

Ann. Naturhistor. Mus. Wien	75	111–119	Wien, Oktober 1971
-----------------------------	----	---------	--------------------

Cytotaxonomische Untersuchungen zur Gattungsstruktur von *Crassula*

Von H. MERXMÜLLER, H. Chr. FRIEDRICH und J. GRAU ¹⁾

(Mit 2 Textabbildungen)

Manuskript eingelangt am 2. Februar 1971

Die Gattung *Crassula* stellt mit etwa 300 Arten das zweitgrößte Genus der Crassulaceen dar; mit ihrem südafrikanischen Verbreitungszentrum bildet sie das südhemisphärische Pendant zu der im wesentlichen nordhemisphärisch verbreiteten, artenreichsten Gattung *Sedum*. Obwohl eine Reihe von Arten seit langer Zeit geschätzte Objekte gärtnerischer Kultur darstellt, läßt die Kenntnis ihrer Taxonomie noch viel zu wünschen übrig; seit SCHÖNLANDS „Materials“, die von BERGER fast unverändert für seine Darstellung der Gattung in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ übernommen wurden, sind kaum mehr wesentliche neue Einsichten gewonnen worden. Cytologische Daten, wie sie bereits 1936 von BALDWIN und später in mehreren Arbeiten von UHL beige-steuert wurden, leiden daran, daß sie fast ausschließlich an Gartenmaterial oft fragwürdiger Bestimmung ermittelt wurden und daß zudem Besonderheiten des Chromosomenbaus die sichere Zählung erschweren. So ergaben sie ein ziemlich wirres Bild von Diploiden und Polyploiden auf den Basen $x = 7$ und $x = 8$; selbst die Frage nach der primären Basiszahl wurde von den Autoren kontrovers beantwortet, wobei diese Antworten nicht auf karyologischen Fakten, sondern auf phylogenetischen Spekulationen über die mutmaßlich primitive oder abgeleitete Stellung der sogenannten Tillaeoideen beruhen.

In Anbetracht dieser unbefriedigenden Situation suchten wir in den letzten zehn Jahren ein möglichst umfangreiches Sortiment heranzuziehen, wobei auf Wildmaterial besonderer Wert gelegt wurde (— der erste Autor gedenkt dabei in herzlicher Freundschaft der mit dem Jubilar gemeinsam verbrachten Sammelwochen im Kapland 1963; gleichzeitig danken wir den Herren GIESS, HALL, HERRE, IHLENFELDT, MARNIER-LAPOSTOLLE und RAUH für ihre stete Hilfe). Der zweite Autor befaßte sich mit taxonomischen Studien, deren erste Ergebnisse in mehreren Publikationen in den „Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München“ und in der zusammenfassenden Bearbeitung der südwestafrikanischen Sippen im „Prodromus einer Flora von Südwestafrika“ niedergelegt sind, und suchte vor allem auch die Typen, soweit sie zur Ver-

¹⁾ Botanische Staatssammlung, Menzinger Straße 67, München 19.

fügung gestellt werden konnten, aufzuklären. Der dritte Autor endlich führte gemeinsam mit unseren Schülern EDERER und SIMON die karyologischen Untersuchungen durch, die vorläufig in zwei unveröffentlichten Zulassungsarbeiten festgehalten sind; die Veröffentlichung der Einzelzählungen und ihre kritische Diskussion wird an anderer Stelle erfolgen.

In diesem Artikel wollen wir uns mit drei Fragen allgemeineren Charakters befassen, deren Klärung uns vordringlich erscheint. Als erstes dreht es sich um die Frage der Zahlenstetigkeit innerhalb der einzelnen Artengruppen, die bei positiver Beantwortung umgekehrt Aussagen über die Homogenität solcher Taxa erlauben sollte. Zum zweiten soll versucht werden, das Problem der primären Basiszahl auf karyologischer Ebene anzugehen und dadurch sicherere Grundlagen für die Beurteilung der evolutionären Abfolge in dieser Gattung zu schaffen. Im dritten Abschnitt wollen wir, darauf gegründet, ein Schema der Verwandtschaftsverhältnisse entwickeln, das (in bewußt provisorischer Form und ohne taxonomisch-nomenklatorische Konsequenzen) unseren heutigen Auffassungen am nächsten kommt.

