

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser, **XI**, 1.

---

POTENTIALSCHWANKUNGEN BEI  
DIREKTER REIZUNG VON MOTO-  
RISCHEN ENDPLATTEN

VON

ERLING ASMUSSEN UND J. LINDHARD



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

1933

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser, **XI**, 1.

---

POTENTIALSCHWANKUNGEN BEI  
DIREKTER REIZUNG VON MOTO-  
RISCHEN ENDPLATTEN

VON

ERLING ASMUSSEN UND J. LINDHARD



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
1933

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

In einer Arbeit aus dem Jahre 1933 haben GELFAN & BISHOP (1) gezeigt, dass man bei direkter mechanischer Reizung von Muskelfasern in der Membrana basihyoidea des Frosches Kontraktionen wird erhalten können, die nicht von Aktionsströmen begleitet sind. Nur ausnahmsweise erhielten die Verfasser Aktionsströme, nämlich dann, wenn sie glaubten einen Nervenzweig gereizt zu haben.

Diese Beobachtungen sind in sehr guter Übereinstimmung mit der Hypothese, die HENRIQUES & LINDHARD (2) (3) schon im Jahre 1920 aufgestellt haben, und die später in mehreren Arbeiten von LINDHARD (4) (5) (6) weitere Bestätigung gefunden hat, die nämlich, dass die sogenannten Aktionsströme mit den motorischen Endplatten verknüpft sind. Nach dieser Hypothese sind die Endplatten Zellen, die Elektrizität produzieren, und die Potentialschwankungen in den Endplatten dienen als Reiz für die kontraktile Substanz der Faser. Der Aktionsstrom rührt also von Potentialschwankungen in den motorischen Endplatten nicht aber von irgendeiner fortgeleiteten elektrischen Welle in den Muskelfasern her.

Wenn diese Auffassung der Aktionsströme richtig ist, muss man erwarten, dass man bei direkter Reizung der Endplatte elektrische Potentialschwankungen von derselben Form wie bei Reizung durch den Nerven wird hervorrufen können, sei es, dass die Endplatte in Verbindung mit der unversehrten Muskelfaser ist, oder nicht. Die hier zu besprechen-

den Versuche bezweckten deshalb zu untersuchen, wie sich die Endplatte direkter Reizung gegenüber verhielt, teils unter so weit wie möglich normalen Verhältnissen, teils wenn sie von der Hauptmasse der kontraktilen Substanz der Faser getrennt wurde.

Da es vorauszusehen war, dass die eigentümliche Anordnung der Sohlenplattensubstanz an der Froschmuskelfaser für unseren Zweck

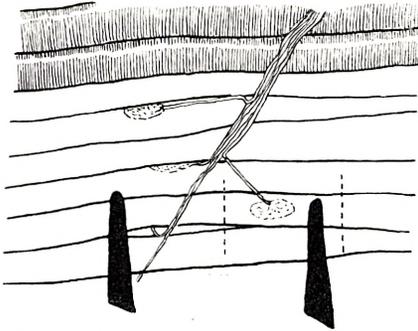


Abb. 1. Halbschematisches Bild des mikroskopischen Sehfeldes. Man sieht einen Nervenzweig und drei Endplatten. Die Querstreifung der Muskelfasern ist nur teilweise angegeben. Die zwei Ableitungselektroden sind schwarz gezeichnet (die gegenseitige Entfernung der Elektroden ist während der Versuche jedoch eine viel grössere). Die gestrichelten Linien geben die Durchschneidungsstellen der Faser bei »Isolierung« der Endplatte an.

grosse Schwierigkeiten darbieten könnte, wählen wir eines der klassischen Objekte für Endplattenforschung, den Eidechsenmuskel, als Versuchsobjekt, und zwar, nach einigen orientierenden Untersuchungen, den oberen subcostalen Teil des *M. obliquus abdominis*. Der obere Teil dieses Muskels ist eine sehr dünne Platte, nur aus einer Doppelschicht von Fasern bestehend. Die Fasern haben in diesem

Muskelabschnitt eine durchschnittliche Länge von 13—14 mm und eine Dicke von 40—70  $\mu$ . Die motorische Endplatte, die bei geeigneter Beleuchtung immer sehr deutlich hervortritt, zeigt eine ungefähr zirkuläre oder ovale Kontur mit einem Durchmesser von etwa 30—60  $\mu$ . Sobald das Tier getötet war, wurde der Muskel freipräpariert und in eiskühle Ringerlösung geworfen. Danach wurde wieder unter

dem Binokular-Mikroskop ein geeignetes kleines Muskelstück freigemacht und an ein Objektglas unter ein mit dem Mikro-manipulator zusammengebautes Zeiss-Mikroskop in durchfallendem Licht angebracht. Um das Zusammenrollen des Muskelstückes zu vermeiden war an den beiden Enden des Präparates eine Glasnadel in querer Richtung angelegt. Das Präparat, das sich ungefähr wie in Abb. 1 präsentiert, und während des Versuches immer in abgekühlter Ringerlösung eingetaucht war, wurde bei einer Vergrößerung von etwa 125 mal durch Doppelokular beobachtet.

Da es unseres Wissens nicht vorher versucht worden war, die motorischen Endplatten direkt anzugreifen, war es notwendig die verschiedenen bekannten Nerven- und Muskelreize durchzuprüfen. Am besten und am zuverlässigsten wirken die elektrischen Reize, die sowohl die Endplatte

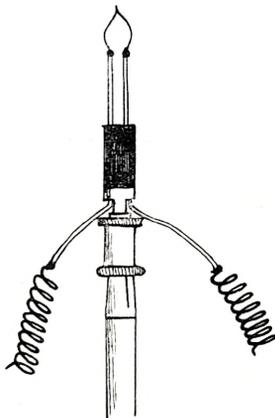


Abb. 2. Wärmedraht für termische Reizung.

wie die Fasersubstanz reizen. Fast ebenso gut zeigte sich der Wärmereiz. Ein 0.04 mm dicker Bronzedraht wurde, wie aus Abb. 2 ersichtlich, gebogen und an Kupferdrähte gelötet, die wieder mit einem Trockenelemente von 2 V. Spannung verbunden waren. Bei Schliessung des Stromkreises wurde der Reizdraht sehr schnell erhitzt, auch wenn er in Ringerlösung eingetaucht war. Die Reizwirkung war eine sehr prompte. Keine von diesen Reizmethoden waren jedoch brauchbar, weil selbst die sehr schwachen Ströme in dem Wärmedraht Stromschleifen im Präparat verursachten, die mit den elektrischen Muskelphänomenen interferierten und eine Registrierung der letzten unmöglich

machten. Da chemische Reize nicht, wegen der Unmöglichkeit ihre Wirkungen zeitlich zu begrenzen, verwendbar waren, blieben uns nur die mechanischen Reize übrig.

Es war von vornherein wahrscheinlich, dass solche Reize auch direkt an den Endplatten brauchbar waren. So hatte FESSARD (7), der mit isolierten elektrischen Organen von Raja arbeitete, gefunden, dass eine Nadel, die in das elektrische Organ gestochen wurde, für jede 30—50  $\mu$ , was eben der Dicke einer Elektropilax entspricht, eine neue Entladung hervorrief. Mechanische Reize haben in unserem Fall den Vorteil, dass sie nicht die elektrischen Phänomene im Muskel beeinflussen können; die Nachteile dieser Methode sind andererseits zahlreich, wie es auch von anderen Untersuchern hervorgehoben worden ist. Erstens ist der Erfolg unsicher; selbst lebendige Fasern, die später auf einen ganz ähnlichen Reiz reagieren, können versagen. Ein solcher Misserfolg scheint jedoch relativ häufig bei der Anwendung von sehr dünnen scharfen Nadeln vorzukommen, und man hat den Eindruck, dass die Endplatte im grossen ganzen eher weniger empfindlich mechanischer Reizung gegenüber ist als die Fasersubstanz. Zweitens mag eine Nadel, nicht nur wenn sie hineingestochen sondern auch wenn sie wieder herausgezogen wird, ihre Reizwirkung entfalten. Ferner ist es nicht möglich weder den Zeitpunkt der Reizung noch die Dauer des Reizes genau anzugeben, und die Reizstärke kann nicht abgestuft werden. Endlich wird das Präparat durch den Reiz geschädigt, was wieder eine kürzere Lebensdauer des Präparates mit sich führt. Diese Nachteile zu beseitigen ist es bis jetzt nicht gelungen.

In unseren Versuchen wurde eine Glasnadel, mit einer rechtwinklig gebogenen Spitze von 5—10  $\mu$  Dicke versehen, in einem Nadelhalter des Mikromanipulators angebracht, als

Reizmittel verwendet (Abb. 3). Der Erfolg des Reizes war ein verschiedener, je nachdem man die Endplatte oder die Muskelsubstanz reizte. Im ersten Fall reagierte die Faser mit einer sehr schnellen totalen Kontraktion, einer Muskelkontraktion nach indirekter Reizung ähnlich, die bisweilen in eine kurzdauernde Kontraktur überging. Im zweiten Fall entstand eine lokale mehr oder weniger ausgedehnte Kontraktion, die sich relativ langsam entwickelte. In seltenen Fällen wurde beobachtet, dass nicht nur die gereizte Faser sondern auch eine oder zwei Nachbarfasern sich kontrahierten. Dies Phänomen darf wohl kaum anders gedeutet werden als ein Resultat einer antidromen Reizleitung im motorischen Nervenzweig, der an seiner Eintrittsstelle in der Endplatte zufällig von der Nadel getroffen wird; es ist aber natürlich nicht ganz ausgeschlossen, dass es sich um spontane Zuckungen, die zufälligerweise mit der Reizung zeitlich zusammenfallen, handelt. In gewissen Fällen erhielt man bei Reizung der Endplatte auch elektrische Reaktion ohne wahrnehmbare mechanische Reaktion. Da man aber die gegenseitigen Verhältnisse zwischen Reizempfindlichkeit, Ermüdung und Absterben der verschiedenen histologischen Elemente im Präparat nicht kennt, muss man auf eine nähere Diskussion der genannten Fälle verzichten.

Die Ableitung vom Präparat geschah mittels sehr feiner Platinelektroden (Abb. 4), die direkt den Muskelfäden angelegt wurden, und an welche Ansatzstücke gelötet waren, die wiederum durch Leitdrähte mit dem Galvanometer über einen Verstärker und einen Testapparat verbunden waren.



Abb. 3.  
Glasnadel  
für mechanische Reizung.

Das Galvanometer war ein Saitengalvanometer von Boulitte vom gewöhnlichen Typus, dessen Empfindlichkeit jedoch

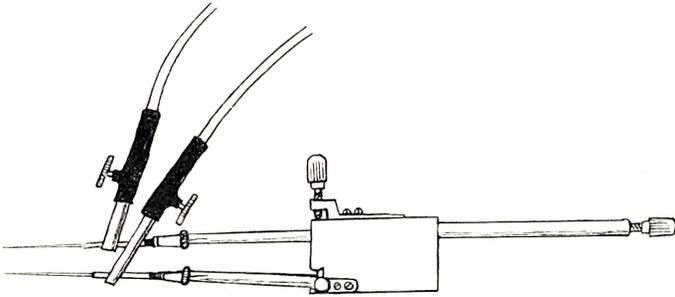


Abb. 4. Ableitungselektroden.

nicht genügt um die sehr kleinen Potentialschwankungen einer einzelnen Faser wiederzugeben. Wenn man das Präparat direkt mit dem Saitengalvanometer verband, erhielt man, auch bei deutlichen Kontraktionen der Faser, keine wahrnehmbaren Bewegungen der Saite (Abb. 5).



Abb. 5. (Siehe Text).

bei deutlichen Kontraktionen der Faser, keine wahrnehmbaren Bewegungen der Saite (Abb. 5).

Die Verstärkervorrichtung ist in Abb. 6 schematisch wiedergegeben.<sup>1</sup> Der Verstärker ist ein 2-Stufen-widerstandsgekoppelter Elektronenröhrenverstärker, der in Verbindung mit einem Saitengalvanometer von 1—10 Millivolt/cm Empfindlichkeit und 2000 bis 10000 Ohm Widerstand Spannungsvariationen von 10 bis 100 Mikrovolt registriert. Bei maximaler Anodenspannung und bei 2000 Ohm Ausgangsbelastung ist die Spannungsverstärkung etwa eine hundertfache. Der Apparat verstärkt nur schnelle Spannungsvariationen; solche, die schneller als  $\frac{1}{5}$  Sek. verlaufen, werden jedoch ohne Zerrung wieder-

<sup>1</sup> Der Verstärker ist von Ingenieur J. O. NIELSEN der Kopenhagener Polytechnischen Hochschule für unseren Zweck konstruiert.

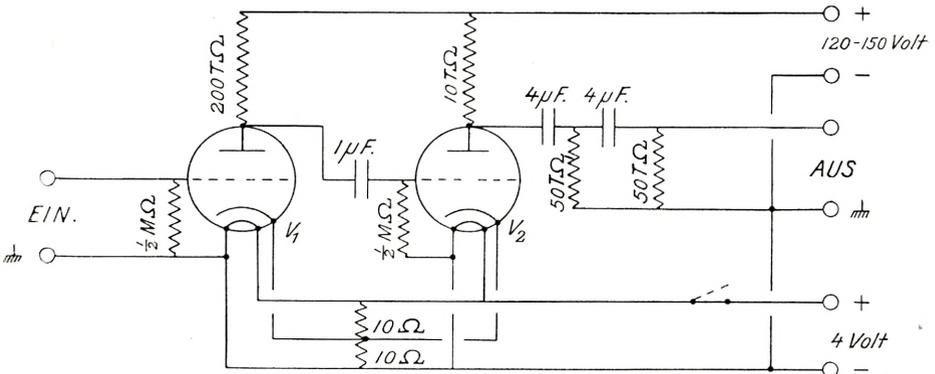


Abb. 6. Stromschema des Verstärkers.

V<sub>1</sub> indirekt geheizte Triode-»Mullard« Type 904 V.

V<sub>2</sub> " " " " " " 354 V.

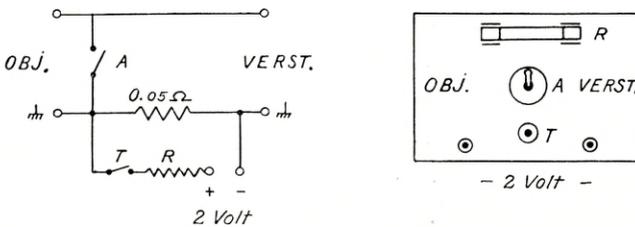


Abb. 7. Testapparat des Verstärkers.

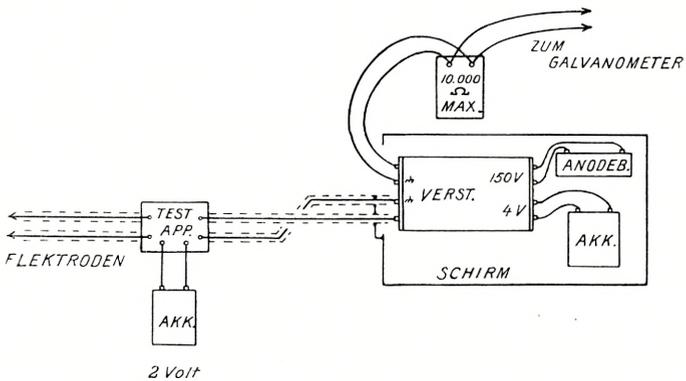


Abb. 8. Diagramm der elektrischen Verbindungen der Versuchsaufstellung.

gegeben. Die Galvanometerausschläge werden mittels eines Test-Apparates geeicht, dessen Konstruktion aus Abb. 7 hervorgeht. Bei Schliessung des Schlüssels T, wird in den Einführungskreis des Verstärkers eine (positive) Spannungsvariation von der Grösse  $(100000 : R)$  Mikrovolt eingeführt, wo R den Wert in Ohm des verstellbaren Widerstandes des Test-Apparates bedeutet, wenn der angeschlossene Akkumulator 2.0 Volt Spannung gibt.

Der Verstärker mit dem zugehörigen Akkumulator und der Anodenbatterie war in einem geschlossenen Metallkasten angebracht, und dieser wurde wieder, auf Grund der grossen Empfindlichkeit des Verstärkers mechanische Vibrationen gegenüber, auf Kautschuckstopfen gestellt. Dem Elektrokardiograph, der mittels einer gewöhnlichen doppelten Leitung den »Abnahmekontakten« des Verstärkers angeschlossen war, war ein verstellbarer Widerstand von maximal 10000 Ohm parallel geschaltet. Die Ableitungselektroden wurden mittels elektrisch abgeschirmter Leitungen mit dem Testapparat und weiter mit dem Verstärker verbunden (Siehe Abb. 8). Alle Abschirmungsvorrichtungen wie auch sonstige Metallteile in der Nähe des Objektes sind unter einander und die Gesamtabschirmung wieder mit dem einen Abnahmekontakt des Testapparates verbunden. Von der elektrischen Installation des Zimmers wurde ausser den Leitungen des Galvanometers nur die Gleichstromleitung zur Mikroskopierlampe benutzt. Der Elektromotor, der gewöhnlich das Photographion betrieb, wurde durch ein Grammophonenuhrwerk, das an der Wand neben dem Elektrokardiograph befestigt war, ersetzt. Störend war noch die in einem grossen Gebäude unvermeidliche mechanische Unruhe; das harte Zumachen einer Tür, das Ingangsetzen eines Kraftwagens in der Strasse (Fig. 9), selbst lautes Spre-

chen im Zimmer verursachten Schwingungen der Saite, die in den meisten Fällen jede Registrierung unmöglich machten. Solche Störungen, die man nicht vermeiden kann, müssen natürlich umgangen werden, indem man ruhige Perioden abwartet. Da auch die verschiedenen Manipulationen des Präparates unregelmässige Pausen mit sich führten, gingen die Versuche, um nicht allzuviel photographisches Papier unnötig zu verschwenden, in der Weise vor sich, dass zwei Beobachter, von denen, der eine am Mikroskope die Handhabung des Präparates, besonders die Reizung der Endplatte oder der Muskelfaser, übernahm, während der andere die Saite des Galvanometers beobachtete, ein mechanisches Signal bediente, das den ungefähren Zeitpunkt der Reizung angab, und das photographische Papier in Gang setzte, zusammenarbeiteten. Die zwei Beobachter korrespondierten durch leises Sprechen.

Eine weitere Schwierigkeit, die wir wenigstens mit Hilfe unserer jetzigen Apparatur nicht beseitigen konnten, war die, dass die Potentialschwankungen in vielen Fällen so schnell verliefen, dass die photographische Registrierung teilweise versagte. Die erhaltenen photographischen Kurven sind zum Teil nur mittels einer starken Lupe oder gar nicht wahrnehmbar. Die Kurvenform ist jedoch, wie die folgenden Abbildungen zeigen werden, in fast allen Fällen ersichtlich.

Wegen der grossen Empfindlichkeit der Galvanometersaite gegen mechanische Unruhe, wurden einige Blindversuche angestellt in denen alle notwendigen Manipulationen mit dem Mikromanipulator, besonders auch kleine Verschiebungen der Elektroden am Präparate sowie auch Anschlagen des mechanischen Signals, vorgenommen wurden. Abb. 10, die während eines solchen Blindversuches aufgenommen

wurde, zeigt, dass die Saite auf solche Störungen nicht reagiert. Die ständige schwache Unruhe der Saite, die immer vorhanden war, und die von Tag zu Tag etwas variierte, muss auf Schwankungen des Galvanometerstroms zurückgeführt werden.

Auf Grund der oben besprochenen Unsicherheit der mechanischen Reizung versuchten wir die Empfindlichkeit des Präparates zu erhöhen und zwar durch Zusatz von ein wenig Strychnin- oder Phenollösung. Eine nur einigermaßen genaue Dosierung dieser Stoffe war nicht möglich. Unser Herumprobieren zeigte aber, dass grosse Dosen besonders von Strychnin bei der geringsten Berührung ein gewaltiges Zusammenrollen des ganzen Präparates verursachten. Also gingen wir zu schwachen Lösungen über und setzten mittels einer Glasnadel ein kleines Tröpfchen zum Ringer-Lösung-Tropfen, in dem das Präparat eingetaucht war. Wir sind der Ansicht, dass bei diesem Verfahren die mechanische Reizung an Sicherheit gewann. Man darf jedoch nicht übersehen, dass auch wir selbst nach und nach mehr geübt wurden und vielleicht auch deshalb bessere Erfolge hatten.

In einer Reihe von Fällen wurde die Fasersubstanz direkt gereizt. Der Erfolg war immer eine mehr oder weniger ausgebreitete Lokalkontraktion; aber selbst in solchen Fällen wo der Kontraktionswulst dicht neben einer Ableitungselektrode oder unter der Elektrode lag, war es in keinem Fall möglich nur die geringste Bewegung der Galvanometer-saite zu sehen oder zu registrieren (Abb. 11).

Wenn aber die motorische Endplatte gereizt wurde, war die Sachlage eine ganz andere. Diese Versuche fallen in zwei Gruppen, teils solche in denen die Endplatten an den unversehrten Muskelfasern in natürlichen Umgebungen

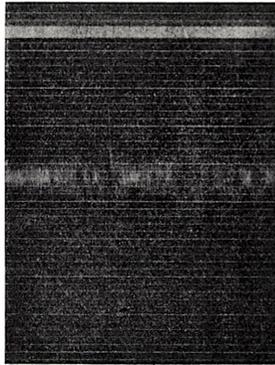


Abb. 9. Störungen des Saitenbildes durch mechanische Unruhe. Ungefähr in der Mitte ist der »Aktionsstrom« einer Endplatte ersichtlich.

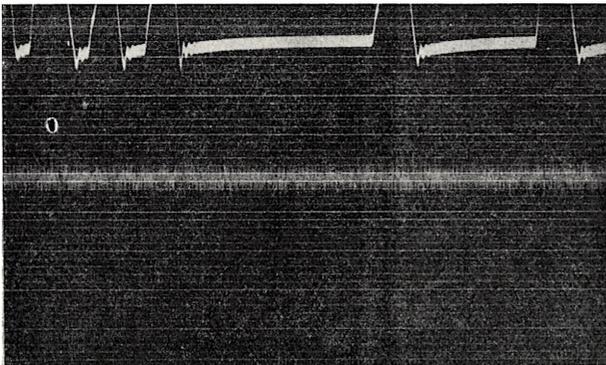


Abb. 10. Blindversuch.

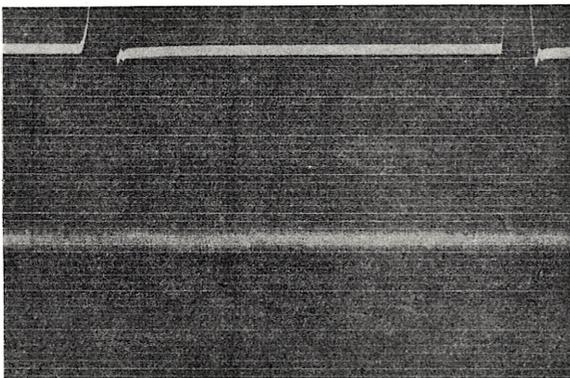


Abb. 11. Saitenbild bei direkter Reizung der Fasersubstanz.



zeigt das Signal, das den ungefähren Zeitpunkt der Reizung angibt. Der schon oben besprochenen Schwierigkeiten halber ist die Koinzidenz zwischen den Signalen und den Potentialschwankungen keine ausgezeichnete, was jedoch keine Rolle spielt, da das Signalisieren nur einen rein praktischen Zweck verfolgt. Eine Zeitkurve ist nicht mitgenommen; die grössten Intervalle zwischen Signal und elektrischem Ausschlag sind aber beinahe eine Sekunde.

Betreffend der Elektromyogramme ist nur zu bemerken, dass die Ableitungselektroden am bequemsten und am schnellsten an das Präparat ohne Rücksicht auf die Polarität plaziert wurden. Man findet deshalb die erste Phase der Potentialschwankungen bald nach oben, bald nach unten gerichtet.

Schon die Abb. 12 u. 13, die von normalen Endplatten »in situ« herrühren, zeigen alle die verschiedenen Kurventypen, die wir gesehen haben. Die erste Kurve ist monophasisch. Man kann den aufsteigenden Ast der Kurve zwar nicht sehen, aber das Verhalten der Saite zeigt, dass diese Kurve mit den übrigen, sicher wahrnehmbaren monophasischen Kurven übereinstimmt, indem das Saitenbild zuerst eine Abbiegung in der Richtung des Ausschlages zeigt, und die Saite am Schluss etwas über die Gleichgewichtsstellung geht um dann nach einer plötzlichen Geschwindigkeitsänderung sehr allmählich zur Gleichgewichtsstellung zurückzukehren. Es wäre aber vielleicht auch möglich diese letzt-erwähnten Schwankungen als eine zweite Phase der ganzen Schwankung aufzufassen. Von diesem Gesichtspunkte aus werden sämtliche Kurven diphasisch werden. Wahrscheinlich ist eine solche Auffassung aber nicht, indem man auf den Eichungskurven, die monophasische Potentialschwankungen wiedergeben, einen ganz ähnlichen Kurvenverlauf

lagen (Endplatte »in situ«), teils solche, in denen die Endplatten »isoliert« waren, d. h., die Endplatte war nur mit einem kleinen Stückchen der Faser verbunden. Die »Isolierung« geschah in der Weise, dass man mittels einer scharfen dünnen Stahlnadel die Faser an beiden Seiten der Endplatte, so nahe derselben wie möglich ohne sie zu verletzen, durchschnitt (Vergl. Abb. 1). Es war hier von Bedeutung, dass die betreffende Muskelfaser nicht isoliert sondern in Verbindung mit Nachbarfasern verblieben worden war, da es sonst schwierig sein würde ein vollständiges Zusammenrollen der Faser zu vermeiden. Die abgeschnittenen Teile der Faser zogen sich immer etwas zurück, aber die Lage des Präparates wurde sonst nicht gestört. Das kleine Stück an dem die Endplatte lag, und dessen Länge weniger als 1 mm betrug, wurde teils von der einen Ableitungselektrode, teils durch seine Verbindungen mit den Umgebungen am Platz gehalten. Da die Endplatten unter den gegebenen Versuchsbedingungen nur eine kurze Lebensdauer besaßen oder mindestens recht schnell gegen mechanische Reize unempfindlich wurden, wurde nur ausnahmsweise dieselbe Endplatte erst »in situ« und nachher in »isoliertem« Zustand untersucht, sondern das Präparat wurde im voraus zu »Isolierung« oder »Nichtisolierung« bestimmt.

Die Resultate der Endplattenversuche sind zum Teil in den Abb. 12 bis 22 wiedergegeben unter Berücksichtigung aller vorkommenden Kurvenformen. Die Abbildungen umfassen sowohl die photographischen Originalaufnahmen wie auch eine Rekonstruktion derselben auf Millimeterpapier. Die Rekonstruktionen, welche den Oberrand des Saitenbildes repräsentieren, sind in der Höhe 2 mal, in der Breite 5 mal vergrößert.

Die obere Kurve in den photographischen Registrierungen

findet. Wir haben zwar, wie die vierte Kurve in Abb. 13 zeigt, auch mehrphasische Kurven erhalten. Die besprochene Kurve ist unvollständig, es liegen jedoch so viele

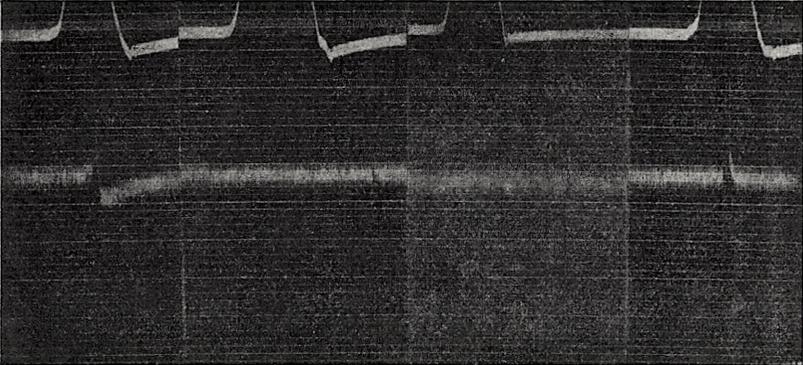


Abb. 12. Photographische Aufnahme der Potentialschwankungen in normalen Endplatten »in situ«.

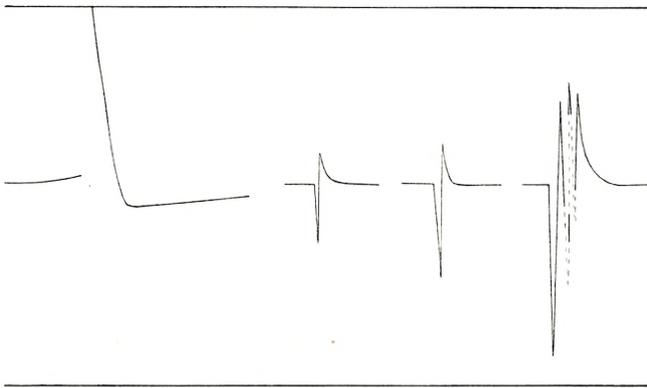


Abb. 13. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 12. Nur die sichtbaren Teile der Kurven sind voll aufgezo-gen.

Bruckstücke vor, dass eine eindeutige Rekonstruktion möglich ist. Wir sind indessen, in Übereinstimmung mit dem oben, unter der Besprechung der Reizung, hervorgehobenen, der Auffassung, dass es sich in solchen Fällen um Reaktion



von zwei oder drei Endplatten handelt, und wir glauben, dass wir in einem einzelnen Fall eine solche Sachlage haben feststellen können. Diese mehrphasischen Kurven kommen nur selten vor, die monophasischen in beinahe einem Drittel

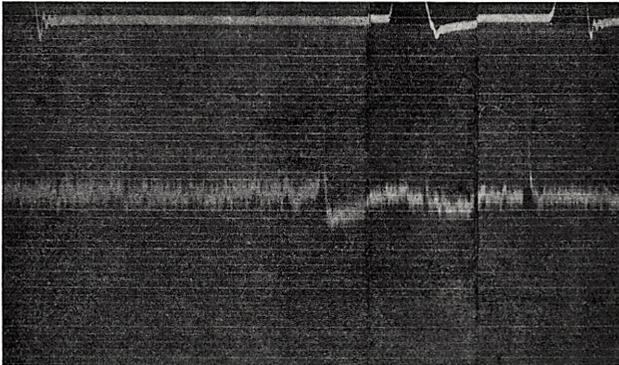


Abb. 14. Wie Abb. 12, »isolierte« Endplatten.

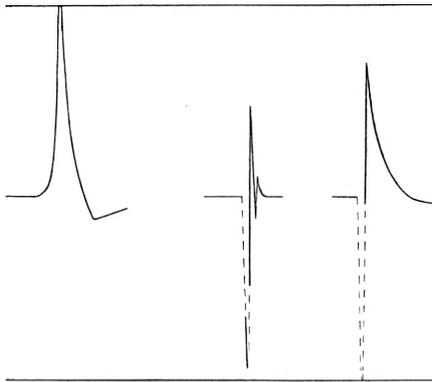


Abb. 15. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 14.

der Fälle. In der grossen Mehrzahl der Fälle sind also die Kurven diphasisch, und die Form dieser Kurven ist eine einheitliche, nur die Grösse der Amplitude variiert. Weder »Isolierung« der Endplatten, noch Phenol- oder Strychninvergiftung scheinen die Kurvenform abändern zu können;



man sieht in allen Fällen einen sehr scharfen rechtwinkligen Anfang der ersten Phase, einen geradlinigen Übergang dieser in die zweite Phase, die schliesslich mehr allmählich zur Ursprungsstellung der Saite zurückkehrt. Die zwei Pha-

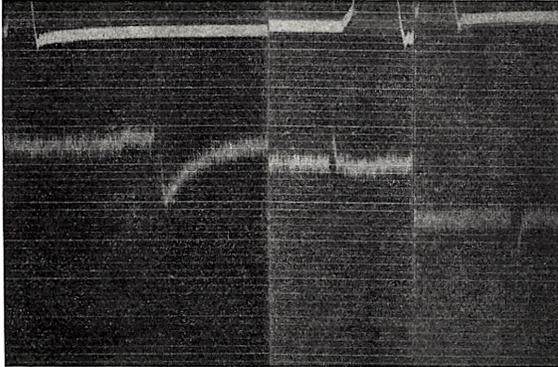


Abb. 16. Wie Abb. 12. Strychninvergiftete Endplatten »in situ«.

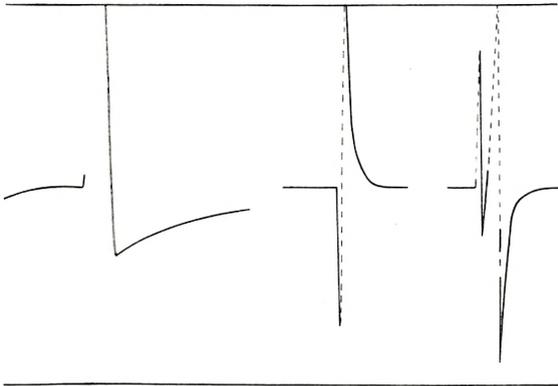


Abb. 17. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 16.

sen der Kurven sind also nicht einander gleich, weder was die Form noch die Grösse des Ausschlages betrifft.

Mit Hilfe des oben besprochenen Test-Apparates ist es nun möglich die absolute Grösse der Galvanometerausschläge annähernd zu beurteilen. Wenn man die betreffenden Po-



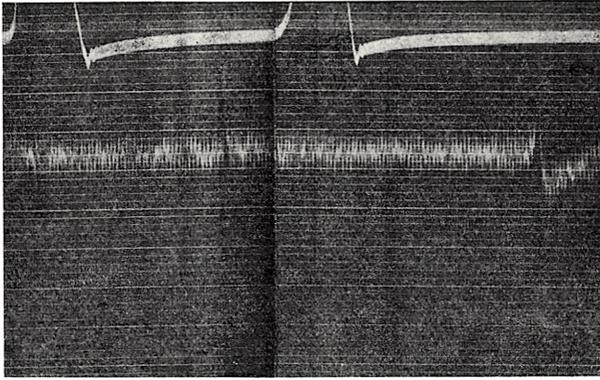


Abb. 18. Wie Abb. 12. Phenolvergiftete Endplatten »in situ«.

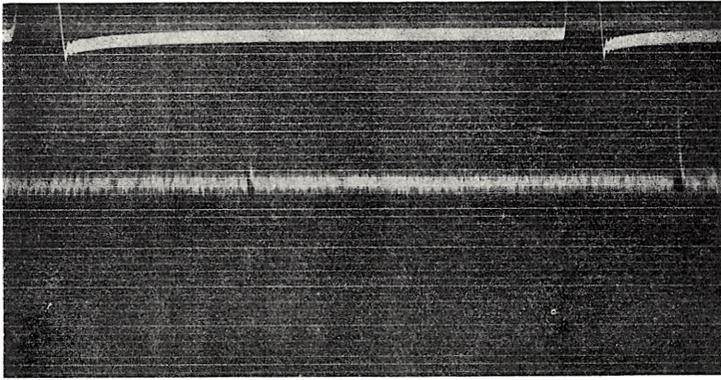


Abb. 19. Wie Abb. 12. Phenolvergiftete »isolierte« Endplatten.

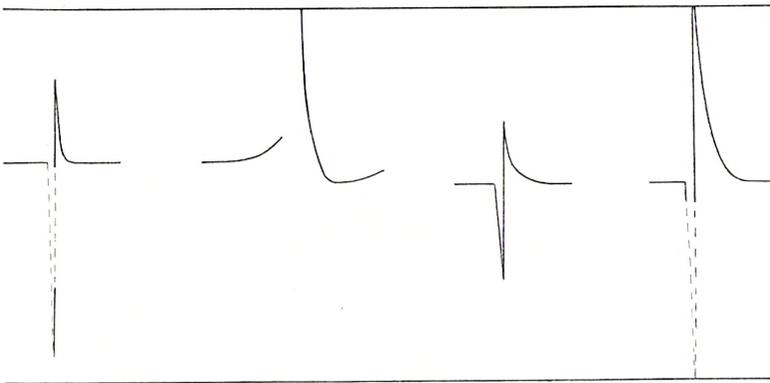


Abb. 20. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 18 und 19.



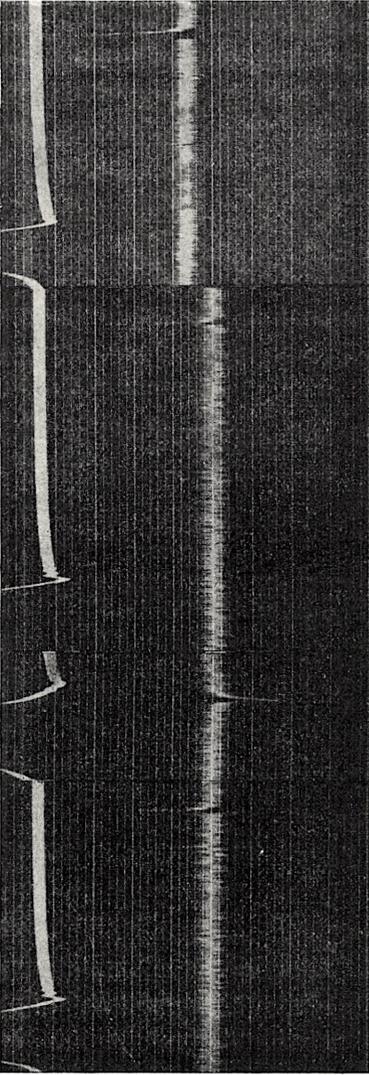


Abb. 21. Wie Abb. 19.

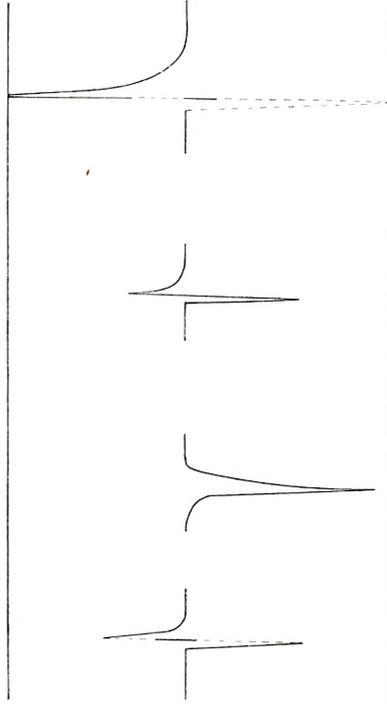


Abb. 22. Rekonstruktion der Kurven in Abb. 21.



tentiale genau angeben will, dann muss man im Anschluss an jeden Versuch den Verstärker eichen, und, da die Spannung der Galvanometersaite sich nach und nach ein wenig ändern kann, wird es notwendig sein auch die Saitenspannung zu kontrollieren. Da es unmöglich ist genau bestimmte Versuchsbedingungen zu beschaffen, haben wir von vornherein auf solche Versuche verzichtet, und haben uns begnügt eine durchschnittliche Grösse des Ausschlages zu bestimmen. Dies geschieht in der Weise, dass man den Galvanometerausschlag bei Einführung von z. B. 10 Mikrovolt in den Stromkreis misst. (Abb. 23). Diese Grösse gibt dann im Vergleich mit dem Ausschlag, den man, bei unveränderter Verstärkung, bei Reizung der

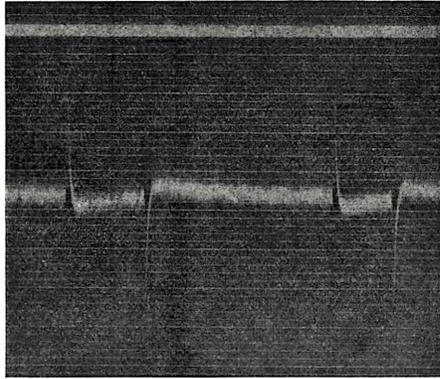


Abb. 23. Eichkurve.

Endplatte erhielt, direkt das Potential der Endplatte in Mikrovolt. In unserem Fall finden wir nach Ausmessung der ersten Phase in 12 Kurven eine durchschnittliche e. m. k. von 25 Mikrovolt. Wir sind der Ansicht, dass diese Zahl, unter den vorhandenen Versuchsbedingungen, ein zuverlässiger Ausdruck der Grössenordnung ist. Es ist vorläufig nicht möglich diese Zahl zu kontrollieren. Ein Vergleich mit den Resultaten von Messungen an ganzen Muskeln ist nicht zulässig, weil die Reizung von ganzen Muskeln notwendigerweise ausgiebige Interferenzphänomene mit sich führt, und weil die Endplatten bei verschiedenen Tiergattungen verschiedene Dimensionen haben, vielleicht auch in verschiede-



nen Muskeln desselben Tieres variieren können. Die zweite Phase der Kurven, deren Herkunft noch ganz unsicher ist, haben wir nicht gemessen.

Was den zeitlichen Verlauf der Kurven betrifft, ist eine genauere Bestimmung auf Grund des relativ langsamen Ganges des photographischen Papiers nicht möglich, und die Belichtungsvorrichtungen erlaubten keine schnellere Papierbewegung. Eine rohe Schätzung gibt für die erste Phase der diphasischen Kurven eine Dauer von etwa  $\frac{1}{250}$  Sekunde.

Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass die in dieser Arbeit besprochenen Potentialschwankungen, die bei direkter Reizung der motorischen Endplatten erzeugt werden, mit den sogenannten Aktionsströmen identisch sind.

Es herrscht allgemeine Einigkeit darüber, dass direkte Reizung der Muskelfaser nur einen lokalen Kontraktionsfokus in der Faser hervorruft, der keine bisher nachweisbaren Potentialschwankungen mit sich führt, auch ist man darüber einig, dass indirekte Reizung eine wahre Muskelzuckung, von Aktionsströmen begleitet, veranlasst. Es scheint aber, als ob man nichtsdestoweniger immer den Aktionsstrom mit der Fasersubstanz verknüpfen will, indem man sich denkt, es sei die schnelle Entwicklung der Kontraktion durch die ganze Faser, die massgebend ist. Die Endplatte wird dann nur als Eintrittsstelle des Nerven, nicht einmal als Terminalorgan angesehen. Man spricht von einem nervösen Fibrillennetz, welches die ganze Fasersubstanz durchdringen sollte. Diese Vorstellungen können nicht aufrechterhalten werden. Unsere Versuche zeigen unzweifelhaft, dass Potentialschwankungen auftreten, wenn die Endplatte gereizt wird und nur dann, und dass es in dieser Beziehung gleichgültig ist, ob die Endplatte mit der ganzen Muskelfaser oder nur

mit einem kleinen Bruchteil derselben in Verbindung ist. Man muss deshalb die Aktionsströme nicht als in der Muskelfaser fortgeleitete elektrische Wellen sondern als Potentialschwankungen in den motorischen Endplatten auffassen. Es fragt sich dann, ob diese Potentialschwankungen zufällige Nebenerscheinungen des Reizprocesses und also nur als Energieverlust aufzufassen seien, oder ob man ihnen eine physiologische Bedeutung zuschreiben darf. Man weiss, dass die wahre Latenzzeit des Muskels, d. h. das Intervall zwischen dem Anfang des Aktionsstroms und den ersten Zeichen der mechanischen Reaktion sehr kurz ist, aller Wahrscheinlichkeit nach von der Grössenordnung  $1\sigma$ . Diese Tatsache ist un schwer mit der Auffassung, dass der physiologische Reiz elektrischer Natur ist, vereinbar, man kennt aber, so fern wir wissen, keinen chemischen Prozess, der, von der Endplatte ausgehend, eine so schnelle Reaktion in zentimeterlangen Fasern würde erzeugen können. Vielleicht wird man solche Prozesse kennen lernen, aber bis dies geschieht, wird es am natürlichsten sein anzunehmen, dass die Potentialschwankungen in den motorischen Endplatten mit dem physiologischen Reiz für die kontraktile Fasersubstanz identisch sind.

Diese Arbeit wurde durch eine Unterstützung des Carlsberg Fonds, für welche wir unseren ergebensten Dank aussprechen, ermöglicht.

---

### Literaturverzeichnis.

1. GELFAN & BISHOP: Amer. Journ. Physiol. 103, 237. 1933.
2. HENRIQUES & LINDHARD: Pflügers Arch. 183, 1. 1920.
3. HENRIQUES & LINDHARD: Ibid. 200, 11. 1923.
4. LINDHARD: Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Medd. IV. 3. 1924. (Englisch).
5. LINDHARD: Ergebnisse der Physiol. 33, 337. 1931.
6. LINDHARD: Skand. Arch. f. Physiol. 64, 299. 1932.
7. FESSARD: Ann. de Physiol. 8, 455. 1932.



# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

## BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 .....	2.80
4. ROSENVINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutinin Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinene der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 .....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 .....	1.00

## BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoxinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 .....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkjær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

## BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten. 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes (under Pressen).	

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **XI**, 2.

---

STUDIES ON THE GEOGRAPHICAL  
DISTRIBUTION OF ARCTIC  
CIRCUMPOLAR MICROMYCETES

BY

J. LIND



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
1934

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **XI**, 2.

---

STUDIES ON THE GEOGRAPHICAL  
DISTRIBUTION OF ARCTIC  
CIRCUMPOLAR MICROMYCETES

BY

J. LIND



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
1934

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

## Introduction.

**T**he Botanical Museum of Copenhagen has with the greatest liberality placed the whole of its exceedingly valuable material of Arctic vascular plants at my disposal, so that I could examine what there was to be found of micromycetes on them. I should like here to express my grateful thanks, to the Botanical Museum, and especially to its superintendent Mr. CARL CHRISTENSEN for his unfailing readiness to assist me during the ten years I have worked on this subject.

I have examined these exceptionally rich collections from all arctic regions to procure information about what species of parasites and saprophytes are to be found in the Polar countries. The famous Polar expeditions (Dijmphna, Vega, Gjøa, Maud etc.) have with the greatest difficulty brought home excellent collections of flowering plants and ferns, which have been scientifically studied for many purposes, the micromycetes only have hitherto been neglected in an inexcusable degree.

E. ROSTRUP however, examined all collections from Greenland in the same way, and long ago published the results of his investigations. I have myself published lists of fungi from later expeditions to that land. Therefore I have not occupied myself with Greenland, except in the case of a few plants which were kindly sent me from Disko by M. P. PORSILD after the death of E. ROSTRUP.

I shall now give a list of the collections with which we are here concerned, and mention each country, beginning with the northernmost part of Norway and continuing eastwards, so as to end with Greenland and Jan Mayen. It is necessary to make this list of collectors and collecting-places quite detailed, to save the many repetitions in the text.

The degrees given are always north latitudes. And the altitudes given are always in metres.

### Eurasia.

The northernmost part of Norway has often been visited by botanists and several very good collections from there are incorporated in our Botanical Museum even from about the year 1800 when P. V. DEINBOLL, a clergyman in Vadsø, sent plants down to CHR. FR. SCHUMACHER in Copenhagen. A little north of the polar circle is Salten and Salten Fjord, where the Rev. SEV. CHR. SOMMERFELT lived when he published his "Supplementum Florae Lapponicae" in 1826, with no less than 346 species of fungi from this region. G. WAHLENBERG also collected plants here in 1807, and J. M. NORMAN has botanized in the neighbouring town, Bodø.

I visited the town of Narvik,  $69^{\circ}30'$ , in 1930. And Målselven,  $69^{\circ}10'$ , has been visited by I. M. NORMAN (his collections have never any date). The town of Tromsø  $69^{\circ}10'$  is the seat of a scientific establishment, Tromsø Museum, where G. LAGERHEIM worked in 1892—1895; it, together with the neighbouring localities Lyngen, Kvalø and Mt. Fløjfjeldet, was visited by C. I. LALIN (1884), I. M. NORMAN, ANDR. NØTØ (1896) and THORILD WULFF (1899). Further the fjord Kvanangen  $69^{\circ}50'$  and Mt. Sliravare 700 m, by ANDR. NØTØ in the year 1900.

The town of Alten  $70^{\circ}$  together with the river Alten Elv

and Alten-Fjord, Kåfjord, Talvik, Bosekop and Komagfjord have been visited by many diligent botanists viz.: JENS VAHL (1838), ANDERSEN (1864), A. BLYTT, L. L. LÆSTADIUS, EUGEN WARMING (1885), I. E. ZETTERSTEDT (1868), I. M. NORMAN (1868), C. I. LALIN (1884) and C. I. LINDEBERG in 1888.

