©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	**Vol. 26**	Fasc. 1	23–57	15. 7. 1986

Heterokarpidie, Dehiszenz, Heterospermie und basifixe Samen bei *Cymbalaria* HILL *(Scrophulariaceae)* und systematische Schlußfolgerungen

Von

Franz SPETA *)

Mit 10 Abbildungen

Eingelangt am 21. März 1985

Key words: *Scrophulariaceae; Antirrhineae, Digitaleae, Rhodochitoninae; Cymbalaria, Microrrhinum, Veronica.* – Anatomy, morphology; capsule dehiscence, dissemination, heterocarpidy, heterospermy, seedlings, seeds. – Karyology; chromosome numbers, protein bodies. – Systematics, taxonomy.

Summary

SPETA F. 1986. Heterocarpidy, dehiscence, heterospermy and basifixed seeds in *Cymbalaria* HILL *(Scrophulariaceae)* and systematic conclusions. – Phyton (Austria) 26 (1): 23–57, 10 figures. – German with English summary.

Cymbalaria muralis, the type species of the genus, has a short calyx and a small corolla. The dorsal chamber of the ovary is smaller, situated a little higher and contains less ovules as the ventral one. The still young fruit shows grooves in the apical part, arranged differently in each loculus; the opening follows these grooves. The basal seed in each chamber is distinctly bigger as the others; this seed connects with a tissue growing from the lower angle of the loculus; therefore, if ripe, it will not fall from the capsule.

C. microcalyx, C. ebelii, C. longipes and *C. acutiloba* also show a very distinct heterospermy. This is less apparent in *C. minor, C. pallida* a. o. They do not show the attachement of the basal seeds. *C. longipes* does not let the few big seeds out of the ripe capsule. The capsules of all other species dehisce normally and release seeds.

The following chromosome numbers are reported: *C. muralis* subsp. *muralis* 2 n = 14; *C. muralis* subsp. *visianii* 2 n = 14; *C. minor* 2 n = 28; *C. microcalyx* subsp. *microcalyx* 2 n = 28; *C. cf. hepaticifolia* 2 n = 98. *C. microcalyx* contains globular protein bodies in the nuclei.

---

*) Doz. Dr. Franz SPETA, Oberösterreichisches Landesmuseum, Museumstraße 14, Postfach 91, A-4010 Linz, Österreich.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Regarding cotyledons, calyx, corolla, capsules, seeds and chromosome numbers *C. minor* (CUFOD.) SPETA, stat. et comb. nov. seems to be the closest relative of *C. pilosa*. *C. longipes* is distinctly different from *C. microcalyx*, therefore these two cannot be put together in one species. *C. ebelii* (CUFOD.) SPETA stat. et comb. nov., *C. acutiloba* (BOISS. & HELDR. in BOISS.) SPETA stat. et comb. nov. subsp. *acutiloba* and subsp. *dodekanesi* (GREUTER) SPETA, comb. nov., *C. microcalyx* subsp. *heterosepala* (CUFOD.) SPETA, stat. et comb. nov. are more taxa in this group. *Cymbarlaria pluttula* (RECH.) SPETA is a species of *Microrrhinum*, *M. pluttulum* (RECH.) SPETA, comb. nov.

Cymbalaria and *Microrrhinum* have in common the chromosome base number x = 7 and the bigger ventral chamber of the ovary. In contrast to *Cymbalaria*, *Microrrhinum* does not have grooves on its capsule apex but is ± irregularely dehiscent on a oval spot on each loculus. The seeds do not have a strengthened intermediate layer in the integument and show simpler embryological conditions. The growth habit is apperently different as well as – connected with it – the dispersal mode of the seeds.

Among the *Scrophulariaceae* some *Veronica* species also have basally affixed seeds; in *V. persica* the basal attachement of the seeds is the same as in *C. muralis*.

Zusammenfassung

SPETA F. 1986. Heterokarpidie, Dehiszenz, Heterospermie und basifixe Samen bei *Cymbalaria* HILL *(Scrophulariaceae)* und systematische Schlußfolgerungen. – Phyton (Austria) 26 (1): 23–57, 10 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Cymbalaria muralis, der Typus der Gattung *Cymbalaria*, hat einen kurzen Kelch und eine kleine Corolle. Das dorsale Fach des Fruchtknotens ist kleiner, liegt etwas höher und enthält weniger Samenanlagen als das ventrale. Die Aufrißstellen sind durch von Fach zu Fach verschieden angeordnete Rillen an der noch jungen Frucht schon vorgezeichnet. In jedem Fach ist am Grunde ein deutlich größerer Same vorhanden, der mit Gewebe aus dem basalen Winkel des Fruchtknotenfaches verwächst. Der unterste Same fällt deshalb bei der Reife der Kapsel nicht aus dem Fach.

Auch *C. microcalyx*, *C. ebelii*, *C. longipes* und *C. acutiloba* zeigen sehr ausgeprägte Heterospermie. Weniger auffallend ist sie bei *C. minor*, *C. pallida* u. a. Basale Anheftung eines Samens zeigen sie aber nicht. *C. longipes* läßt die wenigen großen Samen nicht aus der reifen Kapsel. Alle übrigen Arten dehiszieren normal und entlassen nach Gelegenheit die Samen.

Folgende Chromosomenzahlen werden mitgeteilt: *C. muralis* subsp. *muralis* 2 n = 14; *C. muralis* subsp. *visianii* 2 n = 14; *C. minor* 2 n = 28; *C. microcalyx* subsp. *microcalyx* 2 n = 28; C. cf. *hepaticifolia* 2 n = 98. In den Zellkernen von *C. microcalyx* sind kugelige Eiweißkörper vorhanden.

Ein Vergleich der Keimblätter, Kelche, Korollen, Kapseln und Samen mit Einbeziehung der Chromosomenzahlen zeigt, daß *C. minor* (CUFOD.) SPETA, stat. et comb. nov., als nächste Verwandte von *C. pilosa* anzusehen ist. *C. longipes* ist deutlich verschieden von *C. microcalyx*, sodaß diese beiden keinesfalls in eine Art zusammengezogen werden sollen. *C. ebelii* (CUFOD.) SPETA stat. et comb. nov., *C. acutiloba* (BOISS. & HELDR. in BOISS.) SPETA stat. et comb. nov. subsp. *acutiloba* und subsp. *dodekanesi* (GREUTER) SPETA, comb. nov., *C. microcalyx* subsp. *heterosepala* (CUFOD.) SPETA, stat. et comb. nov. sind weitere Sippen aus diesem Formenkreis. *Cymbalaria*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

pluttula (RECH.) SPETA ist als *Microrrhinum*-Art, *M. pluttulum* (RECH.) SPETA, comb. nov., zu führen.

Die Chromosomenbasiszahl x = 7 und das größere ventrale Fach haben die Gattungen *Cymbalaria* und *Microrrhinum* zwar gemeinsam, sonst lassen sich aber eine Reihe gravierender Unterschiede feststellen: *Microrrhinum* hat an der Kapsel keine Rillen, sondern dehisziert an einer ovalen Stelle an der Spitze eines jeden Faches ± unregelmäßig. Seine Samen haben kein verstärktes Zwischengewebe im Integument und weisen einfachere embryologische Verhältnisse auf. Die Wuchsform ist auffallend verschieden, ebenso wie die damit zusammenhängenden, divergierenden Ausstreumodi der Samen.

Basifixe Samen sind bei den Scrophulariaceen noch bei einigen wenigen *Veronica*-Arten vorhanden. Die zum Vergleich untersuchte *V. persica* zeigt, daß die Anheftung des basalen Samens wie bei *C. muralis* erfolgt.

1.	Einleitung	25
2.	Material	26
3.	Spezieller Teil	28
3.1.	Heterokarpidie	28
3.2.	Dehiszenz	30
3.3.	Heterospermie und basifixe Samen	35
3.4.	Weitere Merkmale von systematischem Wert	43
3.4.1.	Die Sämlinge und Blüten	43
3.4.2.	Kapseln und Samenzahl	46
3.4.3.	Eiweißkörper in den Zellkernen	48
3.4.4.	Chromosomenzahlen	49
3.4.5.	Neugliederung der ostmediterranen Cymbalarien	49
4.	Auf der Suche nach den nächsten Verwandten von *Cymbalaria*	51
5.	Literaturverzeichnis	55

1. Einleitung

Cymbalaria, in der Zeit vor LINNÉ schon als „Gattung" angesehen, von LINNÉ 1753 aber nur als Art der Gattung *Antirrhinum* und ab DUMORTIER 1827 und CHAVANNES 1833 die längste Zeit nur für eine Sektion der Gattung *Linaria* gehalten, entpuppt sich bei eingehender Betrachtung als eine in mancher Hinsicht interessante, eigenständige Antirrhineen-Gattung. Die Chromosomenbasiszahl x = 7 und die in fast allen Geweben vorhandenen ± kugeligen Eiweißkörper im Zellkern hat sie mit der Gattung *Microrrhinum* gemeinsam (SPETA 1977), einer Gattung, die wegen ihres weitgehend andersartigen Kapselbaues kürzlich erneut von *Chaenorhinum* abgetrennt wurde (SPETA 1980).

Für die Gruppierung der Antirrhineen werden seit alters her in erster Linie der Kapselbau, die Deshiszenz der Früchte und der Bau der Samenschale herangezogen. Was die Früchte anlangt, haben wohl BRAUN 1867, in betreff der Samen BACHMANN 1881 grundlegende Studien vorgelegt. Es muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß von jeher beinahe

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ausschließlich *Cymbalaria muralis* zur Untersuchung gelangte. Wenn also HARTL 1965–1974, hier stellvertretend für alle anderen Florenbearbeitungen herausgegriffen, angibt, *Cymbalaria* habe eine gleichfächrige Kapsel, so hat die Meinung eine alte Tradition, die natürlich stets Auswirkungen auf die Zuordnung und Stellung im System hatte (etwa bei ROTMALER 1943, 1954, u. a.). Erst eine partielle Loslösung aus dieser festgefahrenen Meinung brachte als erstes Ergebnis eine gänzlich neue Subtribuseinteilung und den Anfang einer Gattungskonzeption, die der Verwandtschaft eher entspricht (SPETA 1980, 1982).

Dieses gründliche Kontrollieren darf selbst bei Daten nicht haltmachen, die längst zur einbetonierten Lehrbuchweisheit geworden sind. Ausgegangen sind meine Untersuchungen deshalb von der vieluntersuchten und allseits bekannten *C. muralis,* andere Arten konnten nur in beschränktem Maße herangezogen werden.

2. Material

Neben meiner Privatsammlung (Sp) standen die Herbarbelege des Naturhistorischen Museums (W) und des Botanischen Institutes der Universität Wien (WU) für die Studien zur Verfügung. Im folgenden werden nur jene Herbarbelege zitiert, die entweder als Belege zu den karyologischen Studien und den Lebenduntersuchungen angelegt wurden, oder solche, die zu systematischen Schlußfolgerungen geführt haben. Die nötigen Neukombinationen sind im Abschnitt 3.4.5. durchgeführt.

Cymbalaria acutiloba (BOISS. & HELDR. in BOISS.) SPETA subsp. *acutiloba*

Türkei: Ad rupes promont. Alaya, Apr. 1845, HELDREICH 565. – Mit Vorbehalt: Griechenland: Insula Rhodos, in fissuris rupium calc. montis Hag. Elias prope Archangelos, ca. 400 m, K. H. & F. RECHINGER 8405 (W).

Cymbalaria acutiloba (BOISS. & HELDR. in BOISS.) SPETA subsp. *dodekanesi* (GREUTER) SPETA

Griechenland: Karpathos, in ascensu a pascuis Marmakoui ad verticem meridionalem montis Kali Limni, 1050–1100 m, in clivis glareosis calcareis occidentem spectantibus, 25. 5. 1963, W. GREUTER 5533 (W). – Ad sanctuarium Sanctae Sophiae inter Arkasa et promont. Paleokastro, 2–20 m, in praeruptis rupestribus secus litus, 11. 5. 1963, W. GREUTER 5159 (W). – In fissuris rupium calc. montis Hag. Elias pr. Menetes, ca. 500 m, 14. 6. 1935, K. H. RECHINGER 8142 (W). – In fissuris rupium calc. declivium occident. montis Kalolimni, ca. 1100 m, 25. 6. 1935, K. H. RECHINGER 8194 (W). – M. Lastos, in fissuris rupium calc. declivium oriental. montis Kalolimni, ca. 800 m, ad fontem, 15. 6. 1935, K. H. & R. RECHINGER 8260 (W). – Insel Karpato, in den Felsenritzen auf den Kalolimni, 5000′, 24. 5. 1883, Th. PICHLER (WU). – Insula Amorgos, prope H. Elias, 21. 5. 1898, Chr. LEONIS 39 (W, WU).

Cymbalaria ebelii (CUF.) SPETA

Jugoslawien: Montenegro, Insel Wranina, anfangs Juni 1841, EBEL (W). Hier als Typus der Art ausgewählt.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Cymbalaria cf. *hepaticifolia* (POIRET) WETTST.

Cult. Alpengarten Belvedere, Wien; 24. 8. 1974, F. SPETA (Sp.).

Cymbalaria longipes (BOISS. & HELDR.) A. CHEVAL.

Griechenland: Kreta[1]): Distr. Sitia; in fissuris rupium calc. promontorii Sidero, 5. 5. 1942, K. H. RECHINGER 12645 (W). – Ep. Sitia, bei der Hafenbucht am Kap Sidero, 10–20 m, Plattenkalk, felsiger N-Hang, 14. 5. 1962, W. GREUTER 4468 (W). – Perivoglia, 1817, F. SIEBER (W). – Argolis: inter lapides trachyticos ad litora maris prope Vromolimni paeninsulae Methanaeae, 11. 5. 1887, HELDREICH 964 (W). – Attica: in rupestr. marit. ins. Salamis, 20. 3. 1873, HELDREICH (W.). – Halbinsel Methana am Meeresufer, 1835, FRIEDRICHSTHAL 796 (W). – Insel Rhodos, HEDENBORG (W). – Pharmacusarum insula, Mikra Kyra, 25. 12. 1878, 3. 3. 1879, HELDRICH (W). – Insel Rhodes. Auf der alten Ringmauer am Castell in Rhodes, 8. 4. 1883, Th. PICHLER (WU). Türkei: Ad rupes circa Attaliam Pamphyliae, 3. 1848, HELDREICH (W). – Ad muros et rupes in saxosis pr. Adalia, 3. 1845, HELDREICH (W). Zypern: Ad littora Ins. Cyprus, BILLARD. (W). – Ad maris litus pr. Larnaka, 9. 3. 1880, SINTENIS & RIGO 782 (WU). – Strand bei Ayia Napa, 15. 3. 1983, F. SPETA (Sp).

Cymbalaria microcalyx (BOISS.) WETTST. in ENGLER & PRANTL subsp. *microcalyx*

Griechenland: Peloponnesus: Laconia, penins. Malea, in promont. supra Neapolis, substr. calc., in fissuris rupium, 8. 6. 1958, K. H. RECHINGER 20045 (W). – Mistras prope Sparti, substr. calc., 400–500 m, in fissuris rupium umbros., 9.–10. 5. 1964, K. H. RECHINGER 24741 (W). – Kastanitsa, an Kalkfelsen, 800 m, 2. 6. 1981, F. SPETA (Sp.). – M. Olenos Arcadiae, ad rupes umbrosas, 6000′, 7.1848, HELDREICH (W). – Selten an der Burg Mistra, 2. 4. 1891, E. BOISSIER (W). – Taygeti ad rupes in reg. infer., 4. 1842, E. BOISSIER (W). – In locis umbrosis montis Malevo Laconiae prope Platanos, 3500′, 22. 4., 4. 5. 1857, Th. G. ORPHANIDES 712 (W, WU).

