

WIERA ALEKSJEJEWNA PODDUBNAYA-ARNOLDI

ZNACZENIE CYTOEMBRIOLOGICZNEJ METODY BADAŃ DLA SYSTEMYKI ROŚLIN OKRYTOZALĄŻKOWYCH *

Odkrycie podwójnego zapłodnienia przez akademika S. G. Nawaszina (1898) stanowiło zasadniczy zwrot w historii nauki. Wywarło ono ogromny wpływ nie tylko na rozwój botaniki jako całości, lecz także na rozwój jej poszczególnych działów, w tym przede wszystkim na rozwój cytoembriologii, na terenie Związku Radzieckiego i za jego granicami. Podobnie jak to się działo w innych krajach stopniowo formowały się i rozwijały podstawowe kierunki cytoembriologii: opisowy, porównawczy i eksperymentalny. Były one reprezentowane przez badaczy na wszechzwiązkowych obradach naukowych, międzynarodowych kongresach, sympozjach i znajdowały wyraz w licznych publikacjach. W ostatnich latach radzieccy embriologowie szczególną uwagę przykładają do eksperymentalnych i porównawczych metod badań cytoembriologicznych najmniej zbadanych przedstawicieli roślin okrytozalążkowych.

W trzydziestych latach naszego stulecia, gdy autorka zaczynała zajmować się cytoembriologią porównawczą okrytozalążkowych, było tak mało informacji w tym zakresie, że zestawienie cytoembriologicznej charakterystyki przeważającej części rodzin i rzędów okrytozalążkowych było niemożliwe. Po opublikowaniu porównawczej embriologii Schnarfa (1931), systematycznej embriologii Davis (1966), licznych prac Maheshwariego i jego uczniów oraz szeregu uczonych z licznych krajów uzyskano dane, które pozwalają obecnie bardziej lub mniej dokładnie scharakteryzować liczne rodziny roślin okrytozalążkowych. Dlatego autorka uważa, że obecnie nadszedł czas uogólnienia nagromadzonych danych przy rozwijaniu dalszych badań w zakresie porównawczej cytoembriologii. Wyniki będą niezwykle korzystne dla systematyki i filogenii okrytozalążkowych dążących do ustalenia naturalnej klasyfikacji poszczególnych taksonów.

Obecnie wiadomo, że cytoembriologia dostarcza wielu cennych danych tak

*Referat wygłoszony na posiedzeniu Krakowskiego Oddziału Polskiego Towarzystwa Botanicznego w dniu 27 września 1979 r.

dla całej systematyki roślin wyższych jak i dla ich poszczególnych grup. Jednakże liczne rodziny roślin okrytozalążkowych są dotąd w zakresie cytoembriologii albo wcale jeszcze niezbadane lub zbadane bardzo słabo. Szczególnie odnosi się to do subtropikalnych i tropikalnych roślin.

Ze względu na ważne znaczenie metod cytoembriologicznych dla systematyki okrytozalążkowych konieczne jest prowadzenie planowych badań licznych rodzin, zwłaszcza tych, których pozycja systematyczna nie jest jasna. W związku z tym wskazane jest aby przy ustaleniu klasyfikacji i wyjaśnianiu stosunków pokrewieństwa wewnątrz i między różnymi rodzinami, systematycy posługiwali się danymi cytoembriologicznymi na równi z danymi innych nauk.

Procesy embriologiczne należy badać nie w izolacji, ale w łączności z pozostałymi procesami biologicznymi. Należy badać wielopostaciowość struktur embriologicznych i ich rozwój w ścisłym związku z otaczającym środowiskiem, z ich nieprzerywanymi zmianami, powstawaniem i obumieraniem. Równocześnie metoda cytoembriologiczna winna być stosowana w łączności z pozostałymi metodami badań ponieważ jest zrozumiałe, że na samych cechach cytoembriologicznych nie można oprzeć żadnego systemu klasyfikacyjnego.

