

ГЛАСНИК
БОТАНИЧКОГ ЗАВОДА И БАШТЕ УНИВЕРЗИТЕТА
У БЕОГРАДУ

BULLETIN
DE L'INSTITUT ET DU JARDIN BOTANIKES
DE L'UNIVERSITÉ DE BEOGRAD

DIRIGÉ PAR
Dr. LJUB. M. GLIŠIĆ
Professeur de Botanique à la Faculté de Philosophie de Beograd

Tome IV

1936—1937

№ 1

Imprimé aux frais des Fondations universitaires:
„STARA BOTANIČKA BAŠTA“ et „LUKA ČELOVIĆ-Trebinjac“

B E O G R A D
Imprimerie Drag. Gregorića — Strahinjića Bana 75
1937

	Page
Glišić, Lj. M.: Macrosporogenesis and development of the macrogametophyte of <i>Datura tatula</i> L.	1—23
Černjavski, P.: Zur Kenntnis der Glaziation und des Buchenwaldes bei Biogradsko Jezero in Montenegro	24—41
Glišić, Lj. M.: Ein Versuch der Verwertung der Endospermmerkmale für typologische und phylogenetische Zwecke innerhalb der Scrophulariaceen	42—73
Jakovljević, St. J.: Glaziale Seen auf dem Perister	74—87
Černjavski P. und Soška Th.: Eine neue <i>Edraiantfus</i> -Art aus Montenegro	88—93

MACROSPOROGENESIS AND DEVELOPMENT OF THE MACROGAMETOPHYTE OF *DATURA TATULA* L.

by

Ljub. M. Glišić, Beograd

Introduction

During a preliminary examination of prepared microtome sections made through the ovaries of *Datura tatula* L., collected late in the fall, some unusual features in the development of the macrospores and macrogametophyte have been noticed. This latter structure appeared to be mono-, di- or tetrasporic in origin. It was thought, at first, that these abnormalities might be due to the influence of low temperature, to which the plants, grown in the field, were subjected during cold autumn days. But since the plants used in this investigation were grown under almost variable external conditions as far as temperature and other environmental factors are concerned, no causal relation could be maintained. There is obviously need for experimental work to ascertain whether and inasmuch the environmental stimuli might be responsible for the abnormalities observed, and to determine the importance of the various factors when acting alone.

When one compares conceptions concerning the taxonomy of *Datura tatula* L. and its closest affinities to the related form *Datura stramonium* L., different statements are encountered. While some investigators regard them as being of separate specific rank, as recognized by Linnaeus, who described and named both species, the other botanists hold that *Datura stramonium* L. and *Datura tatula* L. do not exhibit sufficient differences to warrant their treatment as distinct and independent species. They look upon *Datura tatula* L. as a race or variety of *Datura stramonium* L. (*Datura stramonium* β *chalybaea* Koch, *Datura stramonium* β *tatula* (L.) Dun.). According to Bitter (1903) the *stramonium*- and *tatula*-forms are to be considered as parallel types, differing

in the coloration of their petals. A condition, which was also reported for a number of the solanaceous and other plants, e. g. *Nicandra physaloides* with green (*viridis*-form) and violet flowers (*violacea*-form), *Cichorium intybus* (blue and white), *Salvia Jurisčići**) Koš. (violet and white), etc.

What significance may be attributed to this pair of characters (violet-green, violet-white) and are they accompanied by any visible alterations in genom, which would permit to distinguish both taxonomically related forms? Whether the abnormalities in the development of the macrogametophyte are produced by changes in the internal genic structure or are a response to the influence of extreme environmental stimuli? Statement of some earlier observers (see Focke, 1881) that from the crosses between two white *stramonium*-forms violet *tatula*-forms will be present in the progeny, would indicate, under assumption that the material and observations are correct, the hybrid nature of the plants used for experimental work. A critical cytological and genetical study of *tatula*-form is desirable. One may expect in future to offer some evidence for the probable rôle played by the internal changes of genic structure in the production of the *tatula*-phenotype and to approach the question of its phylogeny and taxonomy.

In the absence of summer material and lacking the experimental evidence and cytogenetic analysis of the plant under discussion, it is at present impossible to make a comparison between the two forms *stramonium* and *tatula*, and no attempt can be made to trace the evolutionary course of the past and to establish the taxonomic position of *tatula*-form. This will be the object of a subsequent study which is already under way. The following pages are, therefore, necessarily confined to a preliminary report. Since no information on the part of the life history of *Datura tatula* L. hitherto has been done, it seemed to the writer that the present observations in this connection should prove of some interest. While dealing mainly with normal development of the macrospores and macrogametophyte, this preliminary account also refers to some abnormalities observed.

Satina and Blakeslee (1935) have recently made a very interesting study of the dyad plants in *Datura stramonium*,

*) Grown in Beograd Botanical Garden (own observations),

concerned with cytological effects of the recessive „dy“ gene. Owing to the suppression of the second meiotic division, instead of four tetrads two dyads are formed; the micropylar dyad disintegrates, the nucleus of the chalazal one undergoes three successive nuclear divisions leading to the formation of the eight-nucleate macrogametophyte. The nucleus of the functioning dyad contains 12 pairs of chromosomes; these are divided longitudinally, and in consequence the daughter nuclei and all nuclei of the developing macrogametophyte, inclusive the macrogamete nucleus, contain 24 chromosomes each. The authors state at the end of their article, that the action of the gene »is influenced by environmental factors, as shown by the exceptional cases of tetrad formation“. — While a series of most important studies have been made on *Datura stramonium* by Blakeslee and his co-workers, dealing with cytogenetics of this species and its variants, it would seem that a study of *Datura tatula* has apparently been overlooked. The here presented was undertaken in an attempt to give some cyto-embryological data of this plant. Subsequent reports of cytological and genetical studies on *Datura tatula* will, it is hoped, aid in clearing up some of the problems of classification and its evolution.

Informations concerning macrosporogenesis and the development of the macrogametophyte of members of the Solanaceae are rather limited. As early as 1858 Hofmeister briefly reported on the structure of the mature embryo sacs in some solanaceous plants (*Scopolia atropoides*, *Salpiglossis picta*, *Hyoscyamus orientalis*). The first contribution dealing with macrosporogenesis and the development of the macrogametophyte in the solanaceous plants is that of Jönsson (1881). He recorded in *Saracha Jaltomato* the presence of a single-celled archesporium, which gives rise to four macrospores, the innermost of them persisting and developing into a typical eight-nucleate or seven-celled embryo sac. This same condition has been later reported for a number of the Solanaceae: *Nicotiana tabacum* and *Cestrum splendens* (Guignard, 1882), *Atropa belladonna* (Souèges, 1907), *Nicotiana tabacum* Deli-Tabak (Palm, 1922), *Hyoscyamus niger* (Svensson, 1926), *Lycopersicon esculentum* (Cooper, 1931) *Solanum melongena* (Bhaduri, 1932). Krüger (1932), in her study of the development of fruits in *Solanum nigrum* and *Solanum lycopersicum* and their chimeras *S. tibingense* and

S. proteus, made some observations on the development of the macrospores and macrogametophytes. She observed that in *Solanum nigrum* the micropylar macrospore of the tetrad persists as the functioning spore, and the same (contrary to Cooper's information) was assumed for *Solanum lycopersicum*. As to the chimeras, Krüger found that the macrogametophyte may derive either from the micropylar or from the chalazal macrospore; the author came to the conclusion that the micropylar macrospore functions in the majority of cases in *Solanum tübingense*, the chalazal macrospore in *S. proteus*. Contrary to the usual condition, Nannetti (1912) for *Solanum muricata* and Young (1923) for *Solanum tuberosum* reported, that the macrogametophyte originates in a manner similar to that characteristic of the lily (*Lilium*-type), i. e. the archesporial cell in these species of *Solanum* functions directly as a macrogametophyte mother cell. Young's report has recently been verified by Rees-Leonard (1935). This investigator could not confirm the observations made by Young, and found, on the contrary, that the method of development of the macrospores and macrogametophyte in *Solanum tuberosum* shows no deviation from the normal type. Nannetti's report that the development of the macrogametophyte of *Solanum muricatum* follows the „tulip“-type, is not suggestive. There seems no doubt that this observer, lacking the sequence of developmental stages, misinterpreted the structures he observed.

Materials and Methods

The present contribution is based on the material obtained from plants grown in the field in the Botanical Garden at the Beograd University. The material was gathered late in the fall of 1927. Flower buds were collected at different stages of maturity and at some intervals of the day. Whole flower buds, in the case of the youngest ones, were dropped into the fixing fluids; in handling older buds, the ovaries were dissected out and their tips cut away to insure the best possible penetration of fixing agents. Carnoy's acetic-alcohol, Allen's modification of Bouin's fluid, and Zenker's solution were employed as fixatives. The usual cytological technique was followed in imbedding the ovaries in paraffin. Serial microtome sections were stained either in Heidenhain's iron-alum haematoxylin or in a combination of the latter with eosin or safranin as counterstains.

Development of the Macrosporangium

A cross section through the ovary of *Datura tatula* (Fig. 1a) shows that it is made up of two united carpels; but not infrequently three carpels were found to participate (Fig. 1c). The cavity in the ovary is divided into two (or three) locules, one in each carpel. The partition which separates the locules from each

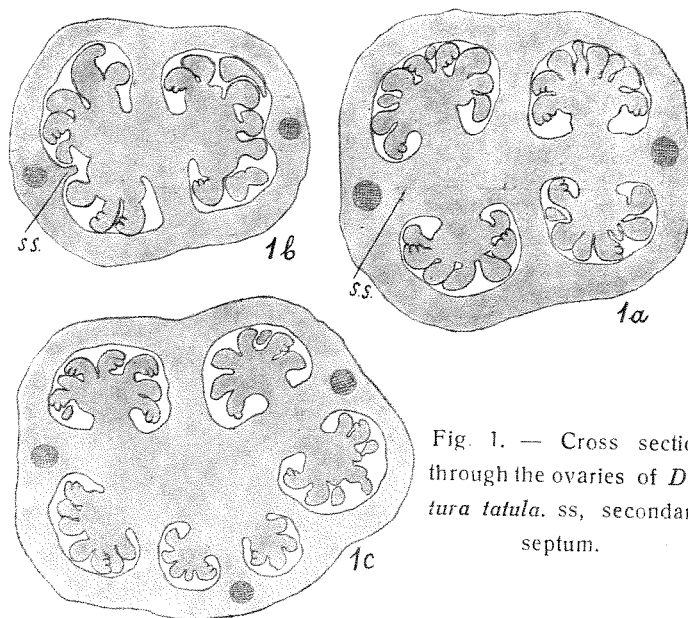


Fig. 1. — Cross section through the ovaries of *Datura tatula*. ss, secondary septum.

other is formed by the inturned margins of carpels. Each locule is in turn, by a secondary septum (s.s) longitudinally divided into two smaller ones, with the exception of the upper part of the locule (Fig. 1b) which remains undivided. As a result of this development and partition, four (or six) placentae are formed; these are, at their distal end, flattened out and broadened.

Numerous macrosporangium primordia arise from the meristemetic placental tissue, and are pushed out as mammillate protuberances into the ovarian cavity. The young macrosporangia grow at first evenly and are of orthotropous form; but as the development proceeds, an uneven growth on the opposite sides causes them to bend toward the placenta. The curvature occurs regularly in a definite direction; some macrosporangia curve toward the secondary septum, the others curve in the opposite

direction. As a result of the curvature, the mature macrosporangia become inverted, with the micropyle pointing toward the placenta. But they are not typically anatropous, since they take on a slightly curved form; the macrosporangia suggest a transition toward the campylotropous form, and may be, therefore, designated as amphitropous. This same condition has been reported or figured for a number of the solanaceous plants which have been investigated up to this time, e. g. *Solanum tuberosum* (Young, 1923; Rees-Leonard, 1935), *Datura metel* (Glišić, 1928), etc.

First indication of the single integument appears at about the time the archesporial cells are well differentiated and are entering the early heterotypic prophase stage (Fig. 2). The integument grows as an annular outgrowth around the nucellus, and by the time the macrosporocyte is in the synizesis stage, it reaches the level of the apex of the nucellus (Fig. 3). When the macrosporocyte is in the heterotypic metaphase stage, the integument has grown over the apical end of the nucellus and it has formed a narrow passage way, the micropylar canal, of some length (Fig. 4). In mature macrosporangium, enclosing a fully developed macrogametophyte, the integument has developed so far beyond the macrogametophyte as to leave a micropylar canal about 15 cells in length. At that stage the middle part of the integument, surrounding the macrogametophyte, is 6 to 7 cell layers in thickness.

In the central zone of the short funiculus a core of elongated cells is formed which suggests a procambial conducting trace and connects with the vascular system of the placenta.

Macrosporogenesis

At an early stage in the development of the macrosporangium, about the time when first evidence of integument formation is shown by a slight annular rise around the nucellus, *one* or *more cells* in the nucellus become distinguished as the archesporial cells. By their relatively greater size, larger nucleus and nucleolus and by their staining properties, these cells are rendered very conspicuous and are easily recognized from the adjacent cells. As stated above, usually one archesporial cell, which is hypodermal in origin, appears in the nucellus; but numerous instances

were observed, in which the archesporium involved 2 to 3 hypo- and subhypodermal cells (Fig. 2, 15—18).

Aside from showing a many-celled archesporium, there is still another feature in development of the nucellar tissue which is of special interest. Namely, in young macrosporangia 2 or 3 binucleate cells are present, lying directly beneath the archesporium. These cells, as shown in Fig. 2, exhibit in many respects the appearance of the true archesporial cells. A careful examination of sections from older macrosporangium failed to reveal the presence of these binucleate cells, the unucleate phase having been in some way restored.

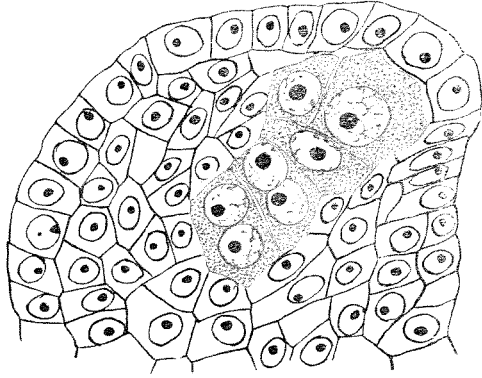


Fig. 2.

Although one not infrequently finds more than one macrosporocyte within the same nucellus to proceed on through the prophase stages of the first meiotic division, there is but one which gains the ascendancy and completes its development, resulting in the formation of a tetrad of macrospores. Among the archesporial cells, each of which is potentially a macrospore mother cell, the processes of selection are carried on. A careful examination reveals that the cell to be favoured during this selection is a bit in advance to the others. Fig. 16 shows three archesporial cells in cross section; the favoured one has advanced to the synizesis stage, whereas in other two the development is somewhat retarded. The time at which the selection is completed varies greatly. While some of the supernumerary cells become eliminated at a very early stage of development, the others may continue to compete for a short time, but they have never been seen to progress over the heterotypic metaphase stage. Fig. 18 shows two macrosporocytes side by side; one of them has developed to the macrospore tetrad stage and the three micropylar spores have begun to degenerate, while the additional macrosporocyte, with the chromosomes in the heterotypic equatorial plate stage, has obviously been arrested in development.

Occasionally two further developed macrosporocytes have been observed to lie side by side within the same macrosporangium, as shown in Fig. 26. Among them there is a visible difference in the stage of development, the micropylar in position being evidently the one to be favoured during selection. The favourably situated, in Fig. 26, has developed to the four-nucleate macrogametophyte stage, whereas the neighbouring, with marked signs of degeneration, has been arrested at the dyad stage. One of these dyads contains two nuclei. That the dyads and four-nucleate macrogametophyte in this case are not derived

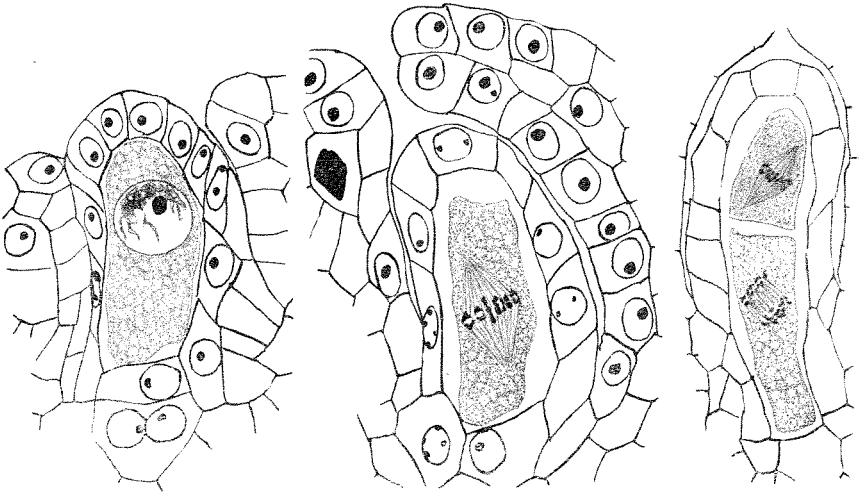


Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

from two macrosporocytes belonging to the same sporogenous tissue, is evidenced by the fact that each of them is surrounded by its own nucellar cells. Such composed macrosporangia have originated by coalescence of the two during their first appearance at the placenta. They may be, therefore, designated as syn-macrosporangia, their nucelli as syn-nucelli. In no case a syn-macrosporangium has been observed, in which more than one macrogametophyte develops to maturity; one of them is tardy and becomes arrested at an early stage of development and ultimately disappears.

Figs. 3—7 illustrate some of the principal stages in macrospores development of *Datura tatula*. The archesporial cell (or cells) does not undergo any preliminary periclinal division to

form a primary wall cell and a primary sporogenous cell, but it functions directly as the macrosporocyte. The development of the macrosporangium of *Datura tatula* conforms to the usual sympetalous type (syndermal sensu Dahlgren's, 1928). Prior to the first meiotic division, the macrosporocyte becomes very prominent for its size and form, and is about three times as long as wide. The nucleus is located in the upper portion of the cell; it enlarges greatly in size and, at the onset of the heterotypic division, becomes nearly as large in diameter as the macrosporocyte itself (Fig. 3).

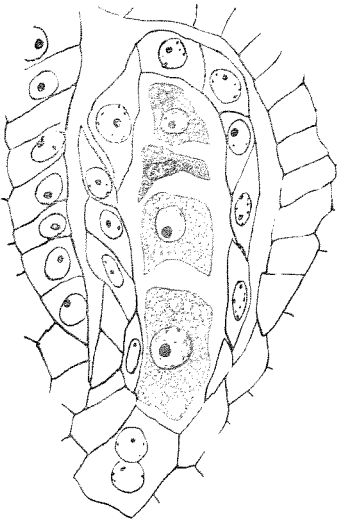


Fig. 6.

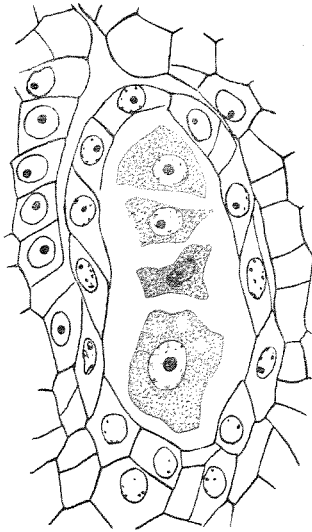


Fig. 7.

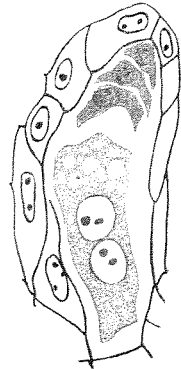


Fig. 8.

The macrosporocyte of *Datura tatula*, as is general rule among the Angiosperms, undergoes two meiotic divisions which occur in rapid succession and result in the formation of a tetrad of macrospores. During diakinesis and at the heterotypic equatorial plate 12 pairs of homologous chromosomes could be plainly seen and counted. There are visible differences in size and form between the various bivalents. In making comparisons of the chromosome complements of *Datura stramonium* (Blakelee and his co-workers) and *Datura tatula*, one is immediately struck by the identical number and morphological similarity of the chromosomes in the two species.

Following the heterotypic division the macrosporocyte is divided by means of a transverse cell plate into two dyads (Fig. 4, 5), the chalazal cell being somewhat larger of the two. The homoiotypic division, immediately following (Fig. 5), is usually again transverse, so that finally a linear tetrad of macrospores is formed (Fig. 6). However, not infrequently the spindles of the second meiotic division are at an oblique angle to the longitudinal axis of the dyad cells, or the micropylar spindle is transverse, the chalazal one more or less longitudinal. In the latter instances, the meiotic divisions result in the T-shaped tetrad of macrospores, with the upper two lying side by side.

Of the two dyads, the chalazal one is usually the first to proceed on in the second meiotic division, the spindle in the micropylar dyad being lagging a small bit behind the other in appearance (Fig. 5). The fact that dyad stages were relatively scarce in preparations, would indicate that they are of brief duration, the homoiotypic division taking place immediately after the heterotypic division has been completed.

Development of the macrogametophyte

Although any one of the tetrad cells may, for a time, recognize a moderate degree of equality in the stage of development and have a fair chance of becoming the functioning macrospore, it is the chalazal spore which has a distinct advantage during the competition (Figs. 6, 7). Except in a very few cases to be mentioned later under exceptional cases (Fig. 20), the chalazal macrospore survives and continues to develop to maturity. By three successive nuclear divisions a normal eight-nucleate or seven-celled macrogametophyte is produced. Therefore *Datura tatula* follows the normal type of macrogametophyte formation.

Prior to the first division of its nucleus into two free daughter nuclei, the functioning macrospore increases considerably in size. During this time the three remaining non-functional macrospores gradually decrease in size; they become more and more distorted in shape until they finally disintegrate. By the time the first nuclear division has been completed and the enlargement of the binucleate macrogametophyte, both in length and in width, taken place, their remnants may be distinguished in preparations as flattened, deeply staining and amorphous bodies above or at the side of the enlarging macrogametophyte

(Figs. 8—10). They disappear entirely about the time when the four-nucleate macrogametophyte stage is reached (Fig. 11); but not infrequently the traces of these spores may be seen as late as the eight-nucleate stage of macrogametophyte (Fig. 12).

After the first nuclear division has taken place, the daughter nuclei move apart, one going to each pole of the cell. In the meantime, the cytoplasm between them becomes vacuolated, and a large central vacuole forms. Furthermore, some smaller vacuoles are present above the micropylar nucleus and a vacuole at the bottom of the cell, directly beneath the chalazal nucleus, may be observed. The present observations could not give any evidence for sustaining the assumption, that the central vacuole may be active in pushing the daughter nuclei, one to each pole of the cell.

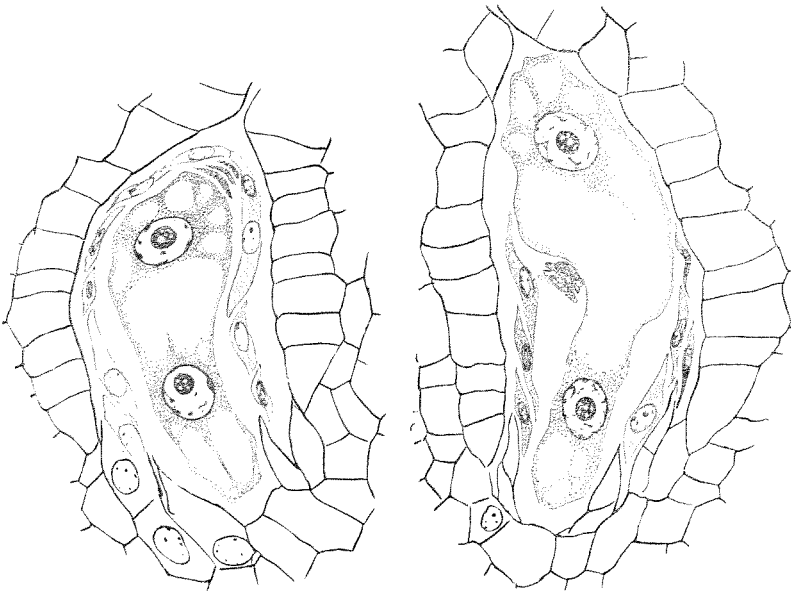


Fig. 9.

Fig. 10.

Continued growth of the functioning macros pore is followed by degeneration of the surrounding nucellar tissue. The nucellar cells at the sides of the spore begin very early to show signs of degeneration, as early as the meiotic divisions are completed. They become much elongated and pressed against the integument. In a short time thereafter, their contents disintegrate and are

finally digested. The nucellar cells at the apex are more resistant and persist for some time, until the binucleate macrogametophyte is formed. Accompanying the disorganization of the nucellar cells, the epidermal cells on the inner side of the integument differentiate into a distinct layer of cells, known as mantle-layer or integument-tapetum (Fig. 6—14). The characteristic shape of these cells is first apparent in the macrospore tetrad stage. They are very conspicuous for their being elongated, perpendicularly to the long axis of the gametophyte; further by their greater size, denser protoplasmic contents and marked me-

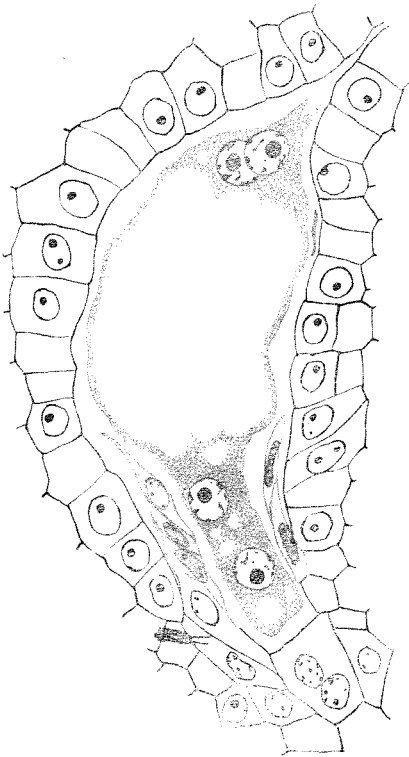


Fig. 11.

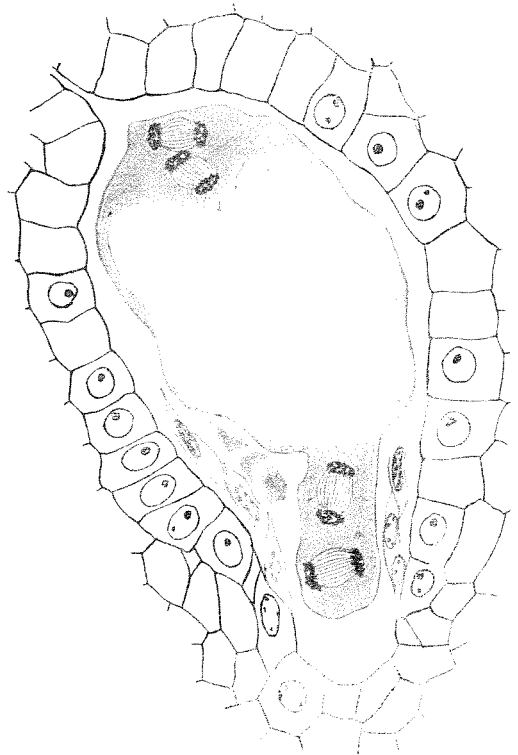


Fig. 12.

ristematic character. As the macrosporangium matures, further changes are taking place in the integumental tissue lying between the mantle-layer and outer epidermis of the integument. These cells become elongated and flattened, their contents gradually absorbed.

