und durch retikulat auslaufende Nerven dritter Ordnung (Merkmal Nr. 27) aus. *Platycarya strobilacea* besitzt als einziges Taxon zweifach gesägte Fiederränder (Merkmal Nr. 13). *Carya glabra* zeichnet sich als einziges Taxon bei Merkmal Nr. 16 (Fiederzähne sichelförmig gebogen) durch den Merkmalsstatus ‚variierend‘ aus. Wegen diesem Merkmalstatus kann in diesem Fall allerdings nicht von einer Autapomorphie gesprochen werden. Nur bei *Alfaroa williamsii* findet sich einen Randnerv (Merkmal Nr. 21). *Carya ovata* ist das einzige Taxon mit Haarbüscheln auf den Fiederzähnen (Merkmal Nr. 58).

Ein Relief auf der Kutikula scheint nur bei *Cyclocarya paliurus* ausgeprägt zu sein (Merkmal Nr. 59). Demnach scheint es sich bei diesem Merkmal ebenfalls um eine Autapomorphie zu handeln. Laut Merkmalstabelle (Kap. 2. 5., Tab. 3) weist *Carya pallida* jedoch ebenfalls dieses Merkmal auf. Demnach handelt es sich keine Autapomorphie, sondern um eine Homoplasie.

Als Homoplasien werden inkongruente Verteilungsmuster bezeichnet, die durch die vorgenommene Analyse nicht ganz geklärt werden können (WÄGELE 2000).

Der Eindruck einer Autapomorphie entsteht, da *Carya pallida* in den Publikationen, die dem Kladogramm zugrundeliegen, nicht vorkommt (s. u. 2. 6.). *Cyclocarya paliurus* ist somit nur scheinbar die einzige Art mit einem Muster auf der Kutikula.

Synapomorphe Merkmale sind neu erworbene Merkmale einer natürlichen Gruppe von Taxa, die einen gemeinsamen Ursprung haben, also monophyletisch sind. Ein Beispiel hierfür ist das Merkmal Nr. 10 (Abb. 7).

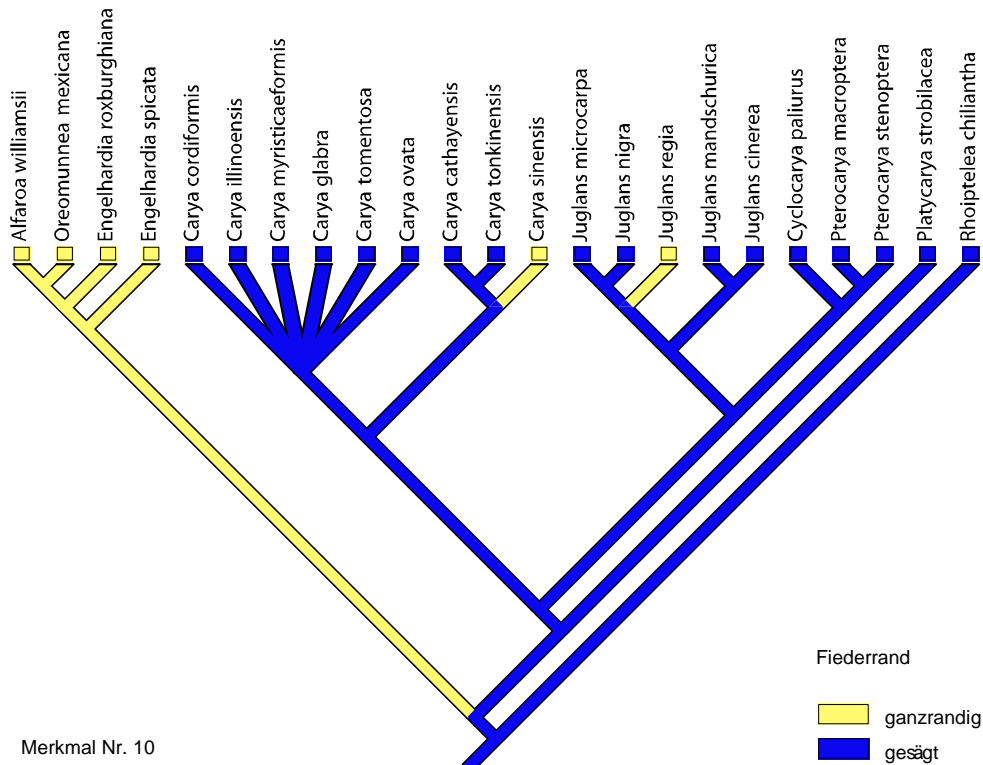


Abb. 7: Die Merkmalsausprägung „ganzrandig“ unterstützt bei Merkmal Nr. 10 die Gruppierung *Alfaroa/Oreomunnea/Engelhardia* als synapomorphes Merkmal. *Carya sinensis* und *Juglans regia* sind allerdings ebenfalls ganzrandig. Demnach handelt es sich um eine homoplastische Merkmalsausprägung.

Dieses Merkmal tritt allerdings auch bei anderen Taxa auf und ist somit auch homoplastisch.

Die Merkmale Nr. 1, 10, 19, 24 und 41 unterstützen die Engelhardioideae als Synapomorphien. Demnach zeichnen sich die Engelhardioideae durch paripinnate Fiederblätter (Nr. 1), ganzrandige Fiedern (Nr. 10) mit brochiodromer Nervatur (Nr. 19), durch randwärts geschlossene Nerven 2. Ordnung (Nr. 24) und durch das fehlen von Drüsenhaaren (Nr. 41) aus. Eine Ausnahme bildet *Engelhardia serrata*. Diese Art besitzt als einzige gesägte Fiedern (Nr. 10) mit kraspedodromer bis semikraspedodromer Nervatur (Nr. 19).

Bei den Merkmalen Nr. 10, 19, 24 und 41 treten Homoplasien auf. *Juglans regia* und *Carya sinensis* besitzen ebenfalls ganzrandige Fiedern (Nr. 10) mit brochiodromer Nervatur (Nr. 19), randwärts geschlossene Nerven 2. Ordnung (Nr. 24) und keine Drüsenhaare (Nr. 41). Diese Homoplasien separieren die zwei Arten innerhalb der jeweiligen Gattung. Dies bestätigt die systematisch isolierte Stellung der zwei Taxa. *Juglans regia* steht allein in der Sektion *Juglans*, und *Carya sinensis* steht allein in der Sektion *Rhamphocarya* (MANNING 1978 und Anhang III). Merkmal Nr. 1 unterscheidet

die Engelhardioideae von *Juglans regia* und *Carya sinensis*. Die Kombination der Merkmalsausprägungen der Merkmale Nr. 1, 10, 19, 24 und 41 tritt somit nur bei den Engelhardioideae auf, wobei nur die Merkmale Nr. 1, 24, und 41 bei allen Engelhardioideae auftreten.

Innerhalb der Engelhardioideae weisen die neotropischen Gattungen *Alfaroa* und *Oreomunnea* mit den Merkmalen Nr. 20, 56 und 62 Synapomorphien auf. Sie unterscheiden sich von der paläotropischen Gattung *Engelhardia* durch einen geraden Mittelnerv der Fiedern (Nr. 20), fehlende Domatien (Nr. 56), und durch papillöse Geleitzellen der Stomata (Nr. 62). *Alfaroa* unterscheidet sich von *Oreomunnea* durch einen Randnerv (Nr. 21), einen Nerven 2. Ordnung der parallel zum Mittelnerv verläuft (Nr. 23). *Oreomunnea* zeichnet sich im Gegensatz zu *Alfaroa* durch eine geöhrte Fiederbasis mit Auriculae (Nr. 7) und retikulat auslaufende Nerven 3. Ordnung (Nr. 27) aus.

Die Merkmale Nr. 33, 34, 42, 44 und 45 sind Synapomorphien der Gattung *Juglans*. Ihre Arten besitzen nur einen Schildhaartyp (Nr. 33, Nr. 34). Ferner besitzen nur sie einen Drüsenhaartyp mit vielzelligen Köpfchen (Nr. 42) und in der Länge variablen Stielen (Nr. 44), die aus mehr als drei Zellen bestehen (Nr. 45). Dieser für *Juglans*-Arten typische Drüsenhaartyp kommt meist mit Drüsenhaartypen vor, die auch in anderen Taxa verbreitet sind. Bei den fünf synapomorphen Merkmalen der Gattung *Juglans* treten allerdings auch wieder Homoplasien auf. Bei den Merkmalen Nr. 33, 34 und 45 sind diese in den Kladogrammen erkennbar (vgl. Anhang I). Bei den Merkmalen Nr. 42 und 44 sind sie nicht erkennbar, da die betreffende Art (*Carya laciniosa*) nicht im Kladogramm vorkommt. In diesen Fällen sind die Homoplasien nur in der Merkmalsmatrix erkennbar (Kap. 2. 5.). Da die Homoplasien der einzelnen Merkmale jeweils an unterschiedlichen Taxa auftreten, lässt sich die Gattung *Juglans* durch die Kombination der Merkmale Nr. 33, 34, 42, 44 und 45 charakterisieren. Die einzige Ausnahme stellt *Juglans californica* dar, die zwei verschiedene Schildhaartypen hat, und der der für *Juglans* typische Drüsenhaartyp fehlt.

Einige Blattmerkmale eignen sich für eine weitergehende Gliederung der Gattung *Juglans*. Die Merkmale Nr. 10, 19, 24 und 41, die Sektion *Juglans* (bzw. *Juglans regia*) abgrenzen, wurden bereits im Zusammenhang mit den Engelhardioideae diskutiert (s. o.). Auch das Merkmal Nr. 32 grenzt die Sektion *Juglans* von den restlichen Sektionen der Gattung ab, da *Juglans regia* als einzige Art dreifach verzweigte Nervenenden in den Interkostalfeldern aufweist. Merkmal Nr. 30 separiert die Sektion *Rhysocaryon* von

den Sektionen *Cardiocaryon* und *Trachycaryon*. In Sektion *Rhysocaryon* verlaufen die Nervenenden am Fiederrand sowohl in die Fiederzähne als auch in die Bucht der Fiederzähne. In den Sektionen *Cardiocaryon* und *Trachycaryon* ist dies nicht der Fall.

In den Gattungen *Platycarya*, *Pterocarya* und *Cyclocarya* zeichnen sich alle Arten durch ein Relief auf der Kutikula im Bereich der Stomata aus (Merkmal Nr. 60). Doch auch bei diesem Merkmal treten Homoplasien bei *Juglans* und *Carya* auf. Bei *Carya* sind diese Homoplasien wegen fehlender Arten im Kladogramm nicht erkennbar, bei *Juglans* erscheinen sie aus dem gleichen Grund überrepräsentiert.

Die Gattung *Pterocarya* ist vor allem an Merkmal Nr. 32 erkennbar. Alle Arten der Gattung weisen dreifach verzweigte Nervenenden in den Interkostalfeldern auf. Als Homoplasie tritt dieses Merkmal bei *Juglans regia* und *Rhoiptelea chiliantha* auf. Diese beiden Arten lassen sich dennoch von *Pterocarya* unterscheiden, da sie im Gegensatz zu *Pterocarya* nur einen Schildhaartyp besitzen. Die nah verwandte Gattung *Cyclocarya* lässt sich durch die Merkmale Nr. 23, 35, 36, 52 und 59 von *Pterocarya* unterscheiden. Bei *Cyclocarya* verlaufen die Nerven zweiter Ordnung kurz parallel zum Mittelnerv der Fieder (Nr. 23), die Schildhaar-Schilde sind gleichmäßig rund (Nr. 35) und ganzrandig (Nr. 36), im Bereich der Domatien finden sich keine Haarbüschel (Nr. 52), und die Kutikula weist ein Relief auf (Nr. 59). Die Merkmale Nr. 23, 52 und 59 eignen sich zusätzlich zur Unterscheidung von *Cyclocarya* und *Platycarya*.

Die Gattung *Carya* weist keine Merkmale auf, mit denen sie sich von *Cyclocarya* und *Platycarya* unterscheiden lässt.

Auch plesiomorphe Merkmale sind anhand der Grafiken erkennbar (Abb. 8). Hierbei handelt es sich um ursprüngliche Merkmale, die vor allem bei den Taxa/Gruppierungen der basalen Verzweigungen des Kladogramms auftreten. Ihre phylogenetische Bedeutung ist ebenfalls gering (RIEPEL 1999). Für die Interpretation evolutiver Merkmalsentwicklungen können sie allerdings von Bedeutung sein.

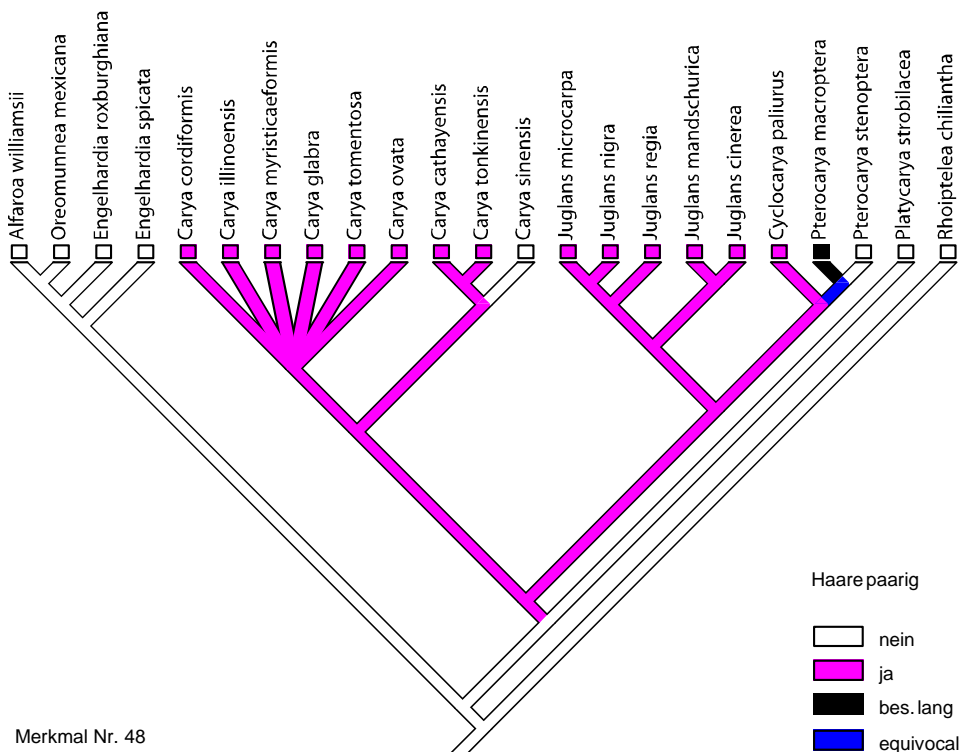


Abb. 8: Der Merkmalszustand „nein“ (bzw. 'nicht vorhanden') ist bei Merkmal Nr. 48 eine symplesiomorphe Merkmalsausprägung. Sie kommt, mit Ausnahme von zwei Homoplasien (s. o.), nur in basalen Taxa des Kladogramms vor.

Eine Entwicklungstendenz des Induments lässt sich anhand der Merkmale Nr. 47-50 erkennen. Solitäre Haare (Merkmal Nr. 47) sind noch bei allen Taxa vertreten. Paarig gruppierte Haare (Merkmal Nr. 48) finden sich nur noch bei den Caryinae und den Juglandinae. Die basalen Taxa Platycaryeae und Engelhardioideae besitzen dieses Merkmal nicht. Büschelhaare (Merkmal Nr. 49) finden sich nur noch bei *Carya* und *Juglans* (Ausnahme: *Pterocarya macroptera*). Sternhaare (Merkmal Nr. 50) sind nur noch bei einzelnen Arten von *Carya* und *Juglans* vertreten. Je komplexer die Indumentstruktur, desto jünger bzw. abgeleiteter scheinen die Taxa, die diese Strukturen tragen. Den Verteilungsmustern dieser Merkmale zufolge hat eine Entwicklung des Induments stattgefunden. Ausgehend von einfachen, solitären Haaren haben sich zunehmend komplexere Indumentstrukturen entwickelt. Erkennbar ist eine Entwicklungsreihe von Merkmal Nr. 47 bis zu Merkmal Nr. 50: Solitäre Haare → paarige Haare → Büschelhaare → Sternhaare. Bei den Domatien, deren Indumentstrukturen gesondert bearbeitet wurden (Merkmale Nr. 51-55), ist diese Tendenz nicht erkennbar.

Die Verteilungsmuster von Merkmal Nr. 33 (Zahl der Schildhaartypen: 1, 2 oder 3) und Merkmal Nr. 34 (Schildhaartypen: einer/unterschiedlich groß/gleich groß) sind identisch. Diese Übereinstimmung läßt den Schluß zu, dass keine zwei Schildhaartypen vorkommen, die gleich groß sind. Es kommt entweder nur ein Schildhaartyp vor, oder zwei unterschiedlich große Schildhaartypen.

3. 2. Hauptkomponentenanalyse

Wie bereits in Kap. 2. 7. erwähnt, sind die ersten Hauptkomponenten die wichtigsten für die Hauptkomponentenanalyse. Daher werden hier nur die ersten vier Hauptkomponenten analysiert („reduzierte Faktorenlösung“).

Im ersten Graph („plot“) sind die ersten beiden Hauptkomponentenachsen (Komponente 1 und Komponente 2) gegeneinander aufgetragen, bilden also das Koordinatensystem (Abb. 9). In diesem Koordinatensystem sind die einzelnen OTU's bzw. Arten entsprechend ihrer Werte („scores“) aufgetragen (vgl. Kap. 2.7.). Die Legende zu den einzelnen Symbolen in den Grafiken befindet sich in Anhang II, S. XXXIV.

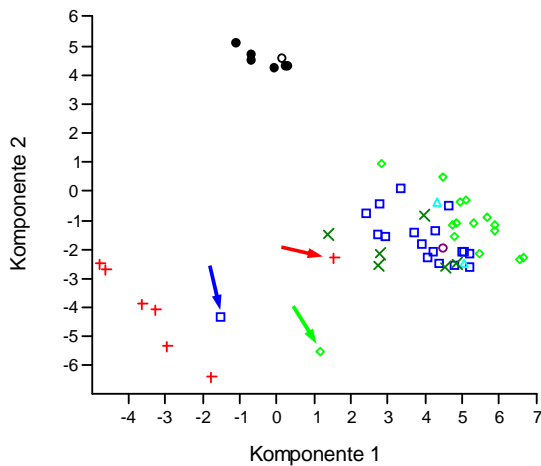


Abb. 9: Erster „plot“ mit den Hauptkomponentenachsen 1 und 2. Erkennbar ist eine Gruppierung der Engelhardioideae (rote Kreuze) und der Fossilien (schwarze Punkte). Die Pfeile weisen auf von den Gruppierungen abweichende Taxa.

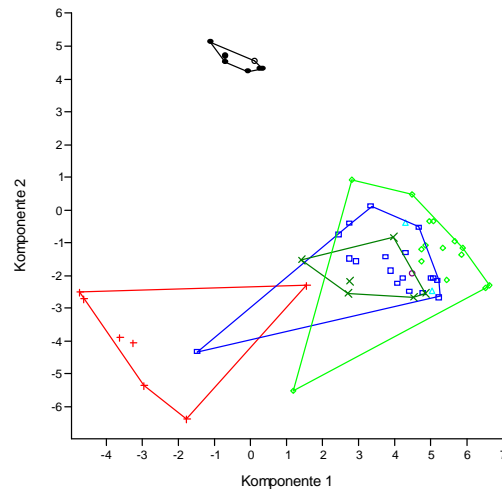


Abb. 10: Dieser „plot“ entspricht Abb. 1, die Flächen der systematischen Einheiten sind farbig umrahmt. Erkennbar ist eine Überschneidung der Engelhardioideae mit *Carya*.

Es lassen sich drei Gruppierungen ausmachen: Die Engelhardioideae (rote Kreuze) zeichnen sich durch stark negative Werte auf beiden Achsen des Graphen aus. Die Gruppe der Fossilien nimmt bei Hauptkomponentenachse 1 Werte um den Nullpunkt an. Bei Hauptkomponentenachse 2 weisen sie die höchsten Werte aller OTU's auf.

Die Gruppe der Fossilien fällt vor allem durch die große Distanz zu den rezenten OTU's auf. Ferner sind die Fossilien wesentlich dichter gruppiert als dies bei den rezenten OTU's der Fall ist (Abb. 10).

Die Gattungen *Juglans* (hellgrüne Rhomben), *Carya* (blaue Quadrate), *Platycarya* (hellblaue Dreiecke) und *Rhoiptelea chiliantha* (lila Kreis) gruppieren in diesem Graph

zusammen, eine weitergehende Auftrennung ist nicht erkennbar. Demnach ist die Separation der Engelhardioideae (*Alfaroa*, *Oreomunnea* und *Engelhardia*) vorwiegend auf Hauptkomponentenachse 1 zurückzuführen, während die Fossilien vorwiegend durch Hauptkomponentenachse 2 separiert werden. Es sind drei von diesen Gruppierungen abweichende OTU's erkennbar. Ein Vertreter der Engelhardioideae findet sich in der großen Gruppe der restlichen Gattungen, während je ein Vertreter von *Carya* und *Juglans* von dieser Gruppe abweicht und eher mit den Engelhardioideae gruppiert. Es handelt sich um *Juglans regia*, *Carya sinensis* und um *Engelhardia serrata*. In der zweiten Grafik wird die Fläche, die die Taxa einer Gattung, Subtribus, etc. einnehmen farblich umrahmt (Abb. 10). Hier wird deutlich, dass es durch o. g. abweichende OTU's zu einer Überschneidung von Engelhardioideae und *Carya* kommt.

Anhand der ‚Ladung‘, also dem Wert des Koeffizienten eines Merkmals, lässt sich der jeweilige Anteil eines Merkmals an einer Hauptkomponente ermitteln (vgl. 2. 7.). Hierzu wurde für die Hauptkomponenten 1 - 4 jeweils ein Balkendiagramm erstellt (Anhang II, Abb. 7-10). Die Werte der ‚Ladungen‘ sind nicht immer aus dem Balkendiagramm erkennbar. Daher werden sie in Anhang II für die Hauptkomponenten 1 – 4 in Tabelle 2 zusammengefasst.

Um nun die Merkmale herauszufinden, die an den Gruppierungen des obigen ‚plots‘ maßgeblich beteiligt sind, müssen zuerst die Werte der einzelnen Gruppierungen analysiert werden. Die Engelhardioideae weisen auf den Hauptkomponentenachsen 1 und 2, wie bereits erwähnt, stark negative Werte auf (Abb. 9). Diese Werte können nur durch Koeffizienten gebildet werden, deren Ladungen auf den Hauptkomponentenachsen 1 und 2 ebenfalls stark negativ sind. Aus den Balkendiagrammen der Hauptkomponentenachsen 1 und 2 in Anhang II, Abb. 7 und 8 ist zu ersehen, dass nur die Ladungen der Merkmale Nr. 19 und Nr. 26 in beiden Hauptkomponenten gleichermaßen stark negative Werte aufweisen. Bei diesen beiden Merkmalen handelt es sich um

Nr. 19: Nervatur kraspedodrom/kraspedodrom bis semikraspedodrom/
semikraspedodrom/semikraspedodrom bis brochiodrom/brochiodrom (0/1/2/3/4)

Nr. 26: Nerven 3. Ordnung senkrecht zu denen 2. Ordnung/variierend (0/1).

Merkmal Nr. 19 hat stärker negative Koeffizienten (-0,1481 und -0,1765) als Merkmal Nr. 26 (-0,1131 und -0,1416), dementsprechend hat es einen höheren Anteil an den ersten beiden Hauptkomponentenachsen. Die Engelhardioideae haben, im Gegensatz zu den restlichen Taxa der Analyse, meist eine brochiodrome Nervatur. Die

Nerven 3. Ordnung sind nicht so regelmäßig angeordnet wie es bei den restlichen Taxa der Fall ist. Diese beiden Merkmalsausprägungen sind mit relativ hohen Werten kodiert. In Verbindung mit den negativen Koeffizienten führt dies zu den stark negativen Werten der Engelhardioideae in plot 1 (Abb. 9). Diese Analyse lässt sich anhand der bereits erwähnten abweichenden Taxa *Engelhardia serrata*, *Juglans regia* und *Carya sinensis* überprüfen. Die Nervatur von *Engelhardia serrata* ist kraspedodrom bis semikraspedodrom, und die Nerven 3. Ordnung stehen senkrecht zu den Nerven 2. Ordnung. Dementsprechend weist diese OTU nur geringe Werte auf und ist daher nicht mit den Engelhardioideae, sondern mit den restlichen Taxa gruppiert. *Juglans regia* und *Carya sinensis* haben brochiodrome Nervatur, sie weisen bei Merkmal Nr. 19 ebenfalls hohe Werte auf. Daher gruppieren sie als Ausreißer eher mit den Engelhardioideae als mit den restlichen Taxa.

Bei den Fossilien ist ein Koeffizient mit hoher Ladung auf Hauptkomponentenachse 2 zu erwarten. Die Ladungen der Koeffizienten auf Hauptkomponentenachse 1 sollten der Gruppierung entsprechend deutlich niedriger als auf Hauptkomponentenachse 2 sein. Dies trifft auf die Merkmale Nr. 13, 15, 16, 17, 29 und 30 zu (vgl. Anhang II, Abb. 7 und 8). Bei diesen Merkmalen handelt es sich um

Nr. 13: Zähnelung einfach/zweifach/variabel (0/1/2)

Nr. 15: Fiederzähne anliegend/abstehend/variiierend (0/1/2)

Nr. 16: Fiederzähne sichelförmig gebogen (nein/ja/variiierend: 0/1/2)

Nr. 17: Zahnbuchten gekerbt/rundlich/variabel (0/1/2)

Nr. 29: Nerven in die Bucht der Fiederzähne auslaufend (nein/ja/var.: 0/1/2)

Nr. 30: Nerven sich kurz vorher verzweigend, in Bucht und Fiederzähne auslaufend (nein/ja/var.: 0/1/2)

Bei all diesen Merkmalen liefert der Merkmalszustand "variabel" die höchsten Werte. Da nur bei den fossilen OTU's der Merkmalszustand ,variabel' auftritt, ist der Beitrag an der Gruppierung der Fossilien entsprechend groß. Demnach ist bei diesen der Fiederrand wesentlich variabler ausgeprägt als bei den rezenten OTU's. Dies trifft vor allem auf die Zähnelung der Fiedern zu.

Im nächsten plot sind die zweite und die dritte Hauptkomponente gegeneinander aufgetragen (Abb. 11). Hier lassen sich ebenfalls drei Gruppierungen erkennen. Die Gruppe der Fossilien wird auch hier durch ihre hohen Werte auf Hauptkomponentenachse 2 separiert. Hier ist aber die Gattung *Juglans* separiert, während die Engelhardioideae mit den restlichen Juglandaceen-Gattungen gruppieren.

Entscheidend hierfür ist die Hauptkomponentenachse 3, auf der *Juglans*-Arten deutlich geringere ‚scores‘ aufweisen als alle anderen OTU’s. Auch hier sind wieder zwei abweichende Taxa erkennbar, es handelt sich wiederum um *Carya sinensis* und *Juglans regia*. Allerdings führen sie hier nicht zu einer Überschneidung der beiden Gruppierungen (Abb. 12).

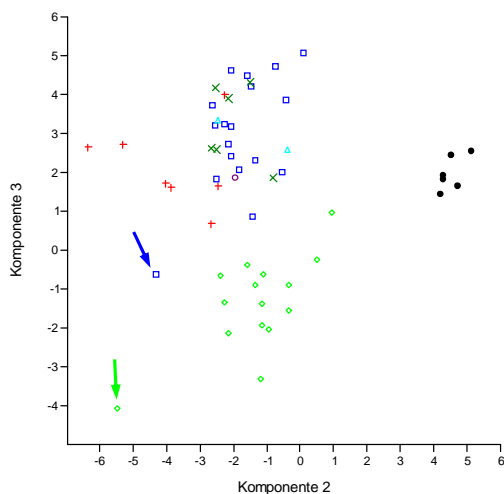


Abb. 11: Zweiter ‚plot‘ mit den Hauptkomponentenachsen 2 und 3. Hier ist eine Gruppierung der Gattung *Juglans* erkennbar (hellgrüne Rhomben).

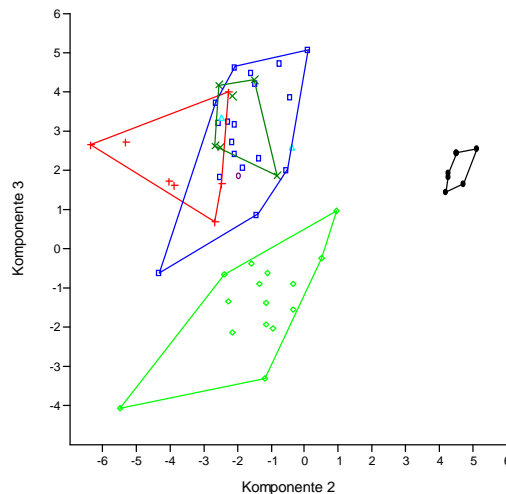


Abb. 12: Dieser ‚plot‘ entspricht Abb. 3, nur die Flächen der systematischen Einheiten sind farbig umrahmt. Eine Überschneidung von *Juglans* und *Carya* ist nicht vorhanden.

Die Gruppierung der *Juglans*-Arten ist auf überwiegend negative Werte der OTU’s auf den Hauptkomponentenachsen 2 und 3 zurückzuführen. Alle anderen OTU’s weisen zumindest auf einer Hauptkomponentenachse positive Werte auf. Vor allem sind es jedoch die negativen Werte der *Juglans*-Arten auf Hauptkomponentenachse 3, die zu deren Separation führen. Demnach müssen auch die dafür verantwortlichen Koeffizienten auf beiden Achsen negative Ladungen aufweisen. Dies trifft vor allem auf die Merkmale Nr. 19, 42, 45 und 50 zu (Anhang II, Abb. 9). Bei diesen Merkmalen handelt es sich um

Nr. 19: Nervatur kraspedodrom/kraspedodrom bis semikraspedodrom/
semikraspedodrom/semikraspedodrom bis brochiodrom/brochiodrom (0/1/2/3/4)

Nr. 42: Drüsenköpfchen: 1-3-zellige/4-zellige/vielzellige/1-3-zellige & 4-zellige/1-3-zellige & vielzellige/4-zellige & vielzellige/1-3-zellige & 4-zellige & vielzellige (0/1/2/3/4/5/6)

Nr. 45: Zahl der Stielzellen 1-3/>3/beides (0/1/2)

Nr. 50: Sternhaare vorhanden (nein/ja: 0/1)

Die Merkmale Nr. 42 und 45 haben die niedrigsten Ladungen auf der entscheidenden Hauptkomponentenachse 3 und dementsprechend den höchsten Anteil an der Gruppierung der *Juglans*-Arten (Anhang II, Abb. 9). Der Kodierung der Merkmale zufolge ist eine Kombination mehrerer Drüsenhaartypen, bei denen aber immer vielzellige Drüsenköpfe mit mehr als drei Stielzellen vorhanden sein müssen, für die Gruppierung der *Juglans*-Arten verantwortlich. Des Weiteren sind *Juglans*-Arten eher semikraspedodrom (*Carya*-Arten: kraspedodrom) und weisen häufiger als *Carya*-Arten Sternhaare auf. Der Anteil dieser Merkmale an der Hauptkomponentenachse 3 ist jedoch geringer. Daher eignen sie sich weniger zur Unterscheidung von *Juglans* und *Carya*. Man kann hier eher von einer Tendenz sprechen.

Im plot der dritten und vierten Hauptkomponente (Abb. 13) zeichnen sich *Pterocarya*-Arten (grüne ‚X‘) durch relativ hohe ‚scores‘ auf der vierten Hauptkomponentenachse aus. Allerdings bildet die Gattung keine deutliche, von den restlichen OTU's gesonderte Gruppierung aus. Daher wurden in einer zweiten Analyse die bereits untersuchten Gruppierungen der Engelhardioideae und der Fossilien aus dem Datensatz entfernt, um die Auflösung der verbleibenden Taxa zu erhöhen. Ferner mussten die Merkmale Nr. 7, 21 und 62 entfernt werden, um eine Hauptkomponentenanalyse mit diesem reduzierten Datensatz durchführen zu können. Dies war aus technischen Gründen erforderlich und geschah nach Rücksprache mit dem Autor des Analyseprogramms.

Der plot des reduzierten Datensatzes ergab nun eine deutliche Trennung der *Pterocarya*-Arten von den restlichen Taxa (Abb. 14).

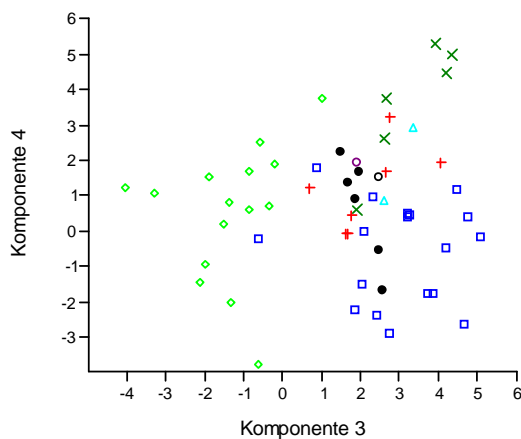


Abb. 13: Dritter ‚plot‘ mit den Hauptkomponentenachsen 3 und 4. Eine Gruppierung von *Pterocarya* (grüne ‚X‘) ist durch Überschneidungen mit anderen Taxa nur schwer erkennbar.

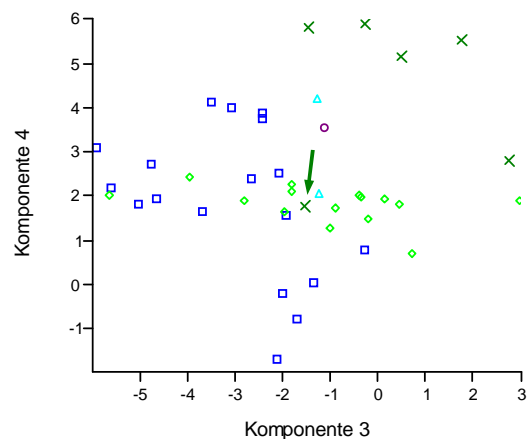


Abb. 14: ‚Plot‘ des reduzierten Datensatzes. Die Gruppierung von *Pterocarya* ist nun deutlich oben rechts erkennbar. Der Pfeil weist auf *Cyclocarya paliurus*.

Lediglich eine abweichende OTU ist in der Abbildung Nr. 6 zu beobachten. Hierbei handelt es sich um die mit *Pterocarya* nah verwandte *Cyclocarya paliurus*. Dieses Taxon gruppiert mit *Platycarya*-Arten, *Carya*-Arten und *Rhoiptelea chiliantha*. Es lässt sich durch keine der Hauptkomponenten separieren.

Die Separation der Gattung *Pterocarya* ist vor allem auf relativ hohe Werte auf Hauptkomponentenachse 4 zurückzuführen. Auf Hauptkomponentenachse 3 sind die Werte zwischen 3 und -2 gestreut (Anhang II, Tab. 5). Bei den Koeffizienten der für die Gruppierung verantwortlichen Merkmale wären demnach hohe Ladungen auf Hauptkomponentenachse 4 zu erwarten. Die Ladungen auf Hauptkomponentenachse 3 sollten ähnlich oder niedriger sein, leicht positiv oder leicht negativ. Dies trifft auf die Merkmale Nr. 24, 32, 36 und 46 bis 50 zu (Anhang II, Abb. 11, 12 und Tab. 4). Bei diesen Merkmalen handelt es sich um

Nr. 24. Nerven 2. Ordnung randwärts offen/geschlossen/variabel (0/1/2)

Nr. 32. Nervenenden der Interkostalfelder keine/einfach/1x, 2x od.3x verzweigt (0/1/2/3/4)

Nr. 36. Schildhaar-Schilde ganzrandig (gr)/gebuchtet od. gekerbt (gb)/gefranst (fr)/gr&gb/gr&fr/gb&fr (0/1/2/3/4/5)

Nr. 46. einfache Haare fehlend/vorhanden (0/1)

Nr. 47. solitäre Haare fehlend/vorhanden/besonders lang/beide Typen (0/1/2/3)

Nr. 48. Haare paarig gruppiert (nein/ja/bes. lang: 0/1/2)

Nr. 49. Haare in Büscheln (nein/ja/bes. lang: 0/1/2)

Nr. 50. Sternhaare vorhanden (nein/ja: 0/1)

Der Kodierung entsprechend liefern bei Merkmal Nr. 32 stark verzweigte Nervenenden in den Interkostalfeldern die höchsten Werte. Alle *Pterocarya*-Arten sind mit dem Wert 4 (Nervenenden der Interkostalfelder 3x verzweigt) kodiert. So erreichen sie die hohen Werte auf Hauptkomponentenachse 4, durch die sie sich von den restlichen OTU's unterscheiden.

Bei den nicht drüsigen Haaren ist es ein besonders langer Haartyp, der z. T. in Kombination mit anderen Haartypen, die höchsten Werte liefert (Merkmale Nr. 47-49). Den hohen Ladungen dieser Merkmale zufolge führen hauptsächlich die nicht drüsigen Haare, insbesondere der besonders lange Haartyp, zur Gruppierung der *Pterocarya*-Arten. Ein weiteres Merkmal, das hohe Werte liefert, ist Merkmal Nr. 36. Die

Kombination “ganzrandige und gebuchtete Schildhaar-Schilde” zeichnet alle *Pterocarya*-Arten aus.

Die Merkmale Nr. 24, 46 und 50 besitzen zwar hohe Ladungen auf Hauptkomponentenachse 4, ein Beitrag zur Gruppierung von *Pterocarya*-Arten war bei der Überprüfung der Merkmale allerdings nicht erkennbar.

Die Gattung *Cyclocarya* gruppiert interessanterweise nicht mit der nächstverwandten Gattung *Pterocarya*. In allen Analysen findet sich diese OTU in der Gruppe *Carya/Platycarya/Cyclocarya* wieder. Eine weitere Auftrennung dieser Taxa war nicht möglich.

4. Diskussion

4. 1. Die Blattmerkmale der rezenten Juglandaceen

Wie bereits in Kapitel 2. 1. dargelegt, konnten in den beiden vorgenommenen Analysen nicht alle Arten der Juglandaceae berücksichtigt werden. Daher sind die hier diskutierten Ergebnisse nicht als endgültig aufzufassen. Änderungen sind bei Einbeziehung bislang nicht untersuchter Arten möglich.

Anhand der Hauptkomponentenanalyse konnten folgende Taxa als Gruppierung herausgearbeitet werden: Engelhardioideae, *Juglans*, *Pterocarya* sowie die fossilen Blattfunde bilden je eine Gruppe. *Platycarya*, *Carya* und *Cyclocarya* bildeten ein Cluster, eine weitere Auftrennung war nicht möglich.

Durch die phylogenetische Merkmalsanalyse konnte eine bessere Auflösung erreicht werden. Hier konnten *Juglans*, *Pterocarya* und die Engelhardioideae als unterscheidbare Gruppen herausgearbeitet werden. Ferner konnten nicht nur die Engelhardioideae anhand von Blattmerkmalen charakterisiert werden, sondern auch deren neotropische Gattungen *Oreomunnea* und *Alfaroa* einerseits und die paläotropische Gattung *Engelhardia* andererseits. Des Weiteren konnten *Alfaroa* und *Oreomunnea* voneinander unterschieden werden. Die Gattung *Cyclocarya* lässt sich sowohl von *Pterocarya* als auch von *Platycarya* unterscheiden.

Die fossilen Blattfunde konnten in der phylogenetischen Merkmalsanalyse, wie bereits dargelegt, aus methodischen Gründen nicht berücksichtigt werden.

Die Engelhardioideae konnten in der phylogenetischen Merkmalsanalyse durch paripinnate (Nr. 1), drüsenlose (Nr. 41), meist ganzrandige (Nr. 10), meist brochiodrome (Nr. 19) Fiederblätter mit randwärts geschlossenen Nerven 2. Ordnung (Nr. 24) als Gruppierung erkannt werden. In der Hauptkomponentenanalyse gruppieren sie durch meist brochiodrome Fiederblätter (Nr. 19), deren Nerven 3. Ordnung nicht immer senkrecht zu den Nerven 2. Ordnung angeordnet sind (Nr. 26). Während bei Merkmal Nr. 19 nur *Engelhardia serrata* abweicht, weist Merkmal Nr. 26 insgesamt 3 abweichende Taxa auf, *Engelhardia serrata*, *E. rigida* und *Alfaroa williamsii*. Zur Charakterisierung der Engelhardioideae ist es daher nicht geeignet.

Mehrere Homoplasien bei *Juglans regia* und *Carya sinensis*, die in der phylogenetischen Merkmalsanalyse herausgearbeitet wurden, sind auch in der

Hauptkomponentenanalyse für diese beiden ‘Ausreißer’ verantwortlich. Dennoch sind die Engelhardioideae durch die Kombination der Merkmale Nr. 1, 24 und 41 abgrenzbar, einer Merkmalskombination, die bei allen Engelhardioideae auftritt.

Die Ähnlichkeit der Blätter von *Juglans regia* und *Carya sinensis* mit denen der Engelhardioideae wirft die Frage nach den Gründen hierfür auf. Blätter sind als funktionelle Einheiten starken ökologischen Zwängen unterworfen. Daraus resultiert eine Anpassung an den Lebensraum durch die Veränderung von Blattmerkmalen. Diese häufig aufgegriffene These lässt sich zumindest im Fall von *Juglans regia* nicht anwenden, da diese Art in einem anderen Klima verbreitet ist als die Engelhardioideae und *Carya sinensis*. Die Frage nach den Gründen für die ähnlichen Blätter der drei Taxa bleibt letztlich offen.

Bei den Engelhardioideae ist eine weitergehende Gliederung anhand von Blattmerkmalen möglich. Die neotropischen Gattungen *Oreomunnea* und *Alfaroa* unterscheiden sich durch einen geraden Mittelnerv der Fiedern (Nr. 20), fehlende Domatien (Nr. 56) und papillöse Geleitzellen der Stomata (Nr. 62) von der einzigen paläotropischen Gattung *Engelhardia*. *Alfaroa* unterscheidet sich von *Oreomunnea* durch einen Randnerv (Nr. 21), einen Nerven 2. Ordnung der parallel zum Mittelnerv verläuft (Nr. 23). *Oreomunnea* zeichnet sich im Gegensatz zu *Alfaroa* durch eine geöhrte Fiederbasis mit Auriculae (Nr. 7) und retikulat auslaufende Nerven 3. Ordnung (Nr. 27) aus.

Die Engelhardioideae ist die einzige Unterfamilie der Juglandaceae, die sich anhand von Blattmerkmalen charakterisieren lässt. Auch eine weitergehende Gliederung der Unterfamilie ist durch Blattmerkmale möglich. Somit lassen sich die Engelhardioideae von allen Juglandaceen-Taxa am besten durch Blattmerkmale gliedern.

Die Gattung *Juglans* konnte in der phylogenetischen Merkmalsanalyse durch Blätter mit nur einem Schildhaartyp (Nr. 33, 34) und einem charakteristischen Drüsenhaar-Typen mit vielzelligem Köpfchen (Nr. 42), vielzelligen (Nr. 45), verschiedenen langen Stielen (Nr. 44) als Gruppierung erkannt werden. Eine Ausnahme stellt wie bereits erwähnt *Juglans californica* dar. Diese Art weist zwei verschiedene Schildhaartypen auf. Der für die Gattung *Juglans* typische Drüsenhaartyp fehlt ihr jedoch.

In der Hauptkomponentenanalyse gruppieren sie durch meist brochiodrome Fiederblätter (Nr. 19), deren Nerven 3. Ordnung nicht immer senkrecht zu den Nerven 2. Ordnung angeordnet sind (Nr. 26).

Die Drüsenhaare sind das charakteristischste Merkmal der Gattung *Juglans*. In dieser Gattung besitzen die Arten mindestens zwei, meist jedoch drei verschiedene Drüsenhaar-Typen. Der Drüsenhaartyp mit vielzelligem Drüsenköpfchen findet sich nur in dieser Gattung (Anhang IV, Tafel 8, Abb. 2 & 3). Im Gegensatz zu den restlichen Gattungen findet sich bei den *Juglans*-Arten nur der Schildhaar-Typ, der allen Juglandaceen gemein ist. In allen anderen Gattungen kommen mindestens zwei Schildhaar-Typen vor. Doch auch dieses Merkmal ist homoplastisch. *Engelhardia roxburghiana* und *Carya sinensis* weisen ebenfalls nur einen Schildhaar-Typ auf, ebenso wie *Rhoiptelea chiliantha*. Letztere hat allerdings nicht den typischen Juglandaceen-Schildhaar-Typ. Den drei Arten fehlt jedoch der für die Gattung *Juglans* typische Drüsenhaar-Typ, dadurch lassen sie sich von *Juglans* unterscheiden.

Die Drüsenhaare der Gattung *Juglans* werden schon von NAGEL (1914) erwähnt. Laut NAGEL kommen Drüsenhaare nur bei *Juglans* vor, was jedoch von HARDIN & STONE (1984) widerlegt wurde. Den für *Juglans* typischen Drüsenhaar-Typ mit mehrzelligem Köpfchen beschreibt NAGEL nicht, er spricht vielmehr von Schilddrüsen “mit kleinerem Schilde” und einem “sehr langgestreckten Stiel”. Seiner Abbildung (Anhang IV, Tafel 10, Abb. 7) zufolge handelt es sich um den für *Juglans* typischen Drüsenhaar-Typ, dessen Köpfchen bereits eingetrocknet ist (Anhang IV, Tafel 10, Abb. 8). Die daraus resultierende Abflachung des Köpfchens hat offensichtlich zur Interpretation als Schildhaar geführt. Zum Phänomen der eingetrockneten Drüsenköpfchen sei auf die Erläuterungen in Kapitel 2. 3. verwiesen. Obwohl Drüsenhaare bei *Juglans* schon lange bekannt sind, konnte ihr systematischer Wert erst durch den hier vorgenommenen Vergleich von Juglandaceen-Blättern aufgezeigt werden.