The town of Hammersfest  $70^{\circ}40'$  and the islands Sørø and Kvalø beside the sound Kvalsund and Næver-Fjord were visited by JENS VAHL in 1838 and by I. M. NORMAN. Further the island Magerø  $71^{\circ}$  and Mt. Nordkap by TH. M. FRIES in 1864 (see THORE M. FRIES: En botanisk resa i Finmarken 1864, Botan. Notiser 1865) and C. I. LALIN in 1883.

Varanger-Fjord  $70^{\circ}10'$  and the town of Nyborg, Mt. Mortensnæs and Karlbotn were visited by N. LUND in 1842 (see Botan. Notiser 1846 p. 33—48 and p. 65—95), TH. M. FRIES in 1857 and 1864, A. G. NORDVI in 1859 and 1869, A. BLYTT, C. I. LALIN in 1883 and S. HENSCHEN in 1864 and finally the town of Kautokeino in the interior of Finmarken  $69^{\circ}$  at the source of Alten-Elv was visited by OVE DAHL in the year 1915.

E. ROSTRUP (1886) examined the plants which E. WARMING brought home in 1885 and some information concerning the micromycetes of the northernmost parts of Norway is to be found in J. SCHROETER, G. LAGERHEIM, A. BLYTT, IVAR JØRSTAD and others, see the list of literature at close.

Lapponia Suecica. There are to be sure very few plants in our Botanical Museum from the regions of Sweden north of the polar circle, that is, Luleå Lapmark and Torneå Lapmark. We have some collections of the Rev. L. L. LÆSTADIUS from the years 1821 to 1839 from Karesuando, Kirkevara and Nyrefernando, further some plants from Jukka-

sjärvi, collected in 1842 by MALME and some from Torneå Träsk collected by FR. BJÖRNSTRÖM in 1852. But in 1930 I visited Torneå Lapmark, especially the localities Björkliden, Abisko  $68^{\circ}10'$  and Mt. Nuolja, all near the lake of Torneå Träsk, the town of Kiruna  $67^{\circ}50'$ , Kaalasluspa, Niko-lahti, the town of Gelivare, Mt. Dundret and Mt. Kebnekaise. The same district has been visited earlier by numerous botanists and even by mycologists (O. H. JUEL, TYCHO VESTERGREN, G. LAGERHEIM, J. A. NANNFELDT and others) and there is much information concerning micromycetes from Lapponia Suecica to be found in literature even J. SCHROETER's publication (1881) on Wichura's collections 1856 near Kvikkjokk  $67^{\circ}$ .

Finland (Fennia) is by Finnish botanists divided into several districts; from all the districts north of the polar circle I have seen herbarium-plants, viz.:

Lapponia Kemensis, between  $66^{\circ}$  and  $68^{\circ}$  immediately east of Sweden, was visited by G. WAHLENBERG, and by FELLMAN in 1821.

Lapponia Tulomensis  $68^{\circ}$ — $70^{\circ}$  with the town of Kola and the island Kildin in the Arctic Ocean was visited by FR. NYLANDER in 1844 and by V. F. BROTHNERUS in 1887.

Lapponia Murmanica forms the main part of the north coast of the peninsula Kola. It was visited by V. F. BROTHNERUS in 1885 and 1887 and by OSW. KIHLMAN in 1889.

Lapponia Ponojensis  $66^{\circ}$ — $68^{\circ}$  forms the east coast of the peninsula Kola, visited by OSW. KIHLMAN in 1889.

Lapponia Varsugae is the southern part of Kola. I. A. PALMÉN made collections here in 1887 and OSW. KIHLMAN in 1889.

Lapponia Imandrae with the town of Kantalax was visited

by J. ÅNGSTRÖM in 1843, by A. OSW. KIHLMAN in 1887 and 1892 and by BROTHERUS in 1887.

Concerning these investigations of northernmost Finland, see V. F. BROTHERUS: *Botanische Wanderungen auf der Halbinsel Kola* in *Botan. Centralbl.* 1886, A. OSW. KIHLMAN: *Floran i Inare Lappmark*. Soc. pro Fauna et Flora Fennica 11. 1884, and A. OSW. KIHLMAN: *Planzenbiologische Studien aus Russisch Lappland*. Helsingfors 1890. None of these, however, mention the micromycetes. On the other hand, we have very good accounts of all micromycetes from Finland (KARSTEN, LIRO, RAINO), but, strange to say, this is not the case with the micromycetes from Sweden.

Spitzbergen (also Svalbard) 75°—80°. Extensive botanical collections have been made here from as far back as 1827 (Keilhau) and to the present day. I have published (1928) a list of all the micromycetes, I have seen from this place.

Russia. I have only seen very few plants from the continent of European Russia, but all the more from the islands in the Arctic Ocean, viz.: Kolgujev 68° visited by H. F. FEILDEN in 1895 and by R. POHLE in 1902, the island Waigatsch 70°, separated from the continent by the Jugor Strait east of Dolga Bay, visited by F. R. KJELLMAN and A. N. LUNDSTRÖM on the Swedish Polar Expedition in 1875, again by KJELLMAN on the Vega Expedition (1878) and by TH. HOLM on the Dijmphna Expedition (1882) (see CHR. F. LÜTKEN: *Dijmphna Togtets zoologisk-botaniske Udbytte*, København 1887), further by Fisher in 1894 (see: *Voyage of S. Y. WINDWARD*) and by H. W. FEILDEN in 1897 (see: H. I. PEARSON: *Beyond Petsora Eastward*, London 1899).

The double-island Novaya-Zemlya 72°—78° has been investigated by all the same expeditions, and by others too, thus by OTTO EKSTAM in 1891 and in 1895, E. JØRGENSEN in

1896 and H. LYNGE in 1921. Some of the collections from Novaya-Zemlya have been studied by FÜCKEL (1874), OUDEMANS (1885), JØRSTAD (1923) and by me (1924). I have, however, found still a good number of micromycetes on the same plants.

Franz Josef Land  $80^{\circ}$ — $85^{\circ}$  was visited by H. FISHER, who took part in the JACKSON-HARMSWORTH Polar Expedition (1895—1896).

There is in our Botanical Museum an abundance of plants from all the northern coast of Siberia, which is the more welcome, because this wide territory has formerly been quite unknown by mycologists. It is especially F. R. KJELLMAN, Botanist of the Vega Expedition, whom we have to thank for the excellent collections during the years 1878 and 1879 from the following places:

August 4—8, 1878, Peninsula Jalmal  $72^{\circ}50'$  and the island Hvide Ø  $73^{\circ}$ .

— 6—10, 1878, Dickson Harbour near the mouth of Jenisei  $73^{\circ}28'$ .

— 14—18, 1878, Actinie Bay and Taimyr Island  $76^{\circ}15'$ .

— 19—20, 1878, Cape Tscheljuskin  $77^{\circ}36'$ .

— 24, 1878, Preobraschenie Island  $74^{\circ}45'$ .

September 12, 1878, Irkapij  $68^{\circ}55'$ .

— 29, 1878, to July 18, 1879, Pitlekai  $67^{\circ}5'$ .

July 28—30, 1879, Konyam Bay  $64^{\circ}49'$ .

Concerning the Vega Expedition see: F. R. KJELLMAN: Om Växtligheten på Sibiriens Nordkyst. Öfv. Kgl. Vet. Ak. Förh. Nr. 9, Stockholm 1879.

Besides the plants from the Vega Expedition, I have, however, seen many other very good collections from Arctic

Siberia, some plants collected as far back as 1816 on Kamtschatka by WORMSKJOLD, others collected by CHAMISSO and by LEDEBOUR. From recent times I have seen from the delta of the river Jenisei  $69^{\circ}$ — $73^{\circ}$  A. N. LUNDSTRÖM's collections from 1875 and those of H. VILH. ARNELL and M. BRENNER from 1876, especially from the places Nikandrowskij Island  $70^{\circ}20'$ , Dudino, Tolstoinos  $70^{\circ}10'$ , Lebedjevo and Selivanova.

The peninsula Taimyr  $71^{\circ}15'$  to  $74^{\circ}$  was investigated by the "Expeditio Siberica Academica" (A. TH. VON MIDDENDORFF and M. BRANTH) in the year 1843, see MIDDENDORFF: Reise in den aussersten Norden und Osten Sibiriens, Bd. VI, Sct. Petersburg 1867, I have seen many of the plants, esp. from Boganida  $71^{\circ}15'$ .

Ostia Lenae, the mouth of the river Lena, about  $72^{\circ}$ , was visited in 1882 by A. THORNAM. Further A. BUNGE has visited the mouth of the Lena, Jana in East Siberia  $70^{\circ}$  and the island Ljackow in the years 1883 and 1885.

All the above mentioned collections are from the last century. From this century there are only a few plants f. inst. from the Wrangel Island near Bering Strait, collected by ALAN CRAWFORD.

### America.

I have seen many excellent collections from Arctic America, viz.: Sct. Lawrence Island  $63^{\circ}40'$  south of the Bering Strait, visited by the Vega Expedition in 1869.

Alaska. From Alaska I have seen plants collected by the Vega Expedition in Port Clarence  $65^{\circ}5'$  in the year 1879, further FRITZ JOHANSEN has collected plants in 1913 and 1914 by Camden Bay  $70^{\circ}$ , Icy Reef  $69^{\circ}41'$ , Sadlerochit River and Sandspit. RICHARDSON also, a member of the Franklin

Expedition, collected plants at the mouth of the Mackenzie River  $70^{\circ}$ .

Wollaston Land  $69^{\circ}$  and Coronation Gulf  $67^{\circ}46'$  were visited by FRITZ JOHANSEN in 1915 as well as by I. R. COX and I. I. O'NEILL, members of the Canadian Arctic Expedition (1915).

King William Land  $69^{\circ}$  was visited by the Gjøa Expedition under Captain ROALD AMUNDSEN from 1904 to 1906 and GODFRED HANSEN and A. H. LINDSTRØM also collected plants at Gjøa Harbour  $68^{\circ}38'$ , King Point  $69^{\circ}6'$  and Herschell Island  $69^{\circ}35'$ . The same region was visited by "The Canadian Arctic Expedition" from 1913 to 1916, where FRITZ JOHANSEN made collections on Herschell Island, Bernhard Harbour  $68^{\circ}47'$  and Cape Bathurst  $70^{\circ}35'$ .

Cokburn Island  $70^{\circ}$ — $71^{\circ}$  visited by L. E. BORDEN in 1904.

Hudson Bay, it is true, is south of the Polar Circle, I have, however, seen quite a number of plants from there, the oldest collected by PARRY in 1821; later on I. M. MACOUN made abundant collections chiefly at Churchill  $58^{\circ}50'$ , Cape Eskimo  $61^{\circ}05'$ , Cape Fullerton  $63^{\circ}57'$  and Sct. Irvin Island in the years 1886, 1887 and 1910, further on Ranken Inlet  $62^{\circ}45'$ , Wager Inlet  $65^{\circ}15'$  and by Hudson Strait (Port Burwell) in 1910.

Baffin Land  $65^{\circ}$ — $70^{\circ}$  was visited by I. D. SOPER 1923, especially Cumberland Gulf, Admiralty Inlet and Ponds Inlet  $72^{\circ}$ .

Lancaster Sound  $75^{\circ}$  visited by L. E. BORDEN in 1904.

North Devon, esp. Beachy Island  $76^{\circ}$  visited by I. D. SOPER 1923.

Ellesmere Land, next to the west side of North Greenland, was investigated by the Second Norwegian Polar Expedition

in the years 1898 to 1902 and very plentiful collections from there were made by H. G. SIMMONS, esp. from Muskox Fjord, Harbour Fjord  $76^{\circ}30'$ , Fram Fjord  $76^{\circ}23'$ , Goose Fjord, Cocked Hat Island, Hayes Sound, Bedford Pim Island  $78^{\circ}04'$  and Cape Rutherford. I. D. SOPER also visited Ellesmere Land viz.: Crag Harbour  $76^{\circ}$  in the year 1923.

Grant Land, north of Ellesmere Land, was visited in 1920 by GODFRED HANSEN, esp. Fort Conger  $81^{\circ}44'$ , Albert Valley and Cape Richardson  $82^{\circ}35'$ . MACGREGOR also visited Grant Land  $82^{\circ}30'$  with the Peary Arctic Club North Polar Expedition in 1910.

I have, besides, seen some plants from southerly places in East-Canada especially Mt. Albert, 950 m., in Eastern Quebec  $55^{\circ}$ , collected by I. F. COLLINS in 1905.

Labrador. HOHENACHER collected plants at Hebron in 1848 and A. P. COLEMAN in the same place in 1915. Further WOODWORTH collected at Torngat Region in 1926.

From New Foundland I have seen some plants collected by B. L. ROBINSON, H. SCHRENK and M. L. FERNALD.

From Greenland I have seen only very few plants, collected at Disko  $70^{\circ}$  by M. P. PORSILD. On the other hand, I have seen several very good collections from the little isolated island Jan Mayen,  $71^{\circ}$ , which was visited by C. H. OSTENFELD in 1896, by C. KRUSE and NIC. HARTZ in 1900 and by JOHS. GANDRUP in 1919.

Several of the above mentioned collections from America have been studied before, and there exist the following accounts of micromycetes found in Arctic North America:

From Alaska: SACCARDO, PECK and TRELEASE 1904.

From King William Land: J. LIND 1910 and JOH. DEARNESS 1923.

From Ellesmere Land: E. ROSTRUP 1906.

From Baffin Land: G. Winter 1890.

From Jan Mayen: E. ROSTRUP 1897.

From Greenland numerous publications by L. FÜCKEL, E. ROSTRUP, A. ALLESCHER and myself, see the list of literature at close.

### **Plan and limitation of the work.**

Each perennial flowering plant which is brought home from the Polar Countries, and which is now deposited in the museum, will as a rule have some withered leaves and dry stems. And these are often, or nearly always, coated with microscopical fungi of many different species. None of the plants studied have been preferred by the collector for the sake of its micromycetes. On the contrary, it can surely be said that the collector has rejected the specimens with spotted leaves and attacked shoots, in order to preserve the "finest" specimens for his herbarium.

Were it possible for me to go up to those regions to make the collections of flowering plants most suitable for my purpose, there would be a far greater result, but the difficulties of travelling in the Polar Countries justify my use as far as possible of collections which have been brought home by others.

Consequently the genuine parasites, such as *Peronospora*, *Uredo* and *Ustilago*, have been neglected, and the small *Pyrenomycetes*, which are to be found on dead parts of the plants, are comparatively much better represented.

It is 60 years since the first work of this kind was published (viz.: FÜCKEL 1874), but all the older mycologists have occupied themselves with plants from a limited part of the Polar Countries. The present paper is the first to try to unite all the scattered investigations of the last 60

years, and to obtain continuity in our knowledge of the geographical extension of the arctic micromycetes. I am, perhaps, to blame for not having mentioned all the species that are known in the Arctic up to now, it would, however, take us too far afield. I am unable to treat other species than those I have seen myself. The list contains only localities not hitherto published for the particular species.

For most of the species treated I have tried to draw a picture of the geographical extension taken from the literature I have at hand. Here also my work is incomplete, partly because I am sure I have not seen all the papers concerning the distribution of the said micromycetes, partly because I might have procured further information by examining herbarium plants from the highest mountains in Europe, Asia and America. I have a great desire to do this, for it would be a task well worth the trouble but I must be content to recommend to younger mycologists to continue where I have stopped.

All the species studied are arranged according to ERNST GÄUMANN: *Vergleichende Morphologie der Pilze*, Jena 1926, but the Discomycetes partly according to I. A. NANNFELDT: *Studien über die Morphologie und Systematik der Discomyceten*, Uppsala 1932.

All the specimens examined are deposited in the Botanical Museum at Copenhagen.

## List of arctic Micromycetes from localities not hitherto published.

### 1. Cl. Archimycetes.

#### 1. *Synchytrium Groenlandicum* All.

*Saxifraga rivularis*. Taimur.

*Saxifraga cernua*. Hudson Bay (63°57').

Originally described from Umanak in West-Greenland (70°), also found in Spitzbergen, Novaya Zemlya and Iceland, accordingly of circumpolar distribution. I think it is related to *Synchytrium saxifraga* Rytz on *Saxifraga* sp. in the Alps.

## 2. Cl. Phycomycetes.

### 2. *Cladochytrium Sparganii-Ramosi* Büsg.

*Sparganium submuticum*. Lapponia Imandrae (Jimpjok).

### 3. *Physoderma comari* (Berk. & White) Lagerh.

*Comarum palustre*. Abisko.

Decidedly a North-European species of a rather limited distribution, quite often recorded from northern Scandinavia (Tromsø, Kvikkjokk, Luleå etc.) as far south as Stockholm, once recorded from northernmost Jutland, and a few times from Scotland and England.

### 4. *Plasmopara pusilla* (de By.) Schroeter.

*Geranium silvaticum*. Common in Lapponia Suecica (Abisko, Kalixfors etc.) but not above or north of the tree-limit.

### 5. *Plasmopara Halstedii* (Farlow) Berl. & de Toni, Syn. *Rhysotrocha Halstedii* (Farl.) Wilson.

*Solidago virgaurea*. Abisko and Kalixfors.

An arctic-subarctic species found in Norway at Tromsø (SCHROETER 1885 p. 210), Lyngseidet (LAGERHEIM 1894). In Sweden at Kvikkjokk (LAGERHEIM 1884 and LINDFORS 1913 p. 41) and in Herjedalen (CURT FALCK 1912). In Scandinavia it is only found on *Solidago virgaurea* and *Saussurea alpina*, but in U. S. A. (esp. in Wisconsin) it is known on numerous hosts of Compositae.

---

Synchytriaceae and Phycomycetes do not thrive well north of the arctic circle. Several other species, however, are to be found, I think, through further research, f. inst. *Peronospora alsinearum* and *Peronospora parasitica* are frequently found in arctic regions.

## 2. Ord. Exoascales.

### 6. *Taphrina alpina* Johanson.

*Betula nana*. Kebnekaise.

Indigenous in northernmost Sweden as far south as Dalarne.

### 7. *Taphrina carnea* Johanson.

*Betula odorata*. Kebnekaise.

Known in Sweden from the northernmost parts of the country down to the mountains of Jemtland.

### 8. *Taphrina betulina* Rostrup.

*Betula odorata*. Dundret near Gelivare.

Commonly distributed over the greater part of Europe.

### 9. *Taphrina betulae* (Fuck.) Johans.

*Betula odorata*. Gelivare.

A southern species rarely found so far north.

### 10. *Taphrina lapponica* Juell.

*Betula odorata*. Abisko.

As far as is known, till now only found in Lapponia Suecica.

---

For the systematology and classification of the Taphrina-ceae in arctic regions see H. O. JUEL (1909 and 1912).

## 4. Ord. Perisporiales.

### 11. *Erysiphe graminis* Fries S. M. II p. 242.

*Poa alpina*. In several places at Abisko.

*Poa glauca*. The same.

*Poa pratensis*. The same.

The northernmost place for this species is Greenland 77°.

**12. *Erysiphe cichoriacearum* Fries.**

*Gnaphalium norvegicum*. Abisko.

**13. *Sphaerotheca macularis* (Fries) Lind 1913, Syn.: *Spaer humuli* (de C.).**

*Alchimilla vulgaris*. Narvik, Kiruna.

**14. *Sphaerotheca fuliginea* (Fries) Lind.**

*Thalictrum alpinum*. Norway (Kaafjord), Kebnekaise.

*Astragalus alpinus*. Abisko.

*Taraxacum arcticum*. Kebnekaise, Spitzbergen (Adventbay).

Of all Erysiphaceae this species occurs farthest towards the north. I have seen it from North-Western Greenland (79°).

**15. *Podosphaera clandestina* (Fries) Lev.**

*Vaccinium uliginosum*. Labrador (Torngat Region).

---

By far the greater number of species of Erysiphaceae have a more southern distribution; the five species mentioned here are exceptions to the rule. It is, however, a remarkable fact that *Erysiphe graminis*, *Erysiphe cichoriacearum* and *Sphaerotheca macularis* are only able to develop conidia in arctic regions, not perithecia. On the other hand, *Sphaerotheca fuliginea* and *Podosphaera clandestina* develop only perithecia and scarcely any conidia.

As to *Erysiphe graminis* another peculiarity may be noted. In the northernmost places it does not thrive on all the species of Gramineae attacked by it farther south, even if they are found up there. Both *Erysiphe graminis* and *Sphaerotheca*

*fuliginea* are divided in many formae speciales and each of them has evidently its own northern limit. See also JØRSTAD (1925), who arrived at the same conclusion.

## 5. Ord. Myriangiales.

### Fam. *Pseudosphaeriacea*.

#### 16. *Physalospora alpestris* Niessl.

*Carex aquatilis*. Abisko.

*Carex brunnescens*. Alten, Lapponia Ponojensis (Orlow).

*Carex stans*. Novaya Zemlya.

An arctic-alpine species, recorded from the northernmost part of Norway and from the mountains of Jemtland (Åre), Spitzbergen and Greenland, totally lacking in the European lowlands, but found again in Helvetia and Austria.

#### 17. *Physalospora empetri* Rostrup 1901 p. 310, Syll. XVII p. 583.

*Empetrum nigrum*. Lapponia Murmanica (Subovi), Konyam Bay.

Recorded from numerous northern places, f. inst.: Spitzbergen, Alaska, Herschel Island and Greenland, not wanting, however, in more southern regions, f. inst.: The Færøe Islands, Denmark and Germany (Cuxhaven).

#### 18. *Didymella glacialis* Rehm.

*Carex subspathacea*. Tromsø.

*Aira caespitosa*. Siberia Jenisei.

*Alopecurus alpinus*. Franz Josef Archipelago (Cape Flora).

Arctic-alpine species; in arctic regions known from Spitzbergen and as far south as the Færøes (62°). In the Alps

known in Tyrol (2010 m) and Helvetia (Zermatt 2250 m, Furkapass 2450 m).

**19. *Didymella proximella*** (Karsten) Sacc., Syll. I p. 558.

*Carex aquatilis*. Østfinmarken.

*Triticum caninum*. Abisko

**20. *Didymella inconspicua*** Johanson 1884.

*Saxifraga aizoides*. Abisko.

*Saxifraga oppositifolia*. North Devon (Beachy Island).

Hitherto only known from Iceland on *Saxifr. oppositifolia* (JOHANSON I. C.).

**21. *Didymella hyperborea*** (Karsten) Sacc., Syll. I p. 551,

Syn.: ***Paradidymella hyp.*** (K.) Petrak 1927 p. 241.

*Cassiope tetragona*. Nuolja (1000 m) at Abisko, Pitlekaj, King Point.

A true arctic species, only known from the northernmost parts of Scandinavia, Spitzbergen, King William Land, Labrador and Greenland (77°54'). Its southernmost place is Bardo in Norway (69° see ROSTRUP 1904 p. 21).

**22. *Didymosphaeria dryadis*** (Fuckel) Berlese, Syll. IX p. 733.

*Dryas octopetala*. Novaya Zemlya (in several places), Taimyr, Mouth of Lena, Konyam Bay, Maud Harbour.

*Dryas integrifolia*. Ellesmere Land (Fram Harbour).

It was originally described from Nov. Zemlya, and is also known from Spitzbergen, King William Land and Greenland, it must consequently be characterized as having a circumpolar distribution. It is never found south of the arctic circle.

**23. *Didymosphaeria fenestrans*** (Duby) Wt.

*Epilobium angustifolium*. Abisko.

This species is very common in Central Europe and Italy,

it has hardly been found so far north ( $68^{\circ}$ ) before. Its appearance is somewhat different from the same species in southern places, its ostiolum was rather elongated and cylindrical, just as it is found in the species of *Gnomonia*.

**24. *Didymosphaeria cassiopes* Rostrup 1894.**

*Cassiope tetragona*. Abisko.

ROSTRUP originally described it from East Greenland.

**25. *Leptosphaeria lycopodina* (Mont.) Sacc. Syll. II p. 81, Syn.: *Lept. crepini* (West) de Not., *Lept. marcyensis* (Peck) Sacc. Examination of numerous specimens has convinced me that the three names mentioned cover one and the same species.**

*Lycopodium annotinum*. Gelivare, Nikolahti, Kaalaluspa, Abisko, Kebnekaise, Lapponia Murmanica.

*Lycopodium clavatum*. Abisko, Lapponia Murmanica.

It is a true parasite, mostly found on all bractees on the same host, its mycelium seems to be perennial. It is extremely common in all circumpolar regions viz.: Fennia, Baffin Island, U. S. A., Greenland and Iceland. It is, however, not lacking in the Central European lowlands, and it has been collected on many different species of *Lycopodium*.

**26. *Leptosphaeria lycopodicola* Peck.**

*Lycopodium clavatum*. Abisko.

It has evidently not been found since PECK collected it in U. S. A. in the Adirondack Mountains.

**27. *Leptosphaeria equiseti* Karsten, Syll. II p. 81.**

*Equisetum scirpoides*. Nuolja.

KARSTEN has described it from Spitzbergen, from where I also have seen it. It has moreover been found in Greenland ( $79^{\circ}$ ) and Iceland (P. LARSEN 1932 p. 473). It is easily recognized by its long, cylindrical spores ( $36-42 \mu \times 7-8 \mu$ ), obtuse at both ends, with 7-13 septa and the cells remark-

ably irregular, alternately long and short, not always equally broad either. It is limited to *Equ. scirpoides* and *Equ. variegatum*, whereas *Leptosphaeria arvensis* Speg., *Lept. hiemalis* Sacc. and *Lept. limosa* Fautr. are limited each to its separate species of Equisetum.

**28. Leptosphaeria luzulae** Wt.

*Luzula parviflora*. Abisko.

A very rare species, known from Tyrol and Iceland.

**29. Leptosphaeria littoralis** Sacc.

*Scirpus caespitosus*. Kebnekaise.

**30. Leptosphaeria caricis** Schroeter, Syn.: **Lept. occulta** mihi (1913 p. 218 c. fig.).

*Carex dioeca*. Abisko.

I found it once at Åre, and ROSTRUP mentions it from Ås in Southern Norway. SCHROETER has described it (1881 p. 175) on *Carex sparsiflora* from Kvikkjokk, and he has later on found it in Silesia (1908 p. 367), Voss has found it in Oberkrain and Feltgen in Luxemburg. It is evidently exactly the same as I have described and pictured from Denmark (l. c.), consequently it seems to have a wide distribution, but to be of very rare occurrence.

**31. Leptosphaeria caricinella** Karsten, Syll. II p. 65, Syn.: **Lept. junciseda** Karsten and **Lept. vagans** Karsten, Syll. II p. 59.

*Carex aquatilis*. Jugor Strait.

*Carex canescens*. Mt. Dundret near Gelivare.

*Carex compacta*. Hudson Bay.

*Carex pulla*. Lapponia Imandrae, Novaya Zemlya, Waigats, Jugor Strait.

*Carex rigida*. Abisko, King William Land (Bernard Harbour).

*Carex rostrata*. Lapponia Norvegica (Nyborg 70°).

*Carex rotundata*. Lapponia Suecica.

*Luzula arcuata*. Nuolja.

*Luzula confusa*. Ellesmere Land (Cocked Hat Island).

*Juncus filiformis*. Bosekop.

*Juncus nodulosus*. Alten.

*Eriophorum polystachyum*. Hudson Bay.

*Arctagrostis latifolia*. Novaya Zemlya, Taimyr, Flum:  
Boganida.

*Calamagrostis confinis*. Lapponia Norvegica (Mortensnæs).

*Deschampsia caespitosa*. Flum: Boganida.

*Dupontia Fisheri*. King William Land (Bernard Harbour).

*Hierchoë pauciflora*. Novaya Zemlya.

*Trisetum spicatum*. Lapponia Tornensis.

The species is rather plurivorous, it is common in Spitzbergen, Novaya Zemlya and Greenland as far north as 82°45'. All the said places are arctic and circumpolar. OUDEMANS only mentions it from Holland (1904 p. 257), I think this must be due to some mistake.

**32. *Leptosphaeria microscopica* Karsten, Syll. II p. 59.**

*Carex caespitosa*. Abisko.

*Carex glareosa*. Novaya Zemlya.

*Carex macloediana*. Lapponia Norvegica (Maalselven).

*Carex membranopacta*. Ellesmere Land (Fram Fjord 76°23').

*Carex nardina*. Greenland (Kuganguat Valley).

*Carex norvegica*. Lapponia Norvegica.

*Carex pulla*. Lapponia Norvegica, Novaya Zemlya.

*Carex rigida* × *salina*. Lapponia Tulomensis (Kildin).

*Eriophorum polystachyum*. King William Land (Bernard Harbour).

*Juncus arcticus*. Abisko.

*Calamagrostis deschampsiioides*. Lapponia Varsugae.

*Calamagrostis neglecta*. Lapponia Murmanica (Voroninsk).

*Festuca ovina*. Jan Mayen.

*Festuca rubra*. Novaya Zemlya.

*Deschampsia alpina*. Norway (Hopen 63°25'), Novaya Zemlya.

*Deschampsia arctica*. Ellesmere Land.

*Deschampsia caespitosa*. Waigatsch (70°).

*Phleum alpinum*. Lapponia Norvegica (Sörö 70°40'), Abisko.

*Pleuropogon Sabinei*. Novaya Zemlya (several places).

*Poa alpina*. Abisko, Jan Mayen.

*Poa arctica*. Siberia (Nikandrovskej Island).

*Trisetum spicatum*. Alten, Dovre, Summits of Rocky Mt.

*Vahlodea atropurpurea*. Lapponia Kemense.

*Tofieldia palustris*. Kebnekaise.

From this comparison it is evident, that this plurivorous and commonly distributed species is at least quite as common in all high-arctic regions as it is in the lowlands of Central Europe on many different species of Monocotyledones.

(32b.) **Leptosphaeria algida** Rostrup.

*Catabrosa algida*. Jan Mayen.

Till now only noticed from Western Greenland and Spitzbergen. I think it ought to be united with *Leptosphaeria microscopica*.

**33. Leptosphaeria insignis** Karsten, Syll. II p. 71, Syn.:

*Lept. elymi* Larsen (1932 p. 474).

*Carex caespitosa*. Abisko.

*Carex vaginata*. Abisko.

*Alopecurus alpinus*. Actinieviken.

*Arctagrostis latifolia*. Preobraschenie Island.

*Calamagrostis confinis*. Lapponia Norvegica (Tanaelv).

*Calamagrostis Holmii*. Jugor Strait.

*Calamagrostis neglecta*. Alten, Abisko.

*Colpodium fulvum*. Preobraschenie Island (74°45').

*Deschampsia arctica*. Ellesmere Land.

*Dupontia Fisheri*. Novaya Zemlya (71°24'), Wai-  
gatsch, Hvite Ön, King William Land (Bernard  
Harbour).

This species which macroscopically is very insignificant, as KARSTEN intimates by its name, is microscopically easily recognized by its large spores, which are pale yellowish brown and not green as in BERLESE'S illustration (1894 p. 79). The third cell is much longer and broader than the other five. All this accords well with P. LARSEN'S description of *Lept. elymi* and his excellent sketch (l. c.). It is originally described from Spitzbergen, where it is quite common (see LIND 1928 p. 79), besides all the above named circumpolar places it has also been noticed south of the arctic circle, thus P. LARSEN has found it in Iceland on *Elymus arenarius* and ROSTRUP found it once on the same host in Denmark (see LIND 1913 p. 219).

**34. Leptosphaeria hierochloae** Ouds. Syll. IX p. 793.

*Hierochloë alpina*. Tromsø, Lapponia Ponojensis (Or-  
low), Novaya Zemlya (Silverbay).

*Hierochloë pauciflora*. Novaya Zemlya, Siberia Jeni-  
sei, Actinieviken, King William Land (Gjøa Har-  
bour).

It is a very peculiar species, the asci very large and not filled by the spores, the spores measure 27—37  $\mu$   $\times$  9—13  $\mu$ , divided into six cells, the two extreme cells small, the 5th

cell both longer and broader than the others. It was originally described from Novaya Zemlya, later on I have seen it from Greenland (77° see LIND 1910 p. 154). Its occurrence here as well as in the above mentioned localities shows, that this species has a circumpolar distribution, all its localities being situated north of the arctic circle.

**35. Leptosphaeria graminum** Sacc. Syn.: **Metasphaeria gram.** Sacc. Syll. II p. 174.

*Calamagrostis confinis.* Lapponia Norvegica (Mortensnæs), Abisko.

*Poa arctica.* Jan Mayen.

Till now only found in Spitzbergen, Norway, Sweden, Silesia, Luxemburg and Italy. PETRAK has given a detailed description of this species (Annal. Mycol. XX p. 8).

**36. Leptosphaeria Eustoma** (Fries) Sacc.

*Poa glauca.* Ellesmere Land (Goose Fjord).

**37. Leptosphaeria culmifraga** (Fries) Ces. Syll. II p. 75.

*Carex Buxbaumii.* Lapponia Norvegica.

*Carex lulvola.* Lapponia Murmanica (Litsa).

*Carex rariflora.* Novaya Zemlya (70°31').

*Luzula pilosa.* Lapponia Murmanica (Voroninsk).

*Juncus triglumis.* Abisko.

*Arctagrostis latifolia.* Lapponia Norvegica (Mortensnæs).

*Calamagrostis lanceolata.* Abisko.

*Calamagr. Langsdorffii.* Lapponia Norvegica (Boosekop).

*Calamagr. neglecta.* Kebnekaise.

*Calamagr. strigosa.* Alten.

*Catabrosa algida.* Jan Mayen.

*Deschampsia caespitosa.* Abisko.

*Festuca ovina.* Jan Mayen.

*Melica nutans*. Abisko.

*Milium effusum*. ibd.

*Phleum alpinum*. ibd.

*Poa alpina*. Abisko, Kolgujev.

*Poa arctica*. Jan Mayen.

*Poa compressa*. Kebnekaise.

*Poa glauca*. Ellesmere Land (Goose Fjord and Fram Fjord).

*Poa nemoralis*. Abisko.

*Poa pratensis*. Siberia Jenisei (Selivanova).

*Triticum caninum*. Abisko.

It was found abundantly on many of the grasses mentioned, especially on the thickest joints of dead straws, it is abundantly distributed under different climatic conditions and thrives on many different hosts. Its northernmost finding-place is Greenland (82°48'), it is common in U.S.A.

**38. *Leptosphaeria culmicola* (Fries) Karsten. Syll. II p. 70.**

*Carex lachenalii*. Abisko.

*Calamagrostis* sp. Kiruna.

*Deschampsia caespitosa*. Abisko.

*Poa* sp. Kebnekaise.

*Phleum alpinum*. Abisko.

*Triticum caninum*. ibd.

Of continuous distribution, known from Spitzbergen and Iceland as well as from Denmark and other European countries.

**39. *Leptosphaeria arundinacea* (Fries) Sacc.**

*Calamagrostis confinis*. Lapponia Norvegica (Mortensnæs).

*Calamagr. neglecta*. Siberia Jenisei (Nikandrovskij Island).

Widely distributed just as the previous two species, it

seems, however, to prefer the more robust species of Gramineae f. inst. Elymus, Phragmites etc.

**40. Leptosphaeria coniformis** (Fries) Schroeter.

*Trollius europaeus*. Abisko.

Commonly distributed in temperate regions, hitherto never found so far north as here (68°).

**41. Leptosphaeria silenens acaulis** de Not. Syll. II p. 47, Syn.: **Lept. stellariae** Rostrup Syll. IX p. 783.

*Cerastium alpinum*. Hudson Bay (South Irvin Island).

*Silene acaulis*. Kebnekaise.

*Stellaria humifusa*. Preobraschenie Island.

*Stellaria longipes*. Siberia (Belucka Bay, Jalmal, Nikandrovskij Island, Cape Tcheljuskin), Arctic America (Bernhard Harbour, Gjöa Harbour, Cape Richardson 82°35').

Typical arctic-alpine distribution. Found in all high-arctic countries: Spitzbergen, Unalaska and Labrador but lacking in Finland (KARSTEN 1885). Mainly found on *Stellaria longipes* but also on other spec. of Caryophyllaceae. It is totally wanting in the lowlands from Dovre 62° to the Tyrolese Alps (46°30'), Krain, Albula Pass and Italy.

**42. Leptosphaeria brachyasea** Rostrup 1891 p. 618, Syll. XI p. 321.

*Alchimilla alpina*. Norway (Tindfjæld).

A very rare species, hitherto only found on *Saxifraga* from Dovre, Spitzbergen (LIND 1928 p. 23 c. fig.) and Greenland. Its occurrence may rather be called circumpolar.

**43. Leptosphaeria doliolum** (Fries) Ces.

*Angelica Archangelica*. Abisko and Nuolja.

Very common in southern regions, but less frequent in the north, f. inst. in Finland right up to the arctic ocean and also in Iceland.

**44. *Leptosphaeria andromedae* (Awd.) Sacc. Syll. II p. 49.**

*Cassiope tetragona*. Alten, Abisko, Ellesmere Land  
(Hayes Sound and Craig Harbour), Labrador.

A high arctic species of circumpolar distribution, known from northernmost Scandinavia, Spitzbergen, Baffin Island and Greenland, never found south of the arctic circle except in Greenland. Its spores differ very much in shape from the spores of other spec. of *Leptosphaeria*, the immature spores are for a long time 1-septate and hyaline, later on 3-septate and finally brown.

**45. *Leptosphaeria ogilviensis* (Berk. & Br.) Ces. Syll. II p. 34.**

*Trollius europaeus*. Nuolja.

*Rhinanthus minor*. Abisko.

*Gentiana tenella*. ibd.

*Sausurea alpina*. ibd.

*Solidago virgaurea*. Abisko, Nikolahti.

*Cirsium heterophyllum*. Abisko.

*Gnaphalium norvegicum*. ibd.

A southern species, formerly not found so far north. Also recorded from U.S.A.

**46. *Leptosphaeria modesta* (Desm.) Awd. Syll. II p. 39.**

*Ranunculus* sp. Abisko.

*Trollius europaeus*. Several places at Abisko.

*Linnaea borealis*. Lapponia Norvegica (Komagfjord  
70°15').

*Melandrium rubrum*. Abisko.

*Primula stricta*. Juckosjärvi, Lapponia Imandrae.

*Castilleja pallida*. Lapponia Imandrae, Alaska (Port  
Clarence).

*Solidago virgaurea*. Gelivare.

*Antennaria dioeca*. ibd.

Like the preceding species it is rather omnivorous and ubiquitous, recorded from all over Europe from Fennia and Lapponia down to Graubünden and Caucasus.

**47. *Leptosphaeria helminthospora* Ces.**

*Solidago virgaurea*. Abisko.

**48. *Leptosphaeria dolioloides* Awd.**

*Alsine biflora*. Lapponia Norvegica (Vasbottenfjæld).

*Cerastium alpinum*. Lapponia Murmanica.

*Achillea millefolium*. Abisko and Gelivare.

*Cirsium heterophyllum*. Abisko.

Known from all over Europe.

**49. *Leptosphaeria agnita* (Desm.) Ces.**

*Hieracium* sp. Abisko.

Common, recorded from Denmark, U.S.A. (Pennsylvania), Greenland etc.

**50. *Metasphaeria arabis* Johanson, Syn.: *Sphaerulina islandica* Rostrup.**

*Arabis alpina*. Kebnekaise, Kolgujuk, Disko, Jan Mayen.

Hitherto this species has only been known from Kerortusok in Western Greenland (ROSTRUP 1888 p. 560) and from Iceland where it has been found and described, almost contemporaneously, by JOHANSON (1884) and E. ROSTRUP (1885), moreover from Dovre (ROSTRUP 1891) and Jemtland (Starbäck).

It is consequently an arctic-subarctic species of rare occurrence, but still found in very scattered places all round the arctic circle.

**51. *Metasphaeria borealis* Rostrup 1888 p. 561.**

*Tofeldia coccinea*. Konyambay.

It is not quite certain, that the specimen in question is identical with ROSTRUP's, the asci I have seen measure

$78 \mu \times 45 \mu$ , the spores  $51 \mu \times 15 \mu$  with 7 septa, thus they are much larger than ROSTRUP'S, I think he has had immature specimens. ROSTRUP has described it from Umanarsuk in Western Greenland, it has not been found elsewhere.

**52. *Metasphaeria annae* Ouds. 1885 p. 157 c. fig.**

*Ranunculus sulfureus*. Novaya Zemlya, Waigatsch and Alaska (Camden Bay).

It has always been found on the same host and hitherto only in Novaya Zemlya (see LIND 1924 p. 13) therefore it was a great surprise to me to see it from Alaska. Like the other species of *Metasphaeria* discussed here it is of a curiously rare and scattered occurrence.

**53. *Metasphaeria cassiopes* Rostrup 1888 p. 561.**

*Cassiope tetragona*. Alten, Sackavare, Boganida  $71^{\circ}15'$ , Taimyr  $74^{\circ}$ , Ostia Lenae, Pitlekai and Hudson Bay (Ranken Inlet  $62^{\circ}45'$ ).

Originally described from Western Greenland  $64^{\circ}45'$  and later on found in Northern Greenland  $82^{\circ}48'$  (see LIND 1924 p. 297 c. fig.) and in North-Western Greenland  $77^{\circ}54'$  besides near Tromsö and in Spitzbergen. Consequently it is a high arctic species, found only once south of the arctic circle (viz. Hudson Bay).

**54. *Metasphaeria sepalorum* Vleugel 1908 p. 369 c. fig.**

*Juncus trifidus*. Kebnekaise, Mt. Dundret near Geli-vare.

*Juncus balticus*. North-Western Iceland (Myrar).

I have formerly seen the same species on *Juncus filiformis* and *Luzula nivalis* from a few places in North-Sweden (Umeå and Åre) and from Spitzbergen. It is exclusively found on the glumes; in that, and in the broader spores it differs from *Metasphaeria junci* (Ouds.) Sacc, which is very much like it and is found on the same host-plants.

**55. *Metasphaeria thalietri* (Wt.) Sacc.**

*Thalictrum alpinum*. Scotland, Jemtland (Frösön).

A typical arctic-alpine species, known in the north from Eastern Greenland and in the Alps from Tirol.

**56. *Metasphaeria trollii* Karsten.**

*Trollius europaeus*. Lapponia Suecica (Nuolja and Kalixfors).

The specimens examined were not completely developed and KARSTEN'S description also shows plainly enough that his specimens was immature. It is found in a very few places only, STARBÄCK has seen it from Jemtland and KARSTEN has described it (*Symbolae* XV p. 149) as he says "Ad caules *Trollii europaei* emortuas prope piscinam Olenji Maris glacialis". The fungus infects the living stems and produces its perithecia on the dead stems next year. v. HÖHNEL thinks it identical with *Heterosphaeria Morthieri* Fuckel (see *Fragmente z. Mykol.* 1106). I can not follow him in this.

**57. *Clathrospora pentamera* (Karsten) Berl. Syll. II p. 266.**

Concerning its nomenclature see LIND 1926 p. 165.

*Carex aquatilis*. Abisko.

*Carex Hepburnii*. Ellesmere Land (Fram Fjord 76°23').

*Carex incurva*. ibd.

*Carex misandra*. Ellesmere Land (Harbour Fjord 76°30').

*Carex stans*. Alaska (Camden Bay 70°).

*Elyna bellardi*. Ellesmere Land.

*Kobresia schoenoides*. Jakutsk (Bulkur 72°).

*Luzula nivalis*. Ellesmere Land (Bedford Pim Island).

*Juncus arcticus*. Disko.

*Juncus spec.* Ellesmere Land (Cape Rutherford).

- Alopecurus alpinus*. Spitzbergen, Novaya Zemlya,  
Cape Tscheljuskin.
- Calamagrostis strigosa*. Alten, Kiruna.
- Deschampsia arctica*. Ellesmere Land (Fram Fjord).
- Deschamp. caespitosa*. Abisko.
- Festuca ovina*. Ellesmere Land (Goose Fjord, Fram  
Harbour, Bedford Pim Island).
- Hierochloë alpina*. Arctic America (Cockburn Island).
- Poa abbreviata*. Ellesmere Land (Cape Rutherford,  
Bedford Pim Island).
- Poa glauca*. Ellesmere Land (Fram Harbour, Goose  
Fjord, Harbour Fjord).
- Puccinellia tenella*. Alaska.
- Pucc. Vahliana*. Ellesmere Land (Harbour Fjord).
- Trisetum spicatum*. Dovre.
- Melandrium apetalum*. Ellesmere Land (Goose Fjord  
and Harbour Fjord).
- Papaver radicum*. Arctic America (Lancaster Sound  
75°).
- Astragalus alpinus* Alten.
- Saxifraga caespitosa*. Norway (Bolvatn 67° and  
Dovre).
- Saxifraga tricuspidata*. Hudson Bay (Churchill).
- Androsace chamaejasmes*. King William Land (Ber-  
nard Harbour).
- Statice elongata*. *ibd.*
- Taraxacum hyparcticum*. Ellesmere Land (Fram  
Harbour).

In connection with our previous knowledge of this very interesting species (see LIND 1928 p. 30), the above collections show clearly how little fastidious it is in its selection of host-plants. It is found not only on monocotyledones and

dicotyledones but even on Filices. Its distribution is typically arctic-alpine, in the north it is found as far south as Finland (60°), Dovre (61°30') and the Færøes (62°), but after this, on the other hand, it is not found again before we reach Italy and Pamir. Also noticed from the Rocky Mountains (Utah).

**58. *Clathrospora planispora* (Ellis) Berlese.**

*Poa pratensis*. Franz Josef Land (Mabel Island) and Ellesmere Land (Fram Fjord).

Originally described on grass from Utah, further recorded from the north coast of Greenland (82°28').

**59. *Clathrospora elynae* Rabenh. Syll. II p. 273.**

*Carex rupestris*. Ellesmere Land (Harbour Fjord).

*Carex scirpoidea*. Hudson Bay (Churchill).

*Juncus arcticus*. Norway (Lom 61°50'), Disko.

*Luzula confusa*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land.

Its selection of host-plants is very peculiar, the fact is that it is able to grow on many different genera, but within each genus it has only one single or two main hosts and some few secondary hosts.

On *Juncus*, mainly on *J. arcticus* (subsidiary *J. trifidus*, *Jacquinii*).

On *Luzula*, mainly *L. confusa* (subs. *L. arctica*).

On *Carex*, mainly on *C. Hepburnii* (subs. on *C. curvula*, *rupestris*, *scirpoidea*, *supina* and *nardina*).

On *Elyna*, only on *El. spicata*.

On *Eriophorum*, only on *Er. polystachyum*.

On *Poa*, only on *P. alpigena*.

On *Deschampsia*, only on *D. alpina*.

I think it is on the point of forming several biological races. Its distribution is typically arctic-alpine. Very common in Spitzbergen, Artic America (incl. Greenland) and Ice-

land, on the other hand till now it has not been recorded from Novaya Zemlya or from Scandinavia where it seems to be very rare. It is common in the Alps (Sellajoch 2100 m, Furchapass 2450 m, Simplon 2020 m, Albulapass 2313 m) and I have recently seen it on *Juncus arcticus* from East-Switzerland (Val Bévères), and SACCARDO mentions it from Italy also.

**60. Pleospora macrospora** Schroeter Syll. II p. 263.

*Colpodium fulvum*. Preobraschenie Island 74°45'.

*Trisetum spicatum*. Novaya Zemlya.

*Hierochloë alpina*. Lapponia Norvegica (Alten, Lyngen, Sliravare in Kvanangen 1900 m), Lapponia Suecica, Lapponia Fennica (on several places), Novaya Zemlya (ibd.), Waigatsch, Konyambay, Hudson Strait (Port Burnvell), Eastern Quebec (Mt. Albert 950 m).

NANNFELDT refers it to Clathrospora because the spores are oblate. But at the same time its perithecia are furnished with stiff hair, which designates it as a Pyrenophora. In other words it connects Leptosphaeria, Pleospora, Clathrospora and Pyrenophora. I think it must be a very old type, representing the species from which the four said genera have their origin. Its nearest congeneric species are *Leptosphaeria mirabilis* Niessl, *Leptosphaeria hierochloae* Ouds., *Pyrenophora trichostoma* (Fries) Fuck. and others of this type with 2 or 3 transverse septa in the spores, longitudinal wall in a single cell only, few asci and extraordinarily large spores. (See also F. PETRAK 1923).

*Pleospora macrospora* was originally described from Lapponia Suecica on *Hierochloë alpina*, later on it has been found in several places in northernmost Scandinavia, Spitzbergen, Artic America and Greenland, so its distribution

may be characterized as high arctic, circumpolar. It is mainly found on dead leaves of *Hierochloë alpina*, but may occasionally be found on other grasses.