Cymbalaria microcalyx (BOISS.) WETTST. subsp. *heterosepala* (CUFOD.) SPETA

Griechenland: Creta: distr. Kissamos, in fissuris rupium calc. insulae Grabusa Agria, 20. 4. 1942, K. H. RECHINGER (W). – Nom. Attiki, Ep. Kithira: Schlucht nordöstlich der Ruinenstadt Paliochora, 100–150 m, Kalk, Ritzen und Löcher einer N-exp. Felswand, 13. 5. 1964, W. GREUTER 6629 (W).

Cymbalaria minor (CUFOD.) SPETA

Griechenland: Epiros: Inter Paramythia et Glyky, in fissuris rupium calc., 28. 5. 1964, K. H. RECHINGER 25644 (W). – In fissuris rupium calc. supra Paramythia, 28. 5. 1964, K. H. RECHINGER 25635 (W). – In fissuris rupium calc. prope Klissoura 47 km S Joannina, ca. 400 m, 12. 5. 1961, K. H. RECHINGER 2334 (W). – Insel Kephallinia: Enos-Gebirge Ost, 760 m, 2.–4. 6. 1977, H. MALICKY (W). – Kephallinia, Ep. Kraneas, 16. 9. 1969, J. DAMBOLDT (M), cult. Bot. Garten der Stadt Linz, 21. 6. 1972, 5. 5. 1973 (Sp). – Insel Levkas, Frini, Strand, 22. 4. 1929, Th. JUST (W). – In rupestribus Leucadiae ad radices montium . . . et Chionistra, MEZZIARI (W). – Leucas (Santa

---

[1]) Die Belege aus Kreta kommen von der „ditio classica" von *Linaria toplouensis* GANDOGER, die wohl nur ein Synonym von *C. longipes* ist.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Maura), auf den Felsrändern des Cap Zuana (San Giovanni), westlich von Amaxichi, 15. 5. 1878, G. C. SPREITZENHOFER 281 (WU).

Cymbalaria mularis GÄRTN., MEY. & SCHERB. subsp. *muralis*

Österreich: Linz, St. Magdalena: Mauern der Pferdeeisenbahn, 25. 11. 1982, F. SPETA (Sp). – Linz: Mauern an der Donau, 16. 5. 1972, F. SPETA (Sp).

Cymbalaria muralis subsp. *visianii* D. A. WEBB

Jugoslawien: Insel Brač, auf Mauern im Restaurant Žiža in Supetar, 19. 8. 1972, F. SPETA (Sp).

Cymbalaria pallida (TEN.) WETTST. in ENGLER & PRANTL

Kult. Bot. Garten Stadt Linz, 15. 5. 1972, 25. 7. 1972, 21. 6. 1973, F. SPETA (Sp).

Cymbalaria aff. *aequitriloba* (VIV.) A. CHEVAL.

Griechenland: Peloponnes, Arcadia, in saxosis calcareis 6 km a Vitina septentrionem versus, circa 800 m, 14. 6. 1958, K. H. RECHINGER 20441 (W).

3. Spezieller Teil

3.1. Heterokarpidie

Sollte den bisherigen Angaben Glauben geschenkt werden, müßten die beiden Kapselfächer bei *Cymbalaria* gleich groß sein (CUFODONTIS 1947: 136; ROTHMALER 1943: 23; HARTL 1965–74: 63 u. a.).

Möglicherweise meinte selbst STOPP 1950: 526–528, daß sie zu den vielen Arten von Scrophulariaceen gehöre, deren Früchte nach bilateralem [von STOPP im Sinne von disymmetrisch gebraucht; zur richtigen Bedeutung siehe TEPPNER 1981] Muster gebaut sind, die folglich symmetrisch dehiszieren und deren Samenzahl in den beiden Fruchtblättern nur innerhalb geringer Grenzen schwankt. Die verschiedene Ausbildung der beiden Karpelle einer Kapsel (= Heterokarpidie) hinsichtlich Größe, Samenzahl und Dehiszenzverhältnisse ist nur bei einem Teil der Antirrhineen sehr auffällig, z. B. bei *Antirrhinum, Misopates, Chaenorhinum* s. str. (siehe STOPP 1950: 527 u. a.).

Strenggenommen bildet keine einzige Gattung der Tribus Kapselfrüchte nach gänzlich „bilateralem" Muster aus. Auch bei *Cymbalaria muralis* trügt der Schein! Die Zygomorphie der Blüten läßt schon erahnen, daß auch der Fruchtknoten nicht völlig symmetrisch sein wird. Und tatsächlich ist bereits zur Anthese eine schwache Dorsiventralität bemerkbar. Das obere (= adaxiale) Fach liegt, an der Basis betrachtet, etwas höher als das untere (= abaxiale). Die Basis des Fruchtknotens bildet daher einen schiefen Winkel zur Längsachse des Blütenstiels. Von außen ist diese Heterokarpidie nicht ohne weiteres erkennbar, aber schon ein Längsschnitt zeigt deutlich,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

daß die dorsale Kammer kleiner ist (Abb. 1 a). Nebenbei sei erwähnt, daß die Narbe fast im rechten Winkel vom Griffel ventralwärts gerichtet ist (Abb. 1 a). Während der weiteren Entwicklung der Frucht ändern sich das Größenverhältnis und die Lage der beiden Fächer zueinander nicht, wie Längsschnitte verschiedener Altersstadien erkennen lassen. Nur die all-

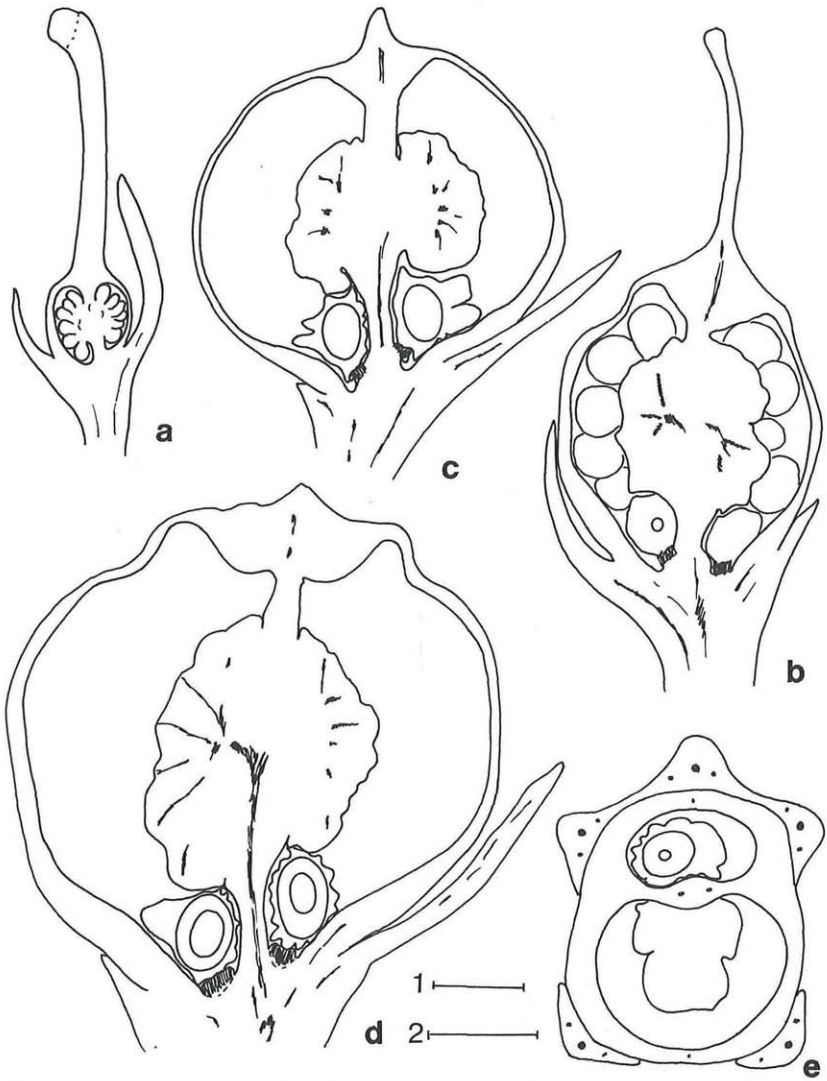

Abb. 1. *Cymbalaria muralis* subsp. *muralis*. – a–d Längsschnitte, a durch den Fruchtknoten zur Anthese, b durch eine junge, c mittelalte und d fast reife Kapsel. – e Querschnitt durch die Basis einer fast reifen Kapsel, in jedem Fach ist der basifixe Same zu sehen. – Maßstab 1 für a–d 1 mm, Maßstab 2 für e 2,5 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

mählich anschwellende Verdickung im Bereich der Kapselspitze und der Griffelbasis fällt ins Auge (Abb. 1b–d). Ein Querschnitt an der Basis der Kapsel senkrecht zur Achse des Fruchtstiels zeigt, daß noch immer das adaxiale Fach höher liegt als das abaxiale (Abb. 1e). Die Kapsel bleibt kahl und ist bis fast zur Dehiszenz fest fleischig und gelb bis grün, je nach Lichtgenuß. Nach Herbarstudien sind auch bei allen übrigen *C.*-Arten die ventralen Fächer etwas größer als die dorsalen.

3.2. Dehiszenz

Über die Dehiszenz liegen bei *Cymbalaria* ganz offensichtlich wenige, nur an Herbarmaterial ermittelte Daten vor. Weil *Cymbalaria* lange nur als Sektion von *Linaria* anerkannt wurde, mußte sie eine dementsprechende Kapselöffnung haben und vice versa. CHAVANNES 1833: 98 schreibt, daß die Kapsel an der Spitze durch 6 Kläppchen aufreißt. Und BRAUN 1867: 858–860, der sich im Zusammenhang mit der Beschreibung seiner neuen Gattung *Schweinfurthia* ausführlich mit dem Kapselöffnungsmechanismus bei den Antirrhineen beschäftigte, berichtet, daß *Cymbalaria* (wie weiters auch *Galvezia, Maurandya, Lophospermum, Asarina, Antirrhinum*) Löcher zeigt, die ringsum mit Zähnen besetzt sind. Bei *C.* stellt er fest, daß sie im unteren Teil die klappenartigen Zähne von *Linaria* s. l. hat, daß sich aber außerdem der obere Rand der Öffnung in mehrere kurze Zähne teilt, wie bei *Asarina*. Das Aufspringen beginnt bei *Linaria* mit einer Querspalte, welche sich beiderseits in einiger Entfernung von der Grenze der Scheidewand zu dieser parallel herabbiegt. Das so gebildete halbkreisförmige oder halbelliptische Stück spaltet sich der Länge nach durch 2 bis 4 Risse in 3 bis 6 Zähne von verschiedener Länge. Weil sich bei *C.* zudem der obere Rand teilt, plädiert er dafür, *C.* als eigene Gattung von *Linaria* abzutrennen.

ROTHMALER 1943: 29 hat dessen ungeachtet wieder die stark vereinfachte Beschreibung von CHAVANNES übernommen: jedes Fach reißt an der Spitze nach außen in 3 spitze Zähne ein. Durch CUFODONTIS 1947: 136 wird neben dieser einfachen Darstellung der Öffnung noch eine Besonderheit bekannt gemacht, die nur bei *C. longipes* vorkommen soll: Bei dieser Art bleiben die Kapseln geschlossen und werden möglicherweise als nußartige Diasporen vom Meer vertriftet. Er schreibt zwar zunächst nur, daß eine Dehiszenz der Kapseln bisher nicht bekannt ist (CUFONDONTIS 1936: 241–242), entwickelt aber wegen des Vorkommens in Meeresnähe die genannte Ausbreitungshypothese. Diese Notiz hat dann offensichtlich HARTL 1965–74: 63 veranlaßt, die porizide Öffnung jedes Faches durch 3 sich nach außen biegende Zähne nur noch für den typischen Fall anzugeben. WINKLER 1940: 125–126 nennt diese Klappen oder Zähnchen Wandzacken.

GREUTER (in GREUTER & RECHINGER 1967: 106) hat sich dann um diesen Fall weiter angenommen. Er weist in erster Linie auf die Dauerhaftigkeit der außen filzigen Fruchtschale hin. Sie liegt der Samenoberfläche überall

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

eng an, ist also stark verfaltet. Aber was noch wesentlicher ist, er berichtet, daß „die Fruchtschale bei dieser Art nicht zerfällt, sondern mit ihrem Inhalt eine funktionelle Einheit bildet" und so eine eigentliche Schließfrucht zustande kommt. Ganz allgemein meint er über die griechischen Cymbalarien (GREUTER & RECHINGER 1967: 105), daß ihre Früchte, die durch die Anpassung an die Felsritzen unregelmäßig gestaltet sind, nicht aufspringen, sondern zerfallen.

Weil leicht erreichbar, konnte v. a. *C. muralis* von mir zur Abklärung allgemeiner Fragen zunächst genauer unter die Lupe genommen werden. Im Gegensatz zu anderen Antirrhineen wird schon sehr bald nach der Befruchtung auf der Kapseloberfläche ein System zusammenhängender Rillen sichtbar. Diese werden mit zunehmender Reife der Frucht immer deutlicher, und schließlich reißt die Kapsel an diesen Rillen auch auf. Es ist also an der unreifen Kapsel relativ einfach das Muster der späteren Zähnung festzustellen. Bei Überprüfung mehrerer Kapseln, selbst einer Pflanze, stellt

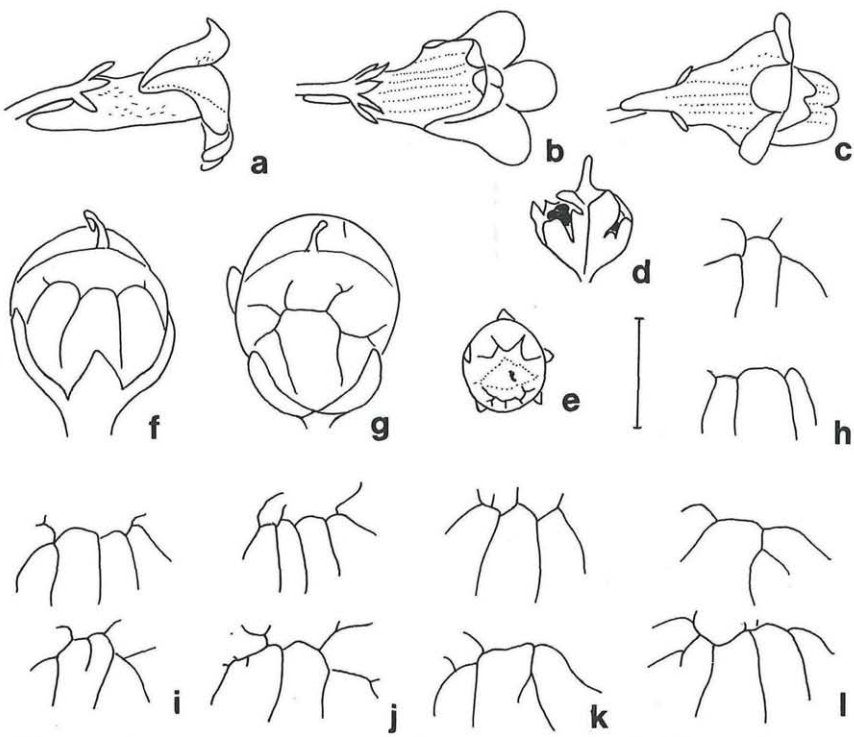

Abb. 2. *Cymbalaria muralis* subsp. *muralis*. – a–c Blüte, a seitlich, b von oben, c von unten. – d–g reife Kapseln, d von der Seite, e von oben, f dorsal, g ventral. – h–l Muster von Rillen, an denen die Kapsel später aufreißt, oben dorsal, unten ventral. – Maßstab für a–e 5 mm, für f–l 2,5 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sich dann heraus, daß es kaum zwei mit völlig gleichem Öffnungsmuster gibt. Außerdem hat das dorsale Fach meist weniger Rillen als das ventrale. Abb. 2e–l zeigt eine willkürliche Auswahl davon. Und dennoch, die geöffneten, nach kurzer Zeit papierartigen und brüchigen Kapseln sehen in der Gesamtheit sehr ähnlich aus. Das Aufreißen beginnt beim größeren, abaxialen Fach damit, daß an einer Seite die Querrille aufzuspringen beginnt, die