Artengruppen und Chromosomenzahlen

In der folgenden Aufzählung halten wir uns zunächst der Übersichtlichkeit halber im wesentlichen an die BERGERSche Anordnung, jedoch ohne formelle Einteilung in Series und unter Ausklammerung der Sektionsnamen *Tillaeoideae*, *Stellatae* und *Campanulatae*, sowie mit gewissen, uns notwendig erscheinenden Umstellungen einzelner Arten (diese sind durch ein dem Namen vorgesetztes Sternchen gekennzeichnet). Die angegebenen Zahlen bringen ausschließlich unsere eigenen Zählungen.

Helophytum-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 6x$)

(Incl. *Vaillantii*- und *Aphylla*-Gruppe): *C. aphylla* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 16$); *C. moschata* FORSTER ($2n = 32$); *C. natans* THUNB. ($2n = 32$); *C. granvikii* MILDBR. ($2n = 48$); *C. vaillantii* (WILLD.) ROTH ($2n = 32$).

Filicaulis-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 8x$)

(Incl. *Umbellata*-Gruppe): **C. albicaulis* HARVEY ($2n = 32$); **C. brachyphylla* ADAMSON ($2n = 32$); **C. decumbens* THUNB. ($2n = 64$); *C. pyrifolia* COMPTON ($2n = 16$); *C. lambertiana* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 48$); *C. maritima* SCHÖNL. ($2n = 16$); *C. numaisensis* FRIEDR. ($2n = 16$); **C. sylvatica* LICHTENST. ($2n = 32$); **C. woodii* SCHÖNL. ($2n = 16$).

Glomerata-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 6x$)

C. glomerata L. ($2n = 48$); *C. minutiflora* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 16$); *C. tenuipedicellata* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 16$); *C. zeyherana* SCHÖNL. ($2n = 16$).

Lycopodioides-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 16x$)

(Incl. *Muscosa*-Gruppe; *Tillaea* s. str.): *C. campestris* (ECKLON & ZEYHER) ENDL. ($2n = 16$); *C. lycopodioides* LAM., s. lat., var. div. ($2n = 16, 32, 48, 64, 96$); *C. parvula* (ECKLON & ZEYHER) ENDL. ($2n = 96$); *C. pharnaceoides* (HOCHST. ex STEUDEL) FISCHER & C. A. MEYER ($2n = 16$); *C. schimperii* C. A. MEYER ($2n = 48$, ca. 128); *C. tillaea* LESTER-GARL. ($2n = 16, 32, 64$); *C. transvaalensis* O. KUNTZE ($2n = 48$).

Corallina-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 6x$)

C. corallina THUNB. ($2n = 16, 48$); **C. deltoidea* THUNB. ($2n = 16$).

Pellucida-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 4x$)

C. alsinoides (HOOKER fil.) ENGLER ($2n = 16$); *C. lineolata* AITON ($2n = 16$); *C. marginalis* AITON ($2n = 16$); *C. aff. dregei* (HARVEY) ($2n = 32$).

Spatulata-Gruppe: $x = 7$ ($8x - 20x$)

C. sarmentosa HARVEY ($2n = 56$); *C. spatulata* THUNB. ($2n = 140$).

Arborescens-Gruppe: $x = 7$ ($4x - 8x$)

C. arborescens (MILLER) WILLD. ($2n = 28, 56$); *C. argentea* THUNB. ($2n = 42, 56$); **C. lactea* AITON ($2n = 42$).

Tuberosae: $x = 8$ ($2x - 4x$)

C. flabellifolia HARVEY ($2n = 16$); *C. capensis* (L.) BAILL. ($2n = 32$).

Acutifolia-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 6x$)

C. acutifolia LAM. s. lat., var. div. ($2n = 16, 32$); *C. connivens* SCHÖNL. ($2n = 16$); *C. tetragona* L. ($2n = 48$).

