

Euphrasia salisburgensis var. *stiriaca* (Scrophulariaceae) - eine ostalpische Reliktsippe

E. Vitek* & M. Kiehn**

Zusammenfassung

Die als *Euphrasia stiriaca* WETTSTEIN (Scrophulariaceae) beschriebene Sippe zeigt die gleiche tetraploide Chromosomenzahl wie *E. salisburgensis* FUNCK ex HOPPE. Eine nahe Verwandtschaft mit der diploiden *E. cuspidata* HOST ist daher unwahrscheinlich. Die taxonomische Einstufung als *E. salisburgensis* var. *stiriaca* (WETTSTEIN) HALÁCSY erscheint dagegen aufgrund zahlreicher Übergangsformen gerechtfertigt. Die Entstehung dieser ostalpischen Reliktsippe läßt sich durch eiszeitliche Isolationsvorgänge erklären.

Abstract

Euphrasia stiriaca WETTSTEIN (Scrophulariaceae) exhibits the same tetraploid chromosome number as *E. salisburgensis* FUNCK ex HOPPE. A close relationship with the diploid *E. cuspidata* HOST therefore seems unlikely. Because of many plants with intermediate characters, the classification as *E. salisburgensis* var. *stiriaca* (WETTSTEIN) HALÁCSY seems appropriate. The hypothetical evolution of this relic taxon of eastern alpic distribution during glacial times is discussed.

Key Words: Scrophulariaceae, *Euphrasia*, *E. stiriaca*, *E. cuspidata*, *E. salisburgensis*, *E. salisburgensis* var. *stiriaca*; chromosome counts, evolution.

Einleitung

Euphrasia stiriaca wurde von WETTSTEIN (1893) als eine *E. cuspidata*-ähnliche Sippe aus dem Alpenvorland Niederösterreichs und der Steiermark beschrieben, die hybridogen aus *E. cuspidata* und *E. salisburgensis* entstanden sei (vgl. WETTSTEIN 1896).

In der Gattung *Euphrasia* haben sich die Ploidiestufen (basierend auf der Grundzahl $x = 11$) als wichtiges Merkmal bei der Klärung von Artabgrenzungen erwiesen. Dieses kann auch zur Unterscheidung zwischen der nord-südalpisch disjunkten *E. cuspidata* (2x: Tab. 1; südalpisches Material siehe auch FEOLI & CUSMA 1984) und der weitverbreiteten und vielgestaltigen (vgl. z. B. YEO 1979) 4x-Sippe *E. salisburgensis* (GREILHUBER et al. 1984 - Material aus Österreich; WITSCH 1932 - Österreich; YEO 1966 - var. *hibernica*, Irland; LÖVE 1975 - ssp. *lapponica*, Schweden; VITEK in Vorb.) herangezogen werden. Von karyologischen Untersuchungen an Individuen der verschiedenen Populationen an den Syntypus-Lokalitäten von *E. stiriaca* waren daher wichtige Informationen zu erwarten. Außerdem wurden Chromosomenzählungen für *E. cuspidata* in deren nord- und südalpischen Teilarealen durchgeführt.

* Dr. Ernst Vitek, Naturhistorisches Museum, Botanische Abteilung, Burgring 7, A-1014 Wien, Österreich.

** Dr. Michael Kiehn, Institut für Botanik und Botanischer Garten, Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien, Österreich.

Material und Methode

Für die Chromosomenzählungen wurden Blütenknospen an Ort und Stelle in einem frisch hergestellten Gemisch aus Alkohol und Eisessig (3 : 1) fixiert. Die Färbung erfolgte mit Karminessigsäure durch Erhitzen. Die Zählungen werden mit der erreichten Genauigkeit angegeben (Erläuterungen zu technischen Problemen bei Chromosomenuntersuchungen an *Euphrasia* siehe u. a. VITEK & KIEHN 1990). Bisher konnten - wie auch bei allen anderen bereits publizierten Zählungen in der Gattung - nie Hinweise auf Abweichungen von der Grundzahl $x = 11$ gefunden werden.