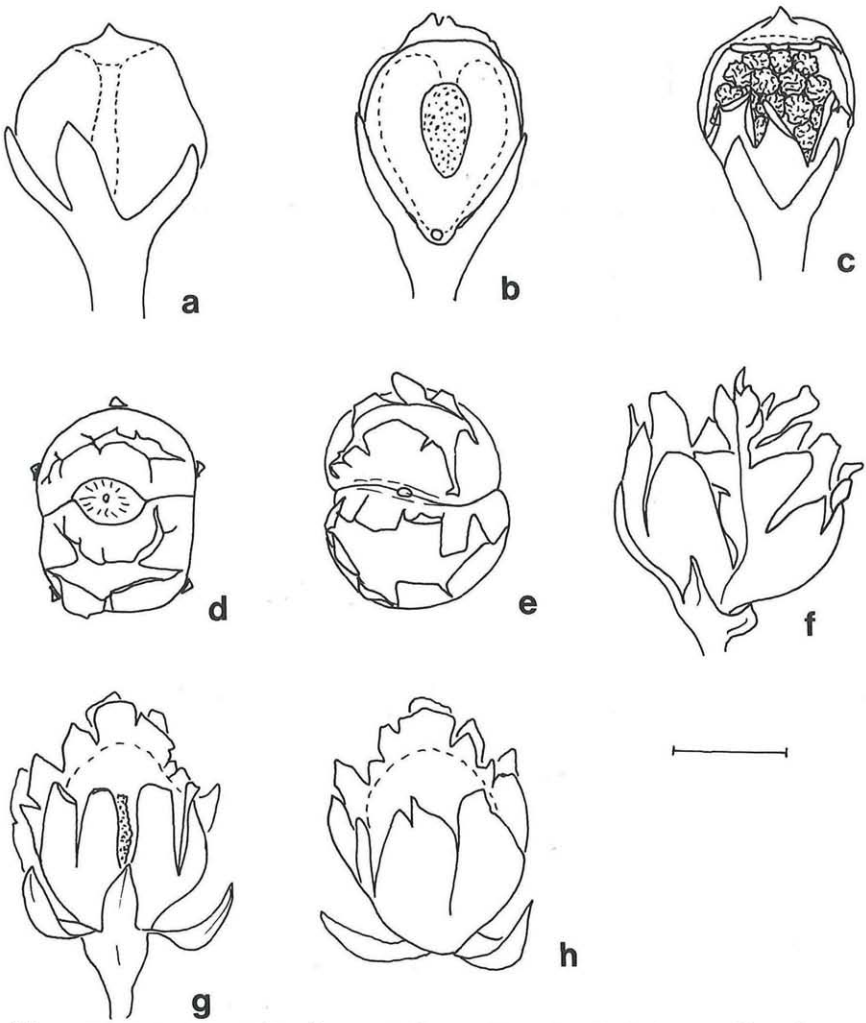

Abb. 3. *Cymbalaria muralis* subsp. *muralis*. – a Kapsel seitlich, b Karpellwand vom ventralen Fach entfernt, c ventrales Fach aufgesprungen, Samen noch enthalten. – d–e Kapsel von oben, d ventrales Fach reißt etwas früher auf als das dorsale, e beide Fächer ganz geöffnet. – f–h geöffnete Kapsel, f von der Seite, g dorsal, h ventral. – Maßstab 2,5 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Öffnung ist noch nicht sehr groß, schon folgt ihm das adaxiale Fach (Abb. 3d–e). Beide Öffnungen vergrößern sich, die Zähnchen werden deutlicher, krümmen sich nach außen und rollen sich an den Rändern teils sogar etwas ein (Abb. 3e–h). Schließlich sind die Zähnchen bis zu maximal mehr als ⅔ der Kapsellänge freigeworden (Abb. 2d, 3c, f–h). Ihre Zahl schwankt sehr. Ausschließlich drei große, regelmäßige Zähne je Fach sind sicherlich nicht häufig zu finden, immer sind zudem noch etliche kleinere zugegen. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß die äußere Epidermis der Kapsel eher matt und fahl, die innere glatt, hell und glänzend aussieht.

WEBERBAUER 1901: 400–401 beschreibt zur Einleitung seiner fruchtanatomischen Untersuchungen von *C. muralis* auch die Kapselöffnung. Weil generell von Interesse und für Zwecke der Systematik wohl brauchbar, habe ich ebenfalls die Anatomie der Kapselwand im Bereich der Aufrißrillen untersucht. Die Angaben von WEBERBAUER können bestätigt werden. Wie Abb. 4a zeigt, sind die beiden innersten Schichten verholzt. Die Zellen der innersten Schicht sind sehr niedrig, ihre Wände sind gleichmäßig verdickt. Die Zellen der zweitinnersten sind bedeutend höher, ihre Innen- und Radialwände sind dick, ihre Außenwände zart. Es folgen etwa 1–2 Lagen Zwischengewebe und darauf die äußere Epidermis mit Versteifungen an der Oberfläche. Im Bereich der Aufrißstellen sind die Zellen weitaus kleiner, die Zellschichten aber nicht vermehrt, daher ist die Kapselwand dort bedeutend dünner.

Der Zufall wollte es, daß ich auch *C. microcalyx* in großer Menge bei Kastanitsa am Peloponnes sammelte. Ohne von GREUTERS Bemerkungen zu wissen, stellte ich an Ort und Stelle Ende Mai fest, daß zahlreiche, unreife und genügend reife Kapseln vorhanden waren. Es war dann auch ein Leichtes im Herbar zu überprüfen, ob und wie sich die Kapseln öffnen. Und obwohl die Kapseln z. T. durch das Eingezwängtsein in die Spalten verformt sind und sie einen dichten Pelz relativ langer Haare tragen, zeigen sie geöffnet dasselbe Bild wie *C. muralis* (Abb. 9h–i). Die glänzend glatte, helle Innenseite der Kapsel ist von den unregelmäßigen Erhebungen geprägt.

Ausgestattet mit diesem Wissen nagten nun zunächst Zweifel, ob bei *C. longipes,* die GREUTER 1979: 580 nur als Unterart von *C. microcalyx* anerkennt, die Kapseln tatsächlich nicht dehiszieren, ja nicht einmal zerfallen, wie er meint. Dazu kann ich vorerst nur einen bescheidenen Beitrag liefern: Am Felsstrand, unweit von Ayia Napa auf der Insel Zypern, traf ich Mitte März auf einem nur relativ kleinen Areal eine große Anzahl von Jungpflanzen an, die eben ihre ersten Blüten geöffnet hatten. Die Pflanzen standen dicht an dicht im Sand und Geröll zwischen Schwemmgut. Da zur Artbestimmung Samen unbedingt vonnöten sind, nahm ich vom Fundort ein Säckchen mit Detritus mit. Die Durchmusterung unter dem Binokular erbrachte in großer Zahl Kapseln mit Samen vom Vorjahr. Die Kapselwände waren papierdünn und zerbrechlich und gelegentlich schien es, als

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zeigten sie apikal Risse, die als rudimentäre Dehiszenzvorgänge gedeutet werden könnten. Sicher ist jedenfalls, daß die großen Samen immer in der Kapsel bleiben. Bei der Keimung ist die Kapsel in diesem Zustand gewiß kein Hindernis mehr. Die Tendenz zur Ausbreitung scheint nicht sehr groß

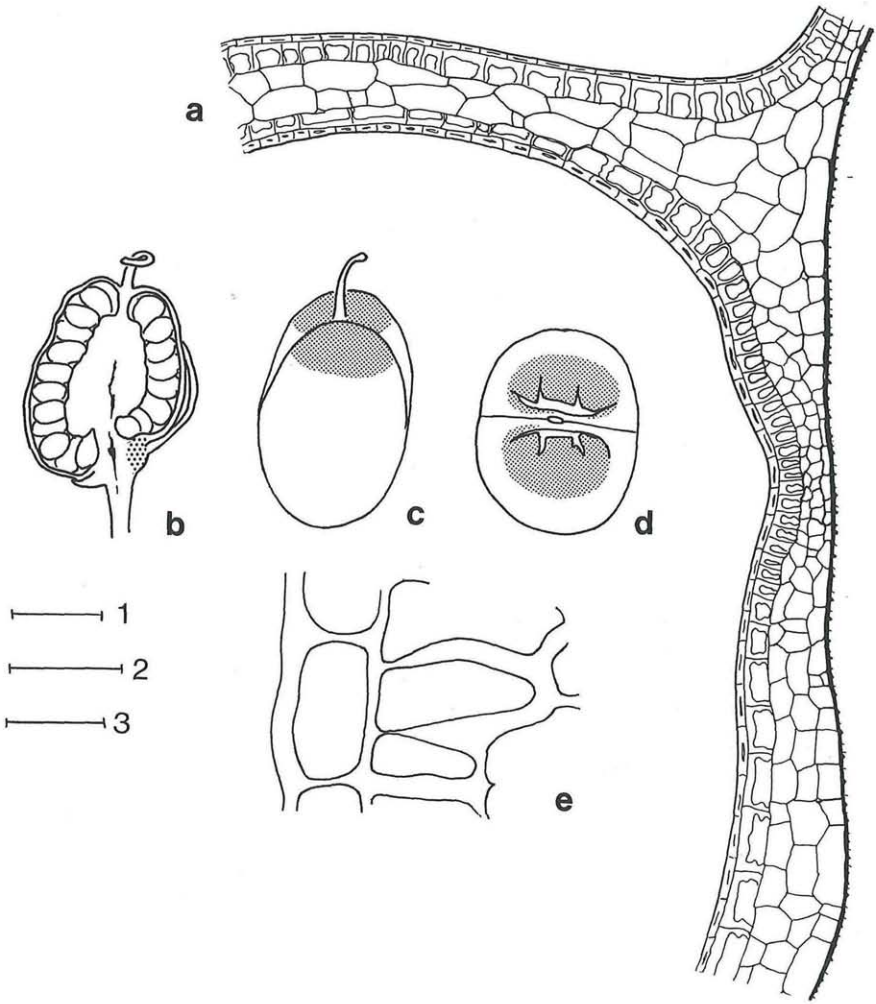

Abb. 4. a *Cymbalaria muralis* subsp. *muralis,* Ausschnitt eines Querschnittes durch die Kapsel, oben Septum, rechts Kapselwand: an der dünnen Stelle reißt die Kapsel später auf. – b–e *Microrrhinum minus,* b reife Kapsel längsgeschnitten, links ventrales, rechts dorsales Fach, punktiert die Eiablagestelle des Rüsselkäfers, c Ventralansicht, d von oben, Aufrißfeld punktiert; e innere Epidermis und darunterliegende Schicht der Kapselwand. – Maßstab 1 für a 0,1 mm, 2 für b–d 2,5 mm, 3 für e 20 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zu sein, tausende Pflanzen auf engstem Raum wären sonst nicht erklärbar. Ob die Diasporen über größere Entfernungen vom Meer verfrachtet werden können, entzieht sich meiner Kenntnis. Zu bedenken ist jedenfalls, daß tote Kapseln in das Wasser gelegt, sich unverzüglich mit Wasser vollsaufen und untergehen. Ob ein längerer Aufenthalt im Salzwasser der Keimkraft der Samen nicht abträglich ist, bleibt zu klären. Generell wäre außerdem interessant, wie lange die Samen von *Cymbalaria* überhaupt keimfähig bleiben.

3.3. Heterospermie und basifixe Samen

Zieht man NETOLITZKYS „Anatomie der Angiospermen-Samen" (1926: 40, 110) zu Rate, so erfährt man nur, daß bei wenigen Chenopodiaceen, Caryophyllaceen und Brassicaceen (bei *Atriplex-*, *Borcszowia-*, *Suaeda-* u. *Spergularia*-Arten) Heterospermie auftritt; *Cymbalaria* wird hingegen mit keinem Wort erwähnt. Über ihre Samen war lange Zeit hindurch nicht mehr bekannt, als die äußere Gestalt der Samen von *C. muralis*. Und unter der Devise „pars pro toto", wurden dann auch Vergleiche mit anderen Antirrhineen-Gattungen angestellt (CHAVANNES 1833: t.5/16; BRAUN 1867: 865). Fast hellseherisch mutet es daher an, wenn BRAUN 1867: 865 schreibt: „Die Gattungen *Maurandia, Cymbalaria* und *Asarina* reihen sich, wie in manchen anderen Beziehungen, so auch in der Beschaffenheit der Samen aneinander. Große, stark vorragende, stumpfe Höcker sind bei *Maurandia* nur wenig verlängert; bei *Cymbalaria* rückenartig verlängert, vielfach gekrümmt und in mancherlei Richtungen ineinandergreifend". Den ersten Schritt zur Bestätigung dieser Aussage tat dann BACHMANN 1881: 63–67, der die Samenschalen von *C. muralis* und der nahe verwandten *C. pilosa* untersuchte. Seine wesentlichste Erkenntnis unter vielen minutiösen Details ist die Feststellung, daß die so vielgestaltige Samenschale im Grunde nur von einzelligen, jedoch verschieden langen Epidermiszellen gebildet wird, die im Verbande die Rinnen, Wülste etc. formen, und daß bei *Cymbalaria, Asarina, Maurandya, Maurandella* und *Lophospermum* die Zellwände des Zwischengewebes durch Netz- oder Ringfasern verstärkt sind, die bei den übrigen Antirrhineengattungen fehlen. Seine Bemerkung, die Gattung *Cymbalaria* verdiene eine auf alle Arten ausgedehnte Untersuchung ihrer Samenschale, soll gerade hier wieder in Erinnerung gerufen werden.

Die Ergebnisse über die Endospermentwicklung bei *C. muralis* durch BALICKA-IWANOWSKA 1899 waren lange Zeit hinsichtlich ihrer vollen Tragweite für die Systematik nicht abschätzbar, da von den übrigen Gattungen nur wenige vergleichbare Daten erhoben wurden, denen überdies z. T. äußerst kritisch gegenübergestanden werden muß. Sie bildet auf Tafel III (Figuren 15–19) verschiedene Entwicklungsstadien ab. Bemerkenswert sind das deutliche 4zellige Mikropylarhaustorium, das Chalazahaustorium mit zwei sicher endopolyploiden Kernen und die von ihr sekundäres chalazales

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

und mikropylares Haustorium genannten, durch Einschnürung abgegliederten, zellularen Teile des eigentlichen Endosperms. Eine willkommene Ergänzung dieses, sich nur auf die jüngsten Endospermstadien beziehenden Artikels, gibt HUMBERT 1938, der die Stadien bis hin zum reifen Samen beschreibt. Erst durch RITTER 1984 sind die Samenanlagen und Samen von *C. muralis* subsp. *muralis*, *C. muralis* subsp. *pubescens* und *C. pallida* eingehend beschrieben worden, wobei den Endospermverhältnissen gebührende Aufmerksamkeit geschenkt wurde.