Perforata-Gruppe: $x = 7$ ($2x - 4x$)

C. brevifolia HARVEY ($2n = 14$); *C. commutata* FRIEDR. ($2n = 14$); *C. conjuncta* N. E. BR. ($2n = 14$); *C. fusca* HERRE ($2n = 14$); *C. macowaniana* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 14, 28$); *C. marnierana* HUBER & JACOBSEN ($2n = 14$); *C. montis-draconis* DINTER ($2n = 14$); *C. nealeana* V. HIGGINS ($2n = 14$); *C. perforata* LAM. ($2n = 14$); *C. perfossa* LAM. ($2n = 14$); *C. rupestris* THUNB. ($2n = 28$); **C. sladenii* SCHÖNL. ($2n = 14$).

Harveyi-Gruppe: $x = 8$ ($2x - 8x$)

C. ericoides HAW. ($2n = 16$); *C. harveyi* BRITTEN & BAKER fil., var. div. ($2n = 48, 64$); *C. parvisepala* SCHÖNL. ($2n = 48$); *C. punctulata* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 16$); *C. sarcocaulis* ECKLON & ZEYHER ($2n = 16$).

Cymosa-Gruppe: $x = 7$ ($2x$)

(Incl. *Scabra*-Gruppe): *C. albiflora* SIMS ($2n = 14$); *C. dejecta* JACQ. ($2n = 14$); *C. squamulosa* WILLD. ($2n = 14$).

Perfoliata-Gruppe: $x = 7$ ($2x$)

C. falcata WENDL. ($2n = 14$); *C. perfoliata* L. ($2n = 14$).

Vaginata-Gruppe: $x = 7$ ($2x$)

C. acinaciformis SCHINZ ($2n = 14$); *C. mannii* HOOKER fil. ($2n = 14$); *C. wilmsii* DIELS ($2n = 14$).

Rosularis-Gruppe: $x = 7$ ($2x$)

(Incl. *Quadrangularis*-Gruppe): *C. orbicularis* L. ($2n = 14$); *C. rosularis* HAW. ($2n = 14$).

Turrita-Gruppe: $x = 7$ ($2x - 4x$)

C. engleri SCHÖNL. ($2n = 14$); *C. aff. nodulosa* SCHÖNL. ($2n = 28$).

Exilis-Gruppe: $x = 7$ ($2x - 4x$)

C. ausensis P. C. HUTCH. ($2n = 14$); *C. exilis* HARVEY ($2n = 14$); *C. karasana* FRIEDR. ($2n = 28$); *C. littlewoodii* FRIEDR. ($2n = 28$).

Arta-Gruppe: $x = 7$ ($2x - 8x$)

C. arta SCHÖNL. ($2n = 14$); *C. bakeri* SCHÖNL. ($2n = 42$); *C. cornuta* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 14$); *C. deceptor* SCHÖNL. ($2n = 14$); *C. densa* N. E. BR. ($2n = 28$); *C. grisea* SCHÖNL. ($2n = 56$); *C. humilis* N. E. BR. ($2n = 14$); *C. namibensis* FRIEDR. ($2n = 28$); *C. plegmatoides* FRIEDR. ($2n = 56$).

Argyrophylla-Gruppe: $x = 7$ ($2x - 4x$)

C. argyrophylla DIELS ($2n = 14$); **C. hottentotta* MARL. & SCHÖNL. ($2n = 14$); **C. klinghardtensis* SCHÖNL. ($2n = 14$); *C. pachystemon* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 28$); **C. sericea* SCHÖNL. ($2n = 14$); *C. susannae* RAUH & FRIEDR. ($2n = 14$); **C. tecta* THUNB. ($2n = 14$); *C. velutina* FRIEDR. ($2n = 14$).

Sect. Sphaeritis: $x = 7$ ($2x - 6x$)

C. clavifolia HARVEY ($2n = 28$); *C. comptonii* HUTCH. ($2n = 14$); *C. cultriformis* FRIEDR. ($2n = 28$); *C. interrupta* E. MEYER ex HARVEY ($2n = 14$); *C. logoniana* COMPTON ($2n = 28$); *C. namaquensis* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 28$); *C. scalaris* SCHÖNL. & BAKER fil. ($2n = 14$); *C. subaphylla* (ECKLON & ZEYHER) HARVEY ($2n = 42$).