In der Hauptkomponentenanalyse spielt das Nervatur-Merkmal Nr. 19 bei der Gruppierung von *Juglans* eine Rolle. Demnach herrschen in der Gattung *Juglans* semikraspedodrome bis kraspedodrome Zwischenformen vor, seltener semikraspedodrome bis brochiodrome Nervaturen. In den verbleibenden Taxa finden sich kraspedodrome, seltener semikraspedodrome Nervaturen oder Zwischenformen. Eine scharfe Abgrenzung der Gattung *Juglans* ist durch dieses Merkmal allerdings nicht möglich.

Anhand der untersuchten Blattmerkmale ist eine weitere Aufgliederung der Gattung *Juglans* möglich. Wie bereits in 3. 1. erwähnt lässt sich die monotypische Sektion *Juglans* von den restlichen Sektionen der Gattung *Juglans* anhand mehrerer Merkmale

gut unterscheiden. Die Arten der Sektion *Rhysocaryon* lassen sich nur anhand des Nervaturmerkmals Nr. 30 (Nerven sich kurz vor den Fiederzähnen verzweigend, in Bucht und Fiederzähne auslaufend) erkennen. Die Sektionen *Cardiocaryon* und *Trachycaryon* konnten in den Analysen nicht eindeutig unterschieden.

Die Gattung *Pterocarya* konnte in der phylogenetischen Merkmalsanalyse durch dreifach verzweigte Nervenenden in den Interkostalfeldern (Nr. 32) als Gruppierung erkannt werden.

In der Hauptkomponentenanalyse konnte sie nur schwer als Gruppierung herausgearbeitet werden. Viele Merkmale sind auch in anderen Gattungen vorhanden, eine deutliche Abgrenzung ist daher nur schwer zu erreichen. Die wichtigsten Merkmale zur Abgrenzung der Gattung sind das Nervaturmerkmal Nr. 32 in Kombination mit Merkmal Nr. 36. Doch auch diese Merkmale weisen Homoplasien auf. Die Kombination von dreifach verzweigten Nervenenden in den Interkostalfeldern einerseits, sowie ganzrandigen und gebuchteten Schildhaar-Schilden andererseits findet sich ausschließlich bei allen Arten der Gattung *Pterocarya*.

Die mit *Pterocarya* nah verwandte Gattung *Cyclocarya*, die in der Hauptkomponentenanalyse mit *Pterocarya* zusammen kodiert wurde, lässt sich sehr deutlich von dieser Gattung unterscheiden. Im Gegensatz zu *Pterocarya* verlaufen bei *Cyclocarya* die Nerven zweiter Ordnung kurz parallel zum Mittelnerv der Fieder (Nr. 23), die Schildhaar-Schilde sind gleichmäßig rund (Nr. 35) und ganzrandig (Nr. 36), im Bereich der Domatien finden sich keine Haarbüschel (Nr. 52), und die Kutikula weist ein Relief auf (Nr. 59). Da diese Merkmale aber auch bei anderen Juglandaceen-Taxa vorkommen (Homoplasien) eignen sie sich nur zur Unterscheidung der nah verwandten Gattungen *Pterocarya* und *Cyclocarya*.

In der Hauptkomponentenanalyse hat *Cyclocarya* mit *Carya* und *Platycarya* einen Cluster gebildet, während *Pterocarya* mit dem reduzierten Datensatz deutlich abgegrenzt werden konnte. Demnach ähneln die Blätter von *Cyclocarya* eher denen von *Carya* und *Platycarya* als denen von *Pterocarya*.

In der phylogenetischen Merkmalsanalyse konnten keine Merkmale zur Unterscheidung von *Carya* und *Platycarya*, sowie von *Carya* und *Cyclocarya* gefunden werden. Diese Gattungen lassen sich folglich anhand von Blattmerkmalen nicht voneinander unterscheiden. *Platycarya* und *Cyclocarya* lassen sich jedoch anhand von drei Merkmalen voneinander unterscheiden. Im Gegensatz zu *Platycarya* verlaufen bei *Cyclocarya* die Nerven zweiter Ordnung kurz parallel zum Mittelnerv der Fieder

(Merkmal Nr. 23), und die Kutikula weist ein Oberflächenrelief auf (Merkmal Nr. 59). Haarbüschel im Bereich der Domatien (Merkmal Nr. 52) finden sich nur bei *Platycarya*.

Merkmal Nr. 23 wurde in der vorliegenden Arbeit erstmals als systematisch relevantes Blattmerkmal erkannt.

Neben der Identifizierung höherer taxonomischer Einheiten eignen sich Blattmerkmale vor allem zur der Bestimmung einzelner Arten. Daher findet man Blattmerkmale in zahlreichen Bestimmungsschlüsseln von Juglandaceen, z. B. in MANING (1957, 1959, 1960, 1963), JACOBS (1960), SCHAARSCHMIDT, H. (1988), PHAM HOANG HO (1992), STONE (1993), LU & al. (1999). Diese Merkmale erscheinen in der phylogenetischen Merkmalsanalyse erwartungsgemäß als Autapomorphien (vgl. Kap. 3. 1.). Die meisten dieser Merkmale beziehen sich auf das Indument, das vor allem bei der Bestimmung auf Art-Niveau eine große Rolle spielt. Indumentstrukturen können vor allem bei der Identifizierung einzelner Arten wesentlich verlässlicher sein als die Blattform. Ein Beispiel hierfür konnte während einer Forschungsreise nach Borneo in der Gattung *Engelhardia* beobachtet werden. Neben vier Arten mit ganzrandigen Blättern (*Engelhardia roxburghiana*, *E. spicata*, *E. apoensis* und *E. rigida*) kommt dort *Engelhardia serrata*, eine Art mit gezähntem Fiederrand vor. Beim Sammeln von Material bei Mesilau am Mount Kinabalu (Sabah, nordwestl. Borneo), in einem Bestand ausgewachsener *Engelhardia rigida*-Bäume, fielen im Unterwuchs Sämlinge und Jungpflanzen mit gesägtem Fiederrand auf. Nach der Zuordnung dieser Pflanzen zur Gattung *Engelhardia* wurden sie dokumentiert. Einige Exemplare wurden für weitere Untersuchungen gesammelt. Studien an Herbarmaterial ergaben, dass solche Jungpflanzen wegen des gesägten Fiederrands üblicherweise als *Engelhardia serrata* bestimmt werden. Ein adulter Baum von *Engelhardia serrata*, der einzigen *Engelhardia*-Art mit deutlich gesägten Fiedern, konnte jedoch in der ganzen Umgebung des Fundorts nicht entdeckt werden. Die spätere Analyse des Induments ergab jeweils zwei Schildhaartypen bei *E. serrata* und bei *E. rigida*. Der erste Typ mit einzelligem Schildhaar-Schild ist bei beiden Arten mehr oder weniger identisch, er ist ein typisches Merkmal aller Juglandaceae (vgl. 1. 1. 2.). Bei *E. rigida* ist der zweite Schildhaar-Typ mit mehrzelligem Schildhaar-Schild im Durchmesser nur etwa halb so groß wie der erste Schildhaar-Typ und zeichnet sich durch ein ganzrandiges Schildhaar-Schild aus (Anhang IV, Tafel 10, Abb. 1 und 2). Bei *E. serrata* ist der zweite Schildhaar-Typ deutlich größer, wenn auch nicht ganz so groß wie der erste Schildhaar-Typ. Vor allem aber zeichnet er sich durch einen charakteristischen, unregelmäßig ausgefranst

Schildrand aus (Anhang IV, Tafel 10, Abb. 3 und 4). Die gesammelten Jungpflanzen von oben beschriebenem Standort weisen jedoch einen sehr kleinen, ganzrandigen zweiten Schildhaar-Typ auf, wie er für *E. rigida* typisch ist, nicht aber für *E. serrata* (Anhang IV, Tafel 10, Abb. 5 und 6). Der Analyse des Induments folgend muss es sich demnach um Jungpflanzen von *Engelhardia rigida* handeln, zumal sie in einem Bestand adulter *E. rigida*-Bäume vorkamen. Der gesägte Fiederrand widerspricht zunächst diesem Befund.

Bei den neotropischen Engelhardioideae, den Gattungen *Alfaroa* und *Oreomunnea*, sind alle Arten ganzrandig (MANNING 1959). Bei Jungpflanzen dieser Gattungen sind allerdings schon Abweichungen beobachtet worden. Die Blätter weisen einen gezähnten Fiederrand auf (MANNING 1959, STONE 1972, 1977). Berücksichtigt man diese Beobachtung von diesen mit *Engelhardia* nah verwandten Taxa, lässt sich die Beobachtung der Jungpflanzen-Blätter aus Borneo entsprechend interpretieren. Bei den beobachteten Jungpflanzen mit gesägtem Fiederrand handelt es sich demnach tatsächlich um juvenile Formen von *E. rigida*. Diese bei *Engelhardia* bisher unbekannte Eigenschaft hat zu einigen Fehlbestimmungen von Herbarmaterial geführt. Bei *Oreomunnea* und *Alfaroa* ist das Auftreten von Jungpflanzen mit gesägtem Blattrand früher entdeckt worden, weil diese Gattungen keine Arten mit gesägten Fiedern aufweisen. In der Gattung *Engelhardia* wurden Pflanzen mit gesägten Fiedern als *E. serrata* bestimmt. Durch diese Fehlbestimmungen wurde die bei *Oreomunnea* und *Alfaroa* bekannte Heterophyllie in der Gattung *Engelhardia* bis heute übersehen. Erst die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführte Indument-Analyse konnte die Fehlbestimmungen aufdecken und die Heterophyllie für alle rezenten Gattungen der Engelhardioideae bestätigen.

4. 2. Die Blattmerkmale der fossilen Juglandaceen

In der Hauptkomponentenanalyse erscheinen die Formengruppen fossiler Fiedern als eine zusammenhängende, von den restlichen OTU's deutlich getrennte Gruppe. Demnach ist die Ähnlichkeit der fossilen Formengruppen untereinander wesentlich größer als zu den rezenten Juglandaceen-Taxa. Eine Zuordnung zu einer der rezenten taxonomischen Einheiten durch die Hauptkomponentenanalyse ist daher für keine der untersuchten fossilen Formengruppen möglich. Dieses Ergebnis ist auf zwei Faktoren zurückzuführen. Zum einen ist bei den Merkmalen, die in der vorliegenden Arbeit untersucht wurden, ist eine weitgehende Übereinstimmung bei den Merkmalen der fossilen Formengruppen zu beobachten. Zum anderen fällt aber der Verlust zahlreicher Merkmale an den Fossilien auf, die jedoch bei rezenten Taxa studiert werden konnten. Dieser Merkmalsverlust betrifft besonders die Indumentmerkmale der fossilen Formengruppen (vgl. Kapitel 2. 4., Tabelle 3).

Der Merkmalsverlust ist auf den Erhaltungszustand der Fossilien zurückzuführen. Bei den meisten Blattfossilien handelt es sich um alte Blätter, die nach dem Blattwurf und einem anschließenden Transport in Sediment eingebettet wurden. Das Blattindument unterliegt schon an der Pflanze einer Verkahlung, Haare gehen zunehmend verloren. Bei einem Transport des Blattes wird dieser Prozeß fortgesetzt. Daher bleiben bei Blattfossilien oft nur Abrißstellen erhalten. In einer Pflanzenfamilie, deren Taxa auch durch Indumentmerkmale identifiziert werden, ist solch ein Merkmalsverlust gravierend.

Auf diesen Umstand dürften auch die zahlreichen Fehlbestimmungen zurückzuführen sein, die vor allem in älterer Literatur zu finden sind (vgl. KVACEK 1972, JÄHNICHEN & al. 1977). Diese Bestimmungen stützen sich, vermutlich in Ermangelung an Indumentmerkmalen, primär auf Fiederformen und Nervaturmerkmale. Die hier durchgeführten Analysen ergaben jedoch keinen Hinweis darauf, dass Fiederformen bei der Gruppierung bzw. Identifizierung von Juglandaceen-Blättern brauchbare Merkmale liefern. Vielmehr wurde während der Arbeit an Rezentmaterial eine große Variabilität im Bereich der Fiederformen beobachtet. Bei den aus den Analysen herausgearbeiteten Nervaturmerkmalen, die für die Identifizierung von Juglandaceen-Taxa brauchbar sind, handelt es sich um Merkmale der Feinnervatur.

Diese Merkmale wurden bisher bei der Identifizierung fossiler Blätter kaum berücksichtigt.

Obwohl die fossilen Juglandaceen-Blätter in der phylogenetischen Merkmalsanalyse nicht berücksichtigt werden konnten, liefert sie interessanterweise eine Erklärung für die Gruppierung der fossilen Fiedern in der Hauptkomponentenanalyse.

Die in Kapitel 3. 1. anhand der Merkmale Nr. 47 bis 50 erläuterte Entwicklungstendenz des Induments ist ebenfalls für die Gruppierung der Fossilien verantwortlich. Bei den rezenten Juglandaceae weisen die ältesten, ursprünglichsten Taxa, wie z. B. die Engelhardioideae ein einfaches Indument aus einfachen, solitären Haaren auf. Jüngere, abgeleitete Taxa, wie z. B. die Gattung *Juglans* weisen ein zunehmend komplexeres Indument mit paarigen Haaren, Büschelhaaren, Sternhaaren oder komplexen Drüsenhaaren auf.

Diese Entwicklungstendenz wird durch eigene Beobachtungen an den fossilen Blättern der Grube Messel und dem Eckfelder Maar bestätigt. Bei allen Formenkreisen konnten nur einfache Abrißstellen beobachtet werden. Mehrzellige Haarbasen, wie sie z. B. bei Büschel- und Sternhaaren vorkommen, traten nicht auf.

Demnach hat das Alter der Funde eine große Bedeutung für die Bestimmung. Sind aufgrund des Fundalters jüngere Taxa zu erwarten, so ist auch mit komplexeren Indumentstrukturen zu rechnen. Diese Indumentstrukturen sind für die Identifikation von Juglandaceen-Blättern von ausschlaggebender Bedeutung.

Die fossilen Juglandaceen-Blättern aus der Grube Messel und dem Eckfelder Maar haben ein zu hohes Alter um komplexe Indumentstrukturen aufweisen zu können. Daher konnte durch einen Vergleich mit rezenten Juglandaceen-Blättern die systematische Stellung der Blattfossilien nicht ermittelt werden.

Eine weitere Frage ist, ob sich die in der phylogenetischen Merkmalsanalyse herausgearbeitete Evolutionstendenz von Indumentstrukturen durch Blattfossilien bestätigen lässt. Ein für diese Fragestellung, nämlich fossile Blätter systematisch einzuordnen, notwendiger Ansatz ist die Einbeziehung von Früchten und Pollen der entsprechenden Fundstätten. Früchte und Pollen weisen i. d. R. sehr charakteristische Merkmale auf, die eine systematische Zuordnung der Funde wesentlich erleichtern.

Da die Juglandaceae windblütig sind ist zu erwarten, dass alle Makrofossilien-Taxa auch durch dispersen Pollen in den Fundschichten der Fossilien vertreten sind. Daher eignen sich Pollenfunde zur Überprüfung von systematischen Zuordnungen bei Makrofossilien. Umgekehrt ist allerdings nicht zu erwarten, dass alle Juglandaceen-

Taxa, die durch Pollenfunde nachgewiesen wurden, auch tatsächlich in der näheren Umgebung der Fossilfundstätte anzutreffen waren. Dies ist darauf zurückzuführen, dass bei windblütigen Taxa der Pollen über große Distanzen transportiert wird. Somit sind sie auch nicht unbedingt als Makrofossil in der Fossilfundstätte zu erwarten.

THIELE-PFEIFFER (1988) hat in ihrer Mikroflora der Grube Messel Pollen der Juglandaceen-Gattungen *Engelhardia*, *Platycarya*, *Pterocarya* und *Carya* identifiziert. Das Eckfelder Maar weist nach NICKEL (1996) Pollen der Gattungen *Engelhardia*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Cyclocarya* (?) und *Carya* auf. Zusätzlich führen die Autorinnen Juglandaceen-Pollen auf, der keinem rezenten Juglandaceen-Taxon zugeordnet werden kann. Derartiger Pollen wird i. d. R. als ausgestorbene Taxa zugehörig interpretiert.

An Juglandaceen-Früchten wurden in der Grube Messel *Palaeocarya*, *Hooleya* und *Cruciptera* gefunden. Aus dem Eckfelder Maar wurden *Palaeocarya* und *Hooleya*-Früchte geborgen (vgl. Kapitel 1. 3. 3.).

Von den Blattfossilien in Messel konnten vier Formkreise anhand der typischen Schildhaare den Juglandaceae zugeordnet werden (WILDE 1989a). Nach eigenen Arbeiten am Material des Eckfelder Maars finden sich dort drei der vier Formkreise aus Messel (vgl. 1. 3. 3.). Der Formkreis 2 sensu WILDE wurde bisher nicht im Eckfelder Maar gefunden.

WILDE (1989a) beschreibt ausführlich die Formkreise aus Messel, die zusammen mit den Formtypen aus Eckfeld in Kapitel 2. 5., Tabelle 4 kodiert sind.

Die von WILDE aufgestellten Formkreise der Juglandaceen-Blätter konnten durch die Hauptkomponentenanalyse nicht bestätigt werden. Wie bereits erwähnt ähneln sich die fossilen Blätter der vier Formkreise viel stärker als einem rezenten Taxon der Analyse. Es fällt aber auch auf, dass die Fossilien viel dichter gruppiert sind als dies bei den rezenten Taxa der Fall ist (vgl. Anhang II, Abb. 2). Demnach ist die Ähnlichkeit der vier Formkreise untereinander deutlich größer als dies z. B. bei den rezenten Gattungen der Analyse der Fall ist. Dies bedeutet allerdings nicht, dass es sich bei den vier Formkreisen um Vertreter einer einzigen Gattung handelt. Vielmehr ist auch die dichte Gruppierung der Formkreise auf die eingangs diskutierten Faktoren Merkmalsverlust und Merkmalshomogenität bei fossilen Juglandaceen-Blättern zurückzuführen. Daher wird in der vorliegenden Arbeit das Konzept der vier Formkreise beibehalten und die einzelnen Formkreise im Folgenden diskutiert.

Der als "engelhardioid" bezeichnete Formenkreis (M1, E1) ist aus zahlreichen Fundstellen Europas, Asiens und Nordamerikas bekannt. Die stets gleichbleibende Vergesellschaftung mit 'engelhardioidem' Pollen und 'engelhardioiden' Früchten, wie sie auch in den Fundstätten Grube Messel und Eckfelder Maar auftritt, führte zur Zuordnung zu den Engelhardioideae (z. B. JÄHNICHEN & al. 1977). Innerhalb der Engelhardioideae wird der Formenkreis als Ursprung der neotropischen Gattungen *Oreomunnea* und *Alfaroa* angesehen und daher von DILCHER & MANCHESTER (1986) als 'Oreoroa' bezeichnet. Diese fossile Formengattung kommt nach den beiden Autoren seit dem mittleren Eozän in Europa vor. Dies wird mit der gelegentlich revoluten oder geöhrtten Fiederbasis, den von Papillen umgebenen Stomata und der Nervatur der mit den Blättern vergesellschafteten Flügelfrüchte begründet. Zwei dieser drei Merkmale treten aber weder im Material aus der Grube Messel (M1) noch im Material aus dem Eckfelder Maar (E1) auf. Beide Formengruppen weisen weder eine revolute oder geöhrtte Fiederbasis noch von Papillen umgebene Stomata auf. Dies bedeutet entweder, dass diese Merkmale vor ca. 44-50 Millionen Jahren noch nicht vorhanden waren, oder dass die fossilen Blätter aus Messel und Eckfeld nicht dem neotropischen Zweig der Engelhardioideae zuzuordnen sind.

Interessant ist auch, dass der 'engelhardioide' Formenkreis imparipinnate Fiederblätter mit gesägten Fiederrändern aufweist. Die rezenten Engelhardioideae sind paripinnat und meist ganzrandig. Durch einen Vergleich mit den Blättern rezenter Engelhardioideae lässt sich diese Zuordnung nicht nachvollziehen, wie ja auch aus der Hauptkomponentenanalyse zu ersehen ist. Vielmehr legen die zahlreichen Merkmalsunterschiede zwischen den Fossilfunden aus Messel und Eckfeld einerseits und rezenten Engelhardioideae andererseits nahe, dass sich die Merkmale der Unterfamilie in den letzten 44 Millionen Jahren stark verändert haben. Zu diesem Ergebnis kommen auch DILCHER & MANCHESTER (1986). Sie deuten das Auftreten von imparipinnaten Blättern mit gesägten Fiedern bei Jungpflanzen der Gattungen *Alfaroa* und *Oreomunnea* als Atavismus. Nach eigenen Beobachtungen ist diese Eigenschaft auch in der Gattung *Engelhardia* verbreitet und blieb bisher nur durch Fehlbestimmungen unentdeckt (vgl. Kapitel 4. 1.). Demnach handelt es sich hierbei um eine typische Eigenschaft der Engelhardioideae. Dass diese Eigenschaft bei allen rezenten Taxa der Engelhardioideae vorkommt stützt die Interpretation als Atavismus der Unterfamilie. Auch das Indument der Unterfamilie scheint sich weiterentwickelt zu haben. Die rezenten Taxa weisen bis auf eine Ausnahme zwei Schildhaartypen auf,

während alle untersuchten fossilen Blätter nur einen Schildhaartyp besitzen. Ein weiteres Merkmal, das fossile von rezenten Engelhardioideae trennt, sind die Nerven dritter Ordnung (vgl. Kapitel 4. 1.). Außer bei *Oreomunnea* verbinden sie bei allen rezenten Taxa die benachbarten Nerven zweiter Ordnung miteinander (Merkmal Nr. 27). Bei den fossilen Taxa laufen die Nerven dritter Ordnung i. d. R. in ein retikulantes Maschennetz aus.

Die fossilen 'engelhardioiden' Blätter ähneln den anderen drei fossilen Formenkreisen stärker als ihren rezenten Nachkommen. Diese drei Formenkreise werden jedoch anderen Verwandtschaftskreisen zugeordnet (s. u.). Dies legt den Schluß nahe, dass die Blattmerkmale aller frühen Juglandaceen-Taxa noch wesentlich homogener und einfacher waren, was durch die Blattfunde von Messel und Eckfeld belegt wird. In den letzten 44 Millionen Jahren, dem Mindestalter der untersuchten Blattfossilien, haben sich dann die Blattmerkmale herausgebildet, mit denen man die rezenten Juglandaceen-Taxa unterscheiden kann. Da vor ca. 44 Millionen Jahren die meisten Gattungen der Juglandaceen schon existierten (MANCHESTER 1987), müssen sich die komplexeren bzw. differenzierteren Indumentstrukturen in jeder der damals schon existenten Gattung separat entwickelt haben. Dies trifft auch auf den Schildhaar-Typ mit mehrzelligem Schild zu (Merkmal Nr. 38), der heute in den Gattungen *Alfaroa*, *Oreomunnea*, *Engelhardia*, *Carya*, *Pterocarya* und *Platycarya* vorkommt. *Engelhardia* und *Platycarya* bzw. deren Vorläufer sind durch Früchte und Blattreste (s. u.) auch aus der Grube Messel und dem Eckfelder Maar belegt. Die diesen Taxa zugeordneten fossilen Blatttypen weisen den Schildhaar-Typ mit mehrzelligem Schild nicht auf. Damit wird durch die Juglandaceen-Funde der beiden Fundstätten die parallele Entwicklung von Indumentstrukturen für Merkmal Nr. 38 in den Gattungen *Engelhardia* und *Platycarya* belegt.

Umgekehrt bedeutet dies leider auch, dass die frühen Vertreter der heutigen Juglandaceen-Taxa nicht zwingend die charakteristischen Indumentmerkmale besitzen müssen, an denen die rezenten Taxa identifiziert werden können. Dass dieses Phänomen nicht nur auf Indumentmerkmale beschränkt ist, wurde bei der Gegenüberstellung der Fossilfunde der Engelhardioideae mit den rezenten Taxa der Unterfamilie deutlich (s. o.). Für die fossilen Blätter bedeutet dies, dass sie durch Rezentvergleich nicht sicher identifiziert werden können, sofern sie ähnlich alt sind wie die Funde aus Messel und Eckfeld.

Ein weiteres Beispiel hierfür findet sich bei einem weiteren fossilen Blattpyp aus der Grube Messel. Dieser Blattpyp (M4) zeichnet sich durch eine revolute, gelegentlich geöhrte Fiederbasis aus (vgl. Kapitel 2. 5., Tabelle 3 und Anhang IV, Tafel 1, Abb. 2). Dieses Merkmal ist heute nur in der Gattung *Oreomunnea* zu finden. Demnach müsste dieser Blattpyp zu den Engelhardioideae gestellt werden. WING und HICKEY (1984) ordnen ihn jedoch der Gattung *Platycarya* zu. Sie argumentieren mit der Vergesellschaftung dieses Blattpyps mit Früchten (*Hooleya*) und Pollen der Platycaryeae, wie sie in vielen Fundstellen auftritt, z. B. auch in der Grube Messel. Demnach scheint das Blattmerkmal "Fiederbasis revolut, mit Auriculae" früher weiter verbreitet und nicht nur auf die Engelhardioideae beschränkt gewesen zu sein. Eine Übertragung der heutigen Verteilung des Merkmals in den Juglandaceae auf fossile Blätter würde zu einer Fehleinschätzung der Verwandtschaftsverhältnisse führen.

Einen Widerspruch für die Zuordnung des fossilen Blattpyps 'M4' zu *Hooleya* bildet allerdings die Tatsache, dass dieser Blattpyp als einziger von vieren nur in Messel gefunden wurde. Im Eckfelder Maar fehlt dieser Blattpyp bisher, *Hooleya*-Früchte treten dort jedoch weitaus häufiger auf als in Messel (WILDE & FRANKENHÄUSER, pers. Mitt.). Dies wäre für den Blattpyp, der zur *Hooleya*-Früchte produzierenden Art gehört ebenfalls zu erwarten.

MANCHESTER et al. (1994) diskutieren eine Zuordnung der verbleibenden zwei Fiedertypen aus der Grube Messel, M2 und M3 (vgl. Kapitel 2. 4., Tabelle 4 und Anhang 4, Tafel 1, Abb. 3 und 4). Ein Fiedertyp mit obovaten, doppelt gesägten Fiedern (M2) wird der fossilen Frucht *Cruciptera* und damit den Juglandinae zugeordnet. *Cruciptera* ist ein ausgestorbener Fruchttyp, dessen nächster rezenter Verwandter vermutlich *Cyclocarya* ist (MANCHESTER 1991). Diese Zuordnung wird mit der übereinstimmenden Größe der Schildhaare auf Frucht und Fiedern begründet. DILCHER & MANCHESTER (1986) weisen jedoch darauf hin, dass die Schildhaargröße bei den Engelhardioideae nicht als Erkennungs- bzw. Zuordnungskriterium verwendbar ist. Ob die Schildhaarschild-Größe für die Zuordnung fossiler Früchte zu fossilen Blättern signifikant ist, bedarf weiterer Untersuchungen.

Der breit-elliptische Fiedertyp M3 wird den Caryinae oder den Juglandinae zugeordnet. Diese Zuordnung ist allerdings genauso vage wie die dafür herangezogenen Merkmale.

In WING & HICKEY (1984) findet sich eine Beschreibung von '*Platycarya cataneopsis*'. Die Beschreibung des fossilen Taxons umfasst Früchte, Fruchtstände und

Fiedern. Eine der abgebildeten Fiedern (Abb. 23 des Artikels) ähnelt sehr stark den Fiedern des Formenkreises M2/E2. An den wenigen Funden dieses Formenkreises aus der Grube Messel und dem Eckfelder Maar konnten allerdings bisher keine revoluten oder gehörten Fiederbasen gefunden werden, wie sie bei '*Platycarya cataneopsis*' vorkommen sollen. Berücksichtigt man allerdings die von WING & HICKEY beschriebene Variabilität der Fiedern in den Fossilfunden der Platycaryeae, so kann der Formenkreis M2/E2 durchaus auch zu dieser Tribus gehören. Ob der Formenkreis M2/E2 nun den Platycaryeae oder *Cruciptera* zugeordnet werden muss, lässt sich anhand der vorliegenden Daten nicht sicher entscheiden.

Der Vergleich mit rezenten Blattformen konnte keine Hinweise auf die systematische Zuordnung der fossilen Juglandaceen-Blätter aus der Grube Messel und dem Eckfelder Maar liefern. Allerdings konnten Aussagen über die Evolution von Blattmerkmalen getroffen werden. Diese erklären, warum ein Rezentvergleich bei derart alten Blattfossilien nicht zum gewünschten Ergebnis führt. Die Formengruppen der Juglandaceae aus Messel und Eckfeld sind als frühes Stadium aufzufassen, vor allem in der Indument-Evolution. Für Juglandaceen-Blätter aus jüngeren Fundstellen ist ein zunehmend differenzierteres Indument zu erwarten. Eine offene Frage ist, wie jung fossile Juglandaceen-Blätter sein müssen, um eine systematische Zuordnung durch einen Rezentvergleich zu erreichen. Um dies zu beantworten ist die Einbeziehung jüngeren Fossilmaterials notwendig.

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden die Blattmerkmale der Juglandaceen auf ihre systematische Verwertbarkeit hin untersucht.

Ein Datensatz mit 62 Blattmerkmalen von 48 rezenten Juglandaceen-Arten wurde zusammengetragen. Zusätzlich wurden vier fossile Blattformen erfasst. Die fossilen Blätter stammen aus zwei Fundstätten des deutschen Eozäns.

Der Datensatz wurde mit dem Computerprogramm MacClade® auf ein Phylogramm aus Manos und Stone (2001) übertragen („character mapping“).

Zusätzlich wurde eine Hauptkomponentenanalyse mit dem Computerprogramm PAST® durchgeführt.

Die meisten taxonomischen Einheiten der Juglandaceen konnten mithilfe des „character mapping“ wiedererkannt werden, die dafür verantwortlichen Blattmerkmale haben somit ihre systematische Signifikanz unter Beweis gestellt.

Weiterhin konnte eine Evolutionstendenz des Induments belegt werden. Zwischen den ursprünglichen und den abgeleiteten Juglandaceen-Taxa ist eine zunehmende Differenzierung des Induments zu beobachten.

Die fossilen Blattformen bildeten in der Hauptkomponentenanalyse eine eindeutig erkennbare Gruppierung, die von allen rezenten Taxa der Analyse separiert ist. Demnach lassen sie sich nicht durch einen Vergleich mit rezenten Blättern systematisch zuordnen.

Die fossilen Blattformen der Juglandaceen bestätigen die hier belegte Evolutionstendenz des Induments. Sie stehen mit ihren ursprünglichen Indumentstrukturen am Ausgangspunkt der Indumentevolution.

In this thesis, the leaf characters of the Juglandaceae have been examined for their systematic value. From 48 extant Juglandaceae species a data matrix with 62 leaf characters has been compiled. Additionally, four fossil leaf forms have been analyzed. The fossil leaves originate from two Eocene locations in Germany.

The data matrix was mapped on a phylogram by Manos and Stone (2001), using the computer program MacClade® ('character mapping'). Additionally, a principal component analysis (PCA) was accomplished with the computer program PAST®.

Most taxonomic units of the Juglandaceae have been recognized using 'character mapping'. Thus the systematic significance of the respective leaf characters has been proved. Furthermore, an evolutionary tendency of indumentum structures has been pointed out. An increasing differentiation of the indumentum structures has been observed between ancestral and derived juglandaceous taxa. In the PCA, the fossil leaf forms clustered in a distinct group, separated from all extant taxa in the analysis. Therefore their systematic position cannot be assigned by a comparison with extant leaves.

The fossil juglandaceous leaf forms confirm the evolutionary tendency of the indument structures. With their ancestral indumentum structures, they represent the basis of indumentum evolution.

6. Literatur

- AYENSU, E. S. 1967: Aerosol OT solution - an effective softener of herbarium specimens for anatomical study. *Stain Technol.* **42(3)**: 155-156. Baltimore.
- BERRY, E. W. 1912: Notes on the Geological History of the Walnuts and Hickories. *The Plant World* **15**: 225-240. Baltimore.
- CAMPBELL-GASIS, E. J. F. 1993: Four new species of *Engelhardia* (Juglandaceae) from Borneo. *Sandakanian* **3**: 1-9. Sabah.
- CAMPBELL-GASIS, E. J. F., 1995: Juglandaceae. In: SOEPADMO, E. & WONG, K. M. (Hrsg.): *Tree Flora of Sabah and Sarawak*. Kuala Lumpur.
- CREPET, W. L., DILCHER, D. L. & POTTER, F. W. 1975: Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: a catkin with juglandaceous affinities. *Amer. J. Bot.* **62**: 813-823. Baltimore.
- CREPET, W. L., DAGHLIAN, C. P. & ZAVADA, M. 1980: Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: a new juglandaceous catkin. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **30**: 361-370. Amsterdam.
- DILCHER, D. L. & MANCHESTER, S. R. 1986: Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: leaves of the Engelhardieae (Juglandaceae). *Bot. Gaz.* **147**: 189-199.
- DILCHER, D. L. 1974: Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* **40(1)**: 1-157. New York.
- ELIAS, T. S. 1972: The genera of Juglandaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* **53(1)**: 26-51.
- ENGELHARDT, H. 1911: Über tertiäre Pflanzenreste von Flörsheim am Main. *Abh. Senckenberg. naturf. Ges.* **29**: 309-428. Frankfurt a. M.
- ENGELHARDT, H. & KINKELIN, F. 1908: I. Oberpliocäne Flora und Fauna des Untermaintales, insbesondere des Frankfurter Klärbeckens. II. Unterdiluviale Flora von Hainstadt a. M. *Abh. Senckenberg. naturf. Ges.* **29(3)**: 149-306. Frankfurt a. M.
- ENDO, S. 1933: The American white walnut or butternut, *Juglans cinerea* L., from upper pliocene of Japan. *Jour. Wash. Acad. Sci.* **23**: 305-308. Menasha, Wisconsin.
- ERBAR, C. 1995: On the floral development of *Sphenoclea zeylanica* (Sphenocleaceae, Campanulales) - SEM-investigations on herbarium material. *Bot. Jahrb. Syst.* **117(4)**: 468-483. Stuttgart.

- FERGUSON, D. K. 1993: Plant Taphonomic Studies with Special Reference to Messel. *Kaupia* **2**: 117-126. Darmstadt.
- FRANKENHÄUSER, H. & WILDE, V. 1994: Zweiflügelige Juglandaceen-Früchte aus dem Mitteleozän von Eckfeld bei Manderscheid (Eifel). - Vorläufige Mitteilung. *Mainzer Naturwiss. Archiv, Beiheft* **16**: 143-150. Mainz.
- FRANZEN, J. L. 1977a: 100 Jahre Ölschiefergrube Messel. *Natur und Museum* **107(7)**: 208-211. Frankfurt a. M.
- FRANZEN, J. L. 1977b: Die Entstehung der Fossilfundstätte Messel. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau* **67**: 53-58. Freiburg
- FRANZEN, J. L. 1993: Das biostratigraphische Alter der Fossilagerstätte Eckfelder Maar bei Manderscheid (Eifel). *Mainzer naturwiss. Archiv* **31**: 201-214. Mainz.
- FRANZEN, J. L. 1994: Neue Säugerfunde aus dem Eozän des Eckfelder Maares bei Manderscheid (Eifel). *Mainzer naturwiss. Archiv, Beiheft* **16**: 189-211. Mainz.
- FRIIS, E. M. 1983: Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of juglandalean affinity containing *Normapolles* pollen. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **39**: 161-188. Amsterdam.
- FRY, J. C. (Hrsg.) 1996: *Biological Data Analysis*. Oxford University Press. 418 S. Oxford u. a.
- GOTH, K. 1986: Mikrofazielle Untersuchungen am Messeler Ölschiefer. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* **85**: 209-211. Frankfurt/Main.
- GOTH, K., DE LEEUW, J. W., PÜTTMANN, W. & TEGELAAR, E. W. 1988: Origin of Messel Oil Shale kerogen. *Nature* **336**: 59-761. London.
- GUNTER, L. E., KOCHERT, G. & GIANNASI, D. E. 1994: Phylogenetic relationships of the Juglandaceae. *Pl. Syst. Evol.* **92**: 11-29.
- HAMMER, O., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001: Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* **4(1)**: 1-9.
- HARDIN, J. W. & STONE, D. E. 1984: Atlas of foliar surface features in woody plants: 6. *Carya* (Juglandaceae) of North America. *Brittonia* **36**: 140-153. New York.
- HARMS, F.-J. 2002: Steine erzählen Geschichte(n): Ursache für die Entstehung des Messel-Sees gefunden. *Natur & Museum* **134(1)**: 1-4. Frankfurt a. M.
- HICKEY, L. J. 1973: Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* **60**: 17-33. Ohio.

- HICKEY, L. J. & WOLFE, J. A. 1975: The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **62**: 538-589. St. Louis.
- HEIMSCH, C. & WETMOORE, R. H. 1939: The significance of wood anatomy in the taxonomy of the Juglandaceae. *Amer. J. Bot.* **26**: 651-660.
- HU, H. H. 1952: On a living species of *Juglandicarya* found in south Yunnan. *The Paleobotanist* **1**: 263-265. Lucknow.
- HUMMEL, K. & STAESCHE, K. 1962: Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. *Handb. Pflanzenanat.* Bd. **IV**, Teil **5**: 207-292. Berlin.
- ILJINSKAYA, I. A. 1990: On the taxonomy and phylogeny of the Juglandaceae. *Bot. Zurn.* **75(6)**: 792-803. St. Petersburg.
- ILJINSKAYA, I. A. 1993: *Alfaropsis*: A new genus of the Juglandaceae. *Bot. Zurn.* **78(10)**: 79-83. St. Petersburg.
- IRION, G. 1977: Der eozäne See von Messel. *Natur und Museum* **107(7)**: 213-218. Frankfurt a. M.
- JACOBS, M. 1960: Juglandaceae. In: STEENIS, C. G. G. J. (Hrsg.) *Flora Malesiana* **I.6**: 143-154. Leiden.
- JÄHNICHEN, H. 1991: Engelhardioid leaves and fruits (Juglandaceae) from the European Tertiary, part 3. *Tertiary Research* **12**: 159-164. Leiden.
- JÄHNICHEN, H., MAI, D. H. & WALTHER, H. 1977: Blätter und Früchte von *Engelhardia* LESCH. ex BL. (Juglandaceae) aus dem europäischen Tertiär. *Feddes Repert.* **88**: 323-363. Berlin.
- JÄHNICHEN, H., FRIEDRICH, W. L. & TAKAC, M. 1984: Engelhardioid leaves and fruits from the European Tertiary. Part II. *Tertiary Res.* **6(3)**: 109-134. Leiden.
- KAUL, R. B. 1986: Juglandaceae A. RICH. ex KUNTH, the Walnut Family. *Flora of the great plains S.* 131-134. Lawrence.
- VON KOENIGSWALD, W. 1988: Fossilfunde aus der Grube Messel. Einzigartige paläoökologische Daten eines gefährdeten Naturdenkmals. *Die Geowissenschaften* **6**: 137-141. Berlin.
- VON KOENIGSWALD, W. 1998: Ein großer Ast. In: VON KOENIGSWALD, W. & STORCH, G. (Hrsg.) 1998: *Messel. Ein Pompeji der Paläontologie*. Thorbecke Verlag. Sigmaringen.
- VON KOENIGSWALD, W. & STORCH, G. (Hrsg.) 1998: *Messel. Ein Pompeji der Paläontologie*. Thorbecke Verlag. Sigmaringen.

- KRIBS, D. A. 1927: Comparative anatomy of the woods of the Juglandaceae. *Tropical Woods* **12**: 16-21.
- KVACEK, Z. 1972: *Engelhardia*-leaves in the European Tertiary. *Casopis Mineral. Geol.* **17**: 25-31. Prag.
- LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP 1999: *Manual of Leaf Architecture. Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms.* 65 S. Washington D. C.
- LEROY, J. F. 1952: Les *Juglandicarya* de l'Eocene inférieur et l'*Annamocarya* actuel. *Rev. Int. Bot. Appl. Agric. Trop.* **32**: 586. Paris.
- LEROY, J. F. 1955: Étude sur les Juglandaceae. A la recherche d'une conception morphologique de la fleur femelle et du fruit. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Sèr. B, Bot.* **6**: 1-246. Paris.
- LU, A.-M. 1982: On the geographical distribution of the Juglandaceae. *Acta Phytotax. Sin.* **20**: 272-274. Beijing.
- LU, A.-M., STONE, D. E. & GRAUKE, L. J. 1999: Juglandaceae. In: *Flora of China*. Bd. **4**: 277-285. Beijing, St. Louis.
- LUTZ, H. 1993: Zur Sedimentologie der Leithorizonte des "Eckfelder Maeres" bei Manderscheid/Eifel (Mittel-Eozän; Deutschland). *Mainzer naturwiss. Archiv* **31**: 65-83. Mainz.
- MAI, D. H. 1981: Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. *Flora* **171**: 525-582. Jena.
- MAI, D. H. 1995: *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas.* 691 S. Stuttgart, New York
- MANCHESTER, S. R. 1983: Fossil wood of the Engelhardiae (Juglandaceae) from the Eocene of North America: *Engelhardioxylon* gen. nov. *Bot Gaz.* **144**: 157-163.
- MANCHESTER, S. R. 1987: The Fossil History of the Juglandaceae. *Monographs in Systematic Botany* **21**: 1-137. Lawrence, Kansas.
- MANCHESTER, S. R. 1989: Early history of the Juglandaceae. *Pl. Syst. Evol.* **162**: 231-250. Wien u. a.
- MANCHESTER, S. R. 1991: Cruciptera, a new juglandaceous winged fruit from the Eocene and Oligocene of western North America. *Systematic botany* **16**: 715-725. Tallahassee, Florida.
- MANCHESTER, S. R. & DILCHER, D L. 1982: Pterocaryoid fruits (Juglandaceae) in the Paleogene of North America and their evolutionary and biogeographic significance. *Amer. J. Bot.* **69**: 275-286.

- MANCHESTER, S. R. & DILCHER, D. L. 1997: Reproductive and vegetative morphology of *Polyptera* (Juglandaceae) from the Paleocene of Wyoming and Montana. *Amer. J. Bot.* **84(5)**: 649-663. Baltimore.
- MANCHESTER, S. R., COLLINSON, M. E. & GOTH, K. 1994: Fruits of the Juglandaceae from the Eocene of Messel, Germany and implications for early Tertiary Phytogeographic exchange between Europe and western North America. *International Journal of Plant Sciences* **155**: 388-394. Chicago.
- MANCHESTER, S. R. & WHEELER, E. A. 1993: Extinct juglandaceous wood from the Eocene of Oregon and its implications for xylem evolution in the Juglandaceae. *IAWA journal* **14(1)**: 103-111. Leiden.
- MANNING, W. E. 1938: The morphology of the flowers of the Juglandaceae. I. The Inflorescence. *Amer. J. Bot.* **25**: 407-419. Baltimore.
- MANNING, W. E. 1940: The morphology of the flowers of the Juglandaceae. II. The pistillate flowers and fruit. *Amer. J. Bot.* **27**: 839-858. Baltimore.
- MANNING, W. E. 1950: A key to the hickories north of Virginia with notes on the two pignuts, *Carya glabra* and *Carya ovalis*. *Rhodora* **52**: 188-199. Cambridge, Mass.
- MANNING, W. E. 1952: Juglandaceae. *Fieldiana/Botany* **24(3)**: 352-359. Chicago.
- MANNING, W. E. 1957: The genus *Juglans* in Mexico and Central America. *J. Arnold Arbor.* **38**: 121-150. Cambridge, Mass.
- MANNING, W. E. 1959: *Alfaroa* and *Engelhardtia* in the New World. *Bull. Torr. Bot. Club* **86**: 190-198. New York.
- MANNING, W. E. 1960: The genus *Juglans* in S. America and the West Indies. *Brittonia* **12**: 1-26. New York.
- MANNING, W. E. 1963: Hickories reported in India and Laos with other notes on *Carya* in Asia. *Brittonia* **15**: 123-125. New York.
- MANNING, W. E. 1966: New combinations and notes on *Engelhardtia* (Juglandaceae) of the Old World. *Bull. Torr. Bot. Club* **93**: 34-52. New York.
- MANNING, W. E. 1978: The classification within the Juglandaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **65**: 1058-1087.
- MANOS, P. S. & STONE, D. E. 2001: Evolution, Phylogeny, and Systematics of the Juglandaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **88**: 231-269. St. Louis.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1979: Anatomy of the Dicotyledons. **Vol. 1**: Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. 2nd ed. Oxford.

- MILLER, R. B. 1976: Wood anatomy and identification of species of *Juglans*. Bot. Gaz. **137(4)**: 368-377. Chicago.
- MÜLLER-STOLL, W. R. & MÄDEL, E. 1960: Juglandaceen-Hölzer aus dem Tertiär des pannonischen Beckens. Senckenbergiana lethaea **41**: 255-295.
- NAGEL, K. 1914: Studien über die Familie der Juglandaceen. Bot. Jahrb. Syst. **50**: 459-531. Leipzig.
- NICKEL, B. 1996: Die mitteleozäne Mikroflora von Eckfeld bei Manderscheid/ Eifel. Mainzer naturwiss. Archiv Beih. **18**: 1-146. Mainz.
- PETERSON, R. L., HERSEY, R. E. & BRISSON, J. D. 1978: Embedding softened herbarium material in Spurr's resin for histological studies. Stain Technol. **53(1)**: 1-9. Baltimore.
- PHAM HOANG HO 1992: Rhoipteleaceae, Juglandaceae, Thymeleaceae, Proteaceae In: MORAT, PH. (Hrsg.): Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam **26**: 3-114. Paris.
- PIRRUNG, B. M. 1992: Zur Frage der Entstehung eozäner Sedimente im "Eckfelder Maar" bei Manderscheid, Südwesteifel. Mitt. Pollichia **79**: 139-158. Bad Dürkheim.
- PIRRUNG, B. M. & BÜCHEL, G. 1994: Das Eckfelder Maar - ein tertiäres Maar der Hocheifel. Mainzer naturwiss. Archiv, Beih. **16**: 9-16. Mainz.
- RIEPPPEL, O. 1999: Einführung in die computergestützte Kladistik. Pfeil Verlag. 112 S. München.
- RIETSCHER, S. 1988: Taphonomic Biasing in the Messel Fauna and Flora. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **107**: 169-182. Frankfurt/Main.
- RIETSCHER, S. 1994: Messel - ein Maar-See? Mainzer Naturwiss. Archiv, Beiheft **16**: 213-218. Mainz.
- RÜFFLE, L. 1963: Die obermiozäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. Paläont. Abh. **1(3)**: 139-298. Berlin.
- SARGENT, C. S. 1933: Manual of the Trees of North America. Boston.
- SCHAARSCHMIDT, F. 1982: Präparation und Untersuchung der eozänen Pflanzenfossilien von Messel bei Darmstadt. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **56**: 59-77. Frankfurt a. M.
- SCHAARSCHMIDT, F. 1984: Flowers from the Eocene oil-shale of Messel; a preliminary report. Ann. Missouri Bot. Gard. **71(2)**: 599-606. St. Louis.
- SCHAARSCHMIDT, F. & WILDE, V. 1986: Palmenblüten und -blätter aus dem Eozän von Messel. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **86**: 177-202. Frankfurt/Main.