Bereits CUFODONTIS 1936: t. II macht ohne besonderes Aufheben auf die Vielfalt von Samenformen in der Gattung aufmerksam. Daß innerhalb einer Art oft sehr verschieden große Samen aufgefunden werden, mag ihn vielleicht nicht gerade erfreut haben, weil dadurch gelegentlich die sicherlich sippenspezifischen Grenzen verwischt worden sind. Jedenfalls war ihm bekannt, daß innerhalb einer Kapsel verschieden große Samen vorhanden sein können, z. B. bei *C. longipes*. Die Unterstellung von GREUTER 1967: 106, er hätte die Karpelle als Samen angesehen, ist unhaltbar. Wie könnte er sonst (CUFODONTIS 1947: 137) schreiben: „. . . *C. longipes,* deren Samen sehr groß, dafür wohl bis zu einem einzigen in jedem Fach reduziert sind". Umso erstaunlicher sind die Schilderungen von GREUTER 1967: 106–108 über Samen seines *C. microcalyx*-Aggregates: Die „Schließfrucht" von *C. longipes* enthält auf den ersten Anblick „Gesamtsamen" je Kapselfach. Das sind „je 2–3 voll ausgebildete, freilich oft recht verschieden große Samenkerne, deren Schalen an den Kontraktstellen völlig verwachsen sind!" Allerdings ist seinen Ausführungen einige Zeilen weiter zu entnehmen, daß er nur sprödes Herbarmarterial untersucht hat. Seiner Notiz, daß sich bei *C. microcalyx* und bei *C. acutiloba* in der gleichen Kapsel auffallend ungleich große reife Samen befinden können, folgt später die Angabe, daß *C. minor* kleine, schwarze Samen mit netzig grubiger Skulptur, *C. microcalyx* s. str. große, rotbraune, ringsum breit wellig geflügelte Samen und *C. acutiloba* subsp. *dodekanesi* Samen wie *C. minor* habe. *C. acutiloba* s. str., das östlichste Glied der Kette, hebe sich durch die Gestalt der Samen scharf von allen übrigen Rassen der *C. microcalyx* ab, meint er: „Diese Samen sind annähernd so groß wie jene der ssp. *microcalyx,* aber schwarz; ihre Oberfläche ist netzig-wabig skulpturiert wie bei ssp. *minor* und ssp. *dodekanesi,* doch sind die Kämme unregelmäßig, oft nur auf einer Seite, in zahlreiche, scharfe, ± dreieckige Spitzen ausgezogen, die dem Samen das Aussehen einer Miniaturfrucht, etwa von *Onobrychis Crista-galli,* verleihen" (p. 108). Weiters beschreibt er die Frucht- und Samenverhältnisse bei seiner neuen *C. microcalyx* subsp. *paradoxa,* die übrigens seinen Schilderungen zufolge *C. longipes* vollkommen gleichen (GREUTER 1979: 580).

Ich zog für meine Untersuchungen wieder die angeblich längst bekannte *C. muralis* heran. Betrachtet man reife Kapseln, deren sämtliche Samen längst ausgefallen sein müßten, so sieht man an der Basis jedes Kapselfa-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ches noch immer einen Samen sitzen. Unschwer ist schon mit freiem Auge zu erkennen, daß er größer ist als die schon ausgefallenen. Möchte man ihn herausklopfen, geht das nicht. Er ist an der Karpellbasis festgewachsen! Um festzustellen, wie es dazu kommt, ist die Entwicklung von der Anthese an zu untersuchen: Zur Blütezeit ist weder am untersten Samen noch an der Karpellbasis etwas auffallendes zu erkennen (Abb. 1 a). Sämtliche Samenanlagen sitzen mit kurzen Funikuli an der zentralen, langgestreckten Plazenta. Wenn die Epidermiszellen der Samenschalen sich gruppenweise zu strecken beginnen (Abb. 5 b), ist auch an einer kleinen, kreisförmigen Stelle, am tiefsten Punkt eines jeden Faches, ein Gewebebüschel hervorgebrochen. Die außenliegenden, verlängerten Zellen wachsen mit der Samen-Epidermis fest zusammen (Abb. 1 b–d, 5 b, d). Nun beginnen sich auch die Zellwände der Karpellinnenseite, der Plazenta und des Integuments zu verdicken. Das Zwischengewebe wird zur Ringfaserschicht, nur die Zellen jener basa-

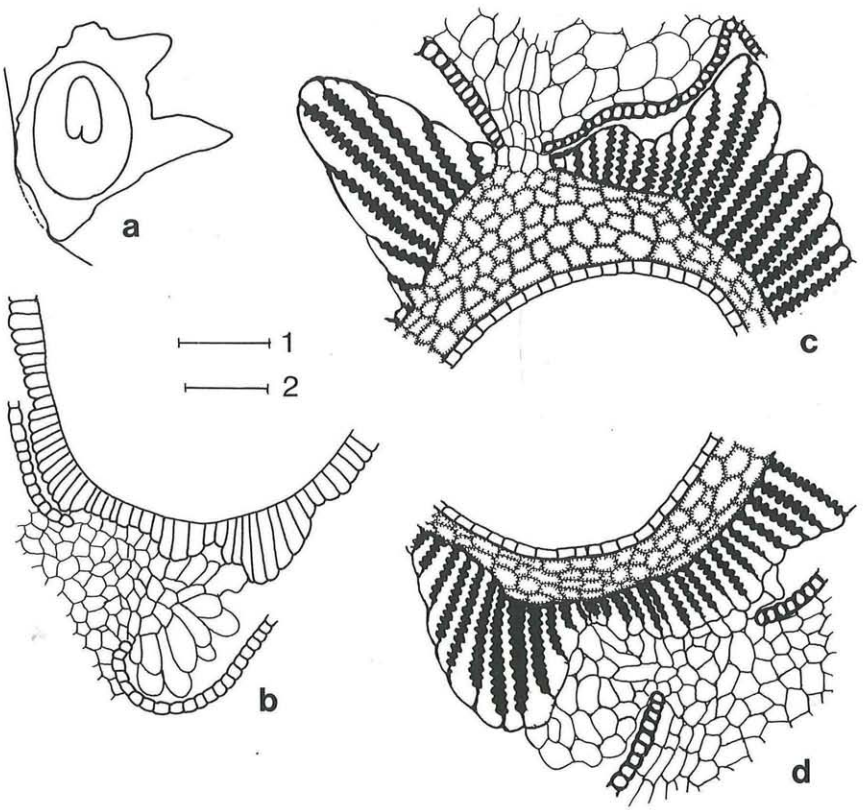

Abb. 5. *Cymbalaria muralis* subsp. *muralis*. – a basifixer Same längs, b basale Anhaftungsstelle eines jungen Samens, c Hilumbereich, d Basisbereich eines reifen Samens. – Maßstab 1 für a 0,5 mm, 2 für b–d 0,1 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

len Wucherung bleiben dünnwandig. Die Verbindung des Samens mit der Plazenta ist im Vergleich mit der zur basalen Wucherung unauffällig (Abb. 5c, d). *C. muralis* ist also nicht nur heterosperm, sondern weist mit der Gewebewucherung aus den basalen Winkeln der Karpelle, die den untersten oder selten zwei zuunterst liegende Samen an sich kettet, eine bisher stets übersehene Besonderheit auf.

Wie schon CHEVALIER 1936 zeigte, ist *C. muralis* ziemlich vielgestaltig. Ob alle Sippen diese Eigenheit zeigen, gehört noch untersucht. *C. muralis* subsp. *visianii* ist jedenfalls diesbezüglich mit *C. muralis* subsp. *muralis* identisch. *C. pallida* hingegen weist nur vereinzelte, kurze Haare im Bereich der basalen Winkel auf, die nicht mit dem untersten Samen verwachsen. Auch alle übrigen Arten dürften, soweit dies an Herbarbelegen eruierbar ist, das basale Gewebe nicht besitzen. Dies weist darauf hin, daß ein direkter Zusammenhang mit der Heterospermie nicht bestehen wird.

Ähnliche Verhältnisse sind durch STEINBRINCK 1883: 345 bei *Veronica agrestis* beschrieben worden. Er bemerkte, daß in den abwärts gekrümmten Kapseln am Grunde eines jeden Faches ein Same angeheftet bleibt, was dann auch HARTL 1968: 195 wieder anführt. Für *V. campylopoda* erwähnt dieses Phänomen FISCHER 1981: XVI: 7. Bisher hat aber niemand nachgesehen, woran es liegt, daß sich dieser Same nicht wie die übrigen aus der Kapsel loslöst. Immerhin ist einerseits diese Tatsache offensichtlich im Pflanzenreich eine Seltenheit und andererseits gehört die Gattung *Veronica* zu den Digitaleen, die HARTL im Anschluß an die Antirrhineen anführt. Es war daher naheliegend, eine Art aus der näheren Verwandtschaft von *V. agrestis* daraufhin zu untersuchen. *V. persica,* als weit verbreitetes Ackerunkraut, bot sich dazu an. Bei ihr sind die reifen Kapseln mit ihren Öffnungen gleichfalls erdwärts gerichtet und in jedem Fach haftet ein Same an der Basis, die anderen fallen aus. Ein Längsschnitt durch eine noch nicht ganz reife Kapsel zeigt deutlich, daß vom unteren Winkel eines jeden Faches „Haare" in Richtung des unteren Samen gewachsen sind, die zum Großteil die Samenepidermis erreicht haben und mit ihr sogar relativ fest verwachsen sind (Abb. 6a, b). Es tritt hier also dieselbe Art der Befestigung wie bei *Cymbalaria muralis* auf, nur ist bei *V. persica* der unterste Same nicht größer als die übrigen. Die mit *Cymbalaria* möglicherweise verwandte Gattung *Microrrhinum* (SPETA 1980) zeigt diese Erscheinung nicht. Es fiel mir aber auf, daß ein Rüsselkäfer als Einstichstelle zur Eiablage regelmäßig die Kapselbasis des hinteren Faches wählte (Abb. 4b). Wächst dort möglicherweise das Nährgewebe für die junge Larve am besten? Später verzehrt sie allerdings einige der vielen vorhandenen jungen Samen. Die Basis der Karpelle ist anscheinend am ehesten zur Gewebewucherung bereit. Wieso die Haare mit der Epidermis verwachsen können, ist mir nicht klar.

In der *C. microcalyx*-Gruppe ist die Heterospermie extrem entwickelt, eine basale Haarbildung fehlt. Bei *C. microcalyx* s. str. ist der unterste Same eines jeden Faches der größte, der ventral unterste ist jedoch noch größer als

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

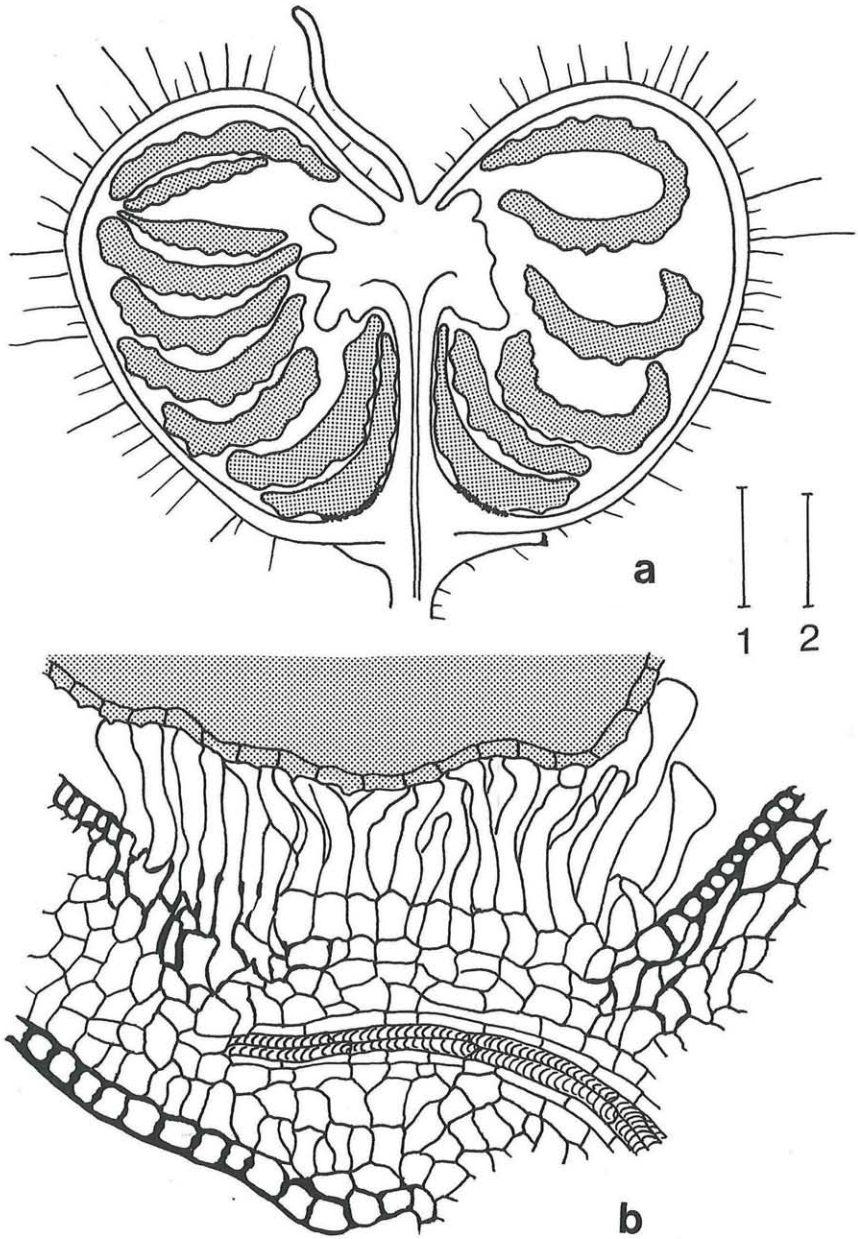

Abb. 6. *Veronica persica.* – a Kapsel längsgeschnitten, b Basis des untersten, angehefteten Samens, Samen punktiert. – Maßstab 1 für a 1 mm, 2 für b 0,1 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