**61. Pleospora lycopodiicola** spec. nov.

Peritheciis sparsis, globoso-conoideis, glabris, atris, 300  $\mu$  diam. ostiolo papillato. Ascis crassis, clavatis, sursum late rotundatis basi in stipitem brevissimum, nodulosum desinentibus, octosporis, 105—110  $\mu \times 24 \mu$ . Paraphysibus numerosis, guttuligeris, 2—2.5  $\mu$  crassis. Sporidiis laxe distichis, utrinque subacuminatis, ad medium constrictis, parte superiori crassiori, transverse 7-septatis, verticaliter 1—3 septatis, flavis, 30—36  $\mu \times 10$ —14  $\mu$ . In bracteis exsiccatis subputridis Lycopodii.

*Lycopodium annotinum*. Lapponia Suecica (Nyrefernando, LÆSTADIUS leg.).

*Lyc. clavatum*. Mt. Dundret prope Gelivare (ipse leg.).

*Lyc. alpinum*. Kebnekaise (ipse leg.).

I have further seen the same species on *Lycopodium clavatum* from Denmark (Anholt).

**62. Pleospora straminis** Sacc. et Speg.

*Trisetum spicatum*. New Foundland (Doctor Brook).

**63. Pleospora Karstenii** Sacc. Syll. II p. 271, Syn.: **Pleospor. islandica** Johans.

*Carex scirpoidea*. Bernard Harbour.

*Carex rupestris*. Lapponia Imandrae (Chibina).

*Alopecurus alpinus*. Spitzbergen, Kong Karls Land (78°50'), Novaya Zemlya, Siberia (Tolstojnos).

*Arctagrostis latifolia*. Lapponia Tulomensis (Kildin), Novaya Zemlya, Waigatsch.

*Bromus arcticus*. Coronation Gulf.

*Calamagrostis neglecta*. Lapponia Suecica (Kiruna,

Torne Träsk, Nuolja 800 m), Siberia Jenisei (Nikandrovskij Island).

*Deschampsia caespitosa*. Cape Tcheljuskin.

*Dupontia Fisheri*. Novaya Zemlya.

*Elymus mollis*. Hudson Bay (Ranken Island).

*Festuca rubra*. Novaya Zemlya.

*Hierochloë pauciflora*. Preobraschenie Island, Alaska (Camden Bay).

*Koeleria asiatica*. Waigatsch.

*Trisetum spicatum*. Norway (Jotunfjæld 61°30'),  
Novaya Zemlya, New Foundland (Belle Isle).

It is an arctic-alpine species, common in all polar regions as far north as Greenland (83°2'), on many different host-plants of Glumiflorae. In the Alps it has only been found once, viz. in Berninaalp 2600 m.

#### 64. *Pleospora dura* Niessl.

*Carex incurva*. Hudson Bay (Ranken Inlet).

It is surprising to find this species, originally described on *Melilotus*, *Echium* and several other dicotyledonous plants at Brünn, now occurring on a *Carex* in America, there is, however, nothing in NIESSL's description which does not agree with our specimen. It belongs to the leptosphaerioidical species of *Pleospora*, the spores of which are divided midway by a marked constriction (as in *Pleosp. vagans*, *coronata* etc.), the transverse septa are numerous, but a longitudinal septum is only found in a single or two cells.

The species is very rare, I have collected it in Sweden (Åre) but otherwise it is not recorded from other places than Tyrol, Eisleben, Mähren and North Italy (BERLESE 1900 p. 25 and PETRAK 1927 p. 364). According to the description it is quite identical with *Pleospora leptosphaerioides* Allescher (1897 p. 48) from West-Greenland.

65. **Pleospora vagans** Niessl, Syll. II p. 267, Syn.: **Pleosp. deflectens** Karsten, Syll. II p. 266.

*Carex norvegica*. On the coast of the White Sea.

*Carex parallela*. Siberia Jenisei.

*Arctagrostis latifolia*. Lapponia Norvegica (Beljock),  
Lapponia Tulomensis (Kildin), Waigatsch, Novaya  
Zemlya.

*Calamagrostis confinis*. Lapponia Norvegica (Varan-  
ger).

*Calamagr. neglecta*. ibd. (Sörö), Kiruna, Kolgujev,  
Siberia Jenisei.

*Colpodium fulvum*. Siberia Arctica.

*Deschampsia alpina*. Lapponia Norvegica, Novaya  
Zemlya.

*Deschamp. caespitosa*. Siberia Jenisei.

*Hierochloë alpina*. New Foundland (Belle Isle).

*Poa arctica*. Lapponia Ponojensis (Orlow), Siberia  
(Irkapij).

*Poa glauca*. Scotland (Ben Lewis 1000 m), King Point  
(69°6').

*Puccinellia retroflexa*. Lapponia Murmanica (Semo-  
strow).

*Vahlodea atropurpurea*. ibd. (Woronin).

*Oxyria digyna*. Novaya Zemlya.

*Phaca frigida*. Abisko.

*Oxytropis campestris*. Lapponia Norvegica (Mortens-  
næs), Novaya Zemlya.

*Oxytr. leucantha*. Alaska (Port Clarence).

*Plantago maritima*. Waigatsch.

*Pleospora deflectens* and *Pleospora vagans* have hitherto been co-ordinated, as two nearly allied yet independent species. Before this tradition becomes too old I think it is time to

establish, that there is no difference to be found. *Pleospora vagans* is a very plurivorous and variable species, found both on monocotyledons and on dicotyledons and it is quite as common in arctic as in temperate regions.

**66. *Pleospora junci*** Passer. & Beltrani, Syll. II p. 273, Syn.:

***Pleosp. spinosella*** Rehm, Syll. II p. 272.

*Juncus arcticus*. Dovre (Jerkind), Abisko.

*Juncus triglumis*. Hudson Bay (Churchill).

It is an arctic-alpine species, formerly known from Tirol (2010 m) and from Sicily, I have also seen it on *Juncus arcticus* from Val Bévers in East-Switzerland and from Spitzbergen, and P. LARSEN (1932 p. 471) has collected it on *Juncus balticus* in Iceland.

**67. *Pleospora maritima*** Rehm, Syll. XIV p. 600.

*Triglochin palustris*. Hudson Bay (Churchill).

It is as yet impossible to have any opinion of the geographical distribution of this very rare species.

**68. *Pleospora gigaspora*** Karsten, Hedwigia 1884 p. 37,

Syn.: ***Pleosp. gigantasea*** Rostrup 1903, ***Pleosp. amplispora*** Ell. & Ev. 1884.

*Eriophorum polystachyum*. Siberia (flum. Boganida 71°15').

The spores are light yellow,  $105\ \mu \times 51\ \mu$  divided transversely by 16 septa and 6—8 times longitudinally, the cells are cubic and immediately disjoined. KARSTEN has described it from Lapponia Tulomensis (Kildin). ROSTRUP has described it on *Elymus arenarius* from Iceland, where later on it has also been found on the same host (P. LARSEN 1932 p. 471). ELLIS and EVERHARD have described it on dead stems of *Lupinus* from Mt. Paddo, Washington, and finally I have found it here in Denmark on dead stems of *Hypochaeris radicata*. In other words it is able to grow on

very different spec. of host-plants and is collected in extremely scattered localities. I think it is a very old species.

**69. *Pleospora magnusiana* Berlese.**

*Alopecurus alpinus*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land.

*Catabrosa algida*. Franz Josef Archipelag, Ellesmere Land, Jan Mayen.

*Catabrosa concinna*. Siberia (Jalmal).

*Poa abbreviata*. Grant Land.

*Poa alpina*. Hudson Bay (Churchill).

*Poa arctica*. Novaya Zemlya, Jugor Strait, Dickson Harbour, Preobrascheni Island, King William Land (Bernard Harbour), Ellesmere Land (Goose Fjord).

*Poa glauca*. Wollaston Land 70°, Ellesmere Land (Goose Fjord and Harbour Fjord).

*Poa pratensis*. Ellesmere Land (Hayes Sound 80°).

*Puccinellia angustata*. Waigatsch, Ellesmere Land (Harbour Fjord).

*Puccinellia Vahliana*. Novaya Zemlya.

I have formerly (1928 p. 26) rendered an account of the nomenclature and history of this species, at that time it was known from Spitzbergen only, now it appears to be quite common on many grasses and in many circumpolar regions.

**70. *Pleospora discors* (Dur & Mont.) Ces. Syll. II p. 230.**

*Eriophorum Scheuchzeri*. Jugor Strait.

*Luzula nivalis*. Ellesmere Land.

*Carex aquatilis*. Lapponia Murmanica.

*Carex atrata*. Abisko.

*Carex atrofusca*. ibd.

*Carex brunnescens*. Kebnekaise.

*Carex incurva*. Bernard Harbour (68°47').

*Carex lagopina*. Lapponia Imandrae.

- Carex pulla*. Lapponia Norvegica.  
*Carex ustulata*. Hudson Bay (Churchill).  
*Carex stans*. Novaya Zemlya.  
*Arctagrostis latifolia*. Novaya Zemlya, Coronation Gulf.  
*Calamagrostis confinis*. Lapponia Murmanica (Voronsk).  
*Calamagr. Holmii*. Jugor Strait (69°49'), Waigatsch.  
*Calamagr. neglecta*. Kebnekaise, Abisko.  
*Calamagr. strigosa*. Lapponia Norvegica (Alten and East-Finmark).  
*Colpodium fulvum*. Siberia Jenisei (70°20'), Preobrascheni Island.  
*Elymus mollis*. Framsnæs.  
*Phleum alpinum*. Abisko.  
*Poa alpigena*. ibd.  
*Poa alpina*. ibd.  
*Poa alpigena* × *arctica*. Novaya Zemlya.  
*Poa arctica*. ibd. (Packsussow Island 74°24').  
*Trisetum spicatum*. Dovre, Lapponia Suecica, Colorado (Dead Lake 3500 m), also from Pic Orizaba.

Found on many different species of Glumiflorae and common in all circumpolar regions (see also LIND 1924 c. fig.). Not entirely lacking in the Central-European lowlands, quite common, however, in the Alps. NISSL says (1877): "Wie es scheint besonders in den Alpen", WINTER has collected it at Albulapass (2313 m) and it is also recorded from Italy (Mt. Cenicio) and from Algier.

- 71. Pleospora serophulariae** (Desm.) v. Høhnel, Syn.:  
**Pleosp. infectoria** Fuckel, Syll. II p. 265, **Pleosp. vulgaris** Niessl Syll. II p. 243, **Pleosp. media** Niessl Syll. II p. 244.

*Carex macrochaeta*. Siberia (Konyam Bay 64°49').

*Eriophorum Scheuchzeri*. King William Land (Gjøa Harbour).

*Luzula nivalis*. Fram Fjord.

*Tofieldia palustris*. Abisko.

*Anthericum serotinum*. Alaska (Camden Bay).

*Festuca altaica*. King William Land (King Point).

*Poa abbreviata*. Ellesmere Land (Cape Rutherford).

*Poa alpina*. Jan Mayen.

*Poa arctica*. Novaya Zemlya, King Point, Bernard Harbour.

*Thalictrum alpinum*. Kebnekaise.

*Trollius europaeus*. ibd.

*Polygonum viviparum*. Bernard Harbour.

*Arabis humifusum*. Hudson Bay (55°).

*Arab. petraea*. Novaya Zemlya.

*Braya purpurascens*. Waigatsch.

*Papaver radicum*. Franz Josef Archipelago (Cape Flora), Cape Tscheljuskin, Ellesmere Land (Fram Harbour and Goose Fjord).

*Alsine stricta*. Lapponia Ponojensis (Orlow).

*Cerastium alpinum*. Lapponia Murmanica.

*Stellaria longipes*. Franz Josef Archipelago.

*Melandrium apetalum*. Abisko (800 m), Novaya Zemlya, Harbour Fjord.

*Silene acaulis*. Novaya Zemlya.

*Astragalus alpinus*. ibd.

*Trifolium pratense*. Kiruna.

*Oxytropis leucantha*. Hudson Bay (Wager Inlet).

*Saxifraga aizoides*. Abisko, Ellesmere Land (Harbour Fjord 76°30').

*Saxifr. caespitosa*. Norway (Finse 1400 m), Franz

Josef Archipelago (Cape Meale), Novaya Zemlya,  
Ellesmere Land.

*Saxifr. hirculus*. King William Land, Ellesmere Land.

*Saxifr. oppositifolia*. Cape Tscheljuskin.

*Rhinanthus minor*. Abisko.

*Euphrasia latifolia*. ibd.

*Eritrichium villosum*. Siberia (Ostia Lenae).

*Achillea millefolium*. Kalixfors.

*Saussurea alpina*. Abisko.

*Solidago virgaurea*. Abisko, Nuolja, Gelivare.

In view of priority v. HÖHNEL has applied the name *Pleosp. scrophulariae* to this species, hitherto known under several other names. FÜCKEL has described it as *Pleos. infectoria* and NIESSL has further described it twice. I have now examined a sufficiently large material of this very common and very variable species, and I have found it impossible to fix the characteristics described by NIESSL and FÜCKEL. NIESSL says (1876 p. 188): "Kennt man aber einmal beide, so wird man sie nicht wieder verwechseln", but the characteristics, described by him with respect to both species (colour and size of the spores) may be found again in the same host-plant, nay in the same perithecium. The colour of the spores does not depend on the degree of maturity only, in arctic regions I have always found it considerably darker than in Denmark. I think NIESSL may possibly have examined lowland forms with lighter spores and forms from the high mountains at Brünn with darker spores.

In the above proposed limitation *Pleospora scrophulariae* is an extremely plurivorous species, and ubiquitous, just like *Pleosp. herbarum*, *Pleosp. vagans* and other.

**72. *Pleospora herbarum*** (Fries) Rabenh. Syll. II p. 247.

*Primula borealis*. Alaska (Camden Bay).

- Arabis humifusum*. Hudson Bay (55°).  
*Hedysarum Mackensii*. Hudson Bay (Churchill).  
*Astragalus alpinus*. Flumen Boganida.  
*Astrag. frigidus*. Abisko, Preobraschenie Island.  
*Oxytropis Belli*. Hudson Bay (Ranken Inlet).  
*Oxytr. campestris*. Norway (Eastern Finmark, Varranger), Lapponia Imandrae.  
*Oxytr. deflexa*. Lapponia Norvegica (Kontokeino).  
*Potentilla nivea*. Lapponia Suecica (Njunnats), Newfoundland (Pistolet Bay).  
*Saxifraga caespitosa*. Canada (Canmore), Washington (Goat Montains).  
*Euphrasia latifolia*. Abisko.  
*Chrysanthemum integrifolium*. Bernard Harbour.  
*Taraxacum glabrum*. Novaya Zemlya.  
*Arnica alpina*. Bernard Harbour.  
*Youngia pygmaea*. Alaska (Port Clarence 65°5').

Like the above mentioned, a species of very frequent occurrence; I have also seen it on *Potentilla nivea* from Mt. Altai, Central Asia, 2600 m and on *Potentilla nivalis* from Montpellier (St. Christophe 1800 m). In the literature it is mentioned from all the tolerably well examined countries in Europe, and in America it is common from Greenland to México, recorded even from Teneriffa, Madeira and Mesopotamia. Early authors have confounded it with other related species, especially with *Pleospora discors*. The difference between the two, however, is obvious, not only in the structure of the spores (in *Pl. herbarum* the upper half is considerably broader than the lower one, the constriction more pronounced than in *discors*, the spores of which are more evenly broad and larger), but also in its selection of host-plants, *Pleosp. discors* being only found on

Glumiflorae while *Pl. herbarum* is found on nearly all species of dicotyledons and also on the genera *Allium*, *Orchis*, *Asparagus* and *Convallaria*, but never on Glumiflorae. It prefers, however, dead stems of Papilionaceae and Compositae.

**73. Pleospora arctica** Fuckel Syll. IX p. 882.

*Epilobium latifolium*. King William Land (Gjøa Harbour), Ellesmere Land (Harbour Fjord).

A very rare species, one collected on this one host and only from high-arctic regions. ROSTRUP proposes (1888 p. 563) to unite it with *Pleospora herbarum*, but in this I do not quite agree with him.

**74. Pleospora rubicunda** Niessl Syll. II p. 252.

*Cerastium trigynum*. Norway (Bosekop).

Ascis cylindraceis,  $153 \mu \times 18 \mu$ , sporidiis 12-septatis,  $27-30 \mu \times 10-12 \mu$ , castaneis, paraphysibus numerosis, ascis longioribus.

Originally described on *Sambucus Ebulus* from Brunn, extremely rare.

**75. Pleospora papillata** Karsten Syll. II p. 261.

*Angelica Archangelica*. Kebnekaise.

**76. Pleospora Wulfii** Lind 1928 p. 27 c. icone.

*Stellaris longipes*. Jugor Strait.

Hitherto it was only recorded from Spitzbergen, on the same host, recently I have seen it from East Greenland (leg. TYGE BÖCHER 1932).

**77. Pleospora pyrenaica** Niessl Syll. II p. 254.

*Draba alpina*. West-Greenland (Arsuk  $61^{\circ}10'$ ).

*Melandrium triflorum*. Greenland (Kugsinarcuak, Vaigat).

Described from the highest Pyrenees on *Draba tomentosa*; I think it is an arctic-alpine species, very rare.

**78. Pleospora mendax** (de Not.) Sacc. Syll. II p. LXIII.*Saxifraga caespitosa*. Ellesmere Land (Goose Fjord).

Described on *Saxifraga* from Italia Borealis, like Nr. 77 an arctic-alpine, very rare species.

**79. Pleospora coronata** Niessl, Syn.: **Pyrenophora cor.** (N.)

Sacc. Syll. II p. 283.

*Achillea millefolium*. Gelivare.*Pedicularis Oederi*. Jugor Strait.*Braya purpurescens*. Waigatsch.

Arctic-alpine species, wanting in the Central-European lowlands.

**80. Pyrenophora hispida** (Niessl) Sacc. Syll. II p. 284.*Melandrium affine*. Lapponia Norvegica (Alten and Bosekop), Boganida.*Melandr. apetalum*. Lapponia Norvegica, Lapponia Suecica (Torneå).*Minuartia rubella*. Novaya Zemlya.

Arctic-alpine species, recorded from many circumpolar places (Hardanger, Lapponia Suecica, Spitzbergen, Labrador) as well as from many alpine localities (Zermatt 2300 m, Tyrol, Brünn, Graz, and Italy).

**81. Pyrenophora setigera** (Niessl) Sacc. Syll. II p. 281.*Melandrium apetalum*. Abisko.*Minuartia rubella*. Hudson Bay (Churchill).*Saxifraga caespitosa*. Dovre.*Pedicularis lanata*. Bernard Harbour.

Arctic-alpine species, recorded from Spitzbergen and northernmost Scandinavia and further from Mähren and Crestamora. I have recently seen it on *Saxifraga caesia* from Engadin (1800 m).

**82. *Pyrenophora phaeocomoides*** (Berk. and Br.) Sacc. Syll. II p. 280.

*Primula sibirica*. Hudson Bay.

*Androsace chamaejasme*. Alaska.

*Andros. triflora*. Novaya Zemlya (diff. places), Siberia orientalis (Ljachow Insel).

The specimens of *Androsace triflora* from Novaya Zemlya (Bessimyannya Bay, Feilden legit, August 12, 1897) are surely the same that Pearson has studied (1899 p. 228), he asserts that he has found *Pyrenophora helvetica* on it. The spores I have seen are, however, five-septate like *Phaeocomoides* and not eight-septate like *Helvetica*.

It is an arctic-alpine species, collected in Britannia, Moravia, Stygia and Italy.

**83. *Pyrenophora filicina*** Lind 1910 p. 157 Syll. XXII p. 280.

*Cystopteris fragilis*. Lapponia Imandrae (Mt. Schellesnoja).

Hitherto recorded from Spitzbergen, Novaya Zemlya and Greenland (77°).

**84. *Pyrenophora chrysospora*** (Niessl) Sacc. Syll. II p. 285 and Syll. IX p. 896.

*Equisetum scirpoides*. Nuolja.

*Chamaerepes alpina*. Lapponia Suecica (Titir).

*Tofieldia palustris*. Abisko and Greenland.

*Anthericum serotinum*. Alaska (Camden Bay).

*Alnus incana*. Abisko.

*Trollius europaeus*. ibd.

*Anemone parviflora*. Bernard Harbour, Hudson Bay (Churchill).

*Potentilla nivea*. Dovre.

*Papaver radicum*. Cape Tscheljuskin.

- Eutrema Edwardsii*. Lapponia Ponojensis (Orlow),  
Ellesmere Land, (Muskox Fjord).
- Silene acaulis*. Lapponia Norvegica (Talvik), Kebne-  
kaise, Ellesmere Land (Harbour Fjord).
- Cerastium alpinum*. Alten, Jan Mayen.
- Arenaria ciliata*. Lapponia Imandrae.
- Minuartia rubella*. Lapponia Norvegica, Bernard Har-  
bour.
- Astragalus alpinus*. Lapponia Murmanica.
- Bupleurum americanum*. Alaska (Port Clarence).
- Pachypleurum alpinum*. Novaya Zemlya.
- Saxifraga caespitosa*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land  
(Goose Fjord).
- Saxifr. hirculus*. Novaya Zemlya.
- Saxifr. oppositifolia*. Novaya Zemlya.
- Saxifr. tricuspidata*. Hudson Bay (Churchill).
- Euphrasia minima*. Abisko.
- Bartsia alpina*. Abisko.
- Pedicularis hirsuta*. Lapponia Norvegica (Talvig).
- Androsace chamejasme*. Taimyr, St. Lawrence Bay.
- Plantago maritima*. Waigatsch.
- Plant. juncooides*. Labrador (Torngat Region).
- Myosotis silvatica*. Siberia (Tolstoinos 70°10').
- Antennaria alpina*. Kebnekaise.
- Achillea millefolium*. Abisko.
- Artemisia borealis*. Novaya Zemlya (71°24').
- Artem. comata*. Alaska (Camden Bay 70°).
- Artem. hyperborea*. Bernard Harbour.
- Arnica alpina*. ibd. and King William Land (Herschell  
Island).
- Cirsium heterophyllum*. Nuolja.

*Saussurea alpina*. Abisko.

*Pyrethrum bipinnatum*. Waigatsch.

Typical arctic-alpine species, in earlier papers often confounded with the following, both host-plants and distribution are the same. The southernmost localities in Scandinavia are Åreskutan 63°30' and Dovre 62°. It has again been found in the high Alps. WINTER writes (1880 p. 173): "Die häufigste Art am Albula" and further (1887 p. 514), that it is a true alpine species not found in the lowlands. JAAP, VOSS and BERLESE mention it from the mountains of Helvetia, Krain, Italy and Montenegro.

85. *Pyrenophora Cerastii* (Ouds.) Lind 1924 p. 18, Syn.:

*Pyren. glacialis* (Niessl) Berlese, *Pyren. chrysospora*

(Niessl) Sacc. var.: *polaris* Karsten Syll. IX p. 896,

*Pyren. pestalozzae* Magnus 1903 p. 582.

*Salix rotundifolia*. Alaska (Camden Bay).

*Polygonum viviparum*. Ellesmere Land (Harbour Fjord).

*Oxyria digyna*. Alaska (Camden Bay).

*Ranunculus affinis*. Hudson Bay (Ranken Inlet).

*Anemone Drummondii*. King Point.

*Anem. narcissiflora*. St. Lawrence Bay.

*Alsine arctica*. ibd.

*Alsine macrocarpa*. Novaya Zemlya, Dickson Harbour, Taimyr, Dudino, Ostia Lenae, King Point.

*Alsine stricta*. Kebnekaise.

*Melandrium apetalum*. Alaska (Icy Reef).

*Cerastium alpinum*. Lapponia Norvegica (Alten, Kaafjord), Kiruna, Lapponia Murmanica, Novaya Zemlya (70°34'), Harbour Fjord, Greenland (Disko), Jan Mayen.

*Cerast. Regelii*. Siberia Jenisei.

- Minuartia rubella*. Ellesmere Land (Fram Fjord 76°23'), Greenland (Disko).
- Sagina nodosa*. Lapponia Varsugae.
- Stellaria longipes*. Grant Land (Cape Richardson 82°35').
- Silene acaulis*. Novaya Zemlya.
- Arabis petraea*. ibd.
- Astragalus alpinus*. Lappona Murmanica, Novaya Zemlya.
- Hedysarum obscurum*. Siberia (Konyambay).
- Oxytropis campestris*. Lapponia Norvegica, Lapponia Imandrae, Novaya Zemlya.
- Oxytropis sordida*. Lapponia Murmanica, Hudson Bay (Churchill).
- Oxytropis nigrescens*. St. Lawrence Island.
- Saxifraga aizoides*. King William Land (Bernard Harbour), Hudson Bay (Churchill).
- Saxifraga cernua*. Novaya Zemlya, Fram Harbour.
- Saxifraga hirculus*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land (Harbour Fjord).
- Saxifraga nivalis*. Novaya Zemlya.
- Saxifraga tricipidata*. Ellesmere Land (Harbour Fjord).
- Epilobium latifolium*. Novaya Zemlya.
- Pedicularis lanata*. Alaska, Baffin Land, Ellesmere Land.
- Eritrichium villosum*. Novaya Zemlya.
- Androsace chamejasme*. King William Land (Bernard Harbour).
- Linnaea borealis*. Abisko.
- Campanula rotundifolia*. Lapponia Ponojensis.
- Campan. uniflora*. Hudson Strait (Port Burwell).

*Valeriana capitata*. Waigatsch.

*Chrysanthemum arcticum*. Lapponia Murmanica,  
Hudson Bay.

*Achillea millefolium*. Lapponia Norvegica (Mortens-  
næs).

It is an arctic-alpine species like the other mentioned species of *Pyrenophora*, never found in temperate lowlands, but MAGNUS (1903) reports it from Phrygia, and I have seen it on *Potentilla nivea* from Mt. Altai.

**86. *Pyrenophora androsaces* (Fuckel) Sacc., Syll. II p. 284.**

*Oxyria digyna*. Waigatsch, Novaya Zemlya, Preobraschenie Island, Ellesmere Land (Cape Rutherford), Jan Mayen.

*Ranunculus glacialis*. Nuolja 1000 m.

*Silene acaulis*. Tromsø.

*Cerastium Regelii*. Novaya Zemlya.

*Melandrium affine*. Siberia (Boganida), Bernard Harbour, Skraeling Island.

*Alsine arctica*. King Point.

*Arabis petraea*. Novaya Zemlya.

*Braya pilosa*. At the mouth of the Mackenzie River.

*Potentilla bipinnatifida*. Hudson Bay (Churchill).

*Pot. emarginata*. Siberia (Maud Harbour).

*Pot. littoralis*. Hudson Bay (Churchill).

*Pot. multifida*. Hudson Bay (Churchill).

*Pot. pulchella*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land (Castle Rock, Goose Fjord), Grant Land (Fort Conger 81°40').

*Pot. rubricaulis*. Ellesmere Land (Fram Harbour, Falcon Cliff).

*Pot. sericea*. Waigatsch, Novaya Zemlya.

*Oxytropis campestris*. Novaya Zemlya.

*Libanotis* spec. Siberia (Ostia Lenae).

*Saxifraga nivalis*. Ellesmere Land (Fram Harbour).

*Halianthus peplodes*. Kolgujev, Waigatsch, Pitlekai.

*Polemonium boreale*. Lapponia Norvegica (Sydvanger), Kolgujev, Siberia (Wrangel Island).

*Pedicularis capitata*. Taimyr, St. Lawrence Bay, Duckett, Ellesmere Land.

*Pedicularis sudetica*. Novaya Zemlya, King Point.

Very common in arctic regions far up in North-Greenland  $83^{\circ}6'$ , it was unknown in Scandinavia, till I found it in some of the northernmost localities (Tromsø, Nuolja 1000 m); entirely wanting between  $68^{\circ}$  and  $47^{\circ}$ , where it is found again on the highest mountains (1000 m to 2313 m) in Switzerland, Tyrol and Oberkrain.

**87. Pyrenophora comata** (Niessl) Sacc.

*Oxyria digyna*. Alaska (Camden Bay).

*Anemone Drummondii*. Alaska (Sadlerochit River), King Point.

*Anem. hirsutissima*. King Point.

*Ranunculus sulfureus*. Alaska (Camden Bay), Ellesmere Land (Goose Fjord).

*Eutrema Edwardsii*. King William Land.

*Braya purpurascens*. Ellesmere Land (Harbour Fjord, Muskox Fjord).

*Arabis petraea*. Novaya Zemlya.

*Cardamine bellidifolia*. Waigatsch.

*Matthiola nudicaulis*. Novaya Zemlya, Taimyr, Herschell Island.

*Pachypleurum alpinum*. Novaya Zemlya.

*Libanotis villosus*. Ostia Lenae.

*Oxytropis deflexa*. Lapponia Norvegica (Kontokeino).

*Oxytropis campestris*. Lapponia Norvegica (Østfinmarken), Kolgujev.

*Saxifraga caespitosa*. Novaya Zemlya.

*Saxifr. cernua*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land.

*Saxifr. hirculus*. King William Land.

*Mertensia pilosa*. King William Land (King Point).

*Pedicularis hirsuta*. Greenland (Igpik).

*Pedicularis sudetica*. Novaya Zemlya, King William Land.

*Taraxacum arcticum*. Novaya Zemlya (Olenje Island).

Just like the species of *Pyrenophora* mentioned before, a typical arctic-alpine species, collected in Norway (Dovre), Sweden 900 m, Spitzbergen, Novaya Zemlya, Arctic America (Kingua Fjord), Alaska, Greenland, up to 79°8', and in Iceland. In the Alps it is known from Brünn, München, Starnberg, also from Caucasus.

**88. *Pyrenophora polyphragmia* Sacc. Syll. II p. 286.**

*Polemonium boreale*. King Point.

*Polemonium coeruleum*. Lapponia Tulomensis (Kildin Island).

Arctic-alpine species, recorded from Jemtland 700 m, from Tyrol and Montenegro; I think it is identical with or very nearly related to *Pleospora multiseptata* Starb. and with *Pleospora fenestrata* Niessl.

Most species of *Pyrenophora* are remarkably plurivorous. Three of them only viz.:

*Pyrenophora filicina* on *Cystopteris*.

*Pyren. venturia* on *Dryas*.

*Pyren. paucitricha* on *Salix*

are limited to a single genus of host-plants. Most of them occur on Dicotyledones, *Pyrenophora trichostoma*, *Pyr. relicina*, *Pyr. phaeocomes*, and *Pyr. Wichuriana* only are exclusively restricted to Monocotyledones. I have found the above *Pyrenophora polyphragmia* on *Festuca* and *Calama-*

grostis (1928 p. 67) while SACCARDO reports that he has found it "in caulibus herbarum majorum", it is the only one that has been found both on Mono- and Dicotyledones. In one that regard to distribution, there is a remarkably sharp boundary between the arctic-alpine species mentioned above, and the species (*Pyr. phaeocomes*, *Pyr. relicina* and *Pyr. trichostoma*) which are found in the lowlands only. The latter are more typical (with peritheciis sclerotiaceis), the former are not at all sclerotiaceis.

From the above comparison of collections from arctic regions it is evident that most species of Pyrenophora may be found on many different host-plants while on the other hand many dead stalks of Polemonium, Pedicularis, Potentilla or Silene may house 2—4 species of Pyrenophora socially. There must be a natural reason for the fact that these species with hairy or prickly peritheciis thrive much more vigorously in arctic than in temperate regions, but I cannot see any safe explanation of this phenomenon.

*Pyrenophora hispida* seems inclined to specialize on Melandrium and some other spec. of Caryophyllaceae.

#### 6. Ord. Hypocreales.

##### 89. *Nectria dacrymella* (Nyl.) Karsten.

*Trollius europaeus*. Kebnekaise.

Hitherto recorded from Fennia and Tyrol only.

##### 90. *Nectriella carnea* (Desm.) Sacc.

*Carex aquatilis*. Abisko.

##### 91. *Gibbera Vaccinii* Fries.

*Vaccinium vitis idaea*. Abisko.

Commonly distributed in all European countries.

##### 92. *Claviceps microcephala* (Wallr.) Tul. Syll. II p. 565.

*Alopecurus nigricans*. Lapponia Norvegica (Sydvaranger).

7. Ord. Sphaeriales.

1. Fam. **Fimetariaceae.**

93. **Sordaria discospora** (Awd.) Niessl.

*In fimo anserino.* Abisko.

94. **Sporormia intermedia** Awd.

*In fimo leporino* etc. Abisko.

According to the plan of the present work, which only covers parasites and saprophytes on phanerogams, these few Fungi Fimicoli might as well have been passed by in silence.

2. Fam. **Sphaeriaceae.**

95. **Coleroa alchimillae** (Fries) Wt. Syll. I p. 593.

*Alchimilla acutangula.* Lapponia Rossica.

Common all over Europe, Caucasus and Greenland.

96. **Chaetosphaeria potentillae** Rostrup 1894 p. 23.

*Alchimilla alpina* Norway (Telemarken).

Originally described from Greenland and found in several places in Greenland up to 70° and 82°29', but never before observed outside of Greenland.

97. **Herpotrichia nigra** Hartig Syll. IX p. 858, Syn.: **Herpot. mucilaginosa** Starb., **Herpot. juniperi** (Duby) Petrak 1925 pp. 43 & 214.

*Juniperus communis.* Kebnekaise.

In the literature it is mentioned on *Juniperus* from Sweden (ALLESCHER 1889 p. 57), Iceland, Norway, Greenland 60°—61° and on *Juniperus*, *Picea* and *Pinus* on mountains in Bavaria and Helvetia. It is not entirely wanting in Denmark and the European Lowlands, but it is rare, probably because its occurrence depends on the host plant being long covered with snow during the winter, therefore it is also wanting in West Norway (JØRSTAD 1925 p. 108).

**98. Melanomma cinereum** (Karsten) Sacc.

*Salix Richardsonii*. King William Land (Herschell Island).

**99. Melanomma dryadis** Johanson Hedwigia 1890 p. 160, Syll. IX p. 804.

*Dryas octopetala*. Boganida.

*Dryas integrifolia*. Grant Land 82°30'.

It seems to be very rare; hitherto only known from Jemtland and from North-East Greenland 83°15'.

**100. Lizonia distincta** Karsten, Syll. I p. 574.

*Hierochloë alpina*. Lapponia Ponojensis (Orlow).

The finding place mentioned, does not fall outside the narrow circle from which this species has hitherto been recorded viz. Spitzbergen and Åbo in South Finland 60°20'.

### 7. Fam. **Lophiostomaceae.**

**101. Lophiostoma arundinis** (Fries) Ces., Syll. II p. 600 & IX p. 1090. Syn.: **Lophiost. semiliberum** (Desm.) Ces.

*Milium effusum*. Abisko.

A southern species, never before found so far north. In South Finland it has been found at Mustiala.

### 8. Fam. **Mycosphaerellaceae.**

**102. Laestadia graminicola** Rostrup 1888 p. 548.

*Poa glauca*. Ellesmere Land (Harbour Fjord, Baren Vallies and Fram Harbour).

F. PETRAK and H. SYDOW (1924 p. 355) have examined an "äusserst dürftige Probe des Originalexemplares", there seems to be some misunderstanding, the spores are described as "1-zellig", but afterwards they write: "Als Laestadia

kommt sie, der 2-zelligen Sporen wegen, jedenfalls gar nicht in Betracht".

The species is known from Greenland and Iceland, always on the same host.

**103. *Laestadia potentillae*** Rostrup 1891 p. 615.

*Potentilla maculata*. Abisko.

F. PETRAK and H. SYDOW (1924 p. 358) have examined ROSTRUP'S original specimens without finding the same fungus. Hitherto known from Greenland and Iceland.

**104. *Laestadia veronicae*** Rostrup 1903 p. 300.

*Veronica saxatilis*. Lapponia Norvegica (Talvik).

Originally described from Iceland, but never found again.

**105. *Ascospora melaena*** (Fries) Wt., Syn.: *Asteroma melaenum* (Fries) Niessl, *Asterina mel.* Sacc., Syll. I p. 48, *Sphaerella mel.* Awd., Syll. I p. 513.

*Phaca frigida*. Kalixfors.

I think it must be designated as arctic-alpine, it is known from Dovre and is common in Sweden (FRIES: Syst. Myc. II p. 431), but is wanting in Denmark. It appears again in Luxembourg, Bavaria, Austria and Tyrol.

**106. *Mycosphaerella equiseti*** (Fuckel) Schroeter, Syll. I p. 534.

*Equisetum pratense*. Abisko.

*Equ. palustre*. ibd.

Nearly related to *Mycosph. Tassiana* but it has more slender asci, the perithecia are more globular, the spores more elliptical  $16-18 \mu \times 6-7 \mu$ .

Known from Austria, Denmark, Krain and Helvetia (Montagny).

**107. *Mycosphaerella lycopodii*** Peck.

*Lycopodium annotinum*. Abisko.

Very seldom collected in Europe, I have, however, seen it once from Denmark.

- 108. *Mycosphaerella juncaginearum*** (Lasch) Schroeter 1908 p. 369, Syn.: ***Phaeosphaerella junc.*** Sacc., Syll. XI p. 312, ***Dothidea junc.*** Lasch, ***Diaporthe junc.*** Rostrup 1895 p. 208 and 1903 p. 319, Syll. XI p. 311. The sterile mycelium is called ***Asteroma juncaginearum*** Rabenhorst, Syll. III p. 214, ***Ectostroma trigloch.*** Ouds. Syll. XVI p. 1109 and ***Asteroma Calvadosii*** Desm., Syll. III p. 214.

*Triglochis palustris.* Hudson Bay (Churchill).

Just like *Ascospora himantia* and *Ascospora reticulata* this species has a sterile mycelium, which was previously called by a special name (*Asteroma*, *Ectostroma* etc.) although it cannot produce conidia or any other form of fructifying organs.

*Mycosphaerella juncaginearum* is a southern species, known from many places in Europe (Holland, Denmark, Germany etc.). It is never found north of the arctic circle, the northernmost place is Umeå in Sweden 64° and Iceland 64°. It has not been found outside of Europe before.

- 109. *Mycosphaerella perexigua*** (Karsten) Johanson, Syll. I p. 528.

*Luzula arcuata.* Nuolja, Lapponia Murmanica.

*Luz. campestris.* Siberia Jenisei.

*Luz. confusa.* Abisko, Piteå Lappmark, Lapponia Murmanica, Lapponia Rossica, Waigatsch, Actinieviken, St. Lawrence Island, Ellesmere Land (Goose Fjord).

*Luz. spicata.* Abisko.

*Luz. sudetica.* ibd.

*Luz. Wahlenbergii*. Lapponia Murmanica, Novaya Zemlya, Siberia 50°5'.

*Juncus arcticus*. Dovre (Jerkind), Abisko, Bjørkliden.

*Junc. arcuatus*. Lule Lappmark (Kjerkevare).

*Junc. biglumis*. Abisko, Bjørkliden, Waigatsch, Novaya Zemlya, Actinieviken.

*Junc. trifidus*. Lapponia Norvegica (Hammersfest and Sakkabani), Kebnekaise, Abisko, Gelivare, Lapponia Murmanica.

*Junc. triglumis*. Hammersfest, Abisko, Lapponia Murmanica, Lapponia Ponojensis (Orlow).

*Elyna Bellardi*. Ellesmere Land.

*Eriophorum vaginatum*. Abisko.

*Eriophorum angustifolium*. Greenland (Disko).

*Scirpus caespitosus*. Abisko.

*Carex rotundata*. ibd.

I have also seen it on *Juncus arcticus* from Helvetia (Val Bévers). It is certainly very common on *Juncus* and *Luzula*, but ignored on account of its smallness.

**110. *Mycosphaerella pusilla*** (Awd) Johanson, Syll. I p. 530.

*Carex brunnescens*. Kebnekaise.

*Carex Buxbaumii*. Norway (Magerø).

*Carex membranopacta*. Hudson Bay (Fullerton), Ellesmere Land.

*Carex norvegica*. Lapponia Norvegica (Varanger).

*Carex pedata*. Lapponia Norvegica (Næver Fjord), Lapponia Imandrae (Kantalax), Siberia Jenisei (Dudino).

*Carex pulla*. Lapponia Imandrae, Waigatsch.

*Carex rigida*. Boganida.

*Carex rotundata*. Lapponia Imandrae, Siberia Jenisei (Dudino).

*Carex rostrata*. Abisko.

*Eriophorum russeolum*. Alten.

*Festuca ovina*. Nuolja 1000 m.

*Poa glauca*. King Point.

*Colpodium fulvum*. Preobraschenie Island.

*Alopecurus alpinus*. Taimyr.

Generally distributed not only in all circumpolar regions but also in the temperate regions of Europe, right down to Naples, and in America. On many different host-plants of Glumiflorae.

**111. *Mycosphaerella lineolata*** (Desm.) Schroeter, Syll. I p. 531.

*Carex atrata*. Lapponia Norvegica (Sörö).

*Carex glareosa*. Nuolja.

*Carex rigida*. Hudson Bay (Fullerton).

*Scirpus* sp. Kebnekaise.

*Arctagrostis latifolia*. Lapponia Norvegica (Mortensnæs).

*Calamagrostis neglecta*. Abisko, Kiruna, Siberia Jenisei.

*Poa glauca*. Nuolja 900 m.

*Poa nemoralis*. Nuolja.

*Milium effusum*. Abisko.

*Triticum caninum*. ibd.

Common in temperate regions, mostly on *Calamagrostis*. Known from Minussinsk in Siberia (see SACC. 1896 p. 17).

**112. *Mycosphaerella wichuriana*** (Schroeter) Johans., Syll. I p. 530.

*Luzula confusa*. Dickson Havn.

*Juncus triglumis*. Hudson Bay (Churchill).

*Carex aquatilis*. Abisko.

*Carex atrofusca*. ibd.

- Carex capitata*. Lapponia Murmanica.  
*Carex dioeca*. Abisko.  
*Carex ornithopoda*. ibd.  
*Carex rariflora*. Novaya Zemlya.  
*Carex rigida*. Hammersfest, Abisko.  
*Carex rupestris*. Lapponia Norvegica (Salten 67°30').  
*Carex salina*. Lapponia Norvegica.  
*Carex stans*. Siberia (Flumen Boganida 71°5').  
*Carex ustulata*. Hudson Bay.  
*Eriophorum opacum*. Lapponia Norvegica (Mortensnæs).  
*Erioph. polystachyum*. Novaya Zemlya, Dickson Havn, Actinieviken.  
*Erioph. russeolum*. Lapponia Norvegica (Alten).  
*Scirpus caespitosus*. Kebnekaise.  
*Poa glauca*. Grants Land (Fort Conger), Ellesmere Land (Harbour Fjord), Hudson Bay (Ranken Inlet).  
*Festuca ovina*. Nuolja 1000 m.  
*Dupontia Fisheri*. Franz Josef Archipelago (Mabel Island).  
*Arctagrostis latifolia*. Waigatsch, Novaya Zemlya, Taimyr, Siberia Jenisei (Nicandrovsky Island), Alaska (Icy Reef 69°), King Point.  
*Calamagrostis confinis*. Lapponia Norvegica (Tana Elv).  
*Calamagr. deschampsiioides*. Lapponia Varsugae.  
*Calamagr. neglecta*. Lapponia Murmanica (Tsipnavolak).  
*Calamagr. strigosa*. Lapponia Norvegica (Alten).  
*Trisetum arostideum*. Siberia Jenisei (Dudino).  
*Trisetum spicatum*. Dovre (Kongsvold).

It is widely distributed and very common in all arctic and subarctic regions, the southernmost localities are: The Färöes, Dovre in Norway and Jemtland in Sweden and here only on the mountains. It was originally described from Lapponia Suecica (Kvikkjokk 67°).

**113. *Mycosphaerella tassiana* (de Not.) Johanson, Syll. I p. 530.**

*Lycopodium alpinum*. Nuolja.

*Triglochin palustris*. Hudson Bay (Churchill).

*Juncus biglumis*. Björkliden, Ellesmere Land (Fram Harbour).

*Juncus triglumis*. Abisko.

*Luzula arcuata*. Nuolja.

*Luz. nivalis*. Grant Land (Cape Richardson), Ellesmere Land (Fram Fjord).

*Eriophorum polystachyum*. Ellesmere Land (Bedford Pim Island).

*Erioph. Scheuchzeri*. Lapponia Norvegica (Bosekop).

*Erioph. vaginatum*. Abisko.

*Carex alpina*. Lapponia Norvegica (Alten).

*Carex atrata*. Abisko.

*Carex canescens*. Lapponia Norvegica (Sörö).

*Carex incurva*. Ellesmere Land.

*Carex membranopacta*. ibd.

*Carex ornithopoda*. Abisko.

*Carex pedata*. Lapponia Norvegica (Varanger).

*Carex stans*. Abisko, Coronation Gulf, Ellesmere Land (Alexandra Fjord), Hudson Bay (Ranken Inlet).

*Festuca ovina*. Novaya Zemlya, Grant Land (Cape Richardson 82°35'), King William Land (Gjøa Harbour), Ellesmere Land, Jan Mayen.

*Festuca rubra*. Novaya Zemlya, Disko, Jan Mayen.

- Poa abbreviata*. Grant Land (Fort Conger), Ellesmere Land (Bedford Pim Island and Cape Rutherford).
- Poa alpina*. Abisko, Nuolja, Kolgujuk, Wajgatsch.
- Poa arctica*. Franz Josef Archipelago, Ellesmere Land.
- Poa cenisia*. Disko.
- Poa glauca*. Norway (Hallingdalen 1200 m, Alten), Abisko, Ellesmere Land (Fram Fjord, Goose Fjord, Harbour Fjord).
- Poa pratensis*. Ellesmere Land (Fram Fjord, Skraeling Island).
- Catabrosa algida*. Ellesmere Land (Cape Sabine).
- Catabrosa concinna*. Novaya Zemlya.
- Puccinellia angustata*. Wajgatsch, Ellesmere Land.
- Pucc. phryganodes*. Preobraschenie Island, Disko.
- Pucc. tenella*. Alaska.
- Pucc. Vahliana*. Ellesmere Land (Harbour Fjord, Fram Fjord).
- Deschampsia arctica*. Ellesmere Land.
- Hierochloë alpina*. Lapponia Suecica, Siberia Jenisei (Dudino), New Foundland.
- Hierochl. pauciflora*. Novaya Zemlya, Alaska (Camden Bay).
- Dupontia Fisheri*. Actinieviken.
- Trisetum aristideum*. Siberia Jenisei (Dudino).
- Tris. spicatum*. Norway (Dovre, Hornlis, Ramsfjord, Lapmark), Lapponia Suecica (Kiruna, Torneå, Luleå), Siberia Jenisei (Dudino), Bernard Harbour, Ellesmere Land, Hudson Bay (Churchill), Colorado (Minnehaha 2600 m, Leadville, Rocky Mt. 3000 m).
- Milium effusum*. Abisko.
- Arctagrostis latifolia*. Lapponia Murmanica (Kildin Island), Grants Land (Cape Richardson), Ellesmere Land.

- Calamagrostis Langsdorffii*. Siberia Jenisei (Tolstoinos 70°10').
- Calam. neglecta*. Alten, Siberia Jenisei.
- Calamagr. phragmitoides*. Lapponia Norvegica (Boosekop).
- Calamagr. strigosa*. Lapponia Norvegica (Alten).
- Koeleria asiatica*. Taimyr.
- Phleum alpinum*. Lapponia Norvegica (Hammersfest), Lapponia Lulense.
- Alopecurus alpinus*. Ellesmere Land.
- Alopec. nigricans*. Lapponia Murmanica.
- Alopec. nigrescens*. Lapponia Imandrae.
- Alopec. pratensis*. Waigatsch.
- Tofieldia palustris*. Abisko.
- Lloydia serotina*. Novaya Zemlya.
- Rumex acetosella*. Boganida.
- Polygonum viviparum*. Nuolja, Novaya Zemlya, Ellesmere Land.
- Oxyria digyna*. Grant Land (Cape Richardson).
- Sagina Linnaei*. Lapponia Norvegica (Alten).
- Cerastium alpinum*. Lapponia Norvegica (Alten, Kaafjord, Varanger), Kebnekaise, Lapponia Murmanica, Disko.
- Cerast. trigynum*. Kebnekaise.
- Alsine arctica*. Fretum Sanjewin.
- Alsine stricta*. Abisko, Kebnekaise, Disko.
- Arenaria ciliata*. Novaya Zemlya.
- Minuartia rubella*. Novaya Zemlya, Hudson Strait.
- Minuartia verna*. Lapponia Norvegica (Sakkabani).
- Halianthus peplodes*. Lapponia Ponojensis, Waigatsch, Novaya Zemlya, Pitlekai.
- Stellaria longipes*. Franz Josef Archipelago, Siberia

- Jenisei, Alaska (Sandspit), Hudson Bay (Ranken Inlet and Churchill), Ellesmere Land, Disko.
- Stell. graminea*. Lapponia Norvegica (Alten).
- Melandrium affine*. Lapponia Norvegica (Alten, Boosekop), Boganida, Bernard Harbour, Ellesmere Land (Alexandra Fjord).
- Melandrium apetalum*. Lapponia Norvegica, Abisko, Novaya Zemlya, Siberia Jenisei (Tolstinos), Ellesmere Land.
- Viscaria alpina*. Lapponia Norvegica (Alten, Kaafjord), Abisko.
- Silene acaulis*. Alten, Novaya Zemlya.
- Silene maritima*. Lapponia Norvegica (Kaafjord), Lapponia Murman.
- Claytonia acutifolia*. St. Lawrence Island.
- Claytonia sarmentosa*. Taimyr.
- Trollius europaeus*. Abisko.
- Ranunculus affinis*. Ellesmere Land (Seagull Rock).
- Papaver radiculatum*. Norway (Dovre), Novaya Zemlya, Jalmal, Maud Harbour, Bernard Harbour, Hudson Strait, Lancaster Sound, Ellesmere Land (Goose Fjord).
- Lesquerella arctica*. Ellesmere Land.
- Draba alpina*. Disko.
- Draba Fladnitzensis*. ibd.
- Matthiola arctica*. King William Land.
- Matth. nudicaulis*. Novaya Zemlya.
- Arabis petraea*. ibd.
- Rhodiola rosea*. Kebnekaise.
- Saxifraga hirculus*. Ellesmere Land.
- Saxifr. rivularis*. Labrador (Hebron).
- Sanguisorba officinalis*. Lapponia Varsugae.