As a result of intensive enlargement of the binucleate macrogametophyte, the breaking down of the apical nucellar cells occurs (Fig. 10). After the nucellar apex is ruptured, the young macrogametophyte, its micropylar portion, protrudes from the nucellus and enters the micropylar canal. Its further development is taking place in direct contact with the inner cells of the integument. The fragments of nucellar cells, surrounding the basal portion of the macrogametophyte, remain visible until a much later period of development (Fig. 14). The emerged portion expands considerably in breadth, whereas the chalazal portion, enclosed by remnants of the crushed nucellar cells, remains

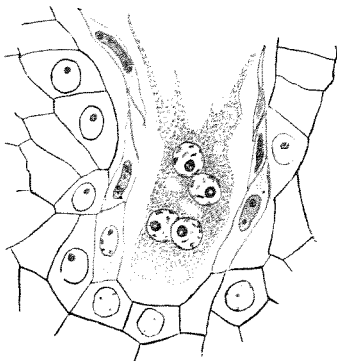


Fig. 13.

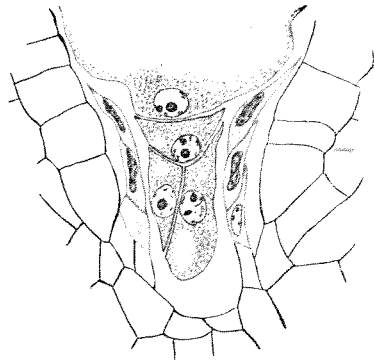


Fig. 14.

constricted and tubular. The macrogametophyte becomes flask-shaped, assuming the labiateous or scrophulariaceous appearance. In accord with the amphitropous form of the macrosporangium, the mature macrogametophyte of *Datura tatula* becomes slightly curved.

The micropylar and chalazal nuclei of the binucleate macrogametophyte undergo now a new division and so the four-nucleate phase is reached (Fig. 11). The nuclei divide simultaneously. The two spindles lie approximately at right angles to each other; the micropylar spindle, more or less horizontal, is located in the apical end of the cell, the chalazal one is parallel to the long axis of the cell and forms in the constricted portion, at the level of the disorganized nucellar apex. In consequence of this orientation of spindles, the two micropylar nuclei are arranged side by side, the two at the chalazal end are one above the other.

different types of endosperm formation exhibited by different members of the family (*Datura*—cellular; *Hyoscyamus*—helobial; *Schizanthus*—nuclear). The present observations on the archesporium of *Datura tatula* and those of other investigators on other members of the Solanaceae, may be of some value in submitting additional data to the above assumption. It was repeatedly demonstrated that the results obtained from cytological, embryological and genetical investigations are helpful in interpreting some of the problems of classification and of phylogenetic evolution. Therefore, a more complete study of a larger number of the solanaceous plants is needed.

2) *Selection of the functioning macrospore.* — The process of degeneration occurring immediately after the meiotic divisions are completed, and resulting in complete disorganization and disappearance of the non-functional macrospores, does not involve the members of a tetrad at the same time. Degeneration usually begins at the micropylar end and expands progressively toward the chalaza. The products of the micropylar dyad are the first to show marked signs of degeneration. Indications for that may be noted as early as before the second meiotic division is completed (Fig. 5). This division in the micropylar dyad, in such cases, is lagging a bit behind that in the chalazal dyad.

Several instances have been observed, in which besides the functioning macrospore one or two additional spores of the same tetrad show a tendency to persist and to function. There is some variation as to the position of the competing macrospores. In a number of cases the innermost and apical macrospores were found to compete, the other two in the middle presenting already a completely disorganized appearance (Fig. 19). While the elimination of the three upper macrospores is the rule, in extreme cases the three lower ones were seen to disintegrate, the apical spore remaining to function. This exceptional condition, as shown in Fig. 20, has been encountered in preparations only once.

From these observations may be understood, that any one of the macrospores is potentially capable of giving rise to an eight-nucleate megagametophyte. All four macrospores have a fair chance of becoming functional. But it is the innermost of them which is more favourably situated and destined to survive and to proceed normally in further stages of the megagamete-

tophyte development to maturity. The process of selection is completed at a relatively early stage of development, before the first nuclear division of the selected spore has taken place. The functioning spore is distinguishable from the very beginning; it is always a little in advance to the others.

3) „Triads“, „dyads“ and „monads“. — Several instances were observed, in which the formation of a tetrad of macrospores has been omitted. Instead of four, a reduced number of cells are produced.

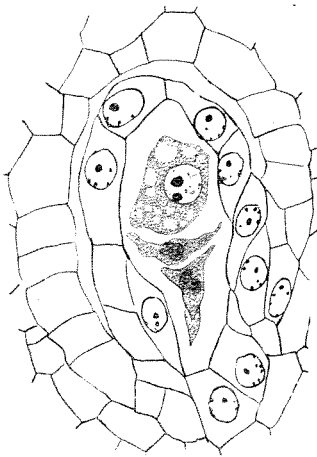


Fig. 20.

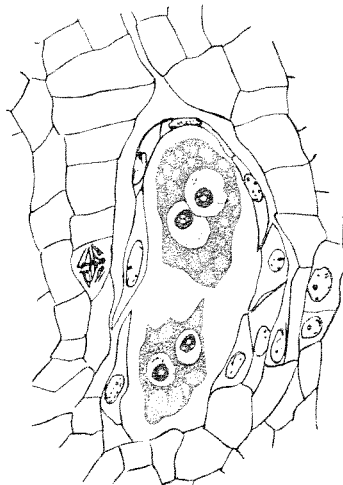


Fig. 21.

a) Very often the micropylar dyad was seen to degenerate at an early stage, before the initiation of the second meiotic division, whereas the chalazal dyad normally completed its division into two macrospores. An early degeneration of the micropylar dyad is found in *Solanum tuberosum*, as reported by Rees-Leonard (1935). Occasionally an aborted spindle of the second meiotic division is to be seen in the micropylar dyad. Fig. 5. shows a such case of early degeneration of the micropylar dyad. As a result of these processes three cells or „triads“ are formed, among them one dyad (toward the micropyle) and two chalazal macrospores.

b) Not infrequently the second meiotic division was completed, but it was not followed by cytokinesis. As a result two

binucleate cells or „dyads“ are formed (Fig. 21). From the normal macrospores the binucleate „dyads“ differ in that they have the value of bispores, each nucleus corresponding to that of a macrospore nucleus. In some instances the micropylar dyad was found to degenerate before the second meiotic division of its nucleus occurs; in another case the micropylar dyad remained uninucleate, whereas the chalazal one contained two nuclei (Fig. 22) or, in some cases, an aggregate of nuclei of different size (Fig. 23).

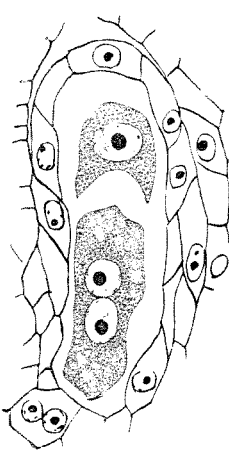


Fig. 22.

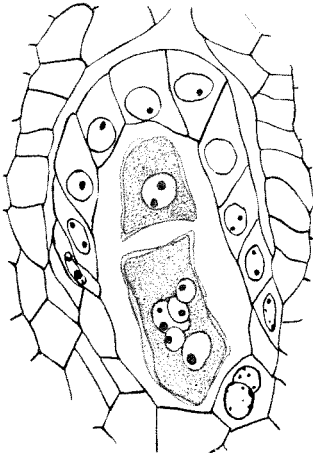


Fig. 23.

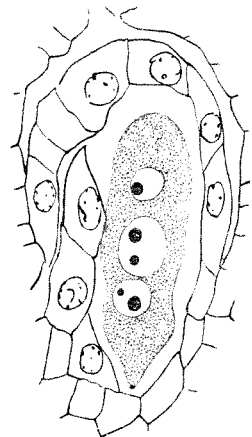


Fig. 24.

c) In one extremely exceptional case the divisions of the macrosporocyte nucleus were not followed by cytokinesis, and in consequence instead of four cells only one multinucleate cell was found. No trace that would indicate the presence of tetrads or dyads could be detected. Fig. 24 shows a such cell containing three nuclei. These nuclei may be homologized with the dyad and tetrad nuclei. A such cell may be designated as „monad“. In this connection may be quoted, that a similar case has recently been reported by Anderson (1933) for Red Elongate, a primary trisomic variant of *Oenothera franciscana*.

— The structures here recorded, resulting from a failure of karyo- or cytokinesis, present an abnormal appearance and there is no doubt that they are not viable. Sooner or later a cessation of development occurs and degeneration begins. In no

case such abnormal structures have been seen to proceed so far in development as to the mature gametophyte. They are arrested in their development, as indicated by their unelongated condition. Many cases have been seen, in which the four-nucleate megagametophyte was very small, with remains of the three non-functional spores at the micropylar end, and all surrounded by an intact nucellus (Fig. 25). The causes of this inhibited and abnormal condition are not known. In the same ovarian cavity may be seen the macrosporangia at different stages of development; besides the macrosporangia with an eight-nucleate macrogametophyte are to be observed those with dyads or tetrads. The multipartition of the dyad nucleus, as stated above, is doubtless an evidence of a pathological condition of the cell. The abnormalities which occur during the development of the female gametophyte of *Datura tatula* may be due to the influence of environmental stimuli. That the environmental factors may play an important rôle in producing developmental abnormalities it has been admitted and experimentally shown by many investigators. But it is not excluded that hybridity may as well account to a certain degree for abnormalities observed.

4) *Binuclearity*. — The occurrence of the binucleate cells immediately below the archesporium in *Datura tatula* has generally been observed (Fig. 2). These cells were seen only in young nucelli. As far as the writer is aware, the binuclearity in the nucellar tissue has not been recorded up to this time. Whether the binucleate condition here may be considered as a normal phase in tissue development, as supposed by some investigators (Beer and Arber, 1915, 1920; Pranker d 1915) or this condition may be explained in another way (see Wareham, 1936), it is an open question. The origin and fate of these binucleate cells is not clear. In older tissue there is no binucleate cells, the uninucleate condition having been gradually restored in some way.

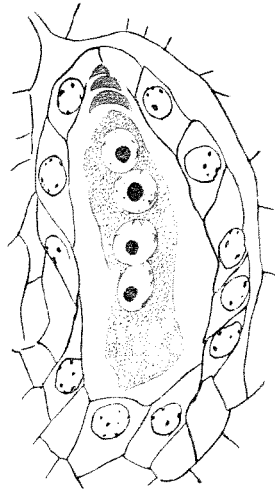


Fig. 25.

5) *Syn-nucelli*. — In several instances two macrogametophytes were observed to develop within the same macrosporangium. In one case the chalazal macrosporocyte was in dyad stage (in another in tetrad stage), whereas the adjacent structure was a macrogametophyte at the binucleate stage (Fig. 26). An examination of these cases showed, that both structures were separated from each other by a distinct layer of flattened nucellar cells, an evidence that these structures may be regarded as two nucelli, which have been united (grown together) at a very early stage of development, before the integument appeared. Therefore they may be designated as *syn-nucelli*.

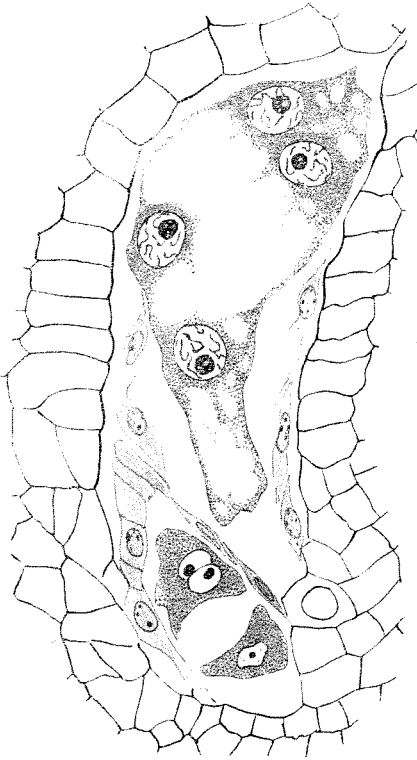


Fig. 26.

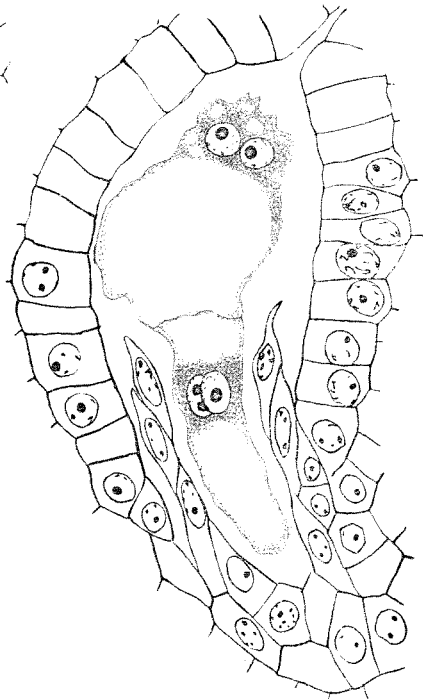


Fig. 27.

6) „*Endosperm-like division*“. — In some very few cases a distinct transverse membrane was seen to divide the four-nucleate gametophyte into two binucleate portions. As shown in Fig. 27, the two separate protoplasmic portions appear to be in a healthy, normal condition. Origin and significance of this exceptional condition could not be understood.

Summary

1) The ovary consists of two (or three) united carpels. By the inturred margins of carpels two (or three) primary locules are formed, one in each carpel. Each locule is further by a secondary septum divided into two smaller ones.

2) Numerous anatropous macrosporangia with a slight transition to campylotropy are borne on the enlarged placentae. The macrosporangia are of amphitropous form.

3) Besides a single-celled archesporium, frequently a multiple archesporial tissue is present.

4) By the two successive meiotic divisions a tetrad of macrospores, arranged in a linear row, is formed. Occasionally a T-shaped form of tetrad has been encountered. The additional macrosporocytes have never been seen to go over the heterotypic metaphase stage.

5) The innermost macrospore persists and continues to develop into the mature macrogametophyte; the other three spores disintegrate. Only in one case the micropylar macrospore was found to persist.

6) A typical eight-nucleate or seven-celled macrogametophyte is formed. The nucellar cells at the sides and apex break down and the macrogametophyte completes its development in direct contact with the mantle-layer (integument-tapetum).

7) A number of exceptional abnormal cases were observed. The occurrence of „triads“, „dyads“ and „monads“ among these abnormalities are especially noteworthy. The question is open as to the causes of the abnormal condition. They represent structures produced by inhibition.

8) The occurrence of binucleate cells directly beneath the archesporium has been noted. In older stages the uninucleate phase is restored in some way. Origin and significance of these binucleate cells remained unknown.

9) Syn-nucelli, originating by union of the two during the first appearance of the macrosporangium primordia at the placenta, have been frequently encountered. In every case only one of them develops to maturity.

10) In very few instances a transverse membrane was observed to separate two binucleate portions of a four-nucleate

macrogametophyte. Origin and significance of this „endosperm-like“ membrane is not known.

11) The occurrence of a number of primitive characters, such as many-celled archesporium and different types of endosperm formation, would indicate that the family of the Solanaceae is to be considered as a primitive one among the Tubiflorae.

(From the Botanical Institute and Garden of the Faculty of Philosophy, University of Beograd).

December, 1936.

LITERATURE CITED:

- Anderson, J. E.*: The genetics and cytology of two fifteenchromosomic mutants from the haploid of *Oenothera franciscana*. — (Amer. J. of Bot., 20, 1933).
- Beer, R. and Arber, A.*: On the occurrence of binucleate and multinucleate cells in growing tissues. — (Ann. of Botany 29, 1915).
- Bhaduri, P. N.*: The development of ovule and embryo sac in *Solanum melongena*. — (Journ. Ind. Bot. Soc., 11, 1932).
- Bitter, G.*: Die Rassen der *Nicandra physaloides*. — (Beih. z. Bot. Centralbl., 14, 1903).
- Cooper, D. C.*: Macrosporogenesis and the development of the megagametophyte of *Lycopersicon esculentum*. — (Amer. J. of Bot., 18, 1931).
- Dahlgren K.V.O.*: Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosten Typen. — (Jahrb. f. wiss. Bot., 67, 1928).
- Focke, W. O.*: Die Pflanzenmischlinge. — (Berlin, 1881).
- Glišić, Lj. M.*: Zur Entwicklungsgeschichte der Solanaceen. Die Endospermbildung von *Datura metel* L. — (Bull. Inst. et Jard. bot. Univ. Beograd, 1, 1928).
- Guignard, L.*: Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — (Ann. sc. nat., Bot., Sér. VI, t. 13, 1882).
- : La double fécondation chez les Solanées. — (Journ. de Botanique, 16, 1902).
- Hofmeister, W.*: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — (Jahrb. f. wiss. Bot., 1, 1858).
- Jönsson, B.*: Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — (Lunds Univ. Arsskr., 16. 1879–80).
- Krüger, Marie*: Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an den Fruchtknoten und Früchten zweier *Solanum*-Chimären und ihrer Elternarten. — (Planta, 17, 1932).
- Nannetti, A.*: Sulle probabili cause della parthenocarpia del *Solanum muricatum*. — (Nuov. Giorn. Bot. Ital., N. S., 19, 1912).
- Palm, Bj.*: Zaaadvorming en zaadsteriliteit in Deli-Tabak. — (Bull. Del. Proofofstat. Medan-Sumatra, Nr. 16, 1922).
- Prankerd, T. L.*: Notes on the occurrence of multinucleate cells. — (Ann. of Botany, 29, 1915).

- Rees-Leonard, O. L.*: Macrosporogenesis and development of the macrogametophyte of *Solanum tuberosum*. — (Bot. Gazz., 96, 1935).
- Satina, S.* and *Blakeslee, A. F.*: Cytological effects of a gene in *Datura* which causes dyad formation in sporogenesis. — (Bot. Gaz., 96, 1935).
- Schnarf, K.*: Embryologie der Angiospermen. — (Handb. d. Pflanzen-Anatomie, 1929).
- : Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — (Berlin, 1931).
- Svensson, H.*: Zytologische-embryologische Solanaceenstudien. I. Über die Samenentwicklung von *Hyoscyamus niger*. — (Svensk Bot. Tidskr., 20, 1926).
- Wareham, R. T.*: „Phragmospheres“ and the „multinucleate phase“ in stem development. — (Amer. J. of Bot., 23, 1936).
- Young, W. J.*: The formation and degeneration of germ cells in the potato. — (Amer. J. of Bot., 10, 1923).
-

ZUR KENNNTNIS DER GLAZIATION UND DES BUCHEN- WALDES BEI BIOGRADSKO JEZERO IN MONTENEGRO

von

P. Černjavski, Beograd.

Im verflossenen Jahre unternahm ich Mitte August¹⁾ eine Exkursion auf die Bjelasica bei Berane, um dort bei einigen Bergseen Bohrungen auszuführen. Bei dieser Gelegenheit wurde auch zum selben Zwecke der See, Biogradsko Jezero besucht, welcher von einem interessanten, meines Wissens noch nicht untersuchten Buchenwalde, umrahmt wird. (Abb. 1).

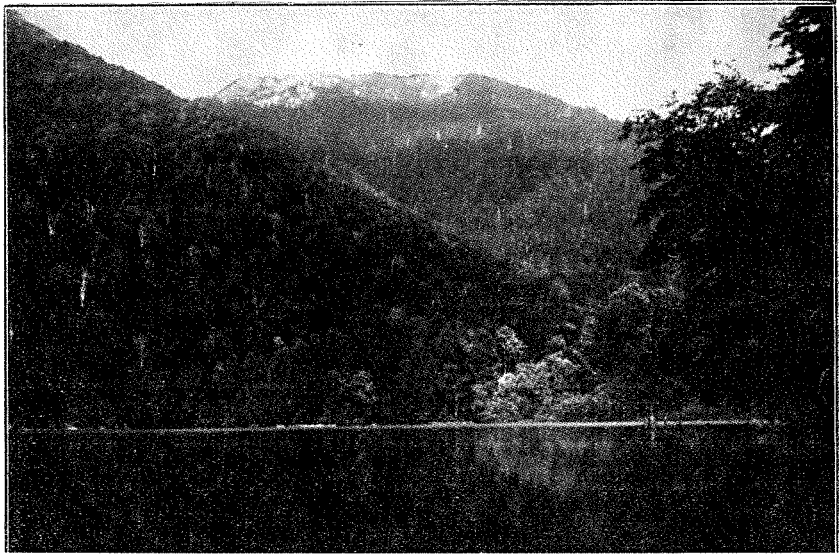


Abb. 1. — Umgebung von Biogradsko Jezero (Photo: Muravjev).

Nach Cvijić ist das Biogradsko Jezero der größte See der Bjelasica, und stellt ein terminales Gletscherbassin dar. Dieser See, welcher infolge Abdämmung durch den Wall einer Stirnmoräne,

¹⁾ In Gesellschaft des Herrn N. Muravjev, Gymnasialprofessors in Berane.

gleich den Alpenrandseen gebildet wurde, füllt den Boden des unteren, glazialen (Würmzeit oder stadial) Gletscherzirkles aus. Der See liegt (bei ungefähr 1094 m ü. M.) nahe dem Tara-Fluße und der Stadt Kolašin in einer trichterförmigen Vertiefung im dichten Walde eingebettet. Das Wasserniveau desselben steigt und sinkt während des Jahres merklich. Bei meinem Besuche war das Niveau des Sees niedrig, und seichte Randpartien desselben waren bereits trocken. Das Wasser des Sees war deutlich braun gefärbt, es enthielt auch zahlreiche Blutegel. Damals konnte ich keinen Abfluß des Sees bemerken. Beim Ausgange desselben schloß eine große Moräne wie eine Barriere beim damaligen, niedrigen Wasserstande jeden oberirdischen Abfluß des Sees vollkommen ab. Der Fluß Jezerštica (Cvijić) oder Biogradska Reka (Milojević) existiert nur während des Frühlings, wenn der See angefüllt ist.

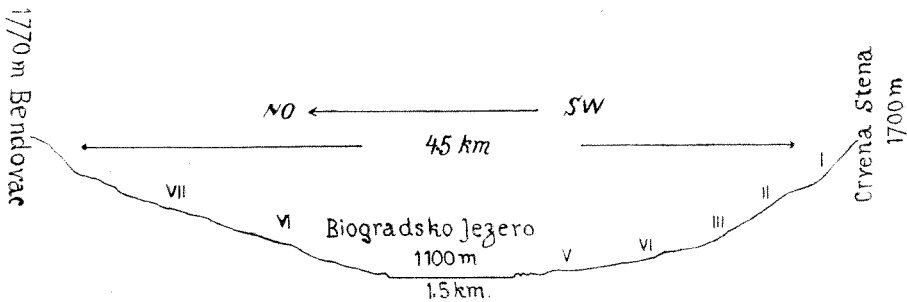


Abb. 2. — Schematische Verteilung der Einzelbestände bei dem See von Biogradsko Jezero.

Die von Eruptivgesteinen (Quarz-Porphyr und Porphyrit) gebildeten²⁾ steilen Bergabhänge um den See herum sind dicht mit Wald bestanden, welcher vorm Weltkriege als eine Art Jagdrevier gedient hat, in dem der Waldschlag streng verboten war. Obgleich das Verbot des Waldschlages in der Biogradska Gora noch heute besteht, so fallen trotzdem nicht selten mächtige Waldbäume der Axt zum Opfer.

Die große Steilheit der Bergabhänge, welche das Heraus-schleppen der gefällten Baume sehr erschwert, bewahrt jedoch den Wald von seiner Vernichtung. Daher sieht man heute, daß der Wald nur in der Nähe der sommerlichen Ansiedlungen der Berghirten, besonders in Hinsicht der Koniferen, die als Bauma-

²⁾ Mündlich Čubrilović und Jovanović.

terial dienen, merklich ausgerodet ist. Die unteren Teile von Biogradska Gora sind aber fast undurchdringlich, stellen jedoch kaum einen eigentlichen Urwald vor.

Der Wald, Biogradska Gora, wurde von mir vom Goleš Katun (1700 m ü. M.) im Westen bis zur Berghütte (1100 m u. M.) hinab in Nordosten und dann in der Richtung nach Bendovac (1772 m ü. M.) gegen Osten aufwärts durchquert. Die folgende Skizze (Abb. 2) stellt ein schematisches Querprofil des Raumes von Goleš Katun, durch das Biogradsko Jezero, bis Bendovac, sowie die entsprechende Verteilung der Waldbestände dar.

Die orographischen Verhältnisse des Standortes bei Biogradsko Jezero ermöglichen hier in den Höhen zwischen 1100-1700 m ü. M. die Bildung eines lokalen Klimas. Dieser Standort ist von Winden und intensiver Beleuchtung geschützt. Das Klima dieses gut isolierten Standortes beim See, Biogradsko Jezero ist milder und feuchter als das rauhe Bergklima der offenen Bergabhänge von Bjelasica in derselben Meereshöhe.

Auf dem Querprofile (Abb. 2) wurden 7 Vegetationsaufnahmen gemacht:

I. Der *Acer Visianii* — Einzelbestand des reinen Hochwaldes.

Derselbe besiedelt den über 45° steilen Bergabhang unter Goleš Katun in der Höhe von 1500-1600 m ü. M. auf etwas rötlichen, lehmigen, zumeist ganz kahlen Boden. In diesem Einzelbestande ist fast ausschließlich Ahorn (*Acer Visianii*); der Kronenschluß der Baumschicht 7/10. Die schlanken, weißen Stämme von *Acer Visianii* sind bis einen halben Meter oder noch mehr stark und über 20 m hoch. Die Buche tritt in diesem Bestande nur vereinzelt auf. Ihre Stämme erreichen selten dieselben Dimensionen und ihr Wuchs ist oft vielstämmig.

Die Strauchschicht und der Nachwuchs des jungen Waldes fehlt in demselben Einzelbestande. Der Boden ist etwa 1/10 vegetationsbedeckt. Die Krautschicht ist dafür sehr arm und besteht größtenteils aus *Polystichum dilatatum* und wenigen Moosen (*Ctenidium molluscum*, *Mnium undulatum* und *Polytrichum* sp.).

Das Fallaub fehlt beinahe vollständig. Die Kahlheit des Bodens in diesem Einzelbestande wird nicht durch den Lichtmangel, sondern hauptsächlich durch die Steilheit des Abhanges bedingt. Außerdem wird bei dem häufigen Durchqueren der Vieh — und Schafherden zur Tränke die Oberfläche des Bodens sehr leicht zerstört.

II. *Der Fagus moesiaca* — Einzelbestand des reinen Hochwaldes.

Die Neigung des Bergabhanges und der Boden ist wie bei dem vorigen Einzelbestande. Der Kronenschluß der Baumschicht ist $6/10$, im welchem nicht der Ahorn sondern die Buche herrscht. Der Ahorn ist sporadisch vertreten. Alle beide sind üppig entwickelt. Ihre Stämme erreichen $3/4$ —1 m Stärke und über 20 m Höhe und tragen häufig Moospolster und Flechten.

Die Strauchschicht und der Nachwuchs des jungen Waldes fehlt. Der Boden ist von Moospolstern und einzelnen Farnen (*Polystichum dilatatum*) bis 2 — $3/10$ vegetationsbedeckt und fast ohne Fallaub, wie im ersten Einzelbestande.

III. *Der Fagus moesiaca* — Einzelbestand des gemischten Hochwaldes.

Beim Abstieg vom zweiten Einzelbestande ist der Waldbestand mehr gemischten Charakters. Hier ist der Bergabhang bereits unter 45° steil. Der Kronenschluß der Baumschicht ist bis $6/10$, in welchem wieder die Buche vorherrscht. Ahorn und Tanne sind in ziemlichen Mengen vertreten. Alle Bäume sind mächtig entwickelt. Dieser Einzelbestand ist viel wilder und undurchdringlicher als die beiden früheren.

Die Stämme und Zweige sind reichlich mit Moosen und Flechten überkleidet. Die Strauchschicht fehlt oder besteht aus einzelnen Sträuchern von *Lonicera Xylosteum*. Der Nachwuchs des jungen Waldes fehlt.