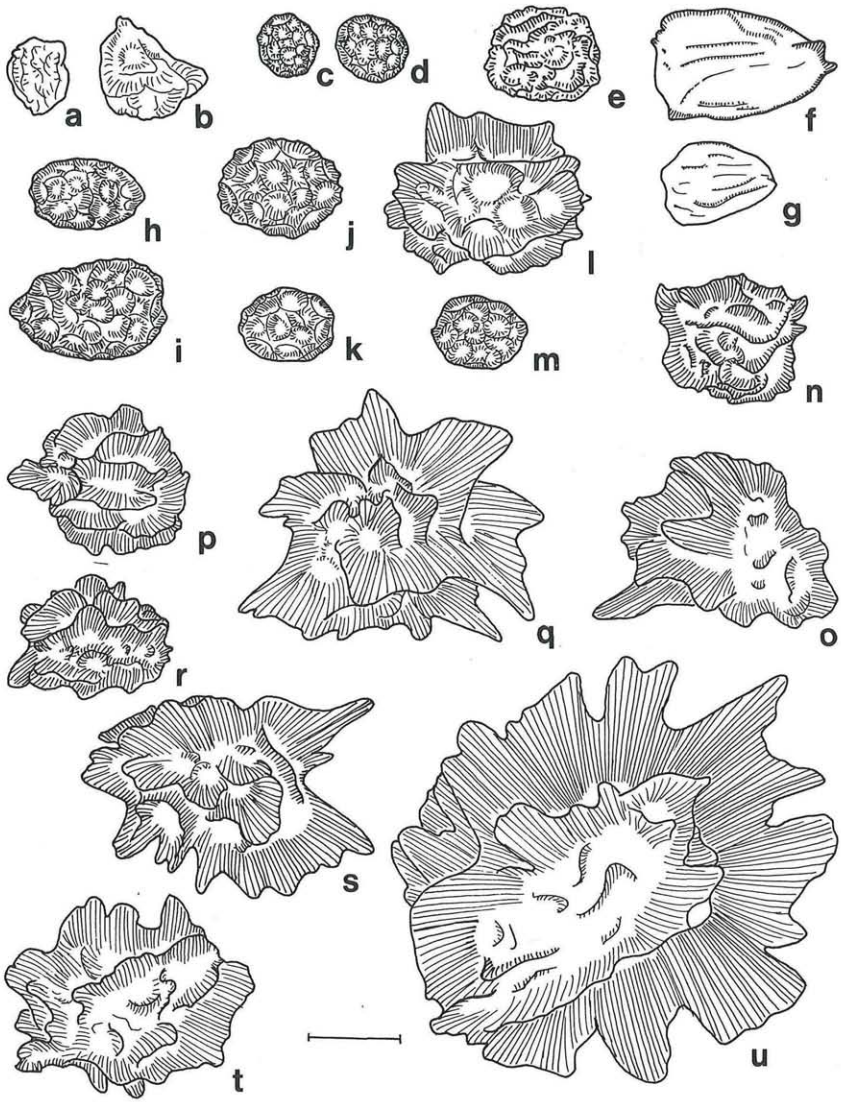

Abb. 7. Samen von verschiedenen *Cymbalaria*-Arten. – a–b *C. muralis* subsp. *muralis*, a oberster normaler, unterster basifixer Same. – c–d *C. minor*, c oberster, d unterster. – e *C.* cf. *aequitriloba* aus Griechenland (RECHINGER 20441). – f–g *C. ebelii*. – h–i *C. acutiloba* subsp. *dodekanesi*. – j–m *C.* aff. *acutiloba* (Rhodos-Sippe), i–k aus dem dorsalen Fach, l–m aus dem ventralen Fach, j, l unterste, k, m oberste Samen. – n–o *C. acutiloba* subsp. *acutiloba*, Samen vom Isotypus. – p–s *C. microcalyx* subsp. *microcalyx*, p–q aus dem ventralen Fach, r–s aus dem dorsalen Fach, q, s unterste Samen, p, r oberste Samen. – t–u *C. longipes*, t oberster, u unterster Same. – Maßstab 1 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der dorsal unterste (Abb. 7 q, s). Nach oben hin werden die Samen sukzessive kleiner. Wieder ist der dorsal oberste der kleinste (Abb. 7 p, r). Die Samen sind rötlich gelbbraun und von unregelmäßigen Längskämmen bedeckt, dazwischen liegen Grübchen und kleinere Erhebungen. Sämtliche Skulpturen sind von der Epidermis vermittels unterschiedlich langer Zellen gebildet. *C. microcalyx* subsp. *heterosepala* besitzt im dorsalen Fach nur 1–2, im ventralen 1–3 Samen. Von *C. ebelii* standen mir keine kompletten Kapseln zur Verfügung. Die Samen sind jedenfalls sehr unterschiedlich groß, schwarz, und tragen nur sehr undeutliche Längsleisten (Abb. 7 f, g). *C. minor* hat sehr kleine, schwarze, grubige Samen. Der unterste ist nur wenig größer als die übrigen (Abb. 7 c, d). *C. acutiloba* subsp. *dodekanesi* besitzt grubige, schwarze Samen. Der unterste Same ist nicht übermäßig größer als die übrigen und ist im dorsalen und ventralen Fach etwa gleich groß (Abb. 7 h, i). Die auf der Insel Rhodos vorkommende Sippe weicht durch den nur im ventralen Fach deutlich vergrößerten, mit hohen Längsleisten versehenen, basalen Samen von *C. a.* subsp. *dodekanesi* ab (Abb. 7 j–m). Bei *C. a.* subsp. *acutiloba* waren nur sehr wenige Samen im Moos und Pflanzengewirr des Typusbeleges zu entdecken. Sie sind schwarz und von unregelmäßigen Längsleisten überzogen (Abb. 7 n–o). Möglicherweise steht sie den Pflanzen von Rhodos sehr nahe. Nicht selten waren außerdem Früchte von *Vailantia hispida* L., einer kleinen, einjährigen Rubiacee, im Pflanzengewirr vorhanden, die zwar hell sind, aber sonst den Früchten der Fabacee *Onobrychis crista-galli* (vergleiche die Abbildung der Früchte von *Vailantia hispida* bei FEINBRUNN-DOTHAN 1977: Abb. 429 und von *Onobrychis crista-galli* bei ZOHARY 1972: Abb. 163) ähneln. Ihre Samen sind braunschwarz. Es ist wohl nicht anzunehmen, daß GREUTER die *Vailantia*-Früchte mit den *Cymbalaria*-Samen verwechselte. Es ist aber gewiß, daß sein Vergleich hinkt: Die Samen von *C. acutiloba* sind nämlich durchaus nicht verschieden von denen der übrigen Sippen dieser Verwandtschaft! Von *C. longipes* standen ausreichend Früchte zur Verfügung. Sie enthielten je Fach 1–3 große Samen, der größte saß, wie immer, basal, der oberste war schon bedeutend kleiner (Abb. 7 t, u). Die Kapselwand schmiegt sich den Umrissen der Samen gleichsam an und bildet dabei unregelmäßige Leisten etc. Die Samen sind durchaus nicht miteinander verwachsen, sondern, dank der langen Fortsätze, ineinander verzahnt, wie auch in geringerem Ausmaß schon bei *C. microcalyx* und den anderen Sippen.

Es stellt sich nun die Frage, wie weit diese Besonderheiten um den basalen Samen von Bedeutung für die Art sein könnten. *Cymbalaria* als blastochorer Chasmophyt mit niederliegender Wuchsform (RAUH 1937: 430, CHAMPAGNAT 1961, MÜLLER-SCHNEIDER 1977: 35) hat doch sicher alle Mühe, die Samen an einen geeigneten Wuchsort zu bringen. Schon früh wurde entdeckt, daß die Pflanze die Verbreitung selbst vollzieht. Ihre Fruchtstiele wenden sich vom Licht ab und versenken, wenn möglich, die

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Kapseln ins Substrat, in die Felsritzen. Den Ablauf dieser negativ phototropischen Fruchtstielbewegung im Zusammenspiel mit dem Eintreten der Befruchtung hat z. B. SCHMITT 1922 festgehalten.

Früchte und Samen sind immer im Zusammenhang mit der Wuchsform zu betrachten. Die Kapseln von *C. muralis* sind im Aussehen und in der Konsistenz ihrer papierenen, brüchigen Fruchtwände durchaus mit denen der *Microrrhinum*-Arten zu vergleichen, ja die geöffneten Früchte dieser beiden sind sogar leicht zu verwechseln. Bei *Microrrhinum* funktionieren sie als Streubüchsen; die Pflanzen haben aufrechten, bäumchenförmigen Wuchs. In Samenform und -größe sind beide ebenfalls sehr ähnlich. Der gravierende Unterschied liegt wohl in der Wuchsform. Die Samen aller Antirrhineen lösen sich bei Reife leicht von der Plazenta. Eine wesentliche Ursache dafür ist der dünne, meist sehr kurze, oft kaum vorhandene Funikulus. Eine weitere, die stark verdickte Epidermis der Plazenta und die glatte, feste Kapselinnenwand auf der einen Seite und die steife, zackige, rillige, grubige Oberfläche der kleinen Samen. Die geringste Bewegung, und der Funikulus bricht, und die Samen hüpfen ohne eigentliche Vorrichtung aus der Kapsel. Wie schnell die Samen selbst unter dem Mikroskop auf Berührung mit einer Nadel wegspringen, ist einfach zu demonstrieren.

Die Form der Funikuli wurde von RITTER 1977, 1984 bei *C. muralis* und einer Reihe weiterer Antirrhineen untersucht. Er stellt fest, daß *C. muralis* niedrig-buckelig und unregelmäßig ausgebildete Funikuli hat, die denen von *Microrrhinum minus* und *Chaenorhinum origanifolium* ähneln. Die Epidermis des Funikulus und der Plazenta besteht aus tracheidalen Zellen. „Bei *C. muralis* sind die Verstärkungsleisten auf den Außen- und Innenwänden der Zellen oft seitlich miteinander verwachsen, sodaß die Auflage hier eher plattenförmig erscheint, wobei die verstärkte Fläche von schlitzartigen, querlaufenden Tüpfeln bzw. Dünnstellen durchbrochen wird. Die Wandverstärkung sind allem Anschein nach ganz allgemein keine statischen, sondern dynamische Strukturen, die zu einer immer dichteren Verwachsung und Flächenbildung neigen", schreibt RITTER 1977.

Den vielen von RITTER 1977 aufgezeigten möglichen Funktionen der verstärkten Epidermiszellen möchte ich meine Überlegungen hinzufügen: Die Streubüchse funktioniert nur dann ausgezeichnet, wenn der kleine, steife Same leicht (mit kleinem Hilum) vom Funikulus, der Plazenta, abspringt. Deren Gewebe darf daher nicht zäh sein, sondern muß fest, ja spröde sein!

In die Überlegungen muß weiters die „Streubüchse" miteinbezogen werden. Die Ausbildung der poriziden Kapselöffnung bei den Antirrhineen wird offensichtlich durch das Vorhandensein eines Apikalseptums erzwungen. HARTLS (1956) grundlegende Untersuchungen darüber sind daher für das Verstehen der Entwicklung der Poren sehr bedeutungsvoll. Es ist beeindruckend, welche Zusammenhänge bei Betrachtung von Wuchsform –

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Kapselbau – Samenbau erkennbar werden: Ein großer Porus ist notwendig, wenn die Samen groß sind oder die Ausstreu-Bewegung gering ist. Bei *C. muralis* ist sicher letzteres der Fall. Ich habe beobachtet, daß sich Kapseln auch in kaum nennenswerte Spalten und Ritzen schmiegten. Die zurückgebogenen Zähnchen, steif durch die innere Epidermis, konnten der geöffneten Kapsel dann relativ guten Halt verschaffen. Die ausfallenden Samen haben in diesen Fällen häufig keinen Halt gefunden. Die zwei in der Kapsel angewachsenen Samen sind allerdings dort geblieben. Diese Eigenschaft dürfte es ermöglichen, sonst schwer besiedelbare Plätze zu erobern. Keimungsversuche mit Samen verschiedener Größe stehen aber noch aus. *Cymbalaria* hat also ganz offensichtlich zwei Strategien entwickelt, um die so erfolgreiche Streuwirkung der Antirrhineen-Kapseln zu bremsen. Gemeinsam ist beiden die Ausbildung langer Fruchtstiele, die negativ phototropisch in Ritzen etc. eindringen. Um den Effekt des Festklammerns an diese sicherlich extremen Standorte zu erhöhen, hat *C. muralis* jeweils zwei Samen einer Kapsel festgeheftet. Die *C. microcalyx*-Verwandtschaft verhindert das leichte Ausfallen der Samen oder zumindest eines Teiles der Samen einerseits durch die Ausbildung von langen Fortsätzen an den Samen, die sich so gegenseitig festhalten, und durch die Faltung der glatten, inneren Wand der Kapsel, wodurch die Samenfortsätze einen Widerhalt finden. Mit dem Abnehmen der Samenzahl je Kapselfach geht weiters eine Vergrößerung der Samen und Kapseln und die Tendenz zur Rückbildung des dehiszierenden Gewebes einher. Als Extremfall kann diesbezüglich *C. longipes* angesehen werden. Große Samen enthalten auch mehr Endosperm und bieten dem Sämling hinsichtlich der Ernährung bessere Startbedingungen. Durch das tiefe Eindringen in schmale Spalten wird bei größeren Kapseln häufig eine Deformation erzwungen, neben dem Eingezwängtsein wird das Ausfallen der Samen ganz oder teilweise unmöglich und so das Verbleiben am günstigen Wuchsort mehrmals abgesichert. Unter diesen Umständen wird auch klar, daß die Kapselwände nicht sehr hart sein dürfen, da sie beim Keimen der Samen diesen nur noch geringen Widerstand entgegensetzen sollen. Nur nebenbei sei darauf hingewiesen, daß die Antirrhinee *Albraunia* ganz anders, nämlich durch starke Verkürzung der dort aufrechten, festen Achse, Behaarung der zahlreichen Samen und hygrochastische Öffnungsbewegungen der beinharten Früchte die Standorttreue erreicht (SPETA 1982).

3.4. Weitere Merkmale von systematischem Wert

3.4.1. Die Sämlinge und Blüten

Auf die Keimblätter von *Cymbalaria* wurde bisher wenig geachtet. Abbildungen jüngerer Pflanzen von *C. muralis* wie z. B. bei RAUH 1937: 430 zeigen sie nur undeutlich oder, dann abgeändert, bei HARTL 1965: 66 bereits

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

geformt wie bei *Microrrhinum minus*. Eine naturgetreue Zeichnung liefert CSAPODY 1968: 179. Die Keimblattspreite ist fast kreisförmig mit kaum merkbarer Spitze und herzförmiger Basis; sie ist an der Unterseite und am Rande sehr kurz und locker behaart. Der Keimblattstiel ist lang und ebenfalls locker mit zum Teil etwas längeren, dünnen Haaren versehen (Abb. 8b). Praktisch gleiche Keimblätter hat *C. pallida* (Abb. 8c). *C. microcalyx* subsp. *microcalyx* hingegen hat herzförmige Kotyledonen, die überall dicht mit kurzen Haaren besetzt sind (Abb. 8d–f). Bei *C. longipes* wiederum sind sie elliptisch, völlig kahl und etwas sukkulent (Abb. 8g). Die von *C. pluttula* sind diesen ähnlich, doch etwas kürzer und breiter, ohne Spitze und wohl nicht sukkulent (Abb. 8a).

