

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)<sup>1)</sup>, 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

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

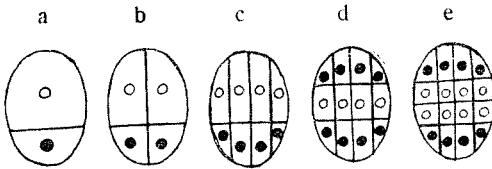


Fig. 1. — *Verbascum*-Form

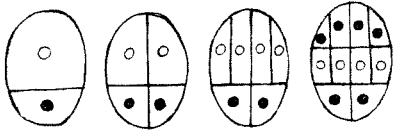


Fig. 4. — *Prolimosella*-Form

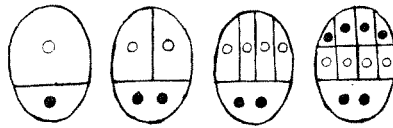


Fig. 2. — *Linaria*-Form

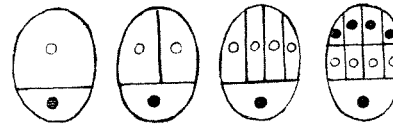


Fig. 3. — *Limosella*-Form

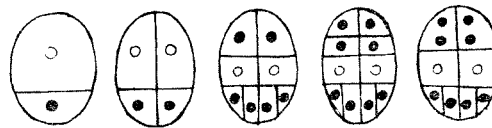


Fig. 5. — *Veronica I*-Form

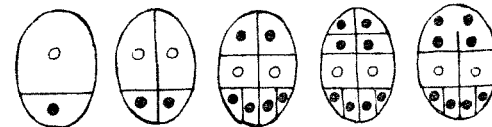


Fig. 6. — *Veronica II*-Form

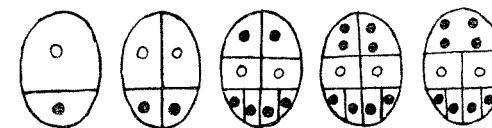
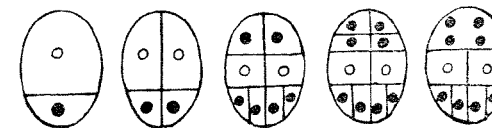


Fig. 7. — *Veronica III*-Form

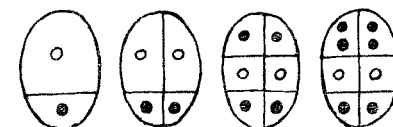


Fig. 8. — *Veronica IV*-Form

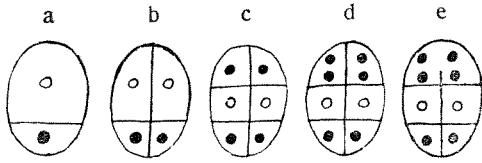


Fig. 9. — *Veronica V-*  
Form

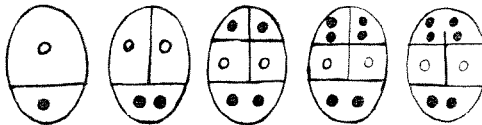
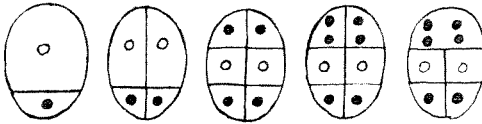


Fig. 10. — *Alectorolo-*  
*phus-Form*

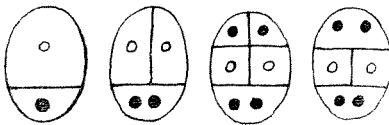
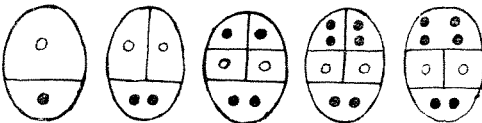