W celu możliwie szybkiego i obszernego zbadania licznych przedstawicieli okrytozalążkowych należy stosować obok długo trwających również przyśpieszone metody badań, tak na żywym jak i na utrwalonym materiale przy stosowaniu mikroskopu świetlnego i innych przyrządów, a przede wszystkim mikroskopu elektronowego. Ponadto prędkie i kompletne zrealizowanie tak ogromnego zadania jakim jest zestawienie cytoembriologii porównawczej wszystkich roślin okrytozalążkowych wymaga połączenia wysiłków licznych cytoembriologów. Mając powyższy cel na uwadze autorka wraz z innymi badaczami przystąpiła do pracy nad podręcznikiem cytoembriologii porównawczej roślin okrytozalążkowych.

Autorka zajmowała się cytoembriologią porównawczą od samego początku swojej naukowej działalności. Już jej pierwsza praca opublikowana w 1925 roku wspólnie z członkiem korespondentem Akademii Nauk ZSSR, F. A. Baranowem była poświęcona cytoembriologii porównawczej rodziny amarylisowych. W czasie aspirantury zajmowała się cytoembriologią porównawczą złożonych, a mianowicie plemienia *Cynareae* z jego czterema podplemionami, co zakończyło się opublikowaniem w roku 1931 odpowiedniej monografii. Nie przestając pracować nad tymi zagadnieniami u złożonych zaczęła badania takich rodzin jak trawy, psiankowate i storczykowate. Zajęcie się przez nią problemami cytoembriologii ogólnej spowodowało pewne oderwanie się od bezpośredniego kontaktu z cytoembriologią porównawczą, jakkolwiek i w tej dziedzinie starała się autorka gromadzić dane dla cytoembriologii porównawczej różnych rodzin okrytozalążkowych, czerpiąc je zarówno ze studiowanej literatury jak i badań własnych.

Po ukończeniu i opublikowaniu dwóch monografii z zakresu cytoembriologii ogólnej (Poddubnaya-Arnoldi 1964, 1976) i monografii dotyczącej storczyków (1967) autorka zajęła się cytoembriologią porównawczą roślin okrytozalążkowych, włączając do przygotowań odpowiedniego podręcznika pracowników Instytutu Botaniki Akademii Nauk ZSSR oraz innych radzieckich cytoembriologów.

Postawiono sobie za cel dać cytoembriologiczną charakterystykę wszystkich rodzin i rzędów występujących w klasyfikacji Tachtadźjana (1970). Oparto się na tej klasyfikacji nie tylko dlatego, że sformułowana ona została w rodzinnym kraju badaczy i że jest ona obecnie jedną z popularnych klasyfikacji, lecz także dlatego, że jest ona dobrze przemyślana i ugruntowana. Akademię A. L. Tachtadźjan w swoich badaniach stale wykazywał zainteresowanie danymi cytoembriologicznymi i często wykorzystywał je w swoich pracach. Jednakże nie będąc specjalistą w zakresie cytoembriologii nie mógł ich w dostatecznej pełni wykorzystać. Stąd embriologowie uważają za swój obowiązek pomóc w lepszym i pełniejszym wykorzystaniu danych cytoembriologicznych dla sprawdzenia i ulepszenia jego klasyfikacji.

Należy dodać, że ostatnio w światowej literaturze zaczynają przejawiać się zainteresowania wykorzystywaniem danych embriologicznych dla zestawiania i ulepszenia klasyfikacji okrytozalążkowych. Mam na myśli pracę Rolfa Dahlgrena (1975), uczonego duńskiego, autora nowej klasyfikacji okrytozalążkowych, przyjmującego niektóre cechy cytoembriologiczne, a mianowicie budowę zalążka, endospermy i ziarn pyłku, za podstawę formowania swojej klasyfikacji.