Ergebnisse und Diskussion

Chromosomenzählungen

Die Zählungen bestätigen für *Euphrasia cuspidata* die bereits von FEOLI & CUSMA (1984) an südalpischen Individuen festgestellte diploide Zahl auch für das nordalpine Teilareal im bayerisch-tirolerischen Grenzgebiet bei Kufstein (Tab. 1, Abb. 1).

In allen *E. stiriaca*-Populationen konnten - auch bei *E. cuspidata*-ähnlichen Individuen - ausschließlich tetraploide Zahlen (Tab. 1, Abb. 2) gefunden werden. Die von WETTSTEIN (1896) im Gebiet anerkannte *E. cuspidata* ("am Fuße der Haindlmauer im Gesäuse", "auf einer Schutthalde im Johnsbachtale") muß daher als dort nicht existent angesehen werden.

Tab. 1: Chromosomenzählungen an *Euphrasia cuspidata* und *E. salisburgensis* var. *stiriaca*. Die haploiden Zahlen wurden an Teilungen von Pollenkornmutterzellen, die diploiden an Teilungen in den Samenanlagen ermittelt. Die Herbarien, in denen Belege deponiert sind, werden mit ihren Akronymen (HOLMGREN et al. 1990) angegeben, Vi steht für das Privatherbar E. Vitek, das derzeit über W entlehnt werden kann.

Euphrasia cuspidata

Österreich, Tirol; Kufstein, im untersten Teil des Plattengraben; 8439/1; 31. 8. 1981 E. Vitek E271 [IBF, W, Vi]	2n = 22
Italien, Friaul-Julisch Venetien, Udine; an der Straße vom Kanaltal zum Raibler See vor der Sella Nevea; 9646/2; 7. 8. 1980, E. Vitek E156 [B, IBF, KL, LI, M, MA, W, WU, Vi]	n = 11
Yugoslawien, Slowenien; Triglav-Gebiet, beim Ursprung der Soca (= Isonzo); ca. 950 m s.m.; 9548/3; 5. 6. 1987 E. Vitek, R. Kaupe E466 [KL, LI, WU, Vi]	n = 11
Yugoslawien, Slowenien; Triglav-Gebiet; Socatal, oberhalb von Na Logu am Südhang des Mali Vrsic; ca. 700 m s.m.; 9648/2; 5. 8. 1987 E. Vitek, R. Kaupe E468 [Vi]	n = 11
Yugoslawien, Slowenien; Socatal nahe Bovec; unterhalb des Pluzna- Wasserfalles; 360 m s.m.; 9647/3; 5. 8. 1987 E. Vitek, R. Kaupe E470 [Vi]	n = 11