Fig. 11. — *Veronica VI-*  
Form

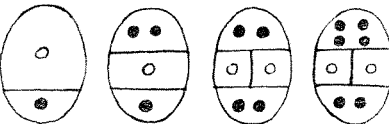


Fig. 12. — *Pedicularis-*  
Form

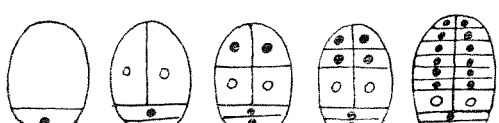
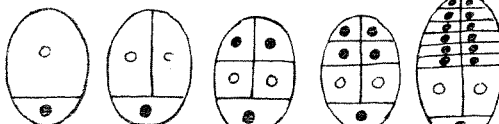
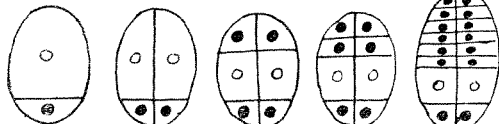


Fig. 13. — *Gratiola-*  
Form

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*<sup>1)</sup> *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

<sup>1)</sup> 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 Hofmeister'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.

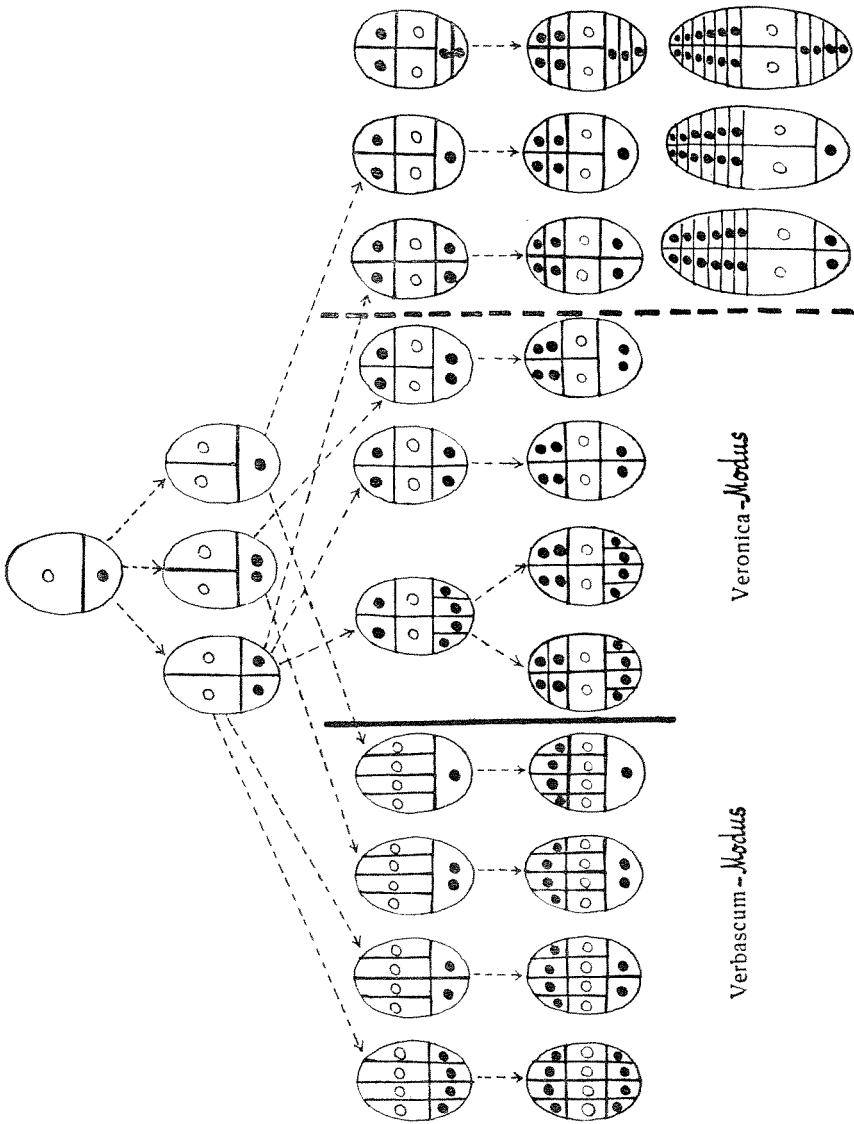
Auf Grund des von uns hier in Betracht gezogenen Merkmales — des Zeitpunktes der Absonderung der Mutterzellen des Endosperms — lassen sich bei den bis jetzt untersuchten Scrophulariaceen folgende Hauptmodi der Endospermentwicklung unterscheiden:

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**

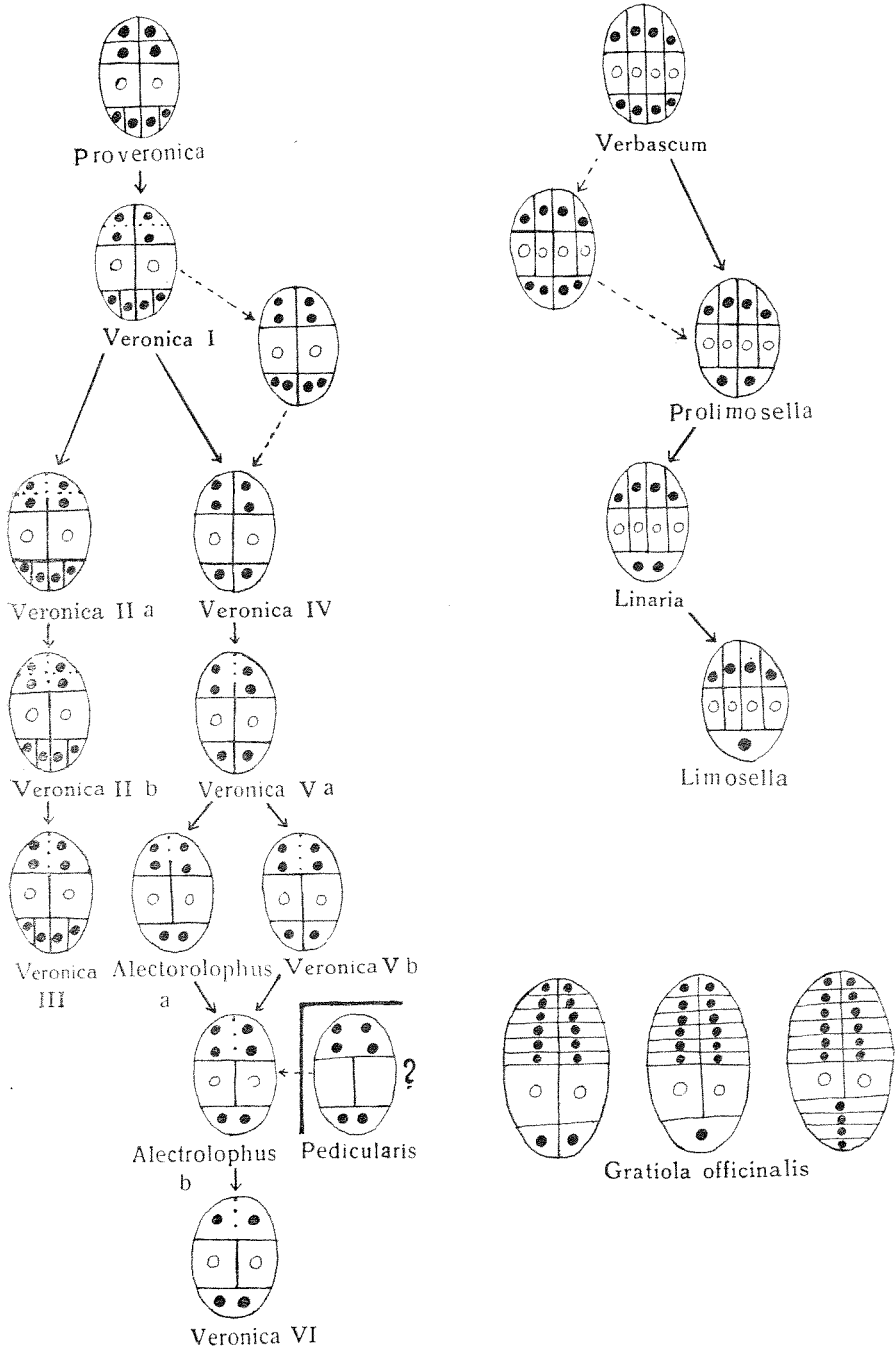
Wenn wir uns jetzt der Frage nach der Phylogenie einzelner Endospermformen innerhalb der Scrophulariaceen zuwenden wollen, so muß sofort bemerkt werden, daß wir uns hier auf eine Erörterung der überaus verwickelten phylogenetisch-systematischen Beziehungen nicht eingehend einlassen können, da unsere 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 anderseits 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 verharren, 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).