Zgodnie z klasyfikacją Tachtadźjana (1970) okrytozalążkowe mają 74 rzędy dwuliściennych (*Magnoliatae*) i 20 rzędów jednoliściennych (*Liliatae*). Rzędy te obejmują 438 rodzin, z których 66 należy do jednoliściennych, pozostałe do dwuliściennych. Spośród 438 rodzin 143, tj. około 1/3 zupełnie nie jest zbadanych lub zbadanych bardzo słabo w zakresie cytoembriologii. Pozostałe 295 rodzin zostało dotąd zbadanych mniej lub bardziej dokładnie. Takie rzędy, które obejmują tylko jedną rodzinę, jak np. *Didymelales*, *Bolanopales*, *Myricales* i in. nie są zupełnie zbadane cytoembriologicznie. Niektóre rzędy obejmujące liczne rodziny, np. *Caryophyllales*, *Euphorbiales*, *Theales*, *Saxifragales*, *Rutales*, *Geraniales*, *Gentianales*, *Liliales* i in. są zbadane embriologicznie w połowie lub mniej niż w połowie. Na przykład z 20 rodzin należących według Tachtadźjana do rzędu *Theales* dane cytoembriologiczne znane są tylko dla 8 rodzin, a spośród nich 8 rodzin rzędu *Euphorbiales* cytoembriologicznie zbadane są tylko dwie rodziny (*Buxaceae* i *Euphorbiaceae*) a i te w sposób niedostateczny. Poza tym liczne rzędy o różnej liczbie rodzin zbadane są cytoembriologicznie bardziej lub mniej dokładnie. Do takich rzędów należą: *Magnoliales*, *Ranunculales*, *Eucomiales*, *Fabales*, *Myrtales*, *Rhamnales*, *Dipsacales*, *Polemoniales*, *Asterales*, *Orchidales*, *Poales* i in. Szczególnie korzystna sytuacja panuje w rzędzie *Scrophulariales*, gdzie na 18 rodzin tylko dla dwóch, a mianowicie dla *Retziaceae* i *Columellaceae* nie posiadamy danych cytoembriologicznych.

Jednakże liczne spośród rzędów, które wielokrotnie badane były cytoembriologicznie, nadal nie są dostatecznie poznane. Wszystko to znacznie utrudnia stosowanie metody cytoembriologicznej w systematyce, a zwłaszcza w filogenii. Wszakże mimo luk, wrywkowych danych, a niekiedy braku dostatecznej ich dokładności, niektóre uogólnienia można już dziś sformułować.

Niektóre rzędy, np. *Caryophyllales*, *Cucurbitales*, *Fabales*, *Scrophulariales*, *Lamiales*, *Camopanulales*, *Colygerales*, *Asterales*, *Orchidales*, *Poales* i in. zawierają rodziny o podobnych cytoembriologicznych cechach. Obejmują one widocznie spo-

krewnione rodziny, rodzaje i gatunki zdają się być jednostkami naturalnymi. Z drugiej strony, na podstawie danych cytoembriologicznych, najbardziej heterogenne wśród odpowiednich taksonów okrytozalążkowych wydają się być takie rzędy jak *Euphorbiales* i *Liliales*, a w ich obrębie szczególnie rodziny *Euphorbiaceae*. Może to wskazywać na ich sztuczność i być może należałoby rozdzielić je na kilka odrębnych taksonów. Jednakże dla wyrażenia ostatecznej opinii konieczne są bardziej obszerne i dokładniejsze badania niż te, którymi dysponujemy obecnie.

