

Mitt. Bot. München 18	p. 359 - 378	15.12.1982	ISSN 0006-8179
-----------------------	--------------	------------	----------------

## NEUE ASPEKTE ZUR EVOLUTION UND GLIEDERUNG DER GATTUNG *ASTRAGALUS* L.\*

VON

D. PODLECH

Die Gattung *Astragalus* L. gehört nach TAUBERT (1891) innerhalb der Familie der Fabaceae zur großen Tribus der Galegeae Benth. & Hooker, jedoch sind nur Vertreter der Subtriben Coluteinae und Astragalinae zu ihren engeren Verwandten zu zählen. HUTCHINSON (1964) hat alle bei TAUBERT unterschiedenen Subtriben der Galegeae in den Rang von Triben erhoben und darüber hinaus eine Reihe weiterer Triben beschrieben, ein Vorgehen das jüngst von POLHILL wohl zu Recht wieder rückgängig gemacht worden ist. Zumindest was die für unsere Fragestellung relevanten Triben Coluteae und Astragaleae angeht, ist eine Trennung der beiden auf Grund unserer Untersuchungen nicht durchführbar. Das zeigen den unvoreingenommenen Benutzer schon der Schlüssel und die Tribus-Beschreibungen bei HUTCHINSON, die sich zum Teil widersprechen und keine klare Trennung ermöglichen. Außerdem enthalten beide auch Gruppen nicht nahe verwandter Gattungen, die untereinander weniger nahe verwandt sind als mit Gattungen der anderen Triben. Vielmehr gehen die verwandtschaftlichen Beziehungen quer über die Tribus-Grenzen. So sind die nächsten Verwandten des *Astragalus*-Komplexes, der bei HUTCHINSON aus den Gattungen *Astragalus*, *Oxytropis*, *Sewersowia*, *Didymopelta* und *Biserrula* besteht, ganz sicher in den Gattungen *Lessertia*, *Swainsonia* und *Sphaerophysa* zu suchen, die alle drei bei HUTCHINSON in der Tribus der Coluteae geführt werden. Die für die drei Gattungen charakteristischen, unter der Narbe gebärteten Griffel finden sich nämlich auch bei zahlreichen *Astragalus*-Arten. Demgegenüber nimmt innerhalb der *Astragaleae* die Gattung *Caragana* Lam. mit ihren sich spiralg abdrehenden

\* Erweiterte Fassung eines Vortrages gehalten am 15.6.1981 anlässlich des Goldenen Doktorjubiläums von Prof. Dr. K. H. RECHINGER im Botanischen Institut der Universität Wien.

Fruchtklappen eine Sonderstellung ein, die BORISSOVA (1964) sogar veranlaßt hat, eine eigene Tribus der Caraganeae Boriss. für sie aufzustellen. Schließlich sind auch die durch an der Spitze zusammenfließende Antherenfächer ausgezeichneten Gattungen *Glycyrrhiza* L. und *Cassaronia* Griseb. sicher nicht näher mit dem *Astragalus*-Komplex verwandt. Die beiden genannten Triben müssen also konsequenterweise miteinander vereinigt werden, was auch von POLHILL in POLHILL & RAVEN durchgeführt ist, eventuell unter Ausschluß von *Caragana* und *Glycyrrhiza*.

Eine von einer Studentengruppe am Institut für Systematische Botanik München durchgeführte Merkmalsanalyse zeigte, daß die beiden Gattungen *Lessertia* DC. (Südafrika) und *Suaissonia* Salisb. (Australien) wohl nur durch die Geographie, nicht aber durch Differentialmerkmale getrennt sind. Dies hat auch schon TAUBERT erkannt, wenn er schreibt: "Die Gattung ('*Suaissonia*') steht der capensischen *Lessertia* DC. so nahe, daß ein späterer Bearbeiter sie wahrscheinlich mit ihr vereinigen wird". Der spätere Bearbeiter steht noch immer aus. In diesen beiden südhemisphärischen Gattungen haben wir die nächsten Verwandten des *Astragalus*-Komplexes zu sehen, die beide eine Reihe ursprünglicher Merkmale bewahrt haben, die innerhalb der Gattung *Astragalus* nur bei wenigen, ursprünglichen Sektionen zu finden sind, so z.B. vielblütige, axilläre Trauben und unilokuläre Früchte. Die mittelasiatische Gattung *Sphaerophysa* DC., deren Art *S. salsa* (Pallas) DC. zunächst unter *Phaseolus* beschrieben wurde, später aber auch zu *Suaissonia* gestellt wurde (TAUBERT) und die auch heute noch immer wieder mit *Astragalus*-Arten, vornehmlich aus der ursprünglichen Sektion *Chlorostachys* verwechselt wird, kann als Bindeglied zwischen den beiden Komplexen aufgefasst werden.

Während in Verlauf der Evolution der nach Süden abgewanderte *Lessertia*-Komplex seine relativ ursprüngliche Struktur weitgehend beibehielt, unterlag der die nördliche Hemisphäre besiedelnde *Astragalus*-Komplex weitreichenden evolutionären Prozessen, die zu einer Aufteilung in mehrere Gattungen, zu einer großen Artenfülle und zu einer großen morphologischen und ökologischen Diversität führten.

Ein besonderes Problem bilden hierbei die sogenannten neuweltlichen *Astragali*. Schon früher war erkannt worden, daß altweltliche und neuweltliche Vertreter der Gattung *Astragalus* sehr verschiedenen Formenkreisen angehören und daß eine Homologisierung etwa der Sektionen nicht möglich ist. So hat TAUBERT in der letzten zusammenfassenden Darstellung der Gattung einfach die altweltlichen und neuweltlichen Sektionen hintereinander aufgezählt. Eine Ausnahme hiervon machen lediglich einige wenige *Astragalus*-Arten, die zweifellos ohne altweltlichen Formenkreis zuzuordnen sind und die wohl relativ spät über Landbrücken des Nordkontinents nach Amerika gelangt sind (vergl. BARNESBY 1964). Neuere Daten zeigen tat-

sichtlich, daß neuweltliche und altweltliche *Astragalii* zumindest in cytologischen Bereich scharf geschieden sind. Während die neuweltlichen Arten die Chromosomengrundzahlen  $x = 11, 12, 13, 14, 15$  aufweisen (BARNEYBY, FEDOROV, SPELLENBERG), besitzen die altweltlichen Arten die Chromosomengrundzahl  $x = 8$ , die auch für viele Gattungen der Galegeae im weiteren Sinne, insbesondere aber für die Gattungen *Oxytropis*, *Lessertia* und *Swainsonia* charakteristisch ist (FEDOROV).