E. salisburgensis var. *stiriaca*

- Österreich, Steiermark; Admont, an einem Fahrweg, der oberhalb von "Paradies" von der Straße zum Kalbling nach Osten abzweigt. Dort, wo dieser Weg den Kematengraben kreuzt; Schutthalde; ca. 900 m s.m.; 8452/2;
18. 8. 1979 E. Vitek E200a [Vi] n = 22
- Österreich, Steiermark; Admont, an einem Fahrweg, der oberhalb von "Paradies" von der Kalblingstraße nach Osten abzweigt; dort, wo dieser Weg den Kematengraben kreuzt; Schutthalde; ca. 900 m s.m.; 8452/2;
18. 8. 1979 E. Vitek E200b [Vi] n = 22
- Österreich, Steiermark; an der Gesäusestraße, unterhalb der Haindlmauer (Nordseite); von Admont kommend gleich nach der Bahnunterführung auf der Böschung; feuchter, tw. vermooster Kalkschutt; 8453/1;
19. 8. 1979 E. Vitek E203 [IBF, LI, W, Vi] n = 22 ± 1
- Österreich, Steiermark; an der Gesäusestraße, am Rande des Bachbettes, das vom Turmstein herunterzieht (gegenüber Hst. Bruckgraben); im Schatten direkt am Fels; 610 m s.m.; 8453/1;
19. 8. 1979 E. Vitek E204a [LI, Vi] 2n = 44 ± 4
- Österreich, Steiermark; an der Gesäusestraße, am Rande des Bachbetts, das vom Turmstein herunterzieht (gegenüber Hst. Bruckgraben); in Schwemmschutt; 610 m s.m.; 8453/1;
19. 8. 1979 E. Vitek E204b [Vi] n = 22 ± 4
- Österreich, Steiermark; Gesäuse bei Johnsbachtal; Schwemmland am Flußbett an der rechten Flußseite; taleinwärts von Gasthof Bachbrücke; 580 m s.m.; 8453/2;
19. 8. 1979 E. Vitek E205, [IBF, LI, W, WU, Vi] 2n = 4x
- Österreich, Steiermark; Gesäuse, Johnsbachtal: taleinwärts von Gasthof Bachbrücke an der rechten Talseite, westlich von "Hellichter Stein"; 610 m s.m.; 8453/2;
19. 8. 1979 E. Vitek E207 [Vi] 2n = 44 ± 3
- Österreich, Steiermark; Gesäuse, Johnsbachtal: Schutthalde/Bachbett (östl.) gegenüber von "Hellichter Stein" auf der linken Talseite; am Straßenrand; 8453/2;
19. 8. 1979 E. Vitek E209a [LI, MA, W, WU, Vi] n = 22 ± 2
- Österreich, Steiermark; Gesäuse, Johnsbachtal: Schutthalde/Bachbett (östl.) gegenüber von "Hellichter Stein" auf der linken Talseite; steile, trockene Böschung; 8453/2;
19. 8. 1979 E. Vitek E209b [LI, Vi] n = 22
- Österreich, Niederösterreich; Mariahilfberg bei Gutenstein; am höchsten Punkt an lichten Stellen im Rotföhrenwald; 8161/1;
20. 8. 1979 E. Vitek E210 [IBF, LI, W, Vi] n = 22
- Österreich, Niederösterreich; Mariahilfberg bei Gutenstein; ein Stück nach SW vom höchsten Punkt; offene Stellen im Wald; 8161/1;
20. 8. 1979 E. Vitek E211a [LI, Vi] n = 22

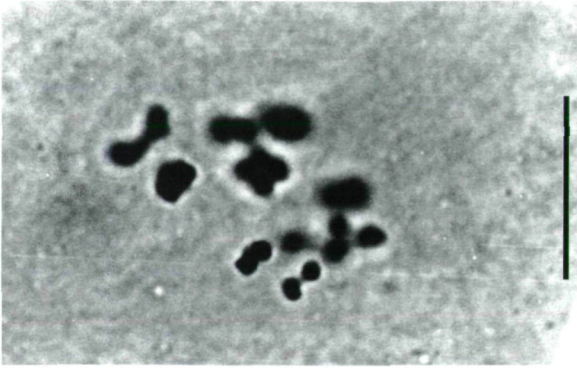


Abb. 1: Meiose von *E. cuspidata*: Pollenkornmutterzelle, 1. meiotische Teilung, Metaphase (Slowenien, Vitek & Kaupe E470). Balken = 10µm.