Ażeby ukazać co wnosi cytoembriologia do charakterystyki rodzin i rzędów okrytozalążkowych przedstawmy dwa skrajne przykłady: prymitywny rząd *Magnoliales* i wysoko rozwinięty rząd *Asterales*. Nie zważając na to, że w rzędzie *Magnoliales* nie są dotąd zbadane dwie rodziny: *Himantandraceae* i *Eupomatiaceae*, można już powiedzieć, że inne rodziny tego rzędu bardziej lub mniej dokładnie zbadane cytoembriologicznie, charakteryzują się prymitywnymi cytoembriologicznymi cechami. Należy tu wymienić: małe zróżnicowanie podstawowych liczb chromosomów, tapetum pylnikowe typu wydzielniczego, jednobruzdowy gametofit męski, większą liczbę anatropowych, gruboosrodkowych zalążków z dwoma integumentami, wielokomórkowy archespor żeński, masywną tkankę przykrywkową, woreczek zalążkowy typu *Polygonum* z trzema krótkotrwałymi antypodami, masywną pofałdowaną endosperme, bardzo mały słabo zróżnicowany zarodek, którego rozwój podlega kontynuacji po opadnięciu nasion, brak haustoriów, apomiksji itd. Te cechy cytoembriologiczne rzędu *Magnoliales* w pełni potwierdzają pogląd licznych współczesnych systematyków, w tym także Tachtadzjana, o prymitywności tego rzędu i o możliwości postawienia go na początku systemu okrytozalążkowych.

W zakresie cech cytoembriologicznych rodziny *Magnoliaceae* i *Degeneriaceae* wykazują dużo podobieństwa. Dość dużo wspólnego w zakresie cytoembriologii ujawniają także rodziny *Annonaceae*, *Canellaceae* i *Myristicaceae*. Co tyczy *Winteraceae* to włączenie do tej rodziny rodzaju *Degeneria*, jak to zrobił Hutchison (1959), nie zgadza się z danymi cytoembriologii. Wskazują one, że *Degeneria* słuszniej przynależy do samodzielnej rodziny *Degeneriaceae* bliskiej *Magnoliaceae*, a nie *Winteraceae*. Jednakże dla ostatecznego rozstrzygnięcia problemu stosunku między różnymi rodzinami *Magnoliales* konieczne są dalsze badania.

Obecnie przejdę do opisanego najbardziej wśród okrytozalążkowych rozwiniętego rzędu *Asterales* z jego jedyną rodziną *Asteraceae*.

Przede wszystkim należy zaznaczyć, że wśród systematyków nie ma jednolitego poglądu na zagadnienie jak powstała rodzina *Asteraceae*: mono- czy polifiletycznie i jakie są jej granice. Biorąc pod uwagę jej ogromny zakres (ok. 1000 rodzajów i 20 000 gatunków), szerokie rozmieszczenie (przedstawiciele występują na wszystkich kontynentach i we wszystkich klimatycznych strefach), duże zróżnicowanie morfologii wegetatywnych i generatywnych organów niektórzy uczeni uważali tę rodzinę za polifiletyczną i często rozdzielali ją na kilka rodzin. Na przykład Bessey (1915) rozbił *Asteraceae* na *Ambrosiaceae* i 13 innych rodzin odpowiadających 13 plemionom szeroko znanej klasyfikacji Hoffmanna (1894). Jednakże Small (1919) na podstawie wszechstronnych badań doszedł do wniosku, że rodzina ta stanowi

filogenetyczną całość, ściśle monofiletyczną. Podobny pogląd wypowiedział Kozopoljanski (1923).

Pierwsze badania cytoembriologiczne przedstawicielei *Asteraceae* prowadzone z początku bieżącego stulecia ujawniły różnorodność typów wewnętrznego rozwoju i budowy. Na podstawie tego słynny uczony szwedzki Osjan Dahlgren (1920) wypowiedział się za polifiletycznym pochodzeniem *Asteraceae*. Jednakże jak obecnie widać Dahlgren zbytnio przecenił cytoembriologiczną różnorodność *Asteraceae*. Autorka i niektórzy badacze indyjscy, m. in. Pullaiah (1976) dość szczegółowo zbadali 13 plemion *Asteraceae* wg klasyfikacji Hoffmanna (1894), a mianowicie plemiona *Vernonieae*, *Eupatorieae*, *Astereae*, *Inuleae*, *Heliantheae*, *Anthomideae*, *Senecioneae*, *Calenduleae*, *Arctotideae*, *Cynereae*, *Mutisieae* i *Cichorieae*. Okazuje się, że różnice cytoembriologiczne wewnątrz tej rodziny nie są na tyle duże i istotne, żeby widzieć w tym potwierdzenie jej polifiletycznego pochodzenia.