- Potentilla elegans*. St. Lawrence Bay.  
*Pot. emarginata*. Hudson Strait.  
*Pot. multifida*. Lapponia Lulensis.  
*Pot. nivea*. Dovre (Kongsvold).  
*Sibbaldia procumbens*. Dovre (Jerkind).  
*Oxytropis Hudsonicus*. Hudson Bay (Ranken Inlet).  
*Pachypleurum alpinum*. Novaya Zemlya, Taimyr.  
*Epilobium latifolium*. Novaya Zemlya.  
*Libanotis* sp. Ostia Lenae.  
*Androsace chamaejasmes*. Alaska.  
*Armeria arctica*. Boganida, Taimyr.  
*Statice elongata*. Bernhard Harbour 68°47'.  
*Polemonium humile*. Taimyr, Wrangel Island.  
*Mertensia maritima*. Bernhard Harbour, Baffin Land  
(Ponds Inlet).  
*Euphrasia brevifolia*. Abisko.  
*Pedicularis arctica*. Ellesmere Land (Hayes Sound).  
*Plantago maritima*. Lapponia Norvegica (Alten).  
*Gentiana tenella*. Abisko.  
*Campanula uniflora*. Hudson Strait.  
*Antennaria carpatica*. Lapponia Norvegica (Maals-  
elv).  
*Antenn. dioeca*. Abisko.  
*Artemisia Richardsoniana*. Bernhard Harbour.  
*Hieracium* sp. Björkliden.  
*Cirsium heterophyllum*. Nuolja.  
*Achillea millefolium*. Lapponia Norvegica (Mortens-  
næs).

It would have been far more easy to say that *Tassiana* was found on practically all the phanerogams examined and in all the localities examined. But the whole plan of this special work demands that every detail is recorded. In the material

examined I have found *Tassiana* on 110 different host-plants, but another species on 20 hosts only, and a third species of microfungi is limited to one or two hosts. It shows clearly this side of the relation between the fungus and its hosts. And further: when *Tassiana* has been found 200 times on the very same material, where another species has been found only a few times, we have obtained a good picture of their relative frequency. In many endophytes, moreover, a more or less advanced tendency, to divide in species *sorores* or biological races is seen. In *Tassiana* no tendency of that kind occurs according to the material examined. But earlier mycologists have arbitrarily divided *Tassiana* in many species according to host-plants only (see LIND 1926 p. 164).

A precise definition of the host-plants and the localities of each species will also be of assistance in finding the connection between the Ascomycetes and their conidial forms.

If we look more closely at the above mentioned localities for *Tassiana*, it will be seen that it thrives in all arctic and subarctic regions. Its frequency is great and is the same all round the pole. Like most of the subarctic species it is still common in Dovre and at Åre, thereafter it is very rare. It is not entirely wanting in Denmark, but has been found very rarely (and only on *Glumiflorae*); in the Alps it is quite common again, I have seen it on *Trisetum spicatum* from Chur 2400 m, SCHROETER (1890 p. 59) mentions it from Serbia (Mt. Kopaonik), Traverso (1913) writes, that it is common throughout North Italy, PETRAK (1928 p. 211) mentions it from Mt. Altai in West Siberia, and I have seen it on *Oxyria digyna* from the Altai Mountains in Pamir (2600 m, leg. OVE PAULSEN). In the United States it is found in Delaware etc.

**114. *Mycosphaerella confinis* (Karsten) Lind, Syn.: *Sphaerella carniolica* Niessl, Syll. I p. 502.**

*Polygonum bistorta*. St. Lawrence Bay, King Point.

*Thalictrum alpinum*. Abisko.

*Cochlearia officinalis*. Jan Mayen.

*Matthiola nudicaulis*. Novaya Zemlya, Boganida.

*Armeria elongata*. Lapponia Murmanica (Semostrov),  
Taimyr, Pitlekai.

*Eutrema Edwardsii*. Ellesmere Land (Muskox Fjord).

*Minuartia rubella*. Lapponia Norvegica.

*Moehringia lateriflora*. Lapponia Norvegica (Syd-  
Varanger), Lapponia Murmanica (Voroninsk).

*Braya purpurascens*. Novaya Zemlya.

*Melandrium affine*. Boganida.

*Viscaria alpina*. Abisko, Kebnekaise.

*Veronica saxatilis*. Lapponia Suecica (Njunnats), Lap-  
ponia Imandrae.

*Campanula uniflora*. Novaya Zemlya.

*Saussurea alpina*. Abisko.

*Erigeron unalaschensis*. Spitzbergen.

*Erig. compositus*. Bernhard Harbour.

It is an arctic-alpine species more common in the arctic regions than in the Alps. Formerly reported from Norway (Dovre), Fennia, Spitzbergen, Novaya Zemlya, Arctic America, Greenland and from Mt. Nanos near Präwald in Kärnten.

**115. *Mycosphaerella conglomerata* (Wallr.).**

*Alnus incana*. Abisko.

This species which I found everywhere in the neighbourhood of Abisko on the dead leaves of *Alnus* is not known in the European lowlands; on the other hand, it is reported from Italy.

**116. Mycosphaerella Capronii** (Sacc.) Lind.

*Salix myrsinites*. Tromsö.

*Salix polaris*. Bosekop.

*Salix Richardsonii*. Hudson Bay (Churchill).

**117. Mycosphaerella polaris** (Karsten) Lindau, Syll. I p. 486.

*Salix spec.* Novaya Zemlya.

**118. Mycosphaerella silenes acaulis** Maire 1907 p. 335.

*Silene acaulis*. Jan Mayen.

Arctic-alpine species which hitherto has not been sufficiently searched for, first described from Hühnenspiel in Tyrol 2300 m.

**119. Mycosphaerella ranunculi** (Karsten) Lind, Syll. IX p. 611, Syn.: **Sphaer. fuispora** Fuckel, Syll. IX p. 611.

*Ranunculus acer*. Novaya Zemlya.

*Ran. affinis*. Hudson Bay (Ranken Inlet).

*Ran. glacialis*. Norway (Dovre and Telemarken).

*Ran. hyperboreus*. Disko.

*Ran. nivalis*. Preobrascheni Island, Alaska (Camden Bay), Ellesmere Land (Bedford Pim Island, Fram Fjord).

*Ran. Pallasii*. Lapponia Rossica.

*Ran. pygmaeus*. Kolgufjew, Hudson Strait (Port Burwell), Jan Mayen.

*Ran. sulphureus*. Jugor Strait, Novaya Zemlya.

*Anemone narcissiflora*. St. Lawrence Bay.

*Anem. parviflora*. Alaska (Camden Bay).

*Trollius europaeus*. Abisko.

*Thalictrum alpinum*. Björkliden, Lapponia Murmanica.

Concerning the description and nomenclature of this species see LIND (1926 p. 166). It is sufficiently different from Tassiana with regard to the form both of perithecia

and spores. On the other hand it is not quite certain that it is different from *Sphaerella thalictri* Allescher 1889 (*Mycosphaerella Allescheri*) on *Thalictrum alpinum* from Munich. It is common in all circumpolar regions but hitherto has not been recorded from as southerly localities as the above mentioned from Norway (59°40'). Whether it is collected in the Alps has not yet been decided.

**120. *Mycosphaerella innumerella*** (Karsten) Starb., Syll. I p. 506.

*Comarum palustre*. Abisko.

A southern species, not found so far north before. In Norway it has been found at Trondhjem (SCHROETER 1885 p. 211), in Sweden at Umeå (VLEUGEL), Jemtland (JOHANSON) and Upsala (ELIASSON) and in Finland at Helsingfors. In Denmark it is common; it is also recorded from Nuremberg.

**121. *Mycosphaerella melanoplaca*** (Desm.) Lindau.

*Alchimilla acutidens*. Gelivare.

*Alchim. alpestris*. Abisko.

Arctic-alpine species, recorded on Geum and Alchimilla from Norway (Tronfjæld 1663 m, 62°), Greenland and Iceland, further from Austria and Italy. PETRAK has found it in the Carpathian Mountains and give a good description of it (1925 p. 231).

**122. *Mycosphaerella potentillae*** (Ouds.).

*Potentilla emarginata*. Novaya Zemlya.

*Pot. maculata*. Kolgujew.

**123. *Mycosphaerella ootheca*** (Sacc.) Magnus., Syll. I p. 506.

*Dryas integrifolia*. Ellesmere Land (Goose Fjord).

*Dryas octopetala*. Abisko, Kebnekaise.

Arctic-alpine species; exclusively living on *Dryas* (see TRAVERSO 1913 p. 594); in the Alps it has been found in Tyrol and Venetia; moreover reported from Arctic America.

**124. *Mycosphaerella minor*** (Karsten) Johans., Syll. I p. 519.

*Saxifraga aizoides*. Abisko.

*Sax. caespitosa*. Norway (Finse 1200 m).

*Sax. hirculus*. Lapponia Norvegica, Waigatsch, Novaya Zemlya.

*Sax. nivalis*. Novaya Zemlya.

*Sax. rivularis*. St. Lawrence Island.

Common in various species of dicotyledons in arctic regions viz.: on *Epilobium* from Kola, further from Spitzbergen, Arctic Canada, Greenland, the Färöes and the Dovre Mountains in Norway. Entirely absent in Central Europe and recurring in Northern Italy (on *Galium silvaticum*), consequently an arctic-alpine species.

**125. *Mycosphaerella densa*** (Rostrup) Lind, Syll. IX p. 622.

*Thalictrum alpinum*. Novaya Zemlya.

*Cardamine bellidifolia*. Taimyr, King Point.

*Cardam. pratensis*. Novaya Zemlya.

*Saxifraga hieracifolia*. Jugor Strait, Boganida.

*Saxif. hirculus*. Boganida, Bernhard Harbour, North Baffin Land (Admiralty Island).

*Saxif. nivalis*. Lapponia Norvegica (Talvik).

*Saxif. rivularis*. St. Lawrence Island.

*Saxif. stellaris*. Novaya Zemlya.

It has hitherto only been recorded from Sweden (Åreskutan 63°30'), Spitzbergen (quite common), Novaya Zemlya and Iceland (64°). Contrary to most of the fungi of this genus it is a genuine parasite producing dead spots on living leaves of the host, the mycelium entirely penetrating the living plant.

**126. *Mycosphaerella saxifragae*** Passer.

*Saxifraga caespitosa*. Jan Mayen.

**127. *Mycosphaerella vivipari*** (Wt.) Lind, Syll. XI p. 299.

*Polygonum viviparum*. Abisko.

Hitherto only found in Baffin Land (Kingua) and on Spitzbergen.

**128. *Mycosphaerella polygonorum*** (Crié) Lind, Syll. I p. 512.

*Polygonum bistorta*. Waigatsch.

Arctic-alpine species, recorded from Spitzbergen, King William Land, Ellesmere Land, Greenland and Iceland and further from France and Caucasus.

**129. *Mycosphaerella umbelliferarum*** (Rabenh.).

*Angelica Archangelica*. Nuolja.

**130. *Mycosphaerella inconspicua*** (Schroeter) Vgr., Syll. I p. 499.

*Cassiope tetragona*. Lapponia Norvegica (Alten and Mt. Sakkabani), Abisko, Boganida, Pitlekai, Hudson Bay (Ranken Inlet), Ellesmere Land.

*Loiseleuria procumbens*. Gelivare.

Arctic-subarctic species, recorded in the literature from Lapponia Suecica (SCHROETER 1881 and VESTERGRÉN 1909), Spitzbergen, Arctic America, Labrador and Greenland.

**131. *Mycosphaerella pedicularidis*** (Karsten) Lind, Syll. I p. 501.

*Bartsia alpina*. Abisko.

*Pedicularis lanata*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land.

*Pedic. lapponica*. Lapponia Norvegica (Magerø).

*Pedic. sudetica*. Novaya Zemlya, Boganida, Taimyr, King William Land.

Arctic-subarctic species, recorded from many arctic and Scandinavian localities viz.: Spitzbergen, Novaya Zemlya, Arctic America, Greenland, Dovre and once from Denmark.

**132. *Mycosphaerella vaccinii*** (Cooke) Schroeter, Syll. I p. 493.

*Vaccinium uliginosum*. Ellesmere Land.

Recorded from Fennia, Caucasus, U.S.A. (Georgia,

Florida, New York) and further from the European Lowland (Denmark, Brandenburg, Bavaria).

**133. *Mycosphaerella pirolae* (Rostrup) Lind.**

*Pirola rotundifolia*. Tromsö.

Recorded from Novaya Zemlya and Greenland (66°56' and 69°56').

**134. *Mycosphaerella grumiformis* (Karsten) Starb., Syn.:**

*Phaeosphaerella grum*. Sacc. 1896 p. 17.

*Arctostaphylos alpina*. Abisko.

Known from Norway (from Bosekop in the north to Kongsberg in the south), Sweden (Jemtland), Lapponia Rossica, Novaya Zemlya, and Siberia Jenisei.

**135. *Mycosphaerella primulae* (Awd.), Syn.: *Mycosphaerella clandestina* (Niessl).**

*Androsace villosa*. Siberia (Konyam Bay).

Arctic-alpine. Described from Transsilvania, Styria, Helvetia (Albula and Canton Vaadt) and Bavaria (Berchtesgaden).

**136. *Mycosphaerella parnassiae* (Rostrup 1903 p. 302).**

*Parnassia Kotzebuensis*. Herschell Island.

Hitherto only found in Iceland.

**137. *Mycosphaerella gentianae* (Niessl).**

*Gentiana nivalis*. Abisko.

Immature, as is always the case.

**138. *Mycosphaerella polemonii* spec. nov.**

Peritheciis sparsis, globosis, 200  $\mu$  diam., ascis numerosis, fasciculatis, cylindraceo-clavatis, octosporis, 45—50  $\mu$   $\times$  10  $\mu$ , aparaphysatis. Sporidiis distichis, hyalinis, 1-septatis, utrinque acutiusculis, 18  $\mu$   $\times$  3—3.5  $\mu$ .

In foliis siccis Polemonii humili. King Point June 28, 1906, leg. LINDSTRÖM.

**139. Mycosphaerella caulicola** (Karsten).*Gnaphalium norvegicum*. Abisko.

Formerly recorded from Lapponia Fennica and Italy.

**140. Mycosphaerella eriophila** (Niessl) Lind.*Erigeron uniflorus*. Novaya Zemlya.

Formerly recorded from Spitzbergen, Alaska, Arctic America, Greenland and Iceland as well as from the mountains of Helvetia and Germany, consequently an arctic-alpine species.

**141. Mycosphaerella compositarum** (Awd.).*Hieracium* spec. Bjørkliden.*Hierac. alpinum*. Lapponia Murmanica.*Matricaria inodora*. Novaya Zemlya.*Arnica alpina*. Herschell Island.**142. Mycosphaerella taraxaci** (Karsten) Lind, Syll. I p. 509.*Taraxacum arcticum*. Spitzbergen, Novaya Zemlya.*Tarax. glabrum*. Novaya Zemlya, Waigatsch.*Tarax. hyperboreum*. King William Land.*Tarax. platylepium*. Novaya Zemlya.*Tarax. lateritium*. Taimyr.

Recorded from many arctic and subarctic localities.

**143. Mycosphaerella nebulosa** (Fries) Lind.*Solidago virgaurea*. Abisko.*Melandrium rubrum*. Nuolja.

On the first mentioned host-plant it is common, but on the last mentioned it has never been observed before. It is an arctic-alpine species, recorded from Helvetia, Montagny, the Carpathian Mountains and Italy but wanting in the lowlands.

**144. Venturia chlorospora** (Ces.) Karsten, Syll. I p. 586.*Salix* spec. Kiruna, Ellesmere Land.*Salix recutita*. Abisko.

A common species, from northernmost Greenland to the Alps and Italy.

**145. *Venturia ditricha* (Fries) Karsten, Syll. I p. 587.**

*Betula nana*. Siberia Jenisei.

*Bet. odorata*. Common near Abisko in many places.

*Alnus incana*. Abisko.

It is common on *Betula* all over Europe and North America, but it has never before been found on *Alnus*. I cannot, however, see that the specimens I found in quantity at Abisko differ from the same *Venturia* on *Betula*. I see that STRASSER (1907 p. 314) has found *Venturia ditricha* on *Berberis vulgaris*.

**146. *Venturia islandica* Johanson 1884 p. 168 c. fig.**

*Dryas integrifolia*. Hudson Bay (Churchill), Eastern Quebec (Mt. Percé).

It has been described in 1884 from Iceland and found once again in the Färöes, but nowhere else in the intervening fifty years, so it must be characterized as very rare.

**147. *Venturia arctostaphyli* Cooke and Harkn.**

*Arctostaphylos alpina*. Siberia (Petschora).

**148. *Venturia Dieckiei* (Berk. & Br.) Sacc., Syn.: *Metacderoa Dieck*. Petrak 1927 p. 330.**

*Linnaea borealis*. Mt. Dundret near Gelivare.

Common in Scandinavia and Finland, not known in Denmark, but it recurs on Rostocker Heide, Riesengebirge, Graubünden and U. S. A. (New Hampshire, Wisconsin and New York).

**149. *Sphaerulina arctica* (Rostrup) comb. nov., Syn.: *Laestadia arc.* Rostrup 1888 p. 547, *Lizonia halophila* Bomm. Rous. Sacc., Syll. IX p. 680 (1891), *Sphaerulina halophila* (B. R. S.) Starb. 1896.**

*Halianthus (Honckenya) peploides*. Kolgujev, Novaya Zemlya, Pitlekai.

The perithecia, placed very closely, form a circular, black crust on dead or drying leaves of *Halianthus*. There are only few asci in each perithecium, the asci are broad bellied below and the ascus wall is thickened above; the spores are quite colourless and ripen very slowly, most frequently they are 2-celled with 2—4 oildrops in each cell, at last they become 4-celled. For that reason SACCARDO has first described it as *Lizonia*, and ROSTRUP has even taken it for a *Laestadia*. F. PETRAK and H. SYDOW have (1924 p. 356) examined ROSTRUP'S original specimen of *Laestadia arctica* from Disko and found 3—4 septa in each spore.

If we combine these scattered communications, it appears that it is found at Stockholm, Skanör at the Sound, Belgium and Disko in Greenland, in addition to my three localities in Asia. Occurring exclusively on *Honckenya*, it can only be found on sandy beaches. The infection only takes place in the living leaves (in June) and the perithecia are not ripe until June the following year.

**150. *Pleosphaerulina vitrea*** (Rostrup) Berlese 1900 p. 98, Syn.: ***Pleospora vitrea*** Rostrup 1888 p. 620, ***Catharina vit.*** Sacc., ***Leptosphaerulina vit.*** Woronich.

*Alchimilla alpina*. Scotland (Killin 300 m), Norway (Telemarken).

Originally described from Holstenborg in Greenland 66° on *Potentilla maculata*, later on found in few and scattered places, (in addition to the above mentioned only Norway, Iceland and Caucasus), it seems to have a subarctic-alpine distribution, and always on the same two genera: *Alchimilla* and *Potentilla*.

**151. *Massaria dryadis* (Rostrup) nov. comb., Syn.: *Massarina dryadis* Rostr. 1888 p. 560.**

*Dryas integrifolia*. Hudson Bay (Churchill).

*Dryas octopetala*. Lapponia Norvegica (Alten).

ROSTRUP has described it from East-Greenland (Shannon Islands 75°), in the literature it is also mentioned from the north coast of Greenland 82°50', north-western Greenland 77°52', King William Land, Iceland and Norway (Dovre), further from the Altai Mountains in West Siberia (see PETRAK 1928 p. 221). PETRAK calls it a Pleospora and thinks it is related to Wettsteinia, but as the spores have no longitudinal walls it is hardly a Pleospora. PETRAK asserts that the figure drawn by Mr. OVE ROSTRUP for me (1924 p. 300) is not like; he had better have said that he had occasionally seen some spores that were not like the figure. The large number of figures which O. ROSTRUP through many years has made for me have all been drawn with the most praiseworthy accuracy.

**152. *Massaria macrotheca* (Rostrup) Lind 1928 p. 31 c. fig., Syn.: *Metasphaeria mer.* Rostrup 1888 p. 561.**

*Carex aquatilis*. Jugor Strait.

*Carex microglochis*. Lapponia Norvegica (Bodö).

*Carex rigida*. Lapponia Murmanica (Vaidaguba).

*Poa pratensis*. Siberia Jenisei (Selivanova).

Like the above, its spores are first colourless, 2-celled; long afterwards they become 4-celled and brown. It is known from Dovre, Spitzbergen, Greenland and Iceland, it has thus an arctic-subarctic distribution. A drawing of ROSTRUP's original specimen with unripe spores is found in Berlese: Icones Fungorum tab. CLII fig. 3.

- 153. *Massaria eucarpa*** (Karsten) Lind 1926 and 1928 c. fig.,  
Syn.: ***Sphaerella eucarp.*** Karsten, Syll. I p. 512.

*Polygonum bistorta.* King Point.

*Polyg. viviparum.* Novaya Zemlya.

An arctic-alpine species, hitherto only recorded from few places viz.: Spitzbergen, West-Greenland 62° and 80°1', East-Greenland as well as from Caucasus. It is found on two genera as different as *Polygonum* and *Pedicularis* and is very nearly related to the following species.

- 154. *Massaria thalictri*** (Rostrup) Lind 1928 p. 67, Syn.:  
***Lizonia thal.*** Rostrup 1888 p. 556, ***Cryptoderis oligo-***  
***thea*** Starb. 1890 p. 9.

*Thalictrum alpinum.* Norway (Tofte in Gudbrandsdalen, Dovre), Lapponia Suecica (Abisko and Kvikkjokk), Lapponia Fennica (Kilpisjaur 69°), Novaya Zemlya (Mejduscharskij, Karmakola and Beluka Bay), Quebec (Banks of the Grand River) and Greenland.

In addition I have seen it on the same *Thalictrum* from Engadin, it is consequently an arctic-alpine species with a rather wide distribution in arctic and subarctic regions from Umanak in West-Greenland 70°40' down to the mountains in Scandinavia, as Åre, Dovre and Tofte. This is the first report of it from the Alps.

- 155. *Ophiobolus herpotrichus*** (Fries) Sacc., Syll. II p. 352.

*Poa alpina.* Abisko.

A southern species which has not been observed before north of the arctic circle.

- 156. *Ophiobolus rudis*** (Riess) Rehm.

*Oxytropis campestris.* Lapponia Immandrae (Mt. Dsakyn).

9. Fam. **Gnomoniaceae.**

157. **Hypospila rhytismoides** (Bab.) Niessl, Syn.: **Laestadia rhyt.** Sacc., Syll. I p. 424, **Didymella dryadis** Spegaz. (see HÖHNEL Annal. Mycol. 1918 p. 63 and PETRAK ibd. 1922 p. 131).

*Dryas octopetala.* Lapponia Norvegica (Mortensnæs),  
Novaya Zemlya, King William Land.

Arctic-alpine species exclusively found on *Dryas* spp., very common in all arctic and subarctic regions viz.: Norway (down to Dovre), Sweden, Spitzbergen, Novaya Zemlya, Siberia (Minussinsk see THÜMEN 1880), King William's Land (King Point), common in Greenland even up to 82°54' as well as in Iceland, the Färöes and the mountains of Scotland. Wanting in Central Europe but recurring in the Bavarian Alps, Tyrol, Engadin, Krain and Italy.

158. **Gnomonia campylostyla** Awd.

*Betula odorata.* Common in many places near Abisko.

It is an arctic-alpine species, found towards the north in Greenland as well as in northern Scandinavia, Finland and Iceland, entirely wanting in Denmark but reappearing in Bohemia and Tyrol; not found in Italy.

159. **Gnomonia linnaeae** Awd.

*Linnaea borealis.* Gelivare.

A very rare species, AUERSWALD has described it from Germany and ALLESCHER mentioned it from Bavaria (Immenstadt). I have collected it in Sweden on Åreskutan but otherwise it is not mentioned in the literature.

160. **Gnomoniella comari** (Karsten) Sacc., Syll. I p. 415.

*Comarum palustre.* Kolgujev.

It is common in Finland (Mustiala and Åbo) also found in Denmark but never south of Denmark.

10. Fam. **Valsaceae.**

161. **Valsa salicina** Fries. Summ. Veg. p. 412, Syll. I p. 131.  
*Salix* spp. Abisko and Kebnekaise.
162. **Valsa Schweinitzii** Nitschke.  
*Salix hastata*. Boganida.
163. **Diaporthe salicella** (Fries) Sacc.  
*Salix arbuscula*. Kebnekaise.
164. **Diaporthe Berkeleyi** (Desm.) Nitschke.  
*Anthriscus silvester*. Abisko.
165. **Diaporthe linearis** (Fries) Nke.  
*Solidago virgaurea*. Nuolja.

8. Ord. **Dothideales.**

166. **Dothidella betulina** (Fries) Sacc., Syll. II p. 628, Syn.:  
**Eurhychora bet.** Schroeter, **Atopospora bet.** Petrak  
1925 p. 101.

*Betula nana*. Kebnekaise, Gelivare, Kiruna.

Common all over Europe, Caucasus, Siberia and North America including Greenland. The form on *Betula nana* is sometimes called *Dothidella betulae nanae* (Wahlenb.) Sacc., it has a perennial mycelium, a single plant had all leaves attacked while a neighbour was quite intact.

167. **Dothidella frigida** Rostrup 1886, Syn.: **Phyllachora frig.** Rostrup 1891, **Euryachora frigida** (Rostr.) Theisen et Sydow Annal. Myc. 1915 p. 359.

*Phaca frigida*. Abisko, Lapponia Murmanica (Kildin).

Originally described from Norway (Dovre and Sakka-bani). It has never been found outside of the 4 places in Fennoscandia mentioned here, THEISEN and SYDOW's report of it from Greenland is due to a misunderstanding.

- 168. Dothidella adusta** (Fuckel) Lind 1924 c. fig., Syn.:  
**Asterella chamaenerii** Rostrup 1888 p. 545.

*Epilobium latifolium*. Ellesmere Land (Harbour Fjord).

It is known from Novaya Zemlya, Alaska and Greenland. But in the Alps (Sonntagsberg in Niederösterreich) and in America (Adirondack) an *Euryachora epilobii* (Fries) Höhnel, Fragmente 1181, Syn.: *Asteroma epilobii* Fries, S. M. II p. 559, *Ascospora epilobii* (Fries) Jacz. has been found, which has hitherto been rather insufficiently described, it is quite possible that they are both identical.

- 169. Dangeardiella macrosporus** (Schroeter) Sacc. et Sydow, Syll. XIV p. 683, Syn.: **Monographus maer.** Schroeter 1897 p. 477, **Lophiostoma aspidii** Rostrup 1904 p. 12, **Lophiotrema aspidii** Jaap, Verh. Brandb. 1912 p. 22 and Annal. Mycol. 1917 p. 105.

*Aspidium spinulosum*. Kebnekaise.

*Asplenium alpestre*. Lapponia Murmanica.

Its anatomy has been fully described by v. HÖHNEL in Fragmente zur Mycologie 1151. It is an arctic-alpine species, recorded from Norway (Alstadhaug 63°45'), Silesia (Riesengebirge), Switzerland (Chamonix), and Schwarzwald.

- 170. Phyllachora caricis** (Fries) Sacc.

*Carex norvegica*. Hudson Bay (Cape Eskimo 61°05').

*Carex rostrata*. Abisko.

It has formerly been recorded from several places in northernmost Scandinavia and from U. S. A.

- 171. Phyllachora junci** (Fries) Fuckel, Syn.: **Endothorella junci** Theiss. & Sydow.

*Juncus filiformis*. Abisko.

Asci and spores were well developed at Abisko, asci  $60 \mu \times 3.5 \mu$ , paraphys.  $61 \mu \times 3 \mu$ , spor.  $9 \mu \times 2.5 \mu$ . It is

common in Europe and North America but is rarely found with well developed spores as here. Its northernmost localities are West-Greenland and Spitzbergen.

**172. *Phyllachora graminis* (Fries) Fuckel, Syll. II p. 602 and IX p. 1026.**

*Calamagrostis confinis*. Lapponia Suecica (Karesuando), Lapponia Murmanica.

Widely distributed all over Europe and North America, even at Teneriffa.

**173. *Phyllachora gangraena* (Fries) Fuckel, Syn.: *Homostegia gang.* Winter.**

*Arctagrostis latifolia*. Lapponia Norvegica (Mortensnæs and Beljok).

JÖRSTAD (1930) has found it in the northernmost parts of Norway from Telemarken and northward; common on *Deschampsia*, *Arctagrostis* and *Poa* (*alpina*, *nemoralis* and *pratensis*), ROSTRUP also (1904) mentions it from Telemarken. In addition it is recorded from Greenland (Jacobs-havn 69°) on *Alopecurus alpinus*.

---

All the species of Dothideales mentioned here have perennial mycelium. Whenever a *Betula nana* is found with *Dothidella* or a *Juncus* with *Phyllachora*, all leaves on the plant are attacked, while another plant close by may be entirely free from the parasite. This fact is, of course, of great importance in these regions where the summer is short. It is well known from other genera (*Puccinia*, *Ustilago*) where also the species with perennial mycelium are predominant. As soon as the leaves of the host-plant expand or the stalks are full-grown, they are densely covered with sori. They do not ripen the same year, but the following summer, on the dead parts of the host.

9. Ord. Hysteriales.

174. *Hypoderma ledi* (Fries) Nannf.

*Ledum palustre*. Pitlekaj.

175. *Hypoderma degenerans* (Karsten) Nannf. 1932 p. 230,  
Syn.: *Pseudophaacidium deg.* Karsten, Syll. VIII p. 778,  
*Myxophaacidium deg.* Höhnelt, Annal. Mycol. 1917  
p. 330.

*Vaccinium Myrtilus*. Abisko.

Recorded from arctic Scandinavia and Finland, Spitzbergen, Greenland, Iceland, not entirely absent in Central Europe (Denmark, Königstein, Algäu and Alsace) but more common in the Alps (Engadine etc.).

176. *Lophodermium juniperinum* (Fries) de Not., Syll. II  
p. 794.

*Juniperus communis*. Abisko.

177. *Lophodermium caricinum* (Desm.) Duby, Syll. II  
p. 797.

*Carex aquatilis*. Abisko.

*Carex Goodenoughii*. St. Lawrence Bay 63°30'.

*Carex rigida*. Abisko.

*Carex vaginata*. ibd.

*Eriophorum vaginatum*. ibd.

It is known from Lapponia Norvegica, Lapponia Suecica (Kvikkjokk), Spitzbergen, Iceland and the Färöes, but is entirely wanting in Central Europe, e. g. in Denmark and Germany; everywhere, however, it occurs very rarely.

178. *Lophodermium arundinaceum* (Fries) Chev., Syll. II  
p. 795.

*Agrostis borealis*. Lapponia Norvegica (Tromsö).

*Anthoxanthum odoratum*. Kolgufjew.

*Calamagrostis confinis*. Lapponia Norvegica (Alten,  
Tanaelv, Mortensnæs).

*Calamagr. lanceolata*. Nuolja, Kiruna.

*Calamagr. neglecta*. Abisko, Kebnekaise, Kolgujuk.

*Calamagr. strigosa*. Lapponia Norvegica (East-Finmark).

*Deschampsia spec.* Abisko.

*Elymus arenarius*. Coronation Gulf 67°46'.

*Festuca duriuscula*. Abisko.

*Fest. ovina*. Abisko, Novaya Zemlya, Ellesmere Land, Disko, Jan Mayen.

*Poa alpigena*. Abisko.

*Poa alpina*. Abisko, Nuolja, Jan Mayen.

*Poa glauca*. Abisko.

*Poa nemoralis*. ibd.

*Puccinellia phryganoides*. Disko.

*Triticum caninum*. Abisko.

It has a continuous distribution throughout the northern hemisphere from the extreme north of Greenland 83°6' to the summits of the Alps.

**179. *Lophodermium alpinum*** Rehm, Syll. II p. 795.

*Puccinellia Vahliana*. Ellesmere Land (Harbour Fjord).

I have found the asci to be 45—63  $\mu$   $\times$  16—21  $\mu$ , the spores 42—48  $\mu$   $\times$  2—3  $\mu$ , thus entirely different from those of *Lophodermium arundinaceum* and in very good accordance with REHM'S statements. It is an arctic-alpine species, known from Greenland 77° and quite common in Tyrol and the Swiss Alps.

**180. *Lophodermium versicolor*** (Fries) Schroeter, Syn.: *Hysterium vers.* Wahlenberg 1812 p. 522 c. icon.

*Salix phyllicifolia*. Abisko and Kiruna.

An arctic-alpine species common in northernmost Scandinavia down to Dovre (see VLEUGEL 1908 p. 377, NANN-

FELDT 1932 p. 238, LIND 1910 c. fig.), Alaska, King William Land, Greenland and Iceland as well as Berner Oberland.

**181. Lophodermium maculare** (Fries) de Not.

*Vaccinium uliginosum*. Lapponia Suecica (Nuolja 1000 m), King William Land (Bernhard Harbour), Baffin Land (Cumberland Gulf, Ellesmere Land.

Commonly distributed both in highlands and lowlands even as far north as West-Greenland 78°40'; both in Europe and in America.

**182. Lophodermium cladophilum** (Lév.) Rehm.

*Vaccinium myrtillus*. Kebnekaise.

*Andromeda polifolia*. Mt. Dundret near Gelivare.

Common in Europe and North America.

**183. Lophodermium tumidum** (Fries) Rehm.

*Sorbus aucuparia*. Björkliden 630 m.

Both NANNFELDT and I found it in abundance on dead leaves of *Sorbus* near Abisko. SOMMERFELD (1826 p. 228) also has found it in Nordland and SCHROETER (1885) has collected it at Trondhjem. It has been found in many places in Scandinavia as far down as Bohuslen 58°, but never in Denmark and other European lowlands. It recurs in Tyrol and Helvetia. It is consequently a typical arctic-alpine species although the host-plant has a continuous distribution.

10. Ord. Hemisphaeriales.

**184. Phacidina gracilis** (Niessl) Höhnelt, Syn.: **Myiocropon lycopodii** Rostrup, Syll. XI p. 379.

*Lycopodium alpinum*. Kalixfors and Kebnekaise.

*Lycopod. complanatum*. Mt. Dundret near Gelivare.

It has certainly never been found in Scandinavia nor in arctic regions before, on the other hand it is quite common on the same two host-plants in the Alps (known on *Lycopod.*

*podium alpinum* in Silesia and on *Lycop. chamaecyparissus* from Krain) and it also occurs in the lowlands, e. g. in Denmark. Concerning its systematical position see THEISSEN in Annal. Mycol. 1917 p. 324 and 1918 p. 187, v. HÖHNEL in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1917 p. 418 and NANNFELDT 1932 p. 212.

**185. *Microthyrium arcticum*** Ouds. 1885 p. 160 c. fig.,  
Syll. IX p. 1058.

*Sieboldia procumbens*. Kebnekaise.

It was originally described by OUDEMANS on *Potentilla emarginata* from Novaya Zemlya; later on SCHROETER (1888 p. 283) found it on *Potentilla* from West-Greenland. I have seen it from Spitzbergen (1928 p. 17) and NANNFELDT has found it on *Potentilla Crantzii* from Lapponia Suecica, consequently it seems to be of very common distribution in high northern regions on dead leaves of *Potentilla* and *Sieboldia* spp.

#### 11. Ord. Phacidiales.

**186. *Coccomyces coronatus*** (Fries) de Not.

*Betula odorata*. Abisko.

A southern species never previously found so far north.

**187. *Phacidium Vaccinii*** Fries Syst. Myc. II p. 575.

*Vaccinium vitis idaea*. Abisko.

Found in company with its supposed conidial stage *Ceuthospora latitans*.

**188. *Cryptomyces maximus*** (Fries S. M. II p. 566) Rehm,  
Syll. VIII p. 707.

*Salix arbuscula*. Abisko.

It is a very peculiar species (see NANNFELDT 1932 p. 206 c. fig.). Distributed over an extensive area but in spots,

it is never common. In the literature it is mentioned from most countries in Europe (England, Scotland, Iceland, Norway, Sweden, Denmark, Brandenburg, Bavaria, Bohemia, Tyrol) and from U. S. A.

**189. Rhytisma salicinum** Fries, Syll. VIII p. 732.

*Salix myrsinites*. Abisko, Lapponia Ponojensis.

*Salix nigricans*. Lapponia Suecica (Karesuando).

*Salix polaris*. Jugor Strait.

*Salix recutita*. Abisko.

*Salix Richardsonii*. Hudson Bay (Churchill).

Very commonly distributed over Europe, Asia and America, quite distinctly prefers certain species of *Salix* to others, which probably designates a beginning biological division of the species.

**190. Rhytisma andromedae** Fries, Syll. VIII p. 755.

*Andromeda polifolia*. Kebnekaise, Abisko, Lapponia Varsugae.

Common throughout Europe and in U. S. A. (Wisconsin).

**191. Rhytisma empetri** Fries, Syll. VIII p. 751, Syn.: **Duplicaria empetri** (Fries) Fuckel, **Sphaeria empetri** Fries, S. M. II p. 522.

It has been found quite often in northernmost Scandinavia as far south as Åre 1000 m, as well as in Spitzbergen and the Färöes; in the lowlands it is practically absent (found only once in Denmark); it reappears in Bavaria (Berchtesgaden), Tyrol and Helvetia.

**192. Sphaeropezia empetri** (Fries) Rehm, Syn.: **Metasphaeria empetri** Sacc., Syll. II p. 171, **Excipula emp.** Fries, Syst. Myc. II p. 190, Syll. III p. 668.

*Empetrum nigrum*. Lapponia Suecica (common), Waigatsch, Konyam Bay.

Like the above an arctic-alpine species of about the same

distribution; although *Empetrum nigrum* is extremely common in Denmark this *Sphaeropezia* is never found here; in Scandinavia it is found as far south as Hardanger 60°20' and Åreskutan 63° but only in the highlands. Recorded from Fennia, Spitzbergen, Alaska, King William Land and Iceland as also from Tyrol, Helvetia and Caucasus.

**193. *Sporomega degenerans* (Fries) Cda., Syn.: *Hysterium deg.* Fries, *Clithris deg.* Rehm.**

*Vaccinium uliginosum*. Siberia (Konyam Bay).

Formerly recorded from Iceland, Sweden, Tyrol and U. S. A., wanting in Denmark, consequently rather arctic-alpine.

## 12. Ord. Pezizales.

*Fam. Helotiales* (NANNFELDT 1932).

**194. *Belonopsis graminea* (Karsten) Keissl., Syn.: *Mollisia graminea* Karst., Syll. VIII p. 352.**

*Carex aquatilis*. Kabarowa.

*Anthoxanthum odoratum*. Kolgujukew.

*Arctagrostis latifolia*. Varanger.

*Calamagrostis confinis*. Kvikkjokk, Lapponia Murmanica.

*Triticum caninum*. Abisko.

A true arctic-alpine species, recorded from Fennia, Spitzbergen and Novaya Zemlya.

**195. *Mollisia atrata* (Fries) Karsten, Syn.: *Pyrenopeziza atr.* Fuckel, Syll. VIII p. 354.**

On dead stalks of *Trollius europaeus*. Abisko.

Ubiquitous.

**196. *Mollisia luzulina* Karsten.**

*Luzula parviflora*. West Greenland (Engelskmandens Havn and Kugkuak c. 70°).

**197. *Belonidium lacustre* (Fries) Phill.**

*Scirpus caespitosus*. Abisko.

*Eriophorum polystachyum*. Novaya Zemlya.

A circumpolar species, not, however, restricted to the arctic regions, but widely distributed also in subarctic regions and in the lowlands farther south.

**198. *Trochila phacidioides* (Fries) Karsten, Syll. VIII p. 711.**

*Diapensia lapponica*. Kebnekaise and Gelivare.

Most frequently sterile or very undeveloped.

**199. *Hysteropezizella macrospora* (Karsten) Nannf. 1932**

p. 119, Syn.: ***Phragmonaevia maer.*** Karsten.

*Carex rostrata*. Abisko.

Wichura first found it in Lapponia Suecica, in 1856, later on it has also been found in Finland, Graubünden and Engadin, consequently a typical arctic-alpine species.

**200. *Hysteropezizella pusilla* (Lib.) Nannf. 1932 p. 120,**

Syn.: *Stietis Niesslii* Roumieg. (conf. REHM 1912 p. 144), *Naevia puss.* Rehm, Syll. VIII p. 662., ***Trochila juncicola*** Rostrup, Syll. VIII p. 732.

*Juncus arcticus*. Lapponia Norvegica (common), Björkliden, Lapponia Varsugae, Lapponia Murmanica, Hudson Bay (Churchill).

*Junc. arcuatus*. Lapponia Norvegica (Talvik), Nuolja, Lapponia Murmanica.

*Junc. biglumis*. Lapponia Suecica (Nicolaathi and Björkliden), Novaya Zemlya, Waigatsch, Aktinie Viken, Ellesmere Land (Fram Harbour).

*Junc. filiformis*. Abisko.

*Junc. trifidus*. Hammersfest, Kebnekaise, Abisko, Gelivare, Lapponia Murmanica.

*Junc. triglumis*. Hammersfest, Abisko, Lapponia Ponojensis, Lapponia Murmanica.

*Luzula confusa*. Abisko, Lapponia Rossica, Novaya Zemlya, Waigatsch, Actinie Viken, Ellesmere Land (Cocked Hat Island, Goosefjord, Harbour Fjord).

*Luz. nivalis*. Ellesmere Land (Bedford Pim Island).

*Luz. spicata*. Abisko.

*Luz. sudetica*. ibd.

*Luz. Wahlenbergii*. Novaya Zemlya.

It may be found on every *Juncus* and *Luzula* from all arctic and subarctic regions, the species is widely distributed, very common and very plurivorous.

But another question is the correct division of these extremely diminutive fungi (*Naevia*, *Trochila* or *Hysteropezizella*); in 1928 I called attention to this matter, and all mycologists, I am sure, agree that *Naevia pusilla* and *Trochila juncicola* are identical and limited to *Juncus* and *Luzula*. On all dead leaves of *Carex* and Gramineae, however, are found similar species, which formerly were called *Naevia diminuens* and *Naev. ignobilis* as the descriptions were very similar. But NANNFELDT'S examination of KARSTEN'S original material has now brought to light that KARSTEN'S *Trochila diminuens* is identical with REHM'S *Stegia subvelata* (nr. 204), and all the forms of *Hysteropezizella* on *Carex* spp. are surely not identical. It is, however, a very difficult question, how many different species we have on Glumiflorae; I venture to use the name *Hysteropezizella ignobilis* as a collective name for the present.

**201. *Hysteropezizella Lyngei*** (Lind) Nannf. 1932 p. 119, Syn.: *Naevia Lyngei* Lind 1924 p. 8 c. fig.

*Arctagrostis latifolia*. Lapponia Norvegica (Nordvaranger), Lapponia Murmanica (Semostrov), Admiralty Peninsula, Jugor Strait.

I have originally described it from Novaya Zemlya, and

NANNFELDT has seen it from Spitzbergen and Lapponia Ponojensis.

**202. *Hysteropezizella rigidae*** Nannf. 1932 p. 121.

*Carex rigida*. Lapponia Norvegica (Hammersfest and Syltefjord), Abisko, Lapponia Imandrae, Kolgужew, Novaya Zemlya (in several places), Taimyr, Boganida, Camden Bay and Hudson Bay (several places).

In other words, it has a totally circumpolar distribution. NANNFELDT mentions it from Lapponia Suecica and I have seen it once as far south as Jemtland.

**203. *Hysteropezizella ignobilis*** (Karsten) ad interim, see above no. 200.

*Carex alpina*. Hammersfest, Lapponia Imandrae, Lapponia Murman.

*Carex aquatilis*. Eastfinmark, Abisko, Lapponia Varsugae, Lapponia Rossica, Jugor Strait.

*Carex atrata*. Lapponia Norvegica (Sörö, Magerö), Abisko, Kildin.

*Carex Brenneri*. Siberia Jenisei.

*Carex brunnescens*. Lapponia Norvegica, Kebnekaise.

*Carex Buxbaumii*. Lapponia Imandrae.

*Carex caespitosa*. Abisko.

*Carex canescens*. Lapponia Norvegica (Sörö), Gelivare.

*Carex capillaris*. Hudson Bay (Ranken Inlet).

*Carex ericetorum*. Lapponia Imandrae.

*Carex filiformis*. Abisko.

*Carex Halleri*. Lapponia Suecica (Torneå Träsk).

*Carex lagopina*. Lapponia Norvegica, Lapponia Imandrae, Pitlekai, Greenland (Jakobshavn).

*Carex limosa*. Lapponia Varsugae.

*Carex livida*. Lapponia Murmanica.

- Carex loliacea*. Lapponia Imandrae, Lapponia Murmanica.
- Carex Magellanica*. Hammersfest.
- Carex microstachya*. Lapponia Imandrae.
- Carex Norvegica*. Lapponia Norvegica (Lyngen and Alten).
- Carex ornithopoda*. Abisko.
- Carex parallela*. ibd.
- Carex pedata*. Lapponia Norvegica, Lapponia Lulense, Lapponia Imandrae.
- Carex Personii*. Lapponia Murmanica.
- Carex pulla*. Lapponia Norvegica (Persfjord 70°30'), Hudson Bay.
- Carex rariflora*. Lapponia Suecica (Karesuando), Lapponia Murmanica, Lapponia Imandrae, Lapponia Ponojensis, Novaya Zemlya, Hudson Bay.
- Carex rostrata*. Abisko.
- Carex rotundata*. ibd.
- Carex rupestris*. Lapponia Norvegica (Sörö 70°40').
- Carex stans*. Novaya Zemlya, Alaska (Camden Bay).
- Carex ustulata*. Lapponia Ponojensis, Harbour Fjord.
- Carex vaginata*. Abisko.
- Eriophorum callithrix*. Taimyr.
- Erioph. intercedens*. Novaya Zemlya.
- Erioph. opacum*. Lapponia Suecica (Kvikkjokk).
- Elyna Bellardi*. Luleå, Ellesmere Land (Harbour Fjord).
- Deschampsia alpina*. Lapponia Murmanica.
- Deschamp. flexuosa*. Hammersfest.
- Calamagrostis confinis*. Alten.
- Calamagr. neglecta*. Abisko.
- Calamagr. strigosa*. Alten.

*Festuca ovina*. Novaya Zemlya, Jan Mayen.

*Fest. rubra*. Jan Mayen.

*Hierochloë alpina*. Novaya Zemlya.

*Phleum alpinum*. Lapponia Lulense.

*Poa alpina*. Jan Mayen.

*Poa arctica*. Novaya Zemlya.

*Trisetum spicatum*. Lapponia Tornense.

*Vahlodea atropurpurea*. Lapponia Norvegica.

In the future it may possibly be divided into several nearly related species. I have often found it on the dead ends of leaves of which the lower half was still alive.