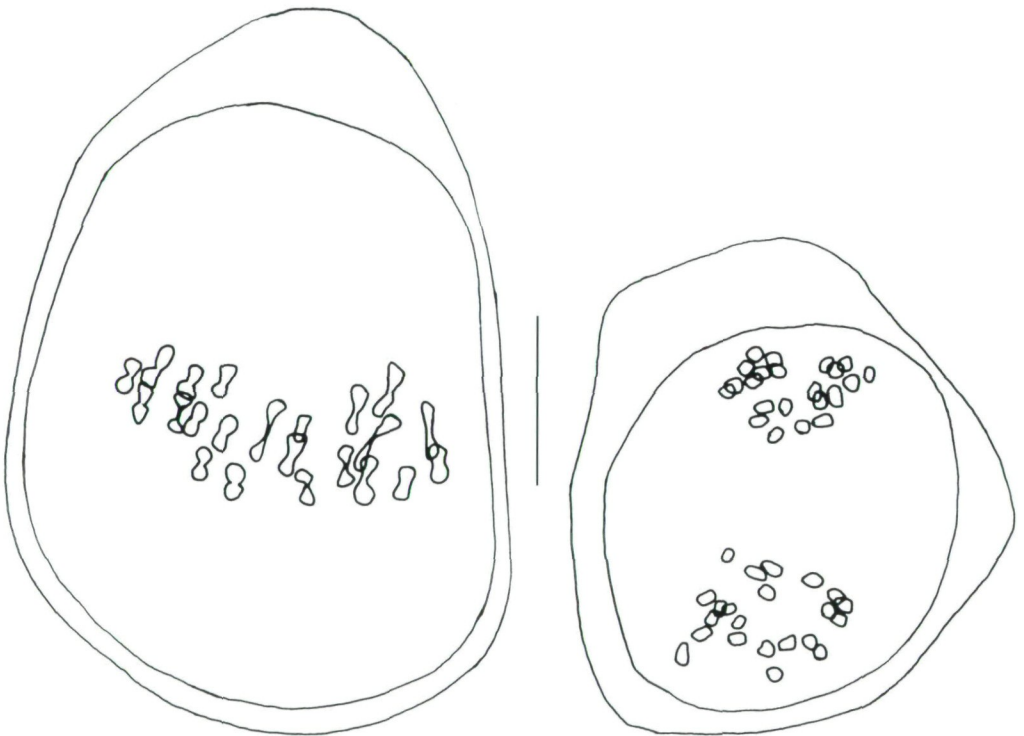


Abb. 2: Meiose von *E. salisburgensis* var. *stiriaca*, Pollenkornmutterzelle; a) 1. meiotische Teilung, Metaphase (Niederösterreich, Vitek E211a); b) 2. meiotische Teilung, Metaphase (Steiermark, Vitek E209b). Balken = 10µm.

Verbreitungsgebiet

MERXMÜLLER (1952) hat in seiner Analyse disjunkter Pflanzenareale aufgrund von Wettstein's Ergebnissen *E. cuspidata* für den steirischen Alpenraum angenommen - ihm folgten auch MEUSEL et al. (1978: 408d). Der jeweilige ostalpine Arealteil von *E. cuspidata* ist aufgrund der vorliegenden Ergebnisse komplett *E. stiriaca* zuzuordnen.

Taxonomische Position

WETTSTEIN (1893) beschrieb *E. stiriaca* auf Artrang. HALÁCSY (1896) stellte sie als Varietät zu *E. salisburgensis*, HAYEK (1913) als ssp. zu *E. cuspidata*. EHRENDORFER (1973) führte *E. stiriaca* als eigenständige Art innerhalb eines *E. tricuspidata*-Aggregates, YEO (1979) inkludierte sie als Synonym unter *E. cuspidata*.

Aufgrund der tetraploiden Chromosomenzahl kann *E. stiriaca* trotz habitueller Ähnlichkeiten nicht zu *E. cuspidata* gestellt werden. An allen Standorten treten auch zahlreiche Übergangsformen zu "echter" *E. salisburgensis* auf, wie auch schon früher beobachtet wurde (vgl. WETTSTEIN 1896: "So viel steht nunmehr fest, daß im obersteirischen Ennsthale *E. stiriaca* sehr häufig mit typischer *E. salisburgensis* vorkommt"; STATZER 1893: "In der Strecke von Gesäuse-Eingang bei Admont bis Gstatterboden und von Ennsthal bis Johnsbach habe ich auf den meisten dort zu Thal ziehenden Schutthalden die auf den beiliegenden Blättern vertretenen Euphrasien gefunden. *E. stiriaca* (?) fand sich immer mit *E. salisb.* und mit den übrigen abweichenden Formen, nie aber für sich allein in getrennten Gruppen, sowie auch *E. salisb.* immer mit den übrigen Formen vorkam." - Abb. 3).

Sehr dankbar, daß Sie mir, Herrn über das Legen des
 Aufhängens Ihrer Pflanzensammlung bekannt zu geben.
 In der Strecke von "Gesäuse-Eingang" bis Admont /
 bis Gstatterboden ist von Fundort bis Johnsbach sehr viel
 auf dem meißten dort zu Thal ziehenden Schutthalden die
 auf den beiliegenden Blättern Nr. 1-3 in einigen Exemplaren
 vorkommenden Euphrasien gefunden. *E. stiriaca* (?) (Pl. Abb.) fand sich
 immer zusammen mit *E. salisb.* (Pl. Nr. 7) und mit den
 übrigen abweichenden Formen, nie aber für sich allein in
 getrennten Gruppen, sowie auch *E. salisb.* immer
 mit den übrigen Formen vorkam. Das Auftreten der
 von ist im Verhältnis zu den anderen Formen kleiner.
 Die für vorerwähnte Euphrasien gefunden sind immer nur

Abb. 3: Brief von Statzer an Wettstein (Ausschnitt).