Według poglądu autorki, wprost przeciwnie, dane cytologiczne świadczą raczej na korzyść poglądu, że rodzina *Asteraceae* powstała monofiletycznie. Wszystkie jej plemiona mimo niektórych różnic mają podobne rysy w licznych cechach cytoembriologicznych. U obecnie badanych *Asteraceae* stwierdza się: duże zróżnicowanie podstawowych liczb chromosomów, ameboidalne (periplazmodialne) tapetum i trójbruzdowy gametofit męski z długimi plemnikami otoczonymi małą ilością plazmy, jeden anatropowy cienkoosrodkowy zalążek z jednym integumentem, brak komórek przykrywkowych, dobrze rozwinięte endotelium, zwykle jednokomórkowy archespor żeński, zredukowany nucellus sprowadzający się do jednej epidermalnej warstwy komórek, typ *Polygonum* woreczka zalążkowego, wielokomórkowe długotrwałe antypodalne aparaty, antypodalne i synergidalne haustoria, duży prosty dobrze zróżnicowany już w nasieniu zarodek bezchlorofilowy i brak endospermy w wykształconych nasionach. Obok jednokomórkowego archesporu żeńskiego spotyka się archespor wielokomórkowy, a obok typu *Polygonum* woreczka zalążkowego występują typy *Drusa*, *Peperomia*, *Fritillaria* i *Adoxa*.

Trwa dyskusja wokół pytania, które plemię *Asteraceae* jest najprymitywniejsze, czyli wyjściowe. Jedni badacze za takie plemię uważają *Meliantheae*, inni *Senecioneae*, *Cynareae*, *Cichorieae* lub *Mutisieae*. Według autorki dane cytoembriologiczne wskazują na największą prymitywność plemienia *Cichorieae*, gdyż w jego obrębie ujawniono najmniej odchyłające się i najbardziej ustalone typy rozwoju embrionalnego, z których łatwo wyprowadzić wszystkie pozostałe. W ewolucji wielu rodzajów *Asteraceae* ważnym progresywnym momentem wydaje się być przekształcenie dwupłciowych kwiatów w jedнопłciowe na drodze redukcji jednej płci i powstanie kwiatów pręcikowych lub słupkowych. Tak jak przodkami *Asteraceae* bez wątplenia były rośliny z obupłciowymi kwiatami, tak i *Cichorieae* mają tylko obupłciowe kwiaty, podczas gdy w innych plemionach równocześnie z obupłciowymi kwiatami występują kwiaty rozdzielno-płciowe. Wskazuje to, że plemię *Cichorieae* mniej niż inne odeszło od przodków *Asteraceae* i potwierdza jego dużą prymitywność w porównaniu z pozostałymi plemionami. Jednakże przeczy temu wnioskowi występowanie apomiksji, najszerszej reprezentowanej wśród plemion *Asteraceae* w grupie *Cichorieae*. Apomiksja — zjawisko wtórne — częściej występuje

w wyżej rozwiniętych, filogenetycznie młodszych odgałęzieniach systemu. A zatem nie ma dotąd dostatecznie ugruntowanych danych umożliwiających rozstrzygnięcie, które plemię *Asteraceae* wydaje się być najbardziej prymitywne, wyjściowe.

Dyskusyjny wydaje się także problem przodków i pochodzenia rodziny *Asteraceae*. Większość systematyków twierdzi, że *Asteraceae* wyszły z *Campanulaceae* lub *Lobeliaceae*, jednak niektórzy uczeni jako przodków *Asteraceae* wysuwają *Dipsacaceae*, *Rubiaceae* a nawet *Umbelliferae*.