**204. *Hysteropezizella diminuens*** (Karsten) Nannf. 1932 p. 114, Syn.: ***Trochila dimin.*** Karsten, ***Stegia subvelata*** Rehm var. ***Winteri***, ***Mollisia euparaphysata*** Schroeter, ***Hysteropezizella caricis*** (Peck) Sydow.

*Carex aqualitis*. Lapponia Norvegica, Kebnekaise, Lapponia Murmanica, Kolgujew, Jugor Strait.

*Carex atrata*. Abisko.

*Carex caespitosa*. ibd.

*Carex ericetorum*. Lapponia Rossica.

*Carex filiformis*. Lapponia Norvegica.

*Carex Halleri*. Lapponia Suecica (Torneå Träsk).

*Carex obtusata*. Abisko.

*Carex rigida*. Lapponia Murmanica.

*Carex rostrata*. Lapponia Suecica.

*Carex sparsiflora*. Lapponia Imandrae.

*Carex stans*. Novaya Zemlya.

*Carex vaginata*. Abisko.

It is an arctic-alpine species, widely distributed in arctic countries and recurring in the Alps (Tyrol, Interlaken 2075 m, Albulapass, Fürstenalp, Graubünden, Ortler and St. Gotthard).

205. **Hysteropezizella melanophaea** (Rehm) Nannf. 1932 p. 122.

*Carex aquatilis*. Abisko.

*Carex stans*. Novaya Zemlya.

206. **Hysteropezizella fuscella** (Karsten) Nannf. 1932 p. 115.

*Carex aquatilis*. Lapponia Suecica (Torneå Träsk).

*Carex caespitosa*. Abisko.

*Carex rigida*. Lapponia Tulomensis and Lapponia Murmanica.

Widely distributed in arctic regions especially on dead leaves of *Carex*, recorded from northernmost Scandinavia and Finland, Spitzbergen, Novaya Zemlya, King William Land (Gjöa Harbour), Greenland, Iceland and the Färöes. In Denmark it has been found only once, and south of this country it seems to be quite absent.

207. **Laetinaevia erythrostigmoides** (Fries) Nannf. 1932 p. 191, Syn.: **Calloria eryth.** Rehm, **Helotiella erythro-**  
**stigma** (Rehm) Sacc., Syll. VIII p. 476.

*Cerastium alpinum*. Tromsö, Lapponia Murmanica.

It is most frequently met with on this host, but also occasionally on *Cerast. nigrescens* or *Cerast. Regelii*. Arctic-alpine species, recorded from northernmost Scandinavia, Spitzbergen, Novaya Zemlya, Greenland and Iceland, lacking in the Central-European lowlands and recurring (see NANNFELDT 1928 p. 118) in Krain 1300 m, the French Pyrenees and Helvetia.

208. **Laetinaevia stellariae** (Rostrup) nom. nov., Syn.: **Nae-**  
**via stell.** Lind 1924 p. 8 c. fig., **Trochila stell.** Rostrup 1888 p. 540, Syll. VIII p. 731.

*Stellaria longipes*. Franz Josef Archipelago, Novaya Zemlya, Cape Tcheljuskin, Ellesmere Land.

*Stell. palustris*. Lapponia Murmanica.

It is most frequently met with on *Stell. longipes* and very seldom on *Stell. palustris*. Its distribution is circumpolar, known from Spitzbergen, Novaya Zemlya and Greenland (up to 82°53').

209. *Laetinaevia Epilobii* (Karsten) Nannf. 1932 p. 191,  
Syn.: *Naevia epilobii* Karsten, *Briardia hysteropezi-*  
*zoides* Rehm.

*Epilobium angustifolium*. Kebnekaise.

Arctic-alpine species, known only from northernmost Scandinavia and from Tyrol (Ortler).

210. *Laetinaevia minutula* (Sacc. & Malbr.) Nannf. 1932  
p. 192, Syn.: *Agyrium solidaginis* (Ces.) de Not.,  
*Naevia solid.* Rehm 1912 p. 142.

*Solidago virgaurea*. Abisko.

A southern species, never found so far north as here.

211. *Laetinaevia minutissima* (Rostrup) Nannf. 1932 p. 253,  
Syn.: *Orbilium minut.* (Rostrup) Sacc.

*Angelica Archangelica*. Kebnekaise.

Originally described on the same host from Greenland (Kobbefjord 64°11').

212. *Laetinaevia luzulina* (Karsten) Nannf. 1932 p. 192,  
Syn.: *Phragmonaevia luz.* (Karsten) Rehm.

*Luzula confusa*. Novaya Zemlya.

*Luz. parviflora*. Abisko.

*Luz. pilosa*. ibd.

*Luz. spicata*. ibd.

213. *Laetinaevia arctica* (All.) Nannf. 1932 p. 191, Syn.:  
*Orbilium arct.* Allescher.

*Comarum palustre*. Abisko.

*Potentilla alpestris*. Novaya Zemlya.

*Pot. emarginata*. Maud Harbour and North Zeim  
Island.

*Pot. verna*. Lapponia Norvegica (Bodö, Alten, East Finmark).

*Sibbaldia procumbens*. Lapponia Murmanica, Kologujew.

NANNFELDT mentions it (1928 p. 131) from Norway, Sweden, Greenland and Iceland. In addition to the above mentioned circumpolar localities I have also seen it on *Alchimilla alpina* from Loweswater in Cumberland and on *Potentilla minor* from Vagnay in the Vosges (Herbarium Hafniense), it is consequently of arctic-alpine distribution.

**214. Unguicularia diaphana** (Rehm) Höhnelt, Syn.: **Naevia diaf.** Rehm.

*Arnica alpina*. Ellesmere Land.

**215. Pyrenopeziza chamaenerii** Nannf. 1928 p. 134.

*Epilobium angustifolium*. Abisko and Kebnekaise.

**216. Pyrenopeziza Morthieri** (Fuckel) Rehm.

*Trollius europaeus*. Abisko.

Usually it is found somewhat undeveloped, I found, however: asci cylindraceo-clavati, apice aculeati,  $32-45 \mu \times 8-10 \mu$ , 8-spor. sporidiis hyalinis, non septatis, monostichis,  $12 \mu \times 1 \mu$ .

**217. Pyrenopeziza lychnidis** (Sacc.) Rehm.

*Melandrium apetalum*. Lapponia Norvegica.

**218. Pyrenopeziza potentillae** (Rost.) Nannf. 1928 p. 136, Syn.: **Trochila potentillae** Rostrup 1888 p. 540.

*Alchimilla alpina*. Ben Lomond.

*Potentilla emarginata*. Novaya Zemlya, Waigatsch, Taimyr, Maud Harbour and Ellesmere Land.

*Pot. pulchella*. Igloolik (leg. PARRY 1822).

*Pot. sericea*. Siberia (Khabourowa).

*Pot. verna*. Novaya Zemlya.

*Sibbaldia procumbens*. Norway (Röros), Kebnekaise, Lapponia Murmanica.

Very common in all arctic regions on *Potentilla* and *Sibbaldia* on dead leaves and stems, recorded from northernmost Scandinavia, Spitzbergen, Novaya Zemlya, King Point and from northernmost Greenland up to 83°6'. Never seen in Iceland or the Färöes.

**219. *Pyrenopeziza rhinanthi*** (Fries) Sacc., Syll. VIII p. 358.  
*Rhinanthus minor*. Abisko.

It is rather commonly distributed but not easily perceptible; known from Lapponia Norvegica (see SOMMERFELT 1826 p. 220), Sweden, Greenland, the Färöes, Denmark, Central Europe and Tyrol, thus from many different latitudes and from the highlands as well as from the lowlands. Concerning its nomenclature see REHM 1912 p. 192 and v. HÖHNEL Fragmente 67.

**220. *Belonopeziza advena*** (Karsten) Nannf. 1928 p. 118, Syn.: *Niptera adv.* Lind 1928 p. 12 c. fig., *Mollisia adv.* Karsten, Syll. VIII p. 352.

*Eriophorum polystachyum*. Kolgужew, Novaya Zemlya, Alaska.

*Erioph. Scheuchzeri*. Kolgужew, Novaya Zemlya, King William Land.

*Erioph. vaginatum*. Wajgatsch.

Formerly reported from Lapponia Suecica, Spitzbergen, Novaya Zemlya, King William Land, Greenland and Iceland. Consequently of circumpolar distribution, it has scarcely been found farther south than Åre 63° and Iceland c. 65°.

**221. *Diplocarpon agrostematis*** (Fuckel) Nannf. 1932 p. 173, Syn.: *Niptera lychnidis* (Fuckel) Lind.

*Alsine biflora*. Lapponia Suecica (Mt. Nuolja 1000 m).

*Melandrium apetalum*. Novaya Zemlya.

- 222. Pseudorhytisma bistortae** (Fries) Juel, Syn.: **Pseudopeziza bist.** Fuckel, Syll. VIII p. 113.

*Polygonum viviparum*. Abisko, Jan Mayen.

It is an arctic-alpine species, recorded from many circumpolar places, but absent from the European lowland, as also the host; recurring very often in Bohemia, Tyrol, Helvetia, the Vosges, Bavaria and Caucasus.

- 223. Naevia rubella** (Wt.) Rehm.

*Trollius europaeus*. Lapponia Suecica (Kalixfors and Kebnekaise).

- 224. Beloniosecypha melanospora** Rehm.

*Carex misandra*. Ellesmere Land 76°30'.

A very rare species, characterized by its dark coloured spores.

**Fam. Hyaloscyphae.**

- 225. Lachnum Rehmii** (Staritz) Rehm.

*Juncus arcticus*. Björkliden.

*Junc. trifidus*. Lapponia Norvegica (Sakkabani), Lapponia Suecica (Mt. Dundret).

- 226. Lachnum callimorphum** Karsten, Mycol. Fennic. p. 173, Syn.: **Dasyscypha callim.** Sacc., Syll. VIII p. 451.

*Carex sparsiflora*. Lapponia Murmanica.

Hitherto reported from Sweden, Finland, Silesia and Austria.

- 227. Lachnum albotestaceum** (Desm.) Karsten.

*Calamagrostis neglecta*. Lapponia Murmanica, Kolgujukew.

Hitherto only known from southern regions.

- 228. Lachnum aeutipilum** Karsten.

*Hierochloë pauciflora*. Novaya Zemlya (Olenje).

NANNFELT has found it throughout Sweden (1928 p. 122).

**229. Lachnum nidulus** (Fries) Karsten.

*Trollius europaeus*. Kebnekaise.

*Epilobium angustifolium*. ibd.

A commonly distributed species, inter alia from Caucasus.

Fam. **Helotiaceae.**

**230. Godronia andromedae** Henning.

*Andromeda polifolia*. Lapponia Suecica (Mt. Dundret).

**231. Helotium scutula** (Fries) Karsten.

*Carex stans*. Novaya Zemlya. 70°31'.

**232. Cenangium arcticum** Fries.

*Cassiope tetragona*. King William Land (King Point).

**233. Scleroderris ledi** (Fries) Nannf. 1932 p. 286.

*Ledum palustre*. Lapponia Suecica (Mt. Dundret).

**234. Allophyllaria pusiola** (Karsten) Nannf. 1932 p. 290,

Syn.: *Godronia pus*. Karsten, Syll. VIII p. 604.

*Carex rupestris*. Lapponia Imandrae.

*Alopecurus nigricans*. Lapponia Murmanica.

*Phleum alpinum*. Kolgujukew.

*Poa arctica*. Nuolja, Waigatsch, Novaya Zemlya (in many places), Ellesmere Land (Goose Fjord), Jan Mayen.

*Poa glauca*. Nuolja 900 m, Hudson Bay (Ranken Inlet), New Foundland (Mt. Steepmore 180 m).

*Poa nemoralis*. Abisko.

*Festuca ovina*. Jan Mayen.

*Festuca rubra*. ibd.

*Deschampsia alpina*. Nuolja.

*Desch. caespitosa*. Novaya Zemlya 71°24'.

It is found principally on *Poa* (*arctica* and *glauca*), always on dead leaves of this year, often in great quantity on the

same leaf. It is known from many circumpolar regions, Spitzbergen, Novaya Zemlya etc., and it is quite possible (see NANNFELDT 1928 p. 122) that it has been found in the Alps and described under other names.

**235. *Sclerotinia Vahliana* Rostrup 1891 p. 607.**

*Eriophorum polystachyum*. Lapponia Immandrae (Kantalax).

Formerly recorded from Ellesmere Land, Greenland (from Egedesminde 68°42' to Umanak 63°) as well as from several places in Iceland.

**236. *Heterosphaeria patella* Fries.**

*Thalictrum alpinum*. Novaya Zemlya.

*Angelica archangelica*. Kebnekaise.

**237. *Phialea cyathoidea* (Fries) Gill.**

*Trollius europaeus*. Abisko, Kebnekaise and Kalixfors.

*Wahlbergella apetala*. Abisko.

*Melandrium rubrum*. ibd.

*Angelica archangelica*. Abisko, Nuolja, Kebnekaise.

*Phaca frigida*. Björkliden, Abisko.

*Gnaphalium norvegicum*. Lapponia Murmanica.

*Saussurea alpina*. Abisko.

*Achillea millefolium* Gelivare.

*Solidago virgaurea*. Abisko.

A southern species, equally common in Central-Europe and in the North.

**Discomycetes operculatae.**

**238. *Macropodium corium* (Web.) Sacc.**

On the ground near Abisko, common.

Never seen in Denmark.

**239. Lachnea stereorea** (Fries) Gill.

On manure of reindeer. Abisko.

**240. Perrotia flammea** (Fries) Boud., Syn.: **Lachnella flam.**  
Fries.

On decorticated branches of *Betula* and *Salix*. Abisko  
and Kebnekaise.

Never seen in Denmark.

**241. Lasiobolus papillatus** (Fries) Sacc., Syn.: **Las. equinus**  
(Müller) Karst.

On manure of reindeer. Kebnekaise.

4. Kl. **Basidiomycetes.** 2. Ord. **Uredinales.**

**242. Uromyces alchimillae** (Pers.) Lév.

*Alchimilla vulgaris* (coll.). Kebnekaise, Disko.

Only st. III occurs in the two places mentioned, it is the form which SYDOW calls *Uromyces melosporus* (Therry) and ED. FISCHER calls *Uromyces alchimillae alpinae*. The mycelium is perennial in the rhizom. If the lowland-forms, which chiefly produce st. II, are united with the arctic-alpine forms, which only produces st. III, this species is very common in all European countries, as well as in Asia Minor, Iceland and Greenland (Disko 70°) in all places, where the host is found.

**243. Uromyces lapponicus** Lagerh., Syn.: **Urom. carneus**  
(Nees) Hariot.

*Astragalus alpinus*. Kebnekaise, st. I only.

St. I is perennial. It is a typical arctic-alpine species, known from the Fichtel-Mountains and the Seiser-Alps in Tyrol 1900—2100 m (see SYDOW and P. MAGNUS 1905 and 1926) and from Helvetia (FISCHER 1904). In Norway it is recorded from Alten in the north down to Dovre 61°, in Sweden from Lapmarken down to Jemtland, in Fennia

it has only been found in Ostrobothnia borealis and in Kuusano (both 66°). In North-America it is collected in the Rocky Mountains of Colorado and northward up to the mouth of Mackenzie River 69° (see ARTHUR 1928 p. 42).

**244. *Uromyces solidaginis* (Sommerf.) Niessl.**

*Solidago virgaurea*. Abisko.

A micro-*uromyces* of typical arctic-alpine distribution. Lacking in Denmark and Britain etc., it may be found throughout Norway from Tromsö down to Oslo and Frederikshald 59°, and in Sweden even as far south as Mt. Tabor 57°50'. In Fennia it is especially common towards the east. In the Alps it has been recorded from the highest summits of Riesengebirge and from Tyrol, Moravia, Helvetia (Berneroberland and Engadin), France, and from Italy likewise only on the highest mountains. It is further common towards the east in Russia, Caucasus, Asia (Himalaya and Simla) for which reason LIRO (1908 p. 42) thinks it is of Asiatic origin. In North America it is collected in the Rocky Mountains (Colorado, Montana and Washington).

**245. *Puccinia borealis* Juel, Syn.: *Aecidium thalietri* Karsten.**

*Thalictrum alpinum*. St. I. Kebnekaise.

*Anthoxanthum odoratum*. St. II. Nuolja.

An arctic-alpine species of a rather limited distribution, known only from the Färöes, northernmost Norway, Sweden down to Herjedalen 62°, rare in Finland and recurring in the Tyrolese Alps 2450 m (see MAIRE 1907).

**246. *Puccinia thulensis* Lagerh., Syn.: *Aecidium trollii* Blytt, *Pucc. Dietrichiana* Tranzsch., Annal. Mycol. 1907 p. 418.**

*Trollius europaeus*. St. I. Abisko (quite common).

It is only known from the northernmost regions of Scandinavia and a single place in Russia at the river Onega; never found in Finland.

JØRSTAD (1932) unites no. 245 and no. 246 with many other species into a single one: *Puccinia elymi* West. with aecidia on a long series of ranunculaceous hosts.

**247. *Puccinia triseti* Eriks.**

*Trisetum spicatum*. Norway (Alten and Randsværk),  
Kolgujew, Siberia Jenisei.

Widely distributed hemipuccinia.

**248. *Puccinia anthoxanthi* Fuckel.**

*Anthoxanthum odoratum*. Kolgujew.

A southern species. Both species 247 and 248 and several others are united into a single species by JØRSTAD: *Puccinia poae-sudeticae* (West); he grants each of the older species a certain independence, however, as he writes (1932 p. 327): *Pucc. poae sudeticae* as understood by me is a polymorphous species, consisting of a number of forms showing slight morphologic differences", and further: "No doubt it embraces many physiologic races."

**249. *Puccinia* spec.**

*Cirsium heterophyllum*. St. I. Abisko, quite common.

The aecidia which I have found on *Cirsium heterophyllum* both at Abisko and also previously at Åre, while many other mycologists have collected it in Sweden and Finland, cannot in my opinion always belong to *Puccinia dioecae*, partly because *Carex dioeca* is not always found in the neighbourhood, partly because *Cirsium heterophyllum* is never attacked by aecidia in Denmark, where *Pucc. dioecae* is quite common. I think that we have here a *Puccinia*, the host-changes of which have not yet been sufficiently examined.

**250. Puccinia oxyriae** Fuckel.*Oxyria digyna*. Abisko.

Arctic-alpine species of a rather scattered distribution. In Norway from Alten 70° to Hardanger 60°, in Sweden recorded from very few places (Kvikkjokk), from Spitzbergen only from a single place and never found in Finland or Siberia. In northernmost America it has been found in King William Land 68°37' and in the Rocky Mountains from Central Colorado and Utah to Brit. Columbia and Alberta, finally once in Iceland and once in the Färöes. In Britain it is mentioned from Skye and Braemar, it is never found in Central Europe and only in very few places in Helvetia and Tyrol.

**251. Puccinia septentrionalis** Juell.*Thalictrum alpinum*. St. I. Abisko.*Polygonum viviparum*. St. II and III. Common in Lapponia Suecica.

In all arctic and alpine regions *Uredo* and *Teleuto* occur on the leaves of *Polygonum viviparum* belonging to *Aecidia* on different host-plants. But they are practically able to propagate without *Aecidia*. The special form belonging to the *aecidia* on *Thalictrum* has been recorded from northernmost Scandinavia down to Åre and Trondhjem 63°30', as also from Finland, Greenland and Iceland. In the Alps it has been found in Tyrol, Helvetia and the Sudetes.

**252. Puccinia polygoni vivipari** Karsten.*Polygonum viviparum*, everywhere in arctic-alpine regions.**253. Puccinia Trollii** Karsten.*Trollius europaeus*. Lapponia Suecica (Kalixfors and Kaalasluspa).

It is a micropuccinia with a marked arctic-alpine distribution, although the host is commonly found also in the lowlands. In Norway it occurs in the northernmost regions only (Tromsö, Svendborg, Nordkap, from  $71^{\circ}10'$  to  $69^{\circ}20'$ ), in Sweden it is found in Herjedalen (JOHANSON 1886). In northernmost Finland (Kola) as well as in northernmost Russia it is quite common. In the Alps it is recorded from Berner-Oberland, Engadin Cellerina and Rigi.

**254. *Puccinia rhytismoides* Johanson.**

*Thalictrum alpinum*. Lapponia Suecica (Abisko, Nikolahti and Kebnekaise), Lapponia Kemensis.

Micropuccinia of a very limited distribution, it is here the first time it has been recorded from Finland, hitherto it has been known only from the northernmost parts of Scandinavia between  $70^{\circ}$  and  $62^{\circ}$ .

**255. *Puccinia cochleariae* Liro.**

*Cochlearia officinalis*. Jan Mayen.

Micropuccinia of a marked arctic-alpine distribution, only known from very few and extremely scattered localities, although the host-plant is common enough. Hitherto recorded only from Spitzbergen and West-Greenland in the north and from the Pyrenees in the south. If it is identical with *Puccinia eutremae* Liro, as JØRSTAD (1932 p. 347) thinks, its geographical distribution becomes more circumpolar.

**256. *Puccinia Leveillei* Mont., Syn.: *Pucc. Leveilleana* de**

Toni, Syll. VII p. 696, *Pucc. geranii-silvatici* Karsten.

*Geranium silvaticum*. Abisko and Kiruna.

Micropuccinia of arctic-alpine distribution. In Norway it is common from Tromsö  $69^{\circ}40'$  to Oslo  $60^{\circ}$ , in Sweden from Abisko  $68^{\circ}30'$  to Jemtland  $63^{\circ}$ , in Fennia it is especially

common towards the east. Wanting in Central Europe, it recurs in the Austrian and Swiss Alps (2100 m). Further reported from Himalaya (Simla 2159 m), the Andes (Chile) and Rocky Mountains (Southern Colorado and Utah to Montana and Eastern Washington) as well as from Alaska.

**257. *Puccinia gigantea* Karsten, Syn.: *Pucc. annulata* Ell. and Ev., *Pucc. pileata* Mayor.**

*Epilobium angustifolium*. Abisko (on several places abundantly).

The infected plants were never flowering. It is a micropuccinia of arctic-alpine distribution though the host has a quite continuous distribution. In Norway it is recorded from Bosekop 70° down to Dovre Hardanger and Tinn 60°, in Sweden from Kvikkjokk down to Herjedalen 62°, common in Finland. In the Swiss Alps it is only found in a few places, viz.: Zermatt 2100 m and Dorcken Platten 1740 m, in North America in the Rocky Mountains from Western Montana to Southern Alberta.

**258. *Puccinia epilobii* de Cand.**

*Epilobium lactiflorum*. Greenland (Disko).

*Epilob. Hornemanni*. ibd.

Micropuccinia, the mycelium is perennial in the subterranean parts of the host. Its distribution is typically arctic-alpine. On the Disko island where M. PORSILD has collected it for me, it is extremely common and has been found there before by NIC. HARTZ. In Iceland and the Färöes it is rather common, GROVE characterizes it from Britain as "rare" without further specification. From Norway it has been recorded from Hammersfest 70°45' (see FÜCKEL 1874) down to Dovre and Lomseggen lat. 51°50' alt. 2000 m, in Sweden it has been found in Lappmarken on *Epilobium*

*Hornemanni* (see LINDFORS 1913), in Finland it is common on *Epilobium davuricum*, *Hornemanni* and *palustre*. It is not entirely wanting in Denmark (once in Jutland and once in Sealand), but in Helvetia, Hungary and in the Pyrenees it is quite common again. In North America it is found in the circumpolar regions from the mouth of St. Lawrence to Greenland as also in the Rocky Mountains (Wyoming) and in Quebec.

**259. *Puccinia scandica* Johanson.**

*Epilobium anagallidifolium*. Kebnekaise.

Micropuccinia, very nearly related the preceding, hitherto found only in northernmost Norway from Tromsö and Javroaive 70° down to Dovre 60°, in Sweden down to Åreskutan 63°, further in northernmost Finland and in the Rocky Mountains from British Columbia to Utah.

**260. *Puccinia albulensis* Magnus.**

*Veronica alpina*. Lapponia Suecica (Mt. Nuolja 900 m).

Leptopuccinia with perennial mycelium. Of typical arctic-alpine distribution. In Norway it is recorded from Hammersfest and Tromsö 70° down to Tin and Dovre 60° and Hardanger, in Sweden down to the mountains of Herjedalen and Jemtland, lat. 62° alt. 800 m, in Britain only in the mountains of Scotland. It is entirely wanting throughout Central Europe but reappears in Helvetia and Tyrol (Albula 2313 m, Eggischhorn 2800 m, Stockhorn 1900 m); common in the mountains of Western North America southwards to Colorado and Utah as well as in Greenland (Godhavn, Frederikshaab, Kangarsuk, Sauerut and Ivigtut from 61° to 70° and from Jameson's Land in East Greenland alt. 400 m) and Iceland.

**261. *Puccinia taraxaci* Plowr.**

*Taraxacum croceum*. Lapponia Suecica (Kebnekaise and many other places).

Extremely common, in southern regions as well as in Greenland up to Kingigtok 70°8'.

**262. *Puccinia hieracii* Mart.**

*Hieracium* spec. plur. Lapponia Suecica, common. Ubiquitous like the preceding and the following.

**263. *Puccinia cirsii* Lasch.**

*Cirsium heterophyllum*. Abisko.

**264. *Gymnosporangium juniperinum* Fries.**

*Sorbus aucuparia*. St. I. Abisko and Gelivare.

Common throughout Europe and North America.

**265. *Gymnoconia interstitialis* (Schlecht) Lagerh., Syn.: *Puccinia Peekiana* Howe.**

*Rubus arcticus*. Nikolahti.

Arctic-alpine species of fairly wide distribution, recorded from northernmost Scandinavia, Finland and Ösel (Arensburg) as well as from Bavaria (Munich), Tyrol (Bozen 1250 m) and Helvetia; further from all northernmost Asia (its type locality is Kamtschatka), Alaska, Canada and U.S.A. It has perennial mycelium.

**266. *Phragmidium perforans* (Dietr.) Liro, Syn.: *Phragm. rubi saxatilis* Liro.**

*Rubus saxatilis*. Gelivare.

Commonly distributed throughout Europe.

**267. *Pucciniastrum vacciniorum* (Link) Lagerheim.**

*Vaccinium myrtillus*. Abisko (very scarce and only st. II).

Commonly distributed throughout Europe and in North America as far south as Florida.

**268. Puccinastrum sparsum** (Wt.) Ed. Fischer.

*Arctostaphylos alpina*. Mt. Dundret near Gelivare,  
st. II only.

Noticed from all Norway, and in Sweden from Torneå to Stockholm as well as from Gotland. In Finland it is only found in the northernmost regions and in Denmark likewise only in few places. It recurs in Helvetia (type locality St., Gallen 2000 m), and is common in North America from the Atlantic to the Pacific Coast and southwards in the Rocky Mountains (California and Southern Mexico).

**269. Melampsora betulina** (Pers.) Desm.

*Betula nana*. Common in Lapponia Suecica.

*Betula odorata*. ibd.

It is a curious fact that this species, so extremely common in all northern parts of Europe, Asia and America, is quite absent in Spitzbergen, Greenland and Iceland, though *Betula odorata* is so common in these places. In Iceland, however, it is mentioned from a special locality only viz.: "on seedlings in a nursery garden" (see P. LARSEN 1932 p. 511).

**270. Melampsora salicina** Lev.

*Salix arbuscula*, *Sal. lanata* et spec. plur. Lapponia Suecica, common.

Several different physiological races of this species no doubt exist in the arctic countries, I have often seen a certain bush very strongly attacked and its nearest neighbours very sparingly attacked or quite free.

**271. Melampsora arctica** Rostrup, Syll. VII p. 594 and Syll. IX p. 296, Syn.: **Mel. reticulatae** Blytt, **Mel. alpina** Juel, Syll. XI p. 183 and Syll. XIV p. 289.

*Salix reticulata*. Abisko, Kebnekaise, Bernhard Harbour.

An arctic-alpine species, especially common in all circumpolar regions, I have found it as far down as Gothenburg 57°50' as well as in Scotland at 1000 m. Absent in the European lowland but found again in Helvetia and Montenegro. In North America it occurs in the northernmost regions (Ellesmere Land, Labrador) and in the Rocky Mountains (Colorado and Wisconsin).

**272. *Chrysomyxa empetri* (Pers.) Schroeter.**

*Empetrum nigrum*. Kebnekaise and Lapponia Murmanica.

ED. FISCHER (1904 p. XXXVI) classes it with the arctic-alpine species, I am, however, of opinion that it is too commonly distributed in Denmark and North Germany to be anything but continuous. It may be found far towards the north both in Europe and in America and high up in the mountains viz.: the Vosges (Type Locality), Zermatt 2000 m, Ober-Engadin etc. In U.S.A. it is found as far south as New York.

**273. *Chrysomyxa pirolae* (De Cand.) Rostrup.**

*Pirola* spp. Abisko and Kalixfors. St. II only.

It has the same wide and continuous distribution as no. 272, recorded from Alaska, Greenland and found both in lowlands and in the highlands down to France (Jura) and Helvetia. In America down to Pennsylvania, Ohio and Nevada.

---

Since the Uredinales have been examined more thoroughly and are better known than the other micromycetes both with regard to their distribution and their biology, it is of greater interest to study the present species especially to see how each species is able to overcome the difficult conditions of life that exist north of the arctic circle. The

short growing-period as well as the very scattered and scanty vegetation in the arctic field makes it difficult for the parasites to find their way from one host-plant to the other.

We see that comparatively many of them have a perennial mycelium in the host, and are thereby able to grow out with it as soon as its growth begins. To this category belong:

<i>Uromyces alchimillae</i>	<i>Phragmidium perforans</i>
<i>Uromyces lapponicus</i> (st. I)	<i>Melampsora betulina</i>
<i>Puccinia epilobii</i>	<i>Melampsora salicina</i> (partim)
<i>Puccinia scandica</i>	<i>Melampsora arctica</i> (st. I and
<i>Puccinia albulensis</i>	st. II)
<i>Gymnosporangium juniperinum</i>	<i>Chrysomyxa empetri</i> (st. I)
<i>Gymnoconia interstitialis</i>	<i>Chrysomyxa pirolae</i> (st. II).

Many species which under more favourable conditions are pleomorphous, reduce the number of spore-forms to 1 or 2 in arctic regions. This may be accomplished in many different ways. It is most complete in the microforms which never have more than a single generation every year. They undoubtedly originate from trimorphic forms which are plainly divided into two different species, a eu-puccinia in the warmer regions and a micropuccinia in the arctic and alpine regions. We have a typical example in *Puccinia epilobii* the spores of which are very similar to the spores of *Puccinia epilobii tetragoni*; both are found on the same host-plants, but the trimorphic form is common in Central Europe and has its northern limit in Scandinavia at 64°, whereas *Pucc. epilobii* is found almost exclusively north of that latitude. And in the mountains the same difference is seen viz.: the trimorphic species only in the valley and the parallel-species with a single form of spores only in high places.

In the present case the division is so old that we consider the two forms as independent. In other cases the division has not been so complete. I think, for instance, there is no sufficient reason to give the arctic form of *Uromyces alchimillae* any special name, there surely exists a series of transition-forms that connect *Uromyces alchimillae* with *Uromyces alchimillae-alpinae*.

Many species of arctic Uredineae reduce in arctic regions the number of their spore-forms by not developing aecidia and teleuto and carry on exclusively through uredo. This is a little surprising as the teleuto-stage is generally considered better qualified to withstand the cold. And yet we observe that no less than 12 species of the 33 species mentioned here preferably develop uredo (often combined with perennial mycelium in the host), they are:

<i>Puccinia borealis</i>	<i>Pucciniastrum sparsum</i>
<i>Puccinia triseti</i>	<i>Melampsora betulina</i>
<i>Puccinia anthoxanthi</i>	<i>Melampsora salicina</i>
<i>Puccinia polygoni-vivipari</i>	<i>Melampsora arctica</i>
<i>Gymnoconia interstitialis</i>	<i>Chrysomyxa empetri</i>
<i>Pucciniastrum vacciniorum</i>	<i>Chrysomyxa pirolae</i>

The same 12 species may also be found in warmer climates as isolated uredo-forms, consequently it is not even the arctic conditions that have impressed themselves on the uredineae, but rather conversely, that these species with a single spore-form are best suited for propagation in the short polar summer.

Of the 33 arctic Uredineae 9 are genuine micro-forms viz.:

<i>Uromyces solidaginis</i>	<i>Puccinia gigantea</i>
<i>Puccinia trollii</i>	<i>Puccinia epilobii</i>

*Puccinia rhytismoides*

*Puccinia scandica*

*Puccinia cochleariae*

*Puccinia albulensis*

*Puccinia Leveillei*

With the exception of a single spec., *Pucc. scandica*, all of them have arctic-alpine distribution, their habits are well suited for these barren, stony, desolate regions. Most of them have perennial mycelium, in order that they may produce millions of spores year after year from a single attacked host-plant. And the species without perennial mycelium winter on the dead stalks of perennial plants, in order that the sori seated on the dead parts of the stalk may infect the fresh shoots of the same plant next year. Or the broken stalks and leaves covered with sori are carried away by the drifting snow together with seeds and fruits of the same plant, then kept in a sheltered place, and in the following spring the seeds will shoot forth and are then infected by the simultaneously germinating spores.

Of special interest are *Puccinia polygoni-vivipari*, *Puccinia septentrionalis* and all the nearly related species so extremely common in all arctic and alpine regions in st. II and st. III on living leaves of *Polygonum*. The aecidial stage is very rare or quite absent in the Arctic, and the explanation of the luxuriance of the species is surely that by VLEUGEL (1911 p. 342), that the bulbs in the axils of *Polygonum* in nearly every case are infected by the *Puccinia* before they leave the mother-plant; when they have wintered and are about to sprout, the parasite is just at hand and may infect the first leaves.

The result of this investigation is that, of all the Uredinae here mentioned, we have only a single species which absolutely requires two different host-plants, it is *Gymno-*

*sporangium juniperinum*. It is quite impossible to find this species in places where *Sorbus aucuparia* and *Juniperus* are not growing together.

### 3. Ord. Ustilaginales.

**274. *Ustilago calamagrostidis* (Fuckel) Clinton, Syn.: *Tilletia calam.* Fuck.**

*Calamagrostis neglecta*. Lapponia Suecica (Kebnekaise and Nuolja 800 m).

Perennial in the host, attacks all leaves on the same plant and prevents its flowering. In the literature it is recorded from Sweden, Finland, Central Europe (Denmark, Brandenburg, Bohemia), Caucasus and U. S. A. (New York, Vermont, Wisconsin, Wyoming and Indiana).

**275. *Ustilago striiformis* (West.) Niessl.**

*Festuca* spec. Abisko.

Also a southern species, which has rarely been found so far north before.

**276. *Ustilago inflorescentiae* Maire, Syll. XVII p. 473 and Syll. XXI p. 498, Syn.: *Ustilago ustilaginea* (de Cand.) Liro.**

*Polygonum viviparum*. Abisko, Kebnekaise, Jan Mayen.

Common in Fenno-Scandia as far south as in Scania, recorded from all arctic regions, e. g. Spitzbergen, Unalaska, Ellesmere Land, Greenland, Iceland and the Färöes. In the Alps (Riesengebirge, Albulapass, Sct. Moritz, Tyrol 2400 m, and Kärnten 1543 m) again very common, and further in the Rocky Mountains (Colorado).

**277. *Ustilago vinosa* (Berk.) Tul.**

*Oxyria digyna*. Abisko and Kebnekaise.

Arctic-alpine species, common in all circumpolar regions e. g. Norway, Sweden, Fennia, Spitzbergen, Novaya Zemlya, Alaska, Greenland, Iceland, the Färöes and Scotland. Recurs in the Alps (Albula 2313 m, Cresta Mora 1734 m) and in the Rocky Mountains (Washington, Wyoming and California).

The mycelium is perennial in the host (see LIRO 1924 p. 257).

**278. Ustilago Kühneana** Wolff.

*Rumex acetosa*. Gelivare.

A southern species, which has hardly been found so far north before, it is recorded from Norway (59°—61°), Sweden (Herjedalen), Denmark, Hannover, Graubünden and from Asia (Smyrne 700 m).

**279. Ustilago violacea** (Pers.) Gray.

*Stellaria graminea*. Lapponia Suecica (Kaalasluspa).

Very common on many different host-plants. Ubiquitous.

**280. Schizonella melanogramma** (de Cand.) Schroeter.

*Carex rigida*. Norway (Hammersfest), Abisko.

*Carex vaginata*. Abisko.

It is recorded on living leaves of many different species of *Carex*, but by no means equally common on all of them. It seems to be about to split in several physiological races. *Carex rigida* and *digitata* are found attacked more frequently than many other spec. of *Carex*. BECK has once (1880 p. 11) found it on *Carex Michellii* and none of the surrounding Carices was attacked. With regard to its geographical distribution it is rather arctic-alpine, that is to say, it may be found in many arctic regions, e. g. Scandinavia, Spitzbergen, Herschell Island, and it may be found in the high mountains also, e. g. Riesengebirge, Tyrol 2450 m, Mähren, Krain, Jura, Istria and Caucasus, just as it is found

in America in the Rocky Mountains (Wisconsin and Indiana very common) even in South America. But it is not entirely absent in the lowlands, in Norway it is collected as far south as Oslo 60°, in Sweden it is found in Gotland 57°, it has never been observed in Denmark but immediately south of Denmark on the Island Romø in the North Sea and on the Island Oesel in the Baltic 58° as well as in Brandenburg. *Sch. melanogramma*, in other words, stands halfway between the arctic-alpine spec. and the ubiquitous species.

**281. Cintractia caricis** (Pers.) Magnus, Syll. VII p. 464.

*Carex atrofusca*. Abisko.

*Carex aquatilis*. ibd.

*Carex brunnescens*. ibd.

*Carex caespitosa*. Common in Lapponia Suecica.

*Carex capitata*. Abisko.

*Carex dioeca*. ibd.

*Carex ornithopoda*. ibd.

*Carex parallela*. ibd.

*Carex rigida*. ibd.

*Carex rupestris*. Greenland (Disko).

*Carex salina*. Lapponia Varsugae.

*Carex stans*. Lapponia Imandrae 66°44'.

*Carex vaginata*. Abisko and Kebnekaise.

Although this species is unusually ubiquitous and attacks nearly all species of *Carex* it is not at all equally common on all Carices, it is very rarely found on *Carex ornithopoda*, *Car. dioeca* and *Car. leporina*, and it is never found on the Carices that stand in deep water. (*Carex filiformis*, *Car. vesicaria* etc.).

**282. Cintractia scirpi** (Kühn) Schellenberg.

*Scirpus caespitosus*. Abisko.

It is as yet undecided whether this is an independent species or only *Cintr. caricis* on a host-plant, which it only occasionally attacks. It is recorded from Greenland, Iceland and Norway.

**283. *Tilletia arctica*** Rostrup, Syll. VII p. 486, Syn.: ***Cintractia arc.*** Lagerh.

*Carex brunnescens.* Kebnekaise.

A very rare species, first described by ROSTRUP (1886 p. 235) from Lapponia Norvegica, later on it has been found a few times in Scandinavia (e. g. Herjedalen see FALCK 1912 p. 5) and once in Iceland.

**284. *Entyloma* spec. nov?**

*Trisetum spicatum.* Norway (Ramsfjord 69°35') and Kolgужew.

Resembles *Entyloma ambiens* as I know it on *Dupontia Fisheri* from Spitzbergen, but the genus *Entyloma* and all the nearest division of Ustilagineae requires a more detailed study. JOHANSON would (1884) unite *Entyloma ambiens* with *Ent. crastophilum* Sacc., which I cannot approve any more than I can follow Clinton in uniting *Entyloma ambiens* with *Schizonella melanogramma* (1906 p. 36).

**285. *Entyloma ranunculi*** (Bon.) Schroeter, Syll. VII p. 488.

*Ranunculus acer.* Abisko.

An ubiquitous species, recorded from Tromsö 69°40' and as far north as Novaya Zemlya. Common in all Europe, North America (Wisconsin) and Asia.

**286. *Entyloma chrysosplenii*** (Berk. and Br.) Schroeter, Syll. VII p. 491.

*Chrysosplenium alternifolium.* Novaya Zemlya.

A southern species which may only occasionally be found so far north.

- 287. Urocystis agropyri** (Preuss) Schroeter, Syll. VII p. 516.  
*Triticum repens*. Lapponia Norvegica (Narvik).

The mycelium is perennial in the host-plant. It is recorded from all Europe, Novaya Zemlya, Caucasus and North America.

### Fungi imperfecti.

- 288. Phyllosticta trollii** Trail, Syll. X p. 125.  
*Trollius europaeus*. Abisko.
- 289. Phyllosticta gentianellae** Massal., Syll. XI p. 481.  
*Gentiana amarella*. New Foundland.
- 290. Phoma graminis** West., Syll. III p. 167.  
*Poa arctica*. Preobraschenie Island.
- 291. Phoma arundinacea** (Lev.) Sacc., Syll. III p. 164.  
*Calamagrostis neglecta*. Nuolja.
- 292. Phoma herbarum** West., Syll. III p. 133.  
*Orchis spec.* Björkliden.  
*Trollius europaeus*. Nuolja.  
*Thalictrum alpinum*. New Foundland.  
*Ranunculus pygmaeus*. Greenland (Godhavn).  
*Arabis alpina*. Disko.  
*Cardamine bellidifolia*. Waigatsch.  
*Parrya nudicaulis*. Novaya Zemlya.  
*Viscaria alpina*. Lapponia Norvegica (Kåfjord).  
*Cerastium alpinum*. Novaya Zemlya.  
*Polemonium humile*. Lapponia Tulomensis (Kildin Island).  
*Polem. coeruleum*. Lapponia Norvegica (Østfinmarken).  
*Phaca frigida*. Abisko, Lapponia Tulomensis, Novaya Zemlya.  
*Astragalus alpinus*. Abisko, Boganida.

*Vicia cracca*. Abisko.

*Rhodiola rosea*. Kebnekaise.

*Anthriscus silvestris*. Nuolja.

- 293. *Phoma urticae*** Schultz et Sacc., Syll. III p. 140.

*Urtica dioeca*. Björkliden.

- 294. *Phoma alchimillae*** Vestergr. 1897, Syll. XIV p. 873,  
Syn.: *Phyllosticta alch.* (Vgr.) Allescher, ***Phoma alchimillae*** Rostrup 1903 p. 318.

*Alchimilla alpestris*. Scania.

*Alch. alpina*. Dovre, Scotland (Mt. Evermargent).

VESTERGREN first described it from Upsala. Later on E. ROSTRUP has seen it from Iceland but he has evidently not known VESTERGREN'S description as he has used quite the same name. As none of its localities are situated north of the arctic circle, strictly, it should not be mentioned here.

- 295. *Phoma spuria*** Vestergr., Syll. XIV p. 874.

*Potentilla spec.* Abisko.

*Potent. multifida*. Tomsk (Spaskoje).

*Potent. nivea*. Lapponia Lulensis (Njunnats), Lapponia Imandrae.

- 296. *Phoma nebulosa*** (Fries) Berk., Syll. III p. 135.

*Stellaria longipes*. Hudson Bay (Churchill).

- 297. *Phoma alpina*** Speg., Syll. III p. 136.

*Saxifraga caespitosa*. Waigatsch.

Originally described from the mountains of North Italy. Certainly arctic-alpine.

- 298. *Phoma anthrisei*** Brun., Syll. XI p. 490.

*Anthriscus silvestris*. Björkliden.

- 299. *Phoma complanata*** (Fries) Desm., Syll. III p. 126.

*Arabis alpina*. Kebnekaise.

*Angelica archangelica*. Abisko and Kebnekaise.

*Castilleja pallida*. King William Land (Bernhard Harbour).

*Rhinanthus minor*. Abisko and Kiruna.

*Euphrasia minima*. Abisko.

*Euphrasia latifolia*. ibd.

*Pedicularis lapponica*. Kolgufjew.

**300. Phoma sceptri** Karsten.

*Pedicularis sceptrum Carolinum*. Nuolja, Lapponia Murmanica.

*Pedicularis hirsuta*. Abisko.

An arctic-subarctic species, known from Lapponia Rossica, Iceland etc.

**301. Phoma bartsiae** Rostrup 1888 p. 568 and p. 583.

*Bartsia alpina*. Tromsö, Kebnekaise, Abisko, Lapponia Murmanica, Hudson Bay (Churchill).

A rich growth of *Phoma* is found on every stalk of *Bartsia alpina* as soon as it is dead. Microscopical investigation shows that the spores and the perithecia are by no means always equally large, the length of the spores is from  $5\ \mu$  to  $7\ \mu$ , the breadth from  $1\ \mu$  to  $3\ \mu$ . I am inclined to consider all the perithecia of *Phoma* found on *Bartsia* as a single species with varying size of spores, but ROSTRUP and others have formerly given them different names: *Phoma sceptri*, *Ph. irregularis*, *Ph. herbarum* or *Ph. complanata*. Our knowledge of these small, uniform fungi does not permit us to decide with certainty, which of these many names is the correct one.

**302. Phoma pirolae** Rostrup 1886 p. 234 and 1888 p. 569.

*Pirola rotundifolia*. Lapponia Norvegica (Sörö).

*Pirola secunda*. Lapponia Norvegica (Mortensnæs).

It is not identical with *Spaeria pirolae* Ehrenb. (*Phyllo-*

*sticta pirolae* (Ehrb.) Ell. and Ev.) nor with *Leptothyrium pirolae* Karsten.

Formerly recorded from Novaya Zemlya.

**303. *Plenodomus svalbardensis*** Lind 1928 p. 35.

*Draba alpina*. Abisko.

Originally described from Spitzbergen.

**304. *Vermicularia herbarum*** West., Syll. III p. 226.

*Dianthus superbis*. Lapponia Norvegica (Østfinmarken), Lapponia Murmanica (Subovi).

**305. *Vermicularia dematium*** Fries, Syll. III p. 226.

*Thalictrum alpinum*. Sweden (Jemtland), Canada (Anticosti).

**306. *Asteroma alpinum*** Sacc., Syll. III p. 206.

*Arctostaphylos alpina*. Abisko.

An arctic-alpine species, known from Lapponia Norvegica (Bosekop) and from North Italy, always sterile.

**307. *Dothiorella latitans*** (Fries) Sacc., Syll. III p. 241.

*Vaccinium vitis idaea*. Abisko, Lapponia Murmanica (Voroninsk), King William Land (Herschell Island), Baffin Land (Cumberland Gulf) and Hudson Bay (Ducket Bove).

**308. *Placosphaeria onobrychidis*** (de Cand.) Sacc., Syll. III p. 245.

*Hedysarum Mackensii*. Hudson Bay (Churchill).

**309. *Fusicocum coronatum*** Karsten.

*Betula odorata*. Lapponia Murmanica.

Hitherto recorded from Mustiala only.

**310. *Cytospora salicis*** (Corda) Rabenh., Syll. III p. 261.

*Salix* spp. Abisko.

*Salix phylicifolia*. Lapponia Murmanica.

*Salix riphoclada*. Alaska (Icy Reef).

- 311. *Ascochyta caricis*** Fautr. and Lamb., Syll. XIV p. 947.  
*Carex brunnescens*. Lapponia Norvegica (Hammersfest).  
*Carex Lachenalii*. Abisko.
- 312. *Ascochyta graminicola*** Sacc., Syll. III p. 407.  
*Poa glauca*. Ellesmere Land (Fram Fjord).  
*Poa laxa*. Lapponia Norvegica (Saltdalen).  
*Poa pratensis*. Siberia Jenisei (Selivanova).  
*Pleuropogon Sabinei*. Ellesmere Land (Fram Fjord).
- 313. *Diplodina arundinacea*** Sacc., Syll. III p. 413.  
*Calamagrostis confinis*. Lapponia Suecica (Karesuando).
- 314. *Diplodina arctica*** Lind 1910 p. 14 c. fig., Syll. XXII p. 1046.  
*Poa arctica*. Waigatsch, Novaya Zemlya, King William Land (Bernhard Harbour).  
*Festuca ovina*. Hudson Bay (Cape Eskimo).  
*Triticum caninum*. Abisko.
- A very constant and characteristic species, reported from all circumpolar regions (Spitzbergen, Novaya Zemlya, King William Land, the north coast of Greenland 82°28').
- 315. *Diplodina graminea*** Sacc., Syll. III p. 413.  
*Poa arctica*. King William Land.
- 316. *Diplodina teretiusecula*** (Sacc. et Roum.) Died., Syn.: *Ascochyta teret.* Sacc. et Roum., Syll. III p. 405.  
*Luzula parviflora*. Abisko.
- 317. *Diplodina Rostrupii*** Vgr. 1909, Syn.: *Ascochyta Rostr.* Vgr. 1906.  
*Andromeda hypnoides*. Kebnekaise and Abisko.
- VESTERGREN originally described it from just the same region.