Die Krautschicht ist ebenfalls sehr schwach entwickelt. Häufig begegnet man einer reichen Krautvegetation dort, wo der Kronenschluß der Baumschicht nicht bedeutend ist, oder an durch Stürme gebildeten Waldlichtungen. Moose sind üppig entwickelt, aber die Blütenpflanzen sind außer *Asarum*, *Anemone*, *Actaea*, *Viola*, *Oxalis*, *Impatiens*, *Sanicula*, *Polygonatum*, *Paris* und *Luzula* ganz unterdrückt. Eine Menge junger Sämlinge von Tanne, Buche und Ahorn sind auf Waldlichtungen den Krautpflanzen beigemischt. Das Fallaub ist nicht mächtig, merklich vorhanden.

IV. *Der Abies alba* — Einzelbestand des gemischten Hochwaldes.

Dieser liegt bereits in der Nähe des Sees und stellt auf den sanft geneigten Berghängen einen Mischwald dar.

Der Kronenschluß der Baumschicht ist bis zu $4/10$; die Bäume, besonders die mit Moosen und Flechten bekleideten

Tannen sind von erstaunlichen Dimensionen, wie niemals vorher. Der Abstand zwischen denselben beträgt 10 bis 20 m. Windbrüche trifft man hier am häufigsten an.

In diesem Bestande der Buche mit Ahorn überwiegt die Tanne.

Die Strauchschicht fehlt. Der Nachwuchs des jungen Waldes ist unbedeutend. Jedoch ist die Krautschicht mit Baumsämlingen auf durch Windbrüche entblößten Stellen dichter. Hinsichtlich der Krautarten gibt es zwischen diesem und dem vorigen Einzelbestande keinen Unterschied. Im vierten Einzelbestande jedoch ist *Asperula odorata* sehr häufig.

Obgleich das Fallaub mächtiger als im vorigen Einzelbestande ist, so bildet es keine ununterbrochene Bodendecke. Im dritten wie auch im letzten Einzelbestande treten nicht selten Buchenstämme mit ganz ~~wild~~ und glatter Borke auf, die häufig Birken vortäuschen können.

V. *Der Fagus moesiaca -- Corylus Avellana Einzelstand des gemischten Waldes.*

Diesen Einzelbestand trifft man am westlichen Ufer des Sees auf einer Moräne an, welche durch große Massen aufgehäufter Kalkfelsblöcke gleichsam eine Barriere bildet und deshalb den oberirdischen Abfluß aus dem See verhindert. Hier kann man nur von einer Steinwildnis und nicht von einem Boden sprechen. Dieser Waldbestand ist bedeutend niedriger als in allen früheren Einzelbeständen. Derselbe stellt wiederum einen fast undurchdringlichen Bestand von frischen und vermoderten Waldbäumen und Sträuchern dar.

Dieser Standort befindet sich in der Nähe des Ausgangs der Schlucht beim Biogradsko Jezero. Hier machte sich uns ein sehr starker Wind gleich einem Zugwinde bemerkbar. Vielleicht kann sich wegen dieser anhaltenden Zugwinde der Bestand zu einem Hochwald nicht entwickeln.

In floristischer Hinsicht ist in diesem Einzelbestande die Strauchschicht reich entwickelt. Der Kronenschluß der Baumschicht, die häufig aus *Fagus moesiaca*, *Acer Pseudoplatanus*, *A. Visianii*, *Ulmus montana* und *Fraxinus excelsior* und seltener aus *Abies alba* und *Sorbus Aucuparia* besteht, ist bis zu 6/10. In der Strauchschicht dominiert *Corylus Avellana*. Von Lianen sind *Clematis Vitalba* und *Lonicera Caprifolium* sehr häufig.

Tabelle I.

	EINZELBESTÄNDE				
	I	II	III	IV	V
Waldschicht:					
<i>Fagus moesiaca</i>	+ . 2	4 . 1—2	3—4 . 1—2	2 . 1—2	2—3 . 1—2
<i>Acer Visianii</i>	4 . 1	+	2—3 . 1	2 . 1—2	2 . 1
<i>Abies alba</i>		+	1—2—3 . 1	2—3 . 1	+
<i>Picea excelsa</i>		+	+		
<i>Acer Pseudoplatanus</i>					2 . 1
<i>Fraxinus excelsior</i>		+	+		2 . 1
<i>Ulmus montana</i>		+	+	1 . 1	2 . 1
<i>Sorbus Aucuparia</i>					+
Strauchschicht:					
<i>Corylus Avellana</i>					2 . 2
<i>Evonymus europaeus</i>					1 . 2
<i>Rhamnus fallax</i>					1 . 2
<i>Crataegus Oxyacantha</i> (?)					1 . 1
<i>Rosa lutetiana</i>					1 . 1
<i>Coronilla emeroides</i>					1 . 2
<i>Viburnum Opulus</i>					1 . 2
<i>Lonicera alpigena</i>					1 . 2
Lianen:					
<i>Clematis Vitalba</i>					2 . 2
<i>Lonicera Caprifolium</i>					1 . 2
„ <i>Xylosteum</i>			+ . 2		
Krautschicht:					
<i>Mercurialis perennis</i>			+	+	
<i>Asarum europaeum</i>			+	+	
<i>Anemone ranunculoides</i>			+	+	
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>			+	+	+
<i>Actaea spicata</i>			+	+	
<i>Viola silvestris</i>			+	+	
<i>Oxalis Acetosella</i>			+	+	
<i>Geranium Robertianum</i>			+	+	+
<i>Impatiens noli tangere</i>			+	+	
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>			+	+	
<i>Saxifraga rotundifolia</i>			+	+	+
<i>Geum urbanum</i>					+
<i>Coronilla varia</i>					+ . 2
<i>Epilobium montanum</i>			+	+	
„ <i>angustifolium</i>					+
<i>Sanicula europaea</i>			+	+	
<i>Chaerophyllum sp.</i>			+	+	
<i>Angelica silvestris</i>					+
<i>Veronica urticifolia</i>					+ . 2
<i>Digitalis ambigua</i>					+
<i>Glechoma hirsuta</i>		+	+	+	
<i>Salvia glutinosa</i>					+
<i>Stachys palustris</i>					+
<i>Cynanchum Vincetoxicum</i>					+
<i>Galium silvaticum</i>					+ . 2
<i>Asperula odorata</i>		+	+	1 . 3	+ . 2
<i>Lactuca muralis</i>			+	+	

Jede von diesen 5 Einzelbeständen der Biogradska Gora bedeckt eine Fläche von einigen Hektar, die gewiß größer als der Minimalraum der entsprechenden Waldassoziationen ist. Hinsichtlich der Baumschicht unterscheidet sich der erste Einzelbestand scharf von allen anderen. Allerdings kann man sich vorstellen, daß der *Acer Visianii*-Einzelbestand den Rest des durch den Menschen dezimierten zweiten Einzelbestandes (Der *Fagus moesiaca*-Einzelbestand des Hochwaldes) darstellt. In Hinsicht der Standortbedingungen sieht man zwischen dem ersten und zweiten Einzelbestande keinen Unterschied. Sie stellen aber in Hinsicht der Baumschicht zwei verschiedene Zusammensetzungen dar. Alle hier beschriebenen Einzelbestände von Biogradska Gora sind nicht räumlich begrenzt, sondern es geht stets die eine unmerklich in die andere über. Außer dem fünften Einzelbestande von Biogradska Gora gehören alle anderen, zu derselben Buchenassoziation, obwohl sie eine größere Fläche besetzen und quantitativ sehr verschieden zusammengesetzt sind. Alle Einzelbestände von Biogradska Gora beziehen sich mit Ausnahme des fünften allerdings auf die geographischen Varianten der mitteleuropäischen Buchenassoziation des *Fagetum acerosum* (Rübel). In der Baumschicht der Buchenbestände von Biogradska Gora werden *Fagus silvatica* und *Acer Pseudoplatanus* durch *Fagus moesiaca* und *Acer Visianii* ersetzt. Die beiden letzten Bäume spielen im Walde von Biogradska Gora die gleichwertige biozöologische Rolle, wie *Fagus silvatica* und *Acer Pseudoplatanus* in den entsprechenden mitteleuropäischen *Fageta* (Koch in Rübel).

Mit Rübel kann man annehmen, dass unser Buchenwald wegen der merklichen Beimengung der Tanne eine Assoziation darstellt, welche „zu einem Unterverband des *Fagion abietosum*“ gehört. Der fünfte Einzelbestand trägt bereits einen Übergangscharakter von Eichen- zu Buchenassoziationen.

Der Wald von Biogradska Gora, in welchem *Fagus moesiaca* und *Acer Visianii* die zwei wichtigsten Komponenten darstellen, ist gewiß nicht jüngeren Ursprunges. *Acer Visianii* ist kein mitteleuropäischer Waldbaum, der in postglazialer Zeit auf die Balkanhalbinsel gekommen ist, sondern einer der häufigen Balkanendemiten. *Fagus moesiaca*, mit ihrem Hauptareal im östlichen Teile des Mittelmeergebietes (im Sinne Engler's) ist ebenfalls nicht mitteleuropäisches Ursprunges der glazialen oder potglazialen

Zeit. Die Zugehörigkeit der Buchenformen vom westlichen Mittelmeergebiete zu denselben Formen der europäischen Buche, welche Botaniker noch von der Linnéischen Zeit her als gewiß annehmen, muß man also nachprüfen. Die Unterschiede zwischen der asiatischen und europäischen Buche sind nicht nur rein morphologischer, sondern auch biologischer und genetischer Art (Wulff).

Zweifellos gehört auch oben genanntes *Blechnum Spicant* nicht den glazialen oder postglazialen Immigranten an, sondern er ist auf der Balkanhalbinsel von vorglazialen Ursprung.

Um zu sehen, ob sich die Pollenspektren der Oberflächenproben die Zusammensetzung des Waldes bei Biogradsko Jezero wiederholen, habe ich im Abstiege drei Moosproben genommen. Die Pollenanalyse derselben gibt folgende Ergebnisse.

Das erste Moospolster.

Dasselbe wurde von einem gefällten Buchenstrunke im dritten Einzelbestande genommen. Es war ein dichtes, bis 1 cm großes Moospolster, das von *Homalothecium Philippeanum* und *Ctenidium molluscum* zusammengesetzt war. Für die Analyse wurde ein bis 1 cm³ großes Stück aus der Mitte des Polsters ausgewählt. Die Probe wurde wie üblich in 10% KOH gekocht und zentrifugiert. Nach der Zentrifugierung derselben bekam ich so pollenreiche Präparate, daß ein Präparat, höchstens zwei für die Analyse genügten.

Folgendes Pollenspektrum, welches die prozentuelle Pollenmenge der Waldbäumen darstellt, erhielt ich von dem ersten Moospolster:

Abies = 90%; *Pinus* = 4%; *Picea* = 3,5%; *Fagus* = 0,5%;
Alnus = 0,5% und *Ulmus* = 0,5%.

Außer 239 Baumpollen wurden noch einige Pollenkörner von cf. Caryophyllaceen, Farnsporen und Diatomeen beobachtet. Bei der mikroskopischen Durchsicht der oberen Teile der jungen grünen Moosstengel vom selben Moospolster, sieht man deutlich, wie viel Tannepollen von den Moosblättern aufgehalten wurde. Dieses Pollenspektrum gibt keineswegs das Bild der Waldzusammensetzung im dritten Einzelbestande, in welchem die Buche und nicht die Tanne dominiert. Außerdem fehlt der Ahornpollen, obwohl der Ahorn in Häufigkeit der Buche nicht viel nachsteht.

Das zweite Moospolster.

Dasselbe stellt ein lockeres, bis 5 cm großes Moospolster von *Antitrichia curtispindula* dar, und wurde im vierten Einzelbestande von einem Buchenstumpfe genommen. Für die Pollenanalyse wurden von zweiten Moospolster drei Proben erwählt.

Erste Probe. Die Oberfläche des Polsters von jüngeren grünen Moosstengeln gab folgendes Pollenspektrum:

Fagus = 76⁰/₀; *Abies* = 14⁰/₀; *Pinus* = 2⁰/₀; *Ulmus* = 2⁰/₀; *Alnus* = 1⁰/₀; *Picea* = 1⁰/₀; *Quercus* = 0,1⁰/₀; *Betula* = 0,1⁰/₀; *Carpinus* = 0,1⁰/₀; *Tilia* = 0,1⁰/₀; *Acer* = 1⁰/₀; *Salix* = 1⁰/₀; *Corylus* = 1⁰/₀.

Ferner wurden Pollen von cf. Caryophyllaceen und Compositen, Farnsporen, Pilzhyphen und — sporen, sehr selten die *Nephelae* — Tönnchen und sehr häufig Rhizopoden beobachtet.

Dieses Pollenspektrum stimmt fast mit der rezenten Waldzusammensetzung überein, obzwar der Ahornpollen zweifellos stark unterrepräsentiert ist. Bei der mikroskopischen Durchsicht der jüngeren Moostengel sieht man deutlich, daß der Buchenpollen häufiger als der Tannenpollen von den Moosblättern aufgehalten wird.

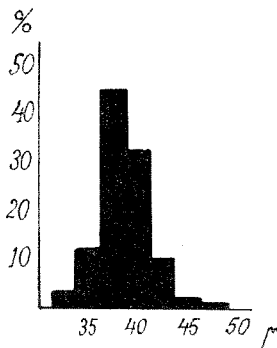


Abb. 3. — Diagramm der Buchenpollengröße (100 Pollen).

Der Buchenpollen (Abb. 3) gehört nach seiner Größe dem großen Buchenpollen (*Fagus orientalis* — Klasse) an.

Leider konnte ich wegen der späten Jahreszeit (August!) und besonders wegen der sehr hohen Äste keine männlichen Blüten sammeln, obwohl damals gerade die Buche reichlich fruktifizierte. Die Kupula der Buche von Biogradska Gora zeigt auf den ersten Blick eine große Ähnlichkeit mit der europäischen Buche. Bei sorgfältiger Untersuchung kann man diese Ähnlichkeit bezweifeln. Bei der Buche von Biogradska Gora sind die unteren Stipeln auf der Kupula linear, manchmal bis 12—13 mm lang, häufig im unteren Drittel bis 1 mm breit, oben manchmal fast 0,5 mm oder noch breiter, meistens flach und nicht rund, doch niemals grün, sondern braun gefärbt. Diese Merkmale sind nach Wulff für die orientalische (*Fagus orientalis* Lipsky)

Buche charakteristisch. Die Blätter der Buche von Biogradska Gora unterscheiden sich durch keil- oder ovalkeilförmige Gestalt und durch Zahl (8-10) der Seitennerven von den Blättern der europäischen (*Fagus silvatica* L.) Buche, und nähern sich durch diese Merkmale wieder den Blättern der asiatischen (*F. orientalis* Lipsky) Buche.

Meines Erachtens haben wir im Walde von Biogradska Gora mindestens die intermediäre und keineswegs die typische europäische Buchenform.

Zweite Probe. Die braunen, bereits abgestorbenen Moosstengel der unteren Teile des Moospolsters sind mit folgendem Pollenspektrum charakterisiert:

Fagus = 50⁰/₀; *Abies* = 41,5⁰/₀; *Pinus* = 5,5⁰/₀; *Picea* = 2,0⁰/₀; *Alnus* = 0,1⁰/₀; *Corylus* = 0,1⁰/₀; *Salix* = 0,1⁰/₀.

Außer den häufigen Rhizopoden, Pilzhypen und — sporen wurde noch einiger Pollen von cf. Compositen, Caryophyllaceen und Farnsporen gefunden. Ahornpollen fehlt. Die Zahlenverhältnisse des Buchen — und Tannepollens stimmen jedoch nicht so gut wie die der ersten Probe bei der Zusammensetzung im vierten Einzelbestande überein.

Dritte Probe. Ein Stück durch die ganze Breite des Moospolsters stellt eine gemischte Probe von grünen und braunen Moosstengeln dar. Das Pollenspektrum der dritten Probe im Vergleich mit den beiden anderen Proben desselben Moospolsters zeigt einen wichtigen Unterschied:

Abies = 64⁰/₀; *Fagus* = 13,5⁰/₀; *Ulmus* = 12,5⁰/₀; *Pinus* = 2⁰/₀; *Acer* = 1,5⁰/₀; *Tilia* = 0,5⁰/₀; *Betula* = 0,5⁰/₀; *Salix* = 0,5⁰/₀; *Corylus* = 0,5⁰/₀.

Der Tannepollen dominiert in demselben Spektrum und derjenige der Buche ist sehr unterdrückt, doch der Ulmenpollen ist zahlreich. Der Pollen cf. Caryophyllaceen und Farnsporen ist selten. Diatomeen, Pilzhypen und -sporen sind häufiger.

Die Mengenverhältnisse des Pollens von Tanne, Buche und Ulme stellen keinen mittleren Wert der Pollenzahlen der ersten Probe dar, obwohl dieselben sehr an das Pollenspektrum des ersten Moospolsters erinnern. Es ist nicht anzunehmen, daß diese beiden Pollenspektren einem älteren, nicht rezenten Waldbestande angehören. Die Abwesenheit des Ahornpollens oder seine geringe Menge steht zweifellos mit der geringen Resistenzfähigkeit des Ahornpollens in Verbindung.

Das dritte Moospolster.

Letzteres Moospolster ist bis 1 cm hoch und besteht aus *Homalothecium Philippeanum*. Dieses Moospolster ist jedoch dichter als das zweite und lockerer als das erste. Das dritte wurde ebenfalls im vierten Einzelbestande von einem gefällten Buchenstamme genommen. Eine Probe durch das Polster ergibt folgendes Pollenspektrum:

Fagus = 63⁰/₀; *Abies* = 30⁰/₀; *Pinus* = 2⁰/₀; *Picea* = 1,5⁰/₀; *Quercus* = 1⁰/₀; *Betula* = 0,5⁰/₀; *Alnus* = 0,5⁰/₀; *Ulmus* = 0,1⁰/₀; *Carpinus* = 0,1⁰/₀; *Tilia* = 0,1⁰/₀.

Hasel- und Ahornpollen fehlt. Bei der mikroskopischen Durchsicht der grünen Moostengel des dritten Polsters sieht man, daß der Tannepollen in merklicher Menge vertreten ist.

Auf der Tabelle II sind die Pollenspektren der Oberflächenproben von Biogradska Gora zusammengestellt.

Tabelle II.

Pollenarten in prozentueller Menge	III. Einzelbestand (Buche überwiegt)	IV. Einzelbestand (Tanne überwiegt)				Mittelwertige, prozentuelle Pollenmenge		
	Das erste Moospolster	Das zweite Moospolster			Das dritte Moospolster			
		Sehr dichte Struktur	I Probe	II Probe			III Probe	Dichtlockere Struktur
			Sehr lockere Struktur					
Waldbäume von Biogradska Gora	%	%	%	%	%	%		
<i>Fagus</i>	0,5	76	50	13,5	63,5	40		
<i>Abies</i>	90	14	41,5	64	30	48		
<i>Picea</i>	3,5	1	2	2	1,5	2		
<i>Pinus</i>	4	2	5,5	2	2	3		
<i>Quercus</i>		0,1			1	Spuren		
<i>Carpinus</i>		0,1			0,1	„		
<i>Ulmus</i>	0,5	2		12,5	0,1	3		
<i>Tilia</i>		0,1		0,5	0,1	Spuren		
<i>Acer</i>		1		1,5		„		
<i>Betula</i>		0,1		0,5	0,5	„		
<i>Alnus</i>	0,5	1	0,1		0,5	„		
<i>Fraxinus</i>						spurenlos		
<i>Salix</i>		1	0,1	0,5		Spuren		
<i>Corylus</i>		1	0,1	0,5		„		

Diese Tabelle zeigt, daß die Pollenspektren der Oberflächenproben von Biogradska Gora mit der rezenten Zusammensetzung der Einzelbestände desselben Waldes nicht immer übereinstimmen. Obwohl der Ahorn im vierten Einzelbestande dieselbe Rolle wie die Buche spielt, so ist sein Pollen im entsprechenden Spektrum nur im Spuren vorhanden. Der Ulmenpollen ist deutlich. Die Pollenspuren von Eiche, Linde und Erle zeigen an, daß diese Bäume im Walde von Biogradska Gora spärlich auftreten können. Die Weide bildet ringsum den See dichte Bestände, ihre Pollenmenge ist jedoch sehr gering. Die Spuren von Birkenpollen stammen von einzelnen Bäumen in den oberen Waldbeständen über dem See, wie die bei Bendovac. Die Fichte ist bei ihrer Seltenheit auf der Biogradska Gora in den Pollenspektren ziemlich gut vertreten und nicht überrepräsentiert. Jedoch kann der Kiefernpollen in den Pollenspektren der Oberflächenproben von Biogradska Gora durch Ferntransport erklärt werden.

Im bezug der Tanne und Buche geben die einzelnen Pollenspektren kein wahres Bild der Mengenverhältnisse zwischen Tanne und Buche in heutigen Waldbeständen von Biogradska Gora. Die mittelwertigen, prozentuellen Pollenmengen der Tabelle II weisen wieder die nicht wahren Mengenverhältnisse im Walde von Biogradska Gora auf.

Wenn wir die grünen Moosstengel desselben Moospolsters von Biogradska Gora im Wasser, ohne Kochen, untersuchen, so sehen wir, daß der große Tannen-, Fichten- und Kiefernpollen mehr von den Blättern der dichtrasigen (*Ctenidium molluscum*) als der lockerrasigen (*Antitrichia curtispindula*) Moospolster eingeschlossen wird. Das Regenwasser wäscht bei den letzteren Proben den großen Pollen leicht nach unten aus. Deshalb sind die unteren Proben des zweiten lockeren Moospolsters viel reicher an Tannepollen als die oberen desselben Polsters. Auch der Wind bläst den großen Pollen leichter aus dem lockerrasigen als aus dem dichtrasigen Moospolster aus.

Auf die heutige Ungleichheit zwischen den Pollenspektren einiger Oberflächenproben und der Waldzusammensetzung, hat erst Erdtman (in Rudolph-Firbas), und dann andere Autoren hingewiesen. Rudolph und Firbas waren mit der Annahme von Erdtman nicht einverstanden, und erklärten daher diese Ungleichheit nicht durch ältere Entstehung der Oberflächenproben.

Die Anwendung der Pollenspektren der Oberflächenproben für die Rekonstruktion der rezenten Wälder wächst sich bereits in eine eigentliche Problematik aus. Die lokalen Verhältnisse in den Wäldern, der Wechsel der fertilen und sterilen Jahre, die verschiedene Pollenproduktion und Resistenzfähigkeit des Pollens der Waldbäume, als auch die Fossilisationsprozesse sind nicht die einzigen Faktoren, welche die entsprechende Zusammensetzung des Pollens in den Moospolstern hervorrufen. Die Struktur der Moospolster, die Größe der Moosblätter und die Beschaffenheit des Moosblattes sind bei dieser Frage ebenfalls sehr wichtig.

Alle diese Möglichkeiten beweisen deutlich, daß wir bei der Rekonstruktion der rezenten Wälder mit den Ergebnissen der pollenanalytischen Untersuchung der Oberflächenproben sehr vorsichtig sein müssen.

Bei Biogradsko Jezero wie bei anderen Seen von Bjelasica wurden bis jetzt keinerlei glaziale oder interglaziale pflanzenführende Sedimente gefunden.

Die Resultate der pollenanalytischen Untersuchung der Proben, welche die Bohrungen am See von Biogradsko Jezero ergaben, sind leider wieder fast wertlos. Die westliche Seite des Sees, welche von Weidenbeständen und Sumpfwiesen bewachsen sind, ist nur von grobkörnigen Mineralsedimenten und nicht von Torf oder Grobjetritusgyttja gebildet. Alle diese Proben, von der Oberfläche bis 1 m tief, waren nach der Zentrifugierung sehr pollenarm und zeigten immer die merkliche Anwesenheit des Pollens von *Abies*, *Pinus* und *Picea*. Von Pollen der laubabwerfenden Bäume wurde nur einiger Buchenpollen gesehen. Die pollenreichste Probe war die von 0,35 m, welche jedoch in 5 Präparaten nur 18 Pollenkörner enthielten:

Pinus 7 Pollen, *Abies* 6, *Picea* 3, *Fagus* 2.

Diese Proben sind zweifellos wegen der Sedimentation im schnell fließenden Wasser und wegen der periodischen Austrocknung derselben Sedimente arm an Pollen. In einem zwar sehr begrenzten Sinne kann man jedoch annehmen, daß die ständige Anwesenheit des Koniferenpollens bei den Proben, die durch Bohrung bei Biogradsko Jezero entstanden, auf die größere frühere Häufigkeit der Tanne und Fichte im Walde von Biogradska Gora, sowie auf den Kiefern- und Mughusgürtel oberhalb dieses

Waldes hinweisen. Das heutige Vorherrschen der laubabwerfenden Bäume steht gewiß nicht im Zusammenhange mit den angeblichen Klimaänderungen, sondern wahrscheinlich mit den Fällen von Koniferen im Walde von Biogradska Gora.

Die untersuchten Sedimente von Biogradsko Jezero gehören der historischen Zeit oder höchstens dem Ende des Postglazials an. Die pflanzlichen Reste von Biogradsko Jezero bieten noch keine Möglichkeit, die Alterbestimmung der verschiedenen Glaziationsphänomene (die Höhe der Schnee-, der Waldgrenze etc.) zu kontrollieren. In dieser Hinsicht stehen uns nur die Ergebnisse von Cvijić zur Verfügung, welcher annimmt, daß das Alter allen deutlich entwickelten Moränen von Bjelasica der Würmeiszeit und seinen verschiedenen Stadien angehören.

Cvijić hat approximativ die Höhe der Schneegrenze der Glaziation auf Bjelasica berechnet und nimmt an, daß während der Würmglaziation diese Grenze bei 1500 m ü. M. gelegen ist. Stimmt diese Höhe der Schneegrenze mit der Lage derselben während der letzten Glaziation überein, so muß man schließen, 1) daß die Abhänge von Bjelasica in der Nähe von Biogradsko Jezero damals ganz waldfrei, oder nur mit isolierten Waldresten oder einzelnen Bäumen bewachsen waren, 2) daß die damalige obere Waldgrenze unter dem heutigen Seeniveau von Biogradsko Jezero gelegen war und 3) daß der Wald von Biogradska Gora im Postglazial entstanden war.

Die spätere Arbeit von Kays er korrigiert die Angabe von Cvijić betreffs der Glaziation in Sinjavina und Durmitor in Westmontenegro. Bjelasica liegt sehr nahe bei der Sinjavina, von welcher sie nur durch den Tara-Fluß geteilt ist, weshalb man die Ansicht von Kays er auch für Bjelasica anwenden kann.

Derselbe nimmt an, daß die Schneegrenze in Westmontenegro bedeutend höher gelegen war, als es Cvijić angenommen hatte.

Pollenanalytische Untersuchungen von Vlasina (1200 m ü. M.) weisen keineswegs auf die Waldlosigkeit der weiteren Umgebung von Vlasina während der Bildung ihrer ältesten organogenen Sedimente hin. Meine vorläufigen Ergebnisse der pollenanalytischen Untersuchungen von einem See (1700 m ü. M.) des Visitor in Montenegro bestätigen auch, daß der letztere See, als seine ältesten organogenen Sedimente (stadiales oder bereits postglaziales Alter?) gebildet wurden, von einem aus Kiefer und Tanne gebildeten Walde umgeben war.

Zweifellos war die damalige (stadiale oder postglaziale?) Höhe der Waldgrenze auf dem Visitor auch höher als 1700 m gelegen. Auch die glazialen Höhenverhältnisse der Waldgrenzen auf Bjelasica ändern sich, wenn man die Lage der Schneegrenze auf dem letzten Berge in Übereinstimmung mit der Ansicht von K a y s e r höhersetzt. Die Umgebung des Sees war während der stadialen oder postglazialen Zeit wahrscheinlich sowohl unterhalb als auch oberhalb desselben bewaldet.

Alle bekannten Tatsachen betreffs der Glaziation in Montenegro sprechen für die Annahme des jüngeren Ursprungs der deutlich entwickelten Moränen und fluvioglazialen Ablagerungen bei Biogradsko Jezero. Deshalb kann man annehmen, daß Bjelasica, mit der mittelwertigen Höhe von ca 2000 m und die höchsten Gipfeln von ca 2200 m ü. M., deutliche Spuren nur einer Glaziation (jüngere Glaziation nach K a y s e r = Würmglaziation nach C v i j i ć) aufweisen.