Es wird angenommen (SPELLENBERG), daß diese Gruppe von *Astragalus* bereits früh in Tertiär nach Amerika gelangt ist und hier eine völlig eigenständige Evolution durchgemacht hat. Die verschiedenen Chromosomengrundzahlen können dabei als dispoloide Reihe ausgehend von Tetraploiden oder Hypotetraploiden basierend auf der Grundzahl  $x = 8$  angesehen werden. Es scheint mir möglich und wahrscheinlich zu sein, daß die Abspaltung der neuweltlichen *Astragalii* früher erfolgte als etwa die Herausbildung der Gattung *Oxytropis*. Die naheliegende Konsequenz wäre es, die etwa 500 neuweltlichen *Astragalus*-Arten in eine eigene, wohl nicht näher mit *Astragalus* im engeren Sinne verwandte Gattung zu stellen. Dem stellen sich aber erhebliche praktische Schwierigkeiten in den Weg. Sowohl die neuweltlichen als auch in ganz besonderer Weise die altweltlichen Formenkreise der Gattung *Astragalus* haben seit dem Tertiär eine geradezu explosionsartige Entwicklung durchgemacht, die nicht nur zu einer Unzahl heute unterscheidbarer Arten, sondern auch zu einer enormen Vielfalt im morphologischen Bereich geführt hat. Gegenüber den viel kleineren und morphologisch relativ einförmigen verwandten Gattungen ist *Astragalus* daher nur negativ zu charakterisieren. Es gibt keine durchgreifenden Merkmale oder gar Merkmalskomplexe, die alle *Astragalus*-Arten von den Arten anderer Gattungen trennen würden. Alles was nicht den gespitzen Kiel von *Oxytropis* oder die entsprechenden Merkmalskombinationen der anderen Gattungen besitzt, gehört zu *Astragalus*. Trotz dieser negativen Charakterisierung scheinen zumindest die altweltlichen *Astragalii* monophyletischen Ursprungs zu sein, wofür im weiteren Verlauf dieser Arbeit noch Hinweise gegeben werden. Leider lassen sich nun bei einer solchen negativen Charakterisierung zur Zeit keine Merkmale finden, die eine sichere Trennung der altweltlichen und neuweltlichen *Astragalii* erlauben würden. Es fehlt also ein von den Praktikern mit Recht gefordertes Schlüsselmerkmal. Trotz der Unmöglichkeit, auf Grund morphologischer Merkmale zwei Gattungen zu unterscheiden, muß festgehalten werden, daß die neuweltlichen Arten mit den abweichenden Chromosomenzahlen eine völlig unabhängige Evolution durchgemacht haben und deshalb mit den altweltlichen Arten nicht näher verwandt sind. In diesem Zusammenhang ist es zumindest interessant, daß Arten mit verdornen Blattrhachißen, wie sie in vielen Sektionen der Alten Welt wie auch bei *Oxytropis* so häufig auftreten, in Amerika völlig zu fehlen

scheinen. Auch das Phänomen des zur Fruchtzeit stark vergrößerten und aufgeblasenen Kelches, das in vielen Formkreisen der Alten Welt weit verbreitet ist, findet sich nach BARNEBY nur bei einer einzigen amerikanischen Art (*A. cocalycis* Jones). Auch andere Merkmalskomplexe, etwa der Frucht oder vor allem des Induments, scheinen eine andere Entwicklung durchgemacht zu haben.

#### Das BUNGE'sche System der Gattung *Astragalus*

Seit etwa 10 Jahren beschäftigt sich meine Arbeitsgruppe mit der Gattung *Astragalus*. Dabei wurden und werden nicht nur Revisionen ausgewählter Gruppen durchgeführt, sondern es wurden auch vergleichende Merkmalsanalysen innerhalb der ganzen Gattung durchgeführt. Die Ergebnisse der Untersuchungen, die sich bisher ausschließlich auf altweltliche Arten beziehen, gestatten es uns heute, sich modellhaft ein Bild von der Entwicklung und Gliederung dieser Riesergattung zu machen. Bevor jedoch auf die einzelnen Merkmalskomplexe und ihre Bedeutung für die Evolution und Gliederung der Gattung eingegangen wird, soll quasi als Ausgangsbasis für die weiteren Erörterungen das heute noch in allen einschlägigen Werken und Floren, wenn auch zuweilen mit kleinen Abwandlungen, verwendete System der Gattung vorgestellt werden. Dieses System geht zurück auf BUNGE (1868/69), der in seiner Revision der altweltlichen *Astragalus* 964 Arten in 105 Sektionen unterschied, die er auf acht Untergattungen verteilte. Es sind dies *Pogonophaca*, *Phaca*, *Hypoglottis*, *Calycophaca*, *Tragacantha*, *Ceroidothrix* und *Calycoacystis*. Diesen fügte BOISSIER (1872) die Untergattung *Epiglottis* (als subseries) und BUNGE (1880) *Caprinus* hinzu. BAKER (1876) beschrieb darüberhinaus noch *Frichostylis* und *Podolotus*, wobei erstere von allen späteren Autoren bei *Pogonophaca* untergebracht wurde und letztere heute als eigene Gattung *Podolotus* Royle (Syn.: *Kerstenia* Rech. f.) geführt wird; außerdem erhob er die von BUNGE (1868/69) in der Untergattung *Phaca* eingereihten Sektionen *Myobroma* und *Aegacantha* in den Rang von Untergattungen, ein Vorgehen, dem keiner der späteren Autoren folgte. Es ist dies nur nomenklatorisch insofern von Belang, als dadurch die von BUNGE (1880) aufgestellte Untergattung *Caprinus* illegitim ist, da dieselbe die beiden von BAKER vier Jahre früher beschriebenen Untergattungen einschließt. Schließlich stellte BORISSOVA (1961) noch die Untergattung *Carpophaca* auf mit der einzigen monotypischen Sektion *Leptophaca*. Da mir bislang von deren einziger Art keinerlei Material vorlag, kann ich mich zum Wert dieser Untergattung nicht äußern. Von diesen zahlreichen Untergattungen wurden in der Folgezeit meist nur die von BUNGE aufgestellten sowie *Epiglottis* anerkannt.

Wie aus dem folgenden Bestimmungsschlüssel bei BUNGE (1868), der hier durch die Untergattung *Epiglottis* ergänzt ist, hervorgeht, werden zur Charakterisierung im wesentlichen nur wenige Merkmale verwendet, nämlich Lebensdauer, Art der Behaarung und Form des Fruchtkelches.

Subgenerum conspectus (BUNGE 1868)

1. *Stigma* barbatum ..... Subgenus: *Pogonophloe*  
- " nudum. 2.
2. *Herbae* annuae, vel rarius biennes, monocarpicae. 2a.  
- " perennes, suffruticosae vel fruticosae. 3.
- 2a. *Pube* simplici basi fixa vestiti ..... *Trimenisus*  
- " bicuspidata medio fixa vestiti ..... *Epiglottis*
3. *Pube* simplici basi fixa vestiti. 4.  
3. " bicuspidata medio fixa vestiti. 7.
4. *Calyx* campanulatus tubulosus vel inflatus basi gibbus  
vel obtusus. 5.  
- " turbinatus, basi mucronata exacte sessilis (folia  
paripinnata petioli spinosi) ..... *Trapaentha*
5. *Corolla* decidua, petala a staminum vagina libera, calyx  
peracta anthesi immutatus. 6.  
- " persistens, petala interiora unguibus fila-  
mentorum vaginae plus minus alte adhaerentia,  
calyx plerumque deinde auctus vesicarius  
..... *Calyceophya*
6. *Flores* distincte pedicellati laxo racemosi, vel axillares  
subsolitarii, vel subradicales ..... *Phasea*  
- " sessiles dense capitati ..... *Hypoglottis*
7. *Calyx* campanulatus vel tubulosus peracta anthesi immu-  
tatus ..... *Cercidothrix*  
- " vel jam sub anthesi vel tunc demum turgidus vel  
vesicarius ..... *Calyceocystis*

Fast alle diese Untergattungen sind künstlich und stellen keine monophyletischen Verwandtschaftsgruppen dar. So ist die Ableitung zur Einjährigkeit an vielen Stellen unabhängig voneinander erfolgt, die Untergattungen *Phasea* und *Hypoglottis*, die bei BUNGE noch getrennt erscheinen, sind durch zahlreiche neu beschriebene Arten und Sektionen miteinander verbunden, wobei die erst durch GONTSCHAROV (1946) beschriebene Sektion *Frachycarpus* eine ausgesprochene Übergangsposition einnimmt. ALI (1958, 1961) hat bereits die Konsequenz daraus gezogen und *Phasea*, *Hypoglottis* und *Trimenisus* in einer einzigen Untergattung vereinigt, die er korrekt Untergattung *Astragalus* nennt. Schließlich konnten wir zeigen (PODLECH & FELIX 1974), daß auch die

Untergattungen *Pogonophaca* und *Caprinus* durch keinerlei durchgreifende Merkmale charakterisiert sind und darum nicht aufrecht erhalten werden können.