- 318. *Diplodina papaveris*** (Ouds.) Lind 1928 p. 36.  
*Papaver radicatum*. Novaya Zemlya and Khabourova.  
*Taraxacum arcticum*. Novaya Zemlya.

- 319. *Diplodina euphrasiae*** (Oud.) Allescher.  
*Pedicularis sudetica*. King William Land (Bernhard Harbour).

Formerly recorded from Spitzbergen only.

- 320. *Diplodina pedicularidis*** (Fuckel) Lind 1924 p. 21 c. fig.  
*Pedicularis sudetica*. Novaya Zemlya.

Concerning its nomenclature see LIND 1924 and 1928 p. 36. Its mycelium penetrates the living host-plant. Formerly recorded from Novaya Zemlya, Taimyr (Tranzschel in a private letter), West Greenland 72° and East Greenland (Hold with Hope).

- 321. *Diplodina Lyngei*** Lind 1924 p. 21 c. fig.  
*Potentilla biflora*. Alaska (Port Clarence).

Originally described from Novaya Zemlya.

- 322. *Darluca filum*** (Bivon.) Cast., Syll. III, p. 410.  
*Puccinia triseti* on *Trisetum spicatum*. Kolgujew.  
*Puccinia poarum* on *Poa glauca*. Quebec.

- 323. *Actinonema pirolae*** Allescher, Syll. X, p. 309.  
*Pirola grandiflora*. Ellesmere Land (Cape Rutherford).

- 324. *Septoria caricis*** Passer., Syll. III, p. 566.  
*Carex subspathacea*. At the White Sea.

- 325. *Septoria luzulae*** Schroeter, Syll. X, p. 384.  
*Luzula confusa*. Abisko, Novaya Zemlya.  
*Luzula arcuata*. Lapponia Norvegica.

- 326. *Septoria punctoidea*** Karsten, Syll. III p. 566.  
*Luzula confusa*. Novaya Zemlya and Franz Josef Land.  
*Eriophorum* opacum. Lapponia Tulomensis.

A specific high-arctic species, described by KARSTEN from Spitzbergen.

**327. Septoria eriophori** Ouds. 1885 p. 155 c. fig.

*Eriophorum russeolum*. Lapponia Norvegica (Bosekop).

*Erioph. Scheuchzeri*. Kolgujew and Novaya Zemlya.

*Erioph. vaginatum*. Alaska (Camden Bay 70°).

A high-arctic species, recorded from Spitzbergen, Novaya Zemlya and Greenland.

**328. Septoria** spec.

*Elymus mollis*. Hudson Bay (Ranken Inlet).

The spores are 50—75  $\mu$  long and 1—2  $\mu$  broad, therefore it is not identical with *Septoria elymi* Ell. & Ev. Journ. Mycol. VII p. 132, Syll. XI p. 547 on *Elymus canadensis* from Canada (Sp. 15—25  $\mu \times 1.5$ —2  $\mu$ ), nor with *Septoria elymi* ROSTRUP 1899, Syll. XVI p. 974 with considerably broader spores (viz.: 38—70  $\mu \times 5$ —6  $\mu$ ).

**329. Septoria graminum** Desm., Syll. III p. 565.

*Trisetum spicatum*. U.S.A. (Washington, Mt. Ramier 1900 m) and from Tyrol (Seisseralps).

*Hierochloa alpina*. New Hampshire (Mt. Washington).

*Poa alpina*. Abisko.

**330. Septoria arctica** Berk. and Co., Syll. III p. 560.

*Dupontia Fisheri*. Novaya Zemlya 71°24'.

Seems to be very rare. Originally described from "insula Orukampchatne maris pacifici".

**331. Septoria orchidearum** West., Syll. III p. 575.

*Tofieldia palustris*. Alaska (Port Clarence).

Three species at least are found, which according to the descriptions are absolutely identical with this species, all with remarkably wide open ostiolum and very weak

walls in the perithecium rather like a *Stagonospora*. They are *Septoria gymnadeniae* Thümen, *Septoria epipactidis* Sacc. and *Septoria listerae* Allescher. All of them have long and strongly curved spores.

- 332. *Septoria blenoroides*** (Karsten) Berlese, Syll. X p. 359 and XV p. 153.

*Salix myrsinites*. Lapponia Norvegica (Finmarken and Hammersfest), Lapponia Ponojensis (Orlow), Waigatsch.

*Salix phylicifolia*. Nuolja.

An arctic species, originally described from Mustiala.

- 333. *Septoria polygonina*** Thümen, Syll. III, p. 554.

*Polygonum bistorta*. Taimyr.

Thümen has described it from Siberia.

- 334. *Septoria trollii*** Sacc. and Wt., Syll. III p. 522, Syn.: ***Phleospora trollii*** (Sacc.) Jaap.

*Trollius europaeus*. Kalixfors and Abisko.

Formerly recorded from Bavaria, Switzerland and Tyrol.

- 335. *Septoria violae*** West., Syll. III, p. 518.

*Viola labradorica*. Labrador (Turnavik).

- 336. *Septoria lychnidis*** Desm., Syll. III, p. 517.

*Melandrium diurnum*. Lapponia Murmanica.

- 337. *Septoria stellariae*** Rob. et Desm., Syll. III p. 518.

*Stellaria humifusa*. Lapponia Murmanica, Novaya Zemlya.

*Stellaria longipes*. Waigatsch, Jugor Strait, Actinie Viken, Hudson Bay (Churchill).

- 338. *Septoria polemonii*** Thümen, Syll. III p. 536.

*Polemonium coeruleum*. Lapponia Norvegica (Østfinmarken).

- 339. Septoria empetri** Rostrup 1888 p. 574, Syn.: **Rhabstromina emp.** Diedicke Annal. Mycol. 1921 p. 296, **Coleophoma emp.** Petrak, Annal. Mycol. 1929 p. 331.

*Empetrum nigrum*. Nuolja 1000 m.

Originally described from Greenland (Kekertak 70°), later on found near Cuxhaven. Its ascigerous stage is *Phomatospora Crepiniana* (Sacc.) Theiss., Verh. zool. bot. Wien 1916 p. 389.

- 340. Septoria linnaeae** (Ehrb.) Sacc., Syll. X p. 358, Syn.: **Sept. borealis** Rostrup, Syll. XI p. 544.

*Linnaea borealis*. Lapponia Suecica (Mt. Dundret).

- 341. Septoria microsora** Speg., Syll. III p. 541.

*Gentiana nivalis*. Norway (Valders).

Arctic-alpine species. ROSTRUP has found the same in Dovre and SPEGAZZINI has collected it in the Alps.

- 342. Septoria armeriae** Allescher.

*Armeria elongata*. Lapponia Varsugae.

ALLESCHER has described it (1897 p. 52) from Greenland (Umanak 71°).

- 343. Septoria inconspicua** Berk. et C., Syll. III p. 554.

*Plantago maritima*. Lapponia Norvegica (Alten).

- 344. Septoria virgaureae** Desm., Syll. III p. 546.

*Solidago virgaurea*. Abisko, Konyam Bay.

- 345. Rhabdospora drabae** (Fuckel) Berlese, Syn.: **Selenophoma drabae** Petrak 1929 p. 393, **Septoria nebulosa** Rostrup, Syll. X, p. 385, **Septoria semilunaris** Johans., Syl. X, p. 363. See LIND 1926 pp. 168 and 176, and 1927 p. 27.

*Eriophorum polystachyum*. Ellesmere Land (Bedford Pim Island).

*Carex dioeca*. Torneå Träsk.

*Carex Hepburnii*. Ellesmere Land (Cape Rutherford  
78°49').

*Carex nardina*. Greenland (Kuganguak).

*Carex pulla*. Lapponia Norvegica (Østfinmarken).

*Carex ustulata*. Lapponia Ponojensis (Orlow 67°12').

*Poa alpina*. Abisko.

*Poa alpina* × *arctica*. Novaya Zemlya.

*Poa glauca*. Hudson Bay (Churchill, Ranken Inlet),  
Fram Fjord.

*Poa pratensis*. Franz Josef Land (Mabel Island),  
Ellesmere Land (Goose Fjord).

*Deschampsia caespitosa*. Abisko.

*Phleum alpinum*. ibd.

*Saxifraga brondialis*. Dickson Havn.

*Potentilla pulchella*. Disko.

*Arnica sibirica*. Disko (Mudderbugt).

Arctic-alpina species.

**346. *Rhabdospora pleosporoides* Sacc., Syll. III p. 588.**

*Anemone parviflora*. King William Land (King Point).

*Rumex arifolius*. Abisko.

*Oxyria digyna*. Kebnekaise.

*Viscaria alpina*. ibd.

*Saxifraga nivalis*. Waigatsch.

*Saxifr. oppositifolia*. Hudson Strait (Cape Chudlup).

*Viola canina*. Lapponia Murmanica.

*Viola epipsila*. Siberia Arctica (Konyam Bay).

*Gentiana tenella*. Nuolja.

*Armeria elongata*. Ellesmere Land (Fram Fjord).

*Rhinanthus minor*. Abisko.

On *Viscaria alpina* from Kebnekaise it is found on dead leaves, on all the other hosts mentioned it is found on the dead stalks only. The spores are always numerous, filiform,

densely clustered, 1—1.5  $\mu$  thick and of varying length, from 48  $\mu$  to 75  $\mu$ . It has a continuous distribution, it is common in the circumpolar regions as well as in Central Europe, I have seen it recently on *Polygonum viviparum* from Tyrol (Mt. Brenner 1000 m).

**347. Rhabdospora disseminata** Sacc. et Paol., Syll. X, p. 392.

*Thalictrum alpinum*. Norway (Gudbrandsdalen).

Originally described from Siberia.

**348. Rhabdospora sceptri** Karsten.

*Pedicularis sceptrum Carolinum*. Lapponia Norvegica (Alten).

**349. Rhabdospora cirsii** Karsten, Syll. III p. 592.

*Cirsium heterophyllum*. Abisko.

**350. Rhabdospora nubecula** Sacc., Syll. III p. 592.

*Solidago virgaurea*. Lapponia Suecica (Abisko, Geli-vare, Nikolahti).

A very remarkable species with cupulated perithecia, shining like black lac, the spores are crescent-shaped, 12—18  $\mu \times 2 \mu$ . SACCARDO has seen it from France and, just as here, in company with *Mycosphaerella nebulosa*.

**351. Eriospora leucostoma** Berk. et Br., Syll. III p. 600.

*Trisetum spicatum*. Novaya Zemlya.

**352. Stagonospora caricis** (Oud.) Sacc., Syll. III p. 452.

*Carex spec.* Abisko.

*Carex brunnescens*. Kebnekaise.

*Carex stans*. Hudson Bay (Ranken Inlet 62°45').

**353. Stagonospora stricta** Ell. et Ev., Syll. XI p. 535.

*Carex aquatilis*. Lapponia Murmanica.

*Carex norvegica*. Hudson Bay (Cape Eskimo 61°05').

Originally described from Kansas on *Carex stricta*.

- 354. Stagonospora gigaspora** (Niessl) Sacc., Syll. III p. 453,  
Syn.: *Stag. macrosperma* Sacc. et Roum., Syll. III  
p. 453.

*Carex membranopacta*. Ellesmere Land (Harbour  
Fjord).

*Carex pulla*. Hudson Bay (Churchill 58°50').

- 355. Topospora proboscoidea** Fries, Syll. III p. 456 and  
Syll. XI p. 536.

*Salix lapponum*. Lapponia Murmanica (Voroninsk).

Common in arctic and temperate regions, it is, no doubt,  
genetically correlated with *Scleroderris fuliginosa* (Fries) Kar-  
sten, see v. HÖHNEL Fragmente 960, NANNFELDT 1932 p. 285,  
LIND 1913 p. 139 (inter alia). Northwards it is found in  
Greenland (Gaaseland 70°), and EL. FRIES has found it in  
Sweden.

- 356. Coniothyrium lycopodii** Sacc. et P.

*Lycopodium selago*. Abisko.

- 357. Coniothyrium fuligineum** (Karsten) Sacc., Syll. X p. 266

*Salix ovalifolium*. Alaska (Martin Pt.).

- 358. Coniothyrium Warmingii** nov. spec.

Peritheciis sparsis, lenticularibus, nigris, c. 100  $\mu$  diam.  
Sporulis oblongis, fuscis 12  $\mu$   $\times$  3  $\mu$ . In caulibus siccis  
Plantaginis maritimis, Lapponia Norvegica (Alten), leg.:  
E. WARMING, July 6, 1885.

- 359. Chaetomella atra** Fuckel, Syll. III p. 321.

*Poa alpina*. Abisko.

- 360. Diplodia borealis** spec. nov.

Peritheciis membranaceis, innatis, denique apice papilli-  
formi centro pertuso expositis, transverse 150—200  $\mu$  latis;  
sporulis ellipticis, utrinque late rotundatis, medio septatis,  
constrictis, 18—26  $\mu$   $\times$  6—8  $\mu$ , olivaceis. In caulibus siccis  
Calamagrostidis purpurascendis, King William Land (Bern-

hard Harbour), leg. FRITZ JOHANSEN, August 14, 1915, etiam in *Poa arctica*, Piteravik, leg. NYGAARD, November 11, 1921.

**361. *Diplodia Bessimyanii* Lind 1924 p. 22.**

*Deschampsia caespitosa*. Siberia (Taimyr 75°15').

**362. *Hendersonia juncicola* Sacc., Syll. III p. 438.**

*Juncus castaneus*. Disko.

**363. *Hendersonia gigantea* Lind 1910 p. 161 c. fig.**

*Carex pulla*. Novaya Zemlya on several places.

Originally described on the same host from North-East Greenland 77°.

**364. *Hendersonia heterospora* Passer, Syll. X p. 327.**

*Calamagrostis* spec. Kiruna.

**365. *Hendersonia arundinacea* (Desm.) Sacc., Syll. III p. 436.**

*Carex aquatilis*. Abisko.

*Carex brunnescens*. Kebnekaise.

*Juncus biglumis*. Franz Josef Land.

*Luzula sudetica*. Abisko.

*Arctagrostis latifolia*. Lapponia Murmanica.

*Puccinellia angustata*. Novaya Zemlya, Ellesmere Land (Harbour Fjord 76°30').

*Catabrosa algida*. Ellesmere Land (Cape Sabine).

*Deschampsia caespitosa*. Abisko, Nikolahti, Novaya Zemlya, Actinie Viken, Cape Tscheljuskin.

*Festuca ovina*. King William Land.

*Poa alpina*. Nuolja.

*Poa arctica*. Lapponia Ponojensis.

*Poa glauca*. Ellesmere Land (Goose Fjord).

*Poa pratensis*. ibd.

*Dupontia Fisheri*. King William Land (Bernhard Harbour).

*Trisetum spicatum*. Lapponia Lulensis, Rocky Mt.  
2500 m.

Common in all arctic regions as far up as the north coast  
of Greenland 83°6'.

**366. Hendersonia crastophila** Sacc., Syll. III p. 438.

*Juncus arcticus*. Lapponia Varsugae.

*Calamagrostis purpurascens*. Disko.

*Calamagr. Langsdorffi*. Kolgujew, New Foundland  
(Rocky Hills).

*Calamagr. strigosa*. Lapponia Norvegica (Alten).

*Deschampsia caespitosa*. Abisko, Dickson Hamn.

*Poa alpigena*. Abisko.

*Poa alpina*. Nuolja 900 m.

*Poa glauca*. ibd.

*Festuca ovina*. Abisko.

**367. Hendersonia Røstrupii** Lind 1926 p. 177.

*Carex membranopacta*. Hudson Bay (Fullerton  
63°57').

*Calamagrostis Langsdorffi*. Siberia Jenisei (Tolstoinos  
70°).

*Hierochloë alpina*. Novaya Zemlya.

*Poa alpina*. Abisko.

*Poa glauca*. Norway (Hallingdal 60°40' 1200 m),  
Siberia Jenisei, Ellesmere Land (Harbour Fjord).

*Trisetum spicatum*. Siberia Jenisei.

**368. Hendersonia vagans** Fuckel, Syll. III p. 427. LIND 1913  
p. 447.

*Salix* spec. Kebnekaise.

*Salix glauca*. Lapponia Norvegica (Finmarken).

*Salix lanata*. Lapponia Ponojensis.

- 369. Hendersonia arabis** Rostrup 1888 p. 571, Syll. X p. 325.  
*Alsine biflora*. Nuolja 1000 m.  
*Alsine stricta*. Abisko.  
 Recorded from Spitzbergen and West Greenland.
- 370. Hendersonia ambigua** Brun., Syll. X p. 319.  
*Alchimilla alpina*. Lapponia Murmanica.
- 371. Camarosporium salicinum** Sacc., Syll. III p. 465.  
*Salix glauca*. Lapponia Murmanica.  
*Salix phylicifolia*. ibd.
- 372. Camarosporium bygdoeense** P. Henn.  
*Spiraea betulaeifolia*. Pittekai.
- 373. Leptothyrium subtectum** Sacc., Syll. III p. 636.  
*Luzula arcuata*. Nuolja 900 m.
- 374. Leptothyrium tataricum** Brun., Syll. X p. 416.  
*Polygonum polymorphum*. Siberia arctica (Sct. Lawrence Bay).
- 375. Leptothyrium arcticum** (Fuckel) Lind 1924 p. 23 c. fig.  
*Potentilla maculata*. Novaya Zemlya.  
*Potent. emarginata*. Novaya Zemlya, Waigatsch, Taimyr, Preobraschenie Island and Canada (North Zeim Island).  
*Sibbaldia procumbens*. Canada (Mt. Arrowsmith).  
 It is described from Novaya Zemlya and further reported from Spitzbergen, Greenland 77°47', and Iceland.
- 376. Leptothyrium macrothecium** Fuckel, Syll. III p. 633.  
*Sibbaldia procumbens*. Svecia (Mullfjäll 60°30').  
*Alchimilla alpina*. Lapponia Lulense and Åre.
- 377. Leptothyrium vulgare** (Fries) Sacc., Syll. III p. 633.  
*Cornus suecica*. Lapponia Norvegica (Hammersfest and Sörö), Abisko.

*Pinguicula villosa*. Lapponia Norvegica (Alten).  
*Solidago virgaurea*. Abisko.

**378. *Leptostroma Henningsii*** Allescher, Syll. XI p. 556.

*Eriophorum vaginatum*. Abisko.

P. HENNINGS thinks it is genetically correlated with  
*Lophium eriophori*.

**379. *Leptostroma caricinum*** Fries, S. M. II p. 598, Syll. III  
p. 645.

*Carex Lachenalii*. Kebnekaise.

*Carex rigida*. Lapponia Norvegica (Sörö).

*Eriophorum vaginatum*. Abisko.

Found in company with *Lophodermium caricinum* Desm.

**380. *Leptostroma luzulae*** Lib., Syll. III p. 644 and Syll. X  
p. 421.

*Luzula confusa*. Abisko, Lapponia Murmanica.

*Luzula parviflora*. Lapponia Norvegica (Varanger).

**381. *Leptostroma virgultorum*** Sacc., Syll. III p. 639.

*Rubus arcticus*. Lapponia Norvegica (Alten Elv).

*Rubus saxatilis*. Abisko and Nuolja.

**382. *Leptostroma virgaureae*** Briand et Har., Syll. X p. 420.

*Solidago virgaurea*. Abisko and Gelivare.

**383. *Leptostromella juncina*** (Fries) Sacc., Syll. III p. 660.

*Juncus trifidus*. Gelivare.

**384. *Excipula diapensiae*** Rostrup 1894.

*Diapensia lapponica*. Labrador (Torngat Region).

Originally described from East Greenland (Danmarks Ø  
70°30').

**385. *Thyriostroma spiraeae*** (Fries) Died., Annal. Mycol. XL  
p. 176.

*Spiraea ulmaria*. Abisko.

**386. *Heteropatella umbilicata* (Fries) Jaap, Syn.: *Rhabdospora cercosperma* (Rostrup) Sacc., Syll. X p. 391.**

*Polygonum viviparum*. Jan Mayen.

*Ranunculus pygmaeus*. ibd.

*Ranunc. acer*. Novaya Zemlya.

*Ranunc. glacialis*. Norway (Hallingskarvet 60°45', 1600 m).

*Ranunc. borealis*. Kolgужew.

*Ranunc. sulfureus*. Novaya Zemlya.

*Thalictrum alpinum*. Lapponia Norvegica (Hammersfest).

*Papaver radicum*. Lapponia Imandrae, Disko.

*Silene acaulis*. Kebnekaise.

*Alsine biflora*. Kebnekaise and Jemtland.

*Saxifraga comosa*. Waigatsch, Jan Mayen.

*Astragalus alpinus*. Siberia Jenisei (Tolstoinos).

*Astragalus frigidus*. Lapponia Tulomensis (Kildin).

*Polemonium coeruleum*. ibd.

*Eutrema Edwardsii*. Lapponia Ponojensis (Orlow).

*Pachypleurum alpinum*. Novaya Zemlya, Siberia Arctica (Sokolje Ludni Island).

*Cineraria frigida*. Siberia Arctica (Cape Jakan).

*Solidago virgaurea*. Abisko, Gelivare.

*Antennaria alpina*. Kebnekaise, King William Land (Bernhard Harbour).

*Antennaria carpatica*. Lapponia Norvegica (Maalselven).

*Achillea millefolium*. Gelivare.

*Erigeron borealis*. Kebnekaise.

Since VESTERGRÉN (1900) published a monograph of this species, our knowledge of it has been much enlarged with regard to its distribution as well as its life history. It

is considered as the imperfect stage of a *Heterosphaeria*, possibly *Heterosphaeria alpestris*, but it is found almost exclusively as *Heteropatella*. It is quite possible that it makes its appearance on living leaves as a parasitical *Cercospora*, with spores quite identical with those of the *Heteropatella*-stage but placed on elongated threads and without any perithecium (see BUDDIN and WAKEFIELD 1926 and 1929). It is extremely common in all circumpolar regions down to Dovre and Jemtland 62°, then found quite exceptionally in the lowlands, but is rather common again in the Alps. I have seen it also on *Sibbaldia procumbens* from Afghanistan (Kurrum Valley 1600 m). It has been described afresh quite often, thus I can not see that *Kellermannia sisyrinchii* Ell. et Ev., Syn.: *Brencklea sisyr.* Petrak, Annal. Mycol. 1923 p. 326 deviates sufficiently from the present species.

**387. *Gloeosporium lapponum*** Lind 1908 c. fig., Syn.: ***Calogloeum lapp.*** Petrak et Sydow, Annal. Mycol. 1924 p. 401.

*Salix glauca*. Abisko.

*Salix lapponum*. Abisko and Gelivare.

**388. *Gloeosporium alpinum*** Sacc., Syll. III p. 708, Syn.: ***Gloeosporium exobasidioides*** Juel 1912 p. 370 c. fig., ***Exobasidium*** spec. Sacc. 1896 p. 26, ***Entyloma aretostaphyli*** Lagerheim 1894.

*Arctostaphylos alpina*. Abisko.

Hypophyllous on living leaves and on young twigs of *Arctostaphylos*; in many places near Abisko I found a very considerable portion attacked, as has also been found here in the same place by JUEL, NANNFELDT and doubtless by all previous investigators. It is, however, very difficult to decide, to which genus this parasite is to be referred. From the many

different synonyms mentioned above it is evident that it has been described quite often and under greatly differing names. JUEL's statement is particularly characteristic (1912 p. 370) viz.: "Zur Gattung *Gloeosporium* kann vielleicht dieser Pilz nicht gestellt werden, er dürfte aber irgendwo in die Nahe gehören". SACCARDO has (1896 p. 26) described it from Siberia and I take the liberty of quoting his description here: "*Exobasidium* sp.? Hab. in foliis adhuc vivis *Arctostophyli alpinae*, Ananino. Sunt pustulae amphigenae subrotundae epidermide velatae, flavicantes, ubi cellulae hinc inde deformatae intus gerunt conidia laxe stipata, varia, oblonga v. allantoidea subinde spurie 1-septata, 10—12  $\mu$   $\times$  3—4  $\mu$ , hyalina. Mihi fungus omnino incerta sedis. leg.: ALEX. KITMANOFF ab urbe Jeniseisk." It is the same species which P. MAGNUS has called *Exobasidium vaccinii* (see 1905 and 1926 p. 279) and placed under this false name in VESTERGREN: *Micromycetes rariores* Nr. 352.

It is allowable to suppose that all the said descriptions refer to the same species, so it is known from the following places: Lapponia Norvegica (Tromsø), Lapponia Suecica (common), Fennia, Siberia Jenisei and Iceland besides once in South Sweden (see JAC. ERIKSSON: *Fungi parasit. scandinav. exsicc.* 184b) and once in Denmark, again common in Tyrol.

**389. *Marssonina delastrei*** (de Lacr.) Magnus, Syll. III p. 770.

*Melandrium rubrum*. Abisko.

**390. *Marssonina violae*** (Passer.) Magnus, Syll. III p. 770.

*Viola biflora*. Abisko and Kalixfors.

**391. *Septomyxa andromedae*** Henn.

*Andromeda polifolia*. Gelivare.

- 392. *Cryptosporium androsaces*** Rostrup, Syll. X p. 506.  
*Androsace Vegae*. Siberia (Cape Jakan 69°22').  
Hitherto only known from Norway (Dovre).
- 393. *Ovularia haplospora*** (Speg.) Magnus, Syn.: ***Ovularia pusilla*** Sacc., Syll. IV p. 140.  
*Alchimilla vulgaris*. Lapponia Norvegica (Narvik), Kiruna.
- 394. *Ovularia decipiens*** Sacc., Syll. IV p. 139.  
*Ranunculus acer*. Lapponia Suecica (Nikolahti).
- 395. *Botrytis cinerea*** Fries, Syll. IV p. 129.  
On dead stems of many herbs, often in company with  
*Sclerotium durum*. Abisko, Nuolja and Kebnekaise.
- 396. *Didymaria didyma*** (Unger) Schroeter, Syn.: ***Didym. Ungerii*** Corda, Syll. IV p. 184.  
*Ranunculus acer*. Lapponia Suecica (Nikolahti).
- 397. *Bostrychonema alpestre*** Ces., Syll. IV p. 185.  
*Polygonum viviparum*. Abisko and Björkliden.
- 398. *Mastigosporium album*** Riess, Syll. IV p. 220.  
*Calamagrostis phragmitoides*. Nuolja.  
FRANK (Krankheiten der Pflanzen) has observed that the spores of this species sometimes have an appendix and sometimes lack the same, he is of opinion that the former case is peculiar to the lowland and the latter to the mountains. Here on Nuolja the spores have no appendage and it is further worth noticing that JØRSTAD (1930 p. 67) has not found these appendages in Norway, in either case FRANK'S observation is confirmed.
- 399. *Ramularia calthae*** Liro, Syll. XVIII p. 546.  
*Caltha palustris*. Kalixfors and Kiruna.
- 400. *Ramularia aequivoeca*** (Cec.) Sacc., Syll. IV p. 201.  
*Ranunculus auricomus*. Lapponia Suecica (Nikolahti), Kolgujukew.

- 401. *Ramularia trolli*** (Jacz.) Iwanoff, Syll. XVIII p. 547.

*Trollius europaeus*. Abisko and Kalixfors.

Its distribution is arctic-alpine like several others of the micromycetes found on *Trollius*; recorded from Fennia and Smolensk and again from Tyrol. In Denmark and neighbouring countries it has only been found once although *Trollius* is common enough here.

- 402. *Ramularia gei*** (Fuckel) Ldau., Syll. XIV p. 1053 and XVIII p. 547.

*Geum rivale*. Abisko.

- 403. *Ramularia geranii*** (West.) Fuckel, Syll. IV p. 204, Syn.: ***Ram. geranii silvatici*** Vgr., Syll. XVI p. 1041.

*Geranium silvaticum*. Kiruna.

Commonly distributed all over Europe and Siberia.

- 404. *Ramularia punctiformis*** (Schlecht.) Höhnel, Syn.: ***Cercospora montana*** Sacc., Syll. IV p. 453.

*Epilobium angustifolium*. Kebnekaise and Abisko.

- 405. *Ramularia archangelicae*** Liro, Syll. XVIII p. 551.

*Angelica archangelica*. Abisko.

- 406. *Ramularia valerianae*** (Speg.) Sacc., Syll. IV p. 207.

*Valeriana officinalis*. Abisko.

- 407. *Torula herbarum*** Fries, Syll. IV p. 256.

*Melandrium rubrum*. Nuolja.

- 408. *Hormiscium antiquum*** (Corda) Sacc., Syll. IV p. 264.

*Salix* spec. Kebnekaise.

- 409. *Hormiscium stilbosporum*** (Corda) Sacc., Syll. IV p. 264.

*Salix* spec. Kebnekaise.

- 410. *Periconia pycnospora*** Fresen., Syll. IV p. 271.

*Carex aquatilis*. Abisko.

- 411. *Goniosporium puccinioides*** (de Cand.) Link, Syll. IV p. 280.

*Carex* spec. Abisko.

*Carex pedata*. Lapponia Norvegica (Vestfinnmarken).

*Carex stans*. Lapponia Murmanica (Litso), Novaya Zemlya.

Common in all circumpolar regions, but also southwards in the lowlands as well as in Helvetia and Italy.

- 412. *Arthrimum caricicola*** Fries, Syll. IV p. 279.

*Carex ericetorum*. Lapponia Rossica.

*Carex vaginata*. Abisko.

I have found that the spores measure  $45-46\mu \times 11-15\mu$ , thus they are considerably broader than reported by LINDAU (1907 p. 639).

- 413. *Arthrimum naviculare*** Rostrup, Syll. X p. 579.

*Carex ericetorum*. Lapponia Imandrae.

*Carex pedata*. Lapponia Norvegica (Vestfinnmarken), Lapponia Lulense, Ellesmere Land (Harbour Fjord).

*Carex sparsiflora*. Lapponia Murmanica.

Hitherto only reported from Lapponia Norvegica and from interglacial deposits in Denmark (see LIND 1913 p. 517 c. fig.).

- 414. *Scolicotrichum graminis*** Fuckel, Syll. IV p. 348.

*Phleum alpinum*. Abisko.

- 415. *Cladosporium graminum*** Corda, Syll. IV p. 365.

*Carex aquatilis*. Abisko.

*Milium effusum*. ibd.

*Elymus mollis*. Siberia (Irkajpii).

- 416. *Cladosporium herbarum*** Fries, Syll. IV p. 350.

*Urtica dioeca*. Abisko.

*Pedicularis hirsutus*. Greenland (Disko).

- Euphrasia latifolia*. Abisko.  
*Pachypleurum alpinum*. Novaya Zemlya.
- 417. Cladosporium aecidiicola** Thümen, Syll. IV p. 368.  
*Aecidium carneum* on *Astragalus*. Abisko.  
*Aecidium trollii* on *Trollius*. ibd.
- 418. Cladosporium fuliginum** Bon., Syll. IV p. 368, Syn.:  
**Clad. exobasidii** Jaap.  
*Exobasidium* on *Andromeda polifolia*. Abisko.
- 419. Heterosporium echinulatum** (Berk.) Cooke, Syll. IV  
p. 481.  
*Viscaria alpina*. Lapponia Norvegica (Alten).
- 420. Cyliandrocolla alba** Sacc. et Roum., Syll. IV p. 674.  
*Deschampsia caespitosa*. Abisko.
- The present fungus might just as well be called *Myro-  
pyxis graminicola* Ces. there is certainly no difference.
- 421. Isariopsis alborosella** (Desm.) Sacc., Syll. IV p. 630.  
*Cerastium arcticum*. Kebnekaise.
- 422. Radulum aterrimum** Fries S. M. I p. 416, Syll. VI p. 497,  
Syn.: **Eutypa hydnoidea** (Fries) Höhnelt 1909 p. 1464.  
*Betula odorata*. Abisko.

In this black, peculiar mycelium, which would often very extensively cover the branches of *Betula*, v. HÖHNEL has found an *Eutypa*, which I cannot detect in the present material. I have studied this attack on *Betula* in Denmark as well as in Lapponia and I have never found it on the branches of *Betula* growing under appropriate conditions; the attack is in a marked degree dependent on the ecologic conditions of the local soil.

### Discussion.

These researches into the geographical distribution of some arctic micromycetes, which E. ROSTRUP began in 1888

with his wellknown researches on Greenland micromycetes have now been completed, as I have examined the available material of herbarium plants from all arctic regions and filled in the gaps in the earlier, scattered investigations.

I have examined all the species mentioned here myself, and in each case noted on which host species I have found them and all the places from which I have seen them.

While discussing the individual species, I have, with reference to the literature, compared my own observations with earlier ones and through them I think I am able to draw the following conclusions of more general interest.

It is a striking fact that we have not any genus of fungi especially indigenous to the northern polar regions. All the species in question belong to genera which are at the same time represented in subarctic and even more southern regions. The same is the case with the phanerogams. This warrants the conclusion that the arctic flora has not developed in the arctic habitats but is an intense mixture of species of highly different age and different origin. Most of them wandered long distances before they met one another under suitable conditions. Whenever the climate changed in the past geological periods, the flora moved and mingled in a new way. The particulars concerning the exact geographical distribution of all the species studied, give valuable information about their wanderings, when rightly interpreted. And future mycologists will be able to draw a still better picture of the special route of each species when more information is procured.

A large percentage of species are known both from Arctis and from the Alps, they can with great certainty be said to have grown in Central Europe, perhaps also in Russia, 15,000 years ago. As the margin of the land ice

withdrew, they followed after, higher up in the Alps and farther to the north. If we compare the specimens collected in the arctic with specimens of the same species collected in the Alps or in Pamir, no difference at all can be pointed out between these plants, although they have been without any contact for that period of years. Their appearance and their host-plants are the same, in other words, they have not been affected by the 15,000 years in any noticeable degree.

Another fact of general interest, which has not been sufficiently discussed before, may also be elucidated by these researches viz.: that the micromycetes which are able to thrive at all in these arid regions, most frequently have a wide geographical distribution. To be brief, we may say that the plurality of the species concerned are found all round the pole. During the foregoing discussion of the separate species it was pointed out over and over again that a species which, e. g., hitherto has only been known from northernmost Norway has now also been found in Spitzbergen and Ellesmere Land or other distant regions. What I formerly (1927 p. 12) wrote has been confirmed, that the aid of birds in transporting the seeds or the spores, as well as the hypothetical land bridges of many older writers are quite superfluous in arctic regions. In the course of the long winter prevalent in those regions, fragments of plants and the endophytes living upon them may easily be carried across the ice from one land to another.

As soon as the species has found its way up to these arctic regions, it may easily be scattered with the snow over the frozen ground and waters, provided it can find a host-plant where it arrives. For that reason the plurivorous endophytes predominate and the saprophytes with perennial

mycelium, which may be scattered with the host and continue their growth where the host takes root.

In this connection I may call attention to the island of JAN MAYEN, of volcanic origin, extremely isolated, more than 500 km from Greenland and Iceland. Mammals (e. g. foxes) and plants must necessarily have been transferred by floating icebergs or across the frozen sea by means of the wind, and yet a considerable number of fungi are found here. In the preceding list I have mentioned 19 species of micromycetes viz.:

- Nr. 32. *Leptosphaeria microscopica*
- 35. *Leptosphaeria graminum*
- 37. *Leptosphaeria culmifraga*
- 50. *Metasphaeria arabidis*
- 71. *Pleospora scrophulariae*
- 84. *Pyrenophora chrysospora*
- 85. *Pyrenophora cerastii*
- 113. *Mycosphaerella Tassiana*
- 114. *Mycosphaerella confinis*
- 118. *Mycosphaerella silenes acaulis*
- 119. *Mycosphaerella ranunculi*
- 126. *Mycosphaerella saxifragae*
- 178. *Lophodermium arundinaceum*
- 203. *Hysteropezizella ignobilis*
- 222. *Pseudorhizisma bistortae*
- 234. *Allophyllaria pusiola*
- 255. *Puccinia cochleariae*
- 276. *Ustilago inflorescentiae*
- 386. *Heteropatella umbilicata*.

E. ROSTRUP has (1897 p. 28) in addition mentioned the following epiphytous species of fungi from Jan Mayen:

*Cantharellus lobatus* Fries on moss  
*Puccinia saxifragae* Schlecht. on *Saxifraga nivalis*  
*Melampsora arctica* Rostrup on *Saxifraga caespitosa*  
 and *Hysteropezizella pusilla* (Lib.) Nannfeldt on *Luzula*  
*arcuata*.

Each of these 23 species must have been carried more than 500 km from its original growing place in Greenland or Iceland, together with fragments of the host, over to this diminutive island in the great Arctic Ocean.

There is consequently plenty of evidence to show that the species of micromycetes, which are really suited for these difficult conditions, find their way easily from one growing place to the other through all circumpolar regions. Many of the species listed above show the same: see No. 57 *Clathrospora pentamera*, No. 84 *Pyrenophora chrysospora*, No. 113 *Mycosphaerella Tassiana*, No. 209 *Hysteropezizella ignobilis* and many others.

It is all the more remarkable that extremely rare species are found in these regions. The material I have examined, is very uniform, collected as it is in many places and by many different collectors.

The causes affecting the frequency of the different species are manifold, some of them are more easily pointed out than others.

- I. Southern species found only occasionally north of the polar circle. This circumstance is always mentioned under these species.
- II. Species of epiphytous micromycetes attached to a single host. When this host is not especially common in arctic regions as *Festuca ovina*, *Trisetum subspicatum*, *Papaver radicum*, *Oxyria digyna*, *Polygonum vivi-*

*parum*, *Dryas*, *Cassiope*, *Empetrum* etc., it may often be difficult enough for the epiphyte to maintain its existence.

III. New species that have not had time to spread from their original locality.

IV. Old species, becoming extinct.

We have not as yet gathered information enough about each species to be able to draw a precise map of their geographical distribution, but we can still catch a glimpse of the outlines with regard to some of them.

ad III. As remarkable examples of species with a narrowly limited distribution we may mention: No. 76, *Pleospora Wulffi* from East Greenland, Spitzbergen and Jugor Strait, No. 100, *Lizonia distincta* from Spitzbergen and Finland and No. 254, *Puccinia rhytismoides* which hitherto has only been found in the northernmost parts of Fenno-Scandia, although *Thalictrum alpinum* has been recorded from Novaya Zemlya, Arctic Russia, Arctic Siberia, Arctic America and Greenland as also from the Alps, the Pyrenees, Caucasus, the Altai Mountains and Himalaya.

ad IV. It is much easier to find examples of species that bear the stamp of having been more commonly distributed before, and now are only found in a few widely scattered localities, or in hosts which systematically are curiously isolated. I refer to what I have said previously about such species as:

- Nr. 34. *Leptosphaeria hierochloae*
- 42. *Leptosphaeria brachyasca*
- 50. *Metasphaeria arabidis*
- 52. *Metasphaeria Annae*
- 58. *Clathrospora planispora*

- Nr. 64. *Pleospora dura*  
 - 68. *Pleospora gigaspora*  
 - 74. *Pleospora rubicunda*  
 - 77. *Pleospora pyrenaica*  
 - 78. *Pleospora mendax*  
 - 143. *Venturia islandica*  
 - 144. *Venturia arctostaphyli*  
 - 145. *Venturia Dieckiei*  
 - 147. *Pleosphaerulina vitrea*  
 - 150. *Massaria eucarpa*  
 - 176. *Lophodermium caricinum*  
 - 187. *Cryptomyces maximus*.

I consider the species with continuous distribution, found in many different hosts, to be "in their strength and prime". But if a species begins to specialize either geographically or physiologically, I think it is a sign of old age. In certain cases we may find signs of the dividing of it into two or more species, in other cases it isolates itself more and more and prefers a certain host to others. ERNST GÄUMANN (1926 p. 21) has observed the same, he writes thus: "Nach Beobachtungen an den natürlichen Standorten werden mehrere infolge der verschiedenartigen Lebensbedingungen und Pflanzengesellschaften entstandenen Rassen des Pilzes mit bestimmten Haupt- und Nebenwirten unterschieden, wobei die Hauptwirte ziemlich regelmässig infiziert werden können, während die Nebenwirte nur unter gewissen, noch unbekanntem Bedingungen befallen werden".

From circumpolar regions I have seen many striking examples of this fact, see e. g.:

- No. 60. *Pleospora macrospora* preferably on *Hierochloë alpina*, only seldom found on other grasses.

- No. 143. *Mycosphaerella nebulosa* common on *Solidago*, very rare on *Melandrium*.
- 145. *Venturia ditricha*, very common on *Betula odorata* and *Betula nana* but very rare on *Alnus* and *Berberis*.
  - 207. *Laetinaevia erythrosligmoides* is most frequently met with on *Cerastium alpinum*, occasionally also on *Cerastium nigrescens*.
  - 208. *Laetinaevia stellariae*, common on *Stellaria longipes*, rare on *Stellaria palustris*.
  - 234. *Allophyllaria pusiola* especially found on *Poa arctica* and *Poa glauca*, as a rare exception on other grasses.

As examples of species that are about to divide into several "species sorores" according to their host-plants, may be mentioned of genuine parasites *Melampsora salicina*, where the division is certainly quite advanced, but not yet sufficiently examined. Of hemiparasites No. 114, *Mycosphaerella confinis* which may be said to be rather plurivorous, it prefers, however, host-plants of the families Caryophyllaceae, Cruciferae and Compositae, and No. 125, *Mycosphaerella densa* which likewise prefers certain host-plants (*Thalictrum*, *Cardamine* and *Saxifraga* spp.) to others. Further No. 172, *Phyllachora graminis*, which apparently is about to divide the old species into many species.

As examples of real saprophytes that are about to divide see No. 59, *Clathrospora elyanae* and No. 153, *Massaria eucarpa*, known only on *Polygonum* and *Pedicularis*.

A very striking example of a species of saprophytes, divided not according to species of the host-plant, but according to the organs of the host, has been mentioned above,

No. 54, *Metasphaeria sepalorum* on the glumes, and *Metasphaeria junci* on the stems of the same spp. of *Juncus*.

Many species of micromycetes are not found north of the polar circle, and this is easily explained by the short summers, the rough conditions etc.

But on the other hand, there are many species of micromycetes which are found exclusively in arctic and alpine regions even if their whole habit is adapted to a single host with continuous distribution. I will here sum up some of the most striking examples.

*Betula odorata* is found evenly distributed over large regions of the globe, but *Taphrina bacteriosperma*, *Taphrina alpina*, *Taphrina carnea* and *Taphrina lapponica* are only found in a very limited area in northern Scandinavia etc. Most of them do not distinguish between as different host-species as *Betula odorata* and *Betula nana*, but on the other hand there are certain ecological circumstances that are of great importance for their geographical distribution. No. 158, *Gnomonia campylostyla* on dead leaves of *Betula* has a typical arctic-alpine distribution, but at the same time 166, *Dothidella betulina* has a quite undiversified distribution.

*Epilobium angustifolium* is quite as common in Central Europe as in Lapland, but I was surprised to find it near Abisko strongly attacked by No. 257, *Puccinia gigantea* and No. 168, *Dothidella adusta*, which are never found in the European lowlands.

On *Empetrum nigrum* I have found No. 191, *Rhytisma empetri* and No. 192, *Sphaeropezia empetri* exclusively in arctic and alpine regions, while No. 17, *Physalospora empetri* and No. 272, *Chrysomyxa empetri* are equally common in all places where *Empetrum* is found.

*Trollius europaeus* is just as common in Central Europe as in Lapponia Suecica and Lapponia Fennica, but here in the lowland it is rarely attacked by parasitical or saprophytical micromycetes; up there, on the other hand, it is strongly attacked on living leaves by No. 246, *Puccinia thulensis*, No. 253, *Puccinia trollii* and No. 401, *Ramularia trollii*, just as the dead stems and leaves are abundantly covered with saprophytes.

On *Arctostaphylos alpina* we have likewise No. 388, *Gloeosporium alpinum* and No. 268, *Pucciniastrum sparsum* which only attack this host in arctic and alpine localities.

*Sorbus aucuparia* also belongs to those trees that have a continuous distribution, but No. 183, *Lophodermium tumidum* is only found on dead leaves of Sorbus in arctic and alpine localities.

*Solidago virgaurea* is found in arctic and alpine localities attacked by No. 244, *Uromyces solidaginis*, but never in Central Europe.

Numerous other examples might be selected, which altogether show that the parasite and the host by no means always have the same territory, even the micromycetes that grow on fallen leaves require other ecological conditions than those which are most suitable for the host.

If the saprophytes prefer the dead leaves from cold localities to those from warmer places, I think it is chiefly owing to the fact that in the arctic regions they are free from competition on the part of bacteria and moulds, which in warmer climates more rapidly decompose the dead leaves of the host.

I hope that this investigation has shown quite clearly that there are still many problems relating to "The geographical distribution of circumpolar micromycetes" for future generations of mycologists to solve in continuation of the work I have carried on through thirty-five years.

---

### LIST OF LITERATURE

---

- ANDR. ALLESCHER: Verzeichnis in Süd-Bayern beobacht. Pilze. Landshut 1889.
- (et P. HENNINGS): Pilze aus dem Umanakdistrikt. Bibliotheca Botanica. Hefte 42, p. 40—54. Stuttgart 1897.
- J. C. ARTHUR: Notes on Arctic Uredinales. Mycologia vol. 20, p. 41—43. Lancaster Pa. 1928.
- GÜNTHER BECK: Zur Pilzflora Niederösterreichs I, p. 9—30. Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien. Wien 1880.
- AUG. NAPOLEONE BERLESE: Icones Fungorum, vol. I. Berlin 1894.
- Icones Fungorum, vol. II. 1900.
- G. P. CLINTON: Ustilaginales. North American Flora, 7. 1906.
- A. G. ELIASSON: Svampar ur C. J. JOHANSONS herbarium. Botan. Not., p. 205—214. Lund 1896.
- ELLIS AND EVERHART: The North American Pyrenomycetes. Newfield 1892.
- JOHN DEARNESS: Report of the Canadian Arctic Expedition 1913—1918. Vol. IV. Part C. Fungi. Ottawa 1923.
- K. FALCK: Härjedalens Parasitsvampflora. Arkiv för Botanik. Bd. 12, Nr. 5. Stockh. 1912.
- L. FÜCKEL: Endophytische Pilze. Im.: Zweite Deutsche Nordpolfahrt II, p. 90—96. Leipzig 1874.
- Fungi. In: M. TH. VON HEUGLIN: Reisen nach dem Nordpolarmeer in den Jahren 1870—1871, III, p. 317—323. Braunschweig 1874.
- ERNST GÄUMANN: Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena 1926.
- C. J. JOHANSON: Svampar från Island. Öfv. af Kgl. Vet. Ak. Förh. 1884. Nr. 9, p. 157—174. Stockh. 1884.
- H. O. JUEL: Om Taphrina-arter på Betula. Sv. Bot. Tids. Bd. 3, p. 183—191. Stockh. 1909.
- Beiträge zur Kenntnis der Gattungen Taphrina und Exobasidium. Sv. Bot. Tids. Bd. 6, p. 353—372. Stockh. 1912.

- IVAR JØRSTAD: Chytridineae, Ustil. and Ured. from Novaya Zemlya. Report of the sci. res. of the Norwegian Exped. to Nov. Zeml. 1921, nr. 18. Kria. 1923.
- Norske Skogsykdommer. Medd. fra Det norske Skogforsøksvesen 1925, p. 19—186. Oslo 1925.
  - The Erysiphaceae of Norway. Norsk Vid. Akad. Skrifter, Math. Nat. Klasse Nr. 10. Oslo 1925.
  - Beretning om Plantesykdommer. Oslo 1930.
- G. LAGERHEIM: Parasitsvampar från Skandinaviens fjelltrakter. Botan. Notiser p. 154—155. Lund 1884.
- Tromsø Museums Aarsberetning 1893. Tromsø 1894.
- POUL LARSEN: Fungi of Iceland. The Botany of Iceland. Vol. II part III. 1931.
- J. LIND: Sur le développement et la classification de quelques espèces de Gloeosporium. Arkiv för Botanik Bd. 7, Nr. 8. Stockholm 1908.
- Fungi from North-East Greenland. Medd. om Grønland Bd. 43, p. 149—162. Københ. 1910.
  - Fungi collected in Arctic North America by the Gjøa Exped. 1904—1906. Vid. Selsk. Skrifter I 1909 Nr. 9. Chria 1910.
  - Danish Fungi. Copenhagen 1913.
  - Einige Beiträge zur Kenntnis nordischer Pilze. Annal. Mycol. Vol. XIII, p. 13—25. Berlin 1915.
  - Fungi collected on the North-Coast of Greenland by the late Dr. TH. WULFF. Medd. om Grønland Bd. 64, p. 291—302. Kbh. 1924.
  - Ascomycetes and Fungi Imperfecti. Report of the Sci. Res. of the Norwegian Exped. to Nov. Zeml. 1921, nr. 19. Kria 1924.
  - Micromycetes from North-Western Greenland. Medd. om Grønland Bd. 71, p. 161—179. Kbh. 1926.
  - The Geographical Distribution of Some Arctic Micromycetes. Kgl. D. Vid. Selsk. Biol. Medd. VI, nr. 5. Kbh. 1927.
  - The Micromycetes of Svalbard. Skrifter om Svalbard og Ishavet Nr. 13. Oslo 1928.
  - Micromyceter fra Åreskutan. Sv. Botan. Tids. Bd. 22, p. 57—81. Stockholm 1928.
- G. LINDAU: Hyphomycetes, I. in: RABENHORST: Kryptogamenflora II, Abt. VIII. Leipzig 1907.
- THORE LINDFORS: Aufzeichnungen über parasitische Pilze in Lule Lappmark. Sv. Botan. Tids. Bd. 7, p. 39—57. Stockholm 1913.
- J. I. LIRO: Uredineae Fennicae. Helsingfors 1908.