Für einzelne Pflanzen ist die eindeutige Zuordnung zu einem der beiden Taxa oft nicht möglich. Daher erscheint - auch im Hinblick auf die vermutete Entstehung dieser Sippe (siehe unten) eine Einstufung als eigenständige Art nicht sinnvoll. Die Anerkennung als eigenständiges Taxon ist dagegen aus mehreren Gründen vertretbar: relative lokale morpho-

logische Einheitlichkeit größerer Populationen; definiertes Areal, das sich auch historisch erklären läßt. Es wird daher die bereits von HALÁCSY (1896) vorgeschlagene Einstufung als Varietät innerhalb von *E. salisburgensis* wieder aufgegriffen. Eine eventuell sinnvoll erscheinende "Aufwertung" auf den Rang einer Subspecies ist vom derzeit in Arbeit befindlichen Gesamtkonzept der Gliederung und des Umfanges von *E. salisburgensis* abhängig (bei dem z.B. die Frage der Stellung von *E. italica* WETTST. u. a. eine Rolle spielen - VITEK in Vorb.).

Euphrasia salisburgensis FUNCK ex HOPPE var. *stiriaca* (WETTSTEIN) HALÁCSY, Flora von Niederösterreich: 375 (1896).

≡ *E. stiriaca* WETTSTEIN, Österr. Bot. Zeitschrift 43: 239 (1893)

≡ *E. cuspidata* HOST ssp. *stiriaca* (WETTSTEIN) HAYEK, in HEGI, Illustr. Fl. Mitteleuropa 6/1: 99 (1913)

Lectotypus (hic designatus): Im Gesäuß [= Gesäuse] bei Admont, Kalk, 2000', 26. 8. 1876, Strobl [W - Pflanze auf dem Beleg rechts oben].

Andere von WETTSTEIN (1893) angegebene Syntypen: Im Gesäuß [= Gesäuse] bei Admont, Kalk, 2000', 26. 8. 1876, Strobl [W - isolectotypus, andere Individuen]; Auf dem Hochschwab, Hölzl, [?]; Bei Admont, s. dat., Angeli [GJO*]; Im Gesäuse bei Admont, 5. 9. 1868, Strobl [WU]; Admont, Scheiblstein, 5500', s. dat., Strobl & de Fürstenwärther [GJO*]; Im Thale bei Johnsbach, Krašan [?]; Auf Felsen bei Altenmarkt, 19. 8. 1884, Witting [WU]; Auf dem Mariahilf-Berg bei Gutenstein, 21. 8. 1882, Witting [W, WNLM].

Var. *stiriaca* läßt sich von typischer *E. salisburgensis* durch folgende Merkmale unterscheiden: Pflanzen oft sehr kräftig und hoch (bis 40 cm); häufig mehrfach verzweigt, aber im allgemeinen nicht dicht buschig; Blüten gelegentlich größer - dorsal bis 8 (- 9) mm; Brakteen mit (1 -) 2 (- 3) Zähnen (Abb. 4).

Sie wächst häufig in Talnähe auf Schutthalden mit relativ starker Schuttbewegung und demgemäß offener Vegetationsdecke; gelegentlich auch an offenen Stellen in lockerem (Föhren-) Wald.

Verbreitung: Alpenvorland von Steiermark, Nieder- und Oberösterreich (vgl. WETTSTEIN 1896, MELZER 1979). Auch in anderen Arealteilen von *E. salisburgensis* können immer wieder an ökologisch ähnlichen Standorten einzelne Individuen oder Populationen mit einer ähnlichen Merkmalskombination gefunden werden (z. B. Nordtirol, Inntal, im Forchet südwestlich von Ötztal-Bahnhof, 745 m, 10. 9. 1982, Melzer [Herb. Melzer]). Diese zeigen aber meist nicht alle Merkmale (lockerer Wuchs, wenige Blattzähne und größere Blüten). Daher werden sie nach dem derzeitigen Stand nicht zu var. *stiriaca* im engeren Sinn gezählt.