- SCHAARSCHMIDT, H. 1984: Abnorme *Juglans*-Früchte und zum Terminus "Steinfrucht" bei dieser Gattung. *Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Naturwiss. R.* **33(6)**: 797-800. Jena.
- SCHAARSCHMIDT, H. 1985: Zur Verwandtschaft von *Carya* NUTT. und *Platycarya* SIEB. & ZUCC. (Juglandaceae) und zur natürlichen Gliederung der Familie. *Feddes Repert.* **96(5-6)**: 345-361. Berlin.
- SCHAARSCHMIDT, H. 1988: Die Walnußgewächse. *Neue Brehm-Bücherei*, Bd. 591. Wittenberg Lutherstadt.
- SOLEREDER, H. 1899: *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*. Stuttgart.
- STONE, D. E. 1972: New World Juglandaceae. III. A new perspective of the tropical members with winged fruits. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **59**: 297-321. St. Louis.
- STONE, D. E. 1977: Juglandaceae. *Fieldiana/Botany* **40**: 28-53. Chicago.
- STONE, D. E. 1993: Juglandaceae. In: KUBITZKY, K. (Hrsg.): *The families and genera of vascular plants. Vol. 2, flowering plants: Dicotyledons*. Berlin u. a.
- STONE, D. E. 1997: Juglandaceae A. RICHARD ex KUNTH, Walnut Family. In: *Flora of North America, North of Mexico. Vol. 3: Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae*. New York u. a.
- STONE, D. E. & BROOME, C. R. 1975: Juglandaceae A. RICH. ex KUNTH. *World Pollen and Spore Flora* **4**: 1-31. Stockholm.
- STURM, M. 1971: Die eozäne Flora von Messel bei Darmstadt. I. Lauraceae. *Palaeontographica Abt. B* **134(1-3)**: 1-60. Stuttgart.
- SU, S.-W. & HE, J.-Q. 1984: Discovery of bisexual flowers in *Pterocarya stenoptera* C. DC. *Acta Phytotax. Sin.* **22(3)**: 256-258. Beijing.
- SWOFFORD, D. L. 2000: PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other Methods)*, Vers. 4.0. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- THIELE-PFEIFFER, H. 1988: Die Mikroflora aus dem mitteleozänen Ölschiefer von Messel bei Darmstadt. *Palaeontographica Abt. B* **211**: 1-86. Stuttgart.
- TIFFNEY, B. H. 1985a: Perspectives on the Origin of the Floristic Similarity between Eastern Asia and Eastern North America. *J. Arnold Arbor.* **66**: 73-94. Cambridge.
- TIFFNEY, B. H. 1985b: The Eocene North Atlantic Land Bridge: Its importance in Tertiary and modern Phyto geography of the Northern Hemisphere. *J. Arnold Arbor.* **66**: 243-273. Cambridge.

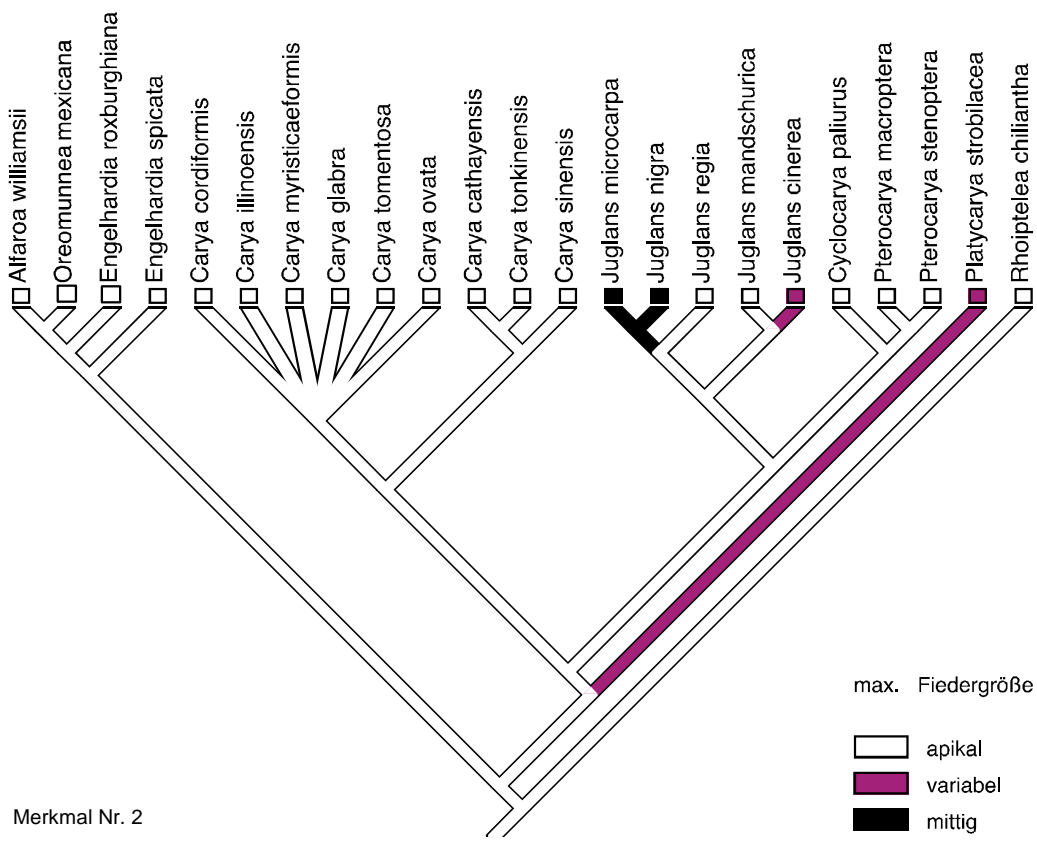
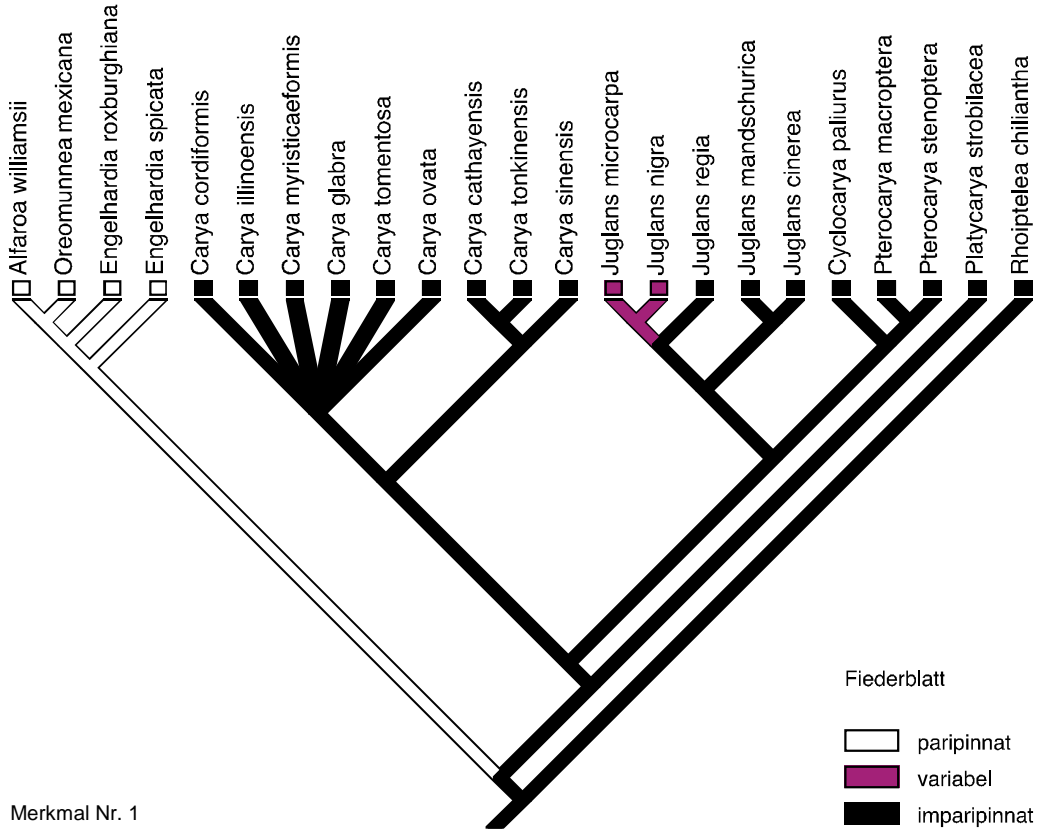
- TOBIEN, H. 1968: Das biostratigraphische Alter der mitteleozänen Fossilfundstätte Messel bei Darmstadt (Hessen). Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch. **96**: 111-119. Wiesbaden.
- TOBIEN, H. 1969: Die alttertiäre (mitteleozäne) Fossilfundstätte Messel bei Darmstadt (Hessen). Mainzer Naturwiss. Archiv **8**: 149-180. Mainz.
- WÄGELE, J.-W. 2000: Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. Pfeil Verlag. 315 S. München.
- WESTERKAMP, CH. & DEMMELMEYER, H., 1997: Blattoberflächen mitteleuropäischer Laubgehölze. Berlin, Stuttgart.
- WEYLAND, H. 1941: Beiträge zur Kenntnis der Rheinischen Tertiärflora: V. Dritte Ergänzungen und Berichtigungen zur Flora der Blätterkohle und des Polierschiefers von Rott im Siebengebirge. Palaeontographica Abt. B **86**: 79-112. Stuttgart.
- WHITEHEAD, D. R. 1965: Pollen morphology in the Juglandaceae, 2. Survey of the family. J. Arnold Arbor. **46**: 369-410. Cambridge.
- WILDE, V. 1989a: Untersuchungen zur Systematik der Blattreste aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland). Courier Forschungsinstitut Senckenberg **115**: 1-213. Frankfurt a. M.
- WILDE, V. 1989b: Vorläufige Mitteilung zur Flora aus dem Alttertiär von Eckfeld - Ergebnisse einer ersten Durchsicht des Fundmaterials aus den Grabungen von 1987 und 1988. Mainzer naturwiss. Archiv **27**: 23-31. Mainz.
- WILDE, V. & FRANKENHÄUSER, H. 1993: Initial results on the importance of a flora from the middle Eocene of Eckfeld (Eifel, W.-Germany). Lecture Notes in Earth Sciences **49**: 499-503. Berlin, Heidelberg u. a.
- WILDE, V. & FRANKENHÄUSER, H. 1995: Flügelfrüchte engelhardioider Juglandaceen aus dem Mitteleozän von Eckfeld bei Manderscheid (Eifel). Mainzer naturwiss. Archiv **33**: 47-52. Mainz.
- WING, S. L. & HICKEY, L. J. 1984: The *Platycarya* perplex and the evolution of the Juglandaceae. Amer. J. Bot. **71**: 388-411. Ohio.
- WOLFE, J. A. 1973: Fossil forms of Amentiferae. Brittonia **25**: 334-355. New York.
- WOLFE, J. A. 1975: Some aspects of plant geography of the northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. Ann. Mo. Bot. Gard. **62**: 264-279. St. Louis.
- WOLFE, J. A. 1989: Leaf-architectural analysis of the Hamamelidae. In: CRANE, P. R. & BLACKMORE, S. (Hrsg.) Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae. **Vol. 1** Introduction and 'Lower' Hamamelidae. S. 75-104. Oxford.

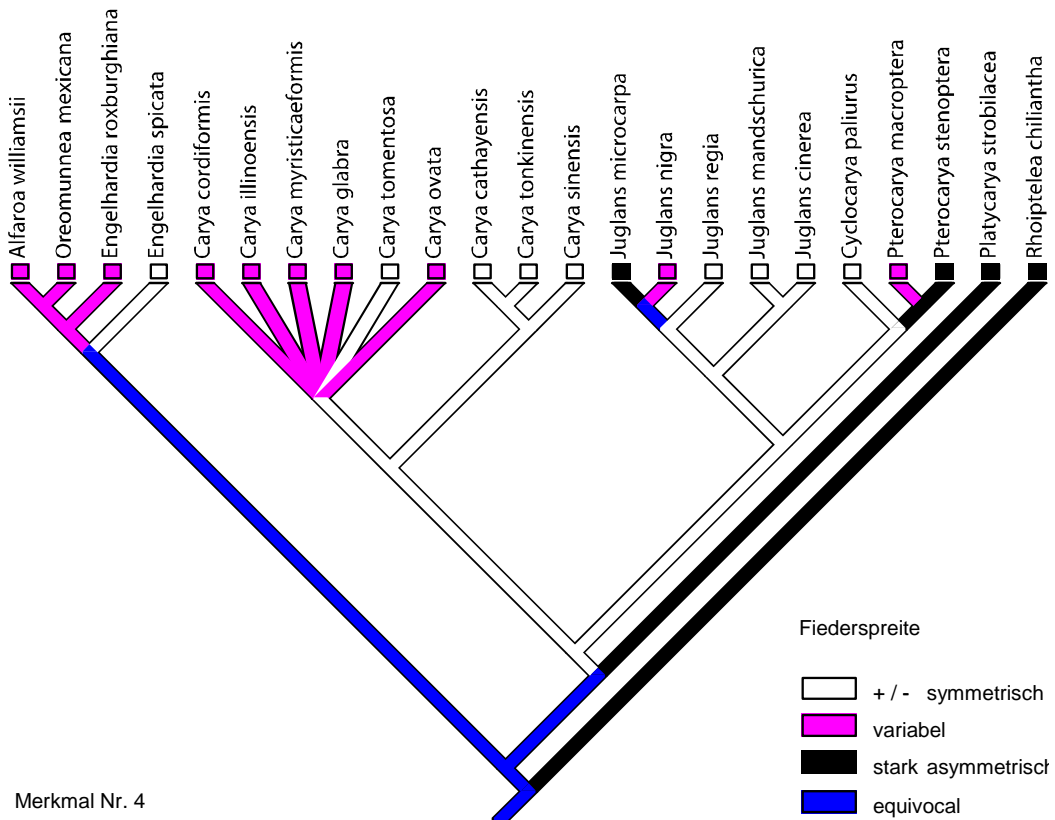
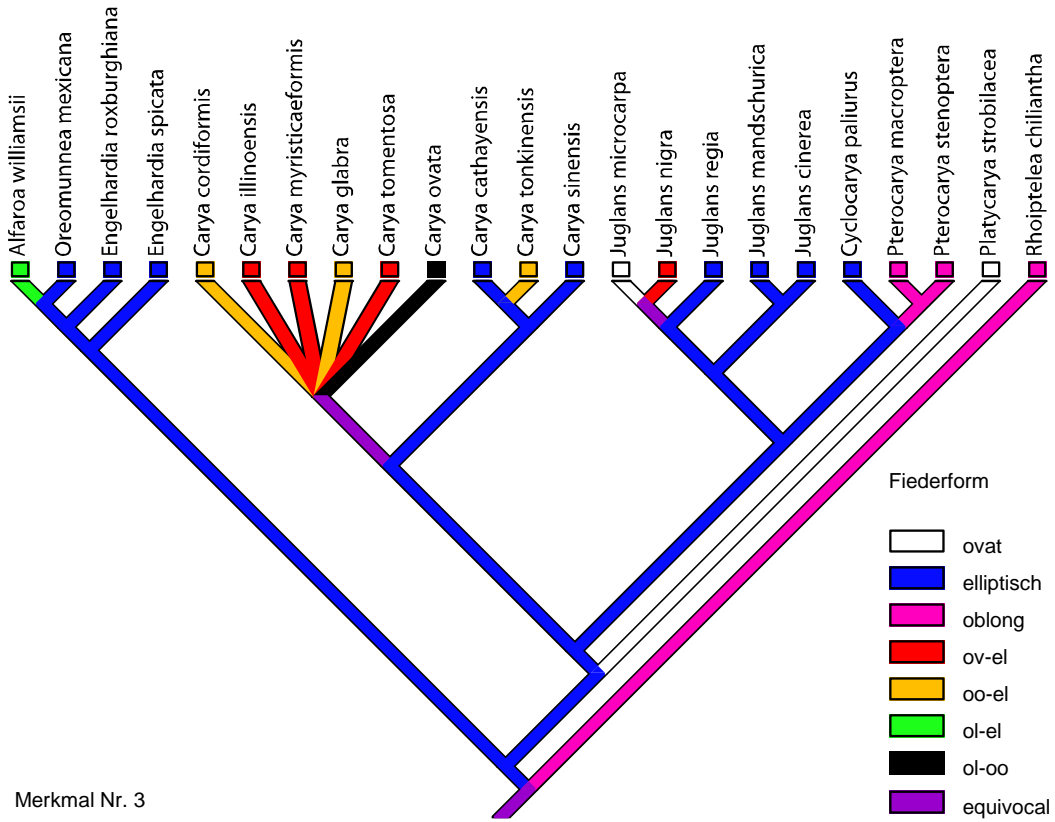
ZICK, K. 1935: Beobachtungen an der kaukasischen Flügelnuß. Mitt. Deut. Dendrol.
Ges. **47**: 168-172.

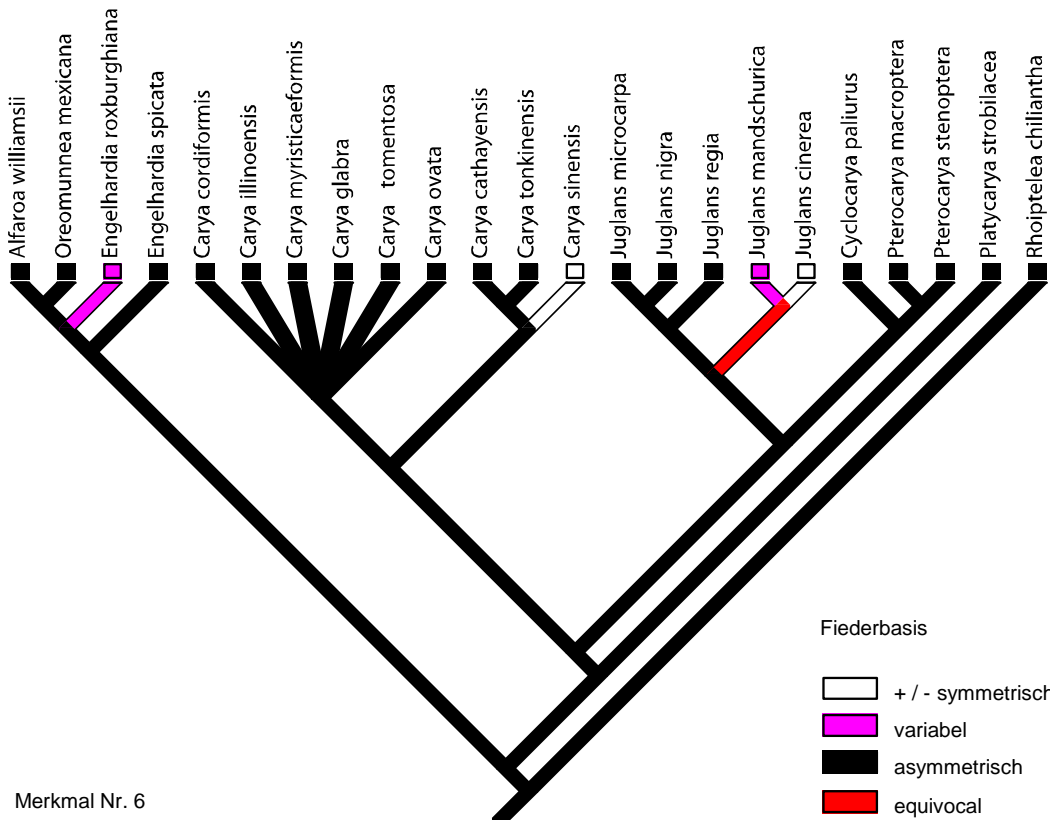
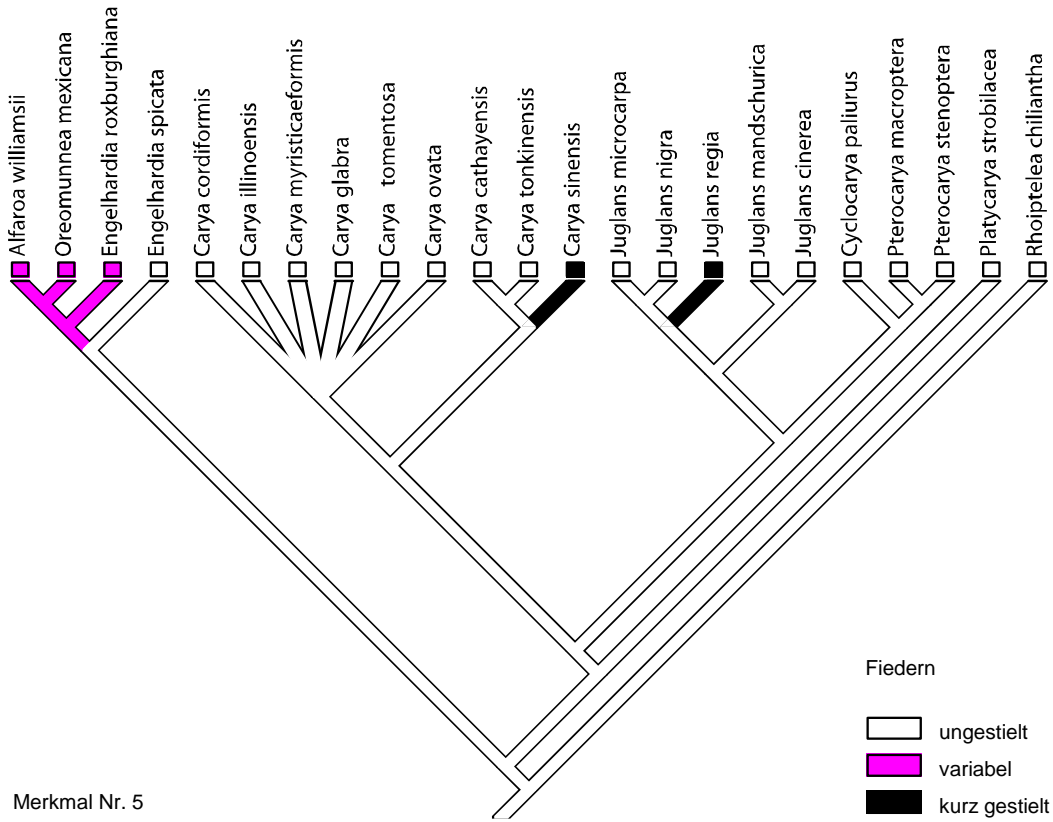
Anhang I

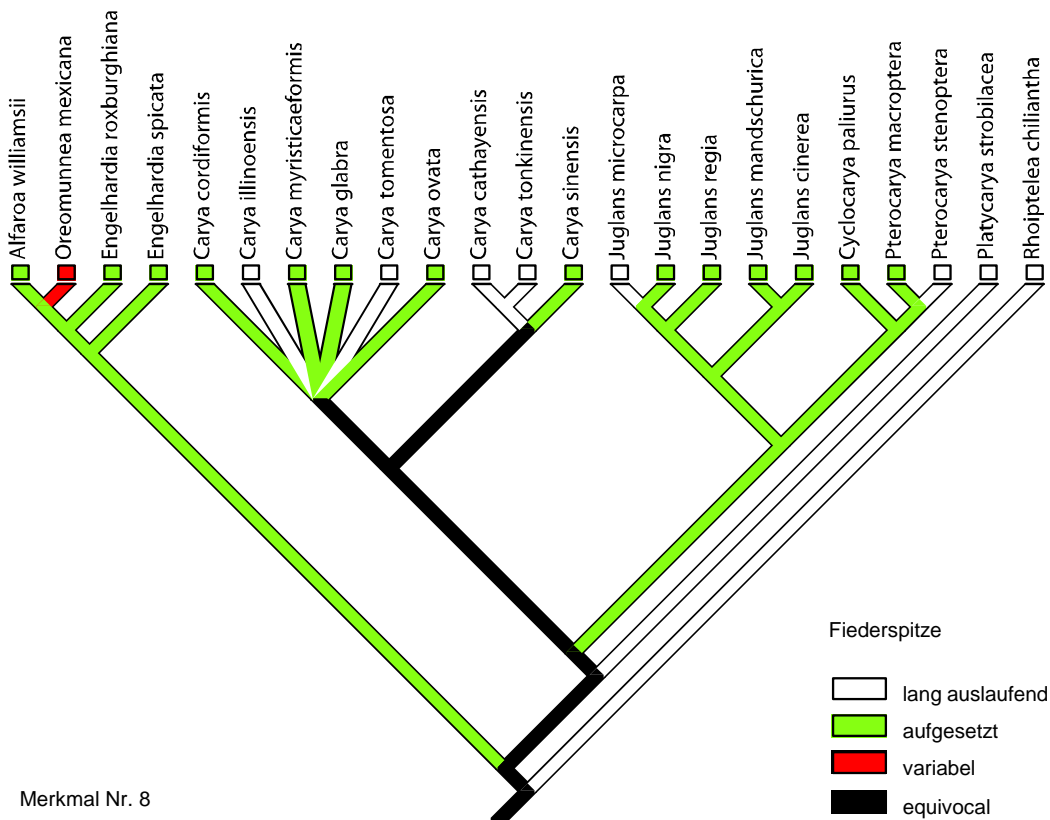
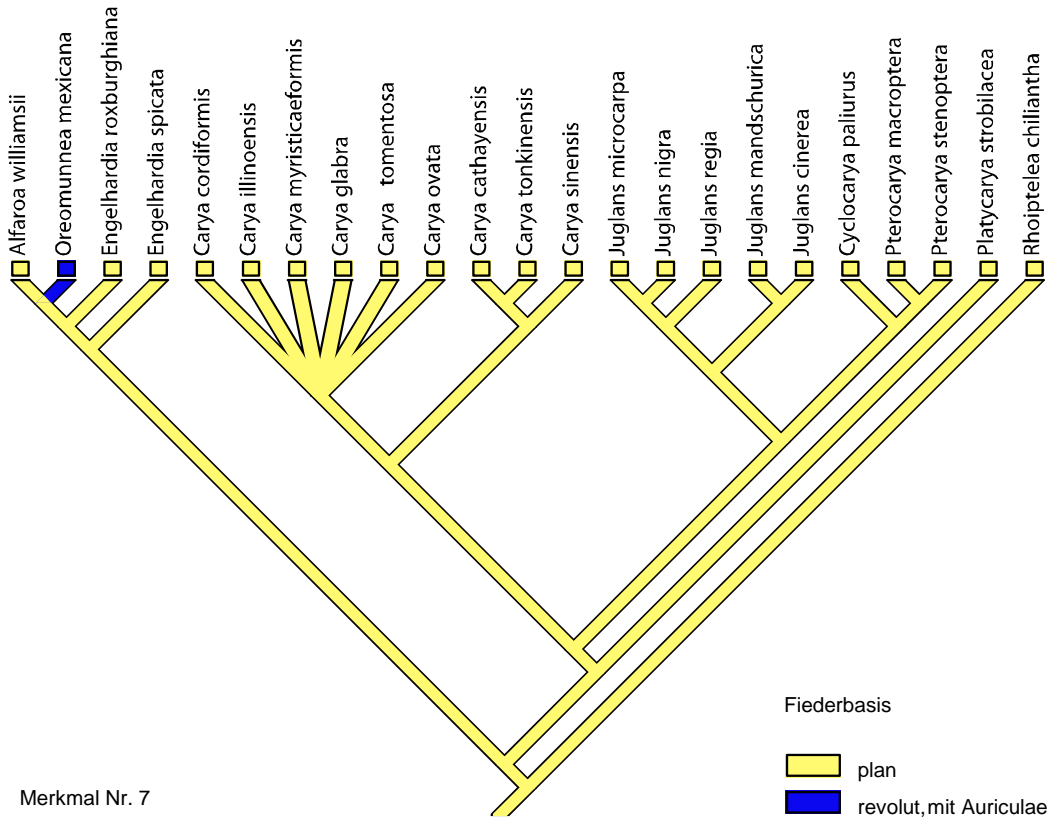
Grafiken der phylogenetischen Merkmalsanalyse

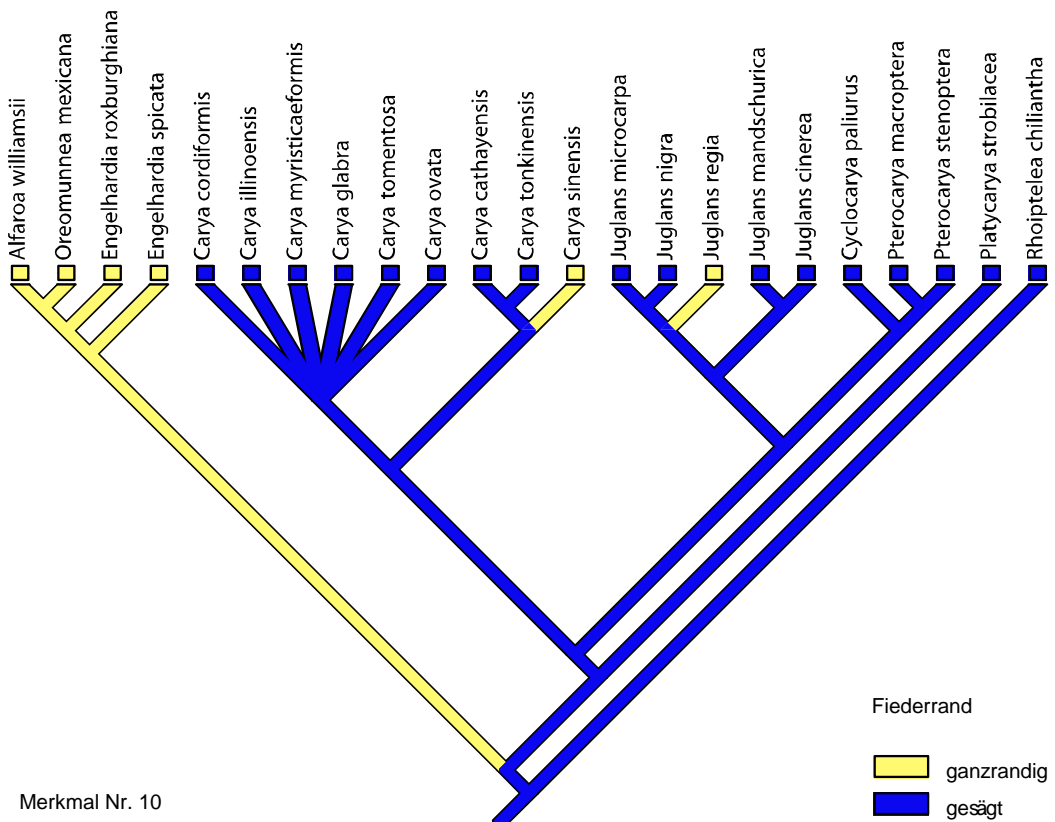
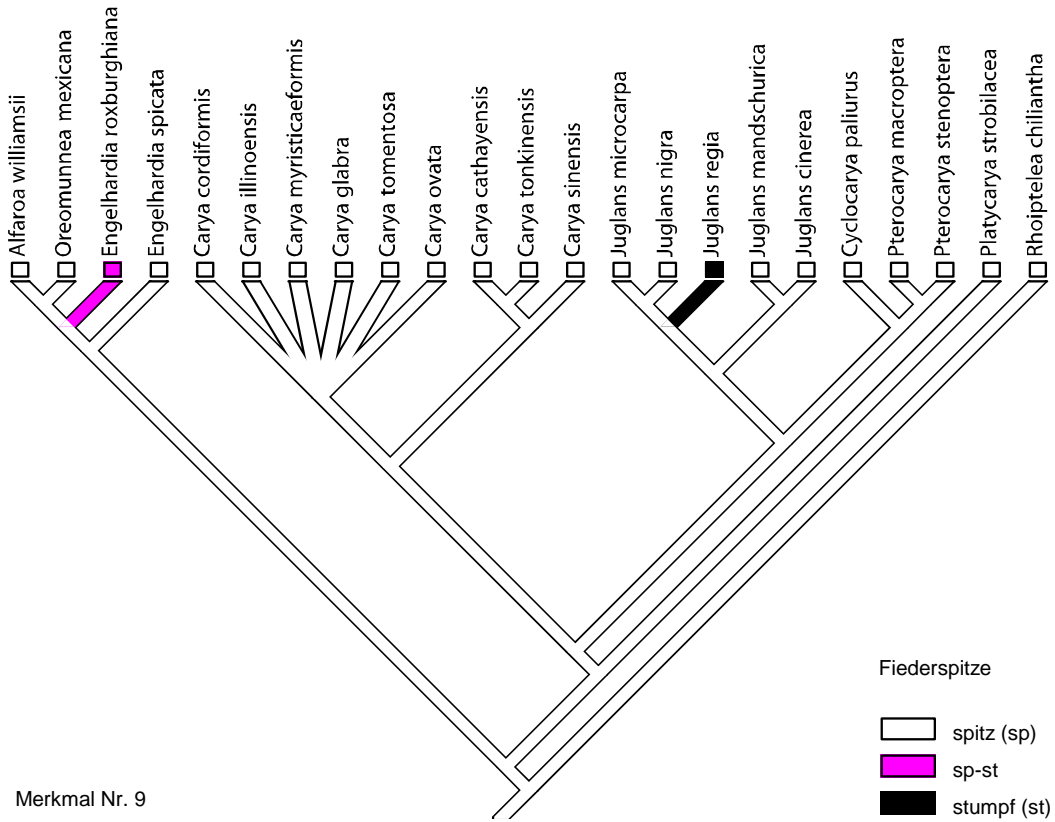
Die Graphiken basieren auf der
phylogenetischen Analyse
von MANOS und STONE (2001).

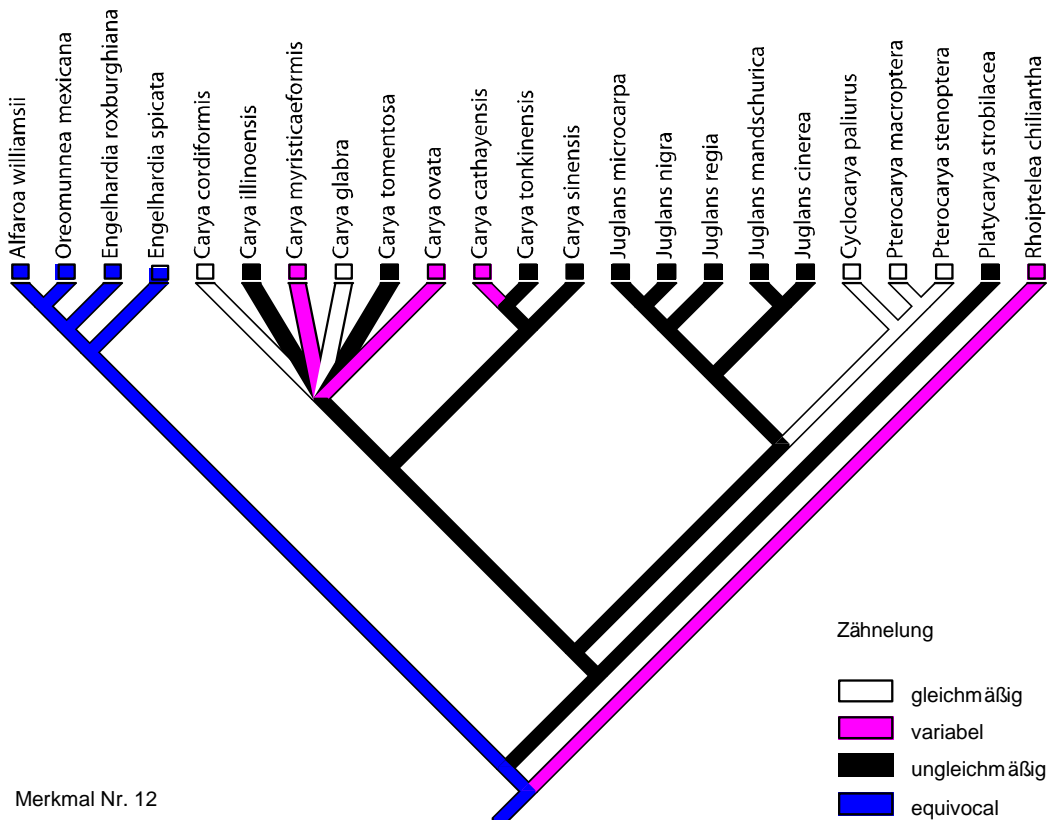
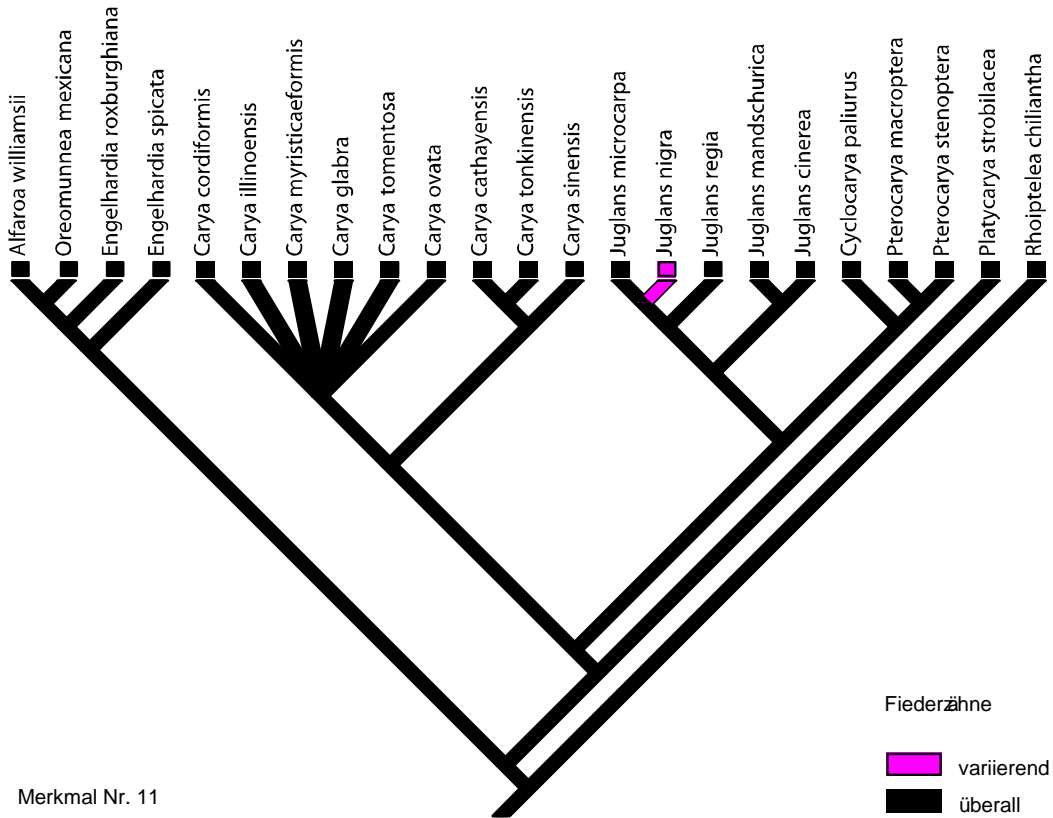


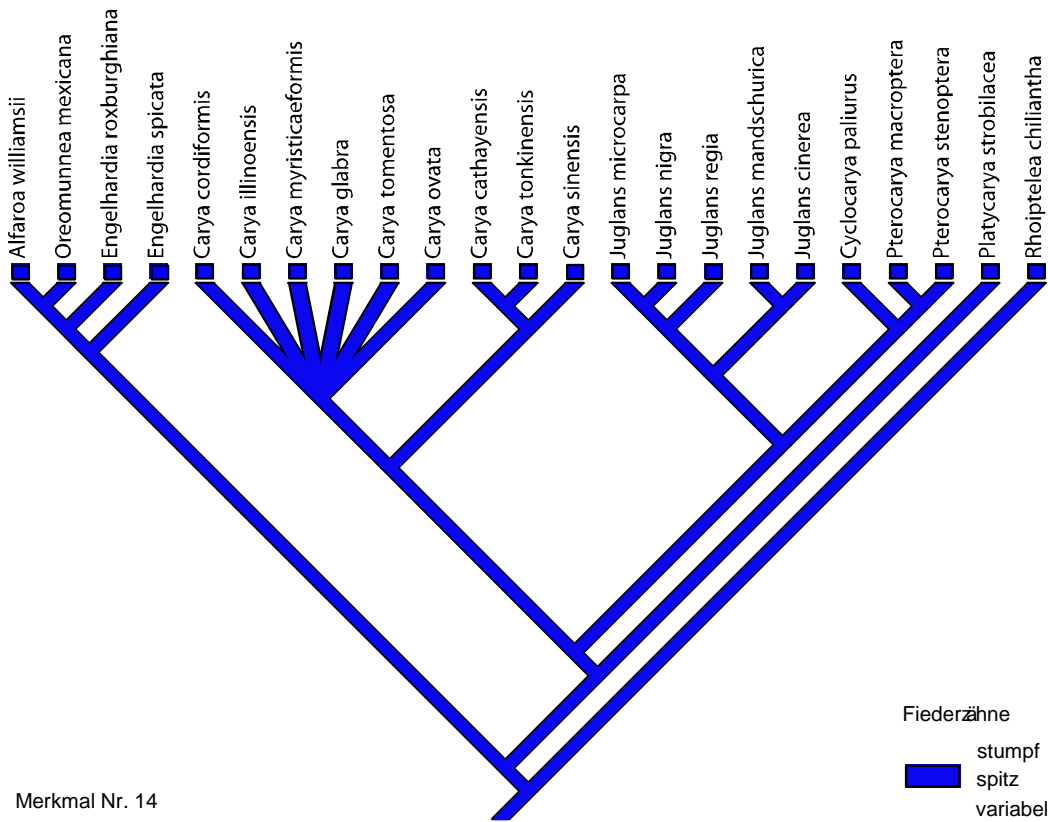
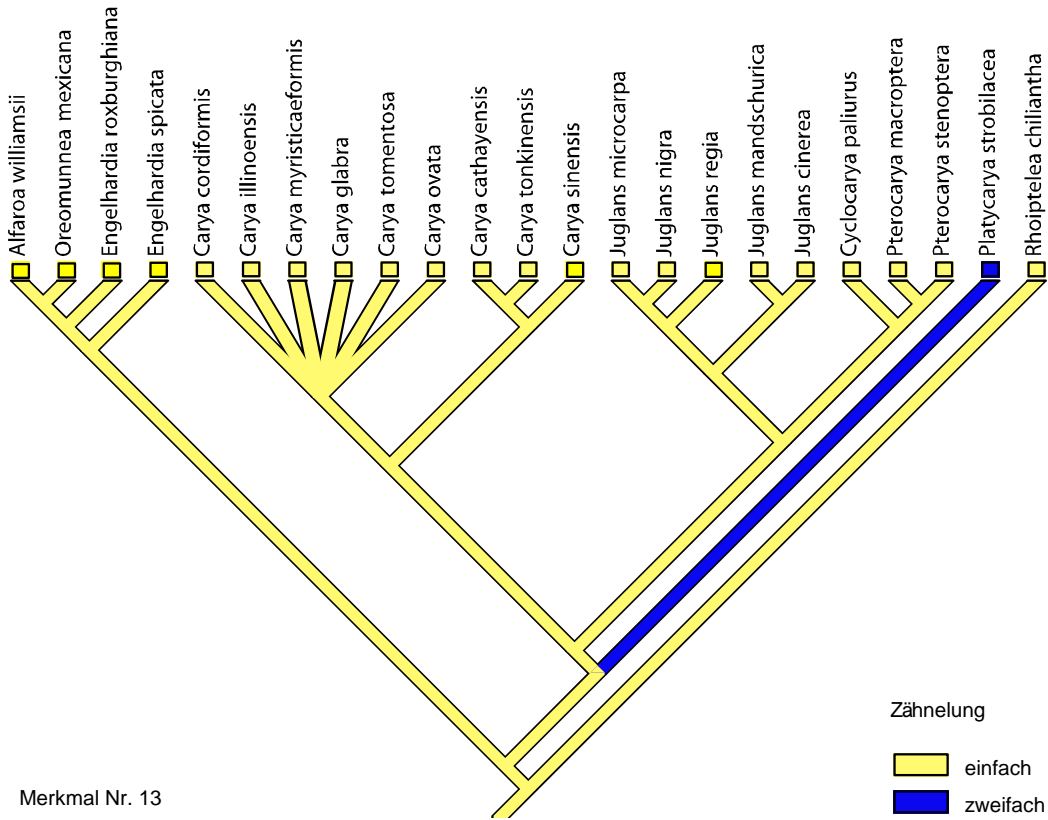