Es soll nun in Folgenden noch die Wertigkeit der auf Indument und Fruchtkelchgestaltung beruhenden Untergattungen *Cercidothrix*, *Calycoophysa* und *Calycooeytis* untersucht werden.

## Das Indument

BUNGE (1869) war der Erste, der die Bedeutung der verschiedenen in der Gattung *Astragalus* auftretenden Haartypen für die Gliederung der Gattung erkannte und konsequent (mit Ausnahme der behaartgriffeligen und annuellen Arten) die basifix behaarten von den medifix behaarten Arten trennte. Bis in die heutige Zeit gilt die Trennung in die beiden verschieden behaarten Gruppen innerhalb der Gattung als durchgreifend und durch keinerlei Übergänge verbunden. Offensichtlich haben die beiden verschieden behaarten Großgruppen in der Alten Welt eine voneinander unabhängige Entwicklung durchgemacht, wobei die medifix behaarte Gruppe im Allgemeinen eine stärkere Ableitung und Fixierung vieler ihrer Sektionen erfahren hat als die basifix behaarte Gruppe. Dabei ist es interessant, daß bei dieser Zweigliederung alle völlig kahlen Arten der Gruppe mit basifixen Haaren zugeordnet wurden und werden, eine bisher unwidersprochene, aber keineswegs selbstverständliche Zuordnung. Offen blieb aber bisher immer, an welchem Punkt sich die beiden Entwicklungslinien getrennt haben, da Übergänge im Behaarungstyp nicht bekannt waren. Bei den neuweltlichen Arten von *Astragalus* hat sich eine solche scharfe Trennung während der Evolution nicht ergeben, so daß wir hier zahlreiche Arten und Gruppen haben, die beide Haartypen, oft gemischt aufweisen (siehe BARNEY).

Erst durch neueste Arbeiten und Untersuchungen unserer Arbeitsgruppe (KAMM 1975, OSTERRIEDER 1975, PODLECH 1975 u. WENNINGER 1977 und unveröffentlichte Ergebnisse) konnte gezeigt werden, daß auch bei altweltlichen Arten das Indument einer Pflanze an den verschiedenen Pflanzenteilen eine beträchtliche Variabilität zeigt. Man kann so jede Art durch ein Haarspektrum charakterisieren, das in stark abgeleiteten und fixierten Sektionen bei verschiedenen Arten ähnlich oder gar gleich ist, in ursprünglichen und wenig fixierten Sektionen dagegen eine außergewöhnliche Variabilität zeigt.

Der Grundhaartyp innerhalb der Gattung ist sicher ein basal angeheftetes, + langes, englumiges, spitzes, an der Oberfläche fein warziges Haar. Dieser Haartyp in oft sehr unterschiedlicher Länge ist charakteristisch für die meisten als ursprünglich anzusehenden Sektionen der alten Untergattung *Phaca*, aber auch für viele *Hypoglottis*-, *Caprixis*- und *Selysophyssa*-Arten. Abgeleitet erscheinen weiltumige, stumpfe, glatte Haare (z.B. § *Acanthophaca*), davon ableitbare kurze eiförmige Blasenhaare (§ *Chronopus*), sowie alle medifixen Haartypen. Die letzteren sind nun, wie unsere Untersuchungen zeigen, nahezu lückenlos mit basal angehefteten Haartypen verbunden. Die Reihe verläuft von basal angeheftet - sub-basal schräg angeheftet - sublateral angeheftet - asymmetrisch medifix zu symmetrisch medifix. (Abb. 1)

Bei allen unseren Untersuchungen konnten wir immer wieder eine interessante Feststellung machen. Immer dann, wenn stärker abweichende und abgeleitete Haartypen an einer Pflanze auftreten, finden sich dieselben stets zunächst im unteren Teil des Stengels, dann auch im oberen Teil des Stengels und an den Blättern und erst ganz zum Schluß im Infloreszenzbereich. Das konservativste Organ in dieser Hinsicht ist in allen Fällen der Kelch und hier vor allem die Kelchröhne. Beispiele hierfür finden sich etwa in der Sektion *Chronopus* (OTT 1978) und *Acanthophaca* (DEML 1971, siehe auch Abb. 2).

Bei den medifix behaarten *Astragalus* ist die Vielfalt der Haartypen an einer Pflanze oft erheblich größer als bei den basifix behaarten Gruppen. Das hat seinen Grund in der größeren Ausgestaltungsmöglichkeit medifixen Haare. Auch hier gilt jedoch, daß die stärksten abgeleiteten und fixierten, nämlich die symmetrisch medifixen Haartypen immer am Stengel und an den Blättern auftreten, während asymmetrisch medifixe Haare und sublateral angeheftete Haare in der Regel im Infloreszenzbereich und an der Frucht auftreten. Die aufsehenerregendste Entdeckung hierbei ist wohl die, daß alle bisher untersuchten medifix behaarten Arten am Kelch und hier vor allem an den Kelchspitzen noch echt basal angeheftete Haare besitzen, zuweilen finden sich solche auch noch an der Frucht. Dies läßt wohl den eindeutigen Schluß zu, daß erstens die medifix behaarte Großgruppe der Gattung *Astragalus* sich aus basifix behaarten Ausgangsgruppen herleitet und daß sie zumindest im Haartyp als stärker abgeleitet anzusehen ist, und zweitens, daß die Entwicklung des medifixen Induments an der Stengelbasis begann, dann auf den oberen Stengelteil und die Blätter Übergriff und erst sehr spät auch auf die Frucht und die Infloreszenz überging, wobei es offenbar bis heute nicht gelungen ist, die ursprünglichen, basifixen Haaren ganz zu verdrängen. Zur Verdeutlichung des bisher gesagten und als Beispiele für die interessanten Haarspektren sei auf die Abbildungen 4-7 verwiesen.

In einer früheren Veröffentlichung (PODLECH 1975 a) wurde auf die Bedeutung der Sektion *Caraganelia* Bunge für die Evolution der Gattung *Astragalus* aufmerksam gemacht, da bei einer Art dieser Sektion (*A. reshadianus* Podlech) am Kelch auch basifixe Haare auftreten. Nach dem oben Gesagten kann es aber keinen Zweifel unterliegen, daß es sich hierbei um eine, wenn auch sehr altertümliche Sektion der medifix behaarten Evolutionslinie handelt, die sich wahrscheinlich schon sehr früh abgezweigt und isoliert hat. Dafür sprechen einige Merkmale, die sie mit relativ ursprünglichen Vertretern der basifix behaarten Evolutionslinie gemeinsam hat, z.B. Fruchtbau und der unter der Narbe pinselförmig behaarte Griffel. Es handelt sich um die einzige medifix behaarte Sektion mit diesem Griffeltyp, der bei ursprünglichen, basifix behaarten Sektionen relativ häufig auftritt. BUNGE (1968/69) hat die Sektion *Caraganelia* konsequenterweise auch in seiner Untergattung *Pogonophloe* geführt. Ähnliches gilt für die bei PODLECH (1975 a) angeführte annuelle Sektion *Suercas*, die bei BUNGE unter *Trimeniscus* geführt wird, für die aber bereits BORNMÜLLER (1937) ein medifixes Haarkleid festgestellt hat. Die Sektion ist eindeutig der medifix behaarten Entwicklungslinie zuzuordnen. So bliebe die Frage nach echten Übergangsformen zwischen den beiden Entwicklungslinien weiterhin offen, wenn nicht WENNINGER (1976) in einer noch unveröffentlichten Arbeit, die zur Zeit zur Dissertation ausgebaut wird, bei einer nach allen Merkmalen unzweifelhaft der sehr ursprünglichen Sektion *Chlorostachys* Bunge zuzurechnenden Art, nämlich bei *A. trichocarpus* Graham ex Benth., im unteren vegetativen Teil der Pflanzen medifixe Haare entdeckt hätte. Wie die Abb. 3 zeigt, fehlen medifixe Haare im Infloreszenzbereich vollständig. Hier haben wir zum ersten Mal ein echtes Bindeglied in Bezug auf das Indument, das zwar nach allen übrigen Merkmalen eindeutig der basifix behaarten Evolutionslinie zuzurechnen ist, das aber zeigt, daß die Trennung erst erfolgte, als der Gesamtkomplex "altweltliche *Astragali*" sich bereits gefestigt hatte. Auch in Zukunft wird man bei Revisionen und Bearbeitungen einzelner *Astragalus*-Gruppen dem Indument erhöhte Aufmerksamkeit schenken müssen.