Pullaiiah (1976), młody indyjski uczony, zbadawszy 10 plemion *Asteraceae* wyraził przypuszczenie, że *Asteraceae* według cech cytoembriologicznych na tyle podobne są do *Dipsacaceae*, że są to rodziny blisko spokrewnione. Podobieństwo cytoembriologii *Asteraceae* i *Dipsacaceae* zaznaczali poprzednio m. in. Balicka-Iwanowska (1899), Doll (1927), Poddubnaya-Arnoldi (1931, 1964). Jednakże to podobieństwo może wskazywać nie na pokrewieństwo, lecz stanowić przykład równoległej ewolucji.

Być może *Dipsacaceae* i *Asteraceae* należą do różnych gałęzi systemu i nie będąc blisko ze sobą spokrewnione osiągnęły w przybliżeniu jednakowo wysoki poziom ewolucji. To samo można powiedzieć o podobieństwie *Asteraceae* do *Rubiaceae* i *Adoxaceae*. Co tyczy zbliżenia *Asteraceae* do *Campanulaceae* lub *Lobeliaceae* to należy nadmienić, że dwie ostatnie rodziny mają bardziej prymitywne cechy cytoembriologiczne niż *Asteraceae* i mogłyby dać początek wyżej rozwiniętym rodzinom. Wszakże cytoembriologicznie różnią się one od *Asteraceae* na tyle silnie,

Tabela I

Zestawienie porównawcze cech cytoembriologicznych rodzin *Asteraceae*, *Campanulaceae* i *Lobeliaceae*

<i>Asteraceae</i>	<i>Campanulaceae</i> i <i>Lobeliaceae</i>
1. Tapetum pylnikowe ameboidalne (peryplazmodialne).	1. Tapetum pylnikowe wydzielnicze.
2. Gametofit męski trójkomórkowy.	2. Gametofit męski dwukomórkowy.
3. Załączek anatropowy cienkoosrodkowy z jednym integumentem i endotelem wokół woreczka zalążkowego.	3. Załączek anatropowy cienkoosrodkowy z jednym integumentem i endotelem wokół woreczka zalążkowego.
4. Archespor żeński jedno- i wielokomórkowy. Brak komórek przykrywkowych.	4. Archespor żeński tylko jednokomórkowy. Brak komórek przykrywkowych.
5. Oprócz woreczka zalążkowego typu <i>Polygonum</i> spotyka się typy <i>Allium</i> , <i>Drusa</i> , <i>Fritillaria</i> i <i>Adoxa</i> .	5. Woreczek zalążkowy tylko typu <i>Polygonum</i> .
6. Często spotyka się zwiększenie liczby jąder i komórek antypod i formowanie wielokomórkowego lub wielojądrowego, długo utrzymującego się aparatu antypodalnego.	6. Zwiększenia liczby jąder i komórek antypod nie obserwuje się. Zawsze obecne tylko trzy szybko degenerujące komórki antypodalne.
7. Często występują antypodalne i synergidalne haustoria.	7. Brak antypodalnych i synergidalnych haustoriów.
8. Endosperma jądrowa i komórkowa bez haustoriów.	8. Endosperma tylko komórkowa z dobrze rozwiniętymi haustoriami.
9. Częste różne typy apomiksji.	9. Apomiksji brak.

że nie ma podstaw pogląd wyprowadzający tę grupę od którejś z wymienionych dwóch rodzin.

Z porównania cech cytoembriologicznych widać w jakim stopniu powyższe rodziny odróżniają się od siebie (tab. I).

Z przytoczonego pobieżnego przeglądu widać, że współczesna znajomość morfologii i cytoembriologii *Asteraceae* i innych rodzin nie pozwala sformułować ostatecznego wniosku o pochodzeniu i ewolucji tej interesującej rodziny. Jednakże wykazują one, że rodzina ta swoim zróżnicowaniem i rozmiarami w pełni zasługuje na rangę rzędu i okazuje się być naturalnym i monofiletycznym taksonem. Oprócz tego cytoembriologiczne cechy *Asteraceae* wykazują bez wątpienia, że jest to rodzina wysoko rozwinięta, posiadająca progresywne cechy cytoembriologiczne.