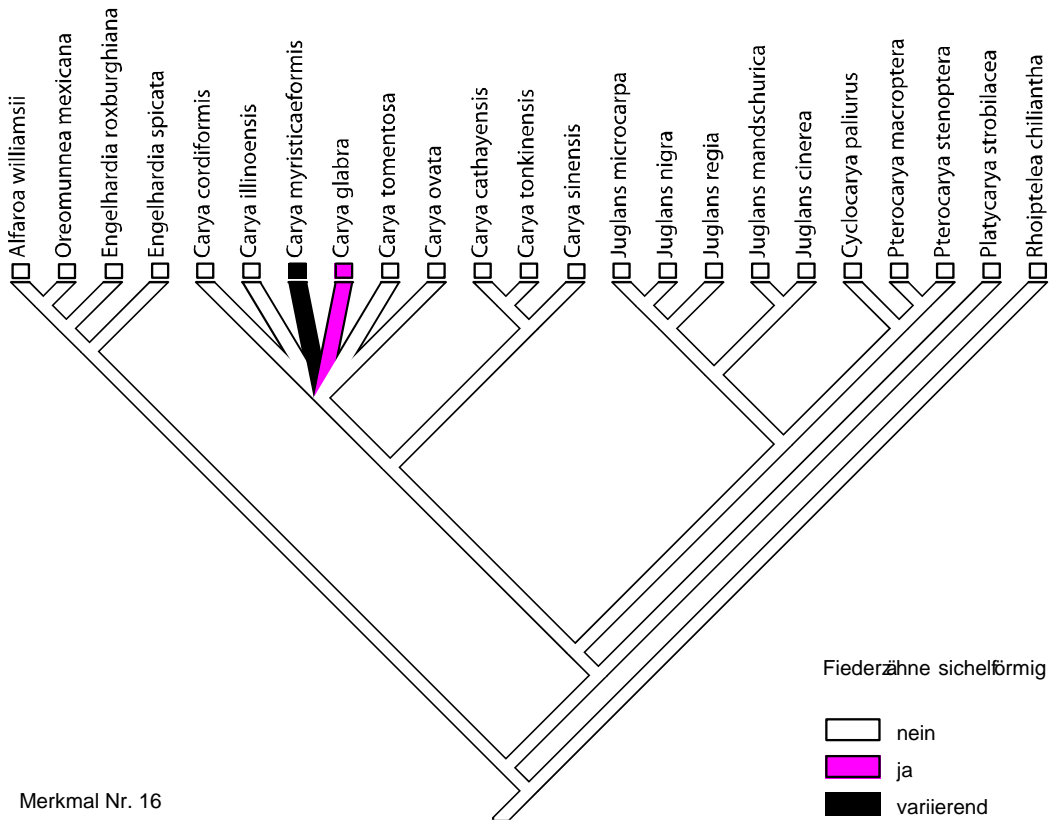
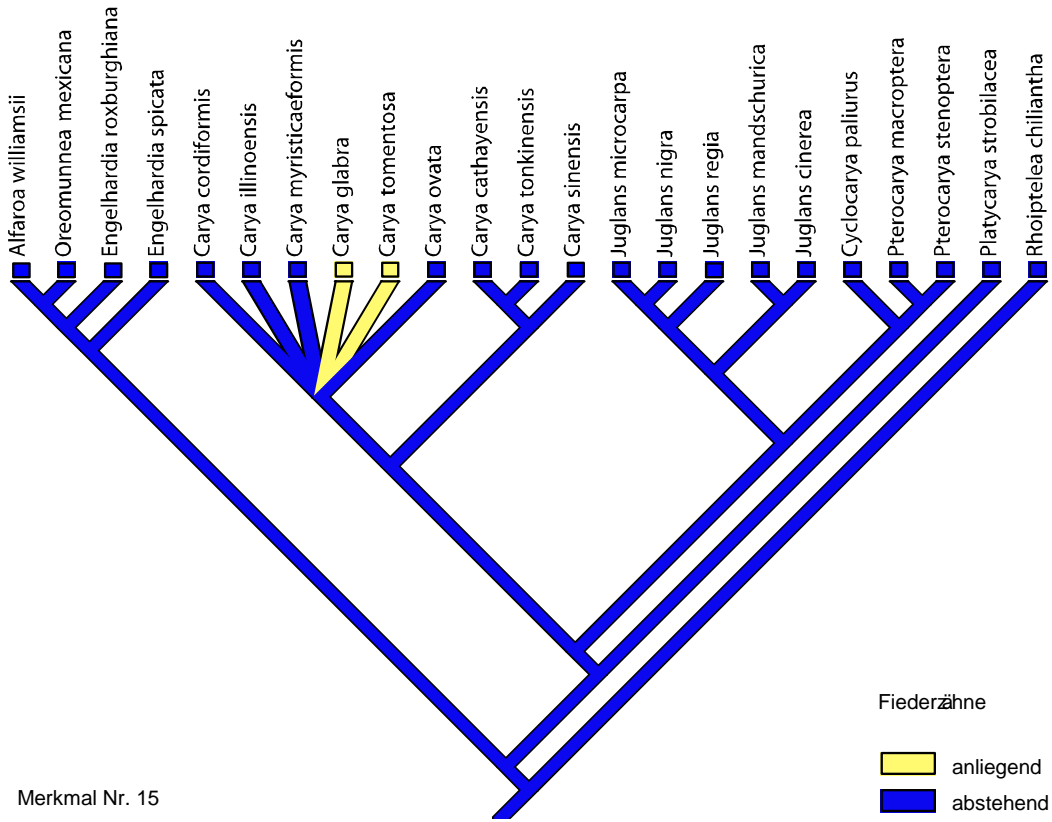


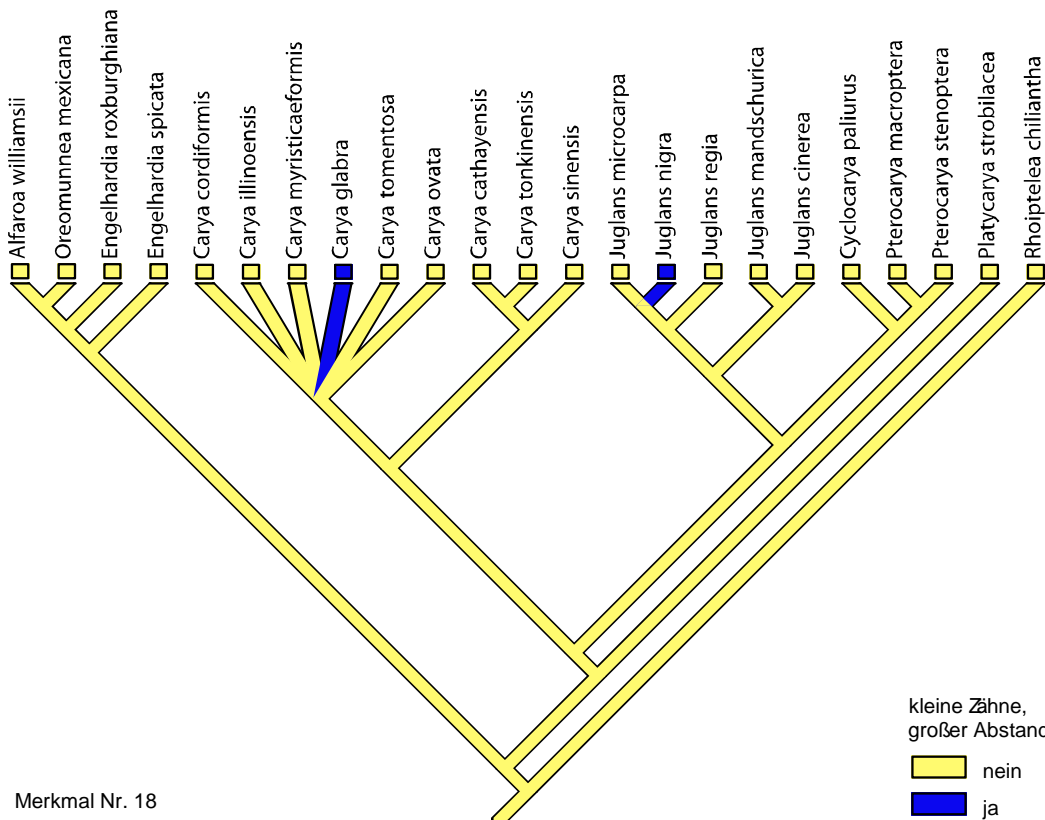
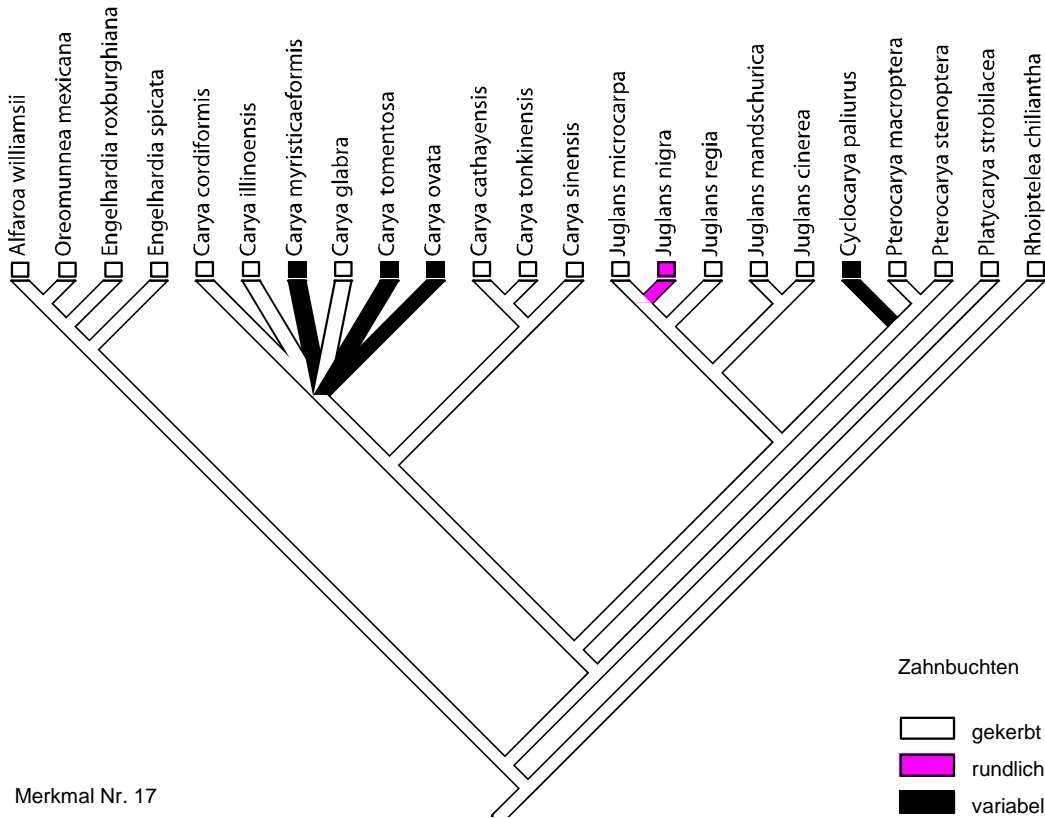


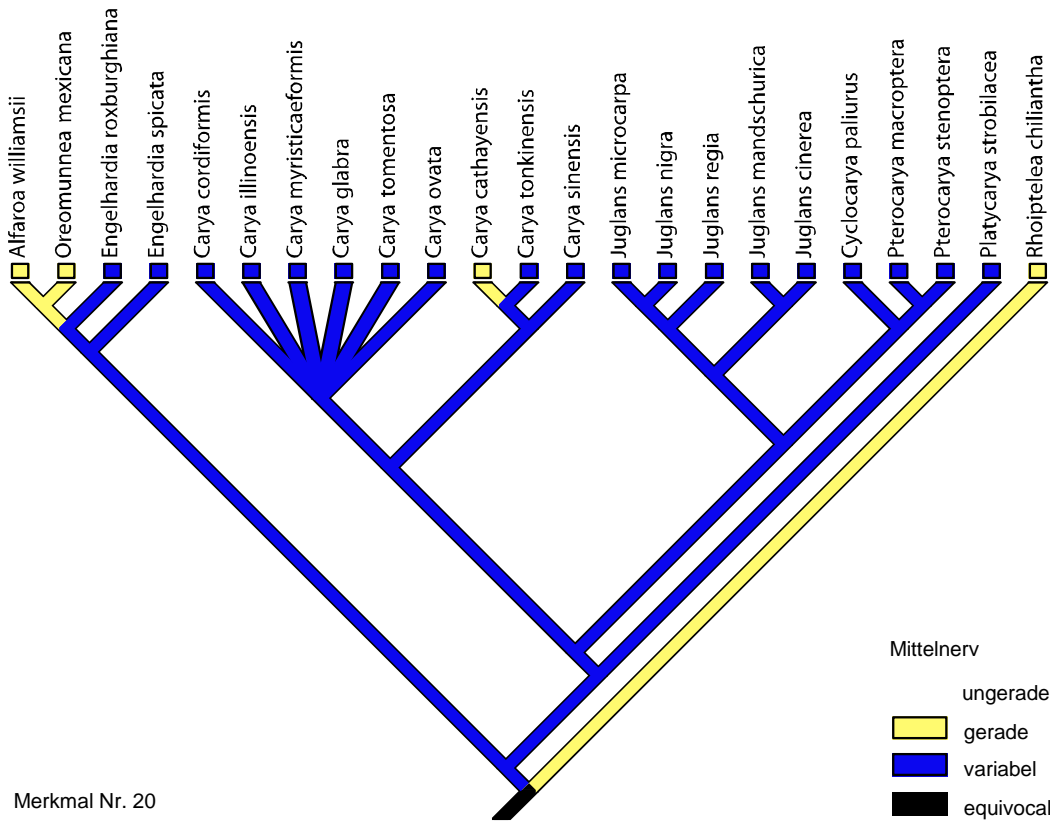
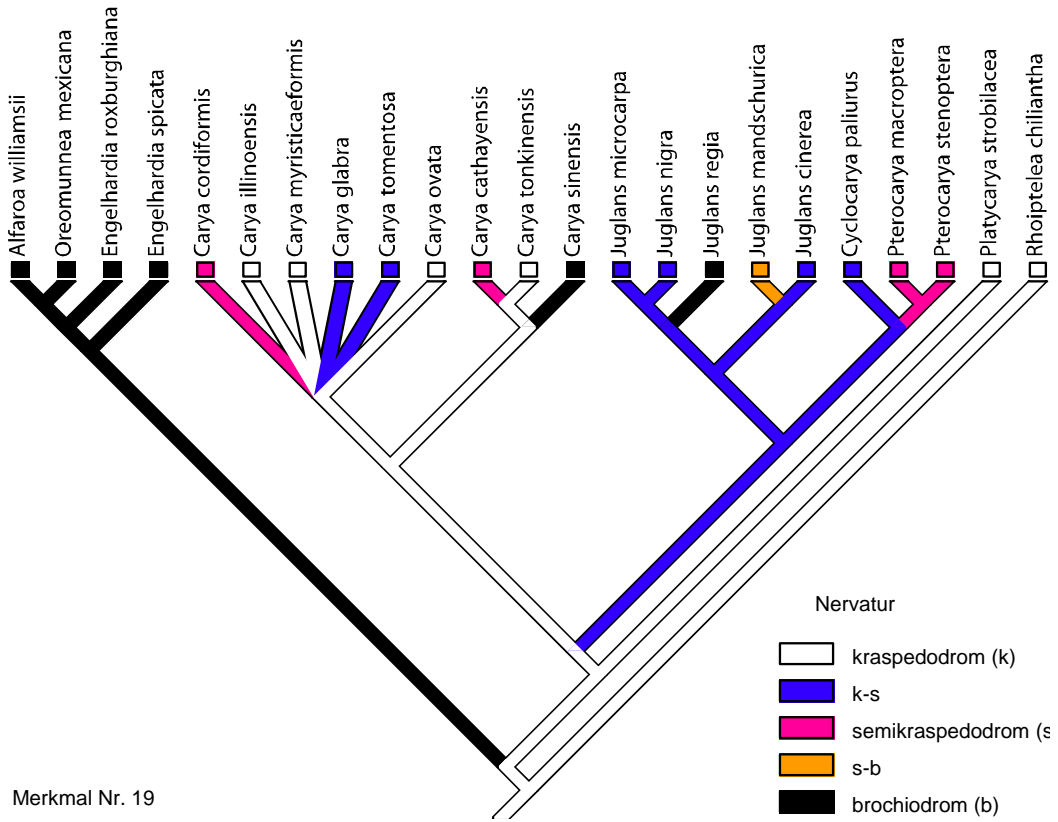


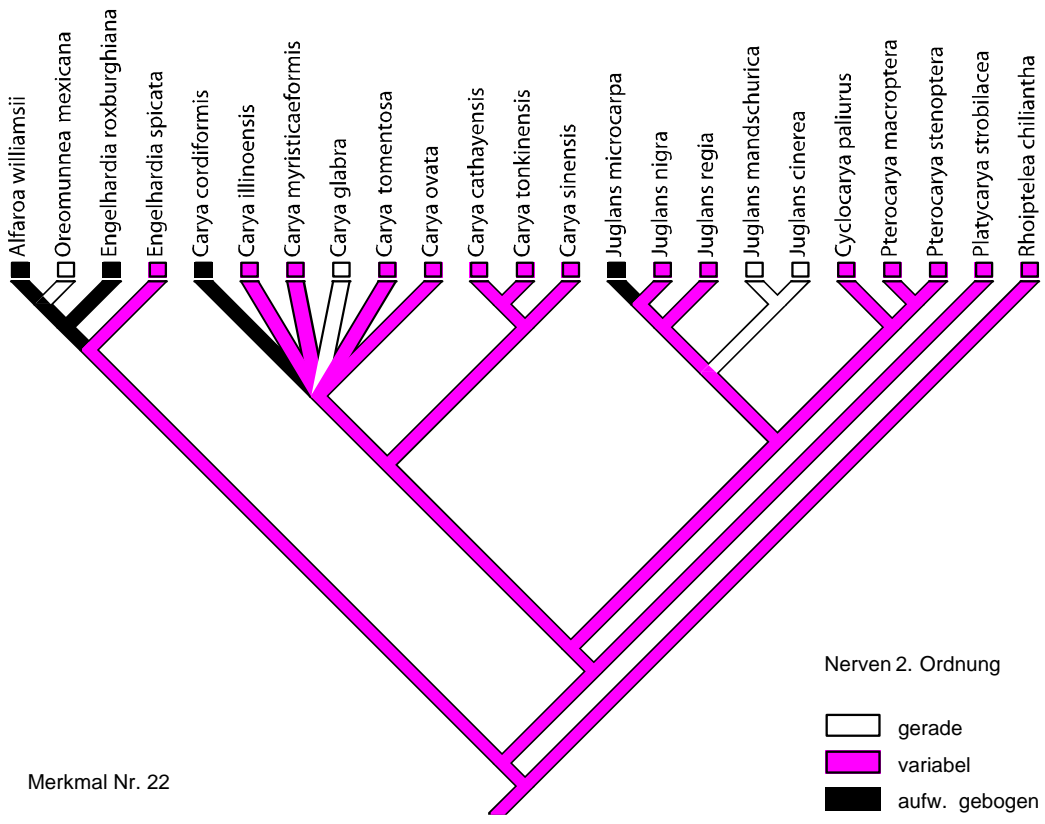
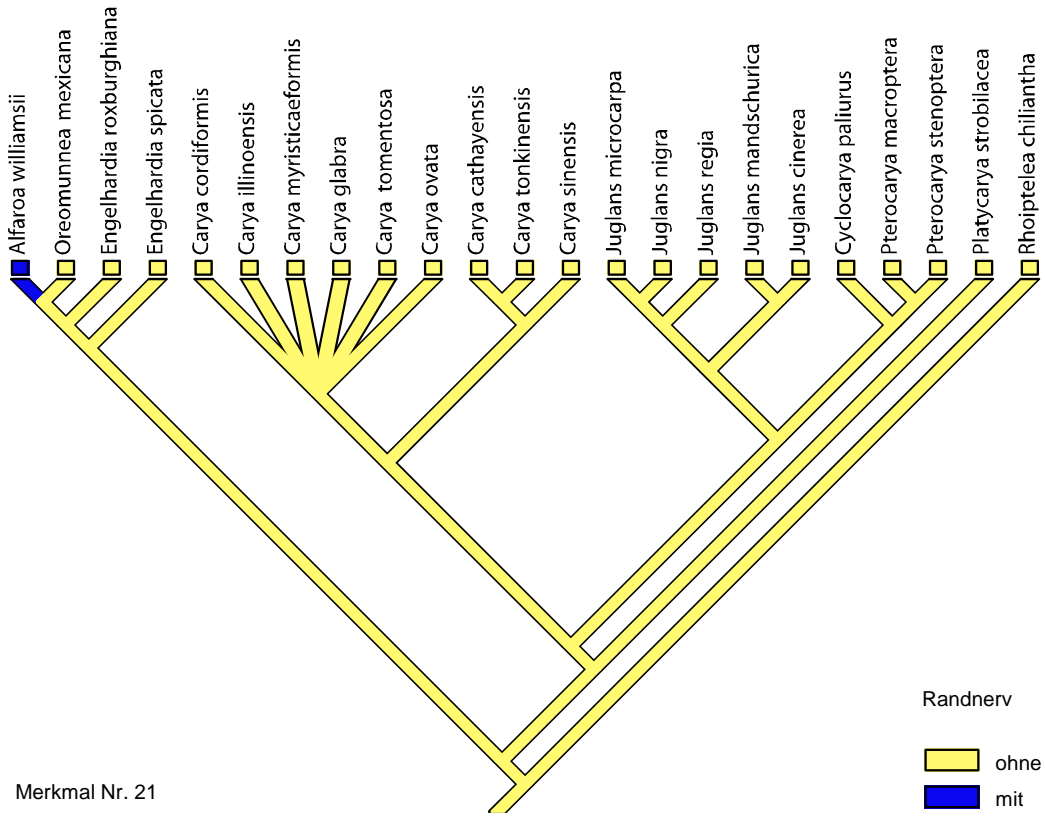


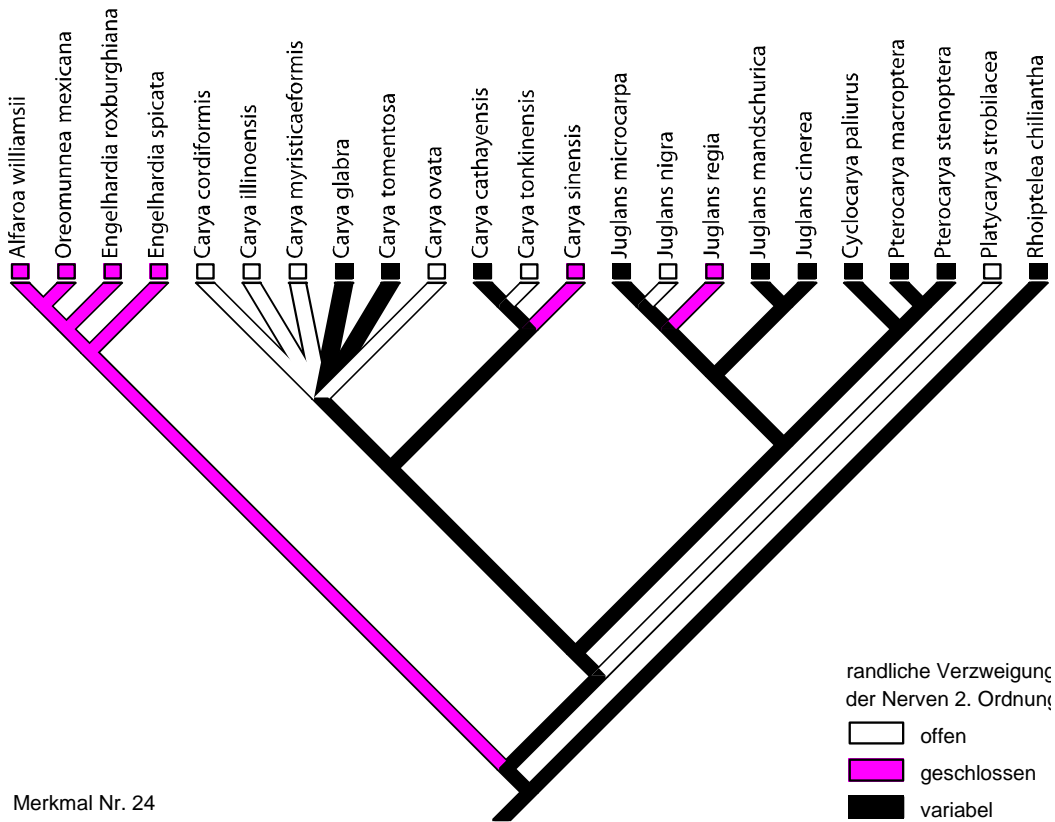
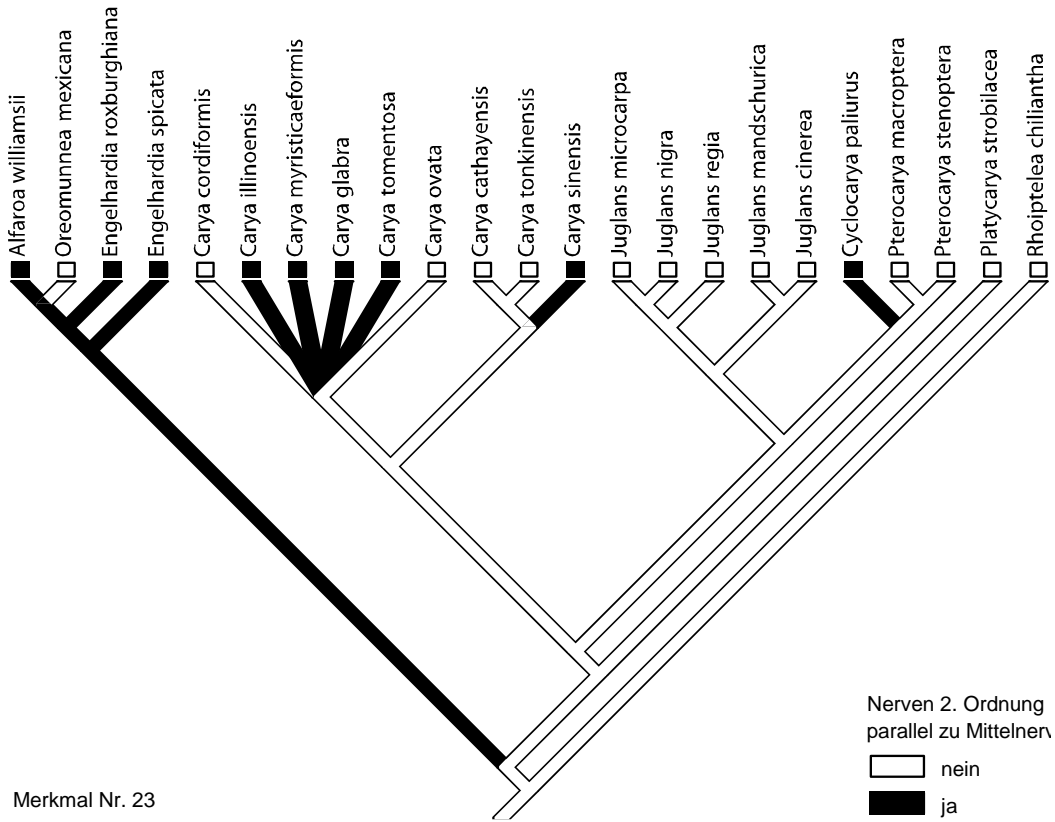


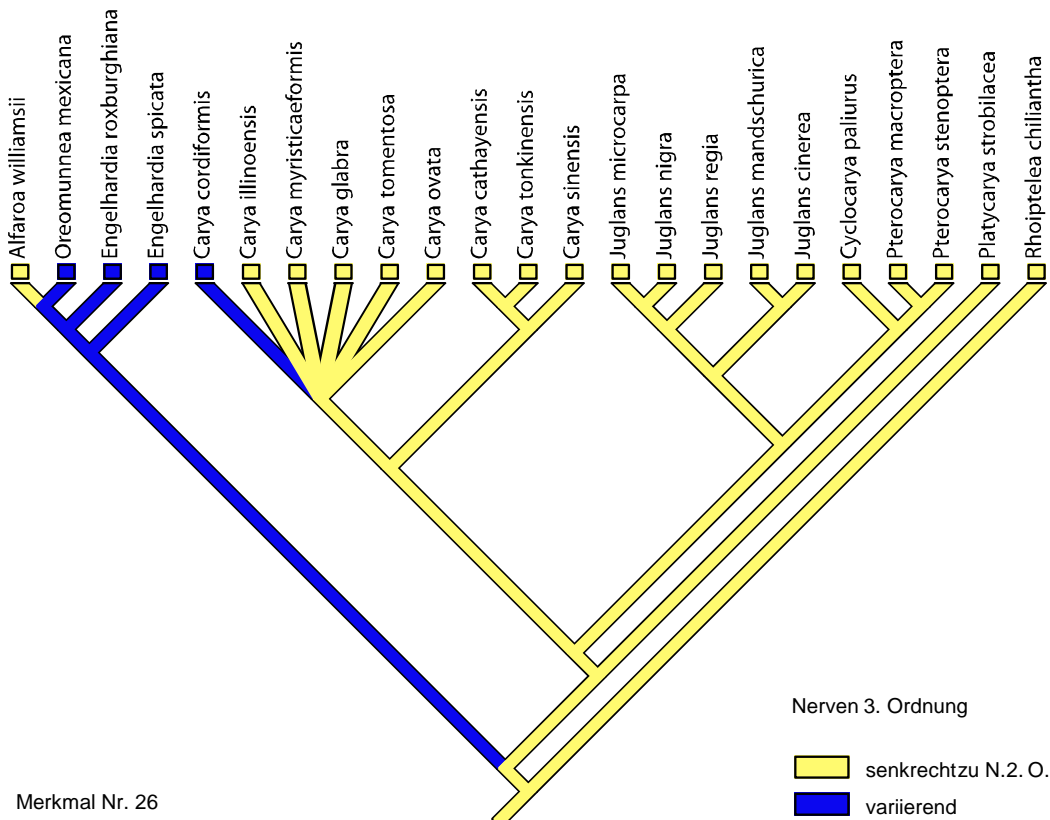
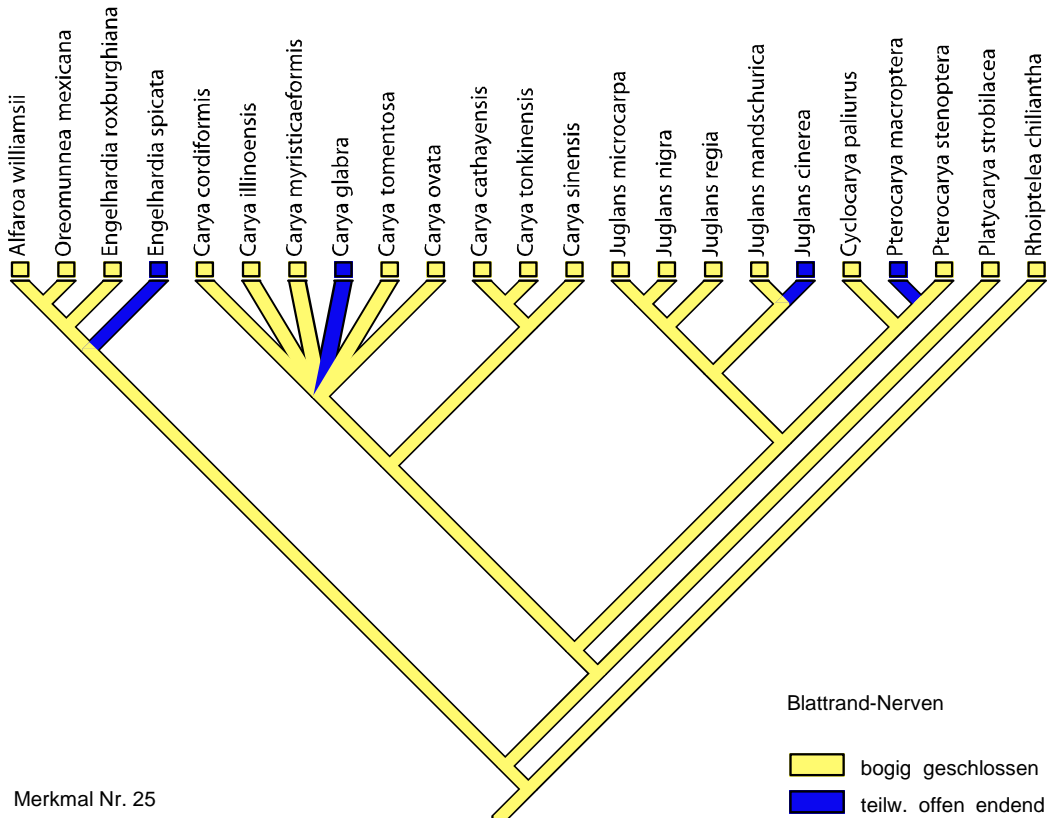


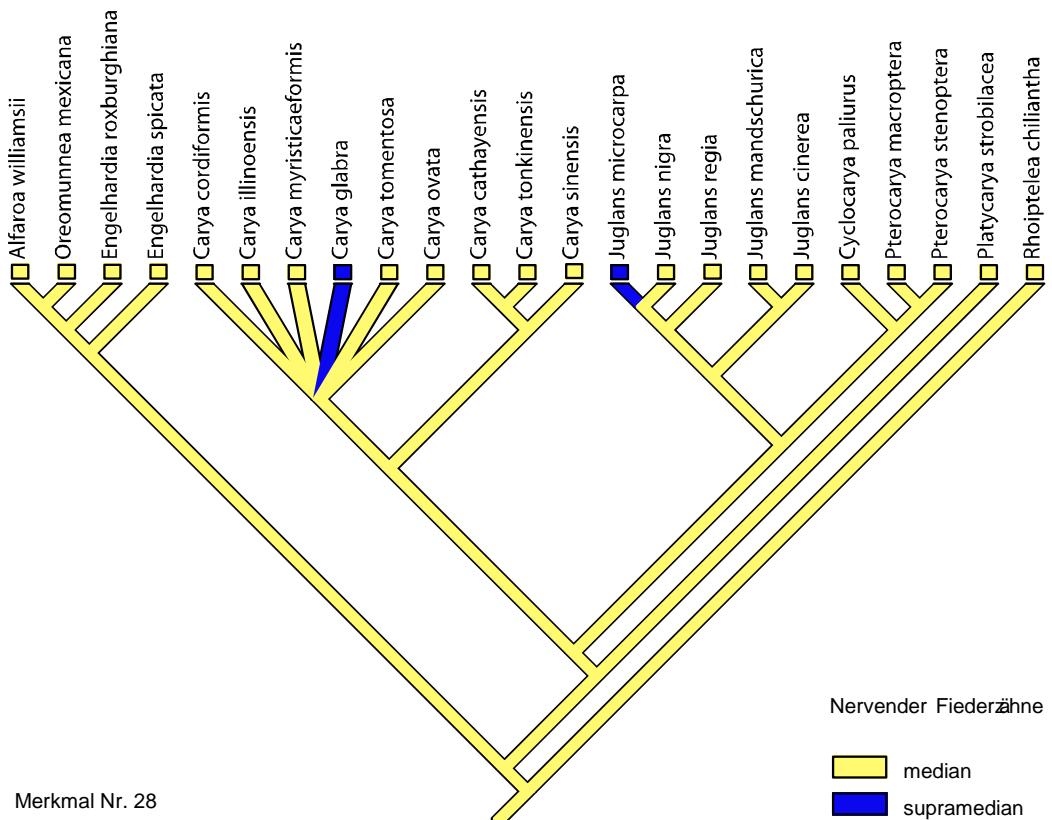
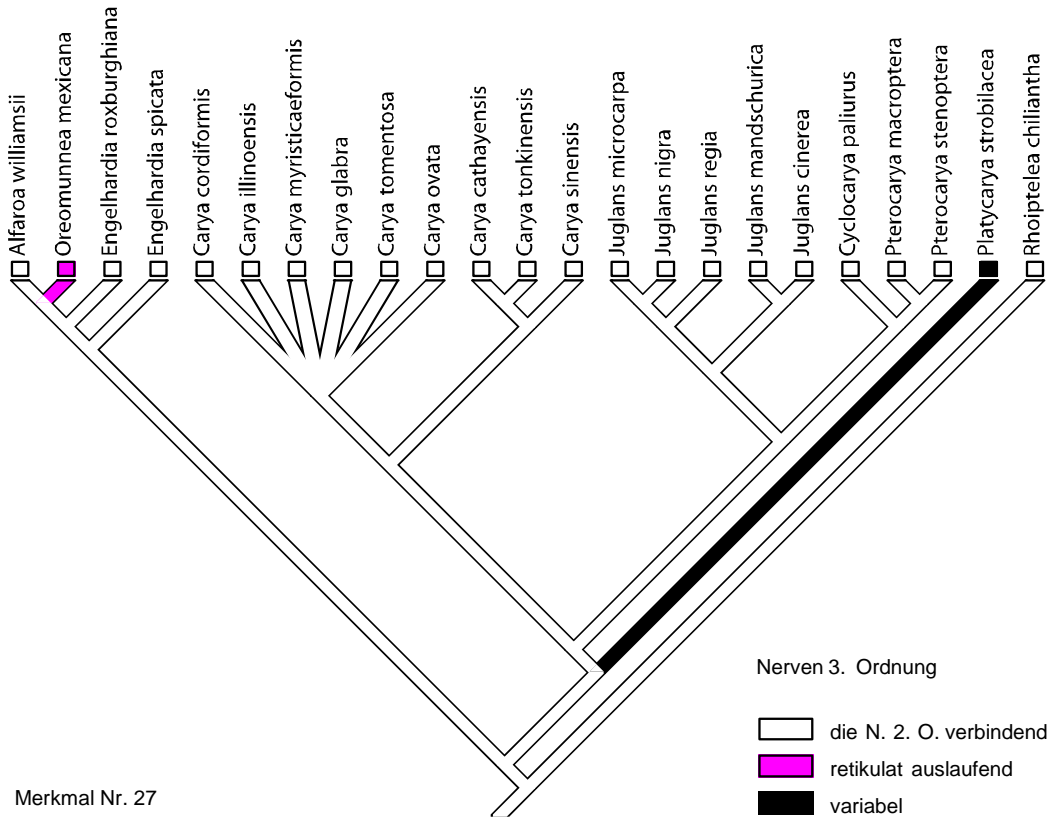


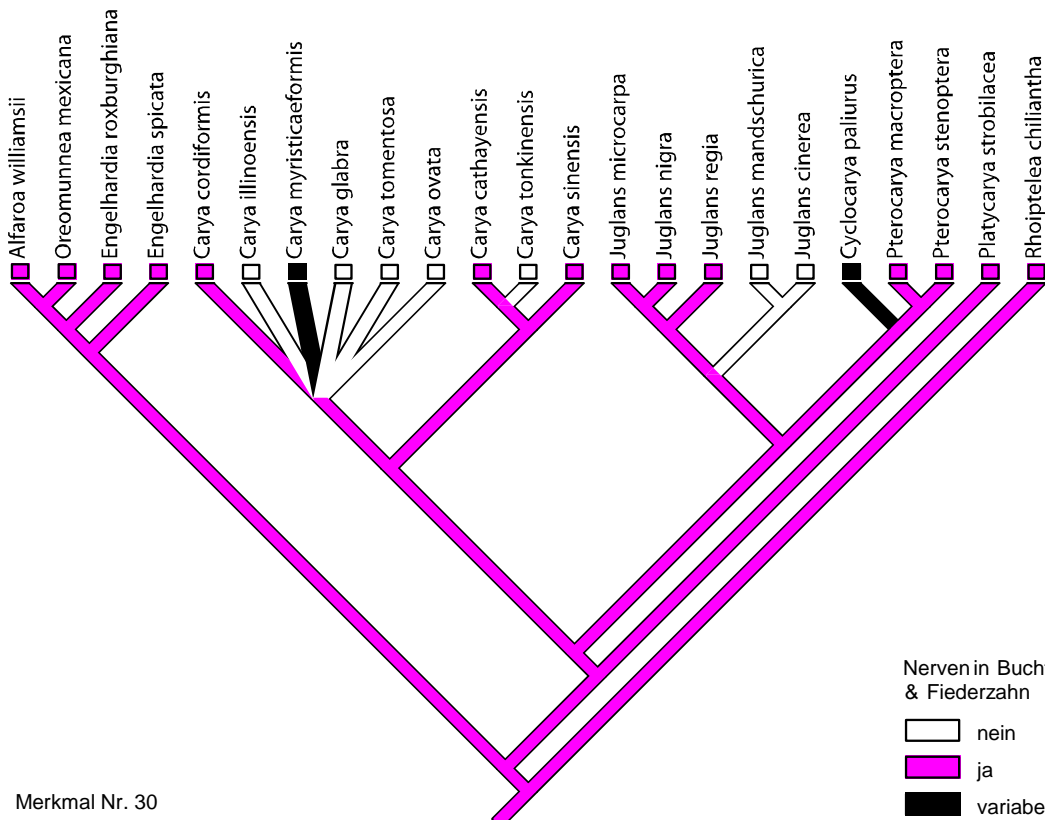
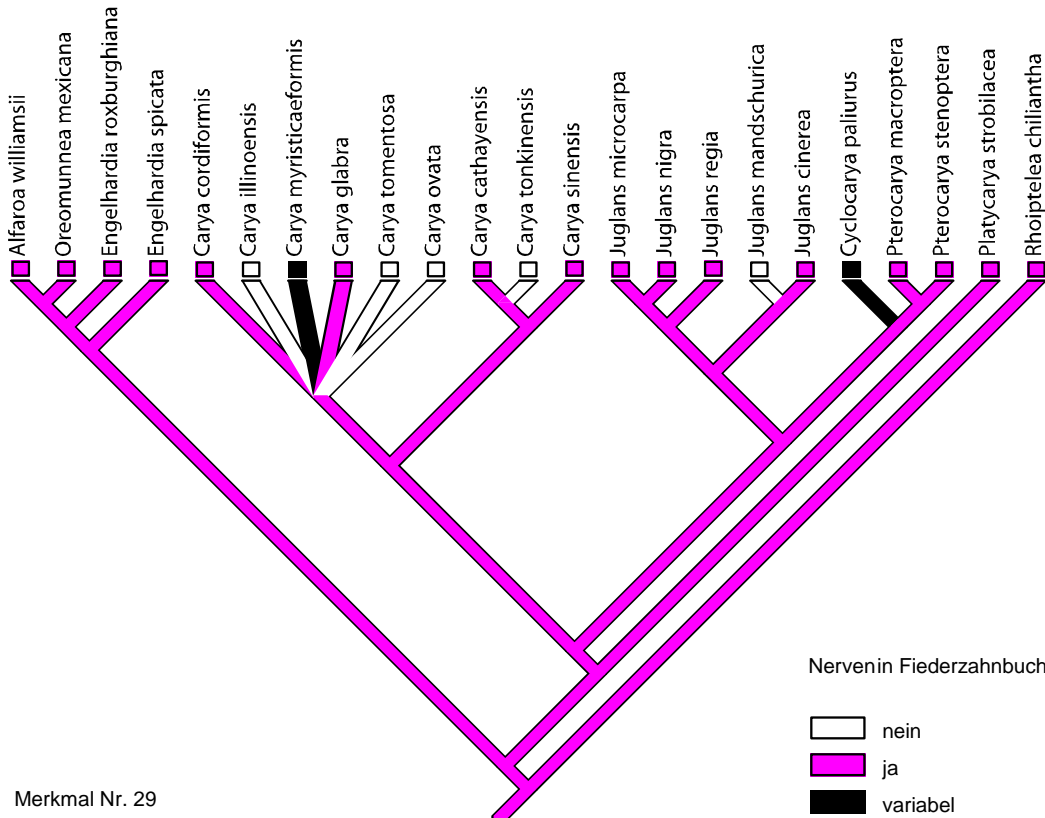