### Fruchtkelch

Zahlreiche Sektionen beider altweltlicher Entwicklungslinien besitzen einen zur Fruchtzeit stark vergrößerten und aufgeblasenen Kelch, der die Frucht einschließt. Ein solcher Fruchtkelch findet sich in Amerika nur bei der Sektion *Oocalyxis* Barneby mit der einzigen Art *A. oocalyxis* Jones. Alle altweltlichen *Astragalus*-Arten mit einem solchen Fruchtkelch wurden von BUNGE in die beiden Untergattungen *Calycophysa* und *Calycocystis* zusammengefaßt. Dies ist sicher nicht gerechtfertigt, da das Merkmale "aufgeblasener Fruchtkelch" mehrmals unabhängig voneinander in beiden großen

Entwicklungslinien entstanden ist. Da wir diesbezügliche Untersuchungen bisher nur bei basifix behaarten *Astragal* angestellt haben, wollen wir uns hier auf dieselben beschränken. Sicher ist es, daß die heute noch lebenden ursprünglichen Sektionen der alten Untergattung *Phase* oder auch ihre direkten Vorfahren in keinem Falle Ausgangspunkt zur Entwicklung sich vergrößernder Fruchtkelche gewesen sind (siehe Abb. 10). Das mag seine Ursache darin haben, daß fast alle ursprünglichen Sektionen + mesophytische Arten enthalten, die entweder in höheren Breiten oder in Gebirgen zu Hause sind, während alle Sektionen mit aufblasenen Fruchtkelchen Steppen- und Wüstenpflanzen enthalten. Dies gilt offensichtlich auch für den einzigen, oben angeführten amerikanischen Vertreter mit diesem Kelchtyp. Auffallend ist die Tatsache, daß mit dem Kelchmerkmal nahezu immer einige andere Merkmale korreliert zu sein scheinen, nämlich eine sehr kleine, unilokuläre, nur 1-2 samige Hülse, die sich schwer und spät öffnet und die fast immer deutlich gestielt ist, sodaß sie in das Zentrum und damit in den Schwerpunkt des ovalen bis fast kugeligen Kelches gehoben ist. Immer fällt bei der Reife der Kelch als Ganzes mitsamt der Frucht ab, sodaß sich für diesen Merkmalskomplex zwangsläufig die Deutung als wohl funktionierende Verbreitungseinheit aufdrängt. Tatsächlich werden, wie eigene Beobachtungen in Afghanistan zeigten, die leichten runden Kelche vom Wind oft über weite Strecken gerollt. Wichtiger dürfte noch die Möglichkeit der Verbreitung durch die in Trockengebieten nach Regenfällen auftretenden Schichtfluten sein, da die Kelche von den Wassermassen oft weithin mitgerissen werden und häufig in Senken und Vertiefungen abgelagert werden, wo das Wasser zusammenläuft und somit eine gute Wasserversorgung nach der Keimung sichergestellt ist. So ist diese Art des Fruchtkelches wohl eher als ein Organisationsmerkmal durch Anpassung zu deuten denn als Merkmal, das verwandte Gruppen auszeichnet. Dieser Typ der Verbreitungseinheit ist zwar innerhalb der Fabaceae bisher z.B. für die Gattung *Trifolium* nicht aber für *Astragalus* bekannt (siehe TAUBERT). Interessant ist die Tatsache, daß solche Kelchtypen bei der verwandten Gattung *Oxytropis* nicht auftreten. Hier wird der gleiche Effekt durch Vergrößerung der sehr dünnwandigen Hülse selbst erreicht, ein Phänomen, das auch bei etlichen altweltlichen *Astragal* auftritt und das aber besonders zahlreiche neuweltliche Arten auszeichnet.

Nur die Analyse aller Merkmal kann erweisen, aus welchen Ausgangsgruppen sich die Ableitung zu vergrößerten Fruchtkelchen vollzogen hat. Für eine Reihe von Sektionen mit einem solchen Kelch dürften die Ausgangsgruppen bereits feststehen. So für die Sektion *Christiasopayea* Podl. & Kirchhoff, deren einzige Art *A. victorialis* Podl. & AGERER-KIRCHHOFF & PODLECH (siehe KIRCHHOFF & PODLECH 1974, AGERER-KIRCHHOFF & PODLECH 1976) sowie Ähnlichkeit mit Vertretern der Sektion *Astragalus* aufweist, daß sie in der Bearbeitung der Leguminosae in der Flora of Turkey als aberrante Form des

*A. christianus* L. angesehen wurde. Als Ausgangsgruppe sind Vorfahren der Sektion *Astragalus* anzunehmen. Das gilt ebenso für die Sektion *Eremophyes* Bunge, deren Vertreter im blühenden Zustand auffallende Ähnlichkeit mit solchen der Sektionen *Astragalus* und *Caprini* zeigen, so daß immer wieder Verwechslungen stattfinden. So wurde von dem hervorragenden Kenner der Gattung *Astragalus* E. BOISSIER (1849) der *A. isopetalus* Boiss. (= *A. kahrivus* DC., Sekt. *Eremophyes*) neben etlichen tatsächlich hierher gehörenden Arten in der Sektion *Christiani* DC. (= Sekt. *Astragalus*) beschrieben. Auch hier ist der Anschluß bei den gemeinsamen Vorfahren der nahe verwandten Sektionen *Astragalus* und *Caprini* zu suchen. Der einzige Vertreter der Sektion *Eremophyesopsis* Gontsch. wurde als eine Art der Sektion *Alopecuroidei* Bunge (= Sekt. *Alopecuroidei* DC.) beschrieben und hat sich wohl unmittelbar aus deren Vorfahren heraus entwickelt. Weitere Sektionen wie *Campylanthus* (mit teils nur schwach aufgetriebenem Kelch), *Poterion*, *Microphyes*, *Tricholobus*, *Hymenostegia*, *Helicobabus* und *Grammocalyx* mögen sich aus jenen Gruppen der Gattung heraus entwickelt haben, die früher der Untergattung *Pygoglottis* zugerechnet wurden. Hier sind die Ableitungen jedoch noch nicht so klar und müssen im einzelnen erst durch umfangreiche Untersuchungen erhärtet werden.