Die vermutliche ältere Glaziation bei Biogradsko Jezero hat nach C v i j i ć und K a y s e r keine deutlichen Moränenablagerungen zurückgelassen. K a y s e r zitiert: „bis sich der kompliziertere Fall einer Mehrzahl der Vereisungen wirklich wissenschaftlich etwa aus interglazialen Ablagerungen beweisen lassen sollte.... (muß man) mit der Annahme einer einmaligen Vergletscherungsperiode auskommen von etwa folgendem Schema: Ein maximaler Eisvorstoß, dem heute verwachsene, unklare, tiefste Moränen angehören, einerseits langdauerndes Rückzugsstadium... und dann noch ein bis drei kurze jüngere Eishalte“.

Von interglazialen und glazialen Ablagerungen mit Pflanzenresten aus Montenegro ist bis jetzt überhaupt leider noch nichts bekannt. Dafür ist es noch sehr schwer zu entscheiden, ob die organogenen Sedimente von Biogradsko Jezero glazialen, stadialen oder postglazialen Alters sind. Deshalb sind unsere Kenntnisse über die Vegetationsentwicklung bei Bjelasica hinsichtlich der glazialen als auch der postglazialen Zeiten sehr mangelhaft. Betreffs des Alters des Waldes von Biogradska Gora kann man annehmen, daß derselbe bedeutend alt (stadial oder glazial?) ist, aber man muß die Entstehung der Komponenten seiner Baumschicht zweifellos in der Zeit noch vor der Glaziationen suchen.

Nicht uninteressant ist es, hier die letzten Ergebnisse (G u é r a s s i m o v) der Quartäruntersuchungen des Kaspischen Meeres, welches größtenteils dieselbe geographische Breite wie

die Balkanhalbinsel besitzt, anzuführen. Guérassimov nimmt in seiner paläogeographischen Schema der postpliozänen Geschichte des Kaspischen Meeres an, daß in derselben also nur eine Glaziation in weiterem Sinne zu erkennen war. Man kan mithin die Frage aufwerfen, ob der Monoglazialismus in der postpliozänen Zeit überhaupt für das Mittelmeergebiete, im Umfange von Engler, eine gemeinsame Erscheinung war?

November 1937.

(Aus dem Botanischen Institut und Garten der Universität, Beograd).

LITERATUR:

- Braun-Blanquet, J.*: Pflanzensoziologie. — (Berlin. 1928).
Christ, H.: Die Farnkräuter der Erde. (Jena. 1897).
Cvijić, J.: Ledeno doba u Prokletijama i okolnim planinama. — (Glas Kralj. Srpsk. Akademije, CXI, 1924).
Černjavski, P.: Pollenanalytische Untersuchungen der Sedimente des Vlasinamoores in Serbien. — (BBC. Bd. LVI 1937, Abt. B).
Guérassimov, J.: La mer caspienne à la période quaternaire (russisch). Travaux de la sect. sov. de l'as. int. pour l'ét. du Quaternaire (JNQUA). III, 1937, Leningrad-Moscou,
Milojević, B.: Črna prst, Bjelasica i Perister. — (Poseb. izd. Georg. dr. sv. 16).
Kayser, K. Morphologische Studien in Montenegro I. — (Zeitschr. d. Gesellschaft f. Erdkunde. 1932).
Rudolph, K. und *Firbas, F.*: Paläofloristische und stratigraphische Untersuchungen böhmischer Moore. — (BBC, Bd. XLI, 1925).
Rübel, E., Zusammenfassende Schlußbetrachtung zur Vortragsrunde über die Buchenwälder Europas. — (Veröf. d. Geob. Inst. Rübel in Zürich H. 8, 1934).
Wulff, E., Die kaukasische Buche, ihre Verbreitung, systematische Stellung und Entwicklungsgeschichte. — (BBC, Bd. LIV, 1935.).
-

EIN VERSUCH DER VERWERTUNG DER ENDOSPERM-
MERKMALE FÜR TYPOLOGISCHE UND PHYLOGENETISCHE
ZWECKE INNERHALB DER SCROPHULARIACEEN

von

Ljub. M. Glišić, Beograd

Bekanntlich bilden die Scrophulariaceen unter den Tubifloren eine Familie, welche sehr reich an Gattungen (ca. 180) und Arten (ca. 2600) ist. Obwohl diese Familie des öfteren ein Gegenstand entwicklungsgeschichtlicher Forschungen war, sind unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht noch immer zu gering und sehr lückenhaft. Nur eine kleine Anzahl von Gattungen (ca. 16) ist bis jetzt embryologisch untersucht worden, und zwar wurde am meisten die Gattung *Veronica* untersucht (Gscheidle, 1924; Weiss, 1932), während die übrigen Gattungen und selbst die Mehrzahl der Triben noch nicht in Betracht gezogen wurden. Das vorliegende embryologische Tatsachenmaterial kann deshalb bei der Beurteilung der verwickelten verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Familie noch keine größere Verwendung finden. Daher ist es besonders erforderlich, die Scrophulariaceen auch weiterhin zytologisch-embryologischen Untersuchungen zu unterziehen.

Obwohl, wie erwähnt, eine umfassendere Menge von Einzeluntersuchungen als die vorliegende wünschenswert wäre, weisen die bisher erforschten Scrophulariaceen eine Reihe interessanter Endospermverhältnisse auf, und es schien infolgedessen von nicht geringem Werte zu sein, dieselben aus der großen Zahl anderer embryologischen Merkmale herauszulösen und zum Vergleich heranzuziehen.

Seitens verschiedener Forscher wurde öfters ganz besonders betont, daß den embryologischen Merkmalen — die in hohem Grade den direkten Einflüssen der Außenwelt entzogen oder nur unbedeutend ausgesetzt sind — als Organisationsmerkmalen eine

wichtige phylogenetisch-systematische Bedeutung zukommt. Sie lassen sich zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Familie auch bei der Beurteilung der systematischen Zusammenhänge im weiteren Formenkreise vorteilhaft verwenden (Samuelsson, 1913; Jacobsson-Stiasny, 1914; Schnarf, 1917; Dahlgren, 1924; Gscheidle, 1924; Poddubnaja-Arnoldi, 1931; Weiss, 1932; u. a.).

Es soll im folgenden der Versuch gemacht werden, einen Vergleich der Endosperm- und Haustorienmerkmale darzulegen, soweit dieselben bei den Scrophulariaceen ermittelt sind, und daraus im engeren Verwandtschaftskreise einige Schlüsse betreffs der vermutlichen Verwandtschaftsbeziehungen zu ziehen. Der Mangel an Tatsachenmaterial, welcher heute in der embryologischen Literatur herrscht, macht es nötig, diesen Artikel hauptsächlich auf eine kurze Übersicht der Befunde zu beschränken und die hier gezogenen Schlußfolgerungen keineswegs als endgültig zu betrachten. Ohnedies bewegen sich die phylogenetischen Ausführungen ja immer in den Grenzen des Wahrscheinlichen, wenn auch noch so zahlreiches Befundmaterial vorliegt. Ich hoffe, in der Zukunft mehr Gelegenheit zu haben, weitere embryologische Untersuchungen auszuführen und somit durch Berücksichtigung neuerer Befunde das beigelegte Schema der mutmaßlichen Entwicklungstendenzen des Endosperms innerhalb der Scrophulariaceen nicht nur zu vervollständigen, sondern auch nötigenfalls umzuändern.

In diesem Zusammenhange sei besonders hervorgehoben, daß bei der Behandlung phylogenetisch-systematischer Probleme auf Grund von Einzelmerkmalen nicht nur keine endgültigen Schlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen gezogen werden können, sondern daß man auch zur fehlerhaften Aufstellung von Beziehungen verleitet werden könnte. Es ist daher notwendig, eine möglichst große Zahl verschiedener embryologischer Einzelmerkmale und Merkmalkomplexe zum Vergleich heranzuziehen und die daraus gezogenen Schlußfolgerungen mit denjenigen, die durch Verwertung anderweitiger Merkmale (Morphologie, Anatomie, Zytologie, Biologie, u. a.) gewonnen wurden, in Zusammenhang zu bringen. Es sei hier noch besonders darauf hingewiesen, daß die einzelnen Merkmale sich oft in verschiedener Richtung entwickeln können und daß die Entwicklungsrichtung der äußeren Form (als Resultante) oft keine Parallelität mit der Entwicklungsrichtung der

zu betrachtenden embryologischen Merkmale aufzuweisen pflegt. Erst durch Verwertung einer möglichst umfassenden Menge der Befunde und Möglichkeiten kann man eine nähere Vorstellung von den überaus wechselseitigen und verwickelten phylogenetischen Beziehungen erhalten, die zwischen den einzelnen Sippen innerhalb der Familie auch zwischen einzelnen nahe stehenden Familien bestehen.

Im vorliegenden Artikel werden die Entwicklungsmodi, sowie die Entwicklungs- und Bauformen des Endosperms bei den Scrophulariaceen in den Vordergrund gerückt und zum Vergleich herangezogen. Dabei wird der Homologisierung der ersten Teilungswände eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet, auf deren phylogenetisch-systematische Bedeutung besonders Sch n a r f, in seiner Abhandlung über die Samenentwicklung der Labiäten (1917), von *Plantago media* (1917) und später in seinen Werken über die Embryologie der Angiospermen, hingewiesen hat. Während dieser gelehrte Embryologe bei der Aufstellung seiner Haupttypen (Formen) des Endosperms innerhalb der Tubiflorenreihe nur die beiden ersten Teilungsschritte behandelte, werden von mir zu diesem Zwecke auch die weiteren Teilungsschritte berücksichtigt und homologisiert, einschließlich diejenigen, die zur Absonderung der Haustorienanlagen von den Mutterzellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes führen.

Die Scrophulariaceen erscheinen in bezug auf die Entwicklungsweise des Endosperms sehr einheitlich. Allen ist eine *ab initio* zelluläre Endospermentwicklung gemeinsam. Davon bildet nur *Pedicularis foliosa* eine Ausnahme, bei der nach Schmid in einer einzigen, völlig abnormen Samenanlage die Endospermbildung nach dem nukleären Typus erfolgte.

Trotz der erwähnten Einheitlichkeit, läßt sich einige Verschiedenheit in der Zellteilungsfolge feststellen, welche zur Bildung des Endosperms und der Haustorien führt. Auffallend erscheint es vor allem, daß alle Vertreter der Scrophulariaceen sich betreffs der Orientierung der ersten Teilungswand — soweit bekannt ist — ohne Ausnahme gleich verhalten. Durch diese Wand, welche stets eine Querwand ist, wird die Endospermanlage in zwei übereinander liegende primäre Endospermzellen zerlegt. Der Unterschied macht sich bei verschie-

denen Gattungen und Arten erst beim zweiten Teilungsschritte und während der folgenden Entwicklungsstadien bemerkbar. Es sind in dieser Hinsicht verschiedene Möglichkeiten verwirklicht. Auf Grund dieser Unterschiede war es möglich, eine Reihe gut gekennzeichneter Entwicklungs- und Bauformen des Endosperms aufzustellen, die von der ursprünglichen Form zu den weiter entwickelten und abgeleiteten Formen führen. Die Aufeinanderfolge der Zellteilungen, sowie die Endospermformen, die sich daraus ergeben, sind in unseren Zeichnungen schematisch dargestellt. Jede Endospermform ist nach dem Namen der Gattung, bei der sie näher untersucht und bekannt worden ist, bezeichnet.

Die Hauptrichtungen der Endospermentwicklung

In bezug auf die Zellteilungsfolge, die zur Bildung des Endosperms und der Haustorien führt, sowie den daraus resultierenden Endospermbau, möchte ich innerhalb der Scrophulariaceen folgende Endospermformen unterscheiden:

1. **Verbascum-Form.** — Über die Endospermbildung von *Verbascum Blattaria* sind wir durch H ä k a n s s o n (1926) genau unterrichtet. Fig. 1 a—d stellt die ersten Endospermstadien schematisch dar. Durch die erste Teilungswand, die eine Querwand ist, wird die Endospermanlage in zwei primäre Endospermzellen zerlegt (Fig. 1 a). Die untere bildet die Anlage des Chalazalhaustoriums, welche somit beim ersten Teilungsschritte abgeschnürt wird. Darauf wird jede der beiden Zellen durch zwei längs verlaufende und rechtwinkelig aufeinander stehende Teilungswände geteilt (Fig. 1 b—c)¹⁾, so daß das Endosperm jetzt aus zwei Etagen besteht, jede von 4 nebeneinander gelagerten Zellen gebildet (Fig. 1 c). Die vier chalazalen Zellen werden von weiteren Teilungen ausgeschaltet; sie nehmen nur unbedeutend an Größe zu und gestalten sich zu vier chalazalen Haustorialzellen um. Die vier mikropylaren erfahren beim vierten Teilungsschritte eine Querteilung und dann besteht das Endosperm aus drei vierzelligen Etagen (Fig. 1 d). Die vier der Mikropyle zugewandten Zellen werden nicht mehr geteilt und entwickeln sich weiter zu 4 mikropylaren Haustorialzellen. Die Zellen der mittleren Etage stellen die Initialzellen (Mutterzellen) des

¹⁾ In den Figuren sind die Zellen in eine Zeichenebene gebracht, um ihre Zahlenverhältnisse übersichtlicher zu machen.

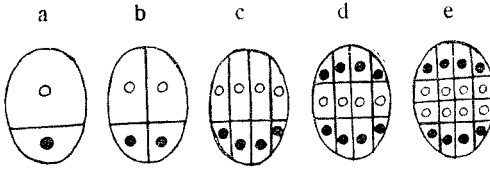


Fig. 1. — *Verbascum*-Form

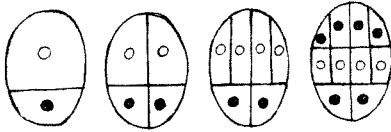


Fig. 4. — *Prolimosella*-Form

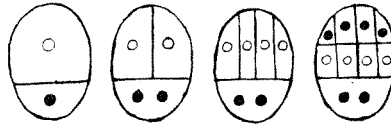


Fig. 2. — *Linaria*-Form

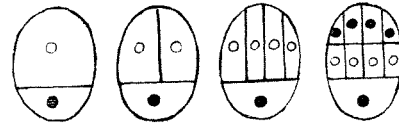


Fig. 3. — *Limosella*-Form

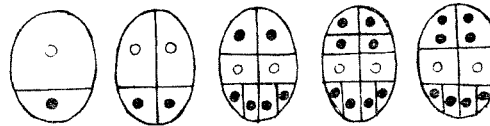


Fig. 5. — *Veronica I*-Form

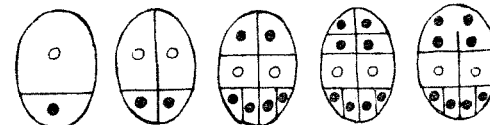


Fig. 6. — *Veronica II*-Form

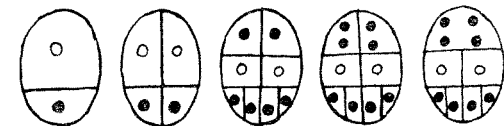
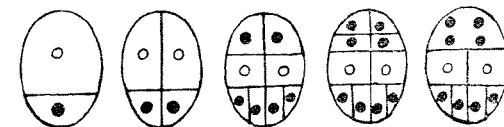


Fig. 7. — *Veronica III*-Form

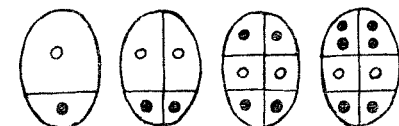


Fig. 8. — *Veronica IV*-Form

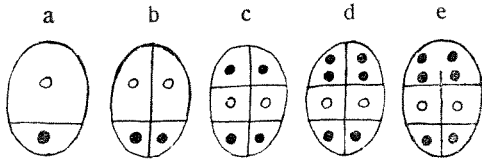


Fig. 9. — *Veronica* V-Form

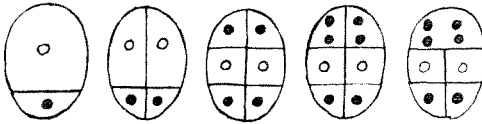


Fig. 10. — *Alectorolophus*-Form

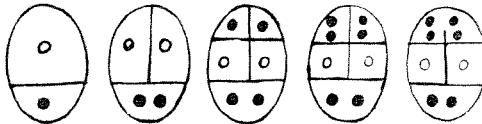


Fig. 11. — *Veronica* VI-Form

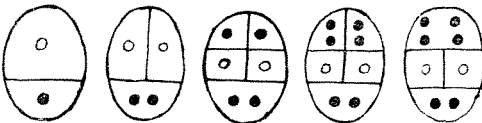


Fig. 12. — *Pedicularis*-Form

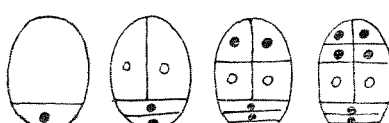
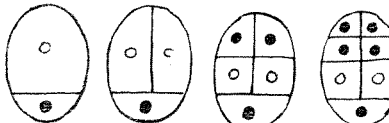
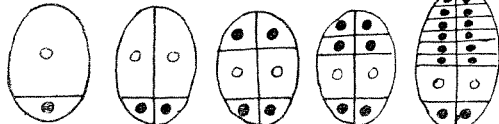
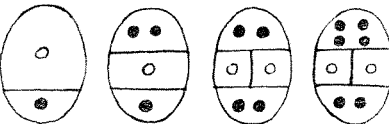
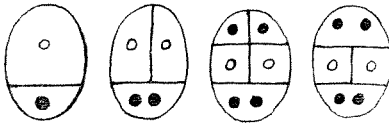


Fig. 13. — *Gratiola*-Form

eigentlichen endospermalen Nährgewebes dar, und teilen sich im weiteren Entwicklungsverlaufe des Endosperms durch wiederholte Quer- und Längswände.

Eine derartige Endospermform möchte ich *Verbascum*-Form nennen, da sie bei dieser Gattung in ihrer typischen Ausbildung zum Vorschein kommt. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß am oberen und unteren Ende die vierzelligen Haustorien gebildet werden, und daß die Absonderung der Mutterzellen des eigentlichen Nährgewebes erst beim vierten Teilungsschritte erfolgt.

Dieselbe Bildungsweise des Endosperms wurde von H ä k a n s s o n auch für einige *Celsia*-Arten (*Celsia cretica*, *C. pontica*) sichergestellt. Schmid (1906) stellte ebenfalls bei *Verbascum nigrum*, *montanum*, *Scrophularia*¹⁾ *nodosa*, *Digitalis purpurea* und *ambigua* am mikropylaren und chalazalen Ende je 4 Haustorialzellen fest. Die Teilungsfolge soll aber in etwas abweichender Weise vor sich gehen. Der ersten Querwand folgen nach Schmid in beiden primären Endospermzellen meistens zwei Längsteilungen und erst nach diesen wieder Querwände (?), durch welche oben und unten die Haustorialzellen vom übrigen Endosperm abgeschieden werden. Daß die Angaben von Schmid nicht frei von Beobachtungsfehlern sind, halte ich für sehr wahrscheinlich. Bei den von ihm untersuchten Arten der Gattungen *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* besitzt die Endospermform ein mit *Verbascum Blattaria* und *Celsia*-Arten völlig gleichartiges Aussehen, und es ist daher kaum zu erwarten, daß die Aufeinanderfolge der Zellteilungen anders als bei *Verbascum Blattaria* und *Celsia*-Arten verlaufen könnte. Außerdem ist bei allen bis jetzt untersuchten Scrophulariaceen gemeinsam, daß die Absonderung der chalazalen Haustorialzellen früher in der Ontogenie erfolgt als die Absonderung der mikropylaren Haustorialzellen. Nach Schmid sollen die von ihm untersuchten Arten eine Ausnahme von der in der Familie üblichen Regel machen, und die Haustorialzellen oben und unten zu gleicher Zeit vom übrigen Endosperm abgegliedert werden. Jedesfalls ist diesem Forscher das Stadium, wie es die Fig. 1 d in schematischer Darstellung zeigt, entgangen. Allem Anschein nach bezieht sich seine

¹⁾ Die Arbeit von Schertz (1919) über *Scrophularia marylandica* blieb mir unbekannt.

Mitteilung auf ein späteres Entwicklungsstadium, wie es unsere Fig. 1 e zeigt, wo die vier Zellen der mittleren Etage (also die Mutterzellen des eigentlichen Nährgewebes) eine Querteilung erfahren haben. Von den drei übereinander liegenden Querwänden, die in diesem Endospermstadium zum Vorschein kommen, war Schmid nicht in der Lage zu entscheiden, welche von ihnen als die erste zu bezeichnen ist. Er hat die Reihenfolge, in der diese Querwände entstehen, nicht feststellen können und demnach die letzte Querwand, durch welche die mittlere Etage in zwei geteilt wurde, willkürlich und irrtümlich als die erste gedeutet. Eine Überprüfung der von Schmid untersuchten Arten der Gattungen *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* wird, wie ich vermute, mit *Verbascum Blattaria* und *Celsia*-Arten ein vollkommen übereinstimmendes Verhalten feststellen. Auch die Angaben von Balicka-Iwanowska (1899), daß bei *Scrophularia vernalis* und *Digitalis purpurea* das Chalazalhaustorium aus 2 Zellen bestehe, bedürfen einer Nachprüfung.

2. **Linaria-Form.** — Die Endospermentwicklung von *Linaria genistaefolia* wurde von Persidsky (1934) genau verfolgt und geschildert. Durch die erste Querwand wird die Endospermanlage in zwei primäre Endospermzellen geteilt (Fig. 2 a). Im weiteren Entwicklungsverlaufe verhalten sich die beiden so gebildeten Zellen ganz verschiedenartig. Von diesen entwickelt sich weiter nur die der Mikropyle zugewandte, während in der chalazalen Zelle noch eine einzige Kernteilung ohne Wandbildung erfolgt. Die Entwicklung der zur Mikropyle gekehrten Zelle stimmt mit der bei *Verbascum Blattaria* und *Celsia*-Arten festgestellten völlig überein. Auch hier wird beim zweiten Teilungsschritte eine Längswand gebildet (Fig. 2 b). Es werden danach wieder Längswände senkrecht zur ersten Längswand gebildet, so daß 4 nebeneinander liegende Zellen entstehen (Fig. 2 c). Beim nächsten Teilungsschritte teilt sich jede dieser Zellen unter Ausbildung von Querwänden, so daß zwei Etagen aus je 4 Zellen zustande kommen (Fig. 2 d). Die Zellen der oberen Etage werden von weiteren Teilungen ausgeschlossen und nehmen den Charakter der Haustorialzellen an (das vierzellige Mikropylarhaustorium). Die vier Zellen der unteren Etage liefern das eigentliche endospermale Nährgewebe.

Charakteristisch ist für die Endospermbildung von *Linaria genistaefolia*, daß hier das Mikropylarhaustorium wie bei *Ver-*

bascum aus vier Zellen besteht, während das Chalazalhaustorium an Stelle der vier Haustorialzellen nur noch eine einzige mit zwei Kernen aufweist. Die basale Zelle wird durch die erste Querwandbildung abgetrennt; sie wird beim zweiten Teilungsschritte zweikernig und wächst während der folgenden Endospermstadien zu einem großen, zweikernigen Chalazalhaustorium aus. Die Absonderung der mikropylaren Haustorialzellen erfolgt auf einem späteren Entwicklungsstadium, nämlich beim vierten Teilungsschritte. Die Endospermform wie sie bei *Linaria genistaefolia* vorkommt, möchte ich als *Linaria*-Form bezeichnen.

Daß auch *Linaria vulgaris*, *alpina* und *Antirrhinum majus*, die in bezug auf die Endospermentwicklung von Schmid näher bekannt worden sind, ein mit *Linaria genistaefolia* völlig übereinstimmendes Verhalten zeigen, möchte ich als sehr wahrscheinlich bezeichnen. Die Mitteilungen, die Schmid über die Endosperm- bildung der oben erwähnten Arten gebracht hat, gewähren keinen sicheren Einblick in die Reihenfolge, in der die Zellwände entstehen. So gibt er für *Antirrhinum majus* an, daß der ersten Querwand eine zweite in der oberen primären Endospermzelle folgt (?), und daß dann die beiden vorderen Zellen durch wiederholte Längs- und Querwände geteilt werden. In meiner Auffassung, daß diese Angaben nicht frei von Beobachtungsfehlern sind, werde ich durch die Angaben Schmid's unterstützt, die er anderorts über die Zellteilungsfolge bei derselben Art angibt. Er konnte nämlich in manchen Fällen ein abweichendes Verhalten beobachten, in dem Sinne, daß gleich auf die erste Querteilung eine Längsteilung der oberen primären Endospermzelle erfolgt. Eine Überprüfung und Ergänzung des von Schmid Mitgeteilten wäre deshalb sehr wünschenswert.

3. **Limosella-Form.** — Über die Endospermentwicklung von *Limosella aquatica* sind wir durch Svensson (1928) genau unterrichtet. Die Endospermanlage wird auch hier beim ersten Teilungsschritte unter Ausbildung einer queren Zellwand geteilt (Fig. 3 a). Von den beiden primären Endospermzellen bleibt in der Regel die chalazale von den weiteren Teilungen ausgeschlossen. Durch die erste Querwand wird eine basale Zelle abgegeben, deren Kern sich nicht mehr teilt und ein einkerniges Chalazalhaustorium bildet (Fig. 3b—d). Die mikropylare primäre Endospermzelle wird wie bei *Verbascum* und *Linaria* durch zwei rechtwinkelig aufeinander stehende Längswände in 4 nebeneinan-

der gelagerte Zellen zerlegt (Fig. 3b—c), und jede dieser Zellen erleidet danach eine Querteilung (Fig. 3d). Die vier zur Mikropyle gekehrten Zellen hat Svensson als mikropylare Haustorialzellen bezeichnet, während die vier darunter stehenden die Initialzellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes darstellen.

Die *Limosella*-Form stimmt, was die Entwicklung der mikropylaren primären Endospermzelle betrifft, mit der bei *Verbascum* und *Linaria*-Form festgestellten durchaus überein. An der Chalaza treffen wir dagegen die weitgehendste Reduktion an. Diese Reduktion ist schon bei *Linaria* weit vorgeschritten, indem hier eine basale Zelle mit zwei Kernen ausgebildet wird. *Limosella* geht einen Schritt weiter, indem hier die basale Zelle ungeteilt und einkernig bleibt.

4. Prolimosella-Form. — Der oben geschilderte Entwicklungsverlauf des Endosperms ist als normal zu bezeichnen. Die Entwicklung in der chalazalen primären Endospermzelle kann sich aber bei *Limosela aquatica* in etwas abweichender Weise abspielen. So fand Svensson einmal die basale Zelle längsgeteilt (Fig. 4a—b). Diese äußerst seltene Ausnahme scheint anzudeuten, daß der Prozeß des Überganges aus einem Stadium mit zweizelligem in ein anderes mit einzelligem Chalazalhaustorium bei *Limosella aquatica* zum Abschluß gekommen ist. Das Auftreten des zweizelligen Haustorium wäre als Rückschlag anzusehen. Ist diese Auffassung zutreffend, so dürfte man berechtigt sein, dem zweizelligen Chalazalhaustorium bei dieser Art einen gewissen phylogenetisch-systematischen Wert beizumessen. Eine derartige hypothetische Endospermform möchte ich als *Prolimosella*-Form bezeichnen.

Nach den Beschreibungen und Abbildungen von Balicka-Ivanowska (1899) zu urteilen, scheint *Scoparia dulcis* dieselbe Endospermform aufzuweisen.