Sect. Globulea: $x = 7$ ($2x - 6x$)

C. cephalophora THUNB. ($2n = 28$); *C. cotyledonis* THUNB. ($2n = 14$); *C. dewinteri* FRIEDR. ($2n = 28$); *C. erosula* N. E. BR. ($2n = 28$); *C. fragilis* SCHÖNL. non BAKER fil. ($2n = 14$); *C. herrei* FRIEDR. ($2n = 42$); *C. obvallata* L. ($2n = 28$); *C. radicans* (HAW.) D. DIETR. ($2n = 28$).

Sect. Pyramidella: $x = 7$ ($2x - 4x$)

C. columnaris THUNB., var. div. ($2n = 14, 28$); *C. mesembryanthemopsis* DINTER ($2n = 14$); *C. pyramidalis* THUNB., var. div. ($2n = 14, 28$); *C. quadrangula* (ECKLON & ZEYHER) ENDL. ($2n = 14$); *C. teres* MARL. ($2n = 14$).

Mit dieser Zusammenstellung läßt sich unsere erste Frage eindeutig positiv beantworten: Soweit bisher unsere eigenen Zählungen reichen, erwiesen sich alle Artengruppen auf jeweils nur einer der beiden Basiszahlen aufgebaut (eine mögliche Ausnahme bildet die *Helophytum*-Gruppe, wo einige Zählungen anderer Autoren auf das zusätzliche Auftreten von $x = 7$ hinweisen könnten). Damit dürfte zunächst einmal die Chromosomenzahl in geeigneten Fällen ein willkommenes Indiz für die Zugehörigkeit oder Nichtzugehörigkeit einzelner Arten zu bestimmten Gruppen bilden. Die auffallende Häufung der Basiszahl 8 in den in dieser Aufstellung „vorne“ eingereihten Gruppen und ihr völliges Fehlen in den „späteren“ dürfte aber dafür sprechen, daß der Wechsel der Basiszahl höchstens einige wenige Male eingetreten ist, daß ihm also prinzipiellere systematische Bedeutung zuzumessen ist. Für alle weiteren taxonomischen Überlegungen ist daher eine Klärung der primären Basiszahl unumgänglich.

Die primäre Basiszahl

Den Ausgangspunkt unserer Überlegungen bildet hier ein spezielles Chromosomenpaar, das wir (von der *Arborescens*- und *Spatulata*-Gruppe abgesehen) bei allen gut untersuchbaren Platten mit der Basis $x = 7$ auffinden konnten;

bei polyploiden Formen zeigte sich, soweit dies jeweils feststellbar war, dieser Chromosomentyp entsprechend vermehrt. Es handelt sich um dizentrische Chromosomen, die an Größe die übrigen, monozentrischen, übertreffen. Die beiden Einschnitte können zur Mitte des Chromosoms symmetrisch liegen, die gleichlangen distalen Abschnitte sind dann etwas länger als der mediane; seltener sind die distalen Schenkel ungleich lang. In schroffem Gegensatz zu diesem konstanten Auftreten bei den siebenchromosomigen Arten konnte ein solcher dizentrischer Typ bei keiner einzigen achtchromosomigen festgestellt werden; bei ihnen zeichnen sich sämtliche Chromosomen durch ein einziges, gut sichtbares Zentromer aus (Abb. 1).



Abb. 1. Metaphasen aus Wurzelspitzen, Bruchstellen gestrichelt. *C. teres*, $2n = 14$,
C. marginalis, $2n = 16$.