#### Die Untergattung *Tragacantha*

Die Untergattung *Tragacantha* bei BUNGE ist bisher bei unseren Erörterungen ausgespart geblieben. Sie ist als einzige durch eine bemerkenswert konstante Korrelation mehrerer Merkmale ausgezeichnet, nämlich: zwergstrauchiger bis strauchiger, oft dornpolsterförmiger Wuchs, paripinnat gefiederte Blätter mit verdornender Rhachis und stets + stachelspitzigen Nebenblättern, oft dicke, verholzte, dem Blattstiel angeheftete Nebenblätter, Blüten streng sitzend zu 2-15 in den Blattachselscheiden dicht gedrängt und interkalare, kopfige oder eiförmige Blütenstände bildend, jede Blüte von einer am Kelch angewachsenen Braktee gestützt, Kelch am Grunde kreiselförmig-zugespitzt, Blütenblätter nicht abfallend, Frucht sitzend, stets unilokal, meist nur 1-samig (selten 2-samig), klein und im Kelch eingeschlossen bleibend, ferner der Besitz von Gummi- und Schleimzellwänden im Mark und in den Holzstrahlen. Ihre Arten kommen zum Teil sehr disjunkt in den höheren Gebirgen des Mittelmeergebietes, Vorder- und Mittelasiens bis in den Himalaya vor und bilden häufig mit ebenfalls dornigen *Asanthophyllum*-, *Oxobrychia*- und *Asantholimon*-Arten ausgedehnte und oft vegetationsbestimmende Dornpolstersteppen. In Verbindung mit einer relativ starken ökologischen Spezialisierung und einem hohen Alter der ganzen Gruppe erlauben die oben angeführten Merkmale nicht nur, sondern sie gebieten geradezu zu einer generischen Trennung der Gattung *Tragacantha* von *Astragalus*. Als einziger hat in neuerer Zeit A. BORISSOVA,

die Bearbeiterin der Untergattung *Fragacantha* für die Flora der USSR, die Auffassung der generischen Eigenständigkeit von *Fragacantha* verfochten (BORISSOVA 1947), mußte dann jedoch unter dem Druck des Herausgebers einer Einbeziehung in *Astragalus* nachgeben. Auch später hat sie aber wieder Arten unter *Fragacantha* beschrieben. Alle Vertreter der hervorragend definierten Gattung *Fragacantha* Mill., esenziert im Sinne der BUNGE'schen Untergattung, sind Paläoxeromorphe besonders schöner Ausprägung, wie sie bei *Astragalus* wohl nur in den Sektionen *Caraganella* (PODLECH 1975 a) und *Stipitella* (PODLECH 1975 b) zu finden sind.

Die Gattung *Fragacantha* ist sicher mit *Astragalus* weniger nahe verwandt und hat sich früher vom Hauptast der Evolution getrennt als etwa die Gattung *Oxytropis*. Sogenannte Übergangssippen, wie sie aus der Verwandtschaft der Sektionen *Acetophace* und *Acidodes* bekannt sind, stellen sicher nur Konvergenzerscheinungen dar und sind kein Anzeichen für eine nahe Verwandtschaft beider Gattungen.

#### Neue Vorstellung über die Gliederung und Evolution der Gattung *Astragalus*

Zusammenfassend kann man feststellen, daß mit Ausnahme des Behaarungstyps praktisch alle Merkmale, die BUNGE zur Aufstellung seiner Untergattungen verwendet hat, keine Differentialmerkmale darstellen, die zur Umschreibung monophyletischer Einheiten geeignet wären. Man kann daher die altweltlichen *Astragalus*-Arten nur auf zwei große Entwicklungslinien verteilen, die den Rang von Untergattungen verdienen, nämlich die Untergattung *Astragalus* mit basifixen Haaren in allen Teilen der Pflanze und die Untergattung *Cercidotaxis* mit medifixen Haaren an allen Teilen der Pflanze, im Infloreszenzbereich meist auch noch mit untermischten basifixen Haaren.

Es ergibt sich somit folgende Synonymie:

#### *Astragalus* L. Subgen. *Astragalus*. Lectotypus:

- A. christianus* L.
- \* Subgen. *Phaca* Bunge, Mém. Acad. Impér. Sci. St. Pétersb. ser. 7, 11 (16): 18 (1868). Lectotypus:
- A. frigidus* (L.) A. Gray
- \* Subgen. *Pogonophace* Bunge, l.c.: p. 2 p.p. (excl. Sect. *Caraganella* Bunge). Lectotypus: *A. donianus* DC.
- \* Subgen. *Trimenianus* Bunge, l.c. p. 6, p.p. excl. Sect. *Epiglottis*, *Buceras*, *Herposcalus*, *Edodinus*
- Lectotypus: *A. oxyglottis* Stev.
- \* Subgen. *Hypeglottis* Bunge, l.c.: p. 46
- Lectotypus: *A. hypeglottis* L. (BARNEBY 1964)
- \* Subgen. *Calyceophysa* Bunge, l.c.: p. 56
- Lectotypus: *A. coluteoides* Willd.

- Subgen. *Trichostylis* Baker, Fl. Brit. India 2: 118 (1876)  
Typus: *A. heydei* Baker
- Subgen. *Myobroma* (Bge.) Baker, l.c. 131  
Lectotypus: *A. exscapus* L.
- Subgen. *Aegacantha* (Bge.) Baker, l.c. 133  
Lectotypus: *A. lasiospermus* Boiss. (DEML 1971)
- Subgen. *Caprinus* Bge., Izv. Imp. Obsc. Ljubit. Estestv. Moskovsk. Univ. 26 (2): 218 (1880), nom. illeg.  
Lectotypus: *A. caprinus* L.
- Phaca L. Subgen. *Podocypsis* Rydb. in N. Amer. Fl. 24: 329, in clave (1929). Typus: *A. frigidus* (L.) A. Gray

*Astragalus* L. Subgen. *Cercidothrix* Bge., Mém. Acad. Impér. Sci. St. Pétersb. ser. 7, 11 (16): (1868).

- Lectotypus: *A. incanus* L.
- Subgen. *Calycocystis* Bge., l.c.  
Lectotypus: *A. cysticalyx* Ledeb.
- Subgen. *Pogonophaca* Bge., l.c. p.p. (quoad sect. *Caraganella* Bge.)
- Subgen. *Trimentaceus* Bge., l.c. p.p. (quoad sect. *Epiglottis*, *Edodinus*, *Harposaulos*, *Euceras*)
- Subser. *Epiglottis* Boiss., Fl. Or. 2: 205 (1872).  
Lectotypus: *A. epiglottis* L.

So läßt sich nach allen Erkenntnissen, die wir bis heute besitzen, das folgende Schema der Gliederung und der Ableitung einzelner Gruppen innerhalb der Gattung erstellen. (Abb. 8) Viele Untersuchungen sind noch durchzuführen, vor allem im Bereich der Untergattung *Cercidothrix*, bis auch hier ähnliche Aussagen gemacht werden können, wie für den Bereich der Untergattung *Astragalus*. Jedoch sind auch hier noch viele Fragen offen, die die Beschäftigung mit dieser hochinteressanten Gattung weiterhin lohnend erscheinen lassen.

Zum Schluß möchte ich allen Mitarbeitern, vor allen den nicht im Literaturverzeichnis genannten herzlich danken, insbesondere meinen langjährigen Technischen Assistentinnen Frau WIGAND und Frä. NUSSER. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die unsere Forschungen vier Jahre lang finanziell unterstützt hat, möchte ich auch an dieser Stelle nochmals danken.