5. Veronica I-Form. — Aus der Sektion Leptandra wurden *Veronica virginica* von Gscheidle (1924) und *V. tubiflora* von Weiss (1932) in bezug auf die Endosperm- und Haustorienentwicklung untersucht. Die beiden Arten verhalten sich diesbezüglich vollkommen gleich. Die erste Teilung der Endospermanlage erfolgt auch hier unter Ausbildung einer queren Wand (Fig. 5 a). Beim zweiten Teilungsschritte wird in jeder der beiden primären Endospermzellen eine Längswand gebildet (Fig. 5 b). Während die beiden unteren Zellen beim nächsten

Teilungsschritte von neuem eine Längsteilung erfahren, entsteht in den beiden oberen eine Querwand (Fig. 5 c). Dann besteht das Endosperm aus drei Etagen: zu unterst liegt die vierzellige Etage und darüber sind die übrigen Etagen, jede aus je 2 Zellen gebildet. Die vierzellige Etage ist ohne weiteres als vierzelliges Chalazalhaustorium anzusehen, ähnlich wie dies bei der *Verbascum*-Form der Fall war. Von den beiden darüber liegenden Etagen liefert die untere das eigentliche endospermale Nährgewebe, die obere entwickelt sich weiter zum Mikropylarhaustorium, indem die Zellen dieser Etage nochmals eine Querteilung erleiden (Fig. 5 d). Bei der weiteren Entwicklung dieses vierzelligen Mikropylarhaustoriums tritt nun die eigentümliche Erscheinung auf, daß die letztgebildeten Querwände, die die Zellen der oberen Etage in zwei teilten, bald undeutlich und darauf vollständig aufgelöst werden. Auf diese Weise treten die entsprechenden übereinander gelagerten Zellen in Verbindung, so daß ein zweizelliges Mikropylarhaustorium mit 4 Kernen entstanden ist, jede dieser Zellen je 2 freie Kerne enthaltend (Fig. 5 e).

Charakteristisch für *Veronica I*-Form ist also das vierzellige Chalazalhaustorium und ein zweiteiliges, vierkerniges Mikropylarhaustorium. Ferner stellen die Querwände im Mikropylarhaustorium, welche bei der weiteren Entwicklung des Haustoriums verschwinden, eine Besonderheit dar. Im Gegensatz zu den früher besprochenen Endospermformen, erfolgt die Absonderung der mikropylaren Haustorialzellen vom übrigen Endosperm um einen Teilungsschritt früher, also beim dritten Teilungsschritte.

6 **Veronica II-Form.** — Diese Endospermform stimmt, was die Zellteilungsfolge betrifft, mit der *Veronica I*-Form völlig überein (Fig. 6a—e). Der Unterschied macht sich nur in der Beschaffenheit des Mikropylarhaustoriums bemerkbar. Während bei der *Veronica I*-Form durch Auflösung der Querwände ein zweiteiliges Mikropylarhaustorium entsteht (Fig. 5d—e), wird bei der *Veronica II*-Form auch die trennende Längswand zum Teil oder vollständig aufgelöst, so daß es endlich zur Ausbildung eines einheitlichen, ungeteilten Mikropylarhaustoriums mit vier freien Kernen kommt (Fig. 6 e).

Eine derartige Endospermentwicklung wurde bei *Veronica daisenensis* (Sektion *Veronicastrum*, Verwandtschaftsgruppe *Gouani*) angetroffen. Ein ähnliches Verhalten wurde von Weiss auch für einige *Veronicae* aus der Sektion *Pseudolysimachia*

festgestellt. Er sagt: „Anderseits beobachtet man manchmal im oberen Teil das Auftreten einer Querwand (vgl. *Veronica daisenensis*), die aber bei den einzelnen Arten nicht regelmäßig zu finden ist“ (S. 430).

Charakteristisch für die *Veronica II*-Form ist das vierzellige Chalazalhaustorium und ein nach Verschwinden der Querwände und der ursprünglichen Längswand einzellig gewordenes Mikropylarhaustorium.

7. **Veronica III-Form.** — Diese Endospermform ist für die *Veronica*-Arten aus der Sektion *Pseudolysimachia* charakteristisch. Unsere Fig. 7a—e stellen die Aufeinanderfolge der Zellteilungen schematisch dar. Was die Ausbildung des Chalazalhaustoriums anbelangt, so ist die völlige Übereinstimmung mit der bei der *Veronica I*- und *Veronica II*-Form festgestellten bemerkenswert. Gegen die Mikropyle zu werden auch bei dieser Endospermform beim dritten Teilungsschritte die beiden mikropylaren Haustorialzellen von den Mutterzellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes abgeschieden (Fig. 7c). Die beiden mikropylaren Zellen lassen dann ein Mikropylarhaustorium entstehen, indem der Kern einer jeden noch eine Teilung durchmacht. Dabei wird nicht nur keine neue Wand gebildet, sondern es verschwindet auch noch die ursprüngliche Längswand. Im fertigen Zustande ist dieses Haustorium einzellig und vierkernig (Fig. 7e).

Wie ersichtlich, stimmt diese Endospermform mit der vorigen (*Veronica II*-Form) gut überein, nur mit dem einen Unterschiede, daß die Ausbildung der Querwände im Mikropylarteile unterbleibt.

8. **Veronica IV-Form.** — Diese Endospermform wurde von Weiss bei *Veronica alpina* (Sektion *Veronicastrum*, Verwandtschaftsgruppe *Alpina*) beobachtet. Der ersten Querwand (Fig. 8a) folgt eine Längswand in beiden primären Endospermzellen (Fig. 8b). Die beiden unteren Zellen entwickeln sich zum Chalazalhaustorium, das zweizellig und zweikernig bleibt (Fig. 8b—d). Die beiden oberen erfahren eine Querteilung, wodurch die mikropylaren Haustorialzellen vom übrigen Endosperm (von den Mutterzellen des eigentlichen Endosperms) abgegliedert werden (Fig. 8c). Bei der weiteren Entwicklung des Mikropylarhaustoriums erfährt der Kern einer jeden der beiden mikropylaren Zellen noch eine Teilung, ohne daß diese von einer Ausbildung der Wände begleitet wird. Im fertigen Zustande ist dieses Hausto-

rium zweizellig, jeder dieser Zellen je zwei freie Kerne enthaltend (Fig. 8 d).

9. **Veronica V-Form.** — Was die Zellteilungsfolge betrifft, stimmt diese Endospermform mit der *Veronica IV-Form* völlig überein. Der Unterschied liegt nur darin, daß die ursprüngliche Längswand im Mikropylarteile bald undeutlich wird und der Auflösung, zum Teil oder vollständig, anheim fällt (Fig. 9a—e). Eine derartige Endospermbildung gibt Weiss für *Veronica aphylla* (aus der Sektion Chamaedrys, Verwandtschaftsgruppe *Euphrasiaefolia*) an.

Hervorzuheben ist, daß bei *Veronica latifolia* (= *V. urticifolia*) und *Veronica Gouani* (= *V. Ponaë*) einige Verschiedenheit in der Ausbildung des Chalazalhaustoriums festgestellt wurde. Dieses Haustorium wurde in einigen Fällen längsgeteilt, in anderen ungeteilt mit zwei freien Kernen angetroffen. Von beiden Arten gehört die erstere der Sektion Chamaedrys (Verwandtschaftsgruppe *Multiflora*), die letztere der Sektion *Veronicastrum* (Verwandtschaftsgruppe *Gouani*) an.

10. **Alectorolophus-Form.** — Während der mikropylare Abschnitt hier die Beschaffenheit der *Veronica V-Form* beibehält (Fig. 10a—e), weichen die Verhältnisse an der Chalaza insofern ab, als nach der vollendeten Kernteilung beim zweiten Teilungsschritte in der basalen Zelle die Ausbildung der Scheidewand unterbleibt, so daß diese Zelle zum ungeteilten, zweikernigen Chalazalhaustorium wird (Fig. 10b—e). Eine derartige Entstehungsweise des Endosperms und der Haustorien wurde für *Alectorolophus hirsutus* und *minor* (Schmid), *Lathraea squamaria* (Glišić, 1932) und viele *Veronicae*, die zu den verschiedenen Sektionen gehören, festgestellt. Nach den Angaben, die den Arbeiten Gscheidle's und Weiss' entnommen sind, ist diese Endospermform für die Sektionen *Hebe*, *Beccabunga* und *Chamaedrys* (Verwandtschaftsgruppen: *Pentasepala*, *Orientalis*, *Officinalis*, *Scutellata*, *Multiflora*) innerhalb der Gattung *Veronica* charakteristisch; ferner für die Sektionen *Veronicastrum* (Verwandtschaftsgruppen: *Gouani* und *Fruticulosa*) und *Alsinebe* (Verwandtschaftsgruppen: *Serpyllifolia*, *Acinifolia*, *Pellidosperma*, *Microsperma*, *Biloba* und *Agrestis*).

Die unter der *Veronica V-Form* hervorgehobene Abweichung, die in der Ausbildung des Chalazalhaustoriums bei *Veronica latifolia* (= *V. urticifolia*) und *Veronica Gouani* (= *V. Ponaë*)

zustande kommt, scheint darauf hinzuweisen, daß die *Alectorolophus*-Form aus der *Veronica* V-Form entstanden zu denken ist.

11. **Veronica VI-Form.** — Nach Weiss kommt diese Endospermform bei *Veronica crista-galli* (Sektion Alsinebe, Verwandtschaftsgruppe Diplophyllum) vor. Wie bei der *Alectorolophus*-Form bleibt auch hier das Chalazalhaustorium ungeteilt und enthält zwei freie Kerne, die beim zweiten Teilungsschritte entstanden sind (Fig. 11b—d). Die mikropylare primäre Endospermzelle wird zuerst längsgeteilt (Fig. 11 b), und die beiden so entstandenen Längszellen erfahren eine Querteilung (Fig. 11 c). Die beiden oberen Zellen entwickeln sich weiter zum Mikropylarhaustorium, die beiden darunter liegenden liefern das eigentliche endospermale Nährgewebe. Besonders bemerkenswert ist noch, daß, im Gegensatz zu allen bis jetzt untersuchten *Veronica*-Arten, der in jeder mikropylaren Zelle vorhandene Kern keine weitere Teilung mehr durchmacht, so daß dieses Haustorium immer nur zwei Kerne enthält. Bei der weiteren Entwicklung des Mikropylarhaustoriums wird auch die trennende Längswand vollständig aufgelöst (Fig. 11 d) und beide Zellen treten auf diese Weise in Verbindung.

12. **Pedicularis-Form (?)**. — Die Angaben von Schmid über *Pedicularis palustris*, *verticillata*, *caespitosa*, *recutita*, *tuberosa*, *foliosa*, *Melampyrum silvaticum*, *pratense*, *Euphrasia Rostkoviana*, *odontites* und *Tozzia alpina*, sowie von Würdinger (1910) über *Euphrasia Rostkoviana* und von Weiss über *Veronica cymbalaria*, *panormitana* und *sibthorpioides* scheinen darauf hinzudeuten, daß wir es hier mit einer eigenartigen Bildungsweise des Endosperms zu tun haben. Hier wird durch die zwei ersten, aufeinanderfolgenden Querteilungen eine Zelle aus dem mittleren Teile der Endospermanlage herausgeschnitten, aus der allein durch weitere Teilungen das eigentliche endospermale Nährgewebe hervorgeht (Fig. 12 a—d). Die mikropylare und die chalazale Zelle macht während der folgenden Endospermstadien keine Zell-, wohl aber noch Kernteilungen durch. Schmid beschreibt die weitere Endosperm- und Haustorienbildung von *Euphrasia Rostkoviana* in folgender Weise (S. 217—218): „Wie aus Fig. 25 c ersichtlich ist, erfolgt in dieser mittlern Zelle, welche wir mit Hofmeister als „Endospermutterzelle“ bezeichnen können zunächst eine Längsteilung. Auf diesem Stadium enthält die oberste, große Zelle 4 Kerne, jede der beiden nebeneinanderlie-

genden Endospermzellen 1 Kern und die untere deren 2. Daraus dürfen wir, wenn sich meine Annahme betreffs der Bildung der zweiten Querwand bestätigt, auf folgende Reihenfolge der Kern- und Zellteilungen schließen: 1. Bildung der ersten Querwand, in jeder Zelle 1 Kern (Fig 25 b). 2. Bildung der zweiten Querwand in der untern Zelle und bloße Kernteilung in der oberen; daher in dieser 2 Kerne, in den beiden untern nur je 1 Kern. 3. Bildung der ersten Längswand in der mittlern Zelle, nebst Teilung des Kerns der untern und der 2 Kerne der obern Zelle (Fig. 25 c)“. Weiss hebt hervor, das eine Klärung der Zellwandfolge bei *Veronica cymbalaria*, *panormitana* und *sibthorpioides* auf technische Schwierigkeiten stößt. Er konnte jedoch einwandfrei die Mitteilung Schmid's, daß durch zwei aufeinander folgende Querwände eine mittlere Zelle (Endospermutterzelle) ausgeschnitten wird, bestätigen (S. 441). Indes konnte Weiss bei der Besprechung des Mikropylarhaustoriums von *Veronica sibthorpioides* (S. 443) nicht mit Sicherheit entscheiden, ob zu der Zeit des Vorwachsens der langen, schlauchförmigen Oospore eine Längswand des Mikropylarhaustoriums vorübergehend gebildet wird, „die dann in der Mitte auseinanderweicht, so daß die Eizelle zwischen den Längswänden heruntergleiten kann, oder ob sie sich durch das ungeteilte Haustorium hindurchbewegt“. In jedem Falle konnte er sicher feststellen, „daß sich das Haustorium direkt hinter der Eizelle zu einem einheitlichen Ganzen wieder zusammenschließt“ (S. 443).

Eine derartige Endospermform will ich mit gewisser Reserve als *Pedicularis*-Form bezeichnen. In ihrer Entwicklungsweise geht diese durchaus eigene Wege und nimmt innerhalb der Scrophulariaceen eine ganz isolierte Stellung ein. Mir scheint doch, daß aus den Angaben Schmid's, daß die mittlere Zelle beim dritten Teilungsschritte längsgeteilt wird, sowie aus der Annahme Weiss' über die „vorübergehende“ Ausbildung einer Längswand im Mikropylarhaustorium, eher darauf geschlossen werden kann, daß auf die erste Querwand in der vorderen primären Endospermzelle eine Längswand folgt. Da die ersten Teilungsschritte des Endosperms gewöhnlich rasch aufeinanderfolgen und die beim zweiten Teilungsschritte entstehende Längswand oft in der Schnittebene zu liegen kommt, so konnte diese Längswand den verschiedenen Forschern leicht entgehen oder von ihnen nicht deutlich erkannt werden.

Ob diese Endospermform eine eigene darstelle, oder ob die Endospermentwicklung der hier in Frage kommenden Arten der *Alectorolophus*-Form folge, darüber möchte ich nur Vermutungen äußern. Die Angaben über die Endospermbildung dieser Arten bedürfen einer Bestätigung und deshalb einer neuerlichen Untersuchung.

13. Gratiola—Form. — Eine eigenartige Entstehungsweise des Endosperms, welche innerhalb der Scrophulariaceen eine Sonderstellung einnimmt, wurde von mir bei *Gratiola officinalis* nachgewiesen und geschildert (Glišić, 1933). Durch die erste Teilungswand wird die Endospermanlage quergeteilt (Fig. 13 a). Von den beiden so entstandenen Zellen nimmt in der Regel die der Chalaza zugewandte keinen Anteil mehr an der Bildung des Endosperms. Sie bleibt während der folgenden Endospermstadien ungeteilt und entwickelt sich zu einem einzelligen und einkernigen Chalazalhaustorium. Die der Mikropyle zugekehrte primäre Endospermzelle erfährt beim zweiten Teilungsschritte eine Längsteilung (Fig. 13 b), und es werden danach die beiden so gebildeten Längszellen quergeteilt (Fig. 13 c). Durch diese Querteilung werden die beiden mittleren Zellen, die Initialzellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes, herausgeschnitten. Bei der weiteren Entwicklung wird die Zahl der Zellpaare, durch wiederholte Querteilungen sowohl der Endospermutterzellen als auch der beiden darüber stehenden mikropylaren Zellen, vermehrt. Im fertigen Zustande sind ein mikropylarer, ein zentraler (eigentlicher) und ein chalazaler Endospermabschnitt deutlich zu unterscheiden. Der mikropylare Abschnitt wird als ein langer, von Zellen der Mantelschichte mit stärker verdickten Zellwänden umscheideter Halsteil gebildet. In diesem sind die Zellen paarweise angeordnet; die Zahl der Zellpaare beträgt 6—8. Diese Zellen zeichnen sich durch stärker färbbares Plasma aus, ein Zeichen, daß ihnen eine gewisse ernährungsphysiologische Tätigkeit zukommt. Der zentrale Endospermabschnitt bildet das eigentliche endospermale Nährgewebe, in dem das Embryo eingebettet ist. Der chalazale Endospermabschnitt umfaßt den basalen Teil, der ähnlich wie der Halsteil von den Zellen der Mantelschichte mit stark verdickten Zellwänden umhüllt ist. In der Regel findet hier keine Zellvermehrung statt, so daß dieser Abschnitt sich meistens auf die basale Zelle beschränkt, die als schwach entwickeltes, einkerniges Chalazalhaustorium anzusehen ist.

Die Endospermentwicklung bei *Gratiola officinalis* kann auch etwas abweichend vor sich gehen, indem die basale Zelle beim zweiten Teilungsschritte längsgeteilt wird. In anderen ebenfalls äußerst seltenen Fällen wurde an Stelle der basalen Zelle eine Längsreihe von bis 5 übereinander liegenden Zellen angetroffen.

Zur Zeit ist kein Anschluß der *Gratiola*-Form an irgendeine bisher innerhalb der Scrophulariaceen bekannte Endospermform möglich. Bis auf weiteres bleibt diese Besonderheit der Endospermform nur für *Gratiola officinalis* charakteristisch. Es wäre jedoch nicht ohne Interesse, hier auf die Endospermverhältnisse bei *Uroskinnera spectabilis* hinzuweisen, wo, nach der Abbildung von B a l i c k a - I w a n o w s k a zu urteilen, ein Halsteil aus paarweise angeordneten Zellen ähnlich wie bei *Gratiola officinalis* zu beobachten ist. Weitere Untersuchungen über die Endospermentwicklung bei vielen anderen Vertretern der Scrophulariaceen, insbesondere der Gratioleen, welche Tribus 39 Gattungen (im Sinne Wettstein's) umfaßt, werden mehr Licht in diese Sache bringen.

Die Hauptentwicklungsmodi des Endosperms und ihre typologische Beziehungen

Aus dem Dargelegten ist zu ersehen, daß innerhalb der Scrophulariaceen, soweit die bisherigen Befunde es zulassen, eine Anzahl der verschiedenen Endospermformen aufgestellt werden kann, und daß eine jede dieser Endospermformen ganz bestimmten Gattungs- und Artengruppen eigen ist.

Wenn man die ersten Entwicklungsstadien dieser Endospermformen vergleicht, so zeigt es sich, daß die Absonderung der Zellen, welche das eigentliche endospermale Nährgewebe liefern (die „Mutterzellen des Endosperms“ im Sinne H o f m e i s t e r's), zu einem verschiedenartigen Zeitpunkt eintritt. Es finden sich nämlich die Endospermformen, bei welchen diese Zellen beim *dritten* Teilungsschritte herausgeschnitten werden, und solche, bei denen dies beim *vierten* Teilungsschritte erfolgt. Wenn man nun bei Betrachtung des Endosperms dieses Merkmal, nämlich den Zeitpunkt der Absonderung der Mutterzellen des Endosperms, berücksichtigt, so gelangt man zu einigen Schlußfolgerungen, die vom typologischen Standpunkte aus von einer nicht geringen Bedeutung zu sein scheinen.

Im folgenden wird der Zeitpunkt der Absonderung der Mutterzellen des Endosperms als Grundlage für die typologische Unterscheidung innerhalb der Scrophulariaceen gebraucht. Auf Grund dieses Merkmales konnten verschiedene Entwicklungsmodi des Endosperms unterschieden werden. Diese Unterscheidung scheint schon deshalb am Platze, weil jeder dieser Modi für ganze Formenreihen innerhalb der Familie charakteristisch ist. Außerdem kommt diesem Merkmal auch noch eine weitere Bedeutung zu. Wie später gezeigt wird, kann dieses Merkmal bis zu gewissem Grade für phylogenetische Zwecke verwertet werden, indem ein und derselbe Entwicklungsmodus sich bei denjenigen Endospermformen finden läßt, die sonst untereinander in enge phylogenetisch-systematische Beziehungen zu stellen sind.

Bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse über die Embryologie der Scrophulariaceen haben wir den Zeitpunkt der Absonderung der Mutterzellen des Endosperms als Grundlage für unsere typologische Unterscheidung gewählt. Die künftigen Untersuchungen, an der Hand einer umfassenderen Menge von Befunden, werden zeigen, ob und inwieweit die hier vertretene Anschauung als gerechtfertigt erscheint. Auf Grund eines weiteren Beobachtungsgebietes könnte auch ein anderes Merkmal als Grundlage für typologische Unterscheidung aufgenommen werden.

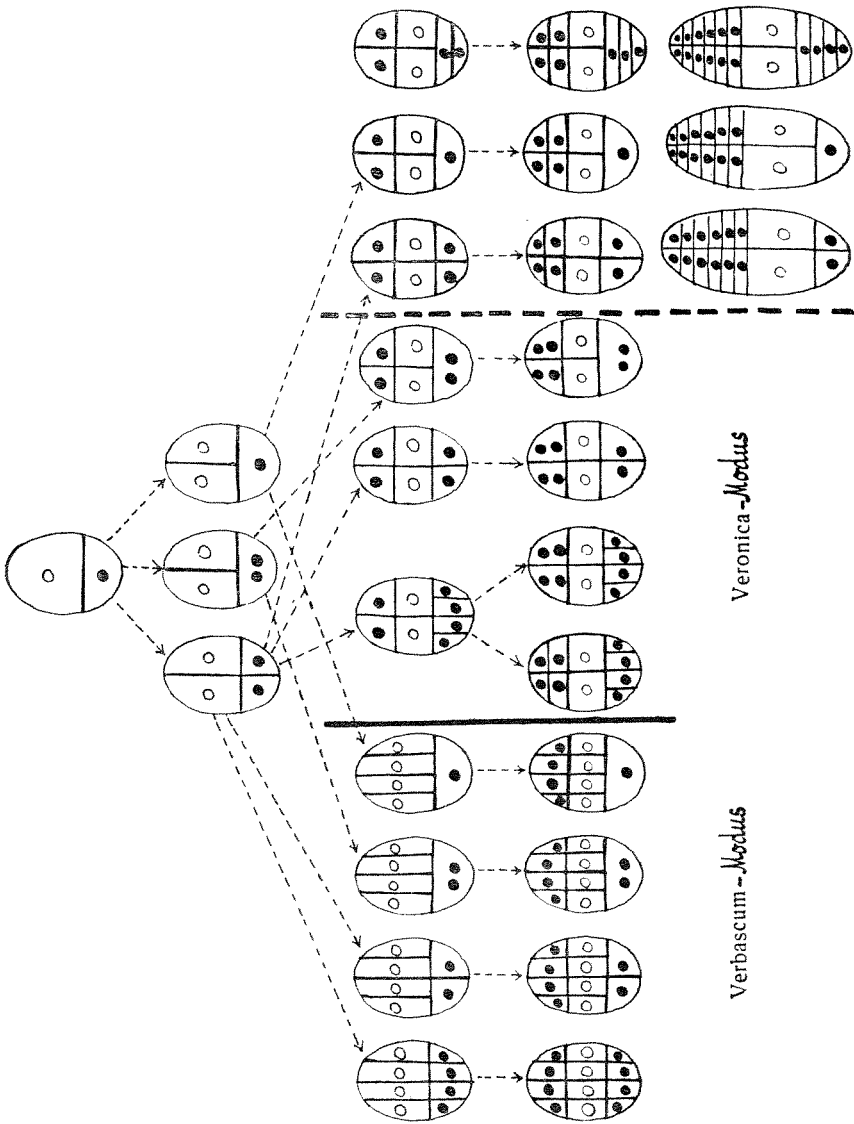
Auf Grund des von uns hier in Betracht gezogenen Merkmales — des Zeitpunktes der Absonderung der Mutterzellen des Endosperms — lassen sich bei den bis jetzt untersuchten Scrophulariaceen folgende Hauptmodi der Endospermentwicklung unterscheiden:

1. **Verbascum-Modus.** — Dieser Modus ist vor allem dadurch charakterisiert, daß *die Mutterzellen des Endosperms beim vierten Teilungsschritte abgesondert werden*. Eine weitere Hauptcharakteristik dieses Modus liegt darin, daß am mikropylaren Ende 4 nebeneinander gelagerte Haustorialzellen vorkommen. Was die Verhältnisse an der Chalaza betrifft, zeichnen sich diese durch Variation aus. Während bei einigen Vertretern das Chala-zalhaustorium aus 4 nebeneinander liegenden Zellen besteht, wird die Zahl der Haustorialzellen bei den anderen auf 2 und weiter auf eine einzige (zweikernige und einkernige) Zelle reduziert.

2. **Veronica-Modus.** — *Die Mutterzellen des Endosperms werden hier beim dritten Teilungsschritte abgetrennt*, also um einen Schritt früher als bei dem *Verbascum-Modus*. Bei diesem

Modus ist das Variieren entweder nur am mikropylaren, oder sowohl am mikropylaren als auch am chalazalen Ende zu beobachten. Dabei ist als Hauptcharakteristik hervorzuheben, daß am mikropylaren Ende 4 Haustorialzellen vorkommen, und daß diese, zum Unterschiede zu dem *Verbascum*-Modus, in zwei Etagen, jede aus 2 Zellen gebildet, angeordnet sind. In Wirklichkeit stellen wir fest, daß die horizontalen Wände, durch welche die beiden Etagen voneinander getrennt sind, gleich nach ihrer Ausbildung undeutlich werden und der Auflösung verfallen. In anderen Fällen unterbleibt die Ausbildung dieser Wände, obwohl die Kerne eine Teilung erfahren haben, und zwar in der Weise, daß wir aus der Lage der Kernteilungsfiguren und der daraus hervorgegangenen Tochterkerne auf die Richtung der unterbliebenen Wände schließen können. Nur die *Veronica* VI-Form macht eine Ausnahme insofern, als hier auch die Kernteilung unterbleibt, so daß das Mikropylarhaustorium bei dieser Endospermform zweikernig bleibt. Was die Verhältnisse an der Chalaza betrifft, sind auch bei dem *Veronica*-Modus die Variationen, und zwar in derselben Richtung wie bei dem *Verbascum*-Modus, zu verfolgen.

Als eine Variante des *Veronica*-Modus bringe ich mit Vorbehalt den *Gratiola*-Modus. Was den Zeitpunkt der Absonderung der Mutterzellen des Endosperms anbelangt, stimmt er mit dem *Veronica*-Modus gut überein. Die Verhältnisse an der Mikropyle weichen aber bedeutend ab. Hier kommt es zur Ausbildung eines Halsteiles, der aus 6—8 Etagen von zu zweien angeordneten Zellen besteht, und dem allem Anschein nach eine ernährungsphysiologische (haustorielle?) Tätigkeit zukommt. Jedoch könnte eine auffallende Analogie zwischen den beiden Entwicklungsmodi nicht außer Acht gelassen werden. Hier wie dort sind die mikropylaren Haustorialzellen paarweise in Etagen angeordnet. Während bei dem *Gratiola*-Modus 6—8 Etagen gebildet werden, wurden bei dem *Veronica*-Modus, wenigstens vorläufig, deren 2 festgestellt. An der Chalaza findet man bei *Gratiola*-Modus in der Regel nur eine einzige, einkernige Zelle, die als Chalazalhaustorium funktioniert. In seltenen Fällen sind an dieser Stelle 2 nebeneinander gelagerte Zellen vorhanden; und in einigen Fällen wurde eine Reihe von bis 5 übereinander liegenden Zellen angetroffen. In Betracht dieser abweichenden Verhältnisse könnte man vielleicht zu der Vermutung berechtigt sein, die Gattung *Gratiola* als innerhalb der Scrophulariaceen etwas fremd zu betrachten.