Entstehung von *Euphrasia salisburgensis* var. *stiriaca*

Wie bereits an anderer Stelle diskutiert (VITEK & KIEHN 1987), gibt es mehrere Möglichkeiten, die Existenz und Entstehung dieser Sippe zu erklären:

1. Hybridogene Entstehung aus *E. cuspidata* und *E. salisburgensis*, wie WETTSTEIN (1896) vermutete.
2. Autotetraploide Entstehung aus einer danach im Gebiet verschwundenen *E. cuspidata*.

* Trotz fehlendem Sammeldatum dürfte es sich um die bei WETTSTEIN 1893 zitierten Belege handeln.



Abb. 4: Variationsbreite von *E. salisburgensis* var. *stiriaca* (Steiermark, Vitek E209a). Balken = 10 cm bzw. 1 cm. Fotos G. Oppel.

3. Entstehung als spezialisierte Tieflandsippe aus *E. salisburgensis*.
4. Reliktsippe, die vor längerer Zeit (voreiszeitlich) entstanden ist.

Die hybridogene Entstehung aus *E. cuspidata* und *E. salisburgensis* erscheint trotz der unterschiedlichen Ploidiestufen ($2x/4x$) nicht von vornherein als unwahrscheinlich, da auch andere Sippen aus $2x-4x$ -Hybriden entstanden sein dürften (z.B. *E. x drosocalyx*, vgl. VITEK 1985). Das offenbare Fehlen der einen Elternsippe im Gebiet bereitet hier schon größere Schwierigkeiten - aufgrund der vorliegenden nord-südalpinen Disjunktion von *E. cuspidata* ist ein früheres Vorkommen jedoch nicht auszuschließen. Var. *stiriaca* nimmt aber morphologisch keine Mittelposition zwischen den beiden präsumptiven Elternsippen ein. Als Hinweis auf *E. cuspidata* könnten die größeren Blüten und die geringere Zahl der Blattzähne gedeutet werden. Eine Verkleinerung der Blattfläche und Verringerung der Blattzähne kann allerdings auch bei anderen Populationen von *E. salisburgensis* auf extrem trockenen Standorten immer wieder beobachtet werden.

Somit bleiben einzig die etwas vergrößerten Blüten als Argument für diese hypothetische Evolution. Eine gelegentlich vorkommende Vergrößerung der Blüten kann aber bei fast allen Sippen von *Euphrasia* - bei einzelnen Individuen oder in einzelnen Populationen - beobachtet werden (vgl. u. a. MELZER 1979, VITEK 1985, VITEK 1998).

Bei durch Autotetraploidie entstandenen Sippen sind häufig Meiosestörungen festzustellen (vgl. z. B. EHRENDORFER 1998: 483). Solche konnten in unseren Untersuchungen bei Individuen von var. *stiriaca* nicht beobachtet werden. Var. *stiriaca* zeigt auch eine andere morphologische Variationsbreite als *E. cuspidata*. Daher erscheint auch diese Erklärung nicht überzeugend.

Die Möglichkeiten drei und vier können wohl zu einer gemeinsamen Hypothese vereinigt werden. Durch die Eiszeiten wurden (wohl mehrmals) Sippen in tieferen Lagen isoliert, der Gebirgsraum danach wieder neu erobert. Es ist daher leicht erklärbar, daß sich aus in tieferen Lagen isolierten Populationen spezialisierte Sippen gebildet und später in einem als Reliktgebiet bekannten Bereich (vgl. NIKLFELD 1979) auch erhalten haben. Für *Euphrasia salisburgensis* ist das auch insofern überhaupt kein Problem, als Kalkschutthalden oder Kalktrockenrasen auch in tieferen Lagen als entsprechende Standorte häufig zur Verfügung stehen. Am niederösterreichischen Alpenostrand gibt es nahe des Wiener Beckens noch eine weitere besondere Sippe innerhalb von *E. salisburgensis* mit wohl ähnlicher Entstehungsgeschichte und ebenfalls relikitärer Erhaltung, die möglicherweise bisher nicht benannt wurde (VITEK, in Vorbereitung).

Danksagung

Ein Teil der vorliegenden Arbeit wurde vom FWF (Projekt P6189B) unterstützt.