Literaturverzeichnis

- MEYER-KIRCHHOFF, Chr. & D. PODLECH, 1976: *Astragalus vitoriae*, nomen novum. Mitt. Bot. Staatss. München 12: 375
- ALI, S.I. 1958: Notes on the genus *Astragalus* Linn. from W Pakistan and NW Himalayas. Kew Bull. 13: 303-318
- , 1961: Revision of the genus *Astragalus* L. from W Pakistan and N.W. Himalayas. Biologia (Lahore) 7: 7-91
- WAKER, J.G. 1876-1878: Leguminosae. In HOOKER: Flora of British India Vol. 2: 56-306
- BARNEBY, R.A., 1964: Atals of North American Astragales. Mem. New York Bot. Gard. 13: 1-1188
- BOISSIER, E. 1872: Flora Orientalis. Vol. 2: Genevae, Basiliae & Lugduni
- 1849: Diagnoses plantarum orientalium novarum. Ser. 1, 9. Lipsiae
- BRISKOVA, A., 1947: Leguminosae novae e flora URSS. Not. Syst. (Leningrad) 10: 43-84
- 1961: Notulae de tribu Galegeae Bronn (Familia Leguminosae). Not. Syst. (Leningrad) 27: 243-258
- 1964: Tribus novae familiae Leguminosae. Nov. Syst. Plant. Vasc. 1964: 223-225
- BOHM-MÜLLER, J. 1937: Iter Persico-turcicum 1892-1893. Beiträge zur Flora von Persien, Babylonien, Assyrien, Arabien. Fortsetzung I. Beih. Bot. Centralbl. 57, Abt. B.: 247-294
- BUNGE, A. 1868: Generis *Astragali* species gerontogae. Pars prior claves diagnosticae. Mem. Acad. Impér. Sci. St. Pétersb. ser. 7, 11 (16): 1-140
- 1869: dto. Pars altera, specierum enumeratio, l.c. 15 (1): 1-245
- 1880: Astragaleae: In FEDTSCHENKO: Reise in Turkestan III. Izv. Imp. Obsc. Ljubit. Estestv. Moskovsk. Univ. 26 (2): 160-318
- DEBL, I. 1971: Revision der Sektionen *Acanthophaea* Bunge und *Aegacantha* Bunge der Gattung *Astragalus* L. Boissiera 21: 1-235
- FEDOROV, A. (Herausgeber), 1969: Chromosome numbers of Flowering Plants. Leningrad.
- Flora of Turkey, 1970. herausgegeben von P.H. DAVIS, Vol. 3.
- GONTSCHAROV, N.F. 1946: *Astragalus* P.P. in V.L. KOMAROV: Flora URSS, vol. 12. Moskau, Leningrad
- HUTCHINSON, J. 1964: The Genera of Flowering Plants. Dicotyledones vol. 1. Oxford
- KAMM, G. 1975: Haaruntersuchungen an zentralen Gruppen der Gattung *Astragalus*. Zulassungsarbeit z. wiss. Prüfung f. d. Lehramt an Gymnasien. München
- KIRCHHOFF, Chr. & D. PODLECH, 1974: Eine neue und interessante *Astragalus*-Art aus der Türkei. Mitt. Bot. Staatss. München 11: 431-436

- OSTERRIEDER, R. 1975: Merkmalsuntersuchungen an einjährigen Astragalus-Arten. Zulassungsarbeit z. wiss. Prüfung f. d. Lehramt an Gymnasien. München
- OTT, E. 1978: Revision der Sektion Chronopus Bge. der Gattung Astragalus L. Phanerogamarum Monographiae Tomus 9, 142 Seiten. Vaduz
- PODLECH, D. 1975 a: Revision der Sektion Caraganella Bge. der Gattung Astragalus L. Mitt. Bot. Staats. München 12: 153-166
- 1975 b: Revision der Sektion Stipitella G. Grig. et Podlech der Gattung Astragalus L. Mitt. Bot. Staats. München 12: 33-50
- & F. FELUX, 1974: Beiträge zur Gliederung der Gattung Astragalus L. I. Zur Wertigkeit der Untergattungen Phaca Bge. und Caprinus Bge. Mitt. Bot. Staats. München 11: 489-522
- POLHILL, R. M. & P. H. RAVEN, 1981: Advances in Legume Systematics. 2 Parts. Kew
- RECHINGER, K.H., H. DULFER & A. PATZAK, 1958-1969: Sirjsevil fragmenta astragologica I. - XVIII. Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. Bd. 167-177
- SPELLENBERG, R. 1976: Chromosome numbers and their cytotoxic significance for North American Astragalus (Fabaceae). Taxon 25: 463-476
- TAUBERT, P. 1891: Leguminosae. In: A. ENGLER & K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 3. Abt. Leipzig
- WENNINGER, J. 1976: Systematische Untersuchungen an den Sektionen Sesbanella, Chlorostachys, Diplothea, Phlebophaea und Coluteocarpus der Gattung Astragalus. Zulassungsarbeit z. wiss. Prüfung f. d. Lehramt an Gymnasien. München

- Abb. 1: Verschiedene Möglichkeiten der Anheftung bei *Astragalus*-Haaren: a. basal, b. subbasal, c. sub-lateral, d. medifix angeheftet.
- Abb. 2: *Astragalus hemsleyi* Aitch. & Baker (Subgen. *Astragalus*, Sect. *Acanthophaea*). Indumentspektrum. (S = Stengel, B = Blatt, K = Kelch, KZ = Kelchzipfel, F = Frucht)
- Abb. 3: *Astragalus trichocarpus* Graham ex Benth. (Subgen. *Astragalus*, Sect. *Chlorostachys*). Indumentspektrum
- Abb. 4: *Astragalus cataonicus* Bunge (Subgen. *Cercidothrix*, Sect. *Chlorosphaerus*). Indumentspektrum
- Abb. 5: *Astragalus amaleitanus* Boiss. (Subgen. *Cercidothrix*, Sect. *Ammodendron*). Indumentspektrum
- Abb. 6: *Astragalus arcuatus* Kar. & Kir. (Subgen. *Cercidothrix*, Sect. *Ericoceras*). Indumentspektrum
- Abb. 7: *Astragalus angustissimus* Bunge (Subgen. *Cercidothrix*, Sect. *Cysticalyx*): Indumentspektrum
- Abb. 8: Schematische Übersicht der evolutionären Tendenzen und der Gliederung der Gattung *Astragalus*