Im Schema auf S. 61 ist der Entwicklungsgang der hier besprochenen Entwicklungsmodi des Endosperms zusammengestellt. Wie ersichtlich, verhalten sich die Entwicklungsmodi beim ersten Teilungsschritte gleich. Die Ausbildung einer Querwand, durch welche die basale Zelle abgetrennt wird, die sich weiter zum Chalazalhaustorium entwickelt, ist als gemeinsamer Charakterzug hervorzuheben. Beim zweiten Teilungsschritte wird eine Längswand gebildet. In einigen Fällen werden die beiden primären Zellen längsgeteilt; in anderen teilt sich nur die der Mikropyle zugewandte, so daß die Längswand sozusagen nur der Idee nach vorhanden ist. Im Falle, daß die chalazale Zelle ungeteilt bleibt, sind weiter zwei Möglichkeiten verwirklicht: in der chalazalen Zelle kann entweder eine Kernteilung erfolgen, oder auch diese unterbleiben.

Beim dritten Teilungsschritte tritt die Unterscheidung der Hauptentwicklungsmodi des Endosperms ein. Während beim *Veronica*- und *Gratiola*-Modus zu diesem Zeitpunkte die mikropylaren Haustorialzellen und die Mutterzellen des eigentlichen Endosperms durch Querteilung der beiden mikropylaren Zellen voneinander abgetrennt werden, geschieht eine solche Absonderung beim *Verbascum*-Modus erst im nächsten (vierten) Teilungsschritte.

Beim dritten Teilungsschritte werden die Zellen beim *Verbascum*-Modus von neuem längsgeteilt, so daß nun 2 Etagen aus je 4 Längszellen zustande kommen. Beim vierten Teilungsschritte werden die Zellen der oberen Etage quergeteilt, wodurch eine mittlere Etage herausgeschnitten wird, deren Zellen die Mutterzellen des eigentlichen Endosperms darstellen. Der chalazale Teil des *Verbascum*-Modus verhält sich verschiedenartig. In einigen Fällen kommen 4 nebeneinander gelagerte Zellen zu liegen, in anderen dauert an der Chalaza der beim zweiten (2 Zellen oder eine einzige zweikernige) oder beim ersten (eine einzige Zelle mit einem Kerne) Teilungsschritte erzielte Zustand fort.

Beim dritten Teilungsschritte erfahren die beiden mikropylaren Zellen beim *Veronica*-Modus eine Querteilung, wodurch die Mutterzellen des eigentlichen Endosperms abgesondert werden. An der Chalaza werden die beiden Zellen in einigen Fällen längsgeteilt, so daß hier 4 nebeneinander gelagerte Zellen zu liegen kommen; in anderen Fällen dauert der Zustand aus dem zweiten Teilungsschritte (2 Zellen oder eine zweikernige Zelle) unverändert

fort. Von diesem Teilungsschritte an kann man, in bezug auf die Verhältnisse an der Mikropyle, 3 Fälle unterscheiden. Jeder dieser Fälle evoluiert auf eine eigene Weise. Der erste evoluiert nach zwei Richtungen, einerseits nach der *Proveronica*-Form und weiter nach der *Veronica I*- und *Veronica II*-Form, andererseits nach der *Veronica III*-Form; der zweite nach der *Veronica IV*- und weiter nach der *Veronica V*-Form; der dritte nach der *Veronica VI*- und *Alectorolophus*-Form. Die *Veronica VI*-Form bildet eine Ausnahme insofern, als hier beim vierten Teilungsschritte an der Mikropyle keine Teilungen erfolgen. Die Querteilung, durch welche beim dritten Teilungsschritte die mikropylaren Haustorialzellen und die Mutterzellen des Endosperms voneinander abgeschieden sind, stellt zu gleicher Zeit auch die letzte Teilung im Mikropylarteile dar.

Die Einbeziehung der *Proveronica*-Form in das beigelegte Schema scheint deshalb begründet zu sein, da sie einen ursprünglichen Zustand darstellt, von welchem alle übrigen *Veronicae*-Formen phylogenetisch entstanden zu denken sind.

Der *Gratiola*-Modus nimmt, wie schon hervorgehoben, eine Sonderstellung ein. Zu entscheiden, ob dieser Modus dem *Veronica*-Modus anzuschließen ist, oder einen eigenen Modus darstellt, ist zur Zeit sehr schwierig.

Aus dem beigelegten Schema ist zu ersehen, daß durch die angeführten Entwicklungsmodi ganz bestimmte Gattungs- und Arten-Gruppen innerhalb der Scrophulariaceen charakterisiert sind. Diese bedeutungsvolle Tatsache findet ihre Erklärung im folgenden Abschnitt über die vermutlichen phylogenetischen Beziehungen, die zwischen einzelnen Sippen, auf Grund des Vergleiches der verschiedenen Endospermformen, zu bestehen scheinen.

Die mutmaßlichen phylogenetischen Beziehungen zwischen einzelnen Endospermformen

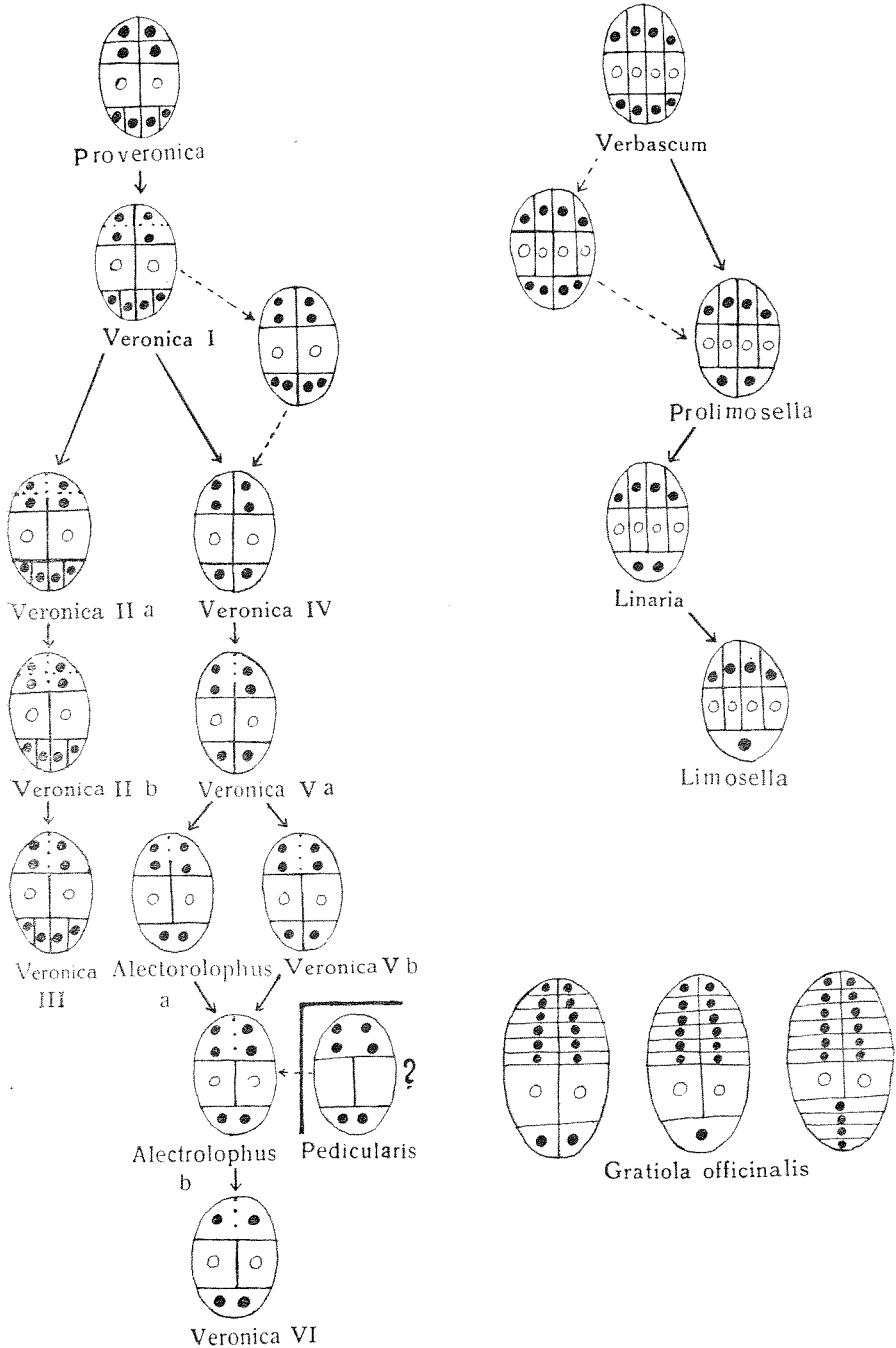
Wenn wir uns jetzt der Frage nach der Phylogenie einzelner Endospermformen innerhalb der Scrophulariaceen zuwenden wollen, so muß sofort bemerkt werden, daß wir uns hier auf eine Erörterung der überaus verwickelten phylogenetisch-systematischen Beziehungen nicht eingehend einlassen können, da unsere Kenntnisse über die Embryologie der Scrophulariaceen in vieler Hinsicht höchst dürftig sind. Eine endgültige Entscheidung der

Frage nach der phylogenetisch-systematischen Stellung dieser Familie im ganzen, sowie ihrer Unterfamilien, Triben, Gattungen und Arten im einzelnen bleibt einer weit entfernten Zukunft vorbehalten. Es müssen dabei auch viele andere Merkmale berücksichtigt werden, wenn man eine sichere Grundlage für die Beurteilung der Bau- und Entwicklungsformen und ihrer Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Familie schaffen wollte.

Die Endospermform, welche für *Verbascum Blattaria* und *Celsia*-Arten kennzeichnend ist und auch in den Gattungen *Scrophularia* und *Digitalis* vorkommt, ist, wie schon früher von Schmid, Schnarf und Håkansson hervorgehoben wurde, als die innerhalb der Scrophulariaceen primitive anzusehen. Sie stimmt, was die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms anbelangt, mit dem Haupttypus I (*Scutellaria*-Typus) von Schnarf (1917) ganz überein. Zu entscheiden, ob diese Endospermform von einer der innerhalb der Solanaceen vorkommenden Endospermen abzuleiten ist, ist sehr schwierig. Meine Untersuchungen (Glišić, 1928) über die Endospermbildung bei *Datura Metel*, was die beiden ersten Teilungsschritte betrifft, haben unzweideutig dargetan, daß diese Art dem Haupttypus I von Schnarf folgt. Leider wurden von mir die weiteren Teilungen im Endosperm nicht verfolgt. Auch ohnedies sind unsere Kenntnisse über die Embryologie dieser in systematischer Hinsicht besonders wichtigen Familie sehr dürftig, und deshalb sind wir noch nicht in der Lage, über den vermuteten Anschluß der Scrophulariaceen an die Solanaceen vom Standpunkte der Embryologie zu sprechen.

Von der *Verbascum*-Form erscheint die *Linaria*-Form in leicht verständlicher Weise ableitbar, unter der Annahme, daß in der chalazalen primären Endospermzelle nur noch eine Kernteilung ohne Wandbildung erfolgt. Auf diese Weise entsteht an der Chalaza ein ungeteiltes, zweikerniges Haustorium. Was die Verhältnisse an der Mikropyle betrifft, stimmt die *Linaria*- mit der *Verbascum*-Form ganz überein.

Die *Limosella*-Form schließt sich, als eine weiter reduzierte Form, am engsten an die *Linaria*-Form an. Hier tritt nicht nur keine Zellteilung in der chalazalen primären Endospermzelle auf, sondern auch die Kernteilung unterbleibt, so daß diese Zelle zum einkernigen Haustorium wird. An der Mikropyle sind wie bei der



Phylogenetische Beziehungen zwischen einzelnen Endospermformen.

Verbascum- und *Linaria*-Form 4 nebeneinander gelagerte Haustorialzellen vorhanden.

Wenn man die *Verbascum*-, *Linaria*- und *Limosella*-Form untereinander vergleicht und nach dem Entwicklungsgrade in eine Entwicklungsreihe anordnet, so sehen wir sofort, daß die *Limosella*-Form sich unmittelbar von der *Linaria*-Form ableiten läßt, und daß andererseits zwischen der *Verbascum*- und *Linaria*-Form eine nicht unbedeutende Lücke besteht. Um eine allmähliche Entwicklungsreihe dieser Endospermformen, die sich hinsichtlich der Chalaza als eine Reduktionsreihe ergibt, aufzustellen, muß man noch zwei Verbindungsglieder einschieben. Die erste Zwischenstufe dieser fortschreitenden Reduktion an der Chalaza wäre diejenige, in der beim dritten Teilungsschritte in beiden unteren Zellen nur noch eine Kernteilung ohne Wandbildung erfolgt. Auf diese Weise hätten wir eine hypothetische Endospermform, die sich durch zwei zweikernige Haustorialzellen auszeichnen würde. Die zweite Zwischenstufe wäre diejenige, in der auch die Kernteilung in beiden chalazalen Zellen unterbleibt. Diese Kluft scheint durch Aufstellung der hypothetischen *Prolimosella*-Form etwas verringert zu sein. Eine derartige Endospermform, welche, wie früher hervorgehoben, als eine äußerst seltene Ausnahme bei *Limosella aquatica* (Svensson, 1928) aufgefunden wurde, ist mit der *Linaria*-Form am engsten verbunden.

Was die Herkunft von *Limosella*-Form anbelangt, so liegt es nahe zu denken, daß diese Endospermform unmittelbar aus der hypothetischen *Prolimosella*-Form entstanden ist, unter der Voraussetzung, daß die *Linaria*-Form als Zwischenstufe übersprungen wurde. Bei der Feststellung der Entwicklungsreihe der Endospermformen von der *Verbascum*- an bis zur *Limosella*-Form wird der Annahme nicht Raum gegeben, daß eine Gattung in eine andere übergehe und dann wieder die erstere aus der letzteren hervorkomme. Wenn wir hier über die Umwandlung sprechen, dann handelt es sich nur um den phylogenetischen Entwicklungsgang der Endospermform. Selbstverständlich kann während der Ontogenie einer Pflanze diese oder jene Entwicklungsstufe ausbleiben, und infolgedessen bewegt sich der phylogenetische Entwicklungsgang der Endospermformen nicht geradlinig, sondern in einer Zickzack-Linie. Auf diese Weise könnte bei *Limosella aquatica* die *Limosella*-Stufe unmittelbar aus der *Prolimosella*-Stufe her-

vorgehen und damit in der Ontogenie dieser Art die *Linaria*-Stufe übersprungen werden.

Mit der *Limosella*-Form ist somit eine kurze Reihe der Entwicklungsformen des Endosperms abgeschlossen. Diese Reihe umfaßt 5 Endospermformen, von denen 4 in den bisher erforschten Scrophulariaceen verwirklicht sind und 1 als ein hypothetisches Verbindungsglied angenommen wurde. Was die Evolutionsrichtung betrifft, stellt sich diese Entwicklungsreihe als Reduktionsreihe dar. Während bei allen Endospermformen an der Mikropyle stets 4 nebeneinander liegende Haustorialzellen zu beobachten sind, wird die Zahl der Haustorialzellen am chalazalen Ende von 4 (*Verbascum*-Form) auf 2 (*Prolimosella*-Form) reduziert, und sinkt endlich auf eine einzige (*Linaria*- und *Limosella*-Form) herab.

Andererseits entwickelte sich eine zweite Reihe der Endospermformen, welche die Mehrzahl der bisher bekannten Endospermformen innerhalb der Scrophulariaceen umfaßt, und deshalb als Hauptreihe bezeichnet werden kann. Als Ausgangsform dieser Entwicklungsreihe dürfte die *Veronica I*-Form angesehen werden. Was die Endospermverhältnisse an der Chalaza betrifft, so stimmt diese Endospermform mit der bei *Verbascum Blattaria* und *Celsia*-Arten festgestellten durchaus überein. Hier wie dort sind 4 nebeneinander liegende Haustorialzellen zu beobachten, die sich in gleicher Weise zu einem vierzelligen Chalazalhaustorium umgestalten. Was die Verhältnisse am mikropylaren Ende anbelangt, verhalten sich die beiden Endospermformen verschiedenartig.

Während bei der *Verbascum*-Form wiederum 4 nebeneinander liegende Haustorialzellen vorkommen, findet man bei der *Veronica I*-Form ebenfalls 4 Zellen, nur mit dem Unterschied, daß diese in 2 Etagen, jede aus 2 Zellen gebildet, angeordnet sind. Außerdem werden die Querwände zwischen den Etagen nachträglich aufgelöst, so daß endlich ein zweizelliges Mikropylarhaustorium entsteht, jede dieser Zellen je 2 freie Kerne enthaltend.

Wenn wir die *Veronica I*- mit der *Verbascum*-Form vergleichen, so sehen wir, daß beide Endospermformen hinsichtlich der Beschaffenheit des Mikropylarhaustoriums genug scharf voneinander zu unterscheiden sind. Eine unmittelbare Ableitung der ersten von der letzteren Endospermform ist kaum möglich. Man stößt außerdem noch auf eine erhebliche Schwierigkeit. Es werden

nämlich die Initialzellen des eigentlichen endospermaten Nährgewebes bei der *Veronica I*-Form im dritten Teilungsschritt des Endosperms herausgeschnitten, also um einen Teilungsschritt früher, als dies bei der *Verbascum*-Form und allen von dieser abgeleiteten Endospermformen der Fall war. Es wäre verfrüht, hier einige Vermutungen darüber auszusprechen, ob das Mikropylarhaustorium bei der *Veronica I*-Form phylogenetisch aus dem vierzelligen bei der *Verbascum*-Form abzuleiten ist. Daß die beiden Endospermformen jedoch aus einer gemeinsamen, weiter entfernten Ausgangsform abzuleiten wären, scheint die Vermutung ganz begründet, da die *Veronica I*- und *Verbascum*-Form sich hinsichtlich der Verhältnisse an der Chalaza gleich verhalten.

Der Entwicklungsgang des Endosperms bei der *Veronica I*-Form läßt erkennen, daß diese Endospermform nicht als die primitive, sondern als die abgeleitete zu bezeichnen ist. Als vermutlich ursprünglichere Endospermform, an welche die *Veronica I*-Form sich unmittelbar anschließen kann, möchte ich diejenige bezeichnen, bei der die Auflösung der Querwände im Mikropylarteile unterbleibt. Eine derartige Endospermform mit 4 in zwei Etagen angeordneten Haustorialzellen wurde bis jetzt im fertigen Zustande bei keinem Vertreter der Scrophulariaceen aufgefunden. Sie wurde nur als ein vorübergehendes Entwicklungsstadium festgestellt, das weiter, unter Auflösung der Querwände, zur *Veronica I*-Form führt. Diese ganz hypothetische Endospermform möchte ich vorläufig als *Proveronica*-Form bezeichnen, da von ihr die übrigen Veronicaceae in leicht verständlicher Weise abzuleiten sind. So lange man eine andere, primitivere Endospermform nicht auffindet, möchte ich die hypothetische *Proveronica*-Form als Anfangsglied der zweiten Entwicklungsreihe des Endosperms innerhalb der Scrophulariaceen betrachten.

Von der *Veronica I*-Form kann die weitere Entwicklung der Endospermformen nach zwei Richtungen hin verfolgt werden. Nach einer Richtung entwickelten sich die Endospermformen, die sich durch Veränderungen im Mikropylarteile auszeichnen, während die Verhältnisse an der Chalaza unverändert und immer denen bei der *Veronica I*- bzw. *Verbascum*-Form gleich bleiben. Nach einer anderen Richtung entwickelten sich die vielen übrigen Endospermformen, bei welchen die Veränderungen sowohl am mikropylaren als auch am chalazalen Ende zu beobachten sind.

Diese zweite Abzweigung umfaßt auch die Endospermformen der Halb- und Ganzparasiten, die zweifellos als Endglieder der phylogenetischen Entwicklung innerhalb der Scrophulariaceen anzusehen sind.

Der *Veronica I*-Form schließt sich am meisten die *Veronica II*-Form an. Hier werden nicht nur die Querwände aufgelöst, sondern es verschwindet auch bald die ursprüngliche Längswand (zum Teil oder vollständig). Auf diese Weise kommt es zur Ausbildung eines ungeteilten Mikropylarhaustoriums, das 4 freie Kerne enthält. Aus dieser Endospermform läßt sich die *Veronica III*-Form leicht ableiten bei der Annahme, daß die Querteilung der beiden mikropylaren Zellen ausbleibt, so daß das Mikropylarhaustorium aus 2 zweikernigen Zellen besteht. Nachträglich tritt auch hier die Auflösung der trennenden Längswand ein, und es entsteht endlich ein ungeteiltes Mikropylarhaustorium mit 4 freien Kernen.

Damit ist ein Seitenzweig der zweiten Entwicklungsreihe der Endospermformen abgeschlossen. Die übrigen Endospermformen, die sich von der *Veronica I*-Form nach einer anderen Richtung entwickeln, bilden den Hauptzweig der Endospermentwicklung innerhalb der Scrophulariaceen. Hier läßt sich zuerst die *Veronica IV*-Form unterscheiden. Durch die Beschaffenheit des Mikropylarhaustoriums und insbesondere durch das Aussehen des Chalazalhaustoriums weicht diese Endospermform von der *Veronica I*-Form erheblich ab. An Stelle von 4 kommen bei der *Veronica IV*-Form nur 2 mikropylare Haustorialzellen vor, eine jede 2 freie Kerne enthaltend. Unter Voraussetzung, daß der Kernteilung in beiden mikropylaren Zellen keine Wandbildung folgte, konnte diese Endospermform aus der *Veronica I*-Form herkommen. Was die Verhältnisse an der Chalaza betrifft, so findet man auch hier 2 Zellen, mit dem Unterschiede, daß jede dieser Zellen nur je einen Kern enthält. Ein Vergleich der Endospermverhältnisse an der Chalaza läßt vermuten, daß die *Veronica I*- und *Veronica IV*-Form durch Vermittlung einer Übergangsform miteinander in Beziehung stehen dürften. Diese hypothetische Endospermform könnte diejenige sein, die in beiden chalazalen Zellen je 2 freie Kerne aufweist.

Aus der *Veronica IV*-Form ist in leicht verständlicher Weise die *Veronica V*-Form ableitbar. Was die Verhältnisse an der Chalaza betrifft, stimmen diese Endospermformen durchaus

überein. Der Unterschied macht sich nur am mikropylaren Ende bemerkbar. Anfangs sind auch bei der *Veronica* V-Form 2 mikropylare Zellen, jede je 2 freie Kerne enthaltend, vorhanden. Nachträglich wird die trennende Längswand zum Teil oder vollständig aufgelöst, so daß es im fertigen Zustande zur Ausbildung eines ungeteilten, vierkernigen Mikropylarhaustoriums kommt.

Aus der *Veronica* V-Form ist weiter die *Alectorolophus*-Form entstanden. Während hier der mikropylare Teil die Beschaffenheit der *Veronica* V-Form beibehält, weichen die Verhältnisse an der Chalaza insofern ab, als nach der vollendeten Kernteilung beim zweiten Teilungsschritte die Ausbildung der Zellwand in der chalazalen primären Endospermzelle, ähnlich wie bei der *Linaria*-Form, unterbleibt, so daß diese Zelle zum zweikernigen Chalazalhaustorium wird.

Der Hauptzweig der Endospermformen wird mit der *Veronica* VI-Form abgeschlossen, welche, den Angaben von Weiss folgend, für *Veronica crista-galli* charakteristisch ist. Unter Voraussetzung, daß in beiden mikropylaren Zellen keine Kernteilung erfolgt, läßt sich diese Endospermform unmittelbar von der *Alectorolophus*-Form ableiten. Wie bei der letzterwähnten Form wird auch bei der *Veronica* VI-Form die Längswand aufgelöst. Auf diese Weise kommen die beiden Haustorialzellen in Verbindung und wird endlich ein ungeteiltes, zweikerniges Mikropylarhaustorium gebildet.

Wie bereits bei der Darstellung der Endospermformen angedeutet wurde, dürfte sich die *Pedicularis*- mit der *Alectorolophus*-Form decken. Wäre das nicht der Fall, dann stünde die *Pedicularis*-Form innerhalb der Scrophulariaceen ganz isoliert da. Deswegen bedürfen die Angaben über die Endospermbildung jener Arten, in denen die *Pedicularis*-Form angenommen wurde, einer sorgfältigen Nachprüfung.

Wir haben noch auf die Sonderstellung der *Gratiola*-Form hinzuweisen. Sie weicht von den übrigen Endospermformen innerhalb der Scrophulariaceen in so hohem Grade ab, daß wir über die Abstammung derselben vorläufig nichts Sicheres aussagen können.

Wie aus dem vorhergehenden ersichtlich ist, ergeben sich bei der phylogenetischen Verwertung der hier betrachteten Endospermmerkmale erhebliche Schwierigkeiten. Diese rühren zum

größten Teil vom überaus großen Mangel an Tatsachenmaterial her. Trotzdem konnte eine Anzahl von Endospermformen aufgestellt, sowie die phylogenetische Ableitung derselben innerhalb des engeren Verwandtschaftskreises durchgeführt werden. Weitere Untersuchungen über die Embryologie der Scrophulariaceen werden ohne Zweifel noch mehr Entwicklungsformen des Endosperms ans Licht bringen, und somit einen tieferen Einblick in die verwickelten phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Familie und innerhalb des weiteren Verwandtschaftskreises ermöglichen.

Wie man sieht, lassen sich in bezug auf die Endospermentwicklung innerhalb der Scrophulariaceen — abgesehen von der *Gratiola*-Form, welche eine Sonderstellung einnimmt — zwei verschiedene Entwicklungsreihen unterscheiden, die eine in der *Veronica I*-, die andere in der *Verbascum*-Form wurzelnd. Der Hauptunterschied zwischen beiden Entwicklungsreihen liegt in dem Zeitpunkt der Absonderung der Mutterzellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes. (Des Näheren vergleiche man den zweiten Abschnitt dieses Artikels). Ob die beiden Reihen einen gemeinsamen, weiter entfernten Ursprung haben, und welche ihre vermutliche Vorfahren sind, darüber läßt sich zur Zeit kein klares Bild abgeben. Wenn auch keine Beweise darüber vorliegen, welche der beiden ursprünglichen Endospermformen die ältere ist, so halte ich es für wahrscheinlich, die *Verbascum*-Form als solche zu bezeichnen. Während die Primitivität der *Verbascum*-Form keineswegs zu leugnen ist, macht die *Veronica I*- bzw. *Proveronica*-Form den Eindruck des Abgeleiteten.

Was die Verbreitung der Endospermformen innerhalb der Scrophulariaceen anbelangt, so muß ich besonders hervorheben, daß die *Verbascum*-Form in jeder der drei Unterfamilien (*Pseudosolanoideae*, *Antirrhinoideae* und *Rhinanthoideae*) vertreten ist. Diese Endospermform ist sowohl für *Verbascum*- und *Celsia*-Arten (*Pseudosolanoideae*), als auch für *Scrophularia* (*Antirrhinoideae*) und *Digitalis* (*Rhinanthoideae*) charakteristisch. Man könnte nun mit Recht die Vermutung aussprechen, daß alle drei Unterfamilien von einer gemeinsamen Ausgangsform abstammen. Auffallend ist ferner, daß die Pseudosolanoideen in ihrem ursprünglichen Zustande verharreten, und daß die weitere Entwicklung der Scrophulariaceen, was die hier betrachteten Endospermmerkmale betrifft, hauptsächlich über die Unterfamilie der

Antirrhinoiden und Rhinanthoideen ging. Diese letztere Unterfamilie umfaßt, wie bekannt, viele Gattungen der Halb- und Ganzparasiten, die sicher als phylogenetisch jüngere und abgeleitete Formen zu betrachten sind. Die Endospermformen der halb- und holoparasitisch lebenden Scrophulariaceen finden sich, wie zu erwarten war, am Ende der Entwicklungsreihe, und somit gewinnt unser Schema des phylogenetischen Entwicklungsganges des Endosperms innerhalb der Scrophulariaceen (S. 65) viel an Wahrscheinlichkeit.