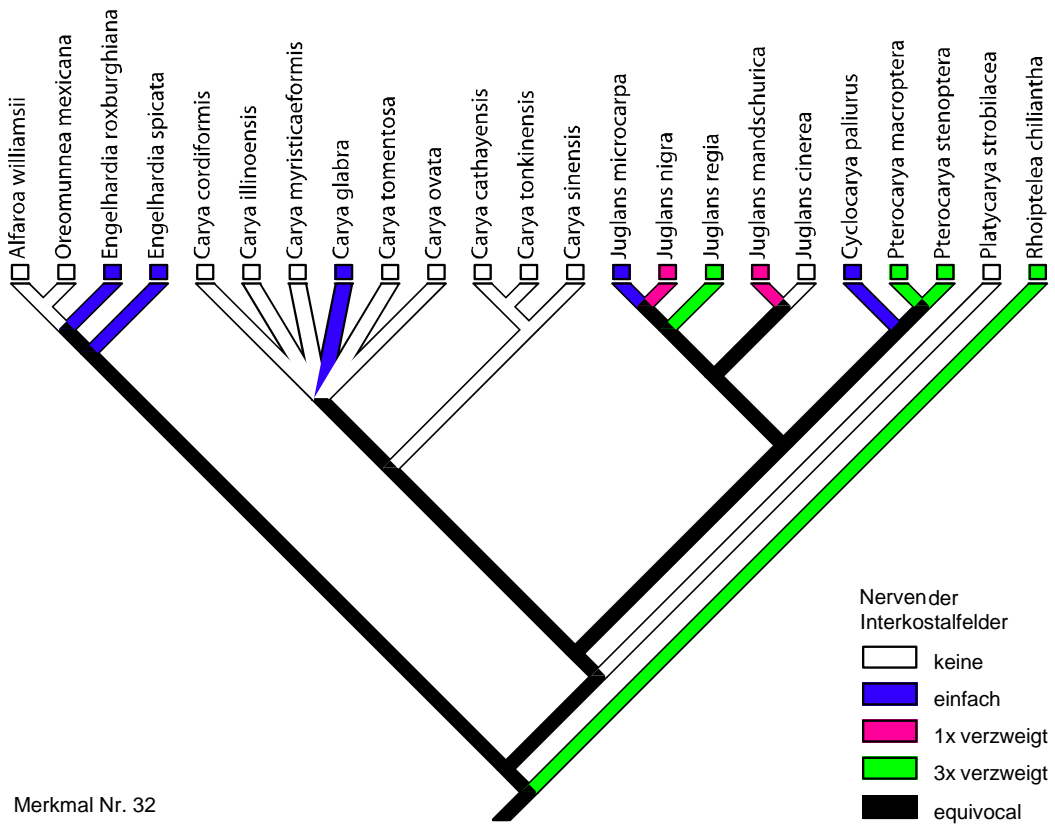
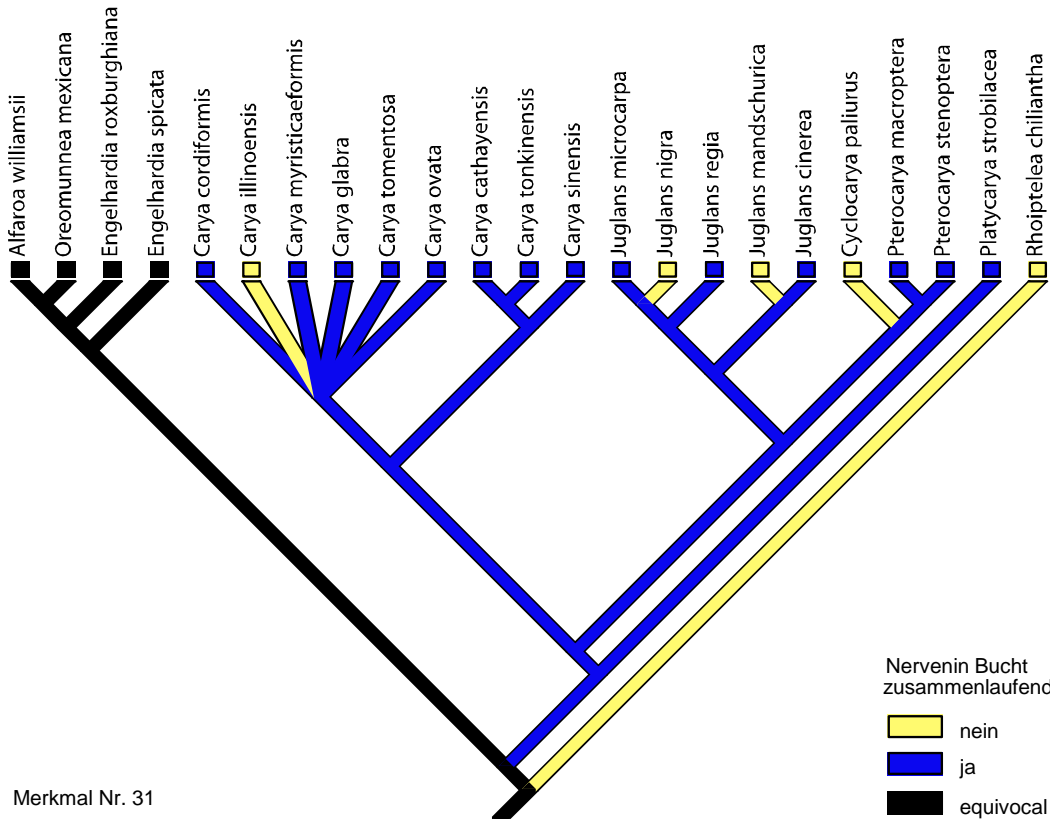


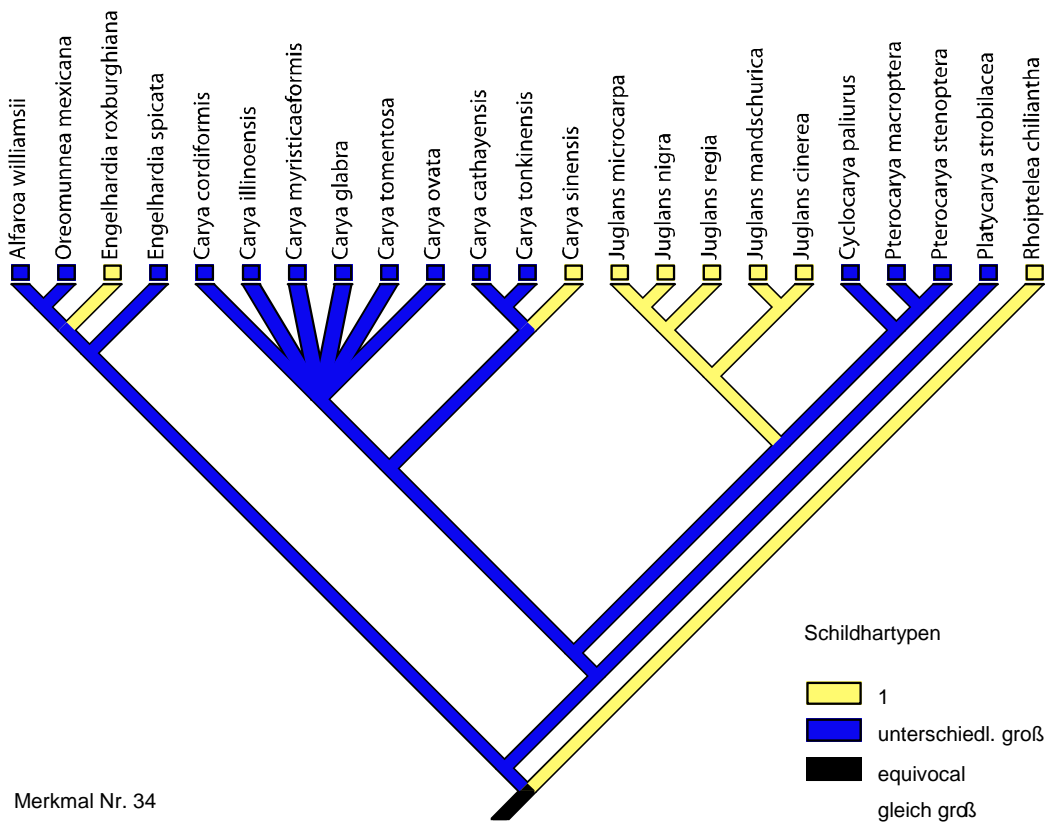
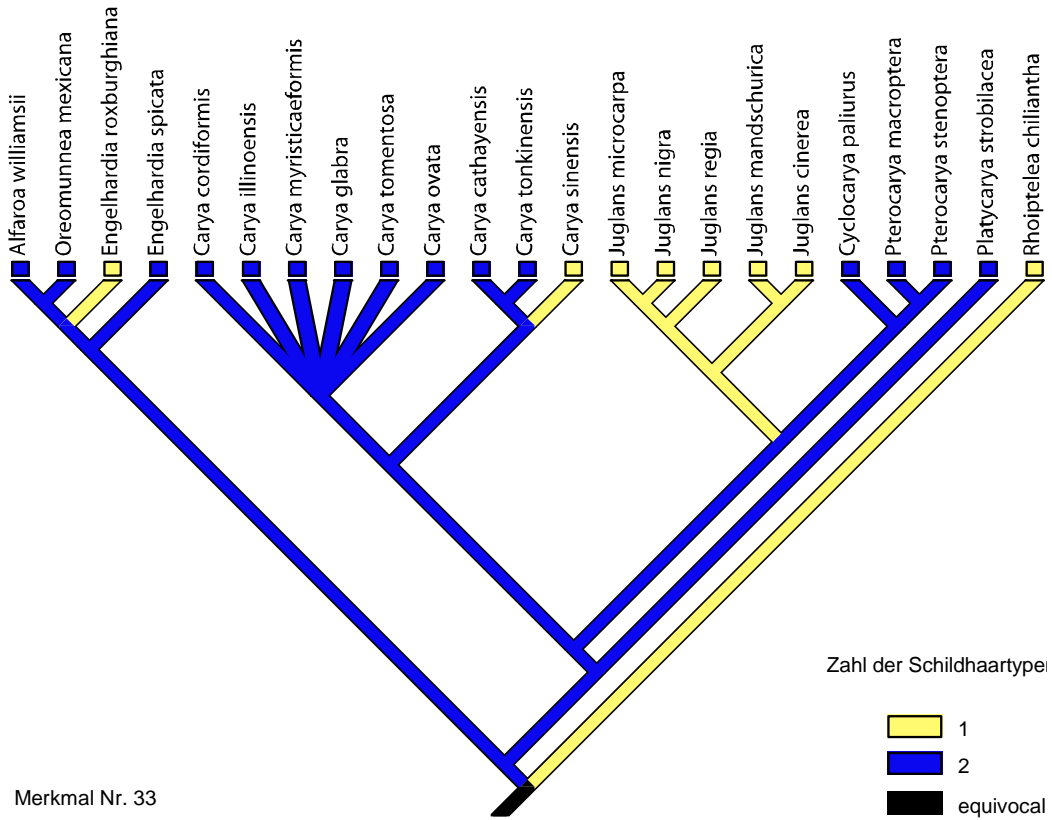


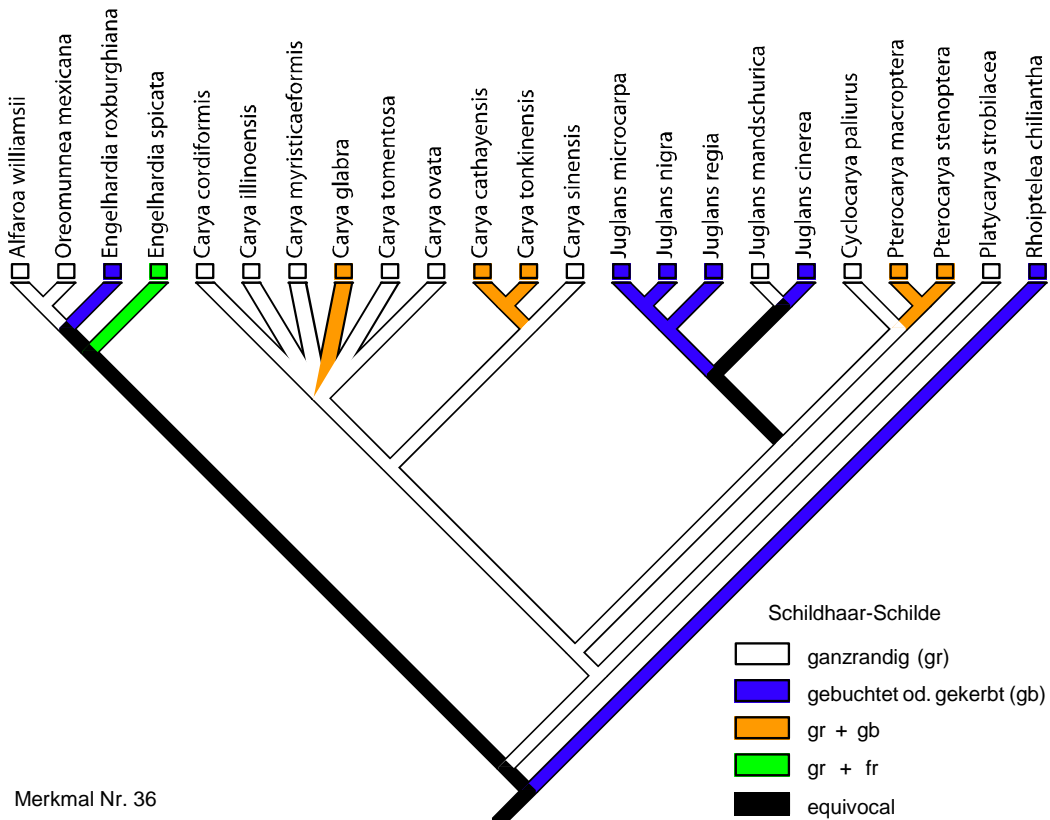
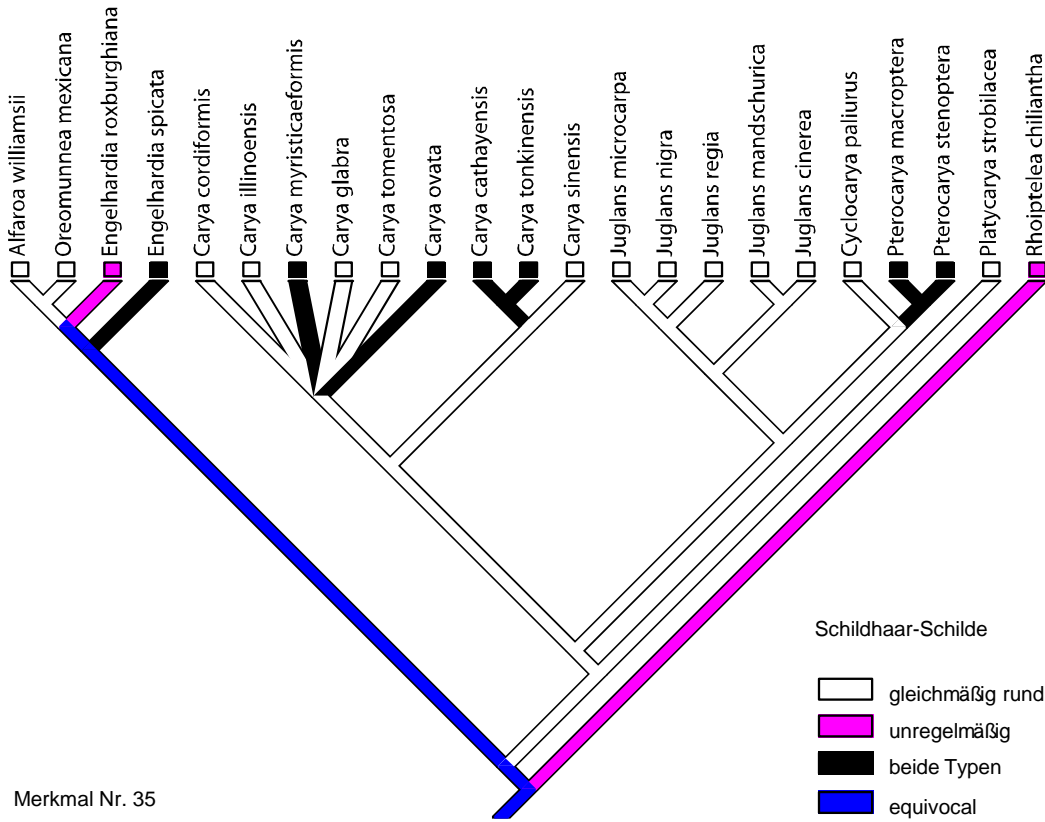


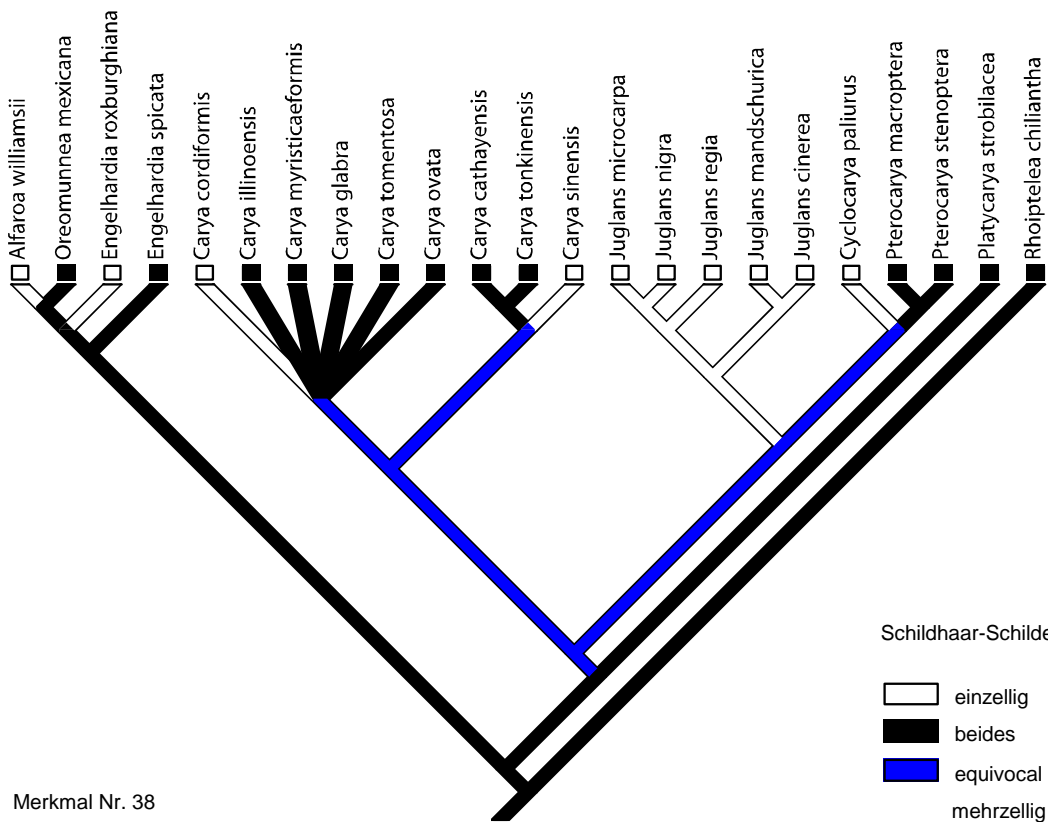
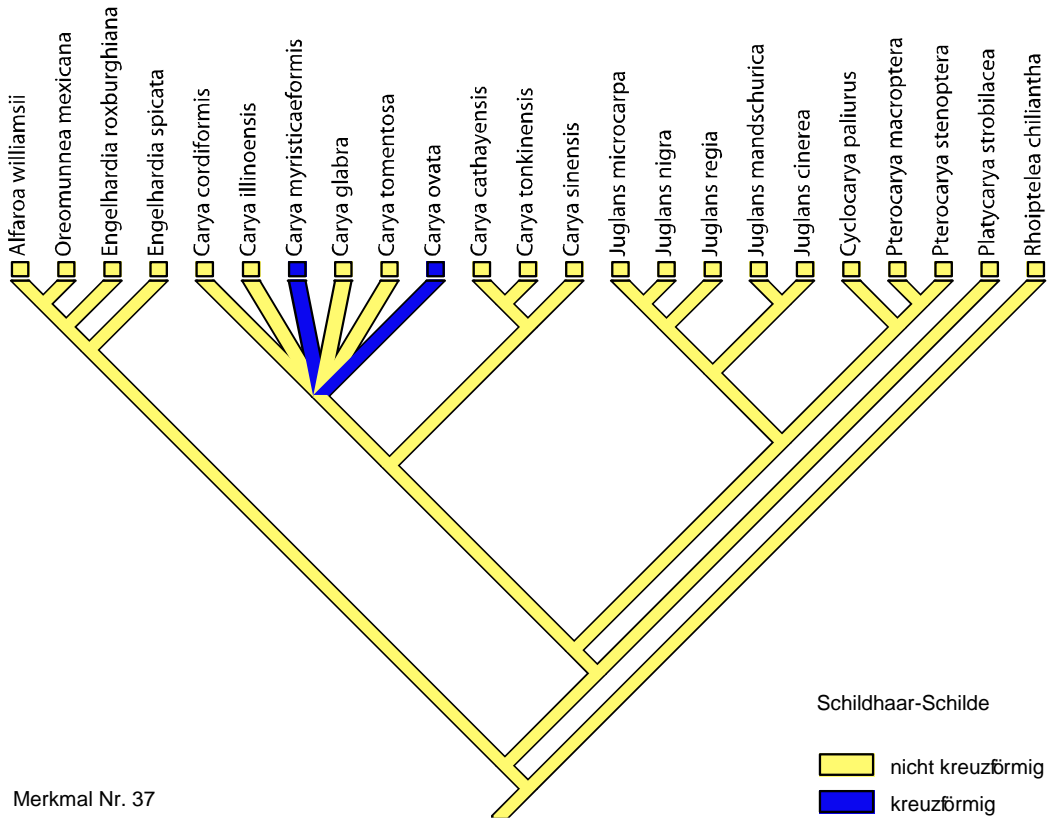


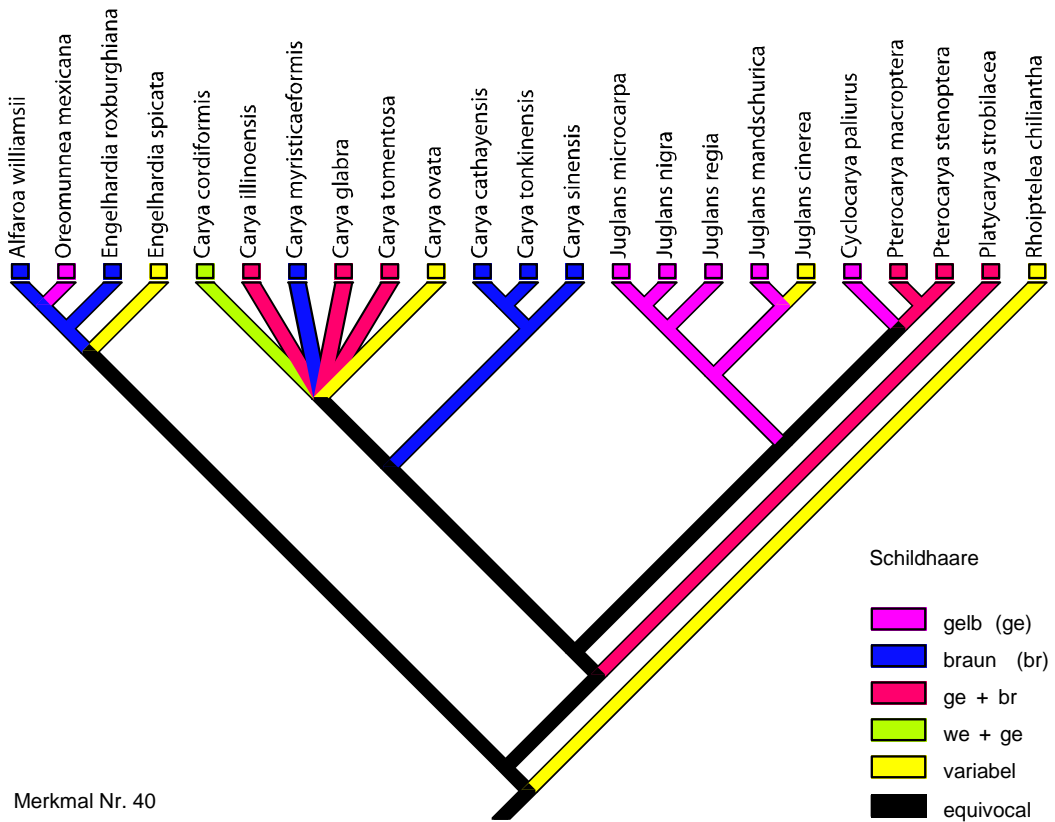
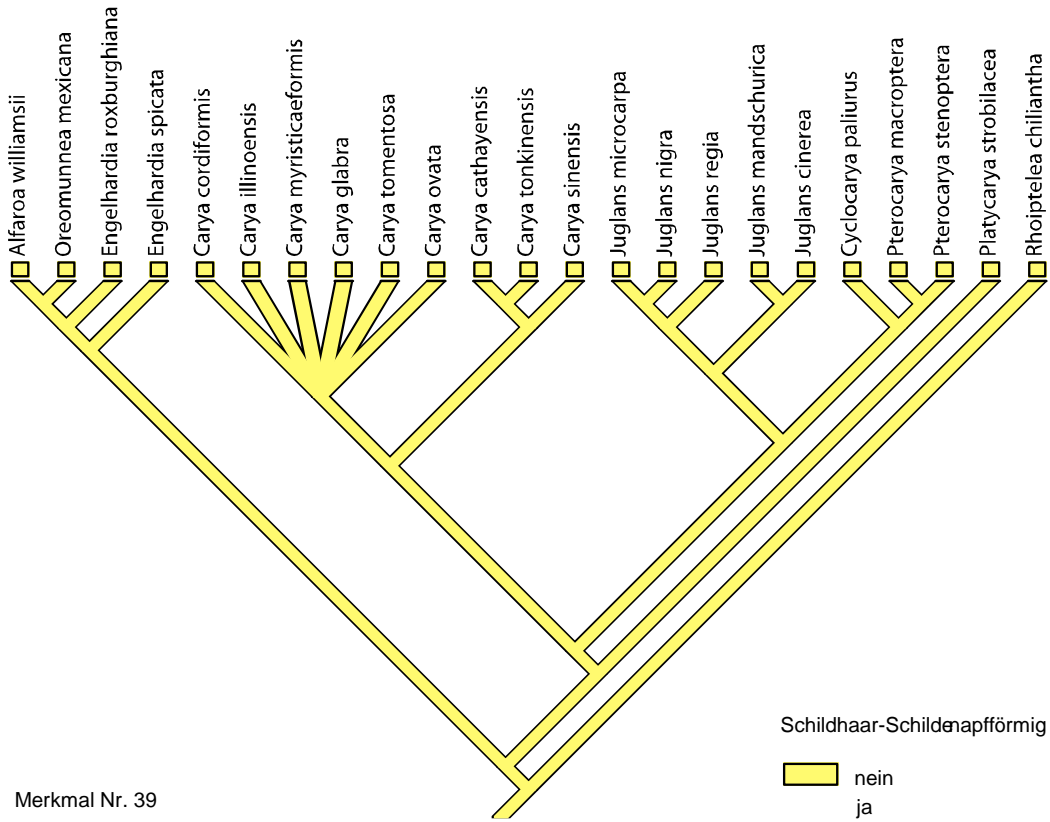


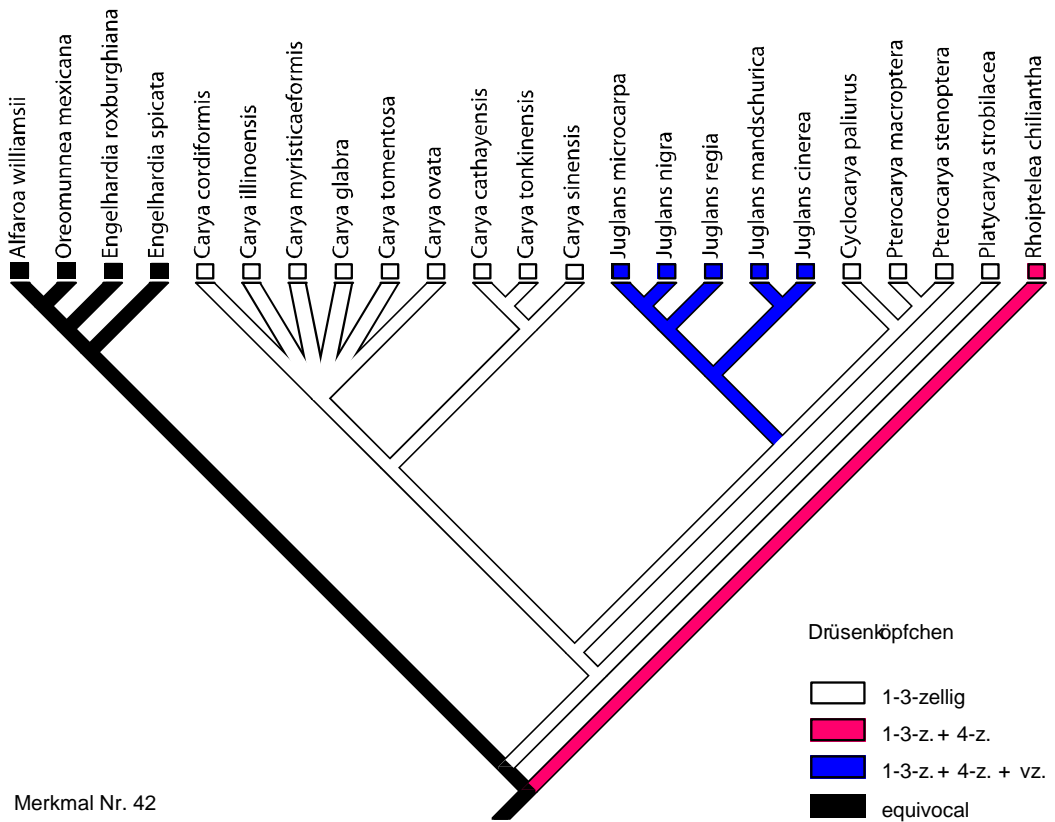
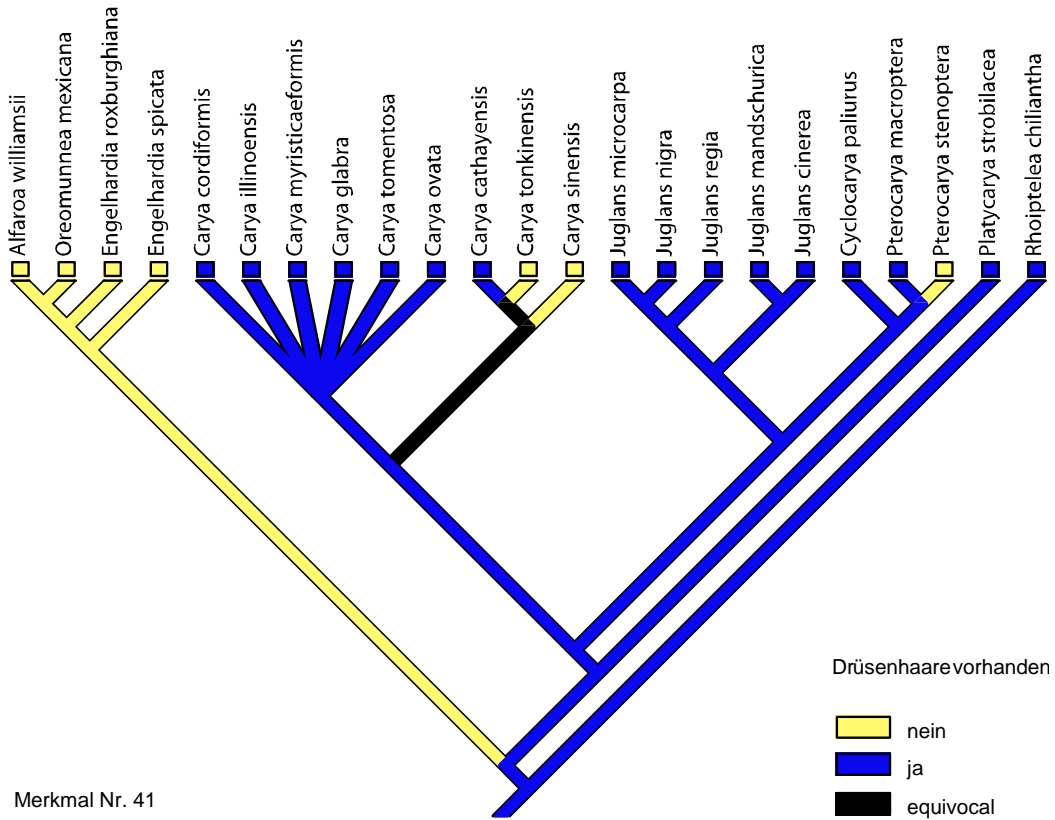


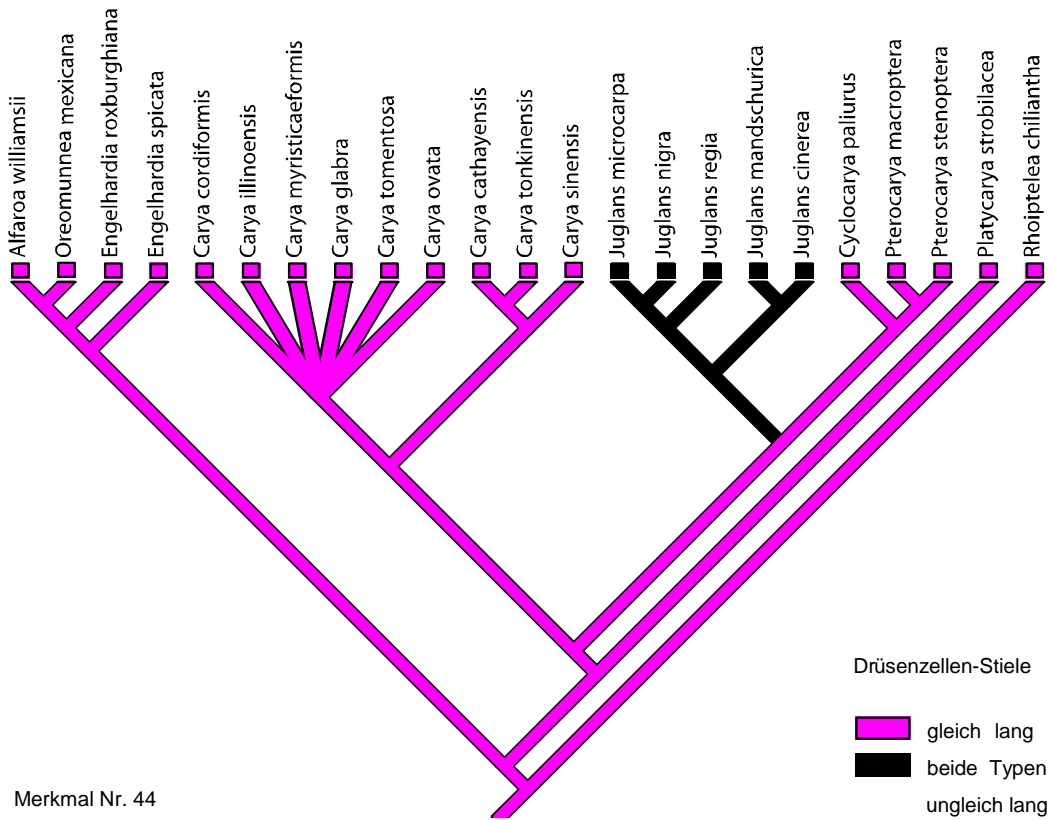
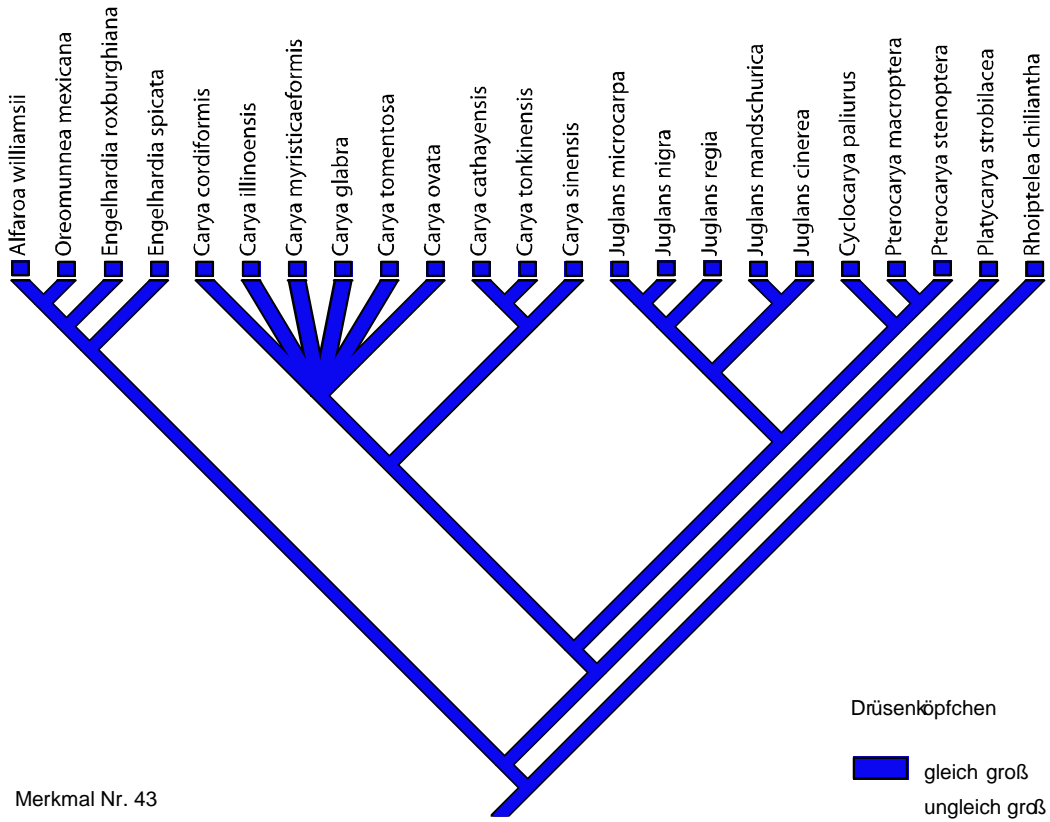


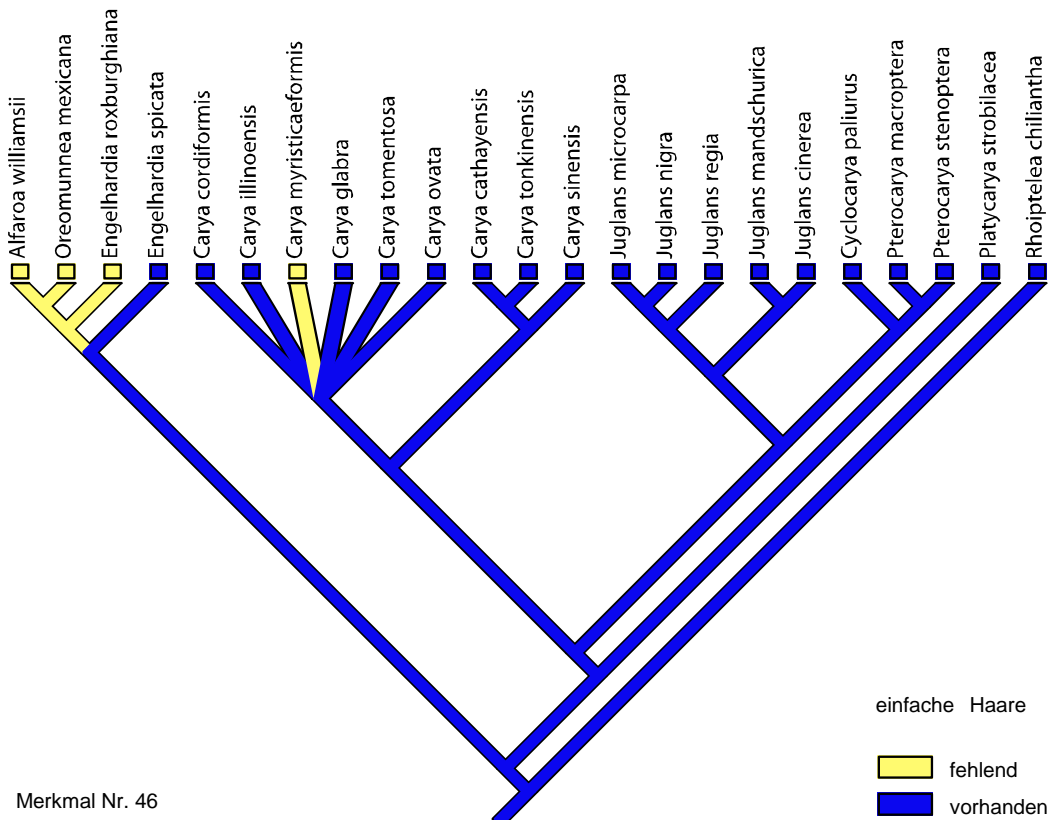
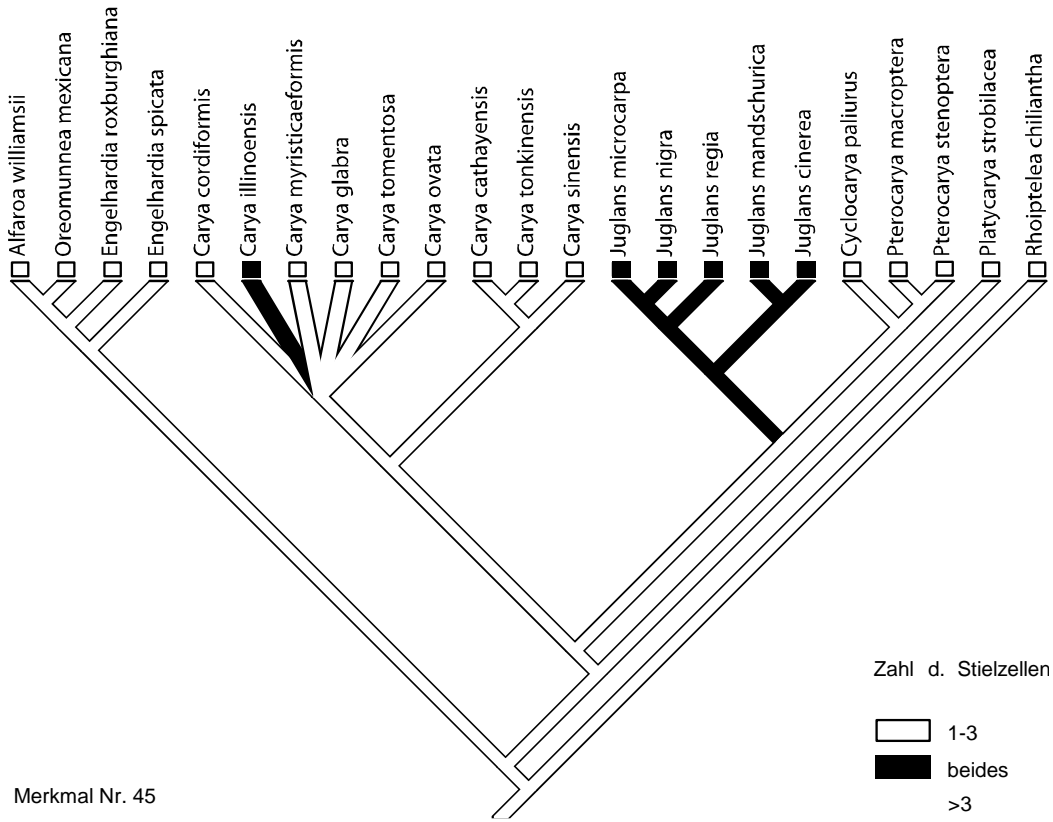


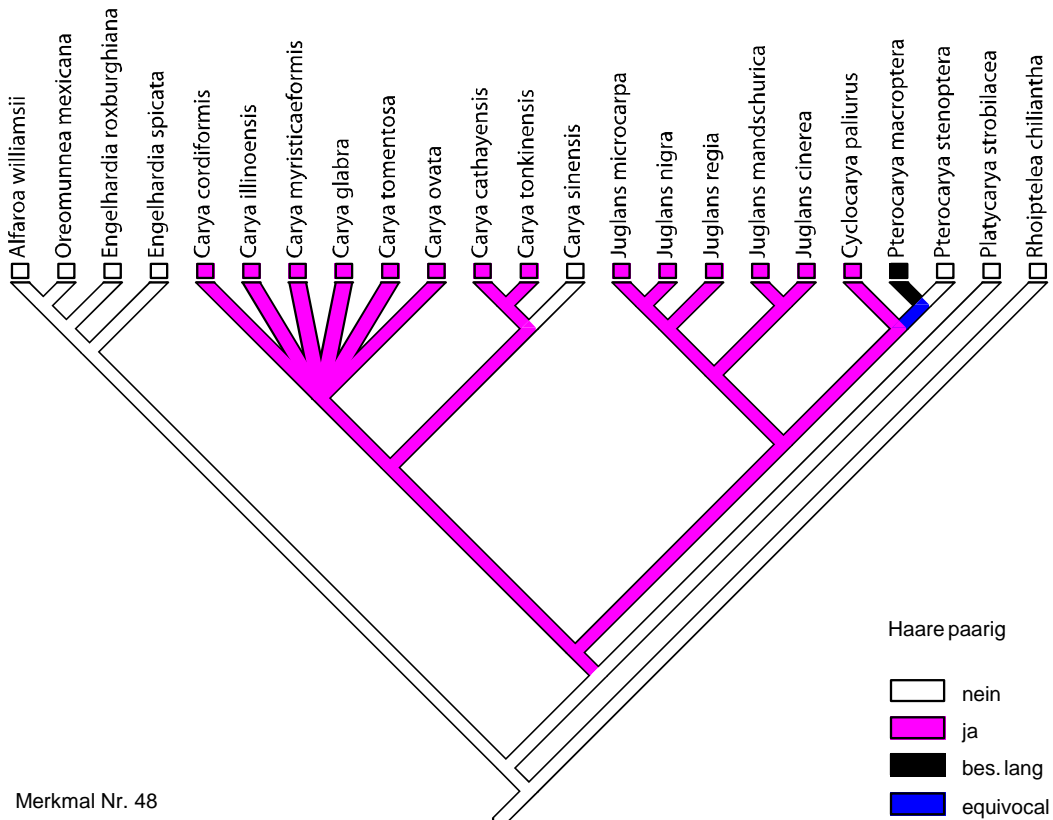
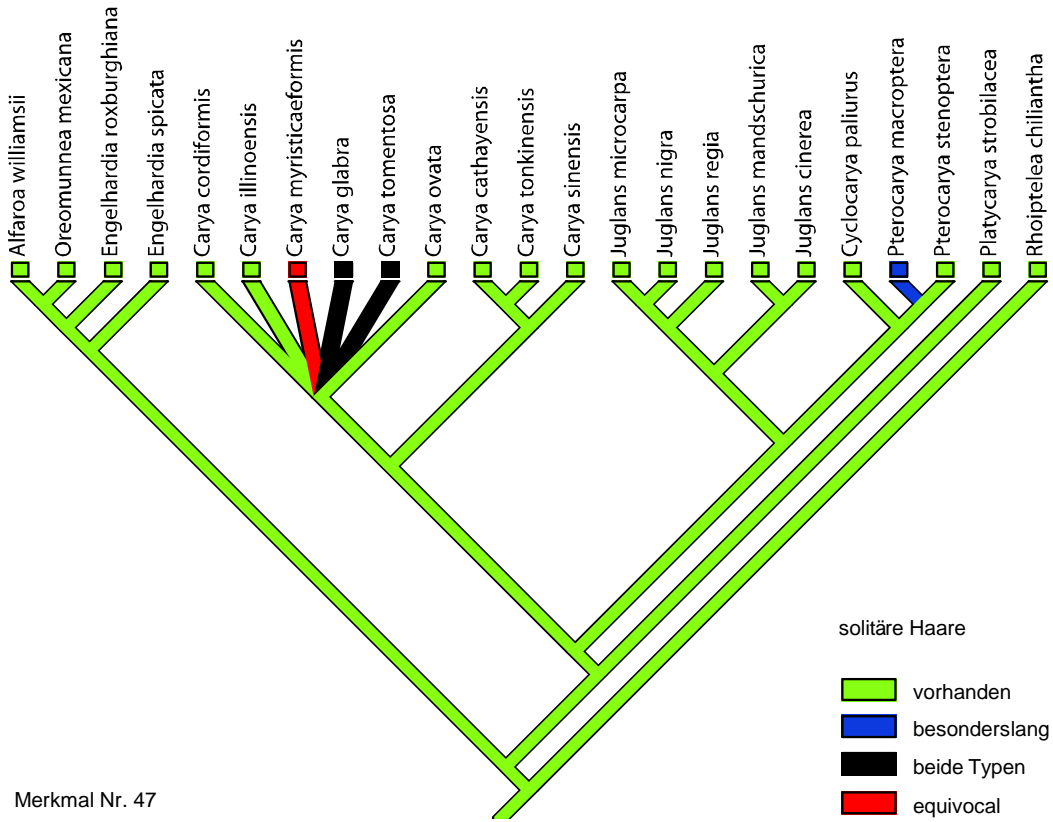