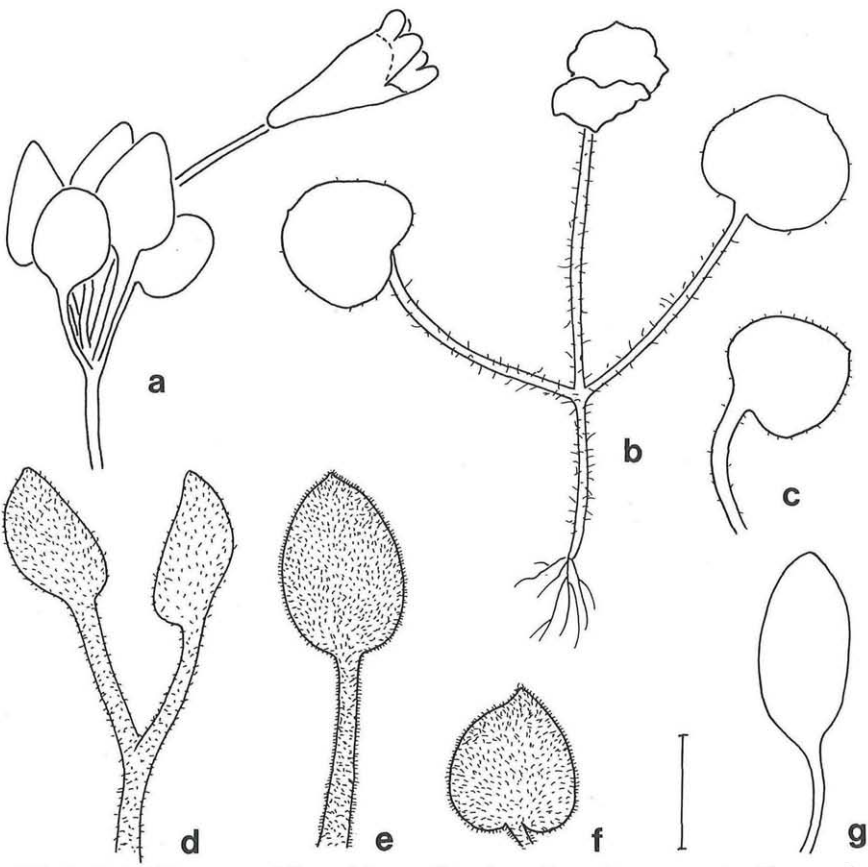

Abb. 8. Keimblätter. – a *Microrrhinum pluttulum*, Jungpflanze aus der Typusaufsammlung, Keimblätter ohne Spitze. – b *Cymbalaria muralis* subsp. *muralis*. – c *C. pallida*. – d–f *C. microcalyx* subsp. *microcalyx*. – g *C. longipes*. – Maßstab für a–c, g 5 mm, für d–f 2,5 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Wie schon das Artepitheton hervorstreicht, ist der Kelch von *C. microcalyx* klein. Er ist oberseits mit nur wenigen kurzen Haaren besetzt, unterseits allerdings etwas dichter mit längeren (Abb. 9g). Der Kelch von *C. muralis* ist keinesfalls größer, eher kleiner und nur spärlich mit kleinen Haaren bewachsen (Abb. 2a, b, 10g). Auffallend klein und kahl ist der Kelch von *C. longipes* (Abb. 10 m). Ganz besonders groß ist zum Vergleich der von *C. pallida,* der an der Oberseite kahl, an der Unterseite jedoch dicht und relativ lang behaart ist (Abb. 10c). Soweit dies an den spärlichen Herbarexemplaren zu erkennen war, ist der Kelch von *C. pluttula* aus langgestreckten, basal verschmälerten Kelchblättchen zusammengesetzt. Die Größe der Korolle vermittelt gewiß erst den Eindruck, ob der Kelch lang oder kurz ist. So ist denn auch der Name *„microcalyx"* zu verstehen.

Über die Korollen ist zunächst grundsätzlich anzumerken, daß Schattenpflanzen größere als Sonnenpflanzen haben. Weiters wachsen sie, einmal geöffnet, im Blühverlauf noch beträchtlich (Abb. 10h, i). Auf Herbarbelegen fehlen die voll entwickelten meist, weil sie leicht abfallen. Sie sollten daher, wenn möglich, nur an Lebendmaterial studiert werden. Farbfotos könnten die Verhältnisse wohl am besten wiedergeben. Die Korolle von *C. muralis* ist einigermaßen bekannt. Sie ist hellviolett und hat an der Oberlippe etwa 6 dunklere Längsstriche: Die jeweils 2 äußeren deutlichen und ein innerer hellerer dringen bis in die untere Hälfte der freien Perigonzipfel. Der Unterlippenwulst ist nicht sehr mächtig und trägt frontal zwei gelbe Flekken. Unter ihm sind einige kurze, dunkelviolette Linien, die gelegentlich zu kleinen Flecken verschmelzen (Abb. 10h, i). Ganz ähnlich sieht die Korolle von *C. longipes* aus, zumindest jener Sippe, die ich auf Zypern fand. Zwei frontale dunkle Flecken unterhalb des Unterlippenwulstes fallen bei ihr besonders ins Auge (Abb. 10l–o). Die Abbildung 1210b bei POLUNIN 1980 zeigt Pflanzen mit sehr blassen Blüten. *C. minor* mit ebenfalls hellvioletten, aber kleineren Blüten, hat schmale Oberlippenperigonzipfel (Abb. 10j, k). Große, blaßviolette Korollen hat *C. pallida,* an ihrer Unterlippe sind nur wenige, dunkle Längslinien (Abb. 10a, d–f). *C. microcalyx* subsp. *microcalyx* hat eine weißliche Korolle mit purpurnen Längslinien an der Oberlippe und unterhalb des Unterlippenwulstes. Die Ränder der Perigonzipfel zeigen einen Anflug von Purpur (Abb. 9a–e). Der weiße Unterlippenwulst ist mächtig und dicht gewellt und trägt links und rechts von der frontalen medianen Einschnürung einen längsgestreckten, orangen Fleck, der nach außen hin über hell zitronengelb ins Weiß überführt. Die Außenseite der Korolle ist von dünnen, langen Haaren relativ locker besetzt. Der Rücken der Röhre ist hell purpurn mit dunkleren Längsstreifen. An der eingezogenen Bauchseite scheinen die 2 Längsreihen von rostbraunen Keulenhaaren (nach RAMAN 1968 ist diese Haarform bei den Antirrhineen nicht selten) aus dem Inneren der Röhre durch (Abb. 9d). Im Inneren sind noch 2 Paare Staubblätter und ein dorsales Staminodium vorhanden. Die zwei ventralen längsten haben basal weiße Haare, die vor dem Eingang des Sporns zu

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

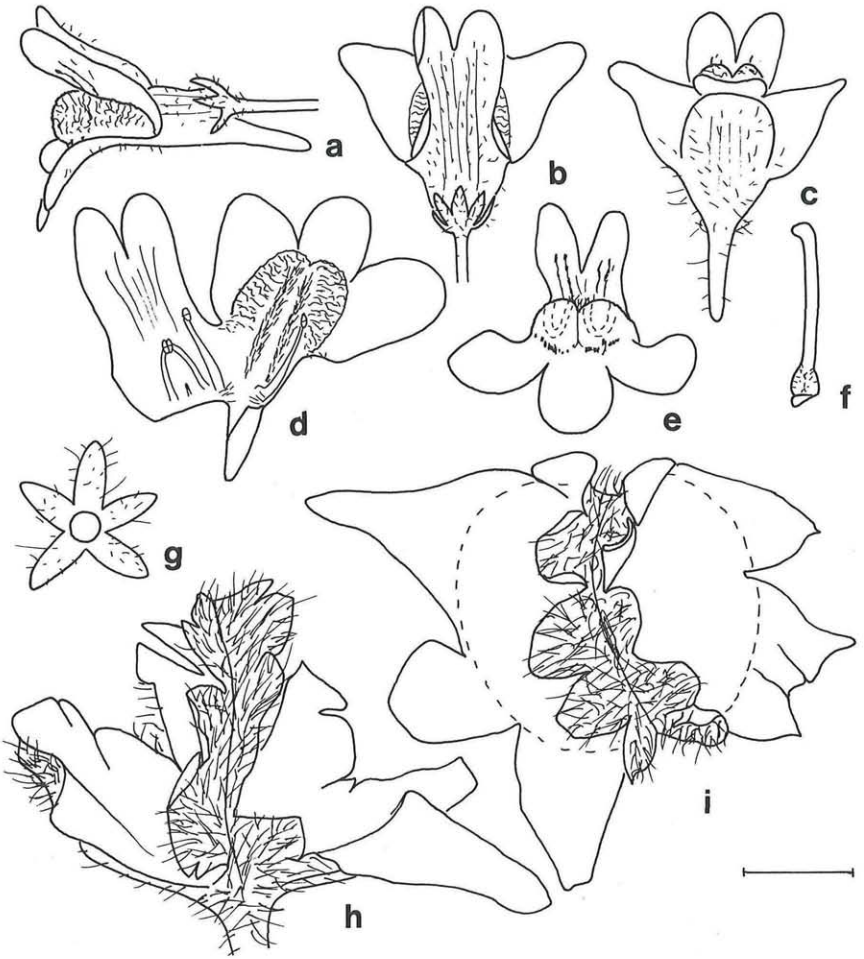

Abb. 9. *Cymbalaria microcalyx* subsp. *microcalyx*. – a–e Blüte, a von der Seite, b von oben, c von unten, d ausgebreitet, e von vorne. – f Stempel. – g Kelch ausgebreitet. – h–i Kapsel geöffnet, h von der Seite, i von oben, dorsales Fach links. – Maßstab für a–e 5 mm, f–i 2,5 mm.

liegen kommen (Abb. 9 d). Der Griffel ist weiß und 3,2 mm lang, der Fruchtknoten ist braun und nur von wenigen, sehr kurzen Haaren besetzt. Auf seiner Ventralseite sitzt basal ein grünes Nektarium (Abb. 9 f.).

3.4.2. Kapseln und Samenzahl

Obwohl die Fruchtknoten bei allen Arten kahl oder bestenfalls spärlich kurz behaart sind, hat eine Reihe von Arten dicht langbehaarte Kapseln

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(C. microcalyx, C. acutiloba, kürzer behaarte *C. minor, C. longipes),* andere dagegen völlig kahle *(C. muralis, C. pallida).* Auch die Größe der Kapseln schwankt beträchtlich: *C. minor* hat sehr kleine, *C. muralis* bereits deutlich größere, *C. pallida* abermals etwas größere, *C. microcalyx* noch größere und *C. longipes* wohl die größten.

Das wichtigste Bestimmungsmerkmal ist gewiß die Struktur der Samen, die alleine von der Testaepidermis hervorgerufen wird. Die vielfach

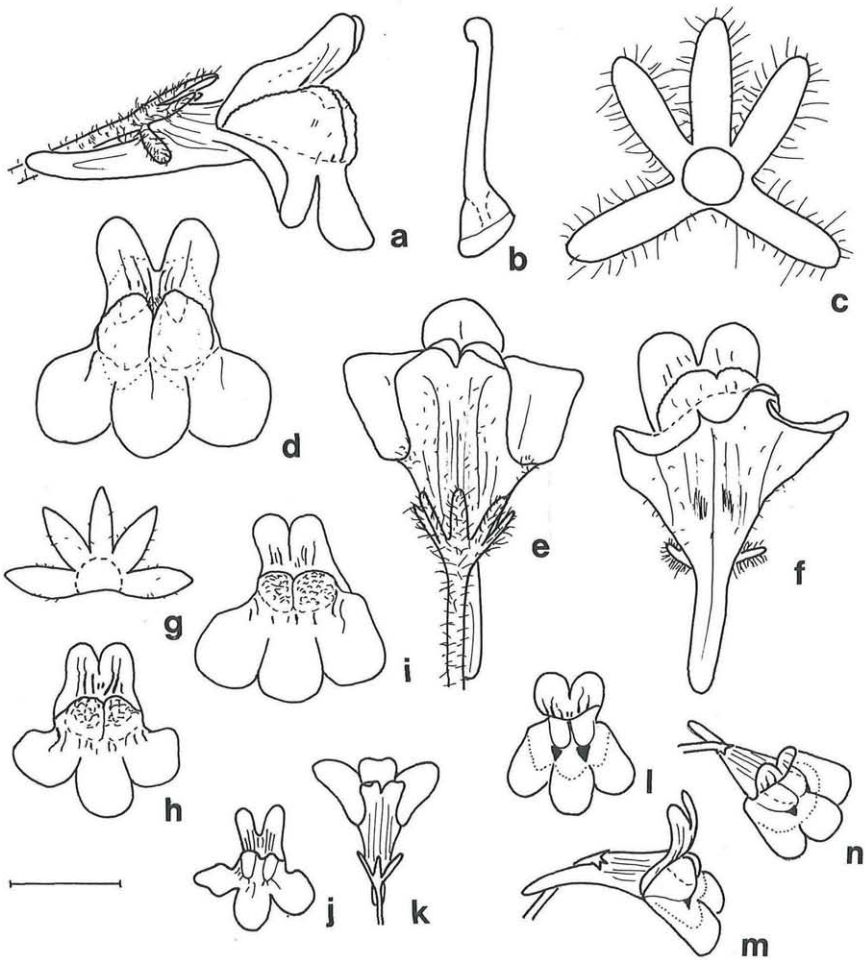

Abb. 10. a–f *Cymbalaria pallida,* a, d–f Blüte, a von der Seite, d von vorne, e von oben, f von unten; b Stempel, c Kelch ausgebreitet. – g–i *C. muralis* subsp. *muralis,* g Kelch ausgebreitet, h–i Korolle von vorne, h eben aufgeblüht, i vor dem Abfallen. – j–k *C. minor,* j von vorne, k von oben. – l–n *C. longipes,* l von vorne, m von der Seite, n von oben. – Maßstab für a, d–f, h–n 5 mm, für b–c, q 2,5 mm.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

auftretende Heterospermie zwingt allerdings dazu, sämtliche Samen einer Kapsel, d. h. ihren lagebezogenen Bau genau zu registrieren. Sogar die Zahl der Samenanlagen je Fach kann für eine Zuordnung ganz nützlich sein. Zu berücksichtigen ist dabei, daß gelegentlich mehr Samenanlagen vorhanden waren, die sich nicht alle entwickelten. Nur als erste Information sind die folgenden Zahlen aufzufassen (dorsal : ventral): *C. muralis* (19 : 22, 18 : 19, 17 : 22), *C. microcalyx* (8 : 12, 6 : 10), *C. longipes* (2 : 3, 3 : 3, 2 : 3), *C. acutiloba* (Rhodos) (7 : 9), *C. acutiloba* subsp. *dodekanesi* (6 : 7, 4 : 5), *C. microcalyx* subsp. *heterosepala* (2 : 4, 1 : 2), *C. minor* (3 : 5, 6 : 6, 4 : 7). Die Samen liegen in unreifen Kapseln in wäßriger Flüssigkeit, die erst im Zuge der Einleitung zur Kapselöffnung versiegt.

3.4.3. Eiweißkörper in den Zellkernen

Die Gattungen der Alten Welt habe ich (SPETA 1982) den 3 Subtriben *Linariinae, Anarrhininae* und *Antirrhininae* zugeteilt. *Cymbalaria* kam dabei unter der letztgenannten zu stehen. Die gleiche Chromosomenbasiszahl x = 7 und die ± kugeligen Eiweißkörper im Zellkern haben mich dazu bewogen, *Cymbalaria* neben *Microrrhinum* zu stellen. Während sich diesbezüglich hinsichtlich der Chromosomenzahlen keine neuen Aspekte ergaben, weisen neue Untersuchungen an Eiweißkörpern möglicherweise einen Weg zu neuen Erkenntnissen.

In den Zellkernen des Kelches von *C. microcalyx* aus Kastanitsa sind kugelige Eiweißkörper vorhanden. Teilweise konnte ich mich des Eindrukkes nicht erwehren, daß zweierlei, in der Lichtbrechung etwas verschiedene vorhanden sind. Nach einigen Minuten der Beobachtung lebender Kerne unter dem Mikroskop treten in den Eiweißkörpern nadelförmige (oder vielleicht lamellenförmige?) Kristalle auf.

Schon DUDEK 1976: 24 berichtet über den uneinheitlichen Aufbau der kugeligen Körper bei *C. muralis,* der aus einem amorphen und einem kristallinen Teil besteht. Es hatte den Anschein, daß der kristalline Körper aus dem amorphen auskristallisiert. Er baut sich aus globulären Untereinheiten auf, die je nach Schnittrichtung zu recht- oder schiefwinkeligen Gittern angeordnet sind. Die einzelnen elektronenmikroskopischen Schnittflächen zeigen voneinander verschiedene Muster, was darauf schließen läßt, daß die Kristallisation sukzedan erfolgt. In anderen Zellkernen fand DUDEK nur einen völlig kristallinen Körper, der eine lamelläre Struktur aufweist. Die Lamellen sind aus globulären Untereinheiten aufgebaut.

Bisher sind bei *Microrrhinum* nur kugelige Körper gefunden worden. Elektronenmikroskopische Untersuchungen stehen allerdings noch aus.