Was die näheren Zusammenhänge betrifft, die zwischen den Scrophulariaceen und anderen nahe stehenden Familien der Tubifloren bestehen, so vermögen wir nicht, bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse über die Embryologie derselben, etwas Bestimmtes aussagen. Außerdem wollen wir hier besonders hervorheben, daß die Anschauungen der Systematiker selbst in der Frage nach der Familienbegrenzung und der Zusammengehörigkeit einiger Gattungen innerhalb der Scrophulariaceen bei manchen Punkten weit auseinandergehen. So meint Hallier (1903), daß in der Wettstein'schen Bearbeitung der Scrophulariaceen (1895), einige Gattungen zu dieser Familie gerechnet seien, die jedoch nicht hierher, sondern zu den Bignoniaceen (*Paulownia*, *Wightia*), oder zu den Gesneriaceen (*Brookea*, *Uroskinnera*, *Dermatobotrys*, *Ourisia* zum Teil und wahrscheinlich *Rehmannia*) gehören. Auch die Zugehörigkeit vieler Gattungen zu den einzelnen Triben soll nach Hallier zweifelhaft sein, und dieser Forscher hat sie aus den einen Triben ausgeschieden und zu den anderen versetzt.

(Aus dem Botan. Institut u. Garten d. Universität, Beograd).

Februar, 1937.

ANGEFÜHRTE LITERATUR:

Dahlgren, K. V. O.: Studien über die Endospermbildung der Kompositen. — (Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 18, 1924).

Glišić, Lj.: Zur Entwicklungsgeschichte der Solanaceen. Die Endospermbildung von *Datura Metel* L. — (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. de Beograd, Tome 1, 1928).

—————: Zur Entwicklungsgeschichte von *Lathraea squamaria* L. — (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. de Beograd, Tome 2, 1932).

- : Zur Entwicklungsgeschichte von *Gratiola officinalis* L. — (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. de Beograd, Tome 2, 1933).
- Gscheidle, A.*: Über Haustorienbildung in der Gattung *Veronica* und ihre systematische Wertung. — (Flora, N. F. Bd. 17, 1924).
- Håkansson, A.*: Zur Zytologie von *Celsia* und *Verbascum*. — (Lunds Univ. Arsskrift, N. F. Avd. 2, Bd. 21, 1926).
- Hallier, H.*: Über die Abgrenzung und Verwandtschaft der einzelnen Sippen bei den Scrophularineen. — (Bull. Herb. Boiss., Ser. II, Tome 3, 1903).
- Jacobsson-Stiasny, E.*: Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorienbildung bei den Angiospermen. — (Sitzber. Ak. Wiss. Wien, Bd. 123, 1914).
- Персидський, Д.: Про розвиток ендосперму та гаусторій у *Linaria genistaefolia* L. — (Вісник Київського ботанічного саду, Вип. 17, 1934).
- Poddubnaja-Arnoldi, W.*: Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischer Fragen. I. Vergleichende embryologisch-zytologische Untersuchungen über die Gruppe Cynareae, Fam. Compositae. — (Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 48, Abt. II, 1931).
- Samuelsson, G.*: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. Ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen. — (Svensk bot. Tidskrift, Bd. 7, 1913).
- Schmid, E.*: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. — (Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 2, Abt. I, 1906).
- Schnarf, K.*: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — (Denkschr. Ak. Wiss. Wien, Bd. 94, 1917).
- : Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — (Sitzber. Ak. Wiss. Wien, Bd. 126, 1917).
- : Embryologie der Angiospermen. — (Handb. d. Pflanzenanatomie, Berlin, 1928).
- Svensson, H.*: Zur Entwicklungsgeschichte der Blüten und Samen von *Limosella aquatica* L. — (Svensk bot. Tidskrift, Bd. 22, 1928).
- Weiss, G.*: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung *Veronica*. — (Flora, N. F. Bd. 26, 1932).
- Wettstein, R. v.*: Scrophulariaceae. — (In Engl. Prantl, IV 3b, 1895).

GLAZIALE SEEN AUF DEM PERISTER

von

Stevan J. Jakovljević, Beograd

Das Peristergebirge liegt im äußersten Süden von Jugoslawien, im Vardargebiete, zwischen dem Prespa See und dem Becken von Bitolj, und wird von B. Ž. Milojević (S. 24) „als ein Horstgebirge zwischen zwei Gräben“ betrachtet.

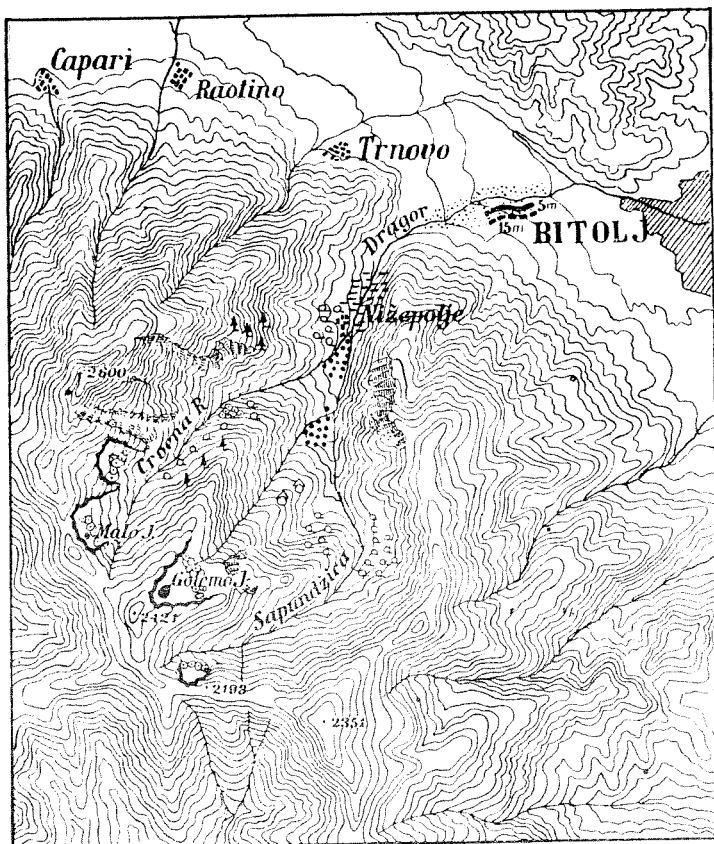


Fig. 1. — Perister, 1:150000 (Milojević)

Auf dem Hochplateau des Debeli Hrid, das sich zwischen den Flüssen Crvena Reka und Sapunčica nordwestlich von Vlaška Koliba erhebt, liegt ein See, welcher unter dem Namen Golemo

Jezero (= Der Große See) bekannt ist. Nordöstlich von diesem befindet sich hinter dem Fluße Crvena Reka ein anderer See, der den Namen Malo Jezero (= Der Kleine See) trägt (Fig. 1).

Die beiden Seen sind oberhalb der Waldgrenze gelegen, und Cvijić sagt (S. 774) vom Golemo Jezero (Großer See), daß „der tiefe Zirk des Peristers mit dem Kessel des Sees und dem Moränenwall, welcher diesen abriegelt, ferner, daß das unter demselben abgestufte Gelände und die drei kleineren, bogenförmigen Wälle zweifelhaft von Gletschern herkommen“. Auch Milojević (S. 31) ist der Meinung, daß „die beiden Seen, die im Zirk liegen und von einer Moräne umgeben werden, von glazialen Ursprunge sind“.

I. — DER GROSSE SEE (GOLEMO JEZERO)

Dieser liegt in einer Meereshöhe von 2412 m und ist von unregelmäßiger Form. Gegen Südosten erweitert sich sein Becken, während es im Norden verbreitert ist und von Gneisfelsen umgeben wird, die bis zum See Grunde reichen (Fig. 2).

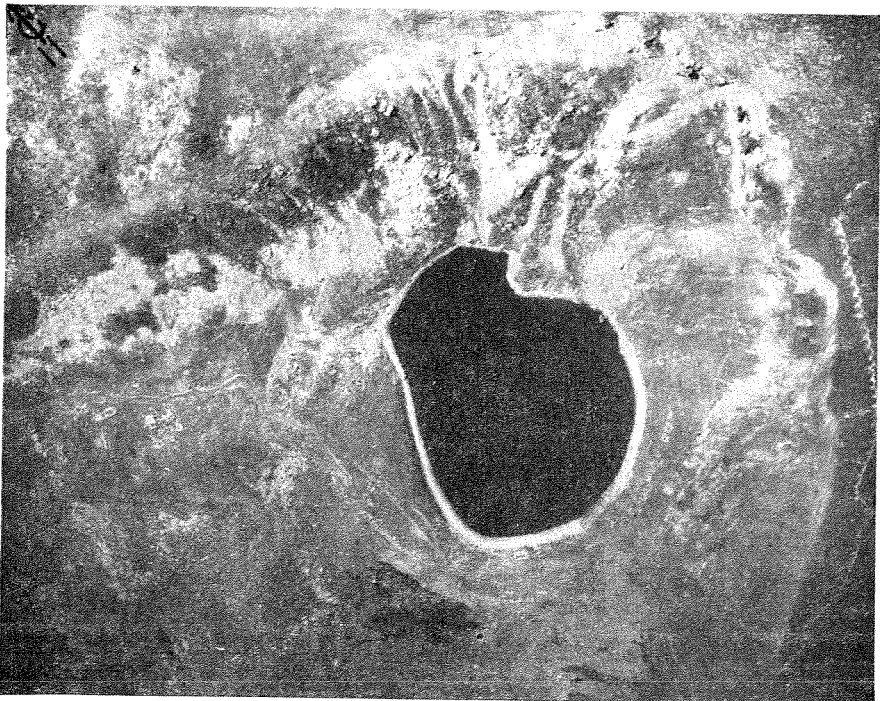


Fig. 2. — Der Große See. Gesehen von einer Höhe von 300 m.

Dieser See erstreckt sich in der Längsrichtung von Nord nach Süd. Seine Länge beträgt 223 m, die Breite 162 m. Gneisfelsen umgeben im Nordosten den See bogig, auf der Westseite ist jedoch ein ziemlich steiler Moränenwall, der gegen Südwesten sanfter wird, und den See nur auf dieser Seite zugänglich macht.

P e s t a teilt das Ufer der Alpenseen in drei Gruppen: 1. Seen mit flachem Ufer; 2. Seen mit stellenweise steilem Ufer; 3. Seen mit steilem Ufer. Nach dieser Einteilung würde der Große See dem zweiten Typus angehören.

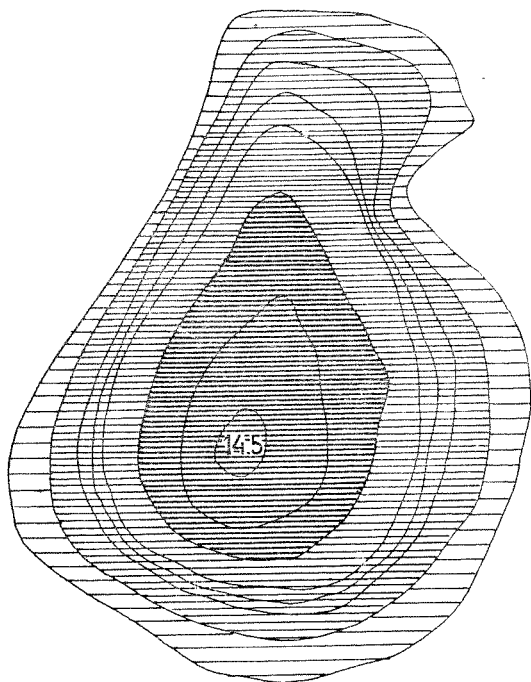


Fig. 3. — Der Große See

Das Becken des Großen Sees ist unregelmäßig gebaut, denn die größte Tiefe (14.50 m) befindet sich nahe der Südseite, etwa 60 m vom Ufer entfernt (Fig. 3).

In den Großen See ergießt sich kein einziger Quellbach. Sein Becken wird durch das Wasser des geschmolzenen Schnees, der im Winter eine Höhe von 20 m erreichen kann, angefüllt (M i l o j e v i ć). Deshalb zeigt der Große See zu Ende des Frühjahrs einen hohen Wasserstand. Diese Erscheinung

ist für die Seen des gemäßigten Klimas charakteristisch (Th i e n e m a n n). Im Laufe des Sommer fällt der Wasserstand infolge Verdunstung auf 1 bis 2 m herab, was an der Uferlinie deutlich zu ersehen ist. Milojević nimmt an, daß sich auf seinem Grunde Quellen befinden, was auch die kleinen Bäche beweisen, die unter dem Moränenwall abfließen. Diese Annahme ist berechtigt, da sie durch die Temperatur des Wassers am Grunde des Sees und durch die Temperatur an der Quelle der Bäche bewiesen werden kann. Die am 11. VIII. 35 abgelesene

Temperatur betrug auf dem Grunde des Sees 7.2° , die Temperatur der Quelle, die sich unter dem Moränenwall südöstlich befindet, nur 6.8° . Der Unterschied von 0.4 entstand wahrscheinlich infolge des Wärmeverlustes des Wassers beim Durchfließen der oberirdischen Kanäle.

Durchsichtigkeit und Farbe des Wassers im Großen See.

Die Durchsichtigkeit wurde mittels einer weißen Platte gemessen. Die Messungen wurden am 11. VIII. 1935 vorgenommen. Das Wetter war ruhig und klar.

Bei der größten Tiefe des Sees betrug die Durchsichtigkeit 12 m. Deshalb kann man den Seegrund bis zur Isobathe von 12 m deutlich sehen. Durch das Wasser ist auch der felsige Seegrund zu erkennen. Weiter kann man deutlich erkennen, daß die Steine von Schlamm bedeckt sind, der von mineralisiertem Charakter ist.

Die Farbe des Wassers wurde mit Hilfe der Forel—Ule Skala festgestellt. Wenn man die Farbe des Wassers mit dieser Skala vergleicht, so kann man feststellen, daß diese Farbe dem Farbenton entspricht, der zwischen den Zahlen III und IV der Forel—Ule Skala liegt.

O. Aufsess (S. 706) führt an, daß die Farbe des Wassers hauptsächlich von verschiedenen Stoffen, die im Wasser enthalten sind, stamme, weshalb die Menge an Kalk und organischen Humusstoffen auf die Farbe des Wassers den meisten Einfluß hat. Die große Kalkmenge gibt dem Wasser die grüne Farbe, während der gelbe Ton durch Humusstoffe bedingt ist.

Im Wasser des Großen Sees gibt es weder Humusstoffe noch suspendierte Teilchen, die von außen hineingelangt sein können, denn der Große See hat keinen Zufluß. Doch ist die Menge CaO fast minimal, denn das Wasser enthält nur 1.8 mg pro 1 CaO. Außerdem enthält das Wasser auch eine kleine Menge aufgelöster Stoffe, was am besten aus der Menge des Trockenrestes zu ersehen ist, der pro Liter Wasser nur 9.8 mg beträgt. Wenn wir die Farbe des Wassers im Großen See mit der des Wassers im benachbarten Prespa See, dessen Farbe rein grün ist, vergleichen, so sehen wir den Einfluß der Kalkmenge an der Farbe des Wasser. Im Prespa See beträgt die Menge CaO

41.5 bis 46.7 mg pro l. Im Großen See ist nur 1.8 mg pro l CaO, so daß der blaue Farbenton vorherrscht.

Temperaturverhältnisse

Die Temperatur des Wassers wurde am 11. VIII. 1935 gemessen. Die Messungen wurden mit Hilfe eines Thermometers in der Ruttnerflasche vorgenommen. Die Ergebnisse sind folgende:

An der Oberfläche betrug die Temperatur 16°. Zwei Meter darunter 15.5°, in 4 Meter Tiefe 14.8°, in 6 Meter 14°, in 8 Meter 13.2°, in 10 Meter 9°, in 12 Meter 8.2°, in 14 Meter 7.2° (Fig. 4).

Aus dieser Übersicht ersieht man die Anordnung der Tiefenschichten: das Epilimnion erstreckt sich von 0 bis 8 m, das Metalimnion zwischen 8 und 10 m, darunter ist das Hypolimnion. Die mittlere Temperatur des Epilimnions beträgt 14.7°, die des Metalimnions 10.1° und die des Hypolimnions 7.7°.

Der Aufstieg auf diese Höhen ist schon während des Sommers beschwerlich, besonders im Winter, wenn um den See Schnee bis zu 20 m Höhe liegt. Aus diesen Gründen fehlen uns Angaben über die Temperaturverhältnisse in den übrigen Jahreszeiten. Doch nach Berichten einiger Ansiedler und Touristen aus Bitolj ist der Große See während des Winters zugefroren. Dann dürfte vielleicht eine inverse Stratifikation der Temperaturschichten des Wassers im Großen See auftreten.

Aus obigem ist zu ersehen, daß während des Sommers die mittlere Temperatur der einzelnen Temperaturschichten relativ niedrig ist. Wenn wir dabei noch die Amplituden der Temperaturschwankung des Oberflächenwassers bei Tage und diejenigen des Seewassers während eines ganzen Jahres ins Auge fassen, so steht fest, daß das Ganze neben anderen chemischen Faktoren auf die Entwicklung der litoralen Vegetation und auf die Entwicklung der planktonischen Organismen der Pelagialen in negativem Sinne einwirkt.

Auf Grund der Temperaturverhältnisse im Großen See kann man feststellen, daß derselbe nach Forel dem Typus der gemäßigt warmen Seen angehört, indem im Laufe des Sommers die direkte Stratifikation der Temperaturschichten mit der inversen im Laufe des Winters abwechselt.

Wichtigere chemische Merkmale des Großen Sees

Wegen der Terrainschwierigkeiten und der Entlegenheit des Sees, war es nicht möglich, eine detaillierte chemische Analyse des Wassers vorzunehmen. Doch kann man in der Hauptsache aus den folgenden Angaben ersehen, welche chemischen Beziehungen im Wasser des Großen Sees bestehen.

Sauerstoffbestand. Die Untersuchung des Sauerstoffs wurde nach Winklers Methode vorgenommen. Die Proben für die Analyse O_2 wurden mit der Ruttnerflasche ausgeführt und zwar nur von einem Profil oberhalb der größten Tiefe, und zwar auf je 2 m. Die Ergebnisse der Mengenummessungen von O_2 sind aus der Tabelle und aus dem Diagramm zu ersehen.

Datum	Tiefe	T°C	O_2
11-VIII-35	0	16	5.42
—	2	15.5	5.28
—	4	14.8	5.26
—	6	14	5.41
—	8	13.2	5.34
—	10	9	5.30
—	12	8.2	5.29
—	14	7.2	5.26

Profil oberhalb der Tiefe von 14,5 m.

Aus der Tabelle und dem Diagramm ist zu ersehen, daß die Menge O_2 von den obersten Schichten bis zu den tiefsten fast annähernd die gleiche ist (Fig. 4).

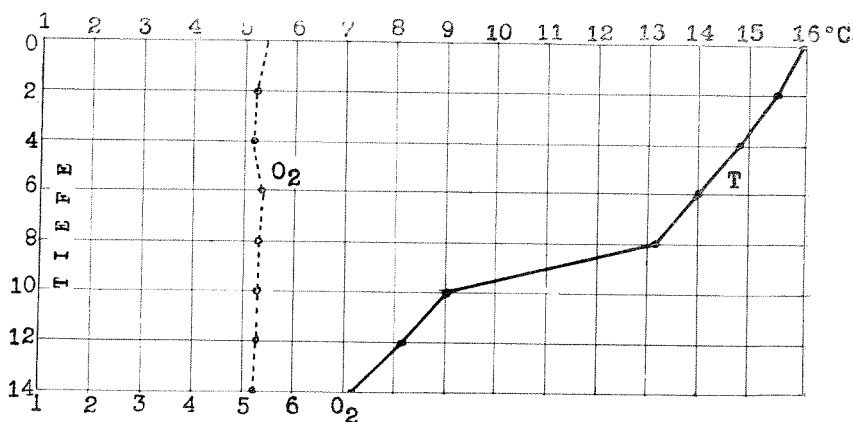


Fig. 4. — Verhältnis von Temperatur und Sauerstoff am 11-VIII-1935 im Großen See.

Es ist zwar in den oberen Schichten oberhalb des Temperatursprunges, ein Schwanken in der Menge O_2 zu bemerken, da die Menge O_2 allmählich abfällt, aber auch dieses Schwanken zeigt nur ganz unbedeutende Ausmaße. Es ist möglich, daß dies auf analytische Fehler zurückzuführen ist, so daß keine besonderen Schlüsse gezogen werden können. Im allgemeinen sind alle drei Wasserschichten reich an Sauerstoff, obwohl der eigentliche Grad der Sättigung noch nicht erreicht ist.

Nun drängt sich die Frage auf, was eine so regelmäßige Anordnung der Menge O_2 in verschiedenen Wasserschichten im Großen See bedingt?

Ruttner führt an, daß die Sauerstoffmenge in einem See und damit auch die Stratifikation in verschiedenen Schichten des Wassers hauptsächlich von zwei entgegengesetzten Prozessen abhängig ist. Von der Oxydation (wie Atmen der Tiere) und von der Reduktion (photosynthetische Reduktion bei der Assimilation der grünen Pflanzen). Diese beiden Prozesse im Wasser des Großen Sees sind zufolge der geringen Zahl von Tieren und dem fast völligen Mangel an höheren grünen Pflanzen in der litoralen Region auf ein Minimum zurückgedrängt. Damit steht auch der Mangel an oxydierenden organischen Stoffen in engerem Zusammenhang. Diese Erscheinungen besitzen in großem Ausmaße den Einfluß, daß in den oberen Schichten des Großen Sees das Gleichgewicht O_2 aufrecht erhalten wird.

Wenn wir als unterste Grenze der trophogenen Schichte die Tiefe von 8 m annehmen (die größte Tiefe des Sees beträgt 14.5 m), so können wir feststellen, daß die trophogene Schichte stärker ist als die tropholithische. Ein solches Verhältnis der trophogenen Schichte gegenüber der tropholithischen sollte eigentlich eine größere Produktion von Plankton, somit auch eine Störung im Gleichgewicht O_2 , bedingen. Doch ist dies nicht der Fall. Auf die ausgesprochene Oligotrophie dieses Sees hat die große Armut an den übrigen Nährstoffen einen bedeutenden Einfluß, was jedoch von großer Bedeutung für die quantitative Entwicklung sowohl des Phyto- als auch des Zooplanktons ist.

Trockenrest. Im Großen See findet man einen sehr kleinen Trockenrest, insgesamt nur 9.8 mg pro Liter.

Pesta (S. 67) führt an, daß die Höhenseen überhaupt einen ganz geringen Trockenrest aufweisen. Er ist der Meinung, daß dies von „der engeren Nährstoffgrenze“ herrühre, und außer-

Auch war es wegen der geringen Tiefe und der vollkommenen Durchsichtigkeit sehr schwer, die Farbe des Wassers festzustellen. Der Grund ist von Steinen bedeckt, die eine Schlamm-schichte aufweisen.

Temperaturverhältnisse

Die Temperatur des Wassers wurde am 11. VIII. 1935 von 13 bis 14 Uhr festgestellt. Die Messungen wurden mit Hilfe des Thermometers in der Ruttnerflasche vorgenommen.

An der Oberfläche betrug die Temperatur 19.2° ; auf 1 m Tiefe 18.6° ; 2 m 17.7° ; auf 2.5 m 17° . Der Unterschied an der Oberfläche und in der Tiefe beträgt nur 2.2° . Ein Temperatursprung war nicht festzustellen, was dafür spricht, daß das Becken des Kleinen Sees dem Typus der „Kleinen Gewässer“ angehört.

Dieser relativ hohe Stand der Temperatur wäre vielleicht dem Einfluße des Mittelmeeres zuzuschreiben, das durch die Schlucht des Flußes Crvena Reka wirkt, da dieser über Nižopolje mit dem Kessel von Bitolj in Verbindung steht.

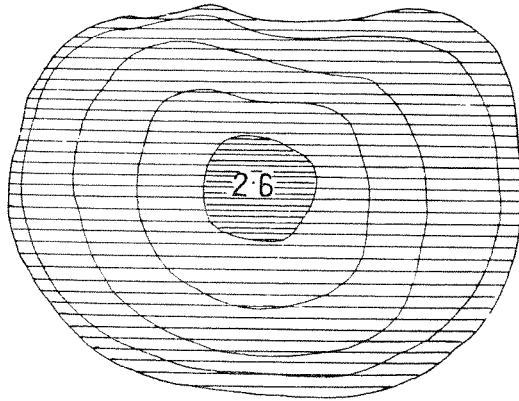


Fig. 6. -- Der Kleine See.

Wichtigere chemische Merkmale des Kleinen Sees

Sauerstoffbestand. Die Proben für die Analyse des Sauerstoffs wurden mit der Ruttnerflasche und zwar an der Oberfläche und in 1,2 und 2,5 m Tiefe vorgenommen.

An der Oberfläche wurden 5.48 ccm pro 1 Sauerstoff, in 1 m Tiefe nur 5.47 ccm pro 1, in 2 m 5.28 ccm pro 1, in 2.5 m nur 5.2 ccm pro 1 gefunden (Eig. 7).

Die Menge O_2 fällt also mit der Tiefe ab. Somit ist der eutrophe Charakter des Wassers im Kleinen See aufgeklärt. Es fragt sich nun, wodurch dieser Abfall des O_2 bedingt wird.

Wegen seiner Zugänglichkeit dient der See als Tränke für das Vieh, das aus der ganzen Umgebung angetrieben wird. Um den See liegen Tierexkremete. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese organischen Abfälle, wenn sie ins Wasser gelangen, verfaulen, und daß so Sauerstoff verbraucht wird.

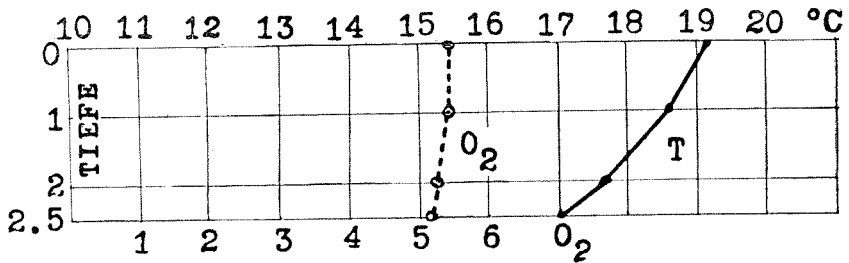


Fig. 7. — Verhältnisse von Temperatur und Sauerstoff am 11-VIII-1935 im Kleinen See

Trockenrest. Dieser beträgt im Kleinen See 11.3 mg pro 1. Obwohl diese Menge ganz gering ist, ist sie dennoch wegen der größeren Menge von Tier- und Pflanzenabfällen größer als der Trockenrest im Großen See.

Si O₂. Die Menge SiO₂ ist dieselbe wie im Großen See und beträgt 1.2 mg pro 1. Auch hier hat SiO₂ petrographischen Charakter, denn der See liegt im Gneisfelsen.

CaO. Doch ist die Menge CaO größer als im Großen See und sie beträgt 3.1 mg pro 1, wahrscheinlich wegen der Beimischungen von Kalk, der um den See herum liegt. In Hinsicht auf den Ca-Standard gehört das Wasser des Sees dem oligotrophen Typus an.

Die Menge **MgO** beträgt 0.8 mg pro 1.

Die Menge an *Eisen-Aluminium-Oxyd* (Fe₂O₃ + Al₂O₃) ist ebenso gering, nur 0.6 mg pro 1, was für den größten Teil der Alpenseen charakteristisch ist.

Zusammenfassung. In Hinsicht auf die Temperaturverhältnisse gehört der Kleine See dem Typus der gemäßigt warmen Seen an.

Betrachtet man die Sauerstoffverhältnisse, so gehört der See dem Typus der oligotrophen Seen an, doch neigt er zur Eutrophie.