Eine weitere Eigenart dieser dizentrischen Chromosomen liegt darin, daß sie auch bei noch so schonender Behandlung dazu neigen, an einer der beiden Einschnürungen abzubrechen, so daß dann bei oberflächlicher Musterung 15 oder 16 Chromosomen im diploiden Satz vorzuliegen scheinen (auf dieses Phänomen sind die eingangs erwähnten Schwierigkeiten der Zählung zurückzuführen). Bei unseren Untersuchungen konnte jedoch in allen derartigen Fällen an anderen, unversehrt gebliebenen Sätzen die Zahl $2n = 14$ gesichert werden; zudem ist bei den gebrochenen Chromosomen das Fragment kleiner als die anderen, ohne Zäsur, und daher nicht allzuschwer zu erkennen und zu unterscheiden. Bei den monozentrischen Chromosomen dieser 7er-Sätze wurde niemals ein Bruch gefunden. — Hingegen waren bei den ausschließlich monozentrischen Chromosomen der 8er-Serie ebenfalls Bruchstücke zu finden, jedoch nie mehr als zwei im diploiden Satz. Möglicherweise handelt es sich auch hier immer um dasselbe, spezielle Chromosomenpaar, das diese Bruchtendenz besitzt, jedoch konnte dies wegen der geringen morphologischen Differenzierung nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Es ist hier nicht der Platz, die Literatur über Chromosomenbrüche und über dizentrische Chromosomen zu diskutieren; es sei lediglich auswahlweise auf BAYER, HENEEN und LINNERT sowie auf die Besprechung bei RIEGER verwiesen. In Übereinstimmung mit diesen Arbeiten scheinen uns unsere Befunde, nämlich die Bruchtendenz bestimmter Chromosomen sowohl im 8er- wie im 7er-Satz und das nahezu konstante Auftreten eines dizentrischen Chromosoms im 7er-Genom, nur eine Deutung wahrscheinlich zu machen: daß das dizentrische Chromosom aus dem zum Bruch tendierenden Chromosom des 8er-Satzes und einem zweiten entstanden ist. Ob es sich dabei um die Verschmelzung zweier heterobrachialer Chromosomen (vgl. LINNERT) oder um eine auf Translokationen beruhende „zentrische Fusion“ mit Ausfall inerter Reste (vgl. RIEGER) handelt, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls spricht karyologisch alles dafür, daß die primäre Grundzahl $x = 8$ ist, daß die Gruppen mit $x = 7$ als (möglicherweise in mehreren Linien) abgeleitet betrachtet werden müssen und daß demnach der Genom-Evolution absteigende Dysploidie zugrunde liegt.

Überlegungen zur Gattungsstruktur

Innerhalb der Gattung lassen sich vier, in ihren wesentlichen Merkmalen relativ einheitliche Hauptgruppen erkennen, die — ohne einer späteren taxonomischen Bearbeitung vorzugreifen — wahrscheinlich als Untergattungen betrachtet werden können (Abb. 2).

Die erste dieser Hauptgruppen umfaßt die bisherigen Sektionen *Stellatae* und *Tuberosae* sowie einige Artengruppen der sogenannten *Tillaeoideae*. In ihr ist der *Filicaulis*-Gruppe besondere Bedeutung beizumessen, da die hierzu gehörigen ausdauernden Sippen, z. B. die tropisch-ostafrikanische *Crassula volkensis* und verwandte Arten, einen recht ursprünglichen Typ verkörpern und in ihnen der Ausgangspunkt für die evolutionäre Entwicklung der gesamten Gattung gesucht werden kann. Die niedrige Entwicklungsstufe dieses Formenkreises kommt besonders in den noch wenig differenzierten Blütenständen und den sternförmig geöffneten Blüten zum Ausdruck. Die hierher gehörigen sehr kurzlebigen annuellen Sippen haben bereits innerhalb der Gruppe als abgeleitet zu gelten. Mit zunehmender Differenzierung der Blütenstände leiten sich von der *Filicaulis*-Gruppe die *Pellucida*- und *Cordata*-Gruppe ab; von beiden ausgehend schreitet die Entwicklung zu den *Tuberosae* fort. Eine Parallelentwicklung stellt sicher die monotypische *Peplodes*-Gruppe (bisher *Galpinii*-Gruppe) dar. Sind die bisher genannten Formenkreise noch durch die Basiszahl 8 gekennzeichnet, so findet während der Entwicklung zur *Arborescens*- und *Spatulata*-Gruppe eine Verminderung der Basiszahl auf 7 statt. Beiden Gruppen kommt demnach innerhalb der ersten Hauptgruppe eine abgeleitete Stellung zu. Ein weiterer Entwicklungszweig führt, wiederum von der *Filicaulis*-Gruppe ausgehend, wohl unter Vermittlung von *bergioides*-ähnlichen Formen und unter Abzweigung einer zur *Glomerata*-Gruppe führenden Linie zur zweiten Hauptgruppe.