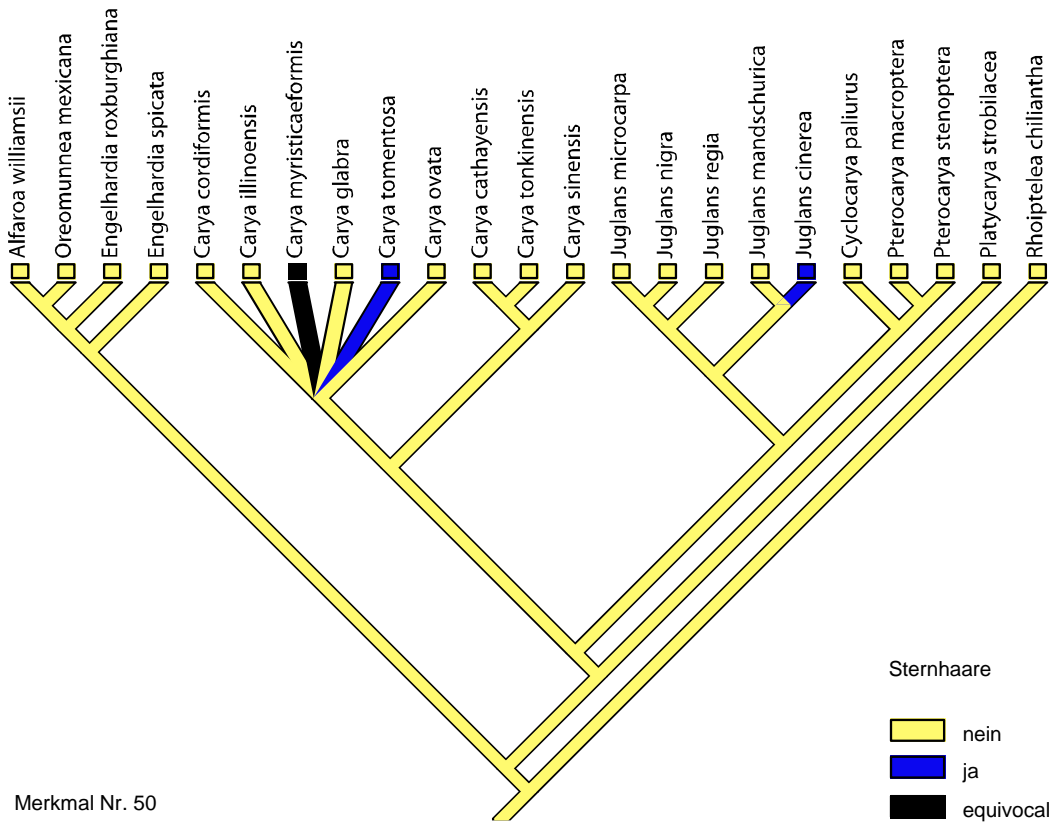
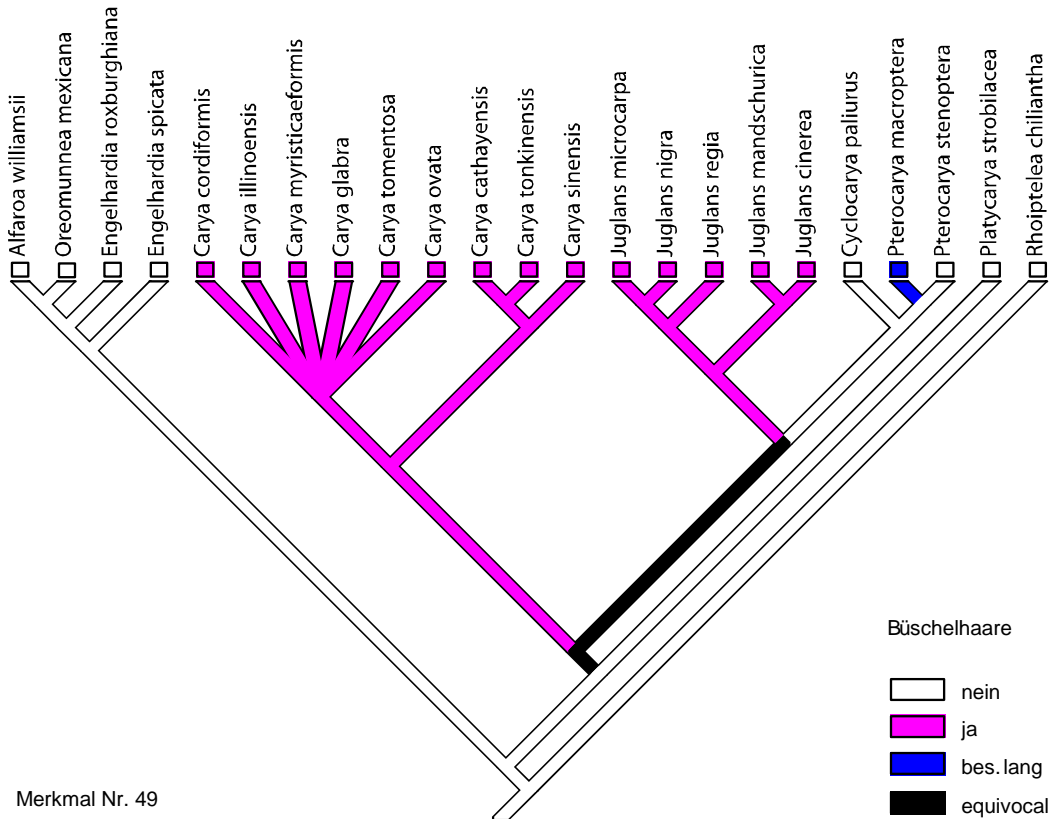


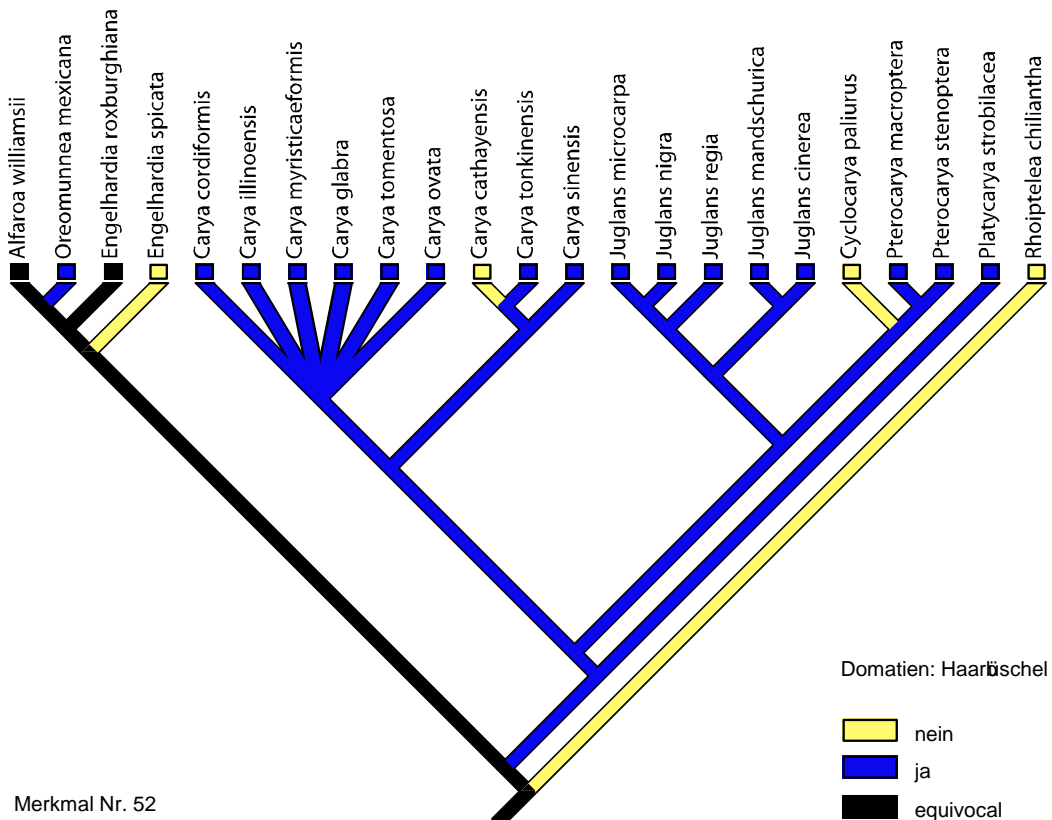
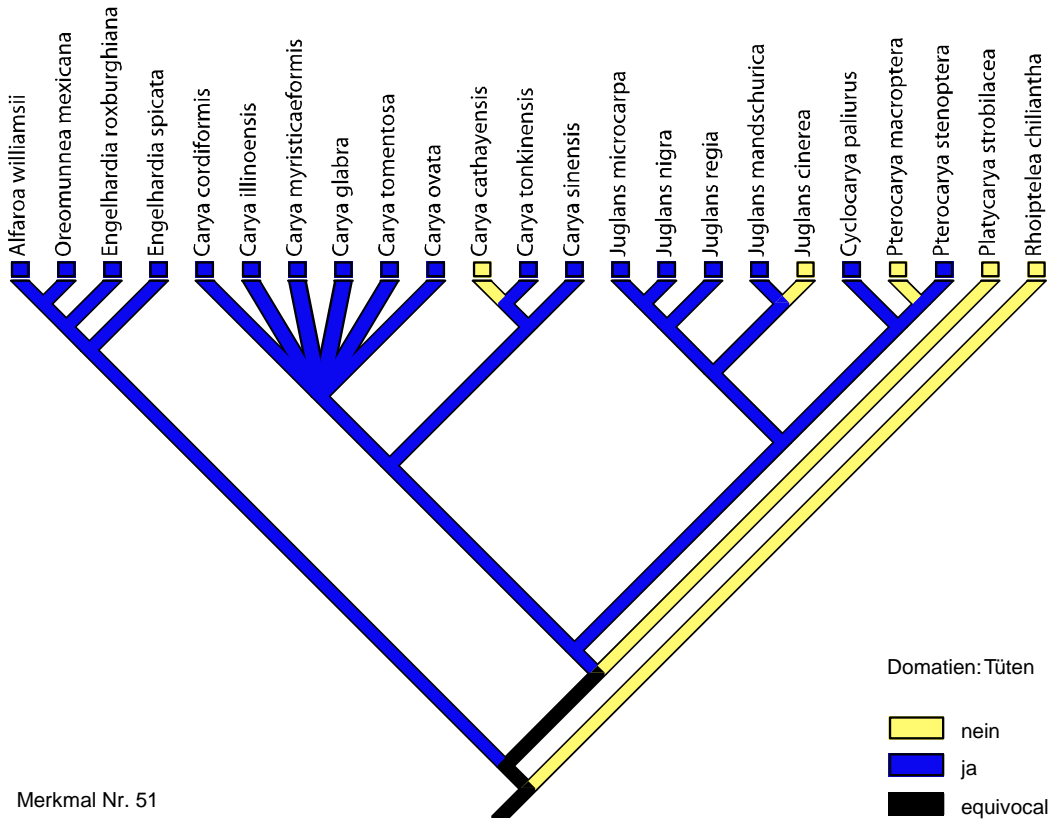


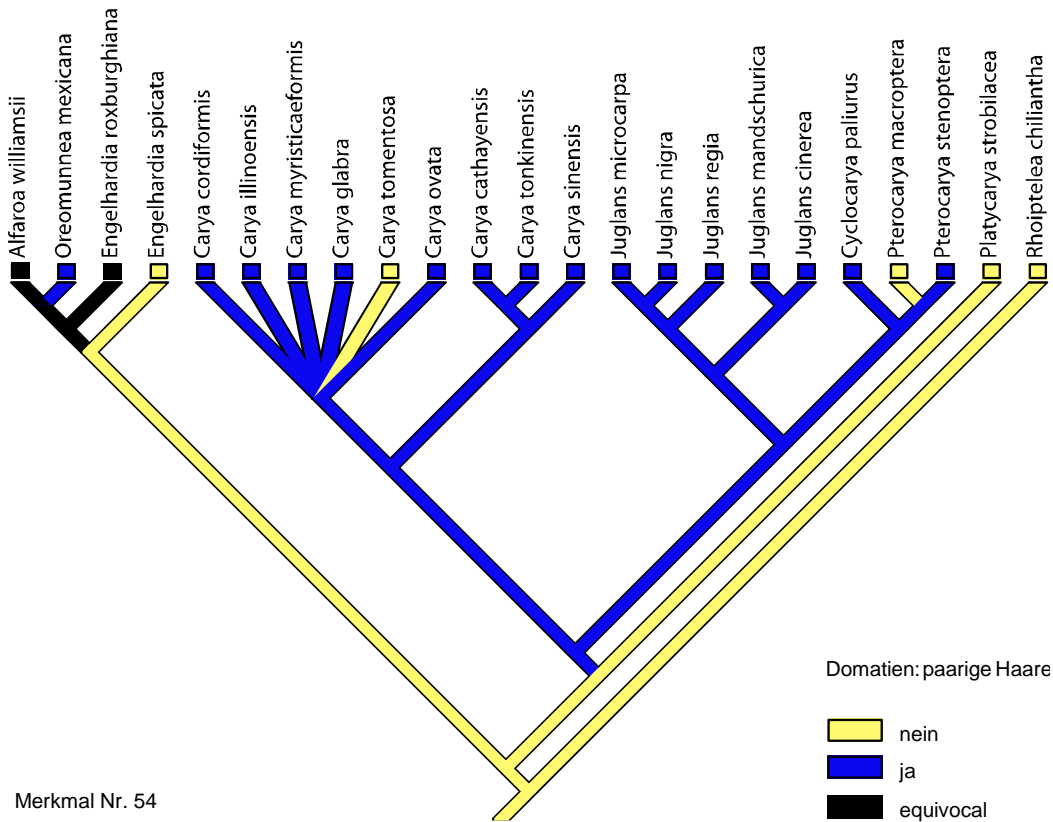
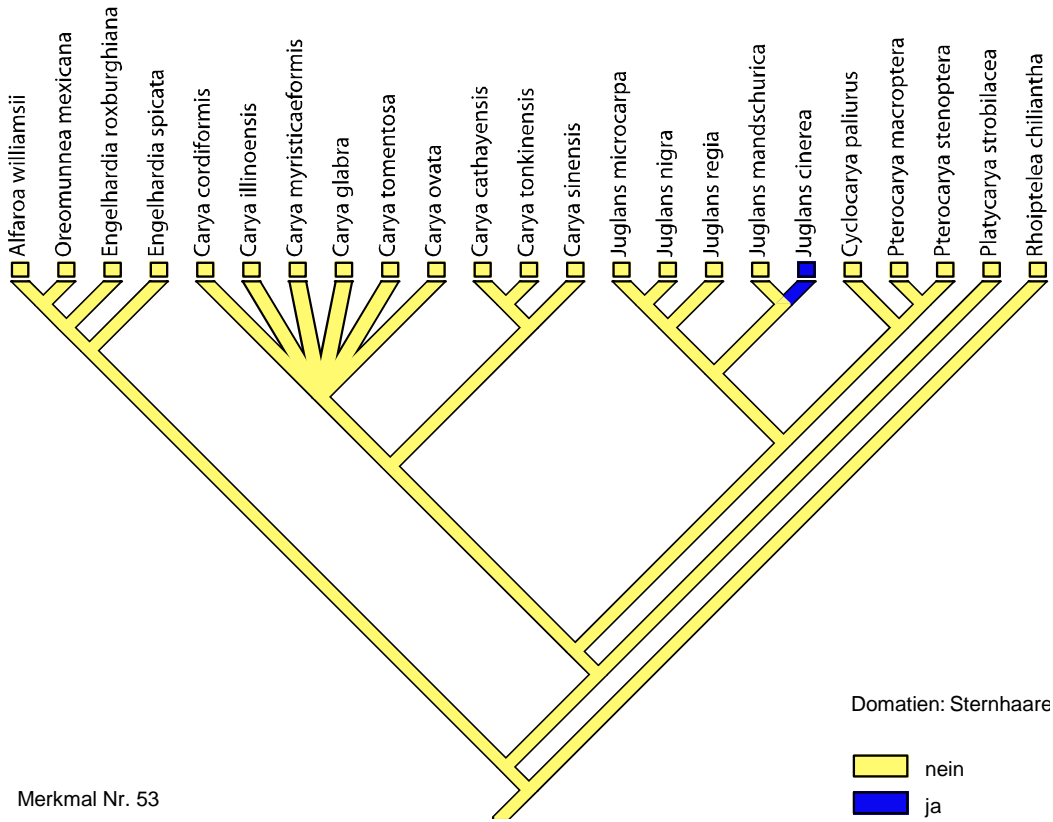


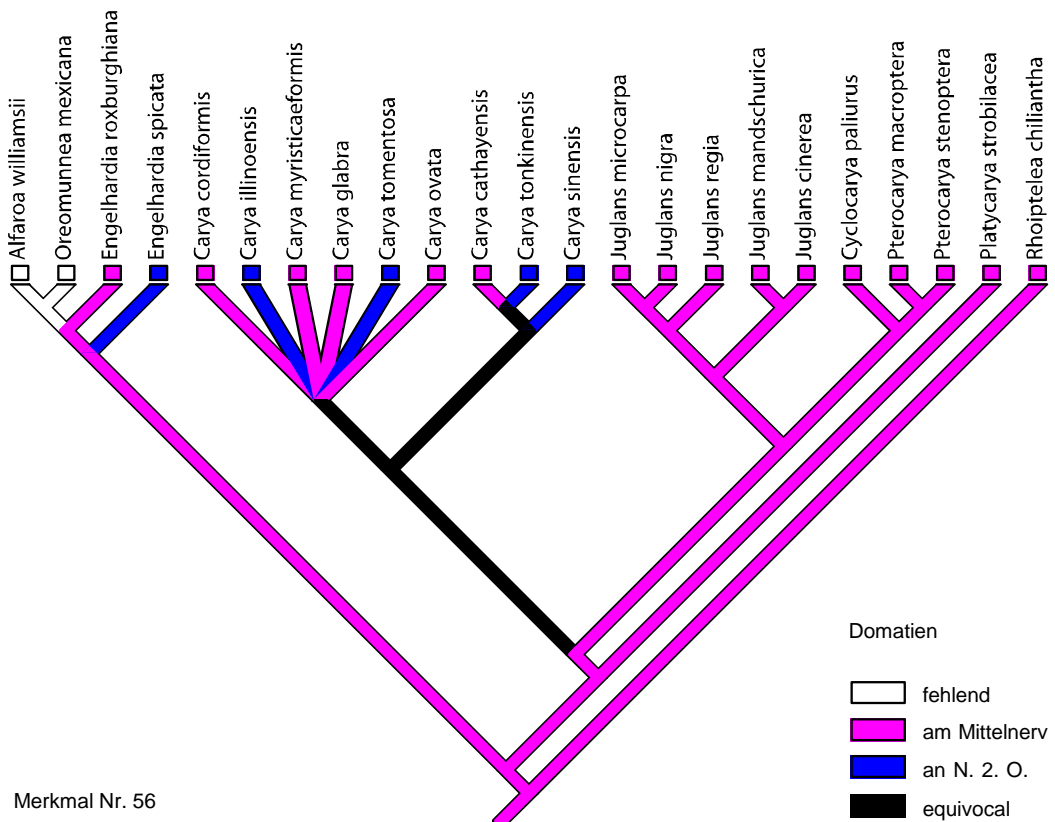
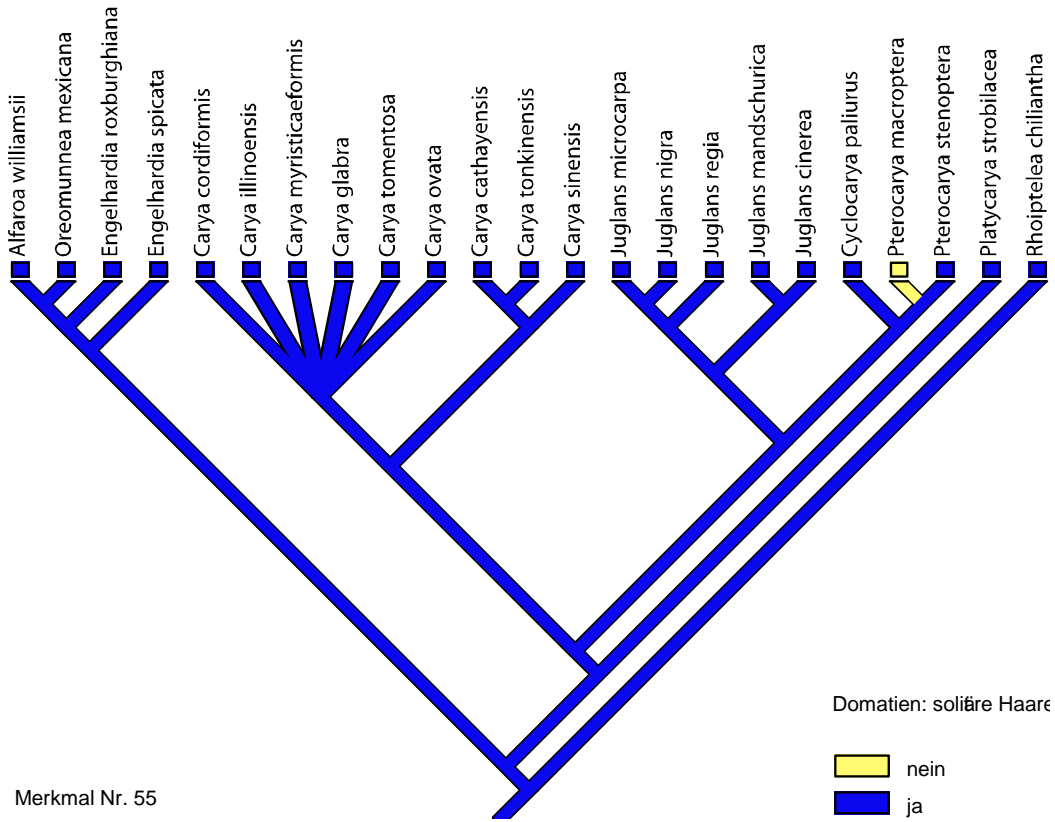


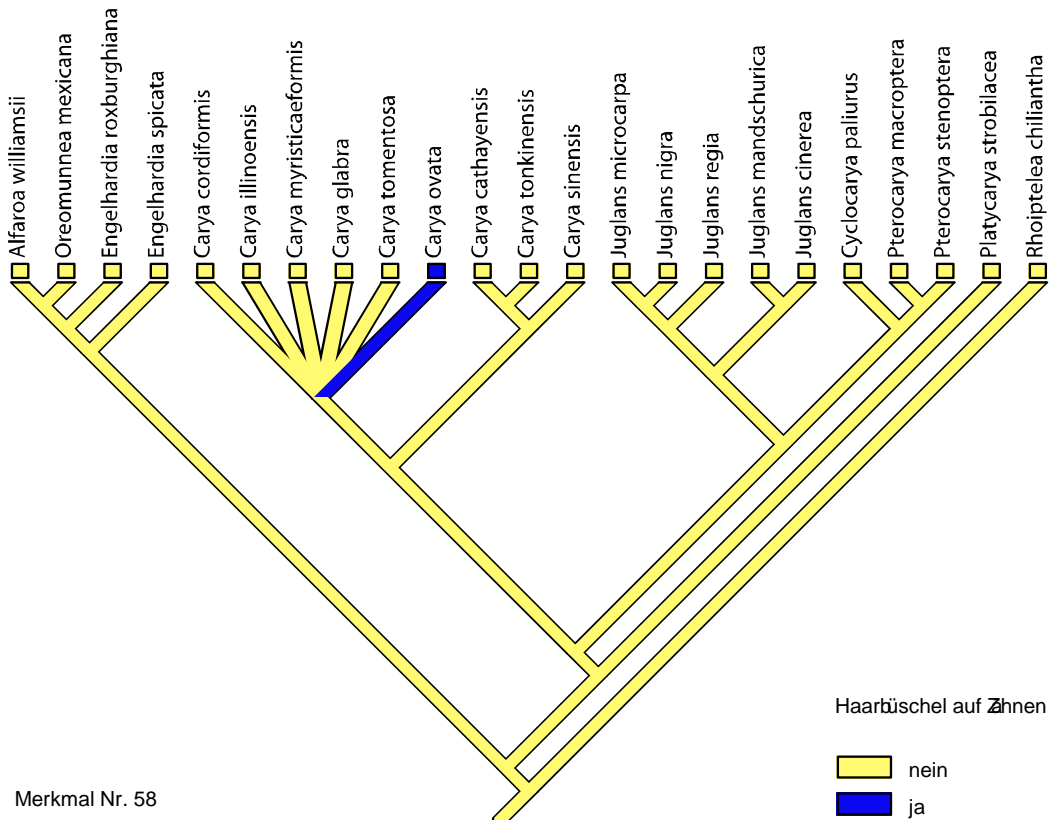
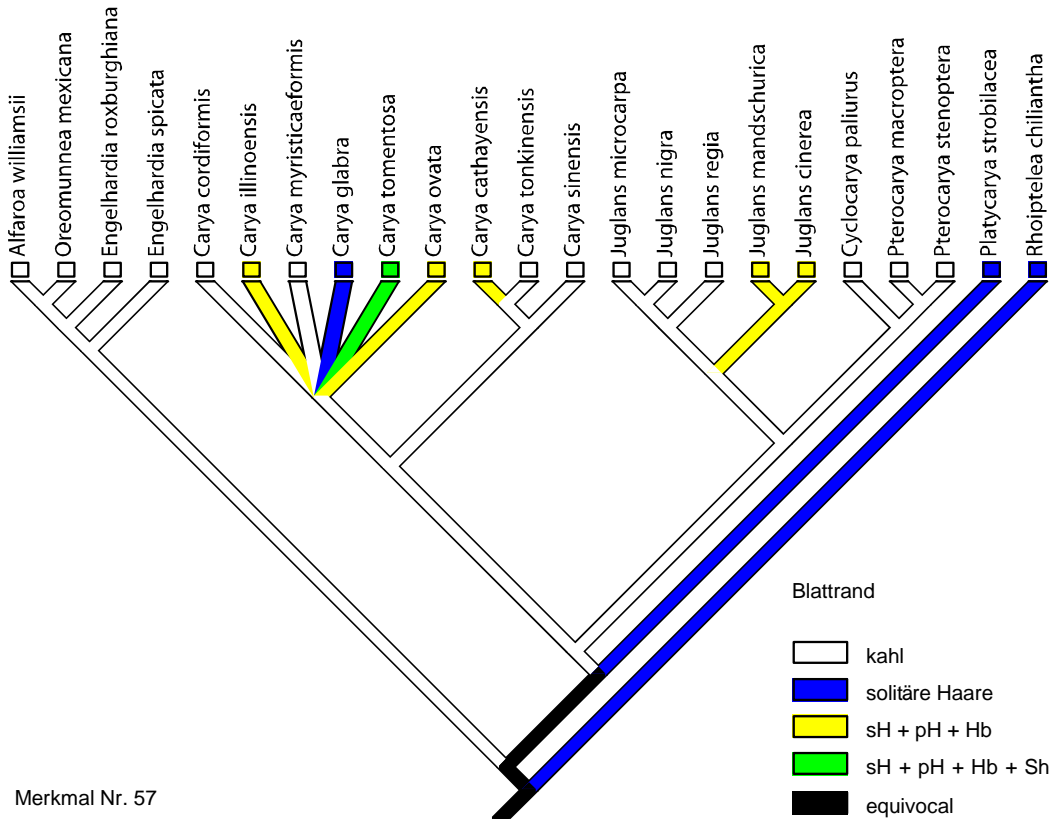


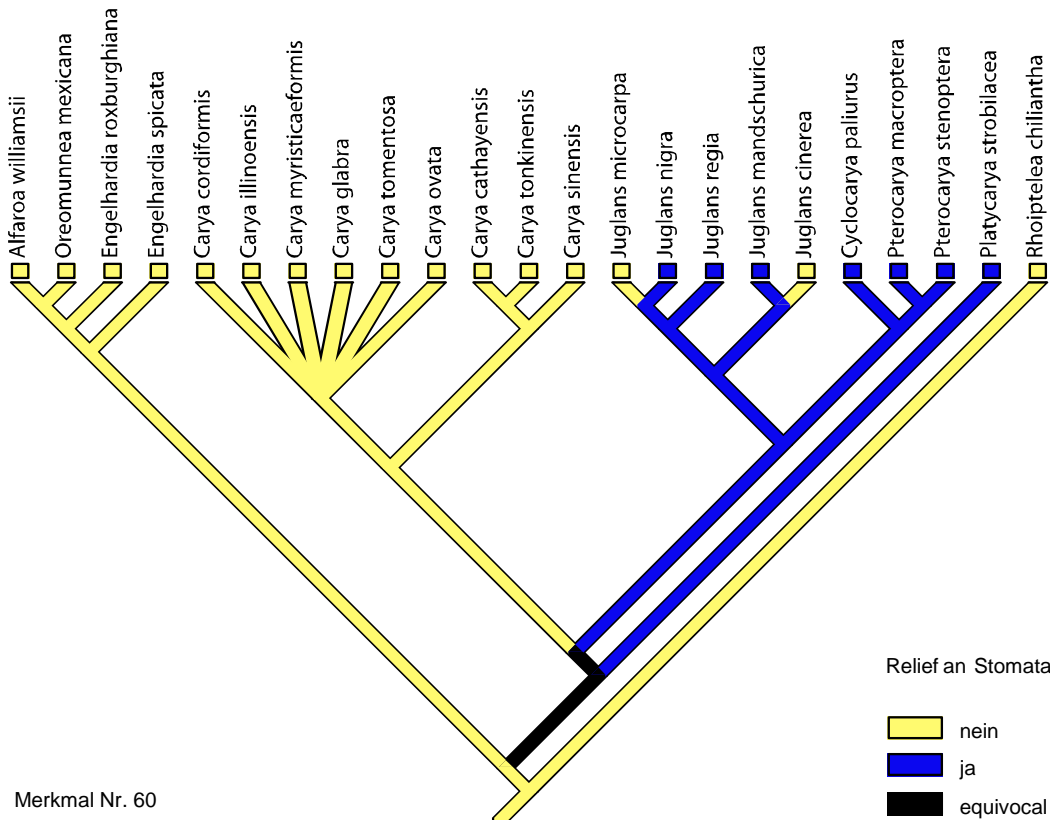
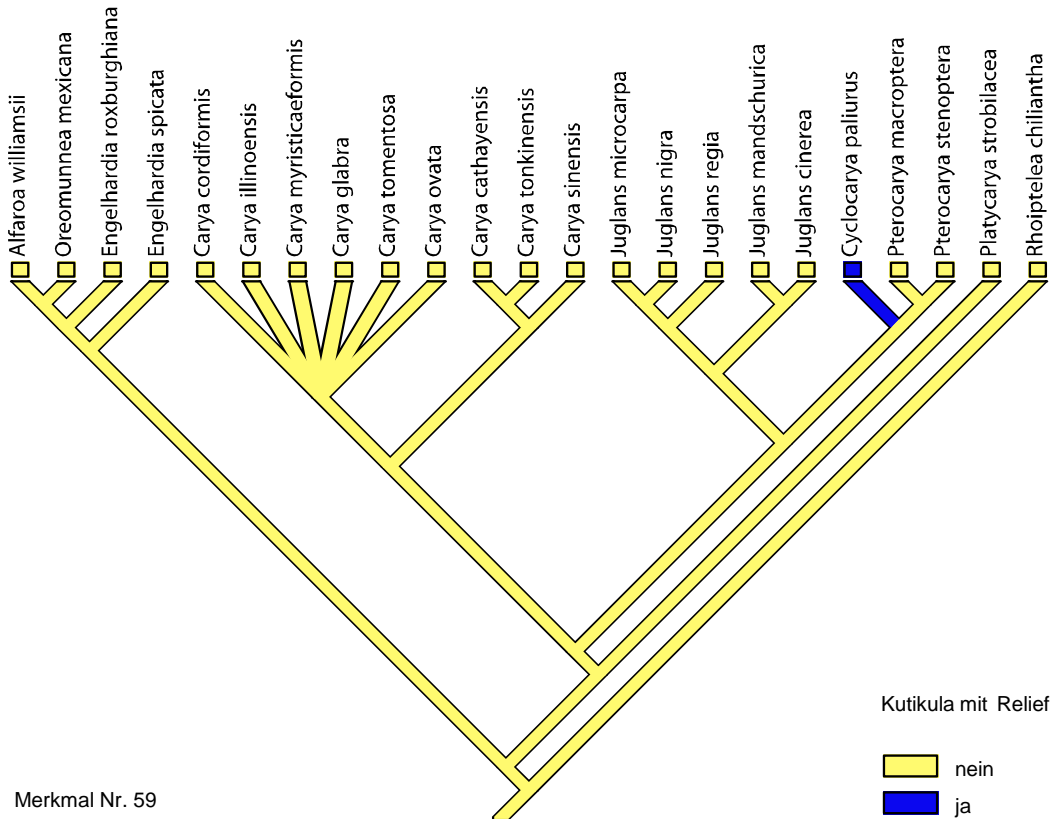


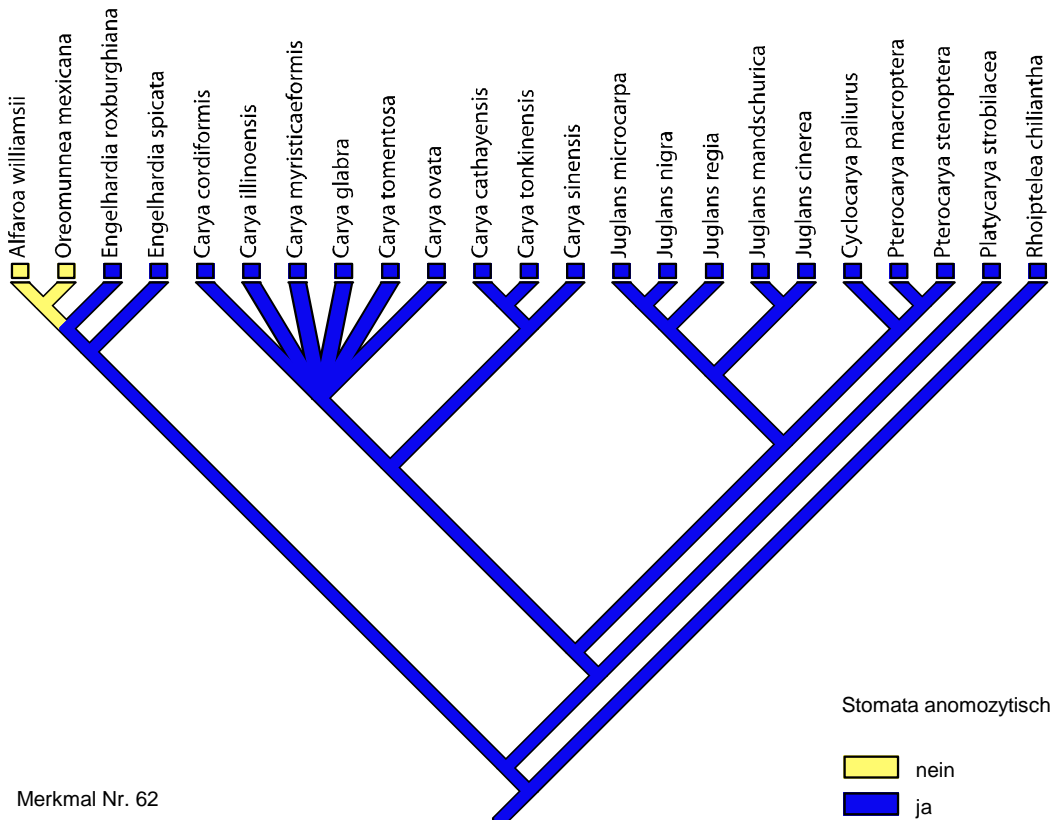
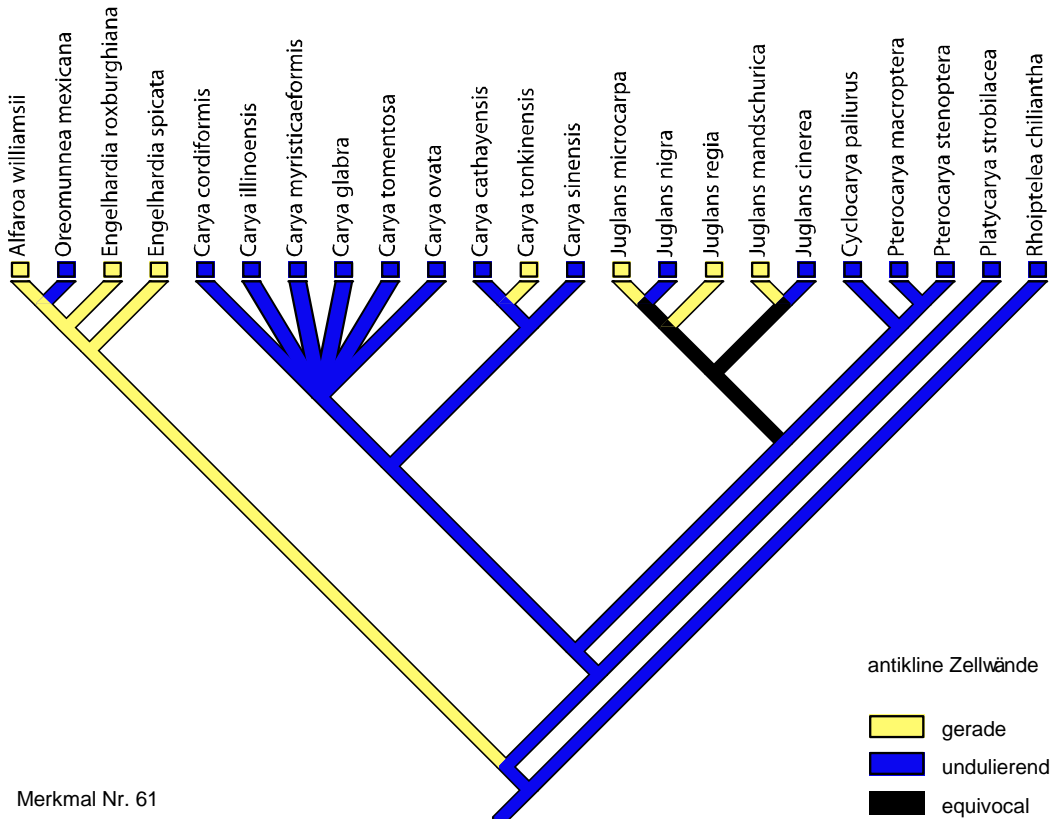












Anhang II

Tabellen und Grafiken der Hauptkomponentenanalyse

Legende der Grafiken für die Hauptkomponentenanalyse:

Die Arten der einzelnen Juglandaceen-Gattungen sind in den anschliessenden Abbildung 1 - 6 durch folgende Symbole gekennzeichnet:

	<i>Engelhardia, Oreomunnea & Alfaroa</i>
	<i>Carya</i>
	Blattfossilien
	<i>Juglans</i>
	<i>Pterocarya & Cyclocarya</i>
	<i>Platycarya</i>
	<i>Rhoiptelea</i>

Tabelle 1:

Statistische Angaben für die Analyse des kompletten Datensatzes:

		% Varianz
Eigenwert 1:	13,0565	21,059
Eigenwert 2:	10,379	16,741
Eigenwert 3:	5,3474	8,6248
Eigenwert 4:	3,3231	5,3598

Statistische Angaben für die Analyse des reduzierten Datensatzes:

		% Varianz
Eigenwert 1:	8,68559	14,721
Eigenwert 2:	7,1471	12,114
Eigenwert 3:	5,1404	8,7126
Eigenwert 4:	4,1198	6,9828

Hauptkomponenten 1 und 2:

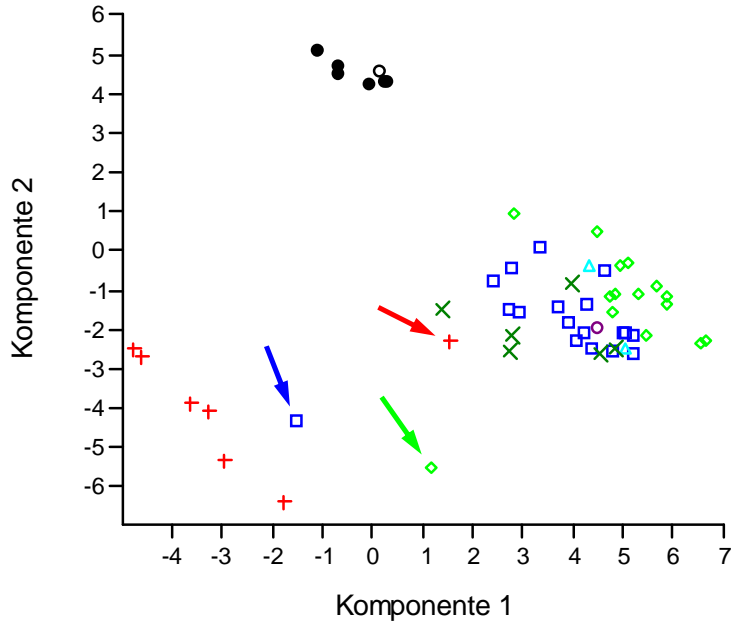


Abb. 1

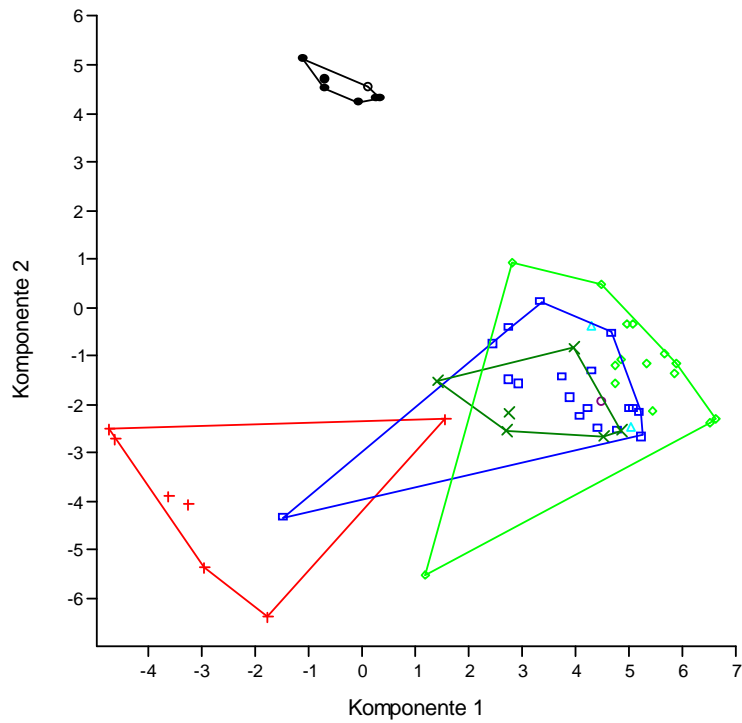


Abb. 2

Hauptkomponenten 2 und 3:

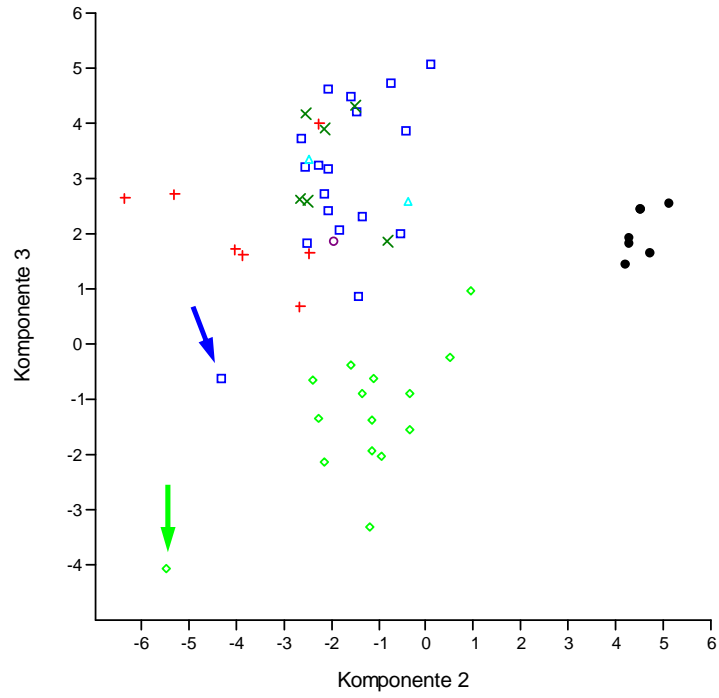


Abb. 3

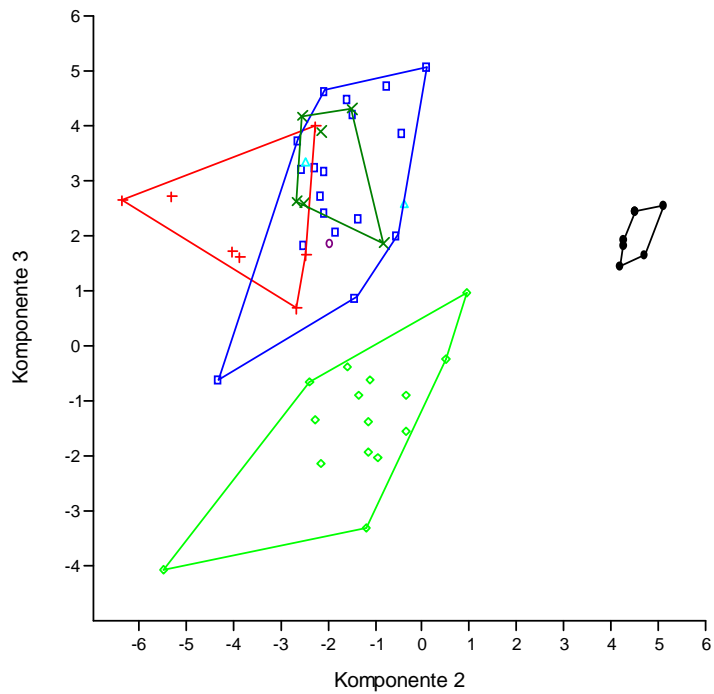


Abb. 4

Hauptkomponenten 3 und 4:

Kompletter Datensatz:

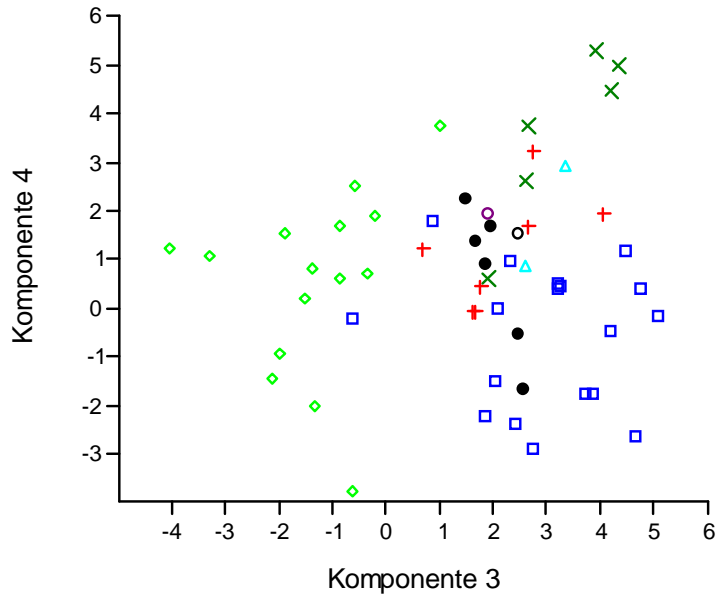


Abb. 5

reduzierter Datensatz:

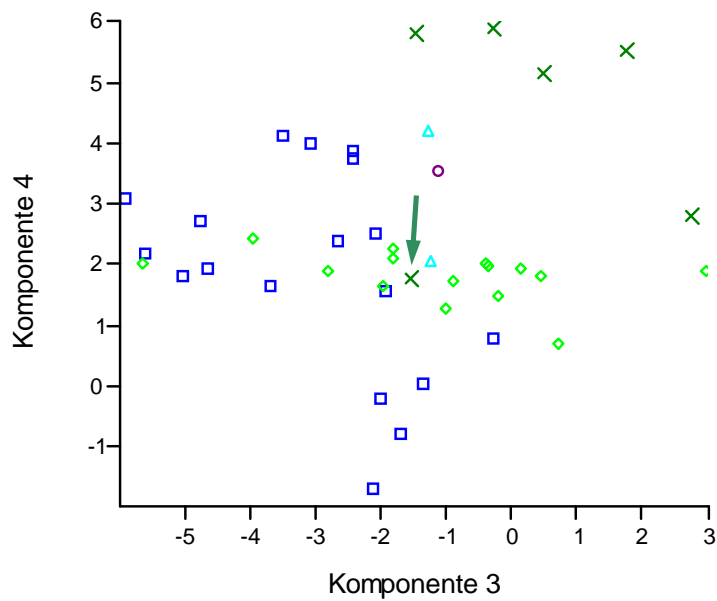


Abb. 6

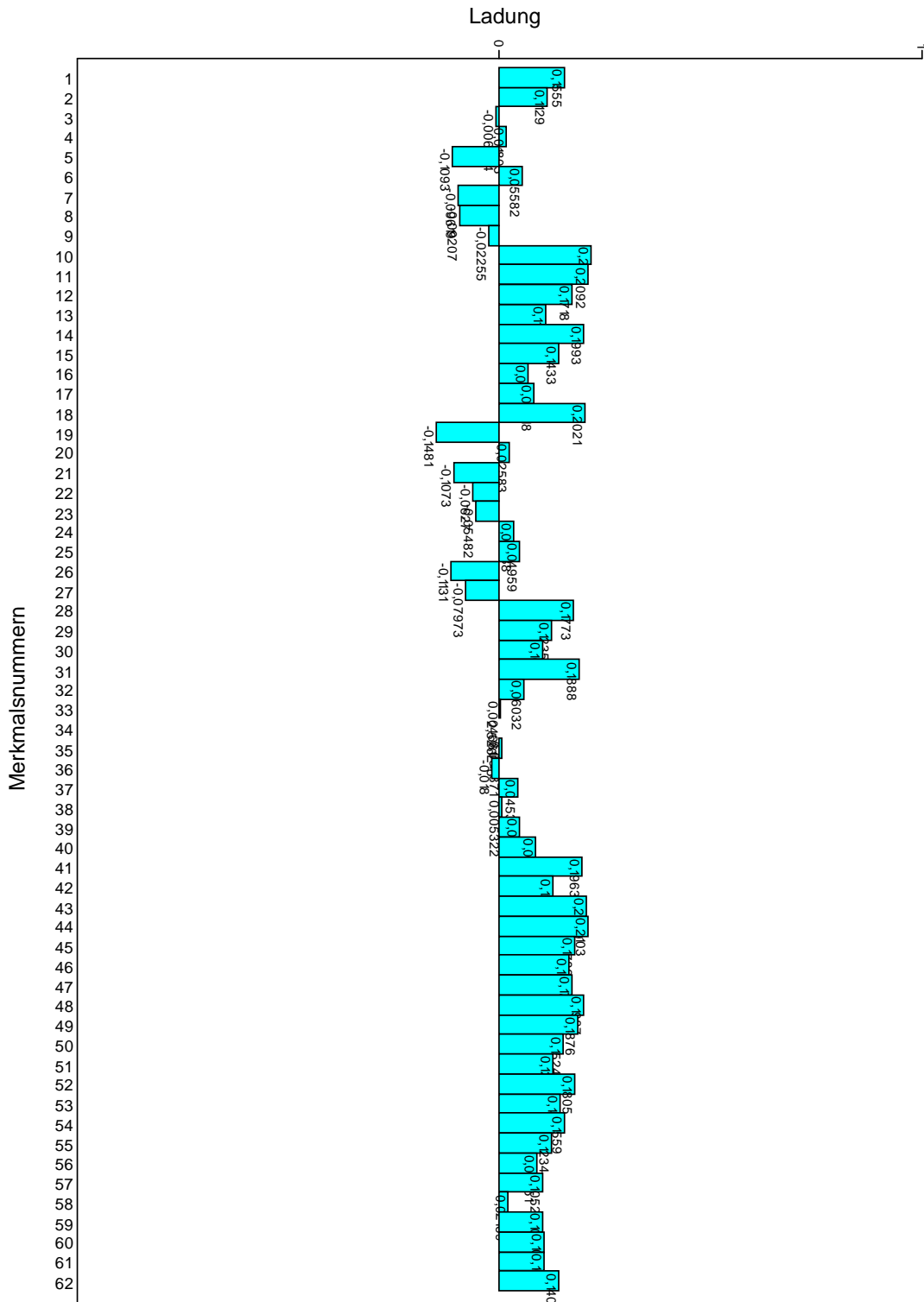


Abb. 7: Kompletter Datensatz:
Ladungen von Hauptkomponentenachse 1

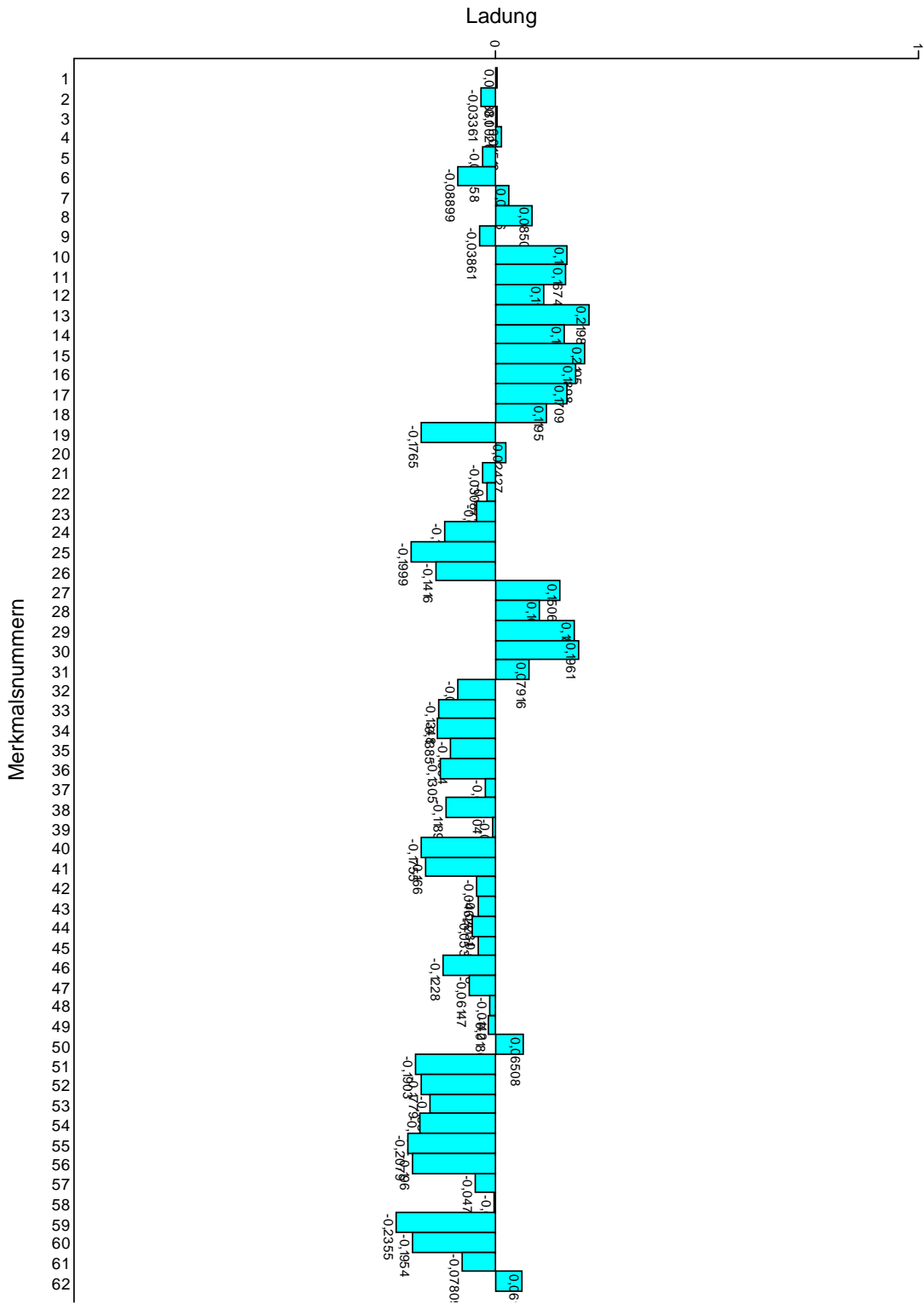


Abb. 8: Kompletter Datensatz:
Ladungen von Hauptkomponentenachse 2

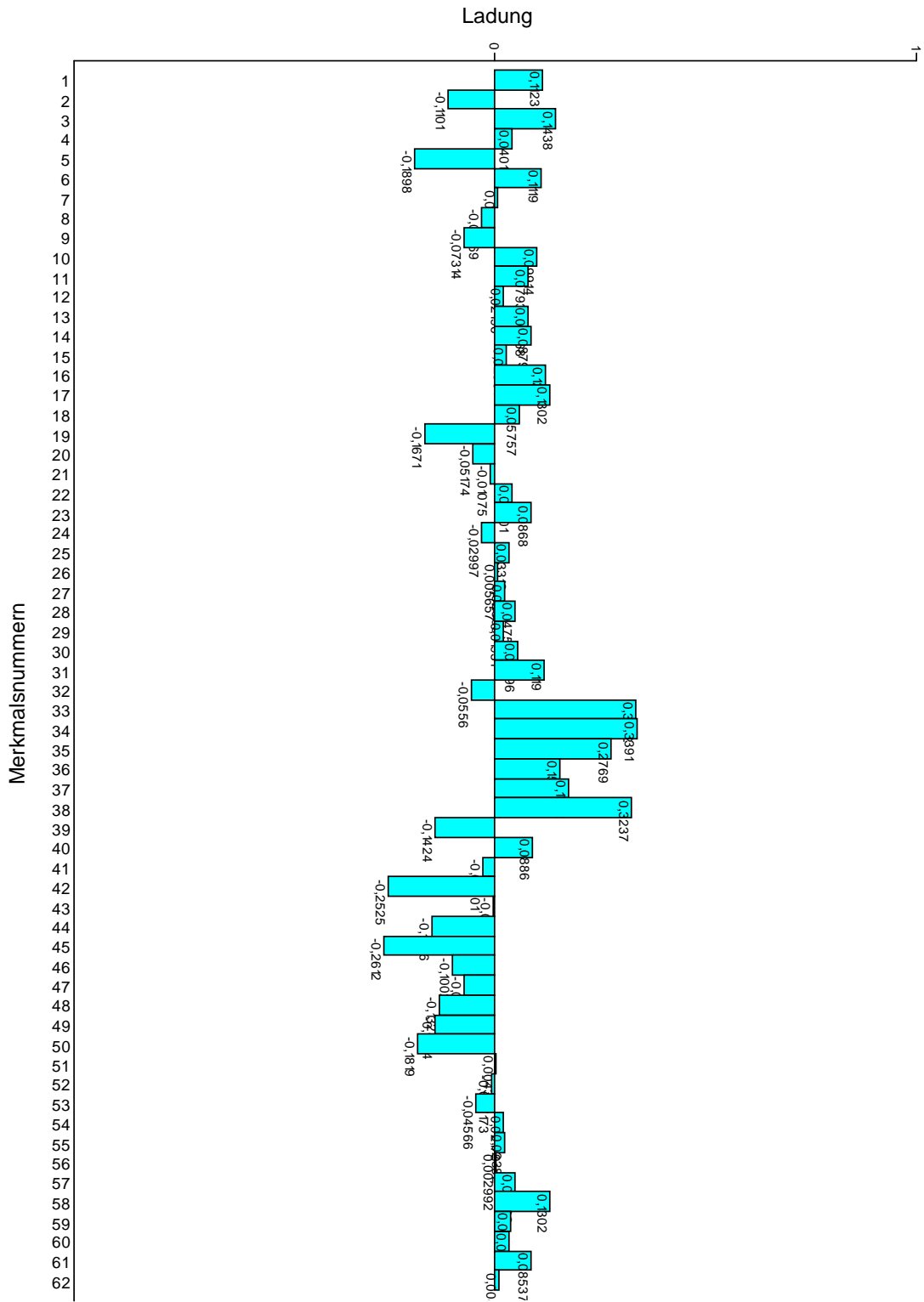


Abb. 9: Kompletter Datensatz:
Ladungen von Hauptkomponentenachse 3

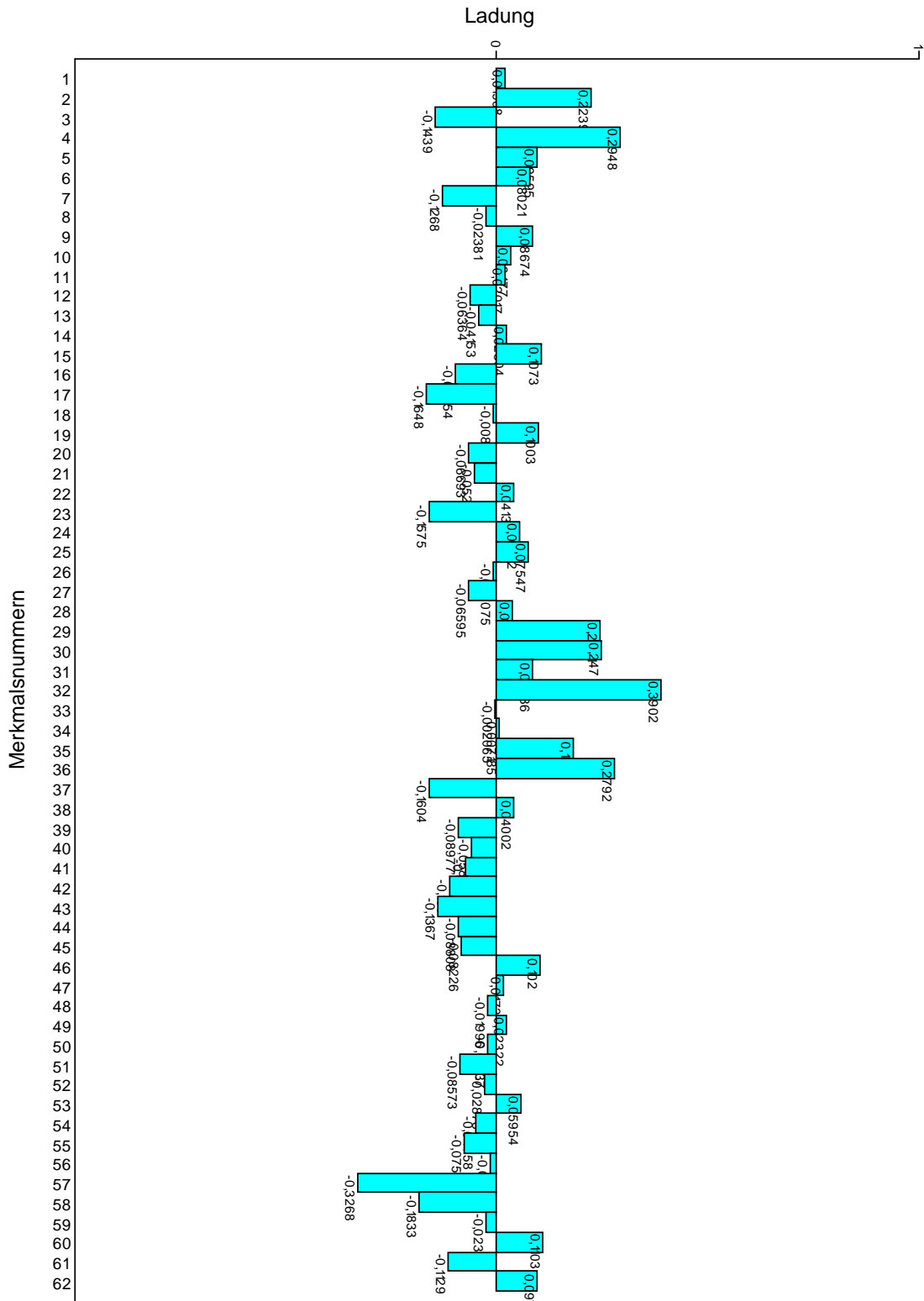


Abb. 10: Kompletter Datensatz:
Ladungen von Hauptkomponentenachse 4

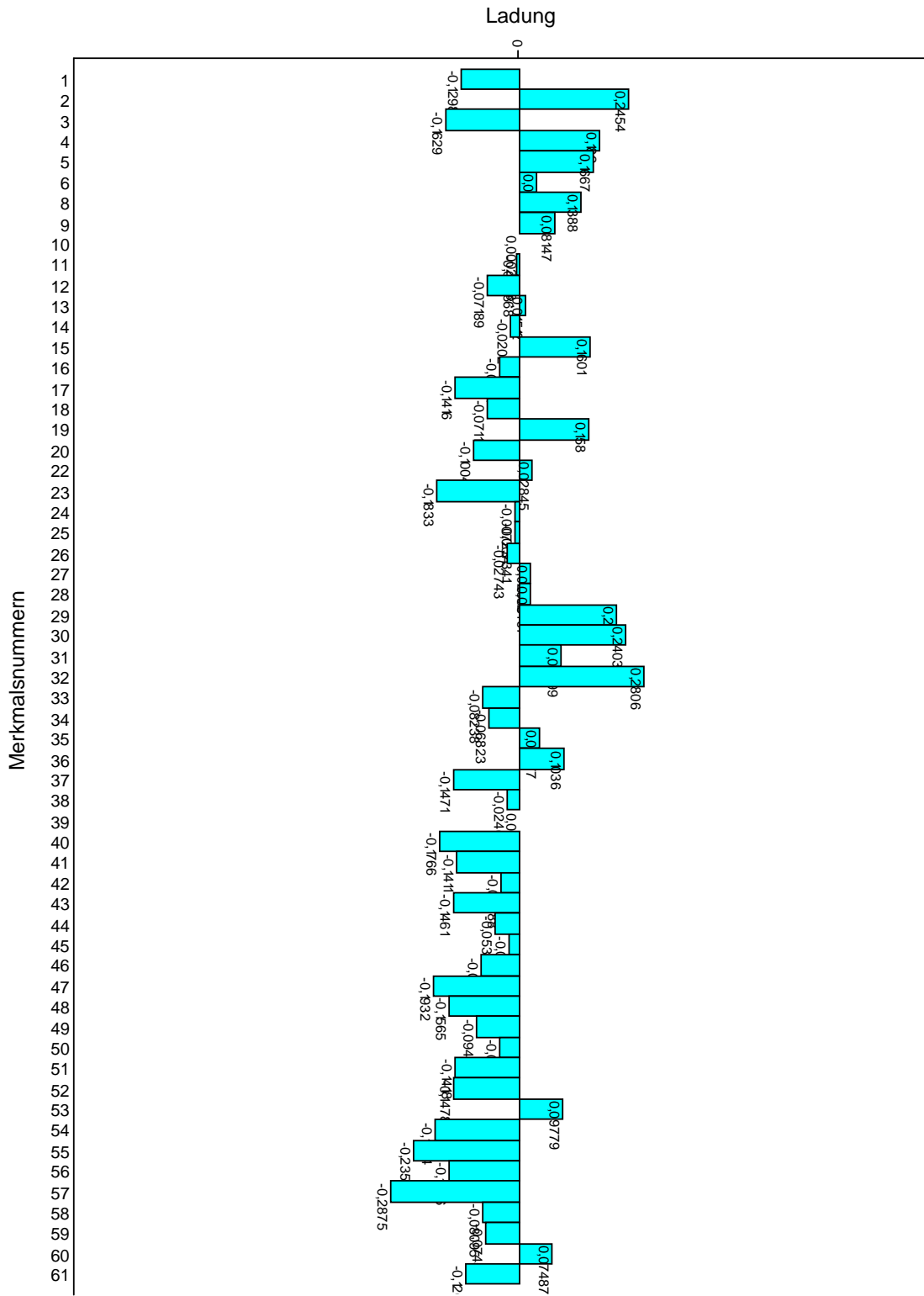


Abb. 11: Reduzierter Datensatz:
Ladungen von Hauptkomponentenachse 3

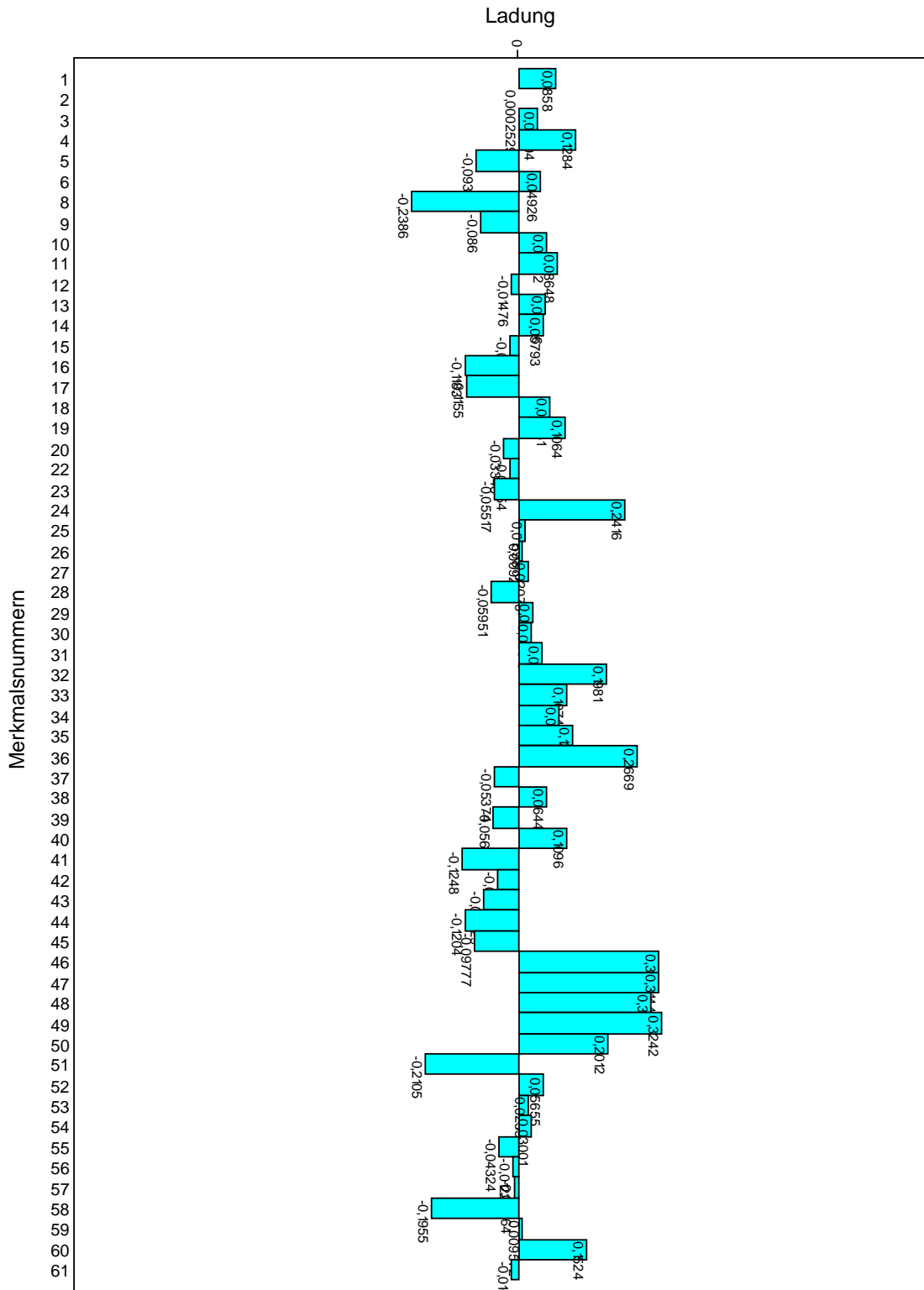


Abb. 12: Reduzierter Datensatz:
Ladungen von Hauptkomponentenachse 4

Tabelle 2: Kompletter Datensatz

Ladungen der Merkmale auf den Hauptkomponentenachsen 1 bis 4

Merkm. Nr.	Ladungen PCA 1	Ladungen PCA 2	Ladungen PCA 3	Ladungen PCA 4
1	0,1555	0,002381	0,1123	0,01908
2	0,1129	-0,03361	-0,1101	0,2239
3	-0,006284	0,002649	0,1438	-0,1439
4	0,01803	0,01519	0,04013	0,2948
5	-0,1093	-0,03058	-0,1898	0,09595
6	0,05582	-0,08899	0,1119	0,08021
7	-0,09619	0,0326	0,007967	-0,1268
8	-0,09207	0,08509	-0,03169	-0,02381
9	-0,02255	-0,03861	-0,07314	0,08674
10	0,2165	0,1677	0,09914	0,03477
11	0,2092	0,1674	0,07936	0,02017
12	0,1718	0,1126	0,02196	-0,06364
13	0,1102	0,2198	0,08068	-0,04153
14	0,1993	0,1607	0,08795	0,02304
15	0,1433	0,2105	0,02901	0,1073
16	0,07053	0,1898	0,1211	-0,09554
17	0,08218	0,1709	0,1302	-0,1648
18	0,2021	0,1195	0,05757	-0,008066
19	-0,1481	-0,1765	-0,1671	0,1003
20	0,02583	0,02427	-0,05174	-0,06693
21	-0,1073	-0,03087	-0,01075	-0,05202
22	-0,0627	-0,02119	0,04001	0,04131
23	-0,05482	-0,04557	0,0868	-0,1575
24	0,03538	-0,1215	-0,02997	0,05412
25	0,04959	-0,1999	0,03318	0,07547
26	-0,1131	-0,1416	0,005657	-0,007075
27	-0,07973	0,1506	0,02506	-0,06595
28	0,1773	0,104	0,04758	0,03936
29	0,1235	0,1862	0,01931	0,2441
30	0,105	0,1961	0,05396	0,247
31	0,1888	0,07916	0,119	0,08686
32	0,06032	-0,08835	-0,0556	0,3902
33	0,004661	-0,1348	0,3352	-0,002065
34	2,53E-05	-0,1385	0,3391	0,007185
35	0,007871	-0,1064	0,2769	0,1821
36	-0,018	-0,1305	0,1544	0,2792
37	0,04539	-0,02304	0,1772	-0,1604
38	0,005322	-0,1189	0,3237	0,04002
39	0,04703	-0,006884	-0,1424	-0,08977
40	0,0859	-0,1755	0,0886	-0,05889
41	0,1963	-0,166	-0,02701	-0,07179
42	0,1273	-0,04622	-0,2525	-0,109
43	0,2059	-0,04131	-0,002996	-0,1367
44	0,2103	-0,05381	-0,1496	-0,08808
45	0,1786	-0,0398	-0,2612	-0,08226
46	0,1674	-0,1228	-0,1002	0,102
47	0,174	-0,06147	-0,07234	0,0173
48	0,1987	-0,0142	-0,1328	-0,01996
49	0,1876	-0,01863	-0,1424	0,02322
50	0,1524	0,06508	-0,1819	-0,02137
51	0,128	-0,1903	0,004368	-0,08573
52	0,1805	-0,1779	-0,007173	-0,02878
53	0,145	-0,1539	-0,04566	0,05954
54	0,1559	-0,1812	0,02179	-0,04758
55	0,1234	-0,2079	0,02382	-0,07555
56	0,08951	-0,196	0,002992	-0,01385
57	0,1052	-0,047	0,04883	-0,3268
58	0,02169	-0,001965	0,1302	-0,1833
59	0,1029	-0,2355	0,03664	-0,0234
60	0,106	-0,1954	0,035	0,1103
61	0,106	-0,07809	0,08537	-0,1129
62	0,1403	0,06119	0,008684	0,09756

Tabelle 3: Kompletter Datensatz

Werte („scores“) der OTU's auf den Hauptkomponentenachsen 1 bis 4

Arten	PCA01	PCA02	PCA03	PCA04
Car01	4,3067	-1,334	2,3307	0,95289
Car02	2,7621	-0,42916	3,8659	-1,7425
Car03	4,2137	-2,0717	3,1973	0,51636
Car04	3,9013	-1,836	2,0724	0,012549
Car05	2,4332	-0,74266	4,7417	0,40281
Car06	4,7987	-2,5396	3,2259	0,42028
Car07	4,9947	-2,0859	2,4202	-2,3625
Car08	4,4009	-2,4974	1,8553	-2,2423
Car09	3,349	0,10146	5,0785	-0,1478
Car10	2,7325	-1,4784	4,2173	-0,46244
Car11	5,0686	-2,082	4,6502	-2,6597
Car12	5,239	-2,6432	3,7457	-1,7436
Car13	4,6629	-0,53028	2,0247	-1,5105
Car14	3,7399	-1,4224	0,88167	1,8049
Car15	-1,507	-4,3371	-0,61206	-0,20123
Car16	4,0806	-2,2633	3,262	0,46463
Car17	5,2018	-2,1541	2,7263	-2,9001
Car18	2,9259	-1,5689	4,4852	1,1585
Alf01	-4,7831	-2,5037	1,6521	-0,077197
Ore01	-3,6502	-3,9133	1,6036	-0,078337
Eng01	-2,9998	-5,3667	2,7119	3,201
Eng02	-3,273	-4,076	1,7389	0,43109
Eng03	-4,6539	-2,7035	0,67974	1,189
Eng04	1,5405	-2,3002	4,014	1,9298
Eng05	-1,8181	-6,3805	2,64	1,6843
Jug01	6,5276	-2,4069	-0,64344	-3,8053
Jug02	4,7273	-1,2184	-3,298	1,0691
Jug03	2,8014	0,9195	0,98057	3,729
Jug04	5,6655	-0,95465	-2,0184	-0,93742
Jug05	6,6334	-2,2981	-1,3433	-2,028
Jug06	4,9501	-0,37464	-0,89146	1,6852
Jug07	4,8483	-1,1067	-0,60468	2,4885
Jug08	5,8627	-1,3853	-0,88703	0,57407
Jug09	5,4581	-2,1595	-2,154	-1,4827
Jug10	5,8851	-1,1609	-1,9166	1,5125
Jug11	5,0698	-0,35937	-1,5389	0,16485
Jug12	4,4653	0,47115	-0,24364	1,8648
Jug13	5,3113	-1,1555	-1,3807	0,81068
Jug14	4,7504	-1,5928	-0,37707	0,67511
Jug15	1,1697	-5,5155	-4,0778	1,218
Cyc01	3,9485	-0,83004	1,8618	0,60101
Pte01	2,7376	-2,1854	3,9029	5,2935
Pte02	1,3787	-1,5385	4,32	4,9507
Pte03	4,5109	-2,6764	2,6145	3,7497
Pte04	4,8328	-2,544	2,5884	2,6042
Pte05	2,6973	-2,5563	4,1719	4,4728
Pla01	5,0373	-2,4898	3,3491	2,9148
Pla02	4,3018	-0,41569	2,5815	0,85023
Rho01	4,483	-1,9632	1,8582	1,952
M1	0,10573	4,5273	2,4487	1,5161
M2	-1,1207	5,0948	2,5516	-1,6619
M3	-0,73107	4,7125	1,6541	1,3617
M4	-0,72007	4,5014	2,4372	-0,55304
E1	0,29853	4,2784	1,9479	1,6845
E2	0,23319	4,2693	1,8217	0,90137
E3	-0,088548	4,1896	1,4381	2,2166

Tabelle 4: Reduzierter Datensatz

Ladungen der Merkmale auf den Hauptkomponentenachsen 1 bis 4

Merkmal Nr.	Ladungen PCA 1	Ladungen PCA 2	Ladungen PCA 3	Ladungen PCA 4
1	-0,09084	-0,1846	-0,1298	0,0858
2	0,0302	0,1308	0,2454	0,0002529
3	-0,0753	-0,1183	-0,1629	0,04394
4	-0,08167	0,02917	0,182	0,1284
5	0,2162	-0,03405	0,1667	-0,09338
6	-0,135	-0,01457	0,04117	0,04926
8	0,007407	-0,01868	0,1388	-0,2386
9	0,09456	-0,04747	0,08147	-0,086
10	-0,2615	0,2019	0,0002628	0,06272
11	-0,2354	0,1901	-0,003868	0,08648
12	-0,1002	0,1804	-0,07189	-0,01476
13	-0,2419	0,1776	0,01512	0,06206
14	-0,2046	0,165	-0,0202	0,05793
15	-0,1537	0,1823	0,1601	-0,01731
16	-0,159	0,04676	-0,0421	-0,1183
17	-0,1573	0,03983	-0,1416	-0,1155
18	-0,1446	0,1661	-0,07112	0,06951
19	0,2369	-0,07989	0,158	0,1064
20	0,05944	0,07353	-0,1004	-0,03348
22	-0,04789	0,001495	0,02845	-0,01954
23	-0,02315	-0,1111	-0,1833	-0,05517
24	0,03668	-0,02311	-0,007234	0,2416
25	-0,02184	-0,0009398	-0,007341	0,01598
26	-0,009809	0,002655	-0,02743	0,009221
27	-0,05721	0,02803	0,02603	0,02076
28	-0,134	0,1782	0,02467	-0,05951
29	-0,1363	0,1512	0,2182	0,03402
30	-0,1673	0,107	0,2403	0,02915
31	-0,2027	0,09201	0,09499	0,05428
32	0,05332	-0,04594	0,2806	0,1981
33	-0,2284	-0,1749	-0,08238	0,1074
34	-0,2417	-0,1788	-0,06823	0,0932
35	-0,1662	-0,1919	0,04677	0,1236
36	-0,0744	-0,1468	0,1036	0,2669
37	-0,09818	-0,05818	-0,1471	-0,05374
38	-0,2203	-0,1782	-0,02466	0,0644
39	0,06563	0,1267	0,0001372	-0,05602
40	-0,06897	0,01688	-0,1766	0,1096
41	-0,02096	0,2311	-0,1411	-0,1248
42	0,1633	0,183	-0,03988	-0,04592
43	-0,08816	0,2128	-0,1461	-0,07729
44	0,08023	0,275	-0,05355	-0,1204
45	0,1617	0,2783	-0,02393	-0,09777
46	0,1476	0,1384	-0,08324	0,3173
47	0,09373	0,08666	-0,1932	0,3144
48	0,1171	0,1676	-0,1565	0,3001
49	0,1463	0,1281	-0,09477	0,3242
50	0,12	0,1947	-0,04397	0,2012
51	0,05988	-0,028	-0,1418	-0,2105
52	0,07365	-0,002766	-0,1478	0,05655
53	0,04619	0,07084	0,09779	0,0235
54	0,05382	-0,07723	-0,1874	0,03001
55	0,03933	-0,02802	-0,2352	-0,04324
56	0,09049	-0,05812	-0,1556	-0,01229
57	-0,03105	0,0401	-0,2875	-0,00964
58	-0,08519	-0,0386	-0,08095	-0,1955
59	-0,042	-0,01271	-0,07456	0,009572
60	-0,007589	-0,08883	0,07487	0,1524
61	-0,0851	-0,03589	-0,1204	-0,01676

Tabelle 5: Reduzierter Datensatz

Werte (,scores) der OTU's auf den Hauptkomponentenachsen 1 bis 4

Arten	PCA01	PCA02	PCA03	PCA04
Car01	-2,6666	1,2806	-2,0728	2,5126
Car02	-4,2187	0,19978	-2,1122	-1,6887
Car03	-2,954	0,32065	-2,4251	3,8625
Car04	-2,1787	0,95991	-2,6304	2,4085
Car05	-4,4298	-0,94137	-1,3608	0,025294
Car06	-2,7374	0,2034	-3,474	4,1282
Car07	-2,2801	1,3098	-5,0368	1,8067
Car08	-1,6183	0,6799	-4,6259	1,9346
Car09	-5,2485	-0,32329	-1,689	-0,76989
Car10	-3,8652	-0,96853	-1,9947	-0,19646
Car11	-4,006	0,22135	-5,5974	2,1828
Car12	-3,4198	0,74982	-4,7387	2,7343
Car13	-2,4387	1,5948	-3,6756	1,6681
Car14	-1,241	0,89096	-0,28762	0,78939
Car15	3,3495	-3,7093	-1,9343	1,5777
Car16	-2,4943	-0,097363	-3,0673	3,9846
Car17	-2,3526	1,0727	-5,9063	3,0943
Car18	-3,319	-1,7137	-2,4166	3,74
Jug01	-0,42396	3,8594	-5,6633	2,0048
Jug02	1,4329	4,8878	0,69499	0,68681
Jug03	-2,5036	1,8414	2,9584	1,8565
Jug04	0,31502	4,2647	-1,9597	1,6318
Jug05	0,0084274	4,3336	-3,9714	2,3952
Jug06	-0,597	3,6645	-0,21827	1,4516
Jug07	-0,46989	3,1037	0,13455	1,9065
Jug08	-0,62774	3,7935	-1,823	2,0783
Jug09	1,1751	3,4103	-2,8252	1,8679
Jug10	-0,034767	4,6741	-0,39525	2,0004
Jug11	-0,2092	4,3509	-1,0224	1,2669
Jug12	-0,94673	2,8183	0,42841	1,7891
Jug13	0,13483	3,3472	-0,90521	1,7067
Jug14	-0,35134	2,3596	-1,8139	2,2346
Jug15	5,4749	-0,6141	-0,37809	1,9451
Cyc01	-2,3793	0,99829	-1,5537	1,7439
Pte01	-3,3754	-1,5885	1,7363	5,5061
Pte02	-3,5999	-2,9903	2,7445	2,7944
Pte03	-2,3672	0,17367	-0,30205	5,8948
Pte04	-2,1908	0,030325	-1,4731	5,8029
Pte05	-3,1902	-2,2567	0,48403	5,123
Pla01	-3,3887	0,80703	-1,2987	4,1756
Pla02	-3,5523	1,8509	-1,2492	2,0363
Rho01	-2,4756	1,2617	-1,1409	3,5057

Anhang III

Die Arten der rezenten Juglandaceae

Juglans:

Art:	Areal:	Quelle:
Sektion <i>Juglans</i>		
<i>regia</i> L. ssp. <i>turcomania</i> POPOV ssp. <i>fallax</i> (DODE) POPOV	südl. Mitteleuropa bis China	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
Sektion <i>Rhysocaryon</i> DODE		
<i>australis</i> GRISEB. <i>boliviana</i> (C. DC.) DODE <i>californica</i> S. WATS. <i>hindsii</i> (JEPS.) REHDER <i>hirsuta</i> MANN. <i>jamaicensis</i> C. DC. <i>major</i> (TORR. ex SITSGR.) HELLER var. <i>major</i> var. <i>glabrata</i> MANN. <i>microcarpa</i> BERL. var. <i>microcarpa</i> var. <i>stewartii</i> (JOHNSTON) MANN. var. <i>major</i> (TORR.) L.D. BENSON <i>mollis</i> ENGELM. ex HEMSL. <i>neotropica</i> DIELS <i>nigra</i> L. <i>olanchana</i> STANDL. et L. O. WILLIAMS var. <i>olanchana</i> var. <i>standleyi</i> MANN. <i>pyriformis</i> LIEBM. <i>soratensis</i> MANN. <i>steyermarkii</i> MANN. <i>venezuelensis</i> MANN.	nordwestl. Argentinien westl. Südamerika Kalifornien Kalifornien nordöstl. Mexiko Kuba, Hispaniola, Puerto Rico, Haiti südwestl. USA, Mexiko südwestl. USA, nördl. & nordwestl. Mexiko zentr. Mexiko nordwestl. Südamerika östl. USA südwestl. Mexiko, Guatemala südwestl. Mexiko Bolivien Guatemala Venezuela	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 w3tropicos SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988
Sektion <i>Cardiocaryon</i> DODE		
<i>ailantifolia</i> CARR. var. <i>ailanthifolia</i> var. <i>cordiformis</i> (MAKINO) REHDER <i>cathayensis</i> DODE <i>cordiformis</i> (MAKINO) REHD. <i>mandschurica</i> MAXIM.	Japan, Sachalin, östl. China östl. China, Taiwan Japan Ussurien, nordöstl. China (Mandschurei), Korea, Japan, Sachalin	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988
Sektion <i>Trachycaryon</i> DODE ex MANN.		
<i>cinerea</i> L.	östl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Pterocarya:

Art:	Areal:	Quelle:
Sektion <i>Pterocarya</i>		
<i>fraxinifolia</i> KUNTH ex I. ILJINSK. [(LAM. EX POIR.) SPACH.? <i>hupehensis</i> SKAN. <i>stenoptera</i> C. DC. var. <i>stenoptera</i> var. <i>tonkinensis</i> FRANCH.	Transkaukasus, nördl. Türkei, Iran östl. China China, Vietnam, Laos	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988
Sektion <i>Platyptera</i> NAGEL emend. RHEDER		
<i>rhoifolia</i> SIEB. et ZUCC. <i>macroptera</i> BATAL. var. <i>macroptera</i> var. <i>delavyi</i> (FRANCH.) MANN. var. <i>forrestii</i> (W. W. SMITH ex HAND-MANZ.) MANN. var. <i>insignis</i> (REHDER & WILSON) MANN.	Japan nordwestl. & westl. China	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Cyclocarya

Art:	Areal:	Quelle:
<i>paliurus</i> (BATAL.) ILJINSK.	östl. China	SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Engelhardia

Art:	Areal:	Quelle:
Sektion <i>Engelhardia</i>		
<i>apoensis</i> ELMER ex NAGEL <i>rigida</i> BLUME var. <i>rigida</i> var. <i>subsimplificifolia</i> (MERR.) MANN. <i>serrata</i> BLUME var. <i>serrata</i> var. <i>cambodia</i> MANN. var. <i>nudiflora</i> (HOOK.F.) MANN. var. <i>parvifolia</i> (C. DC.) MANN.	Malaysia, Kalimantan, Philippinen Djava, Kalimantan, Neuguinea, Philippinen Malaysia, Djava, Philippinen, südwestl. China, Kambodscha, Burma, Thailand, Sumatra, Kalimantan	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>spicata</i> LESCH. ex BLUME var. <i>spicata</i> var. <i>aceriflora</i> (REINW.) KOORD. & VALLET. var. <i>colebrookiana</i> (LINDL. ex WALL.) K.&V.	Nepal, Indien, südl. & westl. China, Malaysia, Philippinen, Xizang (Tibet), Burma, Thailand, Djava, Neuguinea, Laos	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
Sektion <i>Psilocarpeae</i>		
<i>roxburgiana</i> WALL.	östl. Pakistan, südl. China, Taiwan, Vietnam, Sumatra, Borneo	SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Oreomunnea

Art:	Areal:	Quelle:
<i>mexicana</i> (STANDL.) LEROY ssp. <i>mexicana</i> ssp. <i>costaricensis</i> STONE <i>pteroarpa</i> ÖRST.	Mexiko, Zentralamerika, Costa Rica Costa Rica	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Alfaroa

Art:	Areal:	Quelle:
<i>costaricensis</i> STANDL. <i>guanacastensis</i> STONE <i>guatemalensis</i> (STANDL.) L. O. Williams <i>hondurensis</i> L. O. WILLIAMS EX MANN. <i>manningii</i> LEÓN <i>mexicana</i> STONE <i>williamsii</i> A. MOLINA ssp. <i>williamsii</i> ssp. <i>tapantiensis</i> STONE	Mexiko bis Panama Costa Rica Guatemala Honduras Costa Rica östl. Mexiko Nicaragua, Costa Rica	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988 SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Platycarya

Arten:	Areal:	Quelle:
<i>longipes</i> WU <i>strobilacea</i> SIEB. et ZUCC.	südöstl. China Japan, Korea, östl. China, Vietnam	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 (von MANNING (1978) nicht anerkannt) SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Carya

Arten:	Areal:	Quelle:
Sektion <i>Carya</i> (= <i>Eucarya</i>)		
<i>floridana</i> SARG.	südöstl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>glabra</i> (MILL.) SWEET var. <i>glabra</i> var. <i>hirsuta</i> (ASHE) ASHE var. <i>megacarpa</i> (SARG.) SARG.	südöstl. & östl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>laciniosa</i> (MICHX.) LOUD.	östl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>ovalis</i> (WANG.) SARG. var. <i>ovalis</i> var. <i>molle</i> ASHE	östl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>ovata</i> (MILL.) K. KOCH var. <i>ovata</i> var. <i>mexicana</i> (ENGELM.) MANN. var. <i>australis</i> (ASHE) LITTLE var. <i>pubescens</i> SARG.	östl. & südöstl. USA, nordöstl. Mexiko	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>pallida</i> (ASHE) ENGL. et GRAEBN.	östl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>texana</i> BUCKL. var. <i>texana</i> var. <i>villosa</i> (SARG.) LITTLE	südl.-zentr. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>tomentosa</i> NUTT.	östl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
Sektion <i>Apocarya</i>		
<i>aquatica</i> (MICHX. F.) LOUD.	südöstl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>cathayensis</i> SARG.	südöstl. China	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>cordiformis</i> (WANG) K. KOCH	östl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>hunanensis</i> CHENG et R. H. CHANG	China	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 (bei Manning 1978 nicht erwähnt)
<i>illinoensis</i> (WANG) K. KOCH	südöstl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>kweichowensis</i> KUANG et A. M. LU	China	SCHAARSCHMIDT, H. 1988 (bei Manning 1978 nicht erwähnt)
<i>myristicaeformis</i> NUTT.	südöstl. USA	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>palmeri</i>	nordöstl. Mexiko	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>poilanei</i> (CHEV.) LEROY	Laos, Vietnam	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
<i>tonkinensis</i> LECOMTE	nordöstl. China, südl. China, Vietnam	SCHAARSCHMIDT, H. 1988
Sektion <i>Rhamphocarya</i>		
<i>sinensis</i> DODE	südl. China, nördl. Vietnam	SCHAARSCHMIDT, H. 1988

Anhang IV

Bildtafeln

Tafel 1

Abb. 1:

Fossile Blattfieder des Formenkreises M1/E1. Die Fiedern diese Formenkreises werden zu den Engelhardioideae gerechnet.