Rodzina *Asteraceae* charakteryzuje się takimi progresywnymi cechami jak: trójkomórkowe, trójbrzdowe ziarna pyłku, załazek anatropowy cienkoosrodkowy z jednym integumentem, słabo rozwinięty nucellus i jednokomórkowy żeński archespor bez komórek przykrywkowych. *Bi-* i tetrasporowe woreczki załazkowe zawierają silnie rozwinięte antypody i synergidy. Występują tu duże, dobrze zróżnicowane bezchlorofilowe zarodki i nasiona bez endospermy. Oprócz tego nasiona u *Asteraceae* nie oddzielają się od owocu i opadają razem z nim, a antypody i synergidy niekiedy przekształcają się w bardziej lub mniej silnie rozwinięte, rozgałęzione haustoria. Jednakże cytoembriologicznie *Asteraceae* tak jak liczne inne rodziny nie są zbadane w dostatecznym stopniu dla rozstrzygnięcia problemu ich pochodzenia i wzajemnych stosunków między ich plemionami. Stąd konieczne są dalsze badania.

LITERATURA

- Balicka-Iwanowska G., 1899. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines *Gamopetales*. Flora 86, 47—71.
- Baranow P. A. und Poddubnaya-Arnoldi V. A., 1925. Zur Embryologie der Turkestanische *Amaryllidaceen/Ungernia severtzovii* B. Fedsh. und *Ixtolirion tataricum* (Pull. Herb. Bull. Sredne-Asiatic Univ. 11,1—14.
- Bessey C. E., 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Miss. Bot. Gard. 2, 109—16
- Dahlgren K. V. O., 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Z. Bot. 12, 481—516.
- Dahlgren R., 1975. A System of Classification of the *Angiosperms* to Be Used to Demonstrate the Distribution of Characters. Bot. Not. 128, 119—147.
- Davis G., 1966. Systematic Embryology of the *Angiosperms*. New York-London-Sydney, J. Willey.
- Doll W., 1927. Beiträge zur Kenntnis der Dipsaceen und dipsaceenähnlichen Pflanzen. Bot. Archiv, 17, 107—146.
- Hoffmann O., 1894. *Compositae*. w: Engler A. und Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV. Leipzig.
- Hutchinson J., 1959. The Families of Flowering Plants. Oxford, Clarendon Press.
- Kozo-Poljanski B. M., 1923. O sistematiczeskom položenii sem. *Compositae*. Žurn. Russ. Bot. Ob-wa. 8.
- Nawaszin S. G. 1898. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgang bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb. 9, 377—382.
- Poddubnaya-Arnoldi V. A., 1931. Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischer Fragen. Beih. Bot. Centralbl. 48, 141—237.

- Poddubnaya-Arnoldi V. A., 1964. Obszczaja embriologija pokrytosiemiennych rastenij. Moskwa, Nauka.
- Poddubnaya-Arnoldi V. A., 1967. Comparative embryology of the *Orchidaceae*. *Phytomorphology* 17, 312—320.
- Poddubnaya-Arnoldi V. A., 1976. Citoembriologija pokrytosiemiennych rastenij. Moskwa, Nauka.
- Pulliaiah T., 1976. Embryological investigations in the *Compositae* with some observations on the *Basellaceae*. Doctor thesis, Andra Univ. India. 190 p.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, Gebrüder Borntraeger.
- Smoll J., 1919. The origin and development of the *Compositae*. XII. *New Phytologist* 18.
- Tachtadžjan A. L., 1970. Proischozhdienie i rassielenie cwietkowych rastenij. Leningrad, Nauka.

Prof. dr W. A. PODDUBNAYA-ARNOLDI
Główny Ogród Botaniczny Akademii Nauk ZSRR,
ul. Botaniczøskaja 4, Moskwa