In ihr sind die *Muscosa*- und *Lycopodioides*-Gruppe, d. h. Arten der LINNÉschen Gattung *Tillaea* s. str. vereinigt. Die hierher gehörigen Sippen zeichnen sich alle durch einen mehr oder weniger lycopodioiden Habitus, axil-

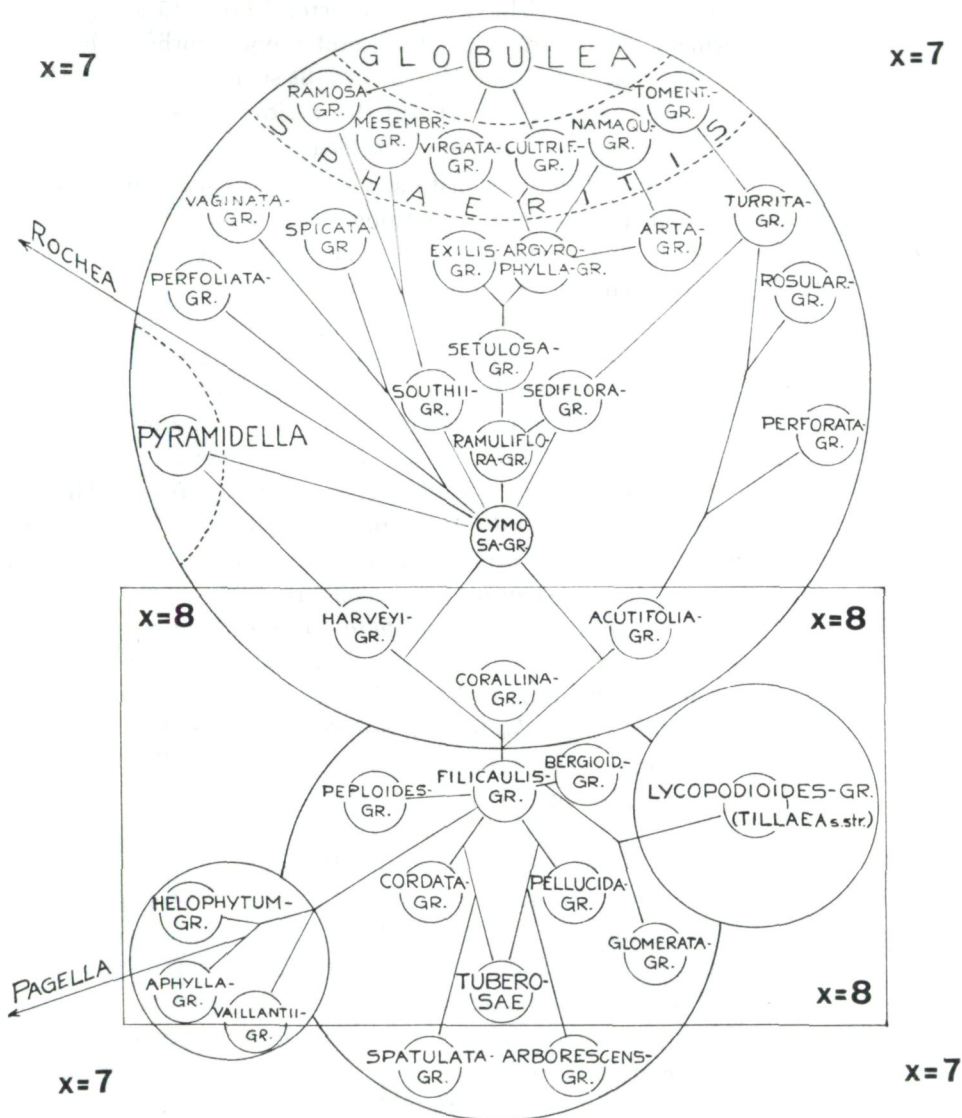


Abb. 2. Schema der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung *Crassula*.

läre, wenigblütige, sitzende Zymen, sehr kleine Blüten und stets 2-samige Karpelle aus. Die Gruppe umfaßt strauchige, ausdauernde und sehr kurzlebige annuelle Sippen, wobei die letzteren durch eine weltweite Verbreitung auffallen. Die bei ihnen im Bereich der Blüte auftretenden Reduktionen deuten

darauf hin, daß diese annuellen Sippen ebenfalls stark abgeleitet sind. Alle Gruppen dieses Zweiges besitzen noch die Basiszahl 8.