- J. I. LIRO: Die Ustilagineen Finnlands I. Helsinki 1924.
- P. MAGNUS: Fungi apud: I. BORNMÜLLER: Iter Anaticum tertium 1899, Bull. de l'Herbier Boissier 2. Serie III, p. 573—587. Genève 1903.
- Die Pilze von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Innsbruck 1905.
- Nachtrag zu ibd. Innsbruck 1926.
- I. A. NANNFELDT: Contributions to the Mycoflora of Sweden I. Sv. Bot. Tids. Bd. 22, p. 115—139. Stockh. 1928.
- Studien über die Morphologie und Systematik der Discomyceten. Nov. Act. Regiae Soc. sci. Upsaliensis Ser. IV, vol. 8, Nr. 2. Uppsala 1932.
- C. A. J. A. OUDEMANS: Contributions à la Flore Mycologique de Nowaja Semlja. Meded. der K. Ak. van Wet. 3 Reeks, Deel II, p. 146—161. Amsterdam 1885.
- Catal. raisonné des champignons des Pays-Bas. Amstd. 1904.
- HENRY J. PEARSON: Beyond Petsora Eastward. London 1899.
- F. PETRAK: Mykologische Notizen VIII. Annal. Mycol. vol. 23, p. 1—143. Berlin 1925.
- Beiträge zur Pilzflora Südost-Galiziens und der Zentralkarpathen. Hedwigia Bd. 65, p. 179—330. Dresden 1925.
- Mykologische Notizen IX. Annales Mycologici vol. 25, p. 193—343. Berlin 1927.
- Mykol. Beiträge zur Flora von Sibirien. Hedwigia Bd. 68, p. 203—241. Dresden 1928.
- Mykologische Notizen X. Annal. Mycol. vol. 27, p. 324—410. Berlin 1929.
- und H. SYDOW: Kritisch-systematische Originaluntersuchungen. Annal. Mycol. vol. 22, p. 318—386. Berlin 1924.
- A. I. RAINIO: Uredineae Lapponicae. Annal. Soc. zool. bot. Fennicae 3, p. 239—267. Helsinki 1926.
- H. REHM: Zur Kenntnis der Discomyceten Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Ber. Bayer. Bot. Ges. Bd. 13, p. 102—206. München 1912.
- E. ROSTRUP: Islands Svampe. Botan. Tidsskr. Bd. 14, p. 218—229. Kbh. 1885.
- Svampe fra Finmarken. Botan. Tidsskr. Bd. 15, p. 229—236. Kbh. 1886.
- Fungi Groenlandiae. Medd. om Grønland Bd. 3, p. 517—590. Kbh. 1888.

- E. ROSTRUP: Ascomyceter fra Dovre. Kria. Vid. Selsk. Forhandl. 1891, Nr. 9, p. 1—14. Kria. 1891.
- Tillæg til Grønlands Svampe. Medd. om Grønland Bd. 3, p. 593—643. Kbh. 1891.
- Øst-Grønlands Svampe. Medd. om Grønland Bd. 18, p. 43—81. Kbh. 1894.
- Mykologiske Meddelelser V. Botan. Tidsskr. Bd. 19, p. 201—218. Kbh. 1895.
- Champignons apud C. OSTENFELD-HANSEN: Contribution à la flore de l'île Jan Mayen. Botan. Tidsskr. Bd. 21, p. 28. Kbh. 1897.
- Mykologiske Meddelelser VIII. Botan. Tidsskr. Bd. 22, p. 254—279. Kbh. 1899.
- Fungi from The Færøes. In Botany of The Færøes p. 304—316. Copenhagen 1901.
- Islands Svampe. Botan. Tidsskr. Bd. 25, p. 281—335. Kbh. 1903.
- Norske Ascomyceter. Vid. Selsk. Skrifter I. Math.-Nat. Kl. nr. 4. Chria 1904.
- Fungi collected by H. G. SIMMONS on the 2nd Norwegian Polar Exp. 1898—1902. Report of the Sec. Norweg. Arct. Exped. in the Fram, nr. 9. Kria. 1906.
- P. A. SACCARDO: Mycetes Sibirici III. Malpighia X, p. 5—27. Genova 1896.
- C. H. PECK and W. TRELEASE: Fungi. In Harriman: Alaska Expd. vol. V. 1904.
- J. SCHROETER: Ein Beitrag zur Kenntniss der nordischen Pilze. 58 Jahresber. der Schles. Gesellsch. für vaterl. Cultur. 1880, p. 162—175. Breslau. 1881.
- Über die mykol. Ergebnisse einer Reise nach Norwegen. Jahresb. der schles. Ges. p. 208—212. Breslau 1885.
- System. Zusammenstellung der im Juli und Aug. 1885 von mir in Nordland gesam. Pilze. Jahresb. der schles. Ges. 1887, p. 266. Breslau 1888.
- Pilze Serbiens I. Hedwigia Bd. 29, p. 49—64. Dresden 1890.
- Die Pilze Schlesiens II. Breslau (published from 1893 to 1908).
- SEV. CHR. SOMMERFELT: Supplementum Florae Lapponicae. Chria 1826.
- K. STARBÄCK: Bidrag til Kännedomen om Sveriges Ascomycetflora. Bih. Sv. Vet. Ak. Hand. B. 16, Afd. III, nr. 3. Stockh. 1890.
- P. PIUS STRASSER: Vierter Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagsberges (N-Ö). Verh. K. K. zool. bot. Ges. in Wien p. 299—340. 1907.

- F. VON THÜMEN: Beiträge zur Pilz-Flora Sibiriens III. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou Bd. 55. Moskva 1880.
- I. B. TRAVERSO: Pyrenomycetae. Flora Italica Cryptogama. Rocca S. Casciano. 1913.
- GEORGIUS WAHLENBERG: Flora Lapponica. Berlin 1812.
- TYCHO VESTERGREN: Bidrag till en monografi öfver Sveriges Sphaeropsideer. Öfv. Vet. Förh. nr. 1, p. 35—46. Stockh. 1897.
- Eine arctisch-alpine Rhabdospora. Medd. från Stockh. Högskola nr. 208, p. 1—23. Stockh. 1900.
- Ein bemerkenswerter Pyknidentypus. Arkiv f. Botan. Bd. 5, nr. 11. Stockh. 1906.
- Verzeichnis nebst Diagnosen zu Micromycetes rariores. Sv. Bot. Tids. Bd. 3, p. (37)—(58). Stockh. 1909.
- GEORG WINTER: Mykologisches aus Graubünden. Hedwigia. Bd. 19, p. 139—141, 159—167 and 173—178. Dresden 1880.
- Gymnoasceen und Pyrenomyceten. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora II. Leipzig 1887.
- Pilze und Flechten von Kingua Fjord. Die internationale Polarforschung 1882—1883. Die deutschen Expedition und ihre Ergebnisse. Bd. II, p. 93—96. Berlin 1890.
- JENS VLEUGEL: Bidrag til kannedomen om Umeåtraktens svampflora. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 2, p. 304—324 and 364—389. Stockh. 1908.
- Zweiter Beitrag zum Kenntnis der Pilzflora in der Umgegend von Umeå. Sv. Bot. Tids. Bd. 5, p. 325—350. Stockh. 1911.

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### BIND VIII (KR. 14,95):

Kr. Ø.

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M<sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929. . . . . 4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininer og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdr. Med 1 Tavle. 1929 . . . . . 1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 . . . . . 2.80
4. ROSENINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 . . . . . 2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-A og Anti-B. 1929 . . . . . 0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 . . . . . 2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinin der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 . . . . . 5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 . . . . . 1.00

### BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 . . . . . 7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 . . . . . 5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 . . . . . 5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkjær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 . . . . . 5.25

### BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 . . . . . 1.00
2. KOLDERUP ROSENINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 . . . . . 1.75

	Kr. ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koerneriella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotaliæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 .....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser. **XI**, 3.

---

ÜBER DIE  
VERWANDTSCHAFTLICHE STELLUNG  
DER GATTUNG ANTILOCAPRA UND DER  
GIRAFFIDEN ZU DEN ÜBRIGEN  
WIEDERKÄUERN

VON

J. E. V. BOAS

MIT 3 TAFELN



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD

1934

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 3.

---

ÜBER DIE  
VERWANDTSCHAFTLICHE STELLUNG  
DER GATTUNG ANTILOCAPRA UND DER  
GIRAFFIDEN ZU DEN ÜBRIGEN  
WIEDERKÄUERN

VON

J. E. V. BOAS

MIT 3 TAFELN



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1934

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

In meiner Abhandlung über das Gehörn von *Antilocapra* und noch bestimmter in dem von mir verfassten Abschnitt »Hörner« in dem Lubosch'schen Handbuch der vergl. Anatomie bin ich zu dem Resultate gelangt, dass das Gehörn von *Antilocapra* lediglich dem Rosenstock der Hirsche entspricht, während die Stange verloren gegangen ist. Und ich stelle mir vor, dass die phylogenetische Entwicklung derartig verlaufen ist, dass ein Hirsch wie etwa *Cervulus* (Muntjak) den mächtigen Rosenstock ganz unmässig ausgebildet hat, während die Stange immer kleiner wurde, und dass schliesslich eine solche Form wie die Okapi sich bildete, bei welcher die Stange rudimentär wurde; hiervon ist nur ein Schritt weiter zu einer Form wie die Giraffe, bei welcher die Stange ganz weggefallen ist. Und hiervon wieder ist der Abstand nicht gross zu einem Horn, an welchem die dünne Hornlage des Giraffiden-Horns verdickt wurde und eine Hornscheide um den knöchernen Rosenstock bildete: hiermit sind wir an die *Antilocapra* gelangt. Und durch Verstärkung der Hornscheide und Wegfall der Haarkleidung des Horns kommen wir zu den gewöhnlichen Cavicornia, bei welchen das Horn nur spärliche Überreste des Haarkleides bewahrt hat.

Kurz: die *Antilocapra* entstammt durch die Giraffiden von den Hirschen und ist selbst die ursprünglichste Form der Cavicornia. Ist diese Auffassung richtig, ist zu erwarten, dass

*Antilocapra* auch an anderen Punkten als dem Gehörn Anklänge an die Hirsche darbietet und dass dasselbe auch mit den Giraffiden der Fall ist. Ich habe diese Aufgabe in der Weise zu lösen versucht, dass ich die *Antilocapra* und die Giraffiden einerseits mit den Hirschen, andererseits mit den *Cavicornia* an möglichst vielen Punkten verglichen habe. Dabei ergab es sich, dass die *Antilocapra* und die Giraffiden in manchen Stücken mit den Hirschen gemeinsame Charaktere besitzen, während sie wie zu erwarten in anderen Punkten mit den *Cavicornia* übereinstimmten. Einiges davon haben schon Andere bemerkt. Leider habe ich selbst von *Antilocapra* nur das Skelett untersuchen können und war für die Weichteile auf die Mitteilungen von MURIE hingewiesen, während ich von der Giraffe die Weichteile eines Männchens zur Disposition hatte.

Ich werde im Folgenden zunächst diejenigen Charaktere von *Antilocapra* erwähnen, in denen ich Anschlüsse an die Hirsche gefunden habe. Ich knüpfe daran Bemerkungen darüber wie die Giraffiden sich in den betreffenden Punkten verhalten. Ich fange mit dem Schädel an.

1. Bei den *Cavicornia* (Taf. 1, Fig. 5) ist das 2. Ethmoturbinale meist gross, weit nach vorn ausgedehnt, und sein unterer Rand erstreckt sich so weit nach unten, dass die folgenden Ethmoturbinalien auf der Medianseite desselben liegen. Das Nasoturbinale ist, von der Seite gesehen, ziemlich schmal, und seine hintere, pneumatische, Partie geht allmählich in die vordere, dünne, Partie über<sup>1</sup>. Das Maxilloturbinale ist durch einen ziemlichen Abstand von dem Naso-

<sup>1</sup> Derartig wie hier angegeben verhält sich das Nasoturbinale bei sämtlichen *Cavicornia*, die ich untersucht habe (*Capra*, *Ovis*, *Tragelaphus*, *Antilope cervicapra*, *Ovibos* und *Taurotragus*) allein mit Ausnahme von *Bos*, wo es von der Seite gesehen breiter und fast in seiner ganzen Länge pneumatisiert ist.

turbinale getrennt. Bei den Hirschen (Taf. 1, Fig. 1) ist das 2. Ethmoturbinale kleiner, nicht nach vorn angedehnt, und sein ventraler Rand ragt nur wenig über die folgenden hinaus. Das Nasoturbinale ist in zwei Partien geteilt, die hintere ist pneumatisiert und etwas angeschwollen und durch eine recht scharfe Einbuchtung, in welche sich das Maxilloturbinale einlegt, von der vorderen Partie getrennt, die eine dünne Platte bildet. In allen diesen Stücken verhält sich *Antilocapra* (Taf. 1, Fig. 2) wie die Hirsche, auch die Giraffe (Taf. 1, Fig. 3) verhält sich wesentlich wie von den Hirschen beschrieben; bei der Giraffe ist die angeschwollene Partie des Nasoturbinale sehr gross.

2. Auf der Innenseite der Schädelhöhle ist bei den Hirschen der *Sulcus transversus* als eine weite offene Rinne vorhanden. Dieselbe ist bei den *Cavicornia* geschlossen. *Antilocapra* (Taf. 2, Fig. 1, *su*) und *Giraffa* verhalten sich ganz wie die Hirsche. Auch bei *Okapia* scheint diese offene Rinne nach einer Figur von FRAIPONT (l. c., Tab. XXVI, Fig. 2) vorhanden zu sein.

3. Bei den Hirschen sind im Lacrymale immer zwei Tränenkanal-Öffnungen vorhanden (wie schon BROOKE bemerkt hat). Bei den *Cavicornia* ist dagegen allgemein nur eine Öffnung vorhanden. Wie BROOKE ebenfalls bemerkt hat, gibt es aber Ausnahmen. Nach ihm soll eine Reihe von *Tragelaphus*-Arten ebenfalls zwei haben. Wie mein Kollega AD. JENSEN mir mitteilt, ist der Charakter nicht konstant bei den *Tragelaphus*-Arten. In dem Material des hiesigen Universitäts-Museum sind 3 Exemplare von *Tr. scriptus* vorhanden, von denen die zwei jederseits nur 1 Öffnung haben, das dritte aber zwei jederseits. Von *Tr. sylvestris* ist nur 1 Exemplar vorhanden, das nur 1 Öffnung jederseits hat, von *Tr. Speekii* nur 1 Exemplar mit zwei

Tränenkanal-Öffnungen auf jeder Seite. Bei *Taurotragus oryx* habe ich ebenfalls zwei Öffnungen jederseits gefunden. Die Zahl der Tränenkanal-Öffnungen ist also nicht ein absoluter unterscheidender Charakter zwischen Hirschen und *Cavicornia*, aber die allermeisten *Cavicornia* haben nur eine Öffnung. Bei *Antilocapra* sind stets zwei vorhanden, also wie bei den Hirschen. Die Giraffen schliessen sich in diesem Punkte nicht den Hirschen und *Antilocapra* an, sondern haben einen besonderen Weg eingeschlagen. An dem Schädel findet man weder eine, noch zwei Tränenkanal-Öffnungen, sondern gar keine, und wie mein Kollega, Prof. ED. SÖRENSEN, an einem in Alkohol konservierten Giraffen-Kopf gefunden hat geht ein Tränenkanal, ebenso wie auch eine Tränendrüse, der Giraffe überhaupt ab. Auch bei der Okapi fehlt ein Tränenkanal, die Öffnung desselben ist doch durch eine Grube angedeutet (FRAIPONT, p. 43, Pl. VI, Fig. 1). Wir müssen somit natürlich vermuten, dass die Giraffiden, die in der Ahnenreihe der *Antilocapra* lagen, mit einer Tränenkanal versehen waren und dass dieser aus unbekanntem Gründen bei einem Ausläufer verloren gegangen ist. Bekanntlich ist dasselbe auch bei den Elephanten<sup>1</sup> der Fall; weshalb diese Tiere (die Elephanten und die Giraffe) die Tränendrüse und den Tränenkanal verloren haben, ist recht unverständlich.

4. Bei allen Ruminantia ist im vorderen Ende des Os maxillare oben eine senkrechte Spalte, in welche eine Kante des Intermaxillare eingepasst ist. Diese Spalte des Maxillare ist von einem lateralen und einem medianen scharfen Rand begrenzt. Bei den Cerviden (Taf. 2, Fig. 8, *rm*) verlängert sich der mediane Rand in einen grossen platten Fortsatz, *f*,

<sup>1</sup> WARSON, Contributions to the anatomy of the Indian Elephant in: Journal of Anatomy and Physiology Vol. 8, 1894, p. 88.

welcher der medianen Seite des Intermaxillare anliegt. Dieser Fortsatz ist ähnlich bei *Antilocapra* (Taf. 2, Fig. 5 u. 7) und bei der Giraffe entwickelt, fehlt dagegen oder ist sehr schwach bei den *Cavicornia* (Taf. 2, Fig. 6).

5. Es ist bei *Antilocapra*, *Okapia* und Giraffe wie bei den Hirschen eine grosse Ethmoidallücke vorhanden, während eine solche bei den *Cavicornia* entweder fehlt oder klein ist.

6. Bei den meisten *Cavicornia* verbindet sich nur ein Beckenwirbel mit dem *Os ilium*; zuweilen noch eine kleine Fläche des Querfortsatzes des zweiten Beckenwirbels. Bei den Hirschen sind durchweg wie bei den meisten Säugetieren zwei Beckenwirbel mit dem *Os ilium* in Verbindung. Dasselbe ist auch bei *Antilocapra*, *Okapia* und Giraffe der Fall. Es ist der Charakter desshalb nicht so wichtig, weil es, wie gesagt, auch *Cavicornia* gibt, bei denen zwei Wirbel mit dem *Os ilium* sich verbinden.

7. Zu den Charakteren, die auf die Hirsche hinweisen, ist auch die Behaarung des Hornes zu rechnen.

Während die im Vorhergehenden erwähnten Charaktere von *Antilocapra* auf die Hirsche zurückweisen, weisen die folgenden auf die *Cavicornia* hin.

1. Bei den Hirschen ist der *Processus styloformis*, zu welchem sich das Zungenbeinhorn heftet, frei hervortretend (Taf. 2, Fig. 2). Bei den *Cavicornia* ist er dagegen in eine Scheide eingeschlossen, die von dem *Tympanicum* gebildet ist. Die *Antilocapra* und auch die Giraffe verhalten sich hierin wie die *Cavicornia*, bei *Antilocapra* sieht man beim Ausgange der Scheide eben die Spitze des Fortsatzes (Taf. 2, Fig. 4).

2. Die Kronen der Molare der Hirsche sind niedrig, die der *Cavicornia* sind meist sehr hoch. Ebenso wie die letzteren verhält sich auch *Antilocapra*, bei welcher die Kronen ebenfalls eine ansehnliche Höhe besitzen. Die Giraffe und

auch die Okapi haben dagegen noch die niedrigen Kronen der Hirsche bewahrt.

3. Es ist sämtlichen Wiederkäuern, die ich untersucht habe, charakteristisch, dass die hinteren Gelenkfortsätze der hintersten Brustwirbel und sämtlicher Lendenwirbel in eigenartiger Weise von den vorderen Gelenkfortsätzen und den mit diesen verbundenen Processus mammillares umklammert werden, was auch eine eigenartige Ausbildung der Gelenkflächen mit sich geführt hat.

Bei den Cavicornia (Rind, Schaf, Gnu, Antilope cervicapra etc.) (Taf. 3, Fig. 3) sind die betreffenden hinteren Gelenkfortsätze des ersten und ebenso die des zweiten dieser Wirbel dicht zusammengerückt, so dass das hintere Ende des Bogens dieser Wirbel sozusagen einen Fortsatz bildet, der zwischen den vorderen Gelenkfortsätzen des folgenden Wirbels, wie wäre er zwischen denselben zusammengeklemmt, sitzt. Bei Antilope cervicapra sind die betreffenden Wirbel Nr. 18 und 19, bei einem Schaf 19 und 20. Auch an den folgenden Wirbeln ist die entsprechende hintere Partie des Wirbels recht schmal, weiter hinten wird er allmählich breiter und die Gelenkfortsätze rücken aus einander.

Bei den Hirschen (Taf. 3, Fig. 1) ist die betreffende Partie der genannten Wirbel entschieden breiter, die Gelenkfortsätze sind nicht so nahe beisammen gerückt. Auch an den hinteren Lendenwirbeln sind die hinteren Gelenkfortsätze weiter aus einander gerückt als bei den Cavicornia.

Es ist nun interessant, dass die Giraffe (Taf. 3, Fig. 4) sich in diesem Punkte ganz wie die Hirsche verhält, was offenbar das ursprüngliche unter den Wiederkäuern ist, also die Giraffe hat diesen Hirsch-Charakter bewahrt. Die besonders hervorgehobenen Wirbel sind bei der Giraffe Nr. 20 und 21; sie haben die hintere Gelenkfortsatz-Partie

breit wie die Hirsche. Bei *Antilocapra* (Taf. 3, Fig. 2 *a*) ist es aber anders, hier hat der erste der genannten Wirbel (es ist hier Nr. 18) fast ganz dieselbe Form wie bei *Antilope cervicapra*, die Hinterpartie schmal; der zweite nimmt mehr eine Zwischenstelle ein zwischen den Hirschen und den untersuchten *Cavicornia*. Auch an den hinteren Lendenwirbeln sind die hinteren Gelenkfortsätze näher an einander gerückt als bei den Hirschen.

4. Eine Gallenblase, die bei den Hirschen fehlt, dagegen bei den *Cavicornia* stets vorhanden ist, findet sich ebenfalls bei *Antilocapra*<sup>1</sup>. Bei der Giraffe findet sich eine Gallenblase nicht immer, aber doch bei einigen Exemplaren. OWEN (*Anatomy of the Nubian Giraffe* p. 228) fand bei einem weiblichen Exemplar »a large gall-bladder, which represented an unusual structure, being bifid in its fundus, on making a longitudinal incision it was seen to be divided throughout its length by a middle vertical septum«. Bei zwei anderen, männlichen, Exemplaren fand OWEN keine Spur einer Gallenblase. PANCERI (*l. c.*) hat einen Übersicht über sämtliche bekannte Fälle von Ab- oder Vorhandensein einer Gallenblase bei der Giraffe gegeben und macht aus, dass von sämtlichen 8 untersuchten Exemplaren die 3 eine Gallenblase besaßen, während 5 keine hatten. Wie sich die Okapi verhält ist unbekannt.

Ich werde hier ein paar Punkte behandeln, in denen ich zunächst dachte, dass ich etwas für die Beurteilung der Ver-

<sup>1</sup> Die Gallenblase der *Cavicornia* ist ein Neuerwerb. Dass eine Gallenblase bei einer Gruppe erscheinen kann, während sie bei der nächstverwandten ursprünglicheren Gruppe fehlt, ist offenbar derartig aufzufassen, dass die Gallenblase nicht überall bei den Wirbeltieren dasselbe Organ ist; ein solches sackförmiges Reservoir hat sich wiederholt unabhängig ausbilden können.

wandtschafts-Verhältnisse verwendbares finden könnte, die sich aber bei näherer Betrachtung als wertlos ergaben.

Das eine davon betrifft die dünne Verlängerung der Harnröhre (Processus urethrae), die bei manchen Wiederkäuern den Glans überragt. Dieselbe ist bei vielen Cavicornia vorhanden, beim Widder und beim Ziegenbock als ein langer Anhang des Glans entwickelt. Bei den Hirschen fehlt dieselbe stets<sup>1</sup>. Auch bei *Antilocapra* fehlt er. Es läge deshalb nahe den Schluss zu ziehen, dass *Antilocapra* hier einen Hirsch-Charakter hätte und den Processus als ein Neu-Erwerbnis der Cavicornia betrachten, die bei *Antilocapra* noch nicht aufgetreten war. Ein weiterer Ausblick lehrt aber anderes. Der Processus urethrae ist nämlich nicht allein bei den Cavicornia sondern auch bei verschiedenen anderen Wiederkäuern vorhanden: bei der Giraffe ist ein sehr schöner Processus urethrae vorhanden; auch bei Moschus und bei *Tragulus* findet er sich; dagegen haben die Cameliden keine Spur davon. Demnach müssen wir schliessen, dass ein solcher Anhang bei der Form vorhanden war, von der sämtliche echte Wiederkäuer (d. h. die Wiederkäuer ÷ der Camelidæ) abstammen, und demnach ist das Fehlen desselben bei den Hirschen etwas sekundär erworbenes, und bei *Antilocapra* ist es ebenso und auch ist es nicht etwas, was sie von den Hirschen mitgebracht hat, denn ihr Weg ging ja über die Giraffiden, die den Anhang besitzen, und wir müssen annehmen, dass die Hirsche, von

<sup>1</sup> MAX WEBER gibt allerdings in der 2. Aufl. seines Säugetier-Handbuches p. 360 an, dass der Anhang auch bei »verschiedenen Hirschen« vorhanden sein sollte. Davon haben aber andere Verfasser nichts. GERHARDT z. B. sagt in seiner Arbeit über den Wiederkäuer-Penis ausdrücklich, dass allen echten Hirschen der Processus urethralis fehlt und illustriert dies durch eine Reihe Beispiele.

denen die Giraffiden stammen, auch den Anhang besessen haben.

Der andere hier zu erwähnende Fall ist folgender.

MURIE schreibt, dass »Cowpers glands appear to be absent (bei *Antilocapra*). The Prongbuck thus agrees with the Deer, where these glands are wanting«<sup>1</sup>. Bei der Giraffe sind aber — wie ich aus eigener Erfahrung sagen kann — Cowpersche Drüsen sehr wohl entwickelt, so dass diese Form mit den Cavicornen stimmt. Bei dem Umstande, dass Cowpersche Drüsen allgemein den Säugetieren zukommen, ist anzunehmen, dass sie auch bei den ursprünglichen Wiederkäuern vorhanden waren, nicht erst von den Cavicornia erworben sind, und das Fehlen derselben bei Cerviden und bei *Antilocapra* etwas sekundär erworbenes und zwar jedesmal unabhängig, wie das Vorhandensein derselben bei der Giraffe bestimmt anzeigt. Dass die Drüsen bei den echten Cavicornia erscheinen, obgleich sie bei *Antilocapra* fehlen, stammt möglicherweise daher, dass sie vielleicht nicht völlig fehlen, sondern wie MURIE angibt, repräsentiert sind durch »a bilinear, long patch of minute ducts or crypts, which are found on the floor of the of the urethral cavity, at its anterior half, in the membranous groove between the inferior portions of the compressor musele« (l. c. p. 352—53).

<sup>1</sup> Für einige Hirsches, jedenfalls bei *Cervus elaphus*, ist dies richtig und kann ich dies bestätigen (Präparate von Prof. ED. SØRENSEN); nach OUDEMANS, l. c. Taf. 13 Fig. 107 und 109, ist es aber nicht bei allen Hirschen so, die abgebildeten sind *Cervulus muntjac* und *Cervus tarandus*, p. 72 sagt er sogar, dass Cowpersche Drüsen sich überall bei den Ruminantia finden, was nach meinen Befunden nicht ganz richtig ist.

### Anhang.

#### Die verwandtschaftliche Stellung von Moschus.

In Anschluss an das Vorhergehende schliesse ich die folgenden Bemerkungen über eine Wiederkäuer-Form an, deren verwandtschaftliche Stellung etwas verschieden beurteilt wurde, nämlich *Moschus moschiferus*.

Die meisten stellen diese Form in die Nähe der Hirsche, während GARROD geneigt war sie den *Cavicornia* zu nähern. Ich habe desshalb versucht sie einer ähnlichen Analyse zu unterwerfen, wie ich es oben mit *Antilocapra* gemacht habe.

1. Bezüglich der Ethmoturbinalia (Taf. 1, Fig. 6) verhält sich wie mir scheint der *Moschus* einigermassen wie die *Cavicornia*, sowohl was das Nasoturbinale betrifft als namentlich in Bezug auf das 2. Ethmoturbinale, das ähnlich wie bei den *Cavicornia* gross ist und sich weit nach vorn erstreckt.

2. Die Ränder des Sulcus transversus schliessen sich wie bei den *Cavicornia* zusammen.

3. Das Lacrymale hat wie bei den *Cavicornia* nur eine Tränenkanal-Öffnung.

4. Der mediane Rand der Maxillaris-Spalte setzt sich nicht in einen solchen Fortsatz fort wie bei den Hirschen.

5. Der Processus styliformis ist wie bei den *Cavicornia* von einer Scheide umschlossen.

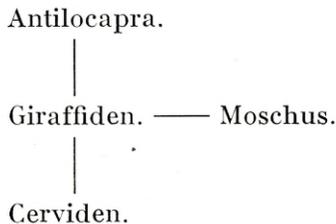
6. Wie bei den *Cavicornia* steht nur ein Wirbel mit dem Os ilium in Verbindung.

7. Eine Gallenblase ist vorhanden.

Während *Moschus* in den erwähnten Punkten sich den *Cavicornia* anschliesst, hat er in den folgenden Anschluss an die Cerviden.

1. Die Molaren sind mit niedrigen Kronen ausgestattet.
2. Die hintere Gelenkfortsatz-Partie der beiden ersten der umklammerten Wirbel ist breiter als bei den *Cavicornia* (Taf. 3, Fig. 5).
3. Eckzähne im Oberkiefer sind ein ausgeprägter Cerviden-Charakter, es fehlen solche fast stets bei den *Cavicornia*.

Wenn wir sämtliche Befunde zusammenstellen, ist es deutlich, dass *Moschus* am meisten mit den *Cavicornia* übereinstimmt. Gewisse Cerviden-Charaktere hat er jedoch bewahrt. Ich stelle mir vor, dass der Entwicklungsgang auch für denselben über die Giraffiden gegangen ist. Das Verhalten der Molaren und der umklammerten Wirbel ist wie bei der Giraffe, die auch schon eine Gallenblase wie *Moschus* haben kann.



### Litteratur.

- BOAS, J. E. V., Das Gehörn von *Antilocapra* etc. in: K. D. Vid. Selsk. Biolog. Meddelelser I, 2 (1917).
- BOAS, J. E. V., Hörner. in: Handb. d. vergl. Anat., herausg. v. Lubosch u. a., 1. Bd., p. 545—52.
- BROOKE, VICTOR, On the Classification of the Cervidæ. in: Proceed. Zool. Soc. London 1878, p. 883—928.
- BURNE, Notes on some of the Viscera of an Okapi. in: Proc. Zool. Soc. London 1917, p. 187—208.
- FLOWER, On the Structure and Affinities of the Musk-Deer (*Moschus moschiferus*). in: Proceed. Zool. Soc. London 1875, p. 159—190.
- FRAIPONT, JULIEN, Contributions à la faune du Congo. I. Okapia. in: Annales du Musée du Congo. Zoologie. Série II. Bruxelles 1907.
- GARROD, Notes on the Visceral Anatomy and Osteology of the Ruminants. in: Proceed. Zool. Soc. London 1877, p. 2—18.
- GARROD, Notes on the Anatomy of the Musk-Deer (*Moschus moschiferus*). in: Proceed. Zool. Soc. London 1877, p. 287—292.
- GERHARDT, Morph. u. biol. Studien ü. d. Kopulationsorgane d. Säugetiere. in: Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft 39. Bd. (1905) p. 43—114.
- GERHARDT, Z. Morphologie d. Wiederkäuerpenis. in: Verh. d. deutschen Zoolog. Gesellschaft 16. Jahresversamml., Marburg 1906, p. 149—159.
- GERHARDT, Der gegenwärtige Stand d. Kenntnisse von d. Copulationsorganen d. Wirbeltiere, insbesond. d. Amnioten. in: Ergebnisse u. Fortschritte d. Zoologie 1. Bd. (1909) p. 307—402.
- LÖNNBERG, On the Soft Anatomy of the Musk-Ox (*Ovibos moschatus*). in: Proceed. Zool. Soc. London 1900, p. 142—167.
- LÖNNBERG, Material for the Study of Ruminants. in: Nova Acta R. Societatis Scientiarum Upsaliensis 3. Sér. Vol. 20, 1904.
- MILNE EDWARDS, ALPHONSE, Recherches anatomiques etc. de la famille des Chevrotains. in: Annal. Scienc. natur., Zoologie, 5. Sér. Tome 2, p. 49, 1864.

- MURIE, Notes on the Anatomy of the Prongbuck, *Antilocapra americana*. in: Proc. Zool. Soc. London 1870, p. 334—368.
- MURIE, On the Saiga Antelope, *Saiga tartarica*. in: Proc. Zool. Soc. London 1870, p. 451—503.
- OUDEMANS, Die Accessorischen Geschlechtsdrüsen d. Säugetiere (Sep. aus Naturkundige Verhandelingen van de Hollandsche Matschappij d. Wetenschapp. 3. Verz. Deel V, 2. Stuk). Haarlem 1892.
- OWEN, Notes on the Anatomy of the Nubian Giraffe. in: Trans. Zool. Soc. London Vol. 2 (1841) p. 227—28.
- PANCERI, Studj sull' anatomie della Giraffa. in: Atti del Reale Istituto Lombardo Vol. 1 (1860) p. 347—351.
- TURNER, On the Generic Subdivision of the Bovidæ, or Hollow-horned Ruminants. in: Proc. Zool. Soc. London 1850, p. 164—178. *Antilocapra* ist p. 174 erwähnt unter dem Namen *Dicranocerus*.
- WEBER, MAX, Die Säugetiere. 2. Aufl. 1. Bd. p. 360 und 2. Bd. p. 590 ff.

## Taf. 1.

Vorderer Teil der linken Hälfte des durchsägten Schädels von verschiedenen Wiederkäuern, von der medianen Seite gesehen. Nasenscheidewand entfernt. Man sieht das Innere der linken Nasenhöhle.

*mt* Maxilloturbinale.

*na* Nasenbein.

*nt* Nasoturbinale; in Fig. 1—3 der hintere, aufgeblasene Teil der Nasoturbinale.

*nt'* (nur in Fig. 1—3) der vordere, dünne Abschnitt von *nt*.

2 Zweites Ethmoturbinale.

Fig. 1. *Cervus dama*.

Fig. 2. *Antilocapra*.

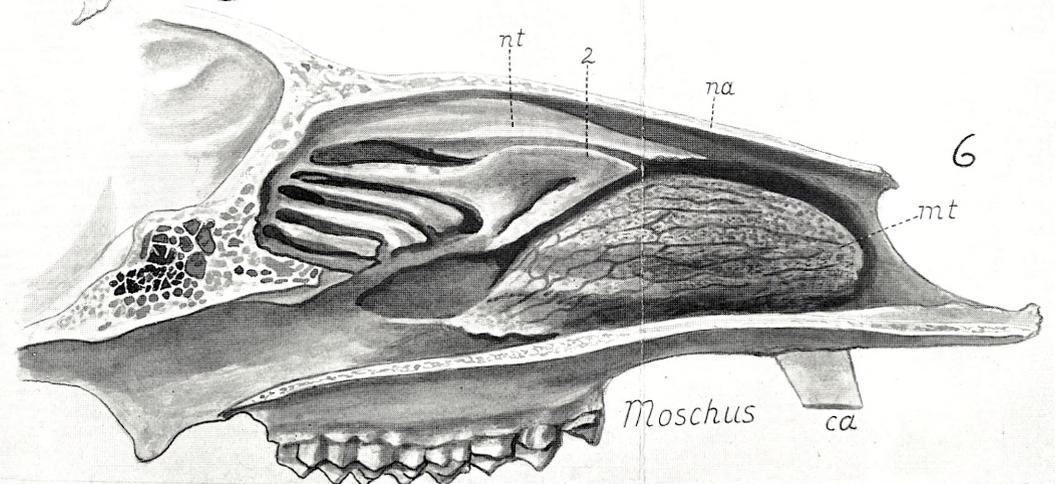
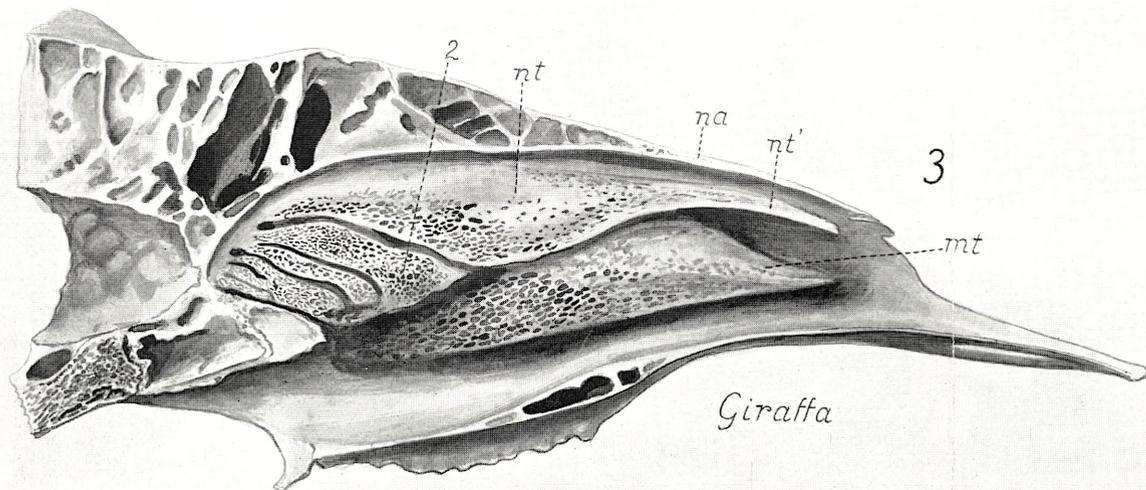
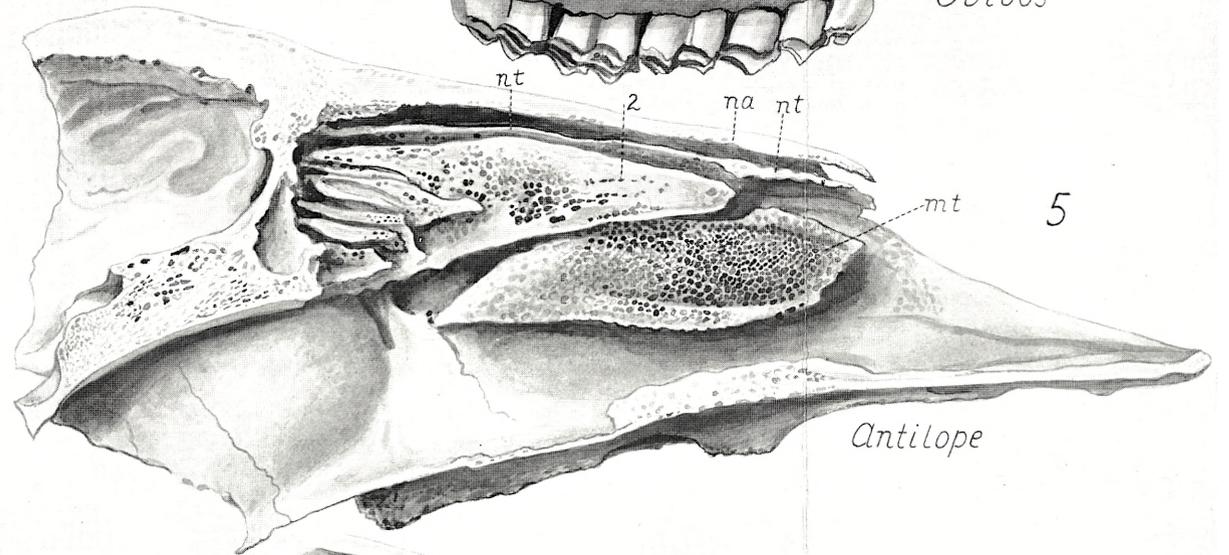
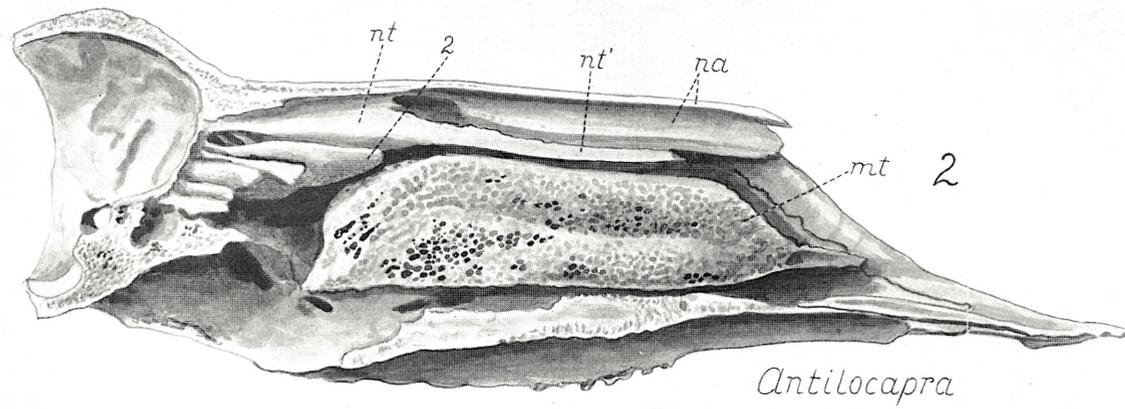
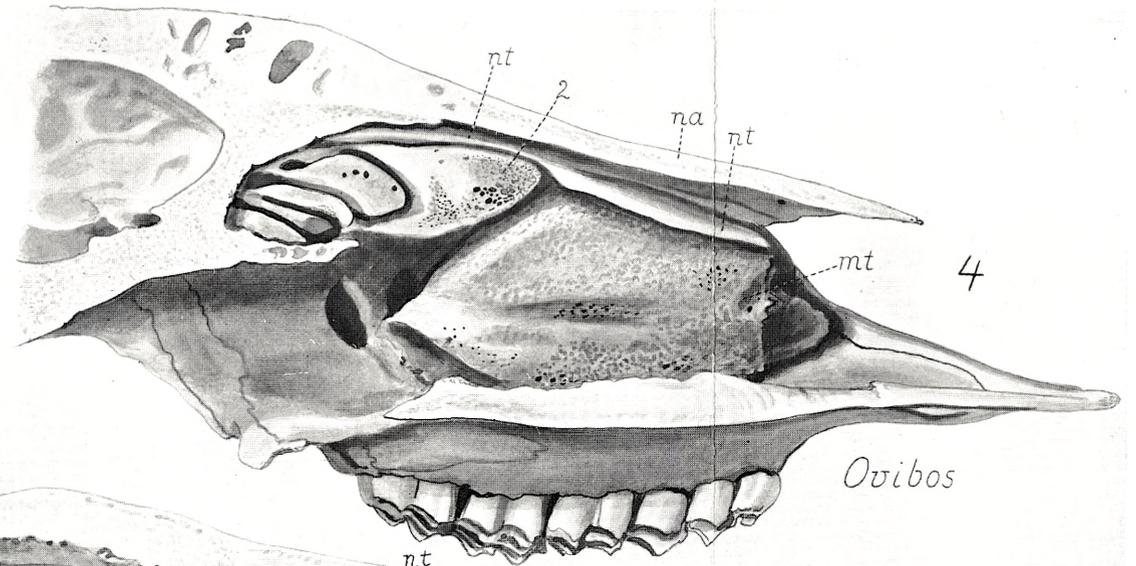
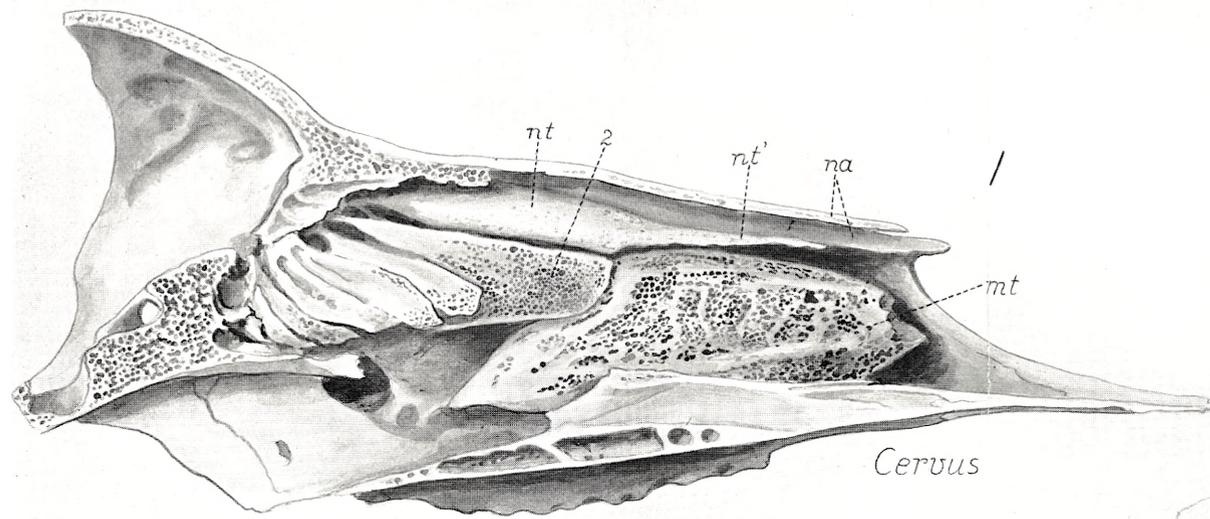
Fig. 3. *Giraffa*.

Fig. 4. *Ovibos*. Die Form des Ethmoturbinale 2 von der typischen bei des Hohlhörnern abweichend.

Fig. 5. *Antilope cervicapra*.

Fig. 6. *Moschus*.

---



## Taf. 2.

Fig. 1. Hinterer Teil der linken Hälfte eines durchsägten Schädels von *Antilocapra*. Man sieht die Innenseite der Schädelhöhle.

<i>fr</i> Frontale.	<i>pe</i> Petrosium.
<i>oc</i> Occipitale.	<i>su</i> Sulcus transversus.
<i>pa</i> Parietale.	

Fig. 2. Hinteres Ende der rechten Seite des Schädels von *Cervus axis*.

<i>bu</i> Bulla.	<i>pe</i> Petrosium.
<i>co</i> Condylus occipitalis.	<i>pp</i> Processus paramastoideus.
<i>ol</i> Occipitale laterale.	<i>st</i> Processus styliformis.
<i>os</i> — superius.	<i>ty</i> Tympanicum.
<i>pa</i> Parietale.	

Fig. 3. Hinteres Ende der linken Seite des Schädels eines jungen *Cervus axis*, an dem das Tympanicum weggenommen ist, so dass der Processus styliformis in seiner ganzen Länge frei sitzt. Buchstaben wie in Fig. 2.

Fig. 4. Hinteres Ende der rechten Seite des Schädels von *Antilocapra*. *oc* Occipitale.

Die anderen Buchstaben wie in Fig. 2. Man erblickt un-  
deutlich das Ende des Processus styliformis (*st*).

Fig. 5. Vorderes Ende der rechten Hälfte des durchsägten Schädels von *Antilocapra* von der medianen Seite gesehen; der mediane Ast des Intermaxillare grösstenteils abgebrochen. *f* der im Text erwähnte Fortsatz der medianen Lippe der Rinne des Maxillare für das Intermaxillare, *rm* diese Lippe selbst, *im* Intermaxillare.

Fig. 6. Dasselbe von *Ovis*.