Abb.2:

Fossile Blattfieder des Formenkreises M4. Die Fiedern diese Formenkreises werden zu den Pterocaryeae gerechnet. Der Pfeil deutet auf die revolute Basis der Lamina.

Abb. 3:

Fossile Blattfieder des Formenkreises M3/E3. Die sytematische Stellung diese Formkreises wird nur sehr vage mit „Caryinae oder Juglandinae“ angegeben.

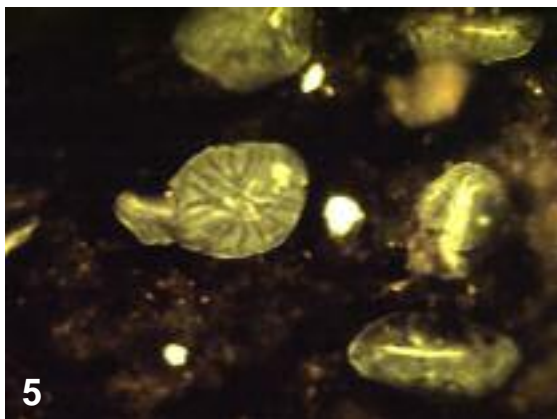
Abb. 4:

Fossile Blattfieder des Formenkreises M2/E2. Die Fiedern diese Formenkreises werden zu den Juglandinae gerechnet. Allerdings können Bezüge zu den Pterocaryeae nicht ausgeschlossen werden.

Abb. 5:

Floureszierende Schildhaare einer fossilen Juglandaceen-Fieder. Anhand dieser Schildhaare wurden die fossilen ‚Blätter‘ als Juglandaceen-Fiedern identifiziert.

Tafel 1



Tafel 2

Abb. 1:

Fieder von *Juglans cinerea*. Die Fieder dient als Beispiel für die ovate Fiederform von Merkmal Nr. 3. Die breiteste Stelle der Fieder befindet sich im basalen Abschnitt der Fiederlamina.

Abb. 2:

Fieder von *Carya pallida*. Die Fieder dient als Beispiel für die obovate Fiederform von Merkmal Nr. 3. Die breiteste Stelle der Fieder befindet sich im apikalen Abschnitt der Fiederlamina.

Abb. 3:

Fieder von *Carya ovata*. Die Fieder dient als Beispiel für die elliptische Fiederform von Merkmal Nr. 3. Die breiteste Stelle der Fieder befindet sich in der Mitte der Fiederlamina. Ferner dient die Fieder als Beispiel für eine symmetrische Fiederspreite (Merkmal Nr. 4)

Abb. 4:

Fieder von *Pterocarya stenoptera*. Die Fieder dient als Beispiel für die oblonge Fiederform von Merkmal Nr. 3. In der Mitte der Fieder verlaufen die Fiederränder parallel.

Abb. 5:

Fieder von *Carya illinoensis*. Die Fieder dient als Beispiel für eine stark asymmetrische Fiederspreite (Merkmal Nr. 4).

Abb. 6:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya illinoensis*. Die Fieder dient als Beispiel für eine mehr oder weniger symmetrische Fiederbasis bei Merkmal Nr. 6.

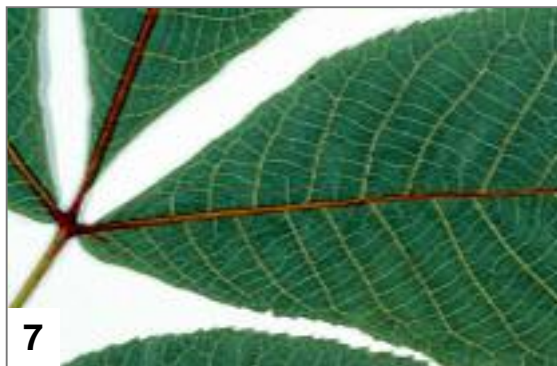
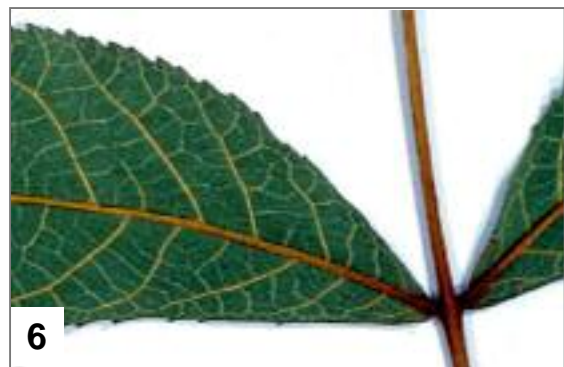
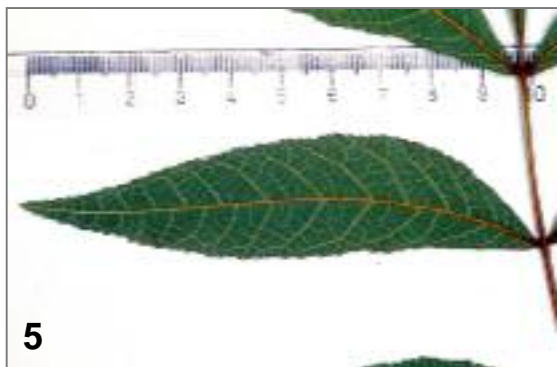
Abb. 7:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya cordiformis*. Die Fieder dient als Beispiel für eine stark asymmetrische Fiederbasis bei Merkmal Nr. 6.

Abb. 8:

Ausschnitt einer Fieder von *Alfaroa williamsii*. Die Fieder dient als Beispiel für die Ausbildung von Auriculae bei Merkmal Nr. 7. Der Pfeil weist auf die als Auriculae bezeichneten Auswüchse.

Tafel 2



Tafel 3

Abb. 1:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya illinoensis*. Die Fieder dient als Beispiel für eine lang auslaufende Fiederspitze bei Merkmal Nr. 8.

Abb. 2:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya ovata*. Die Fieder dient als Beispiel für eine aufgesetzte Fiederspitze bei Merkmal Nr. 8, und als Beispiel für eine spitz zulaufende Fiederspitze bei Merkmal Nr. 9.

Abb. 3:

Ausschnitt einer Fieder von *Juglans regia*. Die Fieder dient als Beispiel für eine fehlende Fiederspitze bei Merkmal Nr. 8, und für eine runde Fiederspitze bei Merkmal Nr. 9.

Abb. 4:

Ausschnitt einer Fieder von *Juglans regia*. Die Fieder dient als Beispiel für eine stumpfe Fiederspitze bei Merkmal Nr. 9.

Abb. 5:

Fieder von *Juglans cathayensis*. Hierbei handelt es sich um eine nur im apikalen Bereich der Lamina gesägten Fieder bei Merkmal Nr. 11. Der schwarze Pfeil weist auf den gesägten Fiederrand, der rote Pfeil weist auf den ungesägten Fiederrand.

Abb. 6:

Ausschnitt einer Fieder von *Pterocarya rhoifolia*. Die Fieder dient als Beispiel für einen regelmäßig gesägten Fiederrand bei Merkmal Nr. 12, und als Beispiel für einen einfach gezähnten Fiederrand bei Merkmal Nr. 13.

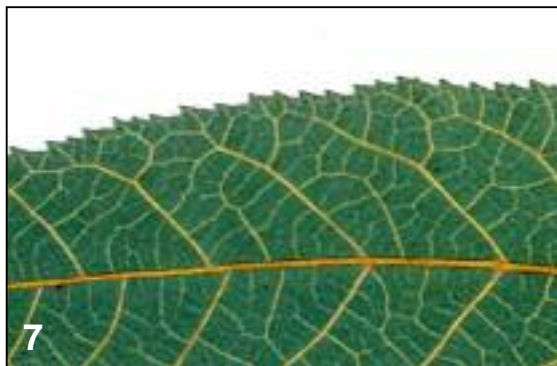
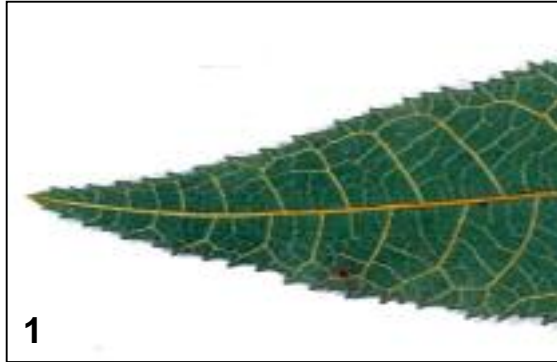
Abb. 7:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya illinoensis*. Die Fieder dient als Beispiel für einen unregelmäßig gesägten Fiederrand bei Merkmal Nr. 12.

Abb. 8:

Ausschnitt einer Fieder von *Platycarya strobilacea*. Die Fieder dient als Beispiel für einen zweifach gezähnten Fiederrand bei Merkmal Nr. 13.

Tafel 3



Tafel 4

Abb. 1:

Ausschnitt einer Fieder von *Juglans australis*. Die Fieder dient als Beispiel für stumpfe Fiederzähne bei Merkmal Nr. 14. Mazerationspräparat.

Abb. 2:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya illinoensis*. Die Fieder dient als Beispiel für spitze Fiederzähne bei Merkmal Nr. 14.

Abb. 3:

Ausschnitt einer Fieder von *Juglans ailanthifolia*. Die Fieder dient als Beispiel für anliegende Fiederzähne bei Merkmal Nr. 15, und als Beispiel für kleine Zähne mit deutlichem Zwischenraum bei Merkmal Nr. 18.

Abb. 4:

Ausschnitt einer Fieder von *Platycarya strobilacea*. Die Fieder dient als Beispiel für abstehende Fiederzähne bei Merkmal Nr. 15, und als Beispiel für gekerbte Zahnbuchten bei Merkmal Nr. 17.

Abb. 5:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya illinoensis*. Die Fieder dient als Beispiel für sichelförmig gebogene Fiederzähne bei Merkmal Nr. 16, und als Beispiel für rundliche Zahnbuchten bei Merkmal Nr. 17.

Abb. 6:

Fieder von *Carya illinoensis*. Die Fieder dient als Beispiel für kraspedodrome Nervatur bei Merkmal Nr. 19 (vgl. auch Tafel 5, Abb. 5). Mazerationspräparat.

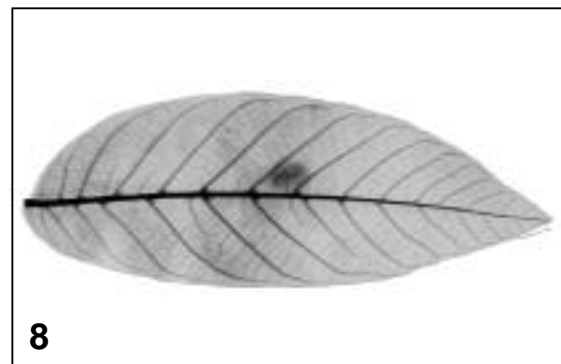
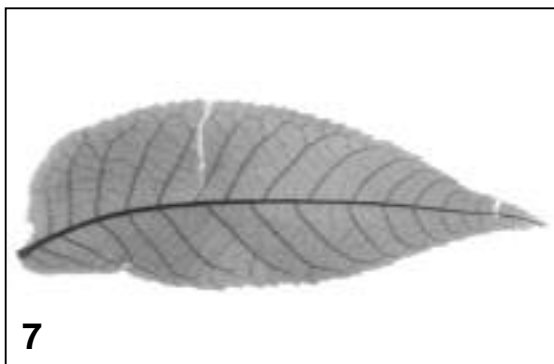
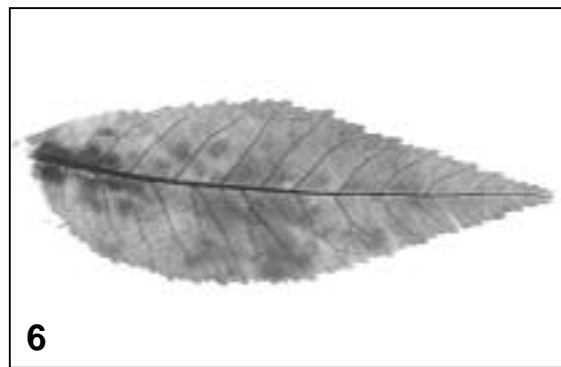
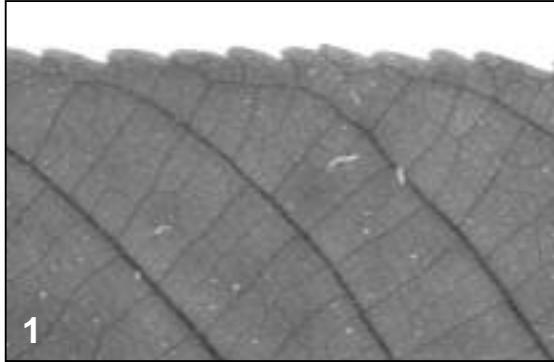
Abb. 7:

Fieder von *Carya cordiformis*. Die Fieder dient als Beispiel für semikraspedodrome Nervatur bei Merkmal Nr. 19. Mazerationspräparat.

Abb. 8:

Fieder von *Juglans regia*. Die Fieder dient als Beispiel für brochiodrome Nervatur bei Merkmal Nr. 19 (vgl. auch Tafel 5, Abb. 6). Mazerationspräparat.

Tafel 4



Tafel 5

Abb. 1:

Ausschnitt einer Fieder von *Alfaroa williamsii*. Die Fieder weist einen deutlichen Randnerv auf (Merkmal Nr. 21). Mazerationspräparat.

Abb. 2:

Ausschnitt einer Fieder von *Alfaroa williamsii*. Der Randnerv der Fieder verläuft deutlich kurz am Mittelnerve der Fieder bevor er abzweigt (Merkmal Nr. 23). Mazerationspräparat.

Abb. 3:

Fieder von *Carya glabra*. Die Fieder dient als Beispiel für gerade verlaufende Nerven zweiter Ordnung bei Merkmal Nr. 22. Mazerationspräparat.

Abb. 4:

Fieder von *Juglans nigra*. Die Fieder dient als Beispiel für zur Fiederspitze hin gebogene Nerven zweiter Ordnung bei Merkmal Nr. 22. Mazerationspräparat.

Abb. 5:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya illinoensis*. Die Nerven zweiter Ordnung enden randwärts offen in der Zähnelung (Merkmal Nr. 24). Mazerationspräparat.

Abb. 6:

Ausschnitt einer Fieder von *Juglans regia*. Die Nerven zweiter Ordnung sind randwärts geschlossen, sie enden am benachbarten Nerven zweiter Ordnung (Merkmal Nr. 24). Mazerationspräparat.

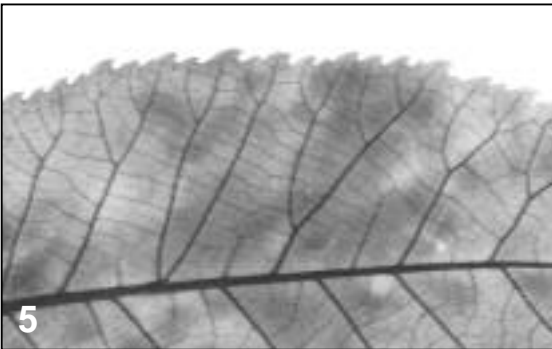
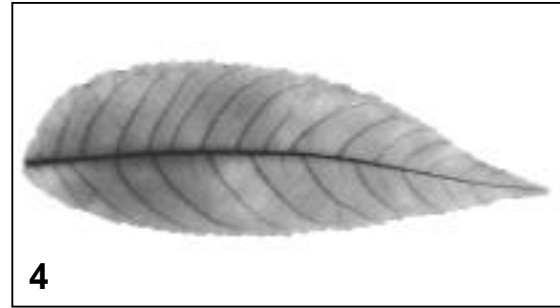
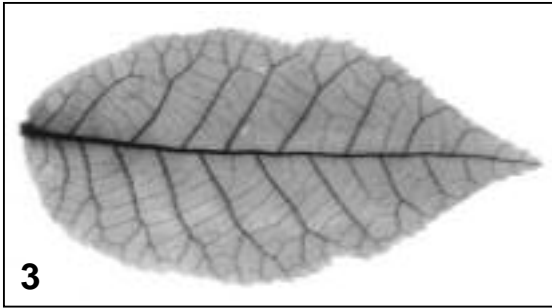
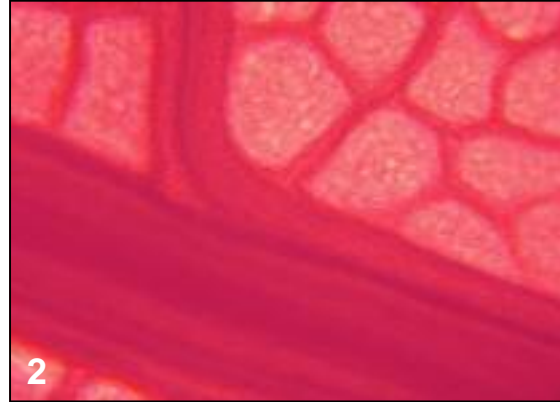
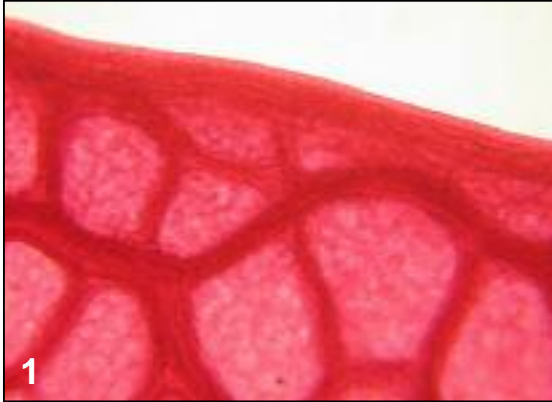
Abb. 7:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya poilanei*. Die Nerven am Fiederrand enden teilweise offen (Merkmal Nr. 25). Mazerationspräparat.

Abb. 8:

Ausschnitt einer Fieder von *Juglans jamaicensis*. Die Nerven am Fiederrand bilden ein geschlossenes Nervennetz aus (Merkmal Nr. 25). Mazerationspräparat.

Tafel 5



Tafel 6

Abb. 1:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya glabra*. Die Nerven dritter Ordnung sind mehr oder weniger senkrecht zu den Nerven zweiter Ordnung orientiert (Merkmal Nr. 26). Sie verbinden die jeweils benachbarten Nerven zweiter Ordnung miteinander (Merkmal Nr. 27). Mazerationspräparat.

Abb. 2:

Ausschnitt einer Fieder von *Oreomunnea mexicana*. Die Nerven dritter Ordnung verbinden die jeweils benachbarten Nerven zweiter Ordnung nicht, sie laufen in den Nerven höherer Ordnung aus (Merkmal Nr. 27). Mazerationspräparat.

Abb. 3:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya illinoensis*. Ein Nerv durchläuft den jeweiligen Fiederzahn median (Merkmal Nr. 28). Mazerationspräparat.

Abb. 4:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya ovata*. Ein Nerv durchläuft den jeweiligen Fiederzahn nicht median, sondern exzentrisch (Merkmal Nr. 28). In der Bucht der Fiederzähne laufen mehrere Nerven zusammen (Merkmal Nr. 31). Bei diesem Präparat erkennt man den für *Carya ovata* typischen Haarbüschel der Fiederzähne (Merkmal Nr. 58). Mazerationspräparat.

Abb. 5:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya poilanei*. Ein Nerv teilt sich und läuft sowohl in einen Fiederzahn als auch in eine Fiederzahnbucht aus (Merkmal Nr. 30). Mazerationspräparat.

Abb. 6:

Ausschnitt einer Fieder von *Alfaroa williamsii*. Die Interkostalfelder weisen keine Nervenenden auf (Merkmal Nr. 32). Mazerationspräparat.

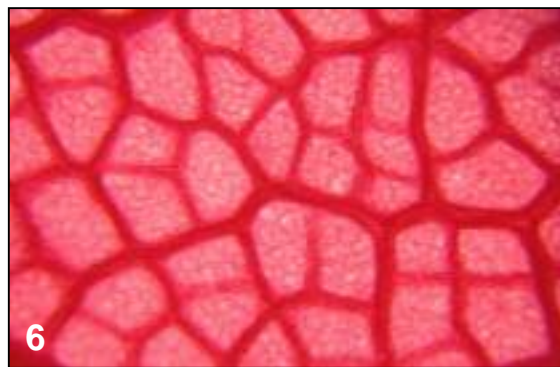
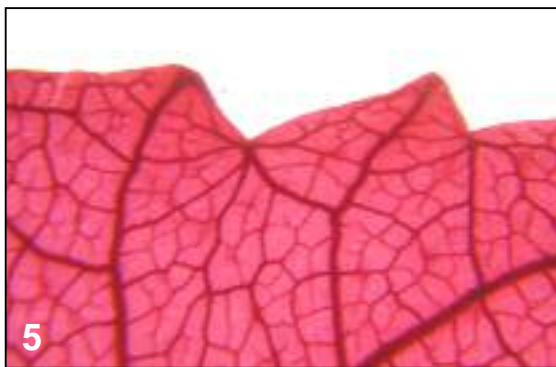
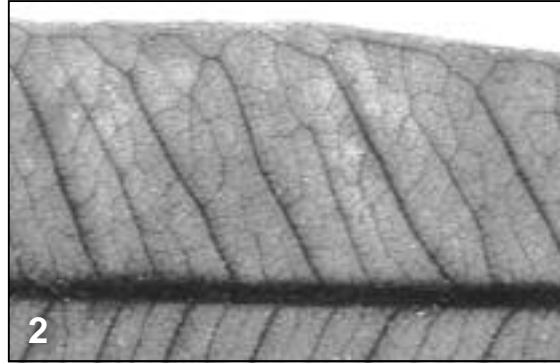
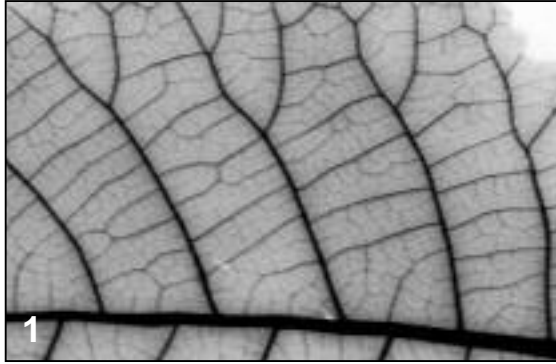
Abb. 7:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya aquatica*. Die Interkostalfelder weisen einfache, unverzweigte Nervenenden auf (Merkmal Nr. 32). Mazerationspräparat.

Abb. 8:

Ausschnitt einer Fieder von *Carya poilanei*. Die Interkostalfelder weisen einmal verzweigte Nerven auf (Merkmal Nr. 32). Mazerationspräparat.

Tafel 6



Tafel 7

Abb. 1:

Ausschnitt einer Fieder von *Juglans californica*. Die Interkostalfelder weisen zweifach verzweigte Nerven auf (Merkmal Nr. 32). Mazerationspräparat.

Abb. 2:

Ausschnitt einer Fieder von *Pterocarya fraxinifolia*. Die Interkostalfelder weisen dreifach verzweigte Nerven auf (Merkmal Nr. 32). Mazerationspräparat.

Abb. 3:

Unterseite einer Fieder von *Carya pallida*. Zwei Schildhaartypen unterscheiden sich deutlich in Form und Größe (Merkmale Nr. 33 und Nr. 34). REM-Aufnahme.

Abb. 4:

Unterseite einer Fieder von *Carya texana*. Ein Schildhaar-Schild ist kreisrund und ganzrandig. Zwei Schildhaar-Schilde haben eine unregelmäßige Form, ihr Rand ist gebuchtet (Merkmale Nr. 35 und Nr. 36). REM-Aufnahme.

Abb. 5:

Unterseite einer Fieder von *Engelhardia apoensis*. Der Rand der Schildhaar-Schilde ist unregelmäßig ausgefranst (Merkmal Nr. 36). REM-Aufnahme.

Abb. 6:

Unterseite einer Fieder von *Carya pallida*. Die Schildhaar-Schilde weisen eine kreuzförmige Form auf (Merkmal Nr. 37). REM-Aufnahme.

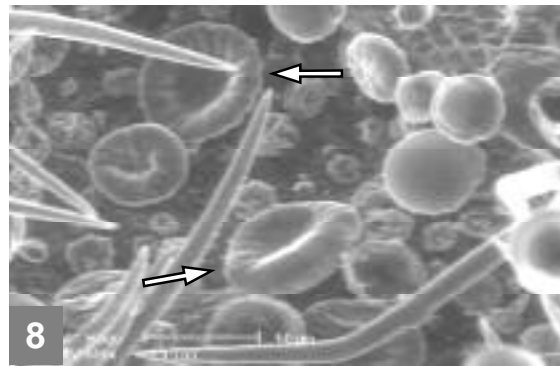
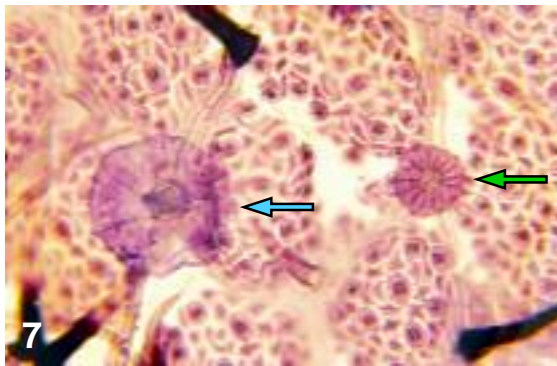
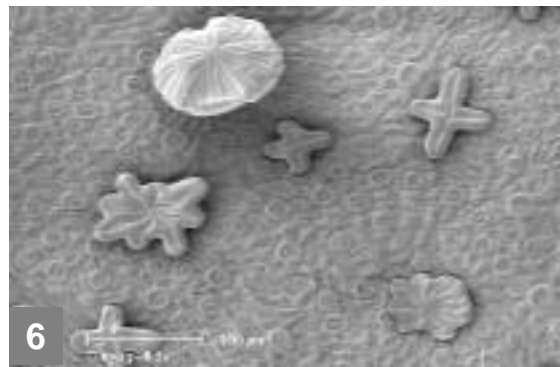
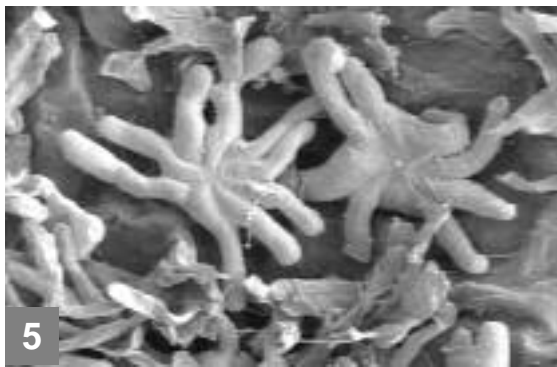
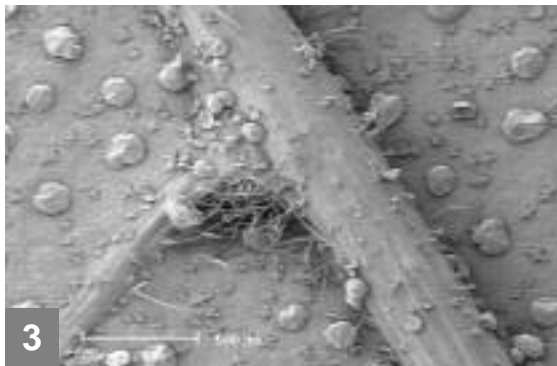
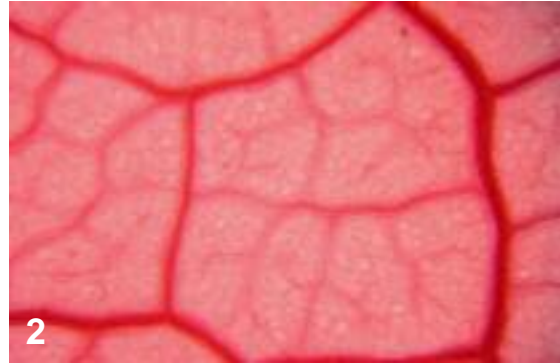
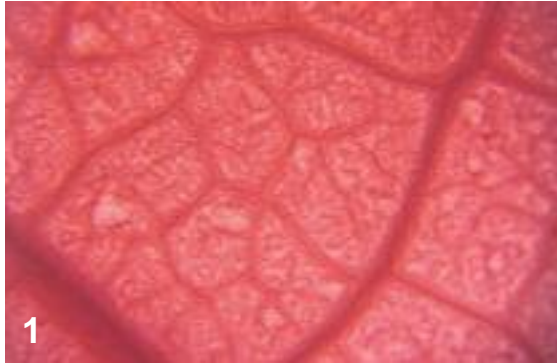
Abb. 7:

Unterseite einer Fieder von *Carya tomentosa*. Der kleinere Schildhaar-Schild ist mehrzellig (grüner Pfeil), der größere Schildhaar-Schild ist einzellig (blauer Pfeil) (Merkmale Nr. 34 und Nr. 38). Lichtmikroskopisches Präparat.

Abb. 8:

Unterseite einer Fieder von *Juglans ailanthifolia*. Die Schildhaar-Schilde weisen eine napfförmige Vertiefung auf (Pfeile) (Merkmal Nr. 39). REM-Aufnahme im ESEM-Modus.

Tafel 7



Tafel 8

Abb. 1:

Unterseite einer Fieder von *Juglans ailanthifolia*. Es sind einzellige (roter Pfeil), zweizellige (weiße Pfeile) und vierzellige (schwarzer Pfeil) Drüsenköpfchen erkennbar (Merkmal Nr. 42). REM-Aufnahme.

Abb. 2:

Unterseite einer Fieder von *Juglans cinerea*. Man erkennt das für die Gattung *Juglans* typische Drüsenhaar mit mehrzelligem Köpfchen (Merkmal Nr. 42). Lichtmikroskopisches Frischpräparat.

Abb. 3:

Unterseite einer Fieder von *Juglans ailanthifolia*. Man erkennt auf den Drüsenhaaren mit mehrzelligen Köpfchen (roter Pfeil) und verschieden langen Stielen (Merkmale Nr. 42 und Nr. 44) Sekrettröpfchen (schwarzer Pfeil). REM-Aufnahme im ESEM-Modus.

Abb. 4:

Unterseite einer Fieder von *Carya laciniosa*. Man erkennt solitäre und paarig gruppierte Haare (Merkmale Nr. 47 und Nr. 48). REM-Aufnahme.

Abb. 5:

Unterseite einer Fieder von *Juglans cathayensis*. Man erkennt paarig und büschelig gruppierte Haare (Merkmale Nr. 48 und 49). REM-Aufnahme.

Abb. 6:

Unterseite einer Fieder von *Pterocarya stenoptera*. In der Bildmitte ist ein Sternhaar erkennbar (Merkmal Nr. 50). REM-Aufnahme.

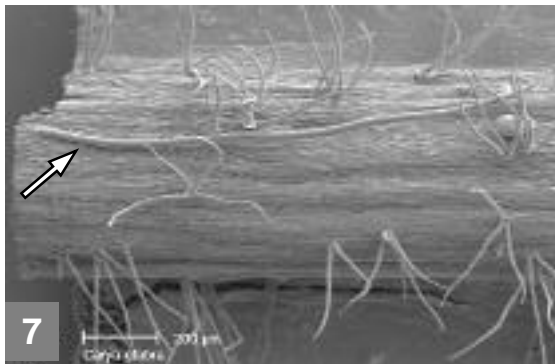
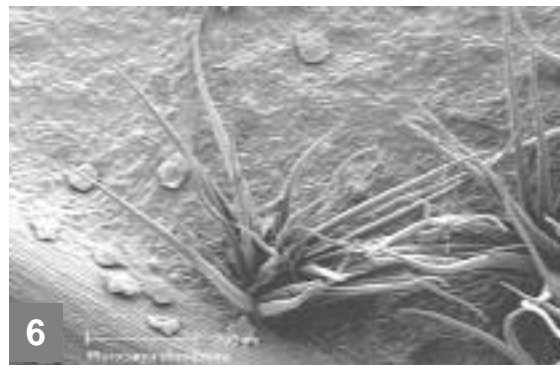
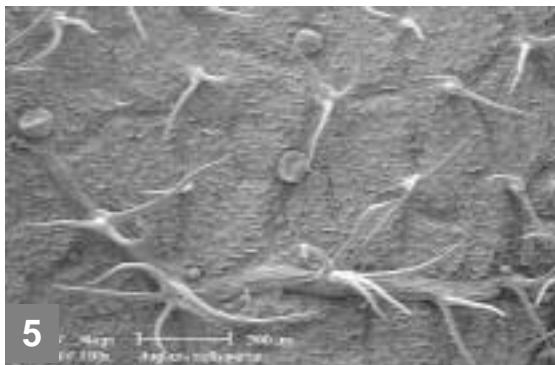
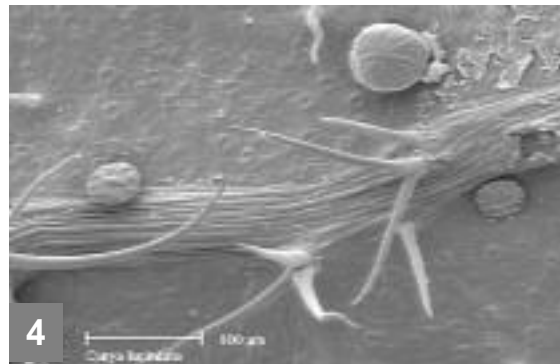
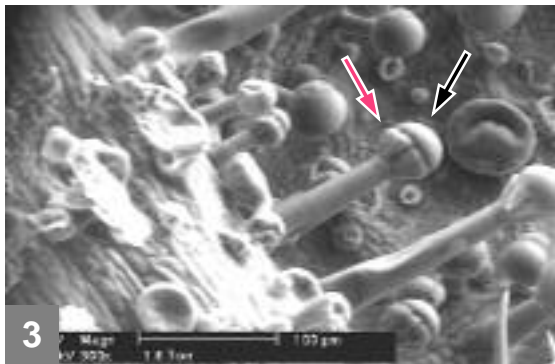
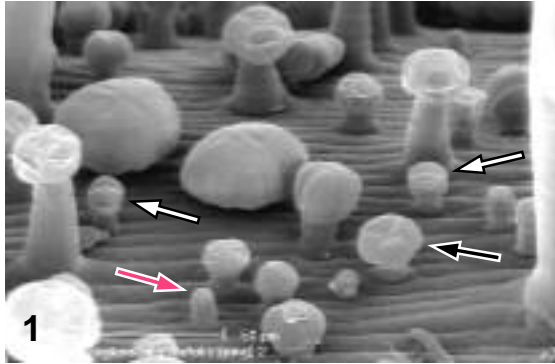
Abb. 7:

Unterseite einer Fieder von *Carya glabra*. Auf dem Nerv befindet sich ein solitäres Haar (Pfeil), das deutlich länger ist als die übrigen Haare (Merkmal Nr. 47). REM-Aufnahme.

Abb. 8:

Unterseite einer Fieder von *Juglans jamaicensis*. Das Domatium in der Achsel der Nerven ist tütenförmig ausgebildet (Merkmal Nr. 51). REM-Aufnahme.

Tafel 8



Tafel 9

Abb. 1:

Unterseite einer Fieder von *Carya ovata*. Auf dem Zähnchen des Fiederrandes sind die für diese Art typischen Haarbüschel zu erkennen (Merkmal Nr. 58). REM-Aufnahme.

Abb. 2:

Unterseite einer Fieder von *Cyclocarya paliurus*. Die Kutikula weist ein typisches Oberflächenmuster auf (Merkmal Nr. 59). REM-Aufnahme.

Abb. 3:

Unterseite einer Fieder von *Pterocarya stenoptera*. Die Kutikula weist nur im Bereich der Stomata ein typisches Oberflächenmuster auf (Merkmal Nr. 60). REM-Aufnahme.

Abb. 4:

Unterseite einer Fieder von *Carya cordiformis*. Die antiklinen Zellwände der Epidermis sind gerade (Merkmal Nr. 61). Lichtmikroskopisches Präparat.

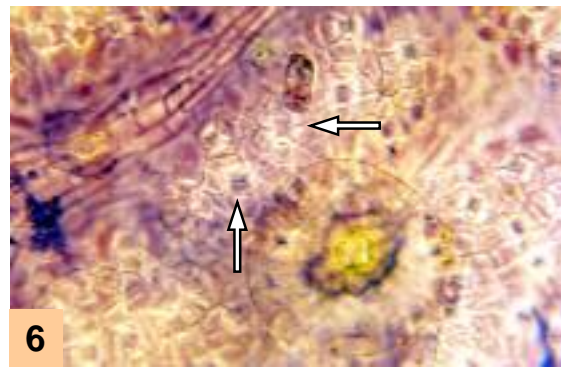
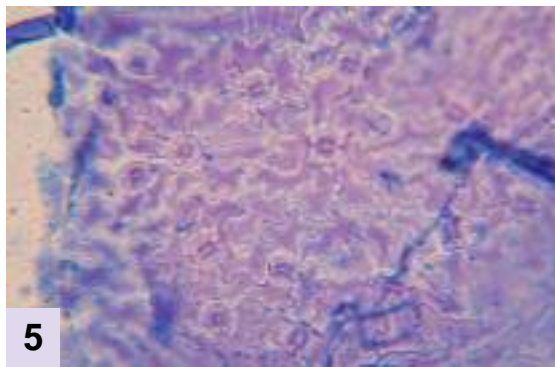
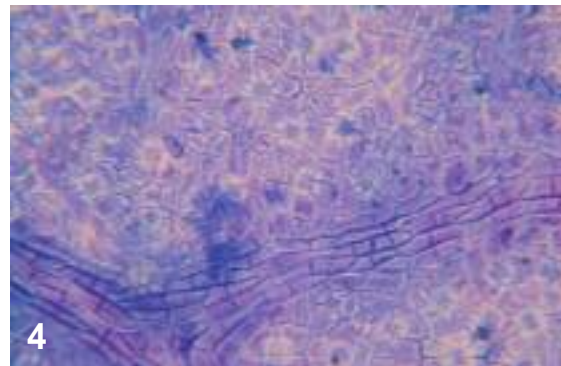
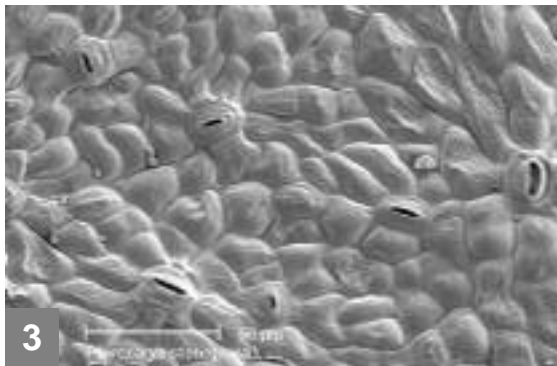
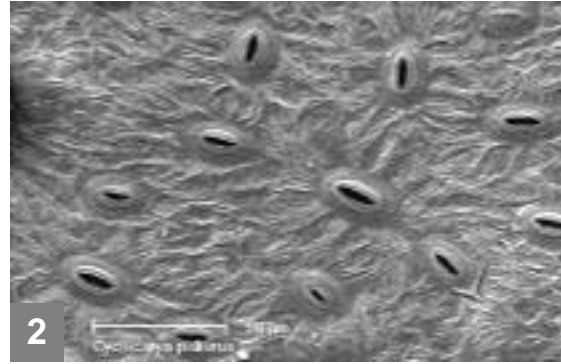
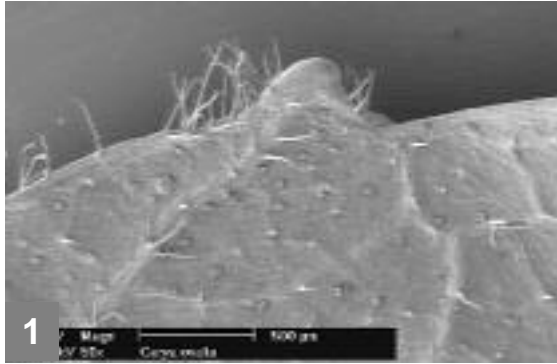
Abb. 5:

Unterseite einer Fieder von *Carya ovata*. Die antiklinen Zellwände der Epidermis undulieren (Merkmal Nr 61). Lichtmikroskopisches Präparat.

Abb. 6:

Unterseite einer Fieder von *Carya cordiformis*. Die Epidermis weist anomozytische Stomata auf (Merkmal Nr. 62). Lichtmikroskopisches Präparat.

Tafel 9



Tafel 10

Abb. 1:

Unterseite einer Fieder von *Engelhardia rigida*. Es sind zwei verschieden große Schildhaar-Typen erkennbar. Der kleinere Schildhaar-Typ ist im Durchmesser etwa halb so groß wie der größere Schildhaar-Typ. REM-Aufnahme.

Abb. 2:

Vergößerter Ausschnitt aus Abb. 1. Der kleinere Schildhaar-Typ ist mehr oder weniger ganzrandig bis leicht gekerbt. REM-Aufnahme.

Abb. 3:

Unterseite einer Fieder von *Engelhardia serrata*. Es sind ebenfalls zwei Schildhaar-Typen erkennbar. Der kleinere Schildhaar-Typ (Pfeile) ist deutlich größer als der von *Engelhardia rigida*. REM-Aufnahme.

Abb. 4:

Vergößerter Ausschnitt aus Abb. 3. Der kleinere Schildhaar-Typ weist einen unregelmäßigen, ausgefranzten Rand auf (Pfeil). REM-Aufnahme.

Abb. 5:

Unterseite der Fieder einer Engelhardia-Jungpflanze. Es sind zwei verschieden große Schildhaar-Typen erkennbar. Der kleinere Schildhaar-Typ ist etwa halb so groß wie der größere Schildhaar-Typ. REM-Aufnahme.

Abb. 6:

Vergößerter Ausschnitt aus Abb. 5. Der kleinere Schildhaar-Typ ist mehr oder weniger ganzrandig bis leicht gekerbt. In Größe und Form ähnelt er dem kleineren Schildhaar-Typ von *Engelhardia rigida*, und nicht dem von *Engelhardia serrata*. REM-Aufnahme.

Abb. 7:

Zeichnung aus NAGEL 1914. Laut NAGEL handelt es sich hierbei um ein Schildhaar mit kleinem Schild und langgestrecktem Stiel von *Juglans mollis*. REM-Aufnahme.

Abb. 8:

Unterseite einer Fieder von *Juglans ailanthifolia*. Das Drüsenköpfchen des langgestielten Drüsenhaars ist vertrocknet und dadurch abgeflacht. Tatsächlich erscheint es dadurch schildförmig.

Abb. 9:

Unterseite einer Fieder von *Juglans ailanthifolia*. In dieser Abbildung erkennt man die Stadien der eintrocknenden Drüsenhaarköpfchen. Links im Bild sind die Köpfchenzellen noch turgeszent, rechts im Bild sind sie ebenso wie das Sekrettröpfchen bereits eingefallen.

Tafel 10