Eine dritte Hauptgruppe umfaßt die ausschließlich hygrophytischen Sippen der z. T. weltweit verbreiteten *Helophytum*-Gruppe. Sie alle sind durch stets vierzählige Blüten und das Fehlen differenzierter Blütenstände gekennzeichnet. Dieser Formenkreis, bei dem die Basiszahl 8 noch vorherrscht, eine Reduktion auf $x = 7$ aber nicht auszuschließen ist, läßt sich unter Vermittlung von *brachyphylla*-ähnlichen Formen direkt auf die *Filicaulis*-Gruppe zurückführen. Wahrscheinlich ist hier die Gattung *Pagella* ($x = 7$) anzuschließen.

Die vierte, umfang- und formenreichste sowie ausschließlich südafrikanische Hauptgruppe bilden die bisherigen Sektionen *Campanulatae*, *Sphaeritis*, *Globulea* und *Pyramidella*. Sie reicht mit ihren Wurzeln noch in den Bereich der durch die Basiszahl 8 charakterisierten Formenkreise hinein. Von besonderer Bedeutung dürfte hierbei die *Corallina*-Gruppe sein, die ein wichtiges Bindeglied zwischen der *Filicaulis*-Gruppe und den zur vierten Hauptgruppe führenden Entwicklungslinien darstellt. Hier ist einerseits der Anschluß eines über die *Acutifolia*-Gruppe ($x = 8$) unter Reduktion auf $x = 7$ zur *Perforata*-, *Rosularis*- und *Turrita*-Gruppe führenden Zweiges zu suchen. Andererseits kann auch die ebenfalls noch durch $x = 8$ gekennzeichnete *Harveyi*-Gruppe in der Nähe der *Filicaulis*- und *Corallina*-Gruppe angeschlossen werden. Für die weitere, nun im Bereich von $x = 7$ verlaufende progressive Entwicklung der Hauptgruppe ist die *Cymosa*-Gruppe von besonderer Bedeutung. Sie weist einerseits nach unten Beziehungen zur *Acutifolia*- und *Harveyi*-Gruppe auf, andererseits haben in ihrer Nähe weitere Entwicklungszweige ihren Ausgang genommen. Davon führt einer zur *Perfoliata*-, *Vaginata*- und *Spicata*-Gruppe, ein anderer zur *Ramuliflora*-, *Setulosa*- und *Sediflora*-Gruppe. Von den drei letztgenannten muß die *Setulosa*-Gruppe als Ausgangspunkt für die Weiterentwicklung zur *Argyrophylla*-Gruppe betrachtet werden; von dieser wiederum haben sich die *Exilis*- und *Arta*-Gruppe abgespalten.

Die bisher genannten Formenkreise dieser Hauptgruppe besitzen alle glocken- oder becherförmige Korollen mit meist länglichen, aufrechten, oben mehr oder weniger nach außen gebogenen Petalen, die unter ihrer Spitze einen noch wenig entwickelten Mucro tragen. Eine höhere Entwicklungsstufe stellt diesbezüglich die Sektion *Sphaeritis* dar; hier sind die aufrechten, meist geigenförmigen, an der Spitze verdickten Petalen zu einer oben nur wenig geöffneten, urnen- oder krugförmigen Korolle zusammengeneigt. Die Ausbildung dieser charakteristischen Blütenform ist sicher an mehreren Stellen erfolgt, so daß für diese Sektion eine polyphyletische Entstehung angenommen werden muß. So ist der Ursprung der *Ramosa*-Gruppe in der Nähe der *Cymosa*-Gruppe und der monotypischen *Southii*-Gruppe zu suchen; die *Mesembryanthoides* (*Trachysantha*)-, *Virgata*- und *Cultriformis*-Gruppe dürften sich von der *Argyrophylla*- und *Exilis*-Gruppe ähnlichen Vorfahren ableiten; die *Namaquensis*-Gruppe weist deutliche Beziehungen zur *Arta*-Gruppe auf und die *Tomentosa*-Gruppe stellt eine Weiterentwicklung der *Turrita*-Gruppe dar. Unter Beibehaltung der

Kronenform, aber starker Vergrößerung des Mucro zu einem kugelförmigen, die Spitze des Kronblattes überragenden Anhängsel geht schließlich aus der Sektion *Sphaeritis* die höher entwickelte Sektion *Globulea* hervor.