Kugelige Eiweißkörper sind bei den Antirrhininae weitverbreitet, nur das Vorkommen anderer Formen kann daher systematisch Aufschlüsse geben (SPETA 1977).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

3.4.4. Chromosomenzahlen

Cymbalaria ist die einzige Antirrhineen-Gattung, bei der in größerer Zahl Polyploide festgestellt wurden (z. B. *C. aequitriloba* 2n = 42, BRUUN 1932, HEITZ 1927a; *C. hepaticifolia* 2n = 56, CONTANDRIOPOULOS 1957, CARDONA & CONTANDRIOPOULOS 1980; *C. pilosa* 2n = 42, BRUUN 1932; 2n = 14, VIANO 1975. Weitere Literatur bei FEDOROV 1969). Demzufolge sind Chromosomenzählungen für die Aufklärung der Sippenstruktur von großer Bedeutung.

Folgende weitere Chromosomenzahlen konnten nun ermittelt werden:

Cymbalaria cf. *hepaticifolia* (POIRET) WETTST.: kultiviert im Alpengarten im Belvedere in Wien, 2n = 14x = 98

C. microcalyx BOISS. s. str.: Griechenland: Peloponnes, Kastanitsa, 800 m, 2. 6. 1981, F. SPETA, 2n = 4x = 28

C. minor (CUFOD.) SPETA: kultiviert im Botanischen Garten in Linz. Das Material stammt von der Insel Kephallinia und wurde auch von DAMBOLDT & PHITOS 1971 gezählt. 2n = 4x = 28

C. muralis G., M. & Sch. subsp. *muralis:* Linz, St. Magdalena, an Mauern der Pferdeeisenbahn, 25. 11. 1982, F. SPETA, 2n = 2x = 14

C. muralis G., M. & Sch. subsp. *visianii* D. A. WEBB: Jugoslawien, Insel Brač, Supetar, 19. 8. 1972, F. SPETA, 2n = 2x = 14.

Die Zahlen für *C.* cf. *hepaticifolia, C. microcalyx* und *C. muralis* subsp. *visianii* werden erstmals mitgeteilt. VIANO 1972 hat für *C. longipes* aus der Türkei die Zahl 2n = 14 ermittelt. Die Struktur der Arbeitskerne ist bei allen Sippen fein chromomerisch mit kleinen Chromozentren.

3.4.5. Neugliederung der ostmediterranen Cymbalarien

Die Chromosomenzahlen haben mich, neben den anderen Merkmalen, dazu bewogen, die Einteilung der *C. microcalyx*-Gruppe (GREUTER 1967) neu zu überdenken. Ich kann mich der Meinung von GREUTER 1967: 106, daß *C. longipes* nichts weiter sei als eine junge, der *C. microcalyx* entstammende Sippe, die sich durch ökologische Spezialisierung relativ stark differenziert hat, nicht anschließen. Da *C. longipes* diploid ist, kann sie sich wohl nicht aus der tetraploiden *C. microcalyx* entwickelt haben. *C. longipes*, die in der Blüte und durch die Kahlheit *C. muralis* weitaus ähnlicher sieht als *C. microcalyx,* hat sich also schon auf der diploiden Stufe differenziert. Die Unterschiede gerade zu *C. microcalyx* sind für die Verhältnisse in der Gattung *Cymbalaria* beträchtlich. Nicht nur die großen Kapseln mit riesigen Samen, sondern auch die verschiedenen Keimblätter fallen auf. GREUTER 1979: 580 stellt neben *C. longipes* noch eine Reihe weiterer Sippen im Range von Unterarten zu *C. microcalyx*. Die zarteste davon, *C. minor,* ist durch ihre kleinen, grubigen Samen mit kaum nennenswerter Heterospermie ein auffallender Fremdkörper unter *C. microcalyx*. Ihre Chromosomen-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zahl ist zwar mit 2n = 28 ebenfalls tetraploid, ihre nächste Verwandte ist aber die ihr ungemein ähnliche, nach BRUUN 1932 hexaploide, nach VIANO 1975 diploide *C. pilosa* aus Italien. Die von RECHINGER in Arkadien gesammelten Pflanzen sehen hingegen *C. aequitriloba* sehr ähnlich. Bei ihr sind alle Samen annähernd gleich groß und deutlich größer als die von *C. minor* (Abb. 7e). Erst weitere Studien an neuem Material können zeigen, ob es sich um diese Art oder um eine noch unbeschriebene Sippe handelt. Die übrigen Arten lassen sich in solche mit schwarzen und solche mit ± hellbraunen Samen trennen. Unter denen mit schwarzen Samen nimmt *C. ebelii* durch den abweichenden Bau der Testa eine isolierte Stellung ein. Ihr Artrang zuzugestehen, dürfte den Verhältnissen am besten entsprechen. Verbleiben noch die heterospermen Sippen der Ägäis. Die stark behaarten Pflanzen mit braunen Samen sind wohl tatsächlich eng mit *C. microcalyx* verwandt, sodaß ihnen der Rang von Unterarten eingeräumt werden kann. Der Formenschwarm mit schwarzen Samen ist vielleicht am besten als *C. acutiloba* zu bezeichnen. Die Pflanzen von der Insel Rhodos könnten dem Typus entsprechen, vielleicht aber auch eine eigene Unterart darstellen. Gewiß ist ihr subsp. *dodekanesi* anzuschließen.

Über *C. microcalyx* (BOISS.) WETTST. subsp. *paradoxa* GREUTER konnte ich mir noch keine eigene Meinung bilden, da ich noch keine Belege dieser Sippe sah. GREUTER 1979: 580 vergleicht sie mit *C. longipes,* die er bekanntlich allerdings nur als Subspecies von *C. microcalyx* auffaßt.

Nach meiner Auffassung sind im östlichen Mittelmeerraum die mir bekannten *Cymbalaria*-Sippen wie folgt zu benennen:

C. longipes (BOISS. & HELDR.) A. CHAVAL.
≡ *C. microcalyx* (BOISS.) WETTST. subsp. *longipes* (BOISS. & HELDR.) GREUTER, Willdenowia 8: 580 (1979)

C. microcalyx (BOISS.) WETTST. in ENGLER & PRANTL subsp. *microcalyx*

C. microcalyx subsp. *heterosepala* (CUFOD.) SPETA, stat. et comb. nov.
≡ *Linaria microcalyx* BOISS. var. *heterosepala* CUFOD. in RECH. f., Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 105 (2/1): 111 (1943)

C. ebelii (CUFOD.) SPETA, stat. et comb. nov.
≡ *Linaria microcalyx* (BOISS.) subsp. *ebelii* CUFOD., Arch. Bot. 12: 237 (1936).
≡ *Linaria microcalyx* (BOISS.) WETTST. subsp. *ebelii* (CUFOD.) CUFOD., Bot. Not. 1947: 151.

C. acutiloba (BOISS. & HELDR.) SPETA, stat. et comb. nov.
≡ *Linaria microcalyx* BOISS. var. *acutiloba* BOISS. & HELDR. in BOISS., Diagn. Pl. Or. nov. 12: 40 (1853)
≡ *C. microcalyx* (BOISS.) WETTST. var. *acutiloba* (BOISS. & HELDR.) GREUTER, Boissiera 13: 108 (1967)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

C. acutiloba (BOISS. & HELDR.) SPETA subsp. *dodekanesi* (GREUTER) SPETA, comb. nov.
≡ *C. microcalyx* (BOISS.) WETTST. subsp. *dodekanesi* GREUTER, Boissiera 13: 108 (1967)

C. minor (CUFOD.) SPETA, stat. et comb. nov.
≡ *Linaria microcalyx* BOISS. var. *minor* CUFOD., Arch. Bot. 12: 235 (1936)
≡ *C. microcalyx* (BOISS.) WETTST. var. *minor* (CUFOD.) CUFOD., Bot. Not. 1947: 151 (1947)

Zu einer weiteren Fragestellung leitet der Versuch der Einordnung von *C. pluttula* bereits über. Sie zwingt nach den Grenzen der Gattung *Cymbalaria* zu fragen und die ihr nächstverwandte Gattung auszuforschen. Leider liegt von der sehr zarten Art *C. pluttula* nicht ausreichend Material vor, besonders schmerzlich werden lebende Pflanzen vermißt. Dennoch zeigt sich nach der nun besseren Kenntnis der *C.*-Arten des östlichen Mittelmeerraumes, daß *C. pluttula* ein Fremdkörper in der Gattung *Cymbalaria* ist. Zu *Chaenorhinum,* das durch ausgeprägte Heterokarpidie charakterisiert ist (SPETA 1980), kann sie nicht gestellt werden, weil ihre Kapseln etwa denen von *Cymbalaria* gleichen. Ihre schmalen Kelchblätter, die sich gegen die Basis noch verschmälern und auch das Fehlen von Versteifungen an den Zellwänden des Zwischengewebes der Testa, das ich bisher zumindest bei *C. muralis* und *C. microcalyx* nachweisen konnte, sind Grund genug, sie aus der Gattung auszuschließen. Wohin aber mit ihr? Der derzeit einzig mögliche Anschluß ist bei *Microrrhinum cryptarum* zu sehen, womit folgende Neukombination nötig wird:

Microrrhinum pluttulum (RECH. fil.) SPETA, comb. nova
≡ *Chaenorhinum pluttulum* RECH. fil., Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 101 (13): 403 (1964).
≡ *Cymbalaria pluttula* (RECH. f.) SPETA, Stapfia 7: 21 (22. 12. 1980).

4. Auf der Suche nach den nächsten Verwandten von *Cymbalaria*

Noch vor kurzem schien mir außer Zweifel, daß *Cymbalaria* nächst verwandt mit *Microrrhinum* wäre (SPETA 1980: 36). Die eingehenden Untersuchungen über die Dehiszenz der *Cymbalaria*-Früchte legten nahe, auch *Microrrhinum* daraufhin anzusehen. Und siehe da, *Microrrhinum* zeigt zwar geöffnete Früchte, die denen von *Cymbalaria* täuschend ähnlich sind, ihre Entstehung ist jedoch eine deutlich andere. Bei beiden Gattungen ist das Lumen der Karpelle mit Flüssigkeit erfüllt. *C.* hat aber dickere Karpellwände als *Microrrhinum,* bei der zudem eine apikale ellipsoidische Stelle offensichtlich noch dünner ist als die übrige Kapselwand. Dort scheinen auch die im Wasser liegenden dunklen Samen besonders durch. Diese Stelle

O.Ö. LANDESMUSEI
BIBLIOTHEK

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

trocknet bei der Samenreife, die mit dem Versiegen der Kapselflüssigkeit einhergeht, zuerst aus. Es bilden sich Risse, die schließlich Zähnchen entstehen lassen (Abb. 4c, d). Bei *Cymbalaria* hingegen sind die Aufrißstellen schon früh durch Rillen in der dicken Kapselwand vorgezeichnet.

Selbst im anatomischen Bau der Kapselwand sind *M.* und *C.* auffallend verschieden. Wie auch WEBERBAUER 1901: 403 schon feststellte, sind die beiden innersten Lagen bei *M. minus* derbwandig und verholzt. Im obersten Teil der Frucht sind die Zellen der innersten Schicht radial abgeplattet, geradwandig und hauptsächlich an den Tangentialwänden verdickt. Ihre tangentialen Wandflächen sind isometrisch. In derselben Region sind die Zellen der nächstfolgenden Lage prismatisch, radial gestreckt, vorwiegend im äußeren Teil der Radialwände und an den Außenwänden verdickt, sodaß sich das Lumen von innen nach außen verjüngt (Abb. 4e). Eben in dieser Schicht sind bei *C. muralis* die Innenwände und in noch höherem Maße die Radialwände verdickt, die Außenwände sind zart (Abb. 4a)!

Die Samen zeigen gleichfalls gravierende Differenzen: so bleibt die Zwischenschicht des Integuments bei *M.* unversteift und ist hinfällig, bei *C.* ist sie versteift und von Bestand. Die Entwicklung des Endosperms geht ebenfalls deutlich verschiedene Wege: Wie AREKAL 1964 und RITTER 1984 zeigten, ist bei *M. minus* kein Mikropylarhaustorium vorhanden, BALICKA-IWANOWSKA 1899 und RITTER 1984 finden dagegen bei *C. muralis* ein deutliches vierzelliges, außerdem weist *C.* Abgliederungen im eigentlichen Endosperm auf, die *M.* fehlen. Die auffällig verschiedene Wuchs- und Blattform haben schon immer eine relativ klare Trennung beider Gattungen erlaubt. *M.* ist aufrecht, *C.* niederliegend, *M.* hat langgestreckte, ganzrandige Blätter, *C.* breite, gelappte.

Nachdem nun die starke Eigenständigkeit der Gattung *Cymbalaria* im Vergleich mit der ihr in vieler Hinsicht ähnlich scheinenden Gattung *Microrrhinum* zum Vorschein kam, ist nach Gattungen zu suchen, die ihr vielleicht näher stehen, um ihr einen der Verwandtschaft entsprechenden Platz im System zuweisen zu können. Das große Problem ist die geringe Kenntnis der neuweltlichen Arten und Gattungen, die aber im Falle von *Cymbalaria* nicht außer acht gelassen werden dürfen.

ROUY 1909a, b verwendete zur Aufgliederung der *Antirrhineae* hauptsächlich Merkmale der Korolle und des Kelches. *Antirrhinum, Linaria* und *Schweinfurthia* kamen zu den *Linariinae, Anarrhinum, Chaenorhinum, Maurandya, Galvezia* und *Mohavea* zu den *Anarrhininae* und *Rhodochiton* zu den *Rhodochitoninae.* ROTHMALER hat 1943 die Antirrhineen bloß in Gruppen unterteilt, sie 1954 aber doch, soweit es für die in Amerika vorkommenden Gattungen notwendig war, mit Subtribusnamen belegt, ohne allerdings eine Beschreibung beizugeben. Seine Subtribus *Maurandyinae* umfaßt *Rhodochiton, Lophospermum, Epixiphium, Maurandya* und *Maurandella,* die *Gambeliinae Galvezia, Saccularia* und *Gambelia,* die

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Linariinae Cymbalaria, Kickxia, Linaria, Chaenorhinum, Antirrhinum, Howelliella, Neogaerrhinum, Pseudorontium und *Misopates* und die *Mohaveinae Mohavea.* Abgesehen davon, daß ROTHMALERS Subtribusnamen nomina nuda sind, ist seine Subtribus *Maurandyinae* überflüssig, da sie den Typus der *Rhodochitoninae* ROUY miteinschließt.

Leider sind die bisher vorliegenden Angaben noch keineswegs ausreichend, um ein abgeklärtes System vorstellen zu können. Die phytochemischen Daten rufen beispielsweise noch mehr Unsicherheit hervor, als sie zur Klärung des Systems beitragen. Von KOOIMANN 1970 und HEGNAUER & KOOIMANN 1978 wird bei den Tubifloren der Wert der Iridoidglykoside für die Systematik herausgestrichen. Leider sind die Angaben über Antirrhineen sehr spärlich und nicht ohne weiteres vergleichbar. So wurde bei *Cymbalaria muralis* nur der Nektar, bei anderen Arten weiterer Gattungen Blätter, Wurzeln, etc. daraufhin untersucht. Die iridoiden Inhaltsstoffe sind von einiger Vielfalt und erst zum Teil aufgeklärt. Ihre Verteilung entspricht in nur bescheidenem Ausmaß den heutigen systematischen Vorstellungen. Wenn nicht Bestimmungsirrtümer, Gewebespezifität etc. das Bild bestimmen, ist mit neuen Einblicken zu rechnen.