Literatur

- EHRENDORFER, F. (ed.) 1973: Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas, 2. Aufl. – Stuttgart: G. Fischer.
- EHRENDORFER, F. 1998: Evolution und Systematik. 1. Allgemeine Grundlagen. – In: SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F., BRESINSKY, A.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 34. Aufl.: 457-516. – Stuttgart-Jena-Lübeck-Ulm: Fischer.
- FEOLI, E., CUSMA, T. 1974: Sulla posizione sistematica di *Euphrasia marchesettii* WETTST. – Giorn. Bot. Ital. 108: 145-154.
- GREILHUBER, J., VITEK, E., EHRENDORFER, F., 1984: Evolution alpiner Populationen von *Euphrasia* (Scrophulariaceae): Chromosomenzählungen an diploiden und polyploiden Sippen aus den Ostalpen. – Plant Syst. Evol. 144: 45-51.
- HALÁCSY, E. v. 1896: Flora von Niederösterreich. – Wien: Tempsky.
- HAYEK, A. 1913: *Euphrasia*. – In: HEGI, G. (ed.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa 6: 83-100.
- HOLMGREN, P.K., et al. (eds.) 1990: Index Herbariorum Part I: The Herbaria of the World, ed. 8. – Regnum Vegetabile 120.
- LÖVE, Á, LÖVE, D. 1975: Reports. – In: LÖVE, Á: IOPB Chromosome Number Reports L. – Taxon 24: 673-675.
- MELZER, H., 1979: Neues zur Flora von Oberösterreich, Niederösterreich, Wien und dem Burgenland. – Linzer Biol. Beitr. 11: 169-192.
- MERXMÜLLER, H. 1952: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. – Jahrb. Vereins Schutze Alpenpflanzen Alpentiere 17: 96-133.

- MEUSEL, H., JÄGER, E., RAUSCHERT, S., WEINERT, E. 1978: Vergleichende Chorologie der Zentral-europäischen Flora. Band II. – Jena: Fischer.
- NIKLFIELD, H. 1979: Vegetationsmuster und Arealtypen der montanen Trockenflora in den nord-östlichen Alpen. – *Stapfia* 4.
- STATZER, 1893: Brief an Wettstein. – unpubl., im Herbar des Instituts für Botanik der Univ. Wien gemeinsam mit den Belegen.
- VITEK, E. 1985: Evolution alpiner Populationen von *Euphrasia* (Scrophulariaceae): Die mittel- bis kleinblütigen, drüsenhaarigen Arten. – *Plant Syst. Evol.* 148: 215-237.
- VITEK, E. 1998: Are the taxonomic concepts of agamospermous genera useful for autogamous groups - a critical discussion with examples in *Euphrasia* (Scrophulariaceae). – *Folia Geobot.* 33, in press.
- VITEK, E., KIEHN, M. 1987: Hinweise zur verwandtschaftlichen Position von *Euphrasia stiriaca*. – In: FISCHER, M.A., KIEHN, M., VITEK, E. (eds.): Kurzfassungen der Beiträge zum 4. Österreichischen Botaniker-Treffen: 94-95. – Wien: Inst. Bot. Univ. Wien.
- VITEK, E., KIEHN, M. 1990: Chromosomenzählungen an *Euphrasia rostkoviana* (Scrophulariaceae) und verwandten Taxa. – *Flora* 184: 31-41.
- WETTSTEIN, R. v. 1893: Untersuchungen über Pflanzen der österreichisch-ungarischen Monarchie. II. Die Arten der Gattung *Euphrasia* (Fortsetzung). – *Österr. Bot. Zeitschr.* 43: 238-241.
- WETTSTEIN, R. v. 1896: Monographie der Gattung *Euphrasia*. – Leipzig: Engelmann.
- WITSCH, H. v. 1932: Chromosomenstudien an mitteleuropäischen Rhinantheen. – *Österr. Bot. Zeitschrift* 81: 108-141.
- YEO, P.F. 1966: The breeding relationship of some European *Euphrasiae*. – *Watsonia* 6: 216-245.
- YEO, P.F. 1979: A taxonomic revision of *Euphrasia* in Europe. – *Bot. J. Linn. Soc.* 77 (1978): 223-334.