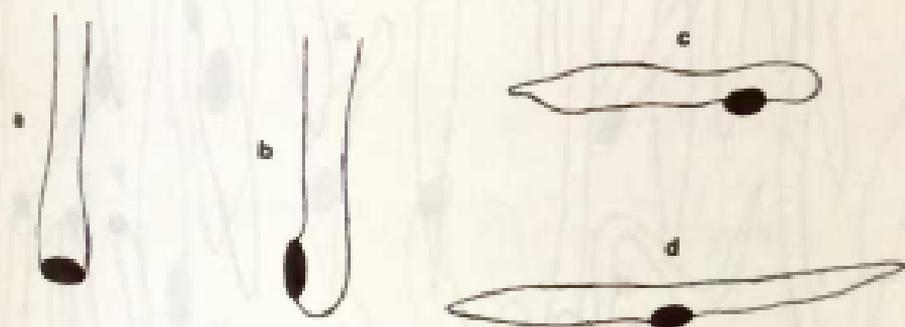


Abb. 1

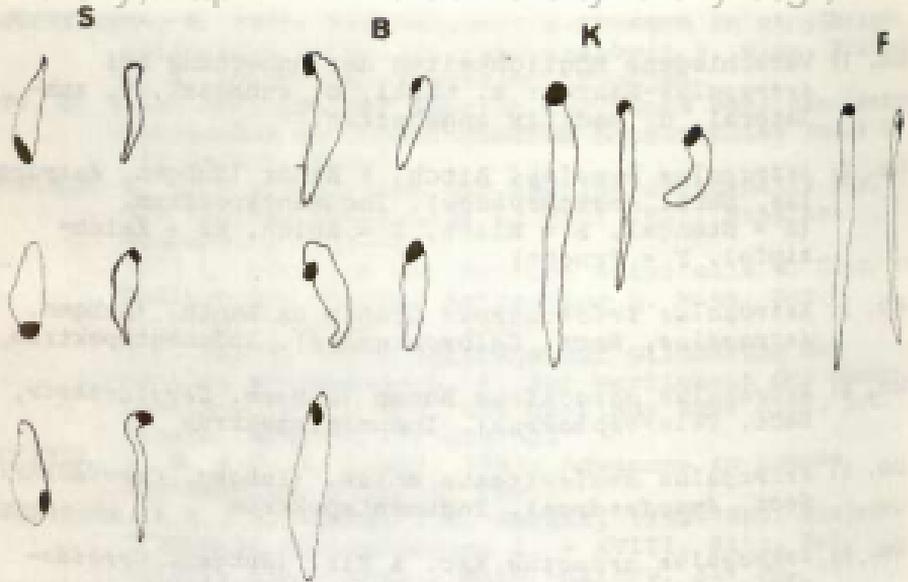


Abb. 2

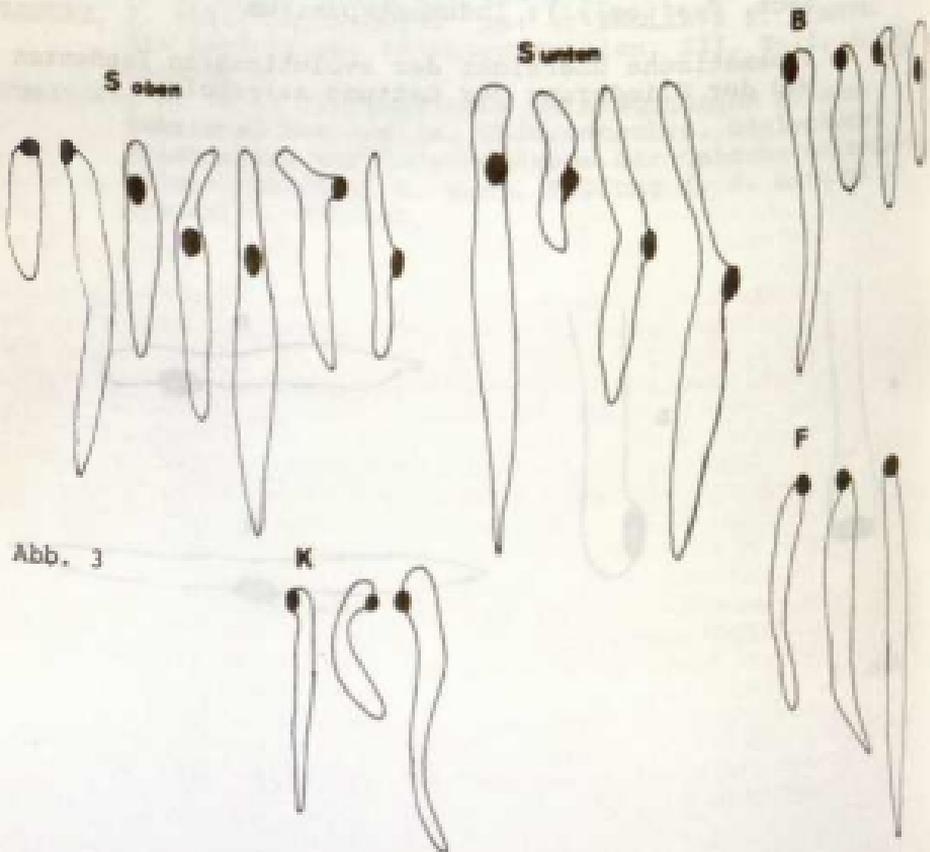


Abb. 3

age Library, <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www

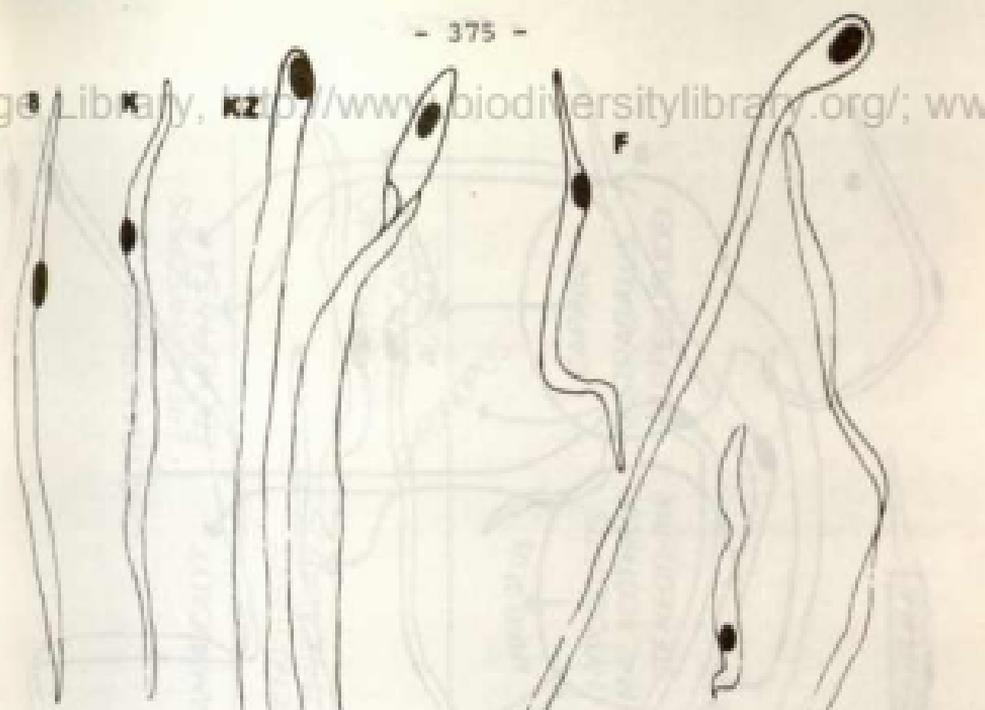


Abb. 4

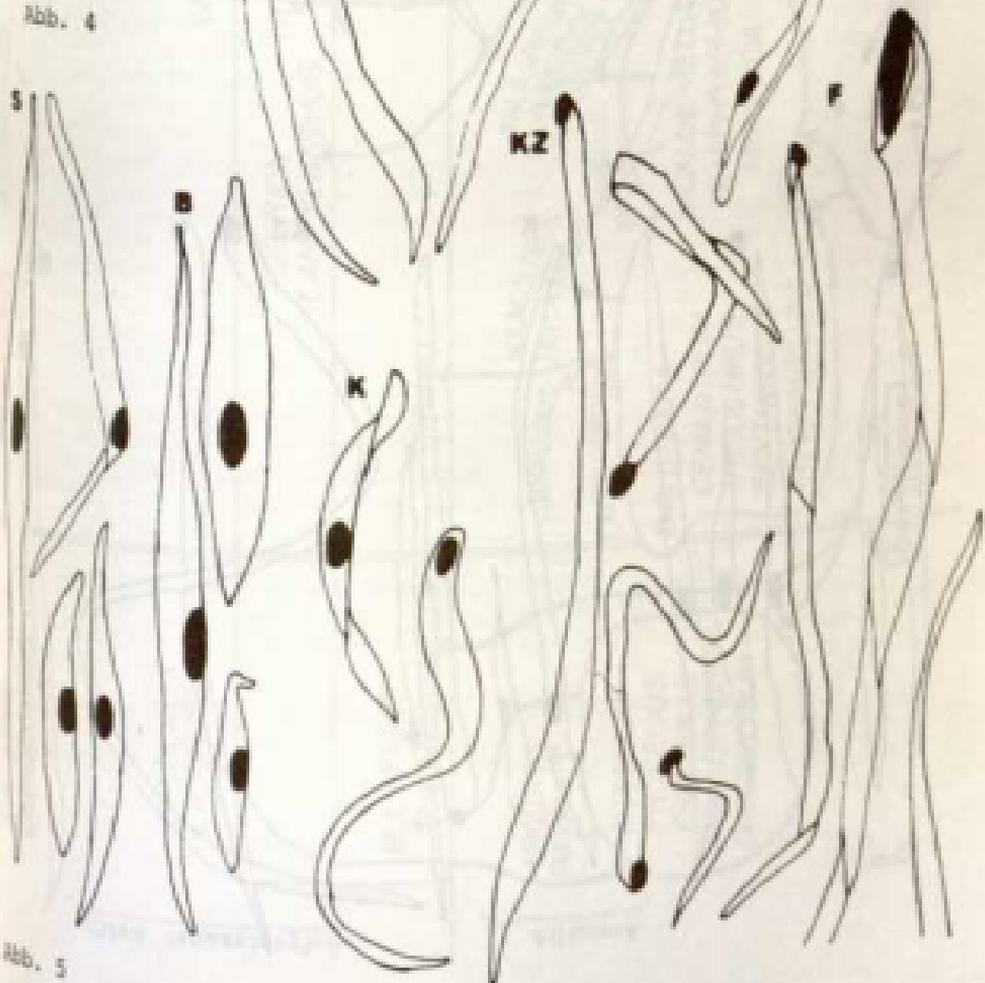


Abb. 5

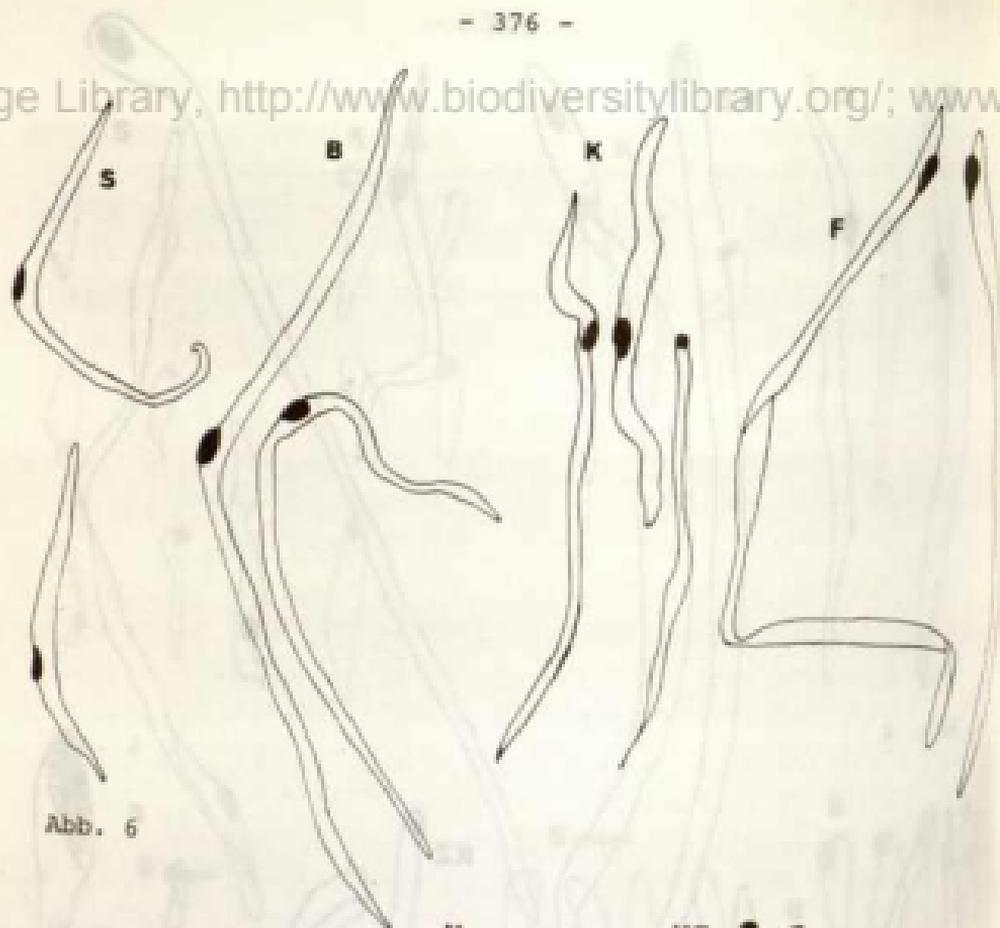


Abb. 6

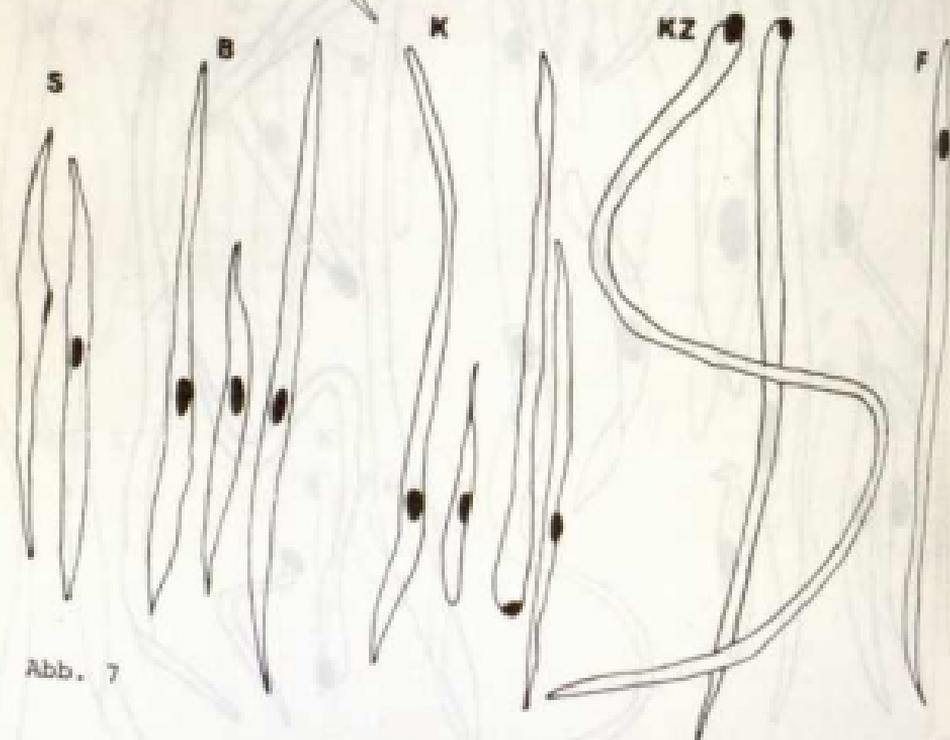


Abb. 7

SUBGENUS  
**CERCIDOTHRIX**

SUBGENUS  
**ASTRAGALUS**

Aufgeblasener Keich  
DORNIG

Anuelle

**CYSTICALYX**  
**LAGUROPSIS**

**GRAMMOCALYX**

**EREMOPHYSOPSIS**  
**EREMOPHYSA**

**POTERION**  
**CAMPYLANTHUS**

**HYMENOSTEGIS**  
**HALICACABUS**

**BULIMOIDE'S**  
**CARAGANELLA**

**STIPITELLA**

**ACANTHOPHAGE**  
**AEGACANTHA**  
**ACIDODES**

**EPIGLOTTIS**  
**BUCERAS**  
**XIPHIDIUM**  
**PROSELIUS**  
**ERIOCERAS**  
**AMMODENDRON**  
**ONOBRYCHIUM**

**HARPILOBUS**  
**CAMPYLOTRICHON**  
**DIPLOTHECA**  
**CENANTRUM**  
**THEIOCHRUS**  
**SKYTHROPOS**  
**GLYCYPHYLOS**

**AULACOLOBUS**  
**HETEROLOBUS**  
**FALCINELLUS**  
**KOMAROVIELLA**  
**HEMIPHRAGMILUM**  
**HEMIPHCA**

**THLASPIODIUM**  
**SEWERZOWIA**  
**DXYGLOTTIS**  
**ANKYLOTUS**  
**HYPOGLOTTIS**  
**MALACOTHRIX**  
**STEREOTHRIX**

**CHRISTIANOPHYSA**  
**CHRONOPUS**  
**CAPRINI**  
**ASTRAGALUS**  
**ALOPECUROIDEI**

**OXYTROPIS**

**TRAGACANTHA**

Ab. 8

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische  
Datenbank/Zoological-Botanical  
Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der](#)

Botanischen Staatssammlung  
München

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Podlech Dieter

Artikel/Article: NEUE ASPEKTE ZUR  
EVOLUTION UND GLIEDERUNG  
DER GATTUNG ASTRAGALUS L.  
359-378