Die durch sitzende kopfige Infloreszenzen, relativ große, „langröhrige“ Blüten und an der Spitze löffelförmig ausgebildete Petalen gekennzeichnete Sektion *Pyramidella* stellt eine Sonderentwicklung innerhalb der vierten Hauptgruppe dar; ihr Ursprung ist wahrscheinlich in der Nähe der *Harveyi*- und *Cymosa*-Gruppe zu suchen. In diesem Zusammenhang kann auch noch auf die von *Crassula* nur schlecht getrennte Gattung *Rochea* verwiesen werden. Sie weist ebenfalls die Basiszahl 7 auf und stellt wahrscheinlich eine Parallelentwicklung zur Sektion *Pyramidella* mit gleichem Ursprung dar.

Zusammenfassung

Chromosomenzählungen an einem umfangreichen, vielfach aus Wildherkünften bestehenden *Crassula*-Sortiment gesicherter Bestimmung zeigen, daß die Artengruppen („Series“) einheitlich und homogen auf jeweils nur einer der bekannten Basen $x = 7$ oder $x = 8$ aufgebaut sind. Besonderheiten des Karyotyps, wie das Auftreten eines dizentrischen Chromosoms und die Bruch-tendenz bestimmter Chromosomen, machen $x = 8$ als primäre Basiszahl wahrscheinlich. Aufgrund dieser Ergebnisse und entsprechender morphologischer Befunde wird ein, sicher noch provisorisches, Schema zur Gattungsstruktur entworfen.

Literatur

- BALDWIN, I. T. Jr. (1936): Chromosome numbers in *Crassula*. Journ. Genetics **33**, 455—463.
 — (1939): Certain cytophyletic relations of the Crassulaceae. Chron. Bot. **415**—417.
 BAYER, A. (1963): Observations on dicentrics in living cells. Chromosoma **14**, 18—30.
 BERGER, A. (1930): Crassulaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien, **18a**, 352—483.
 EDERER, W. (1967): Cytologische Untersuchungen in der Perforata-Gruppe der Gattung *Crassula* L. Zulassungsarbeit.
 HENEEN, W. K. (1963): Extensive chromosome breakage occurring spontaneously in a certain individual of *Elymus farctus* (= *Agropyron junceum*). Hereditas **49**, 1—32.
 LINNERT, G. (1961): Cytologische Untersuchungen an Arten und Artbastarden von *Aquilegia*. I. Struktur und Polymorphismus der Nucleolenchromosomen, Quadri-valente und B-Chromosomen, Chromosoma **12**, 449—459.
 QUIMBY, M. W. (1939): The floral morphology of the Crassulaceae. Thesis. Cornell Univ.
 RIEGER, R. (1963): Die Genommutationen. VEB Gustav Fischer Verlag Jena.
 SCHÖNLAND, S. (1929): Materials for a critical revision of Crassulaceae (The South African species of the genus *Crassula* L.). Trans Roy. Soc. South Africa **17**, 151—293.
 SIMON, Th. (1966): Cytotaxonomische Untersuchungen an der Gattung *Crassula* L. Zulassungsarbeit.
 UHL, C. H. (1961): Some cytotaxonomic problems in the Crassulaceae. Evolution **15**, 375—383.
 — (1948): Cytotaxonomic studies in the subfamilies Crassuloideae, Kalanchoideae and Cotyledonoideae of the Crassulaceae. Amer. Journ. Bot. **695**—706.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien](#)

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Merxmüller Hermann, Grau Jürke, Friedrich Chr.

Artikel/Article: [Cytotaxonomische Untersuchungen zur Gattungsstruktur von Crassula. 111-119](#)