Die seit langer Zeit verwendeten Merkmale wie Kapsel- und Samenbau leisten noch immer wertvolle Dienste. Obwohl über die Lochbildung an den Kapseln schon etliche Angaben vorliegen, (BRAUN 1867, WINKLER 1940, HARTL 1965–1974 u. a.), sind sie zumeist doch noch unzureichend bekannt. Die Zahl und Stellung der Wandzacken an geöffneten Früchten ist oft bei keineswegs nahe verwandten Gattungen sehr ähnlich. Weil gerade dieses Merkmal in der Systematik hoch geschätzt wurde, kam es gelegentlich zu bedeutenden Fehleinschätzungen der Verhältnisse: z. B. zum Einbeziehen von *Cymbalaria* und *Microrrhinum* in die Gattung *Linaria!* Erst WEBERBAUER 1901 hat gezeigt, daß der anatomische Bau der Kapsel der Antirrhineen einigermaßen verschieden ist. Beim Vergleich seiner Ergebnisse fällt auf, daß die Zellen der zweitinnersten Schicht bei *Kickxia elatine, Linaria alpina, Mohavea viscida, Misopates orontium* und *Microrrhinum minus* stark verdickte Seiten- und Außenwände haben. Bei *Schweinfurthia pterosperma, Lophospermum scandens* und *Rhodochiton* sind die Zellwände dieser Schicht allseits gleichmäßig verdickt und nur *Cymbalaria muralis* hat die Seiten- und Innenwände derb! Hier zeigt sowohl die Kapselöffnung als auch der Wandbau die Verschiedenheit von *Microrrhinum* und *Cymbalaria* und auch die Abtrennung dieser beiden Gattungen von *Linaria* findet ihre Bestätigung.

Schon BRAUN 1867 zog für seine Gattungseinteilung neben Kapselmerkmalen Samenmerkmale heran. Für ihn reihen sich die Gattungen *Maurandya, Cymbalaria* und *Asarina* aneinander, woran sich dann *Chaenorhinum* und *Microrrhinum* anschließen. Doch erst BACHMANN 1881 konnte diese Gruppierung durch ein gewichtiges Merkmal, die versteiften Zellen der Zwischenschicht, unvermutet bekräftigen. Schließlich hat er viele Sa-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

men anatomisch untersucht, diese Schicht aber nur bei *Cymbalaria muralis, C. pilosa, Lophospermum scandens, Maurandya barclayana, M. antirrhiniflora* und *Asarina procumbens* gefunden. RITTER 1984 bestätigt diese Ergebnisse und fügt hinzu, daß auch bei *Antirrhinum* s. str. eine schwache Versteifung der Zwischenschichten auftritt. ELISENS & TOMB 1983 haben nur die zweifellos schönen rasterelektronenmikroskopischen Bilder der Samenoberfläche neuweltlicher Antirrhineen verglichen und dabei keine neuen Erkenntnisse gewonnen. Ohne Anatomie und Entwicklungsgeschichte bleiben die Ergebnisse eben rein oberflächlich!

Dagegen stellte HEITZ 1927 a, b wenigstens neue Überlegungen über die Gattungsentstehung bei den Antirrhineen an. Er deckte auf, daß die Chromosomenbasiszahl innerhalb einer Gattung in dieser Tribus konstant ist. Die Chromosomenzahlenreihe regte ihn an, morphologische Vergleiche zu ziehen. Er vermeint, deutliche Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Gestalt zu erkennen. Dabei steht *Cymbalaria* mit im Zentrum seines Interesses. Die beiden artenreichen Gattungen *Linaria* und *Antirrhinum* sind verwandt, jede ist aber mit einer anderen artenarmen Gattung näher verwandt, die beide Male eine um 1 erhöhte Chromosomenzahl im Vergleich zu ihrer „Ausgangsgattung" aufweist. So hat *Linaria* die Basiszahl x = 6, *Cymbalaria* x = 7 und *Antirrhinum* x = 8, *Asarina* x = 9. Diese Gattungspaare haben seiner Meinung nach gleichgerichtete Änderungen in ihrer Morphologie durchgemacht. Er zählt zehn analoge Merkmale auf, in denen *Antirrhinum* von *Asarina* und *Linaria* von *Cymbalaria* in derselben Weise verschieden sind. Er reiht also *Cymbalaria* und *Asarina* als Endglieder zweier getrennter Äste ein. „Jedesmal ist die um 1 höherchromosomige Gattung durch den niederliegenden Wuchs, die viel breiteren, ausgerandeten und fingernervigen anstatt ganzrandigen und fiedernervigen Blätter, die blattachselständigen anstatt zur Traube vereinigten Blüten, die Rückbildung des Spornes bzw. des Bauches der Kronröhre, die breitere Kapsel, die längsgefurchte anstatt netziggrubige Samenschale von der niedrigerchromosomigen Gattung unterschieden", führt er an und meint: „Es kann wohl kein Zweifel sein, daß dieser in beiden Gattungspaaren so ähnliche Gestaltswechsel mit der bei beiden in gleicher Weise um 1 abgeänderten Chromosomenzahl in irgendeinem ursächlichen Zusammenhang stehen muß".

Es ist heute klar, daß HEITZ, fasziniert von der Chromosomenzahlenreihe und der Gattungsspezifität der Basiszahlen, eine sehr willkürliche Auswahl seiner Gattungspaare getroffen hat. Alleine die Kenntnis aller damals bekannten Antirrhineen hätte ihm seine Arbeitshypothese verleidet. Ist es aber um andere stammesgeschichtliche Aussagen besser bestellt? In ROTHMALERS (1943: 37) Stammbaum geht *Cymbalaria* aus *Asarina* hervor, aus ihr entwickelten sich einerseits *Kickxia,* woraus dann *Chaenorhinum* entstand, und *Linaria. Asarina* sieht er in Zusammenhang mit *Rhodochiton* und *Lophospermum.*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Wenn nun auch alle Denkgebäude zerstört sind, so meine ich doch, daß BRAUN 1867 und BACHMANN 1881 Mut machen, neue Stammbäume zu errichten. Sie haben auch den Weg gezeigt, der einzuschlagen ist: gewissenhafte, unvoreingenommene Aufsammlung von Daten. RITTER 1977, 1984 hat in Fortsetzung dieser Tradition vorbildhaft die Entwicklung von den Samenanlagen bis zu den reifen Samen einer Reihe von Antirrhineen untersucht. Die Tribus enthält aber noch viele Gattungen, über die praktisch keine wesentlichen Daten vorliegen.

Vorläufig sieht es so aus, als stünde *Cymbalaria* mit *Asarina* und *Maurandya* in näherer Beziehung. Sollte diese Gruppe aus den Antirrhininen hervorgegangen sein, so wäre sie ihnen unterzuordnen. Bis darüber mehr Klarheit besteht, ist es vielleicht angebracht, sie in die Subtribus *Rhodochitoninae* zusammenzufassen.

5. Literaturverzeichnis

AREKAL Govindappa D. 1964. Contribution to the embryology of *Chaenorrhinum minus* (L.) LANGE. – Proc. Indian Acad. Sci 48: 375–385.

BACHMANN E. T. 1881. Darstellung der Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschalen der Scrophularineen. – Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. German. Nat. Cur. 43.

BALICKA-IWANOWSKA Gabrielle 1899. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopetales. – Flora 86: 47–71, tt. III–X.

BRAUN A. 1867. Über *Schweinfurthia,* eine neue Gattung von Scrophulariaceen. – Monatsber. königl. preuß. Akad. Wiss. Berlin 1866: 857–876.

BRUUN H. G. 1932. Cytological studies in *Primula* with special reference to the relation between the karyology and taxonomy of the genus. – Symb. Bot. Upsal. 1: 1–239.

CARDONA M. A. & CONTANDRIOPOULOS Juliette 1980. Numeros cromosomicos para la flora Española. Numeros 162–182. – Lagascalia 9 (2): 271–284.

CHAMPAGNAT M. 1961. Recherches de morphologie descriptive et expérimentale sur le genre *Linaria.* – Ann. Sci. Nat. Bot., 12. ser., 2: 1–170.

CHAVANNES E. 1833. Monographie des Antirrhinées. – Paris–Lausanne.

CHEVALIER A. 1936. Les espèces élémentaires françaises du genre *Cymbalaria.* – Bull. Soc. bot. France 83: 638–653.

CONTANDRIOPOULOS Juliette 1957. Nouvelle contribution à l'étude caryologique des endémiques de la Corse. – Bull. Soc. bot. France 104: 533–538.

CSAPODY Vera 1968. Keimlingsbestimmungsbuch der Dikotyledonen. – Budapest: Akad. Kiadó. 286 pp.

CUFODONTIS G. 1936. Revisione monografia delle *Linaria* appartenenti alla sez. *Cymbalaria* CHAV. – Archivio Bot. 12: 54–81, 135–158, 233–254.

— 1947. Die Gattung *Cymbalaria* HILL. Nachträge und Zusammenfassung. – Bot. Not. 1947: 135–156.

DAMBOLDT J. & PHITOS D. 1971. IOPB Chromosome number reports. XXXIV. – Taxon 20: 785–797.

DON D. 1827. Description of a new genus belonging to the natural family of plants called Scrophularinae. – Trans. Linn. Soc. London 15: 349–354.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

DUDEK Anita 1976. Über das Vorkommen und den Feinbau der Proteinkristalle in den Zellkernen von verschiedenen Vertretern der *Scrophulariales*. – Diss. Univ. Wien, 86 pp.

DUMORTIER B. 1827. Florula belgica . . . – Tournay.

ELISENS W. J. & TOMB A. S. 1983. Seed morphology in New World *Antirrhineae (Scrophulariaceae)*: Systematic and phylogenetic implications. – Pl. Syst. Evol. 142: 23–47.

FEDOROV A. (Ed.) 1969. Chromosome numbers of flowering plants. – Izd. „Nauka". – Leningrad.

FEINBRUN- DOTHAN N. 1977, 1978. Flora Palaestina, 3 (plates 1977, text 1978). – Jerusalem.

FISCHER M. 1981. Überblick über die *Veronica*-Sippen und ihre phylogenetischen Progressionen im europäisch-südwestasiatischen Raum. – Habil. Univ. Wien.

GANDOGER M. 1916. Flora Cretica. – Paris.

GREUTER W. 1979. The flora and phytogeography of Kastellorizo (Dhodhekanisos, Greece). 1. An annotated catalogue of the vascular plant taxa. – Willdenowia 8: 531–611.

— & RECHINGER K. H. 1967. Flora der Insel Kythera, gleichzeitig Beginn einer nomenklatorischen Überprüfung der griechischen Gefäßpflanzenarten. – Boissiera 13.

HARTL D. 1956. Morphologische Studien am Pistill der Scrophulariaceen. – Österr. bot. Z. 103: 185–242.

— 1965–1974. *Scrophulariaceae*. – In: HEGI G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Ed. 2. Vol. 6 (1): 1–469. – München.

HEGNAUER R. & KOOIMAN P. 1978. Die systematische Bedeutung von iridoiden Inhaltsstoffen im Rahmen von Wettsteins *Tubiflorae*. – Planta medica 33: 1–33.

HEITZ E. 1927 a. Chromosomen und Gestalt bei *Antirrhinum* und verwandten Gattungen. – Planta 4: 392–410.

— 1927 b. Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen. – Abh. Gebiete Naturwiss. Hamburg 21: 47–58, t. 9.

HUMBERT J. 1938. Developpement et structure du tégument de la graine de la linaire cymbalaire (*Linaria cymbalaria* MILL.). – Rev. gén. Bot. 50: 309–330.

KOOIMAN P. 1970. The occurence of iridoid glycosides in the *Scrophulariaceae*. – Acta bot. neerl. 19: 329–340.

LINNÉ C. 1753. Species plantarum. – Holmiae.

MÜLLER-SCHNEIDER P. 1977. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. – Veröff. geobot. Inst. eidgen. techn. Hochschule Stiftung Rübel, Zürich 61; 226 pp.

NETOLITZKY F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. – In: LINSBAUER K. (Ed.), Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abteilung, 2. Teil, 10: 1–364. – Berlin.

POLUNIN O. 1980. Flowers of Greece and the Balkans. – Oxford Univ. Press.

RAMAN Sarathambal 1968. Die Trichome in den Blumenkronen der Scrophulariaceen. – Diss. Univ. Mainz, 108 pp., 66 T.

RAUH W. 1937. Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. – Nova Acta Leopold. N. F. 4: 395–553.

RECHINGER K. H. 1943 a. Flora Aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des Ägäischen Meeres. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 105 (1).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

— 1943b. Neue Beiträge zur Flora von Kreta. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 105 (2/1).

RITTER H. 1977. Morphologische Studien am Funiculus der Scrophulariaceen und Acanthaceen. – Hausarbeit Univ. Mainz, 212 pp.

— 1984. Entwicklung und Merkmale von Antirrhineen-Samen *(Scrophulariaceae)* und ihre systematische Bedeutung. – Diss. Univ. Mainz, 254 pp. + 119 pp. Abb.

ROTHMALER W. 1943. Zur Gliederung der *Antirrhineae*. – Feddes Repert. Spec. nov. Regni veg. 52: 16–39.

— 1954. Notes on Western *Antirrhineae*. – Leaflets Western Bot. 7: 113–132.

ROUY G. 1909 (Juli). Flore de France . . . Vol. 11. – Paris.

— 1909. „Conspectus" des Tribus et des Genres de la Famille des Scrofulariacées. – Rev. gén. Bot. 21: 194–207.

SCHMITT E. M. 1922. Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtstielbewegungen bei *Digitalis purpurea, Digitalis ambigua, Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria*. – Z. Bot. 14: 625–675.

SPETA F. 1977. Proteinkörper in Zellkernen: neue Ergebnisse und deren Bedeutung für die Gefäßpflanzensystematik nebst einer Literaturübersicht für die Jahre 1966–1976. – Candollea 32: 133–163.

— 1980. Die Gattungen *Chaenorhinum* (DC.) REICHENB. und *Microrrhinum* (ENDL.) FOURR. im östlichen Teil ihrer Areale (Balkan bis Indien). – Stapfia 7.

— 1982. Drei neue Antirrhineen-Gattungen aus dem Orient: *Holzneria, Hueblia* und *Albraunia (Scrophulariaceae)*. – Bot. Jahrb. Syst. 103: 9–45.

STEINBRINCK C. 1883. Über einige Fruchtgehäuse, die ihre Samen infolge von Benetzung freilegen. – Ber. deutsch. bot. Ges. 1: 339–346, t. XI.

STOPP K. 1950. Karpologische Studien III und IV. – Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., Jg. 1950, Nr. 17: 495–542.

TEPPNER H. 1981. Recension über: BINZ, Schul- und Exkursionsflora . . . – Phyton (Austria) 21 (2): 295–297.

VIANO Josette 1972. Contribution á l'étude caryologique des Linaires de Turquie. – Adansonia, Sér. 2, 12: 461–468.

— 1975. IOPB Chromosome number reports. XLIX. – Taxon 24: 508.

WEBERBAUER A. 1901. Über die Frucht-Anatomie der Scrophulariaceen. – Beih. bot. Centralbl., Abt. A, 10: 393–457.

WINKLER H. 1940. Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Fruchtsystems. – Beitr. Biol. Pfl. 27: 92–130.

ZOHARY M. 1972. Flora Palaestina, 2 (text and plates). – Jerusalem.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 26_1

Autor(en)/Author(s): Speta Franz

Artikel/Article: Heterokarpie, Dehiszenz, Heterospermie und basifixe Samen bei Cymbralaria HILL. (Scrophulariaceae) und systematische Schlußfolgerungen. 23-57