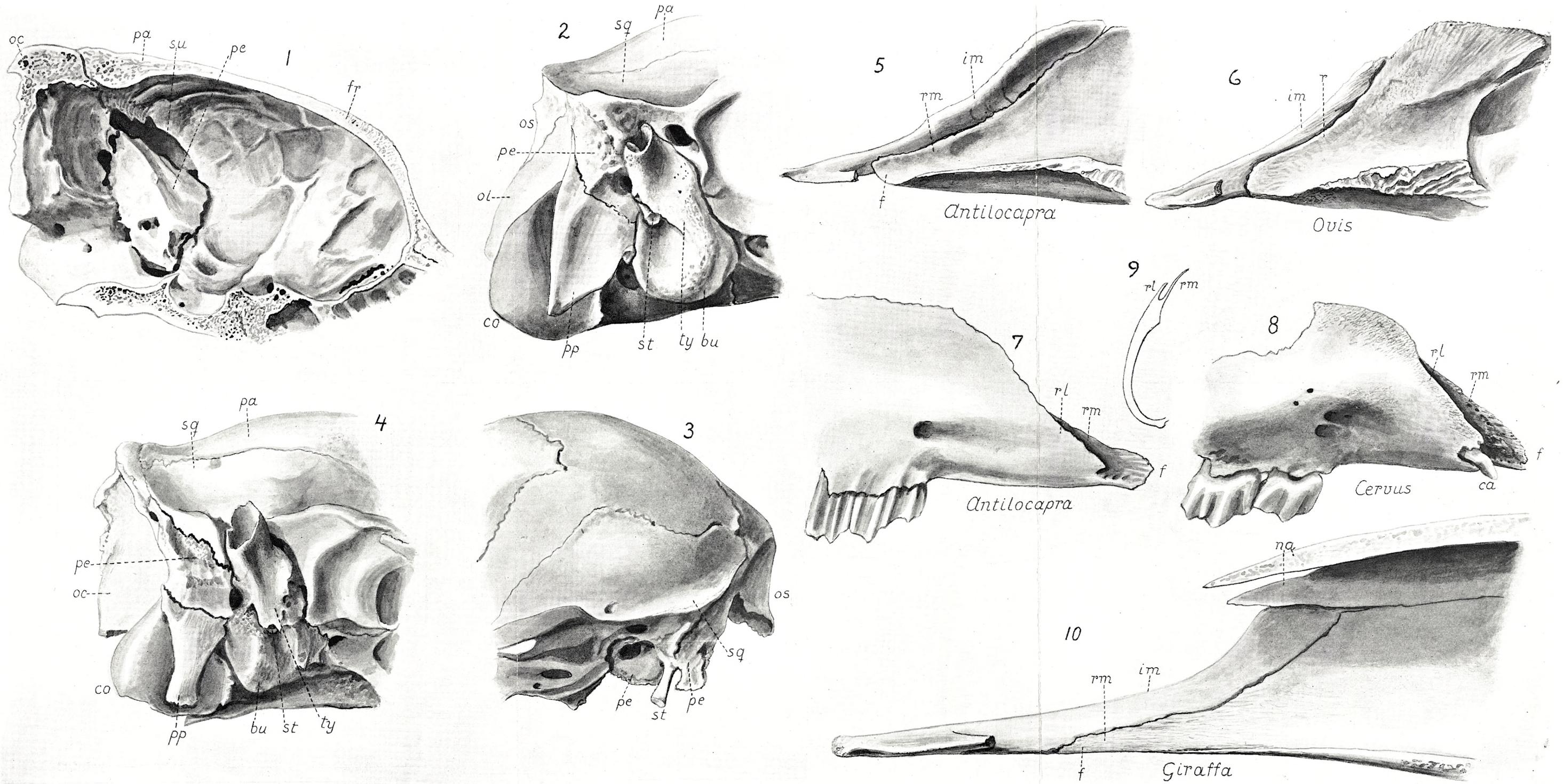
Fig. 7. Rechtes Maxillare von *Antilocapra*, von der lateralen Seite.

Fig. 8. Dasselbe von *Cervus axis*.

Fig. 9. Querschnitt des Maxillare von *Cervus axis*.

*rl* lateraler Rand oder Lippe der Rinne für das Intermaxillare.  
*rm* medianer — — — — —

Fig. 10. Vorderes Ende der rechten Hälfte des durchsägten Schädels von Giraffa, von der medianen Seite gesehen. Buchstaben wie in Fig. 5.



### Taf. 3.

Fig. 1—5. Der erste (*a*) und der zweite (*b*) der umklammerten Wirbel (vergl. den Text p. 8) von oben gesehen.

Fig. 1. *Cervus dama*. Die Wirbel 1 a und 1 b sind hier Nr. 19 und 20 der ganzen Wirbelreihe.

Fig. 2. *Antilocapra americana*. Die Wirbel sind hier Nr. 18 und 19.

Fig. 3. *Antilope cervicapra*. 19 und 20.

Fig. 4. Giraffa. 20 und 21.

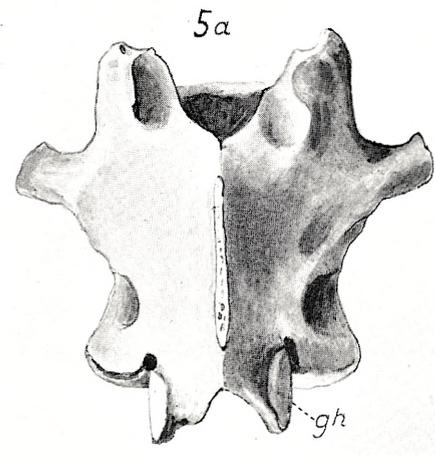
Fig. 5. Moschus. 19 und 20.

*gh* hinterer Gelenkfortsatz.

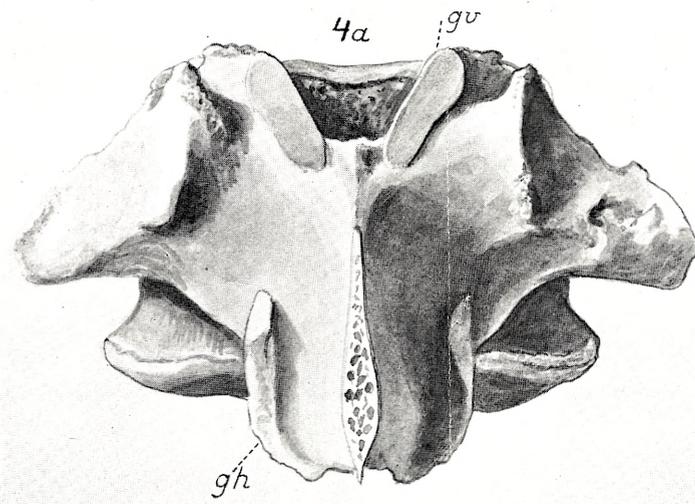
*gv* vorderer Gelenkfortsatz und der mit ihm verwachsene Processus mamillaris.

Fig. 6. Der Wirbel Nr. 21 (einer der umklammerten) von Antilope cervicapra von vorn gesehen. *gv* vorderer Gelenkfortsatz.

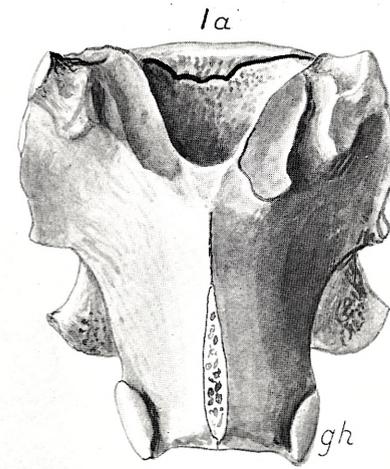
---



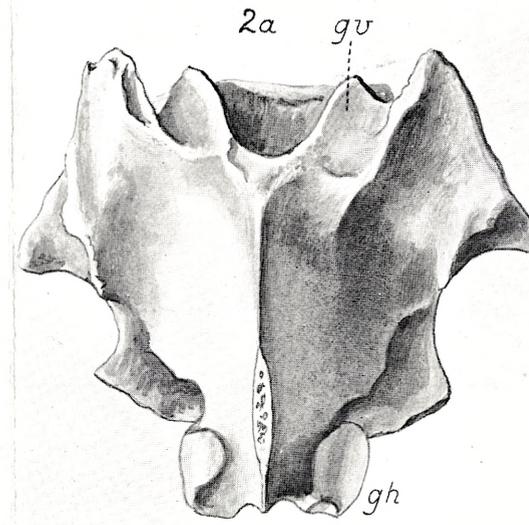
Moschus



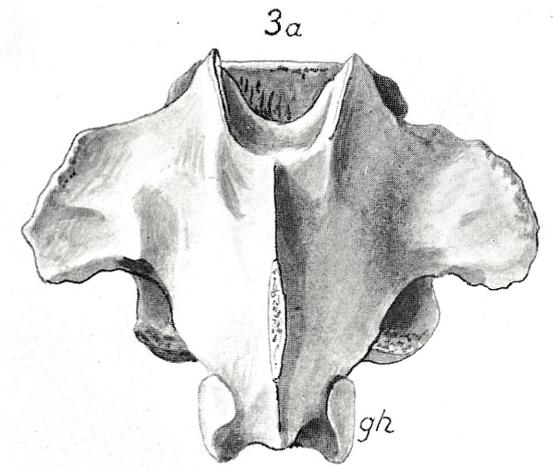
Giraffa



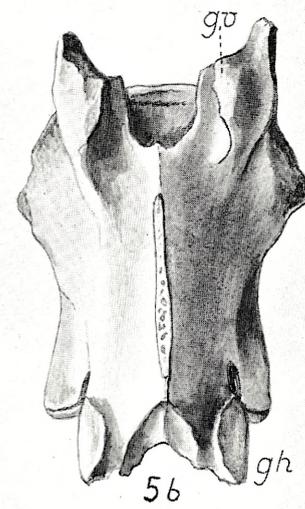
Cervus



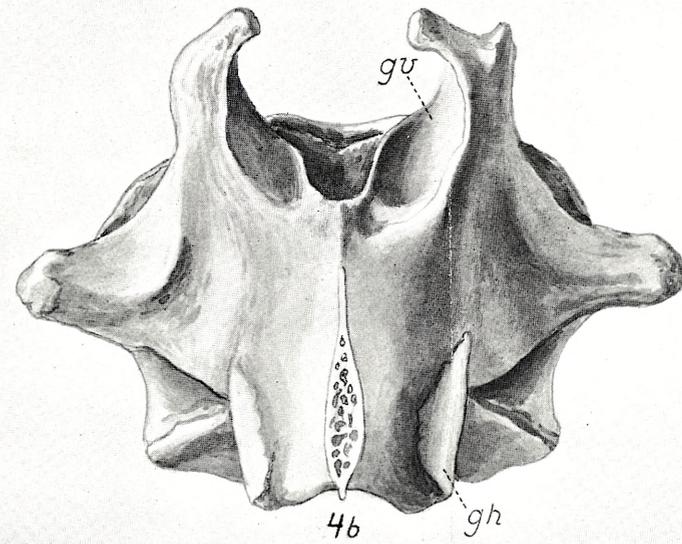
Antilocapra



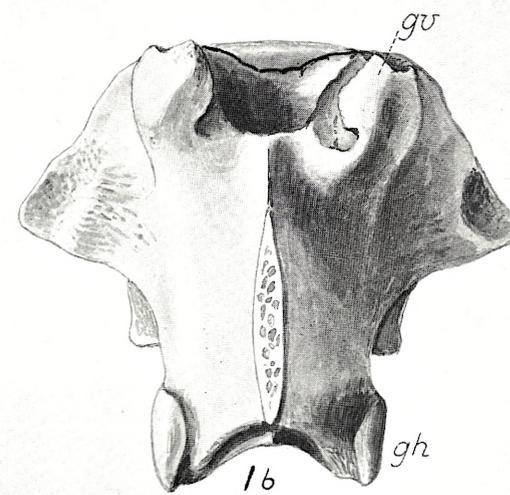
Antilope



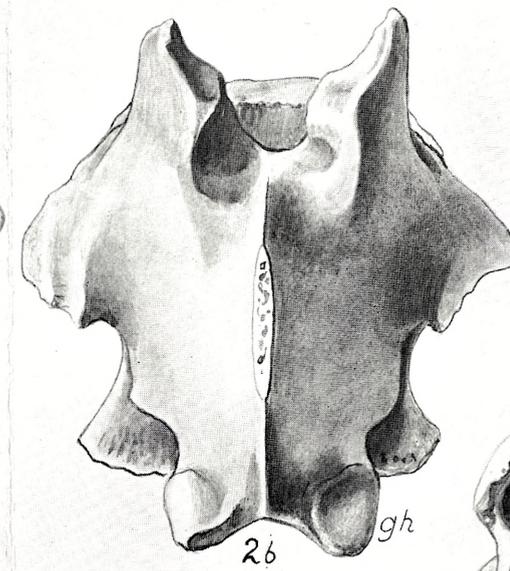
5b



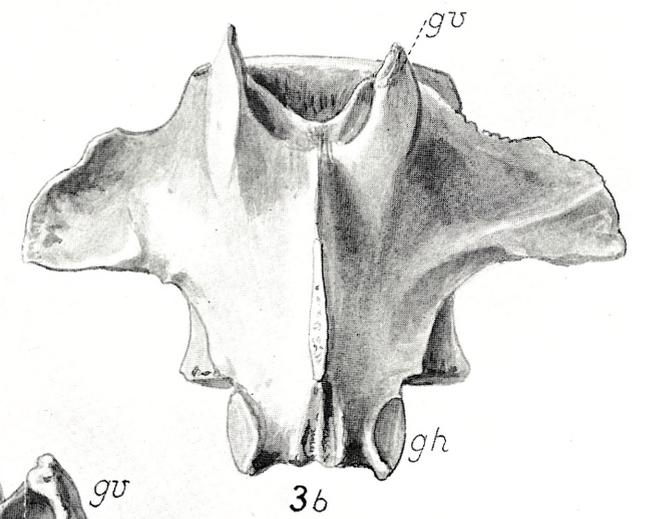
4b



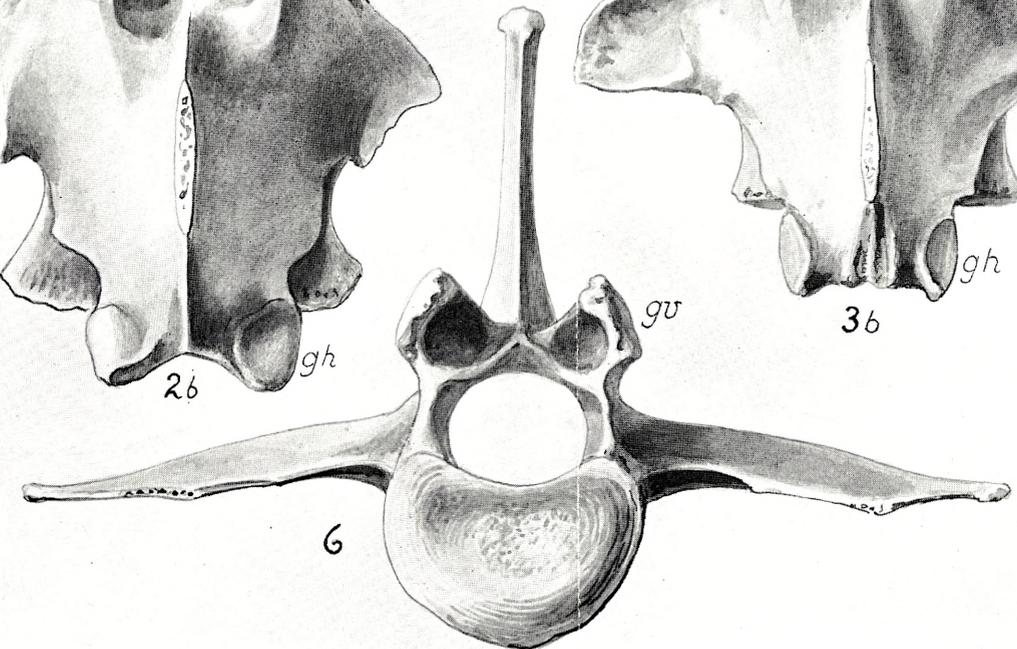
1b



2b



3b



6

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdrer. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.....	2.80
4. ROSENVIINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininier Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinien der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930.....	1.00

### BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

### BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVIINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koerneriella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser, **XI**, 4.

---

ZUR ABSTAMMUNG EINIGER  
ANGIOSPERMEN DURCH *GNETALES*  
UND *CONIFERÆ*

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD

1934

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser, **XI**, 4.

---

ZUR ABSTAMMUNG EINIGER  
ANGIOSPERMEN DURCH *GNETALES*  
UND *CONIFERÆ*

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD

1934

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

## VORWORT.

Die hiermit vorliegende Abhandlung ist eine direkte Fortsetzung meiner Arbeit über die Koniferen (1933), die ich im folgenden so oft werde zitieren müssen, dass ich mich bei Verweisen auf die genannte Arbeit am praktischsten mit der Anführung der Jahreszahl ihrer Drucklegung — 1933 — begnüge.

Wie ich dort mittels Serien von Mikrotomschnitten durch kontinuierliche Reihen von Entwicklungsstadien die Koniferenzapfen untersuchte, so untersuche ich an dieser Stelle nach der nämlichen Methode die *Gnetales*-Blüten. Auch die massgebenden Gesichtspunkte sind in beiden Arbeiten die gleichen; besonders sei hervorgehoben, dass die Integumente als Makrosporophylle aufgefasst werden; die Begründung dieser Annahme liegt in der Abhandlung über die Koniferen (1933) S. 24—36 vor.

Es liess sich tatsächlich gutes Material von sowohl männlichen als weiblichen Blüten aller drei zu den *Gnetales* gehörenden Gattungen beschaffen. In dem Botanischen Garten der Kopenhagener Universität gab es blühende, lebende Exemplare von sowohl *Ephedra* (männlich und weiblich) als *Gnetum* (weiblich) in reichlichen Mengen, und in der Spiritussammlung des Botanischen Museums fanden sich ferner auf Java gesammelte Knospen männlicher Blüten von *Gnetum* und Knospen von *Welwitschia* aus Süd-Afrika.

Ich gestatte mir, auf diesem Wege dem »Carlsberg-Fond«, dessen wertvolle Unterstützung die Durchführung und Veröffentlichung meiner Arbeit erst ermöglichte, meinen verbindlichsten Dank zu bringen.

Die Übersetzung besorgte Herr Adjunkt A. ROSSEN mit üblicher Tüchtigkeit. Die Herren Professor, Dr. L. KOLDERUP ROSENVINGE, Professor, Dr. K. JESSEN und mag. sc. J. IVERSEN haben meine Arbeit durch kritische Winke und Hülfsleistungen gefördert, wofür ihnen herzlich gedankt sei.

Ferner bin ich Herrn Professor Dr. phil. OVE PAULSEN für die mir gewährten vorzüglichen Arbeitsverhältnisse zu besonderem Dank verpflichtet.

---

## 1. Einleitung.

Das Endziel dieser Untersuchung ist eine phylogenetische Verbindung zwischen den Kryptogamen und den Angiospermen festzustellen.

Ein Schritt auf die Lösung dieser Aufgabe zu ist eine frühere Arbeit (1933), wo ich die Auffassung zu begründen suchte, dass die Koniferen ein hoch entwickelter, die *Lycopodiales* abschliessender Typus sind. Das nächste Problem, dessen Lösung ich anzustreben hatte, war denn dies: gibt es eine phylogenetische Verbindung zwischen den Koniferen (*Juniperus*) und den Angiospermen?

Bekanntlich haben schon mehrere Forscher die Auffassung geäußert, dass *Gnetales* »the missing link« zwischen Kryptogamen und Angiospermen seien; eine Hypothese, die aber anderseits von bedeutenden Forschern, z. B. GOEBEL, bestritten wurde. Ich stellte mir daher die Aufgabe, den Wert dieser Möglichkeit zu untersuchen, musste aber zu diesem Zwecke in erster Linie klarzulegen suchen, wie das Gynoeceum bei den *Gnetales* gebaut ist.

Die erste Schwierigkeit beim Studium der weiblichen *Gnetales*-Blüten bot mir schon die einschlägige Literatur, obwohl diese sonderbaren Pflanzen oft beschrieben sind. Die Mehrzahl der Verfasser beschäftigen sich jedoch ganz besonders mit den interessanten cytologischen und embryologischen Verhältnissen, einige stellen doch auch Diagramme der Blüten auf; diese Diagramme weichen jedoch

in ausschlaggebenden Punkten von einander ab, und meiner Ansicht nach ist keins von ihnen das richtige.

Die Ursache zu dieser Unklarheit ist die, dass die Organogenie der Blüten nur unzulänglich bekannt ist. Zwar haben viele Forscher einzelne Entwicklungsstadien abgebildet; aber das Bild, das sie sich von der Organogenie zu machen suchen, weist wegen der Isoliertheit der untersuchten Stadien keinen Zusammenhang auf. Am genauesten kennt man die weibliche Blüte von *Gnetum* und die männliche von *Welwitschia*; dagegen sind z. B. Bau und Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte von sowohl *Ephedra* als *Gnetum* fast gänzlich unbekannt.

Die schönsten Untersuchungen sind von den Klassikern gemacht worden: HOOKER (1863) und STRASBURGER (1872). Aber bei dem primitiven Stand der Technik jener Zeiten vermochten sie nicht, jene wichtigen Querschnittserien herzustellen, wodurch man — nach einem Vergleich mit den entsprechenden Längsschnitten — ein zuverlässiges Bild von der Organogenie gewinnen kann.

Von den Untersuchungen späterer Wissenschaftler sind besonders diejenigen von KARSTEN und LOTSY über *Gnetum* zu erwähnen. Schliesslich hat GOEBEL (1932) eine zusammenfassende Darstellung seiner Auffassung von den *Gnetales* gegeben und die Literatur kritisch bewertet. — Es gibt schon mehrere ausgiebige, kritische Übersichten über die Mannigfaltigkeit der Behandlungen dieses Themas, z. B. bei LIGNIER et TISON (1912), DE HAAN (1920), MARKGRAF (1926), PEARSON (1929) u. a. m. Eine nochmalige Besprechung der Literatur an dieser Stelle würde nur Wiederholung bedeuten und überflüssigerweise meine Darstellung belasten, zumal da ich mich mit einem Hinweis auf die vorzügliche Leistung von LIGNIER et TISON begnügen kann. Ausserdem

werden die bedeutendsten Verfasser im Text und im Literaturverzeichnis angeführt werden.

Rücksichtlich der Erklärung der *Gnetales*-Blüten sind die Unterschiede am grössten, wenn es sich um die die Samenanlage umgebenden Hüllen dreht. Die verschiedenen Erklärungen sind bei LOTSY (1899, S. 63—64) in ein übersichtliches Schema zusammengestellt; es sei also hier auf LOTSY (und ZIMMERMANN) hingewiesen, und ich führe nur die wichtigsten Deutungen der Hüllen an:

1. Mindestens eine der Hüllen wird als Arillus aufgefasst. Dass dies falsch ist, wird aus dem folgenden erhellen; denn die Hüllen werden als selbständige Blätter an der die Samenanlage tragenden Achse angelegt. Falls von einem wirklichen Arillus die Rede wäre, wie bei *Taxus*, müsste man erwarten, dass dieser dem Integument aufsässe (1933, Fig. 120 b).

2. Die Hüllen sind Integumente.

3. Die Hüllen sind die Blätter eines Perianthiums.

4. Eine oder mehrere der Hüllen sind Sporophylle.

Was die drei letzten Deutungen betrifft, so nehmen DE HAAN u. a. an, dass die Hüllen aus mehreren Blättern zusammengesetzt sind. »Aber auch hier wollen wir unbedingt den hypothetischen Charakter dieser und aller Annahmen über die »Deutung« der Hüllbildungen anerkennen« (ZIMMERMANN 1930, S. 313).

Mit Hinblick auf das phylogenetische Ziel meiner Untersuchung wird es aber geboten sein, einen Standort aufzusuchen, wo man nicht auf Hypothesen, sondern auf Tatsachen fusst; und wir werden denn auch im folgenden sehen, dass sich alle Hüllen, die die Samenanlage umgeben, tatsächlich auf das einfache »Grundorgan«: Blatt zurückführen lassen.

Wenn wir dann einen gemeinsamen Masstab, mit dessen Einheit (Blatt) wir die erwähnten, schwierigen Organe messen können, gefunden haben, dann wird es möglich sein, die letzteren richtig zu benennen.

Die erste Forderung, deren Erfüllung man erstreben muss, um sich ein zuverlässiges Bild von dem Bau der *Gnetales*-Blüten zu verschaffen, ist Kontinuität. Deshalb sind kontinuierliche Serien von Entwicklungsstadien — vom jüngsten bis zum ältesten (bis zur Blüte) — erwünscht. Ferner genügt es nicht, die weibliche Blüte zu kennen; auch die männliche ist für Vergleichszwecke von Wichtigkeit. Nur Längsschnitte oder nur Querschnitte sind auch ein unzulängliches Material; man muss dauernd beide Typen von Schnittserien mit einander vergleichen, da sie sich gegenseitig ergänzen: die eine Serie enthüllt Tatsachen, die die andere entbehrt.

Wenn man so gründlich zu Werke geht, lässt sich denn auch tatsächlich ein so umfassendes und zuverlässiges Vergleichsmaterial beschaffen, dass man demselben phylogenetischen Wert beimessen kann. Besonders sind Querschnittserien vom Wichtigkeit, weil es deren in der Literatur nur sehr wenige gibt; die Technik älterer Zeiten gestattete nur gute Längsschnitte.

Es herrscht bei den meisten Forschern Einigkeit darüber, dass die *Gnetales*-Blüten aus einer kurzen Achse ( $A_2$ ) mit einer endständigen, von 1 oder 2 Hüllen umgebenen Samenanlage bestehen. Die Blüten stehen in der Achsel von Deckblättern (D) an einer Mutterachse ( $A_1$ ).

Wir wollen deshalb mit einer Untersuchung der Blattstellung an den vegetativen Seitensprossen anfangen; diese wird veranschaulicht durch Fig. 1, die für alle drei Gattungen gelten mag. Wenn wir unsere Untersuchungen weiter-

führen, werden wir dann den sehr wichtigen Umstand feststellen können, dass die Blätter in der Blüte dieselbe Stellung haben wie an dem vegetativen Spross (Fig. 1); und diese Blattstellung ist eine sehr einfache: wie bei den Koniferen beginnen nämlich auch bei allen *Gnetales*-Gattungen sämtliche vegetativen (Fig. 1) und floralen Seitensprosse mit zwei transversalgestellten Vorblättern,  $\alpha$  und  $\beta$ . Bei *Gnetales* sind alle Blätter gegenständig; und an den Seitensprossen steht das auf  $\alpha$  und  $\beta$  folgende Blattpaar immer median. Werden an einem Spross (z. B. in der männlichen Blüte bei *Welwitschia*) noch mehr Blätter entwickelt, so stehen Blatt 3 und 4 über bzw.  $\alpha$  und  $\beta$ ; das heisst: die Blätter sind gekreuzt.

Es besteht doch ein Unterschied in der Stellung von Blatt 1, indem dieses bei *Gnetum* im Diagramm vorne (über dem Deckblatt D), bei den beiden andern Gattungen dagegen hinten steht (Fig. 1).

Da der Blütenbau bei *Ephedra* am leichtesten erkennbar ist, beginnen wir mit der Untersuchung dieser Gattung.

Es ist zu bemerken, dass in den bildlichen Darstellungen homologe Organe möglichst mit gleichem Buchstaben und gleicher Farbe bezeichnet sind: die Makrosporangien schwarz, innere Integumente (= Makrosporophylle) getüpfelt und äussere Integumente schraffiert. A bedeutet Achse ( $A_1$  = Primachse,  $A_2$  = sekundäre Achse). D = Deckblatt,  $\alpha$  und  $\beta$  = Vorblätter. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 bezeichnen die in der Blüte auf  $\alpha$  und  $\beta$  folgenden Blätter.

Da die Habitusbilder in vielen der grösseren Handbücher dargestellt sind, habe ich auf die Wiedergabe verzichtet und verweise nur auf derartige Bilder bei WETTSTEIN, MARKGRAF, GOEBEL u. a.

## 2. *Ephedra*.

### A. Die männliche Blüte.

*E. likiangensis* FLORIN<sup>1</sup> zeitigt im Laufe des Winters eine Menge männlicher Blüten im Glashaus des Botanischen Gartens in Kopenhagen; es ist daher ein leichtes gewesen, zusammenhängende Serien von Entwicklungsstadien der Blüten zu beschaffen. Am besten lassen sich dieselben an Querschnitten beobachten, wie sie in nebenstehenden Figuren (2—6) abgebildet sind.

Vergleichshalber ist es von Bedeutung, die Blattstellung an der Basis des vegetativen Sprosses, die Fig. 1 uns im Querschnitt zeigt, im Gedächtnis zu behalten. Die Literatur bietet keinerlei Aufschlüsse über die Organogenie der männlichen Blüte von *Ephedra*, und das Diagramm war bisher unbekannt.

Die männliche Blüte (Fig. 2) steht lateral an der Achse  $A_1$  in der Achsel des Deckblattes D; ferner zeigt Fig. 2, dass die erste Anlage der Blüte die sekundäre Achse  $A_2$  ist. Diese erscheint anfänglich als eine etwa halbkugelförmige Warze, die schnell ihr Längenwachstum einstellt, und bald ist der Vegetationspunkt ganz von Blattanlagen bedeckt.

Dasjenige Blatt, welches zuerst angelegt wird, ist das Vorblatt  $\alpha$ , das sich an  $A_2$  schräg nach hinten stellt (Fig. 3); sehr schnell stellt sich auch das zweite Vorblatt  $\beta$  ein und steht mit  $\alpha$  symmetrisch, genau wie bei den vegetativen Sprossen (Fig. 1).  $A_2$  wird nun etwas dicker, und die hinteren Ränder der Vorblätter verwachsen (Fig. 5, 6).

Darauf kommt das Staubblatt (1) an der Spitze von  $A_2$ , die fast völlig von dem grossen Mikrosporophyll verdeckt wird, zur Anlage (Fig. 4, 5). Da alle Mikrosporangien sich

<sup>1</sup> So wurde die Pflanze von Herrn Docent, Dr. R. FLORIN freundlichst bestimmt.

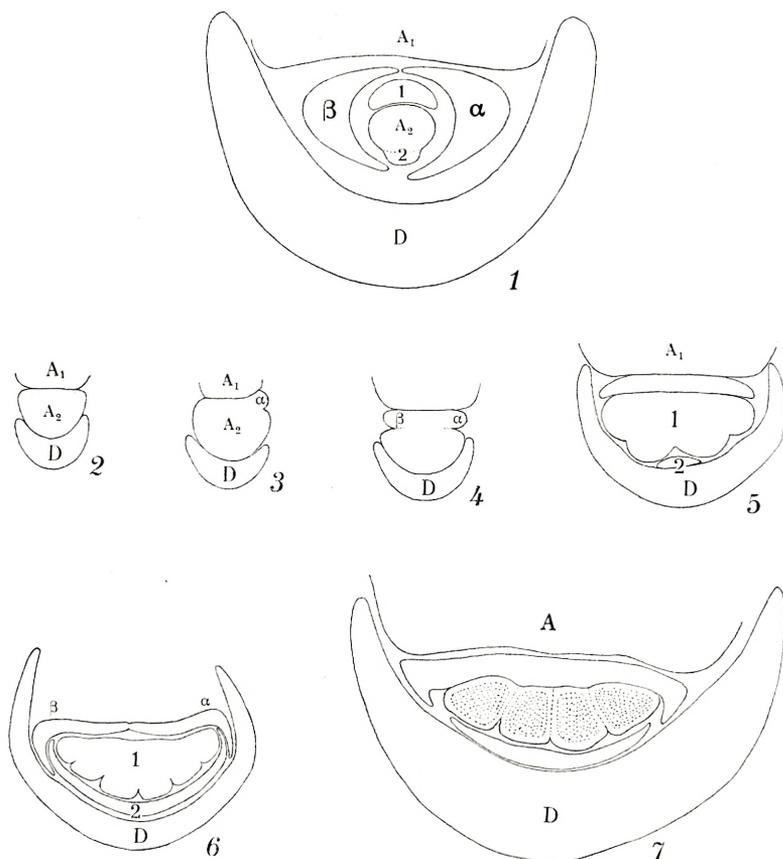


Fig. 1. *Ephedra distachya*. Querschnitt eines vegetativen Seitensprosses mit zwei lateralen Vorblättern ( $\alpha$  u.  $\beta$ ) und mit diesen alternierend die Anlagen zu zwei weiteren Blättern (1 u. 2).  $\times 60$ .

Fig. 2—6. *Ephedra likiangensis*. In Querschnitten dargestellt die Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte.  $\alpha + \beta + 2$  bilden die Blütenhülle. Blatt 1 wird zu einem Staubblatt.  $\times 40$ .

Fig. 7. *Ephedra distachya*. Querschnitt einer jungen männlichen Blüte von der Basis einer weiblichen Ähre.  $\times 60$ . D, Deckblatt;  $A_1$ , Primärachse;  $A_2$ , Achse der Blüte. Sonstige Erklärungen vgl. Text.

von demselben Primordium aus entwickeln, entbehrt die von GOEBEL u. a. verfochtene Auffassung, dass das Mikrosporophyll aus mehreren, mit einander verwachsenen

Blättern bestände, einer befriedigenden Begründung. Dass nur von einem, gespaltenen Staubblatte die Rede sein kann, geht ferner aus dem Umstande hervor, dass das nächstfolgende Blatt (2) sich an der Vorderseite der Blüte dem Staubblatt gegenüberstellt (vgl. Fig. 1). Rücksichtlich der Anlagenfolge (Numerierung) der Blätter ergibt sich also eine völlige Übereinstimmung mit den vegetativen Sprossen (Fig. 1).

GOEBEL und mehrere andere Forscher nehmen an, dass der Staubfaden eine fadenförmige Verlängerung der Blütenachse sei. In dem Falle müsste aber das jüngere und höher stehende Blatt (2) etwas weiter oben am Staubfaden stehen. Da dies indessen nicht der Fall ist, können wir von einer Deutung des Staubfadens als einer Stengelbildung so sonderbarer Art absehen.

Die sterilen Blätter ( $\alpha + \beta + 2$ ) verwachsen auf ähnliche Weise wie die Blätter in der Krone von *Sympetala* und bilden ein hautartiges Perianthium um das Staubblatt.

Schliesslich sei erwähnt, dass ich zu unterst im weiblichen Blütenstand von *E. distachya* oft einige männliche Blüten (Fig. 7) fand, die ähnlich gebaut waren wie die männliche Blüte bei *E. likiangensis*. Es lag also hier ein entsprechender Bau vor wie bei den zwitterigen Blütenständen von *Ephedra*, die von WETTSTEIN beschrieben wurden, und die ihm das Material zu seiner »Pseudanthien-Theorie« zur Erklärung des Ursprungs der Zwitterblüte bei den Angiospermen lieferten.

## B. Die weibliche Blüte.

### *E. distachya* L.

LAND (1907), LIGNIER et TISON (1911) und THODAY and BERRIDGE haben die klassische Arbeit von STRASBURGER

(1872) etwas weitergeführt und ergänzt. Jedoch sind die von ihnen dargestellten Schnitte nur Längsschnitte, und die Literatur liefert uns kein vollständiges Bild von der Organogenie der weiblichen Blüte; es ist daher unmöglich, das Diagramm der Blüte mit einer solchen Genauigkeit zu zeichnen, dass eine Wertung der mannigfaltig verschiedenen Deutungen stattfinden könnte. Das neueste Diagramm hat GOEBEL gezeichnet; es ist aber unserer Meinung nach falsch.

Die Uneinigkeit in den Auffassungen wurzelt letzten Endes in der Unkenntnis der jüngsten Entwicklungsstadien der Blüte. Dieselben lassen sich nur sehr schwer feststellen, da es nicht unmittelbar ersichtlich ist, ob Zweigspitzen in dem passenden Stadium steril oder fertil sind. Um sich ein genügendes Material zu verschaffen, muss man daher eine Menge Zweigspitzen von Pflanzen, die vermutlich bald blühen werden, einsammeln und zerschneiden. Eine Methode, die sehr viel Zeit beansprucht, da die Mehrzahl der eingesammelten Zweigspitzen entweder steril oder zu alt sind. Gelingt es aber dennoch, ganz junge Entwicklungsstadien anzutreffen, so stellt es sich heraus, dass Querschnittserien am aufschlussreichsten sind. Die nebenstehenden Figuren 8—11 veranschaulichen einige der wichtigsten Querschnitte.

Fig. 8 zeigt uns den ersten Anfang der weiblichen Blüte als ein etwa halbkugelförmiges Stengel-Primordium ( $A_2$ ) an  $A_1$  in der Achsel des Deckblattes D. Die zuerst auftretenden Blätter an  $A_2$  sind zwei ungefähr transversalgestellte Vorblätter  $\alpha$  u.  $\beta$  (Fig. 9). Die Vorblattanlagen dehnen sich bald sehr stark seitwärts aus, so dass sich die Ränder schnell vereinigen und sowohl an Vorder- als Rückseite der Blüte verwachsen; zuletzt umgeben sie als krugförmige, fleischige Scheide das Innere der Blüte.

An  $A_2$  gelangt nur noch ein Blatt (1 in Fig. 11) zur Entwicklung; dieses nimmt eine den Verhältnissen bei der männlichen Blüte und dem sterilen Spross (Fig. 1) entsprechende Stellung ein, und zwar steht es median nach hinten. Wie bei  $\alpha$  u.  $\beta$  so dehnen sich auch bei Blatt 1 die Ränder seitwärts aus, umschliessen die Stengelspitze, erreichen einander an der Vorderseite der Blüte und verwachsen, wo-

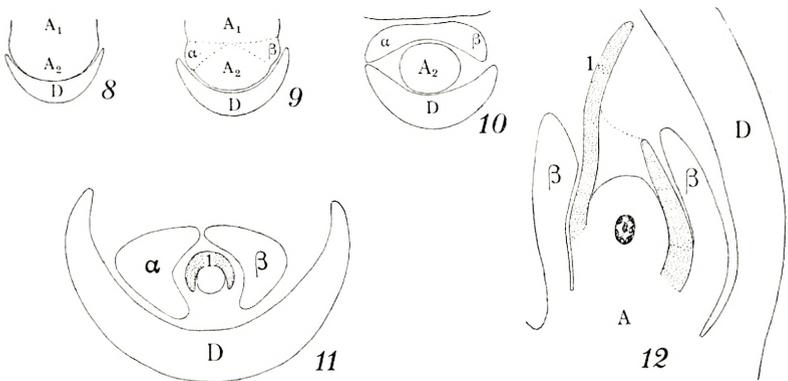


Fig. 8—12. *Ephedra distachya*. Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte. Fig. 8—11 Querschnitte. Fig. 12 Längsschnitt.  $\times 60$ .  $A_1$ , Mutterachse;  $A_2$  (und A in Fig. 12), Achse der Blüte;  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter; 1 (getüpfelt), Makrosporophyll (= Integument). Weitere Erklärungen s. Text.

durch Blatt 1 zu einer flaschenförmigen Hülle mit sehr schräger Öffnung (= Mikropyle, Fig. 12) wird. Früh wird an der Basis der morphologischen Oberseite von Blatt 1 ein Makrosporangium (= Nuzellus) angelegt. Auf diese Weise steht also der Nuzellus an der Spitze von  $A_2$  am Boden des flaschenförmigen Blattes, welches wir wie bei den Koniferen als ein Makrosporophyll (= Integument) auffassen wollen.

Die Entwicklungsgeschichte ist nämlich für die *Ephedra*-Samenanlage in den Hauptzügen die gleiche wie für sämt-

liche Koniferenfamilien, wo sie schon früher beschrieben wurde (1933). Im folgenden wird des weiteren erwiesen werden, dass ebenfalls bei den beiden anderen zu *Gnetales* gehörenden Gattungen die Samenanlagen auf ähnliche Weise entwickelt werden wie bei *Ephedra*; die Samenanlagen dieser drei Gattungen werden daher homolog sein. Es besteht ferner kein Grund, auch zwischen den Samenanlagen bei *Gnetales* und den Koniferen die Analogie zu leugnen, und ich werde deshalb auch in der vorliegenden Arbeit immer die Integumente als Makrosporophylle auffassen. Rücksichtlich der Berechtigung dieser Auffassung vgl. 1933, »Kritische Bemerkungen« S. 24—36.

GOEBEL (1932, S. 1791) ist der Ansicht, dass die die Samenanlage umgebende Hülle ( $\alpha + \beta$ ) aus zwei mediangestellten Blättern gebildet wäre. Um diese Theorie aufrechterhalten zu können, wird er dazu genötigt, als Hypothese anzunehmen, dass in der männlichen als auch in der weiblichen Blüte zwei transversale Vorblätter völlig unterdrückt seien. Dies Missverständnis wurzelt in der von ihm selbst zugegebenen Unzulänglichkeit des zu seiner Verfügung stehenden Materials. Er hat nicht ersehen können, dass dasjenige Blatt, das von ihm als median nach hinten stehend gezeichnet wird, aus zwei verwachsenen Blättern ( $\alpha$  u.  $\beta$ ) besteht. Diese Zusammenwachsung ist jedoch deutlich erkennbar, wenn man Blüten untersucht, die jung genug sind.

Trotzdem Schnittserien von ungefähr 50 jungen Blüten untersucht wurden, fand ich nirgends eine Spur von Blatt 2, das bei der männlichen Blüte sich mit der Blütenhülle vereinigte. Dass bei der weiblichen Blüte Blatt 2 völlig fehlt, hängt vielleicht damit zusammen, dass die Samenanlage relativ gross ist und die Stengelspitze  $A_2$ , der es

aufsitzt, ganz zudeckt, so dass für weitere Blattbildungen kein Raum bleibt.

Um den Ergebnissen, die die Entwicklungsgeschichte uns brachte, noch einen weiteren Rückhalt zu geben, sei darauf aufmerksam gemacht, dass die drei Blätter  $\alpha$ ,  $\beta$  u. 1 in sowohl der männlichen als auch der weiblichen Blüte dieselbe Stellung einnehmen, die wiederum derjenigen bei den entsprechenden Blättern der vegetativen Sprosse gleichkommt (Fig. 1); und ferner ist es in beiden Blüten dasselbe Blatt (1), welches als Sporophyll (bzw. Mikro- und Makrosporophyll) entwickelt wird.

### 3. *Welwitschia mirabilis* Hook. f.

#### A. Die weibliche Blüte.

Diese ist von allen *Gnetales*-Blüten diejenige, die am gründlichsten untersucht wurde, indem sowohl HOOKER (1863), STRASBURGER (1872), McNAB (1875), PEARSON (1906, 1909, 1929), ARBER and PARKIN (1908), LIGNIER et TISON (1912), CHURCH (1914), VAN DER MEULEN (1917) als GOEBEL (1932) Beiträge zu ihrem Verständnis gegeben haben.

Aber die Mehrzahl der ebengenannten Forscher zeichnen nur wenige Längsschnitte, und trotz des anscheinenden Reichtums der vorliegenden literarischen Behandlungen lässt sich in Wirklichkeit kein zuverlässiges Totalbild der Organogenie und des Baus der weiblichen Blüte gewinnen, da sich die Stellungsverhältnisse der Organe zu einander nur an Hand von Querschnitten erkennen lassen.

Indessen lässt sich die Entwicklungsgeschichte der Blüte leicht an zahlreichen, kontinuierlichen Entwicklungsstadien verfolgen, wenn man sich eine Schnittserie von der Spitze

eines jungen, weiblichen Blütenstandes verschafft. Fig. 13—20 veranschaulichen die hauptsächlichsten Schnitte einer solchen Serie.

Wie man sieht, ist die Entwicklungsgeschichte der

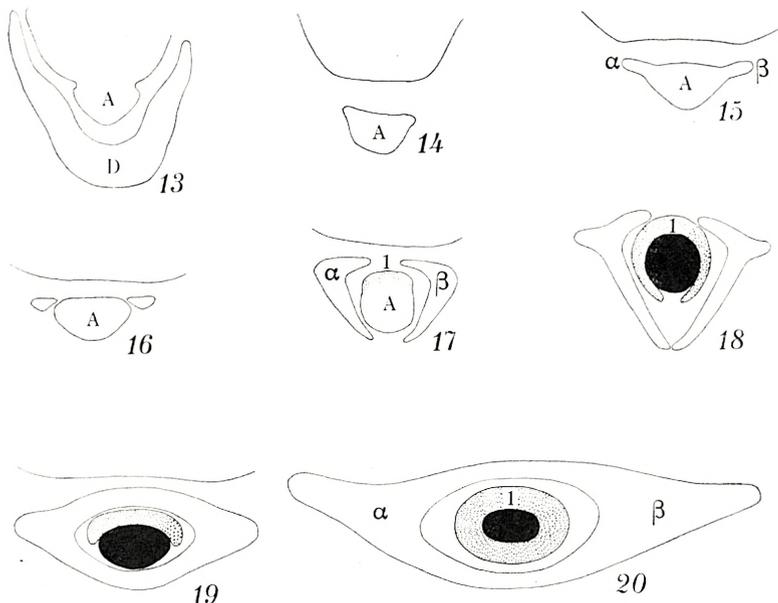


Fig. 13—20. *Welwitschia mirabilis*. Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte. Querschnitte.  $\times 60$ . D, Deckblatt; A, Achse der Blüte;  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter; 1, Makrosporophyll (= Integument) getüpfelt; Makrosporangium (= Nuzellus) schwarz. Weitere Erklärungen s. Text.

weiblichen Blüte in den Hauptzügen dieselbe wie bei *Ephedra*:

In der Achsel des Deckblattes (D) wird eine sekundäre Achse (A) angelegt (Fig. 13), die sich zur Hauptachse der Blüte entwickelt. Schräg nach hinten an A werden zunächst zwei Vorblätter ( $\alpha$  u.  $\beta$ ) angelegt (Fig. 15), deren Ränder sich bald so stark seitwärts ausdehnen (Fig. 16—18), dass sie auf einander stossen (Fig. 18) und verwachsen (Fig. 19). Zugleich entwickelt sich an der Rückseite der Vorblätter ein

breiter Flügel (Flugapparat), wie es auch bei vielen Koniferen (*Pinaceæ*) der Fall war.

Schon bevor die Vorblätter verwachsen sind, entsteht an der Seite von A noch eine Blattanlage (Fig. 17), die in den Figuren 17—20 getüpfelt gezeichnet ist. Dies Blatt (1) steht wie bei *Ephedra* an der Rückseite der Blütenachse (Fig. 17). Die Ränder von 1 dehnen sich schnell nach den Seiten aus (Fig. 18—20), stossen an der Vorderseite von A auf einander und verwachsen. Kraft einer interkalaren Vegetationszone durch die Basis wächst Blatt 1 und gewinnt die Gestalt einer flaschenförmigen Hülle (die bei den oben genannten Verfassern zu wiederholten Malen abgebildet ist).

Noch ehe die Ränder von Blatt 1 verwachsen sind, wird an dessen Basis ein Makrosporangium (Nuzellus) angelegt, in entsprechender Weise wie bei *Ephedra* und den Koniferen. Blatt 1 ist also ein Makrosporophyll (= Integument).

Wie bei *Ephedra* nimmt GOEBEL auch hier an, dass die Vorblätter unterdrückt seien, und dass die die Samenanlage umgebende Hülle aus zwei mediangestellten Blättern gebildet sei. Diese Auffassung ist umso unverständlicher, da  $\alpha$  u.  $\beta$  sogar an älteren Blüten als zwei freie Spitzchen an der Hülle, die die Samenanlage umgibt, leicht zu erkennen sind. Eine Beobachtung der Entwicklungsgeschichte lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass GOEBEL im Unrecht ist.

Es ergibt sich also, dass die weiblichen Blüten von *Ephedra* und *Welwitschia* dieselben Diagramme besitzen.

#### B. Die männliche Blüte.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Blüte ist weniger erforscht als die der weiblichen; aber es gibt doch z. B. bei den Klassikern HOOKER (1863), STRASBURGER (1872) und bei GOEBEL (1932) mehrere gute Bilder von herauspräparierten

Blüten-Knospen. Wir werden im folgenden die bisherige Kenntnis der männlichen Blüte durch die notwendigen Querschnitte ergänzen, da sie allein die Entwicklungsfolge und Stellungsverhältnisse der Organe erhellen können.

Es müssen technische Schwierigkeiten gewesen sein, die bisher die Herstellung von Querschnitten von