Dem Ca-Standard nach gehört der Kleine See dem oligotrophen Typus an.

Die Vegetation des Kleinen Sees

Der Kleine See befindet sich oberhalb der Waldgrenze. Höhere Wasserpflanzen waren nicht vorhanden. Die Landvegetation um den See herum ist wie beim Großen See, nur ist die nackte Zone in der Nähe des Sees viel breiter. Das hängt wahrscheinlich mit dem Aufenthalt des Viehs in der Nähe des Sees zusammen. Derselbe ist von allen Seiten zugänglich, so daß die Tiere ständig zur Tränke kommen.

Von Gräsern ist nur eine Assoziation, die *Festucetum violaceae* vertreten, welche dieselbe Struktur und denselben Bestand wie die gleichnamige Assoziation beim Großen See besitzt.

(Aus dem. Botan. Institut u. Garten d. Universität, Beograd).

Februar, 1937.

LITERATUR:

- Aufsess, Otto*: Die Farbe der Seen. — (Ann. d. Physik, 1904).
Cvijić, J.: Osnove za geografiju i geologiju Makedonije i Stare Srbije. — (Knj. III, 1911).
Jakovljević, S.: Prespansko Jezero. — (Gl. geogr. dr., sv. XIX, 1933).
Milojević, B. Ž.: Črna Prst, Bjelasica i Perister. — (Posebno izdanje Geogr. dr., sv. 14, 1934).
Pesta, O.: Der Hochgebirgsee der Alpen. — (Die Binnengewässer, Bd. VIII, 1919).
Thienemann, A.: Die Binnengewässer. — Mitteleuropas. — (Die Binnengewässer Bd. I, 1926).
Ruttner, F.: Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java. Sumatra und Balli. — (Stuttgart, 1931).

EINE NEUE EDRAIANTHUS-ART AUS MONTENEGRO

von

P. Černjavski und **Th. Soška**, Beograd.

Im Sommer des Jahres 1937 wurde Herr stud. phil. Vil. Blečić beauftragt, in der Taraschlucht von Montenegro nachzuforschen, ob dort oberhalb des Dorfes Tepce Edelweiß (*Leontopodium alpinum* Cass.) tatsächlich wächst.

Herr Blečić fand an diesem Orte nicht nur das Edelweiß sondern auch mit diesem einen *Edraianthus*, dessen Artberechtigung die Herren Prof. N. Stojanoff (Sofia) und J. Rohlena (Prag) auch befürwortet haben. Die Pflanze benennen wir mit dem Namen des Herrn Dr. Lj. Glišić, Direktor des Botanischen Institutes und Gartens, welcher die Durchforschung der Taraschlucht lebhaft unterstützte.

Edraianthus Glišićii Černjav. et Soška **sp. n.**

Perennis, rhizomate lignoso, crasso, longiobliquo vel erecto, diviso, reliquiis foliorum anni praecedentis siccatis ochraceis membranaceis obsito, apice caule floriferos, fasciculos foliorum steriles et reliquiis foliorum siccatis albis edens. Caulis caespitosus, erectus vel adscendens, ad 18 cm altus, glaber. Folia linearía, apice spathulato - dilatata, subacuta, integerrima, marginis rigide setoso-ciliata, ceterum glabra; basalia basi 1—2 mm, apice ad 4 mm lata, ad 15 cm longa, caulina semiamplexicaulia, breviora. Capitulum uniflorum. Folia involucralia viridia, interiora ad 9 mm, exteriora ad 32 mm longa, calycem superantia, basi ovata, non inflata, apice plus minus attenuata, marginis rigide setoso - ciliata, ceterum glabra. Calycis lacinae ad 18 mm longae, ellipticae, acutae (appendicibus inter lacinas deficientibus!), tubo 2—3-plo longiores, marginis rigide setoso-ciliatae, ceterum glabrae vix lilacinae. Pilis rigidis, ad 1 mm longis, 75 μ latis, sparse verruculosus. Verruculis parvis. Corolla ad 5 cm longa, 18—25 mm lata, caerulea, tubuloso campanulata, extus per-

fecte glabra, lobis ellipticis, 12—15 mm longis. Stigma quadripartitum (vel tripartitum?), lobis linearibus, patentibus. Capsula tri- vel quadrilocularis, omnino intera ovoidea, superne intra calycem plana, apice et a latere membranacea irregulariter lacera. Semina multa, ovata, compressa, ad 1.5 mm longa, 0.75 mm lata. In fauce fl. Tara ad rupes calcareas prope Sokoline et Čurovac supra pagum Tepce, 1500 m alt., VIII. 1937 detexit V. Biečić (Tafel I und Abb. 1.).

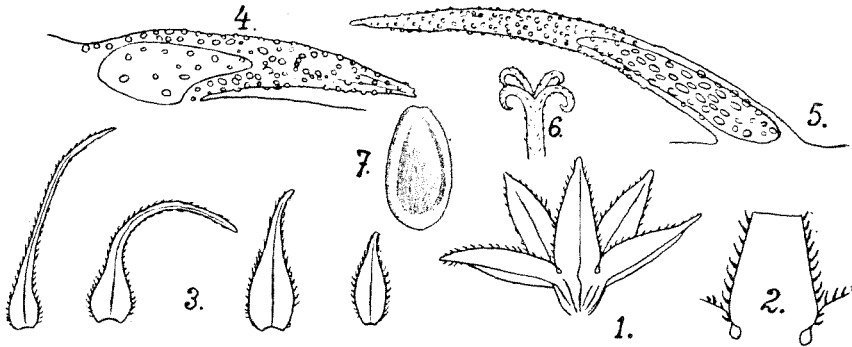


Abb. 1. — *Edraianthus Glisicii* Černjavski et Soška:

1. Kelch (nat. Größe), 2. Kelchblätter (2 vergrößert), 3. Hüllblätter (nat. Gr.), 4. Blatthaar (vergr.), 5. Hüllblatthaar (vergr.), 6. Narbe (2,5 vergr.) und 7. Same (1,5—0,75 mm).

Dieser neue *Edraianthus* wächst gemeinsam mit *Leontopodium alpinum* und *Sesleria tenuifolia* bei Sokoline und Čurovac oberhalb Tepce in der Taraschlucht auf steilen, nach Norden exponierten Triaskalkwänden, in 1500 m ü. M., wo diese offene Pflanzengesellschaft eine Fläche von 1600 m² einnimmt.

Habituell steht diesen *Edraianthus* dem *E. montenegrinus* Horák (Hórák und Janchen), am nächsten, unterscheidet sich jedoch von ihm durch die größere, kahle, fast zylindrische, blaue Korolle, die nur bis ein Fünftel ihrer Länge gespalten ist, ferner durch die kürzeren, nicht aufgeblasenen äußeren Hüllblätter, durch größere Kelche, durch breitere und kürzere, nur am Rande gewimperte Kelchblätter, durch die vierspaltige Narbe und durch den 3-4 fächerigen Fruchtknoten, endlich durch nur am Rande steifhaarig gewimperte Rosetten-, Stengel- und Hüllblätter sowie durch die kahlen Stengel und durch kürzere Haare.

E. tenuifolius (W. K.) Wettst. unterscheidet sich von *E. Glisicii* nicht nur durch die viel kleineren Blüten, sondern auch

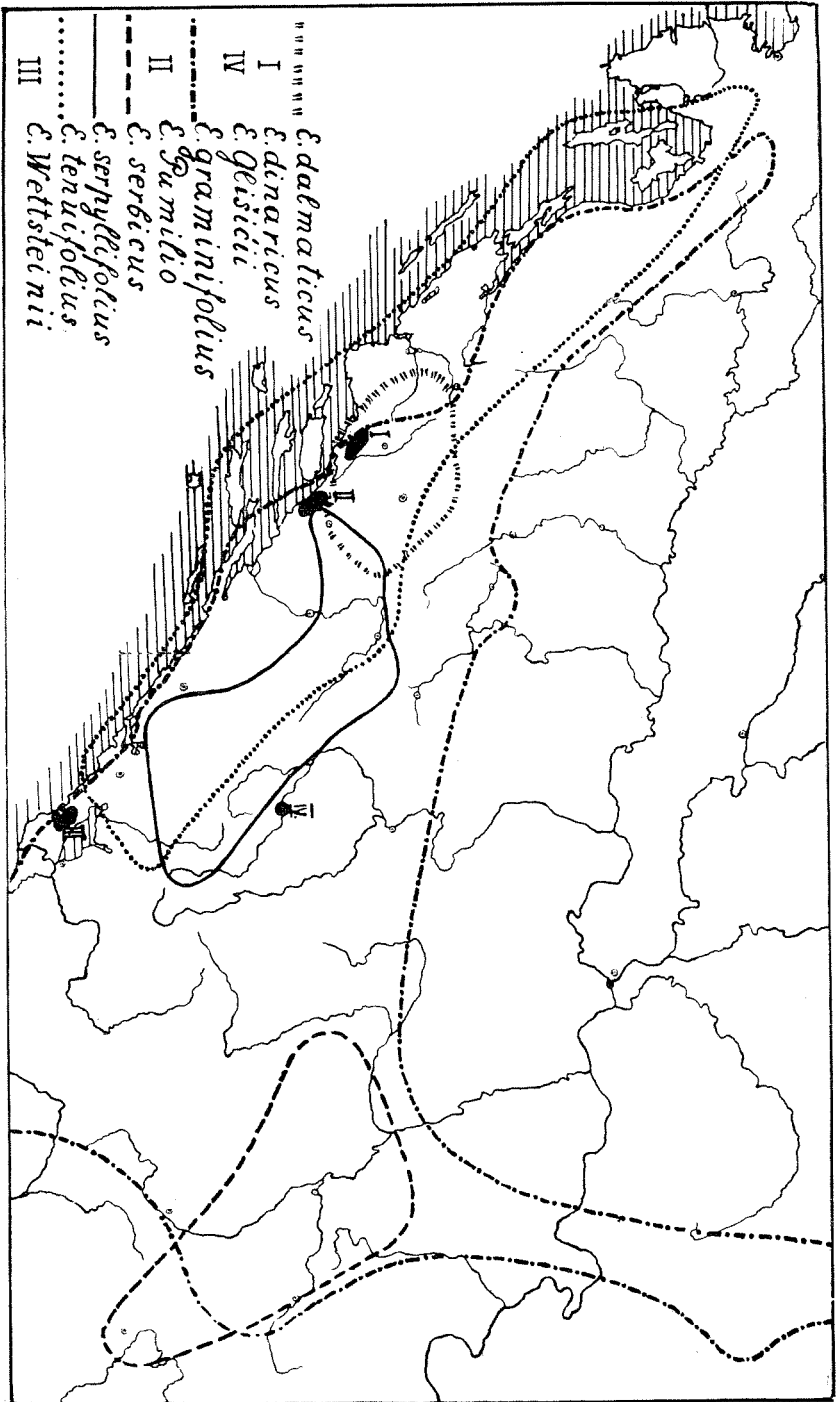


Abb. 2. Kartennareal der balkanischen *Edrartianthus*-Arten nach Wettstein und Janchen.

durch die viel schmälere Kelchzipfel und durch die ganz andere Gestalt der Hüllblätter, der Haare und Warzen (Wettstein und Janchen).

Die Größe und die Gestalt der Blüten und Hüllblätter, sowie die Zahl der Narbenzipfel und Fruchtblätter und die Kahlheit der Blätter und Hüllblätter, alle diese Eigenschaften bedingen den ganz eigenartigen Habitus des *E. Glišićii*, welcher zu keiner bisher bekannten Art gestellt werden kann.

Ganz besonders auffallend ist noch die Eigenschaft des Zerfallens der Kapselwände, indem nur das Netz der Hauptnerven skelettartig zurückbleibt, und daß die Samen wahrscheinlich nicht nur beim gelöcherten Deckel sondern auch durch die Seitenwände der Kapsel herausfallen; eine Eigenschaft, welche jedoch für die Gattung *Edraianthus* durchaus nicht charakteristisch ist (Wettstein, Schönland und Hayek).

Der Blütenform nach erinnert *E. Glišićii* an eine großblütige *Campanula*. Die Zahl der Fruchtblätter und der Narbenzipfel, sowie das Zerfallen der Kapselwände sind wahrscheinlich Merkmale, die auf Beziehungen zum *Campanula*-Typus schließen lassen und zur Annahme berechtigen, daß *E. Glišićii* einem Urtypus angehört.

Das Areal und der Standort dieser neuen *Edraianthus*-Art sind ebenfalls charakteristisch. Auf der Arealkarte der *Edraianthus*-Arten der Balkanhalbinsel (Abb. 2) ersieht man, daß das Areal von *E. Glišićii* dem östlichen Teile des Areals von *E. serpyllifolius* (Vis.) DC zunächst liegt und daß dieses von drei anderen Arealen mit sehr geringer und isolierter Verbreitung (*E. dinaricus* (Kerner) Wettst., *E. Pumilio* (Portschlg.) DC und *E. Wettsteinii* Hal. et Bald.) eingeschlossen wird.

Morphologisch steht jedoch *E. Glišićii* weder der *E. serpyllifolius* noch den drei anderen genannten Arten näher als dem *E. montenegrinus* und dem *E. tenuifolius*.

Das völlig isolierte Areal von *E. Glišićii* ist für Endemiten charakteristisch. Die Standortsbedingungen in tiefen Schluchten auf steilen Kalkfelsen tragen außerdem die Züge von Zufluchtsorten der Relikte. In Gesellschaft von *E. Glišićii* wurden von Blečić folgende Pflanzen gesammelt:

Sesleria tenuifolia Schrad. — sehr häufig,

Leontopodium alpinum Cass. — häufig,

- Thymus montanus* W. K. — minder häufig,
Teucrium montanum L. — " " ,
Globularia cordifolia L. ssp. *meridionalis* Podp. — minder häufig,
Amphoricarpus Neumayeri Vis. — minder häufig,
Dianthus petraeus W. K. — " " ,
Sempervivum patens Grsb. et Schenk. — " " ,
Asperula aristata L. ssp. *longiflora* (W. K.) Hay. — minder häufig,
Edraianthus Glišićii Černj. et Soška — minder häufig,
Bupleurum Sibthorpiianum Sm. var. *montenegrinus* (H. Wolf) Hay. — selten,
Saxifraga Aizoon Jacq. var. *alpicola* (Jord.) Engl. et Irmsch. — selten,
Vicia Cracca L. ssp. *incana* (Vill.) Rouy — vereinzelt,
Dorycnium germanicum (Gremli) Rouy — " ,
Gymnadenia conopea R. Br. — " .

Mit Ausnahme von einigen Pflanzen sind dies alle echte Felsenpflanzen und gehören vorwiegend der subalpinen und alpinen Regionen an. Oberhalb dieses Standortes wachsen auf weniger steilen Kalkfelsen: *Arctostaphylos Uva ursi* (L.) Spr. und *Juniperus nana* Willd. seltener *Rosa alpina* L., *Spiraea media* Schmidt. var. *oblongifolia* (W.K.) Dipp., *Amelanchier ovalis* Med. *Daphne Blagayana* Frey., *Athamanta Haynaldi* Borb. et Üchtr. *Hieracium macranthum* (Ten.) N. P. und *Stachys recta* L. ssp. *subcrenata* (Vis.) Brq. var. *Karstiana* (Borb.) Hay.

Unter diesen Pflanzen bemerken wir dieselbe Vermengung von alpinen und subalpinen Pflazen mit Waldpflanzen. Der Standort der steilen Felsen war nicht nur ein Zufluchtsort, sondern spielte auch eine wichtige Rolle bei der Verbreitung, sowohl beim Ansteigen als auch beim Herabsteigen der Felsenpflanzen, zu welcher auch *E. Glišićii* gehört.

Zum letzten Male wurde auf dem Durmitor die Vegetation der alpinen und subalpinen Regionen durch die letzte Eiszeit gestört; die Eismassen lagen damals wie ein vergletschertes Plateau hoch über den tiefen Talschluchten (K a y s e r). Somit konnten die alpinen und subalpinen Pflanzen des Durmitors nur auf den gletscherfreien Horsten gedeihen oder aber dort in großen Mengen verschwinden, oder talwärts flüchten. So spielten die steilen Kalkfelsen der nicht vergletscherten Talschluchten

während der letzten Eiszeit als Zufluchtsorte für die alpinen Pflanzen zweifellos eine sehr wichtige Rolle.

Die große, rezente Verbreitung der übrigen *Edraianthus*-Arten in den höheren Regionen des Durmitors berechtigt wohl zum Bezweifeln ob *E. Glišićii* eine Reliktpflanze darstellt. Diese Art könnte auch zu der Neuendemiten, welche sich in der postglazialen Zeit gebildet haben, gehören. Gegen diese Annahme sprechen jedoch nicht nur die morphologischen Eigenschaften des *E. Glišićii*, sondern auch der Zufluchtscharakter des Standortes und das gemeinsame Vorkommen der neuen *Edraianthus*-Art mit *Leontopodium alpinum*, dessen Reliktscharakter unbestreitbar ist.

(Aus dem Botanischen Institut u. Garten d. Universität,
Beograd).

November, 1937.

LITERATUR:

- Horák, B.*: Zweiter Beitrag zur Flora Montenegros. — (Öster. Bot. Zeitschr., Bd. L, 1900).
- Janchen, E.*: Die *Edraianthus*-Arten der Balkanländer. — (Mitteil. des Naturw. Verein. Wien, VIII, 1910).
- Kayser, K.*: Morphologische Studien in Montenegro. I. — (Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erkunde, 1932).
- Schönland, S.*: *Campanulaceae*. Die natürlichen Pflanzenfamilien. — (Engler — Prantl, IV, 5, 1894).
- Wettstein, R.*: Monographie der Gattung *Hedraeanthus*. — (Denkschr. d. Ak. d. Wissensch, Bd. VIII, 1887).

dem stehe diese Erscheinung im Zusammenhang „mit dem petrographischen Charakter der Höhenseen“.

Der Große See befindet sich in einem Becken, das aus Gneis besteht. Besonders wichtig für die Zusammensetzung seines Wassers ist der Umstand, daß kein einziger Bach sich in diesen ergießt. Das Wasser stammt vom Schnee, der Ende des Frühlings, oft auch zu Beginn des Sommers schmilzt. Daher auch die ganz geringe Menge von organogenem Detritus. Selbstverständlich stehen mit diesen geringeren Mengen des Trockenrestes auch die Mengen SiO_2 , CaO und MgO in einem gewissen Verhältnis.

SiO₂. Das Wasser des Großen Sees enthält 1.2 mg SiO_2 pro l. Diese Menge ist gering, jedoch im Verhältnis zu anderen Bestandteilen ist sie relativ bedeutend. SiO_2 hat einen petrographischen Charakter, denn der See liegt im Gneisbecken, das eine Große Menge von SiO_2 aufweist. Diese Erscheinung müßte die Entwicklung der Bacillariophyta sehr begünstigen. Doch ist dies nicht der Fall, da andere Faktoren fehlen, die für die Entwicklung dieser Organismen von Bedeutung sind.

CaO. Die Menge CaO im Wasser des Großen Sees beträgt nur 1. 8 mg pro l. Diese geringe Menge von CaO tritt am Seebecken zum Vorschein, da das Gestein kalkarm ist. Das ist wahrscheinlich auch der Grund dafür, daß im Litoral des Sees, wo einzelne Arten größere Mengen Kalk brauchen könnten, eine Wasservegetation nicht mehr auftritt. Ebenso ist die Menge von CaO ein wichtiger Faktor für das Auftreten gewisser Planktonorganismen.

In Hinsicht auf den Ca-Standard gehört das Wasser des Großen Sees dem oligotrophen Typus (Naumann) an, denn es enthält weniger als 25 mg pro l an CaO .

Die Menge von **MgO** beträgt 1.08 mg pro l.

Die Menge an *Eisen-Aluminium-Oxyd* ($\text{Fe}_2\text{O}_3 + \text{Al}_2\text{O}_3$) ist minimal und beträgt nur 0.8 mg pro l. Es hat den Anschein, als seien geringe Mengen $\text{Fe}_2\text{O}_3 + \text{Al}_2\text{O}_3$ für den größten Teil der Höhenseen charakteristisch (Pesta, S. 65).

Zusammenfassung. Mittels der Temperaturverhältnisse, Stratifikation des Sauerstoffs und der Menge der übrigen Faktoren im Wasser des Großen Sees, kann man den Typus des Seewassers bestimmen.

Wenn wir die Temperaturverhältnisse ins Auge fassen, so gehört der Große See dem Typus der gemäßigten warmen Seen an.

Betrachten wir die Sauerstoffkurve, welche von der Oberfläche zu den untersten Schichten des Wassers mehr oder weniger gerade verläuft, so gehört der Große See dem Typus der oligotrophen Seen an.

Dem Ca-Standard und den anderen Faktoren, die in ganz geringer Menge vorhanden sind, nach, gehört der Große See dem oligotrophen Typus an.

Die gleichartige Oligotrophie ist durch die Armut an Kalk bedingt. Auf Grund dieser Angabe gehört der Große See dem Typus b nach Naumann an (S. 117): „denn die Becken dieses Typus sind von kalkarmen Moränen gebildet“.

Die Vegetation um den Großen See

Der Große See liegt auf einer kleineren Terrasse oberhalb der Waldgrenze. Er bildet eine kleine Depression, die von Nordosten durch den hohen Kamm des Peristers, auf den anderen Seiten aber durch niedere Gneisfelsen abgeschlossen wird. Die Flanken gegen den See sind sehr steil, besonders die, welche dem Hauptkamm zugekehrt sind.

Im Wasser des Sees und auch an seinem Ufer, das von Bruchstücken der Gneisfelsen bedeckt ist, konnte keine Vegetation höherer Pflanzen festgestellt werden. Auch muß bemerkt werden, daß an der Oberfläche der umherliegenden Steine, die sich auf der südöstlichen Seite des Sees aufschichten, nicht einmal Flechten zu finden waren. An den minerogenen Beschlägen der Steine und Felsen am Ufer erkennt man die Grenze des hohen Wasserstandes des Sees. Erst hinter dieser Zone erscheinen mehr oder weniger vereinzelt folgende Pflanzen:

<i>Rumex acetosella</i>	<i>Achillea chrysocoma</i>
<i>Thymus Chaubardii</i>	<i>Geum montanum</i>
<i>Poa concinna</i>	<i>Minuartia recurva</i>
<i>Hieracium Pilosella</i>	<i>Potentilla ternata</i>
<i>Jasione orbiculata</i>	

Alle diese Arten treten hier als einzige Besiedler auf. Nach oben gesellen sich zu diesen allmählich die Pflanzen der zweiten Zone.

Die zweite Zone oberhalb des Großen Sees bilden mehrere Grasarten, die den Boden vollkommen bedecken, so daß nur selten das nackte Gestein unter der Grasdecke erscheint. Diese Arten bedecken die sanft ansteigenden Felsen, die sich auf der entgegengesetzten Seite befinden, sodann den Felsrücken, der sich der Seeseite zu senkt.

Wahrscheinlich machte wegen des trockenen Sommers diese Vegetation den Eindruck des Herbststadiums. Die Gräser waren größtenteils verblüht, manche, wie *Poa concinna* bereits ganz verdorrt.

Zwischen diesen Gräsern waren weder Moose noch Flechten zu finden. Hier kann man zwei Assoziationen unterscheiden, die sich nicht ganz von einander trennen lassen.

Erste Assoziation: *Festuca violacea*. (*Festucetum violaceae*). In dieser Gemeinschaft dominiert *Festuca violacea*, die entwickelte, aber dichte Rasen aufweist. Zwischen diesen wachsen mehr oder weniger vereinzelt folgende Arten:

<i>Thymus Chaubardii</i>	<i>Galium erectum</i>
<i>Campanula abietina</i>	<i>Silene parnassica</i>
<i>Geranium asphodeloides</i>	<i>Senecio rupestris</i>
<i>Agrostis canina</i>	<i>Verbascum longifolium</i>
<i>Poa concinna</i>	<i>Rumex multifidus</i>
<i>Sesleria rigida</i>	<i>Cerastium alpinum</i>

Zweite Assoziation: *Poa violacea*. (*Poetum violaceae*). Diese Assoziation ist in der Zusammensetzung reicher als die frühere. In ihr herrscht die *Poa violacea* vor. Seltener sind: *Festuca violacea* und *Deschampsia flexuosa*. Alle diese drei Arten waren bereits verblüht. Zwischen den Rasen dieser Pflanzen wuchsen zerstreut:

<i>Sesleria rigida</i>	<i>Carex sempervirens</i>
<i>Hieracium Pilosella</i>	<i>Minuartia recurva</i>
<i>Thymus Chaubardii</i>	<i>Poa concinna</i>
<i>Luzula spicata</i>	<i>Anthemis montana</i>
<i>Jasione orbiculata</i>	<i>Potentilla ternata</i>

II. — DER KLEINE SEE (MALO JEZERO)

Dieser hat auf den ersten Blick eine mehr oder weniger runde Form. Doch von der Höhe betrachtet, ist er an der süd-

westlichen Seite etwas eingebuchtet, und zeigt deshalb die Form einer Niere. Die größte Länge beträgt 79 m, die Breite 68 m (Fig. 5).

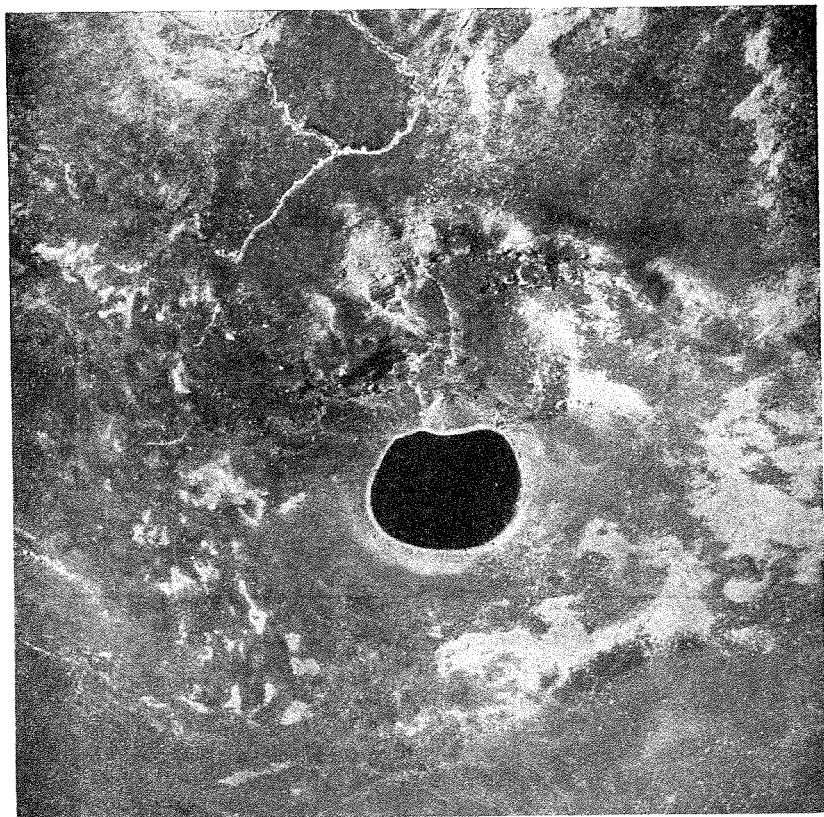


Fig. 5. Der Kleine See. -- Gesehen aus einer Höhe von 300 m.

Die größte Tiefe von 2.6 m befindet sich in der Mitte des Sees, so daß das Becken konzentrisch gebaut erscheint (Fig. 6). Wie Milojević erwähnt, hat der Kleine See weder einen Zu- noch Abfluß. Auch dieser See erhält sein Wasser vom Schnee, welcher hier die Höhe von 20 m erreichen kann.

In Hinsicht auf die geringe Breite und die unbedeutende Tiefe des Sees, könnte dieser zum Typus der „Kleinen Gewässer in der Alpenregion“ eher gehören, als zu dem der echten Seen (nach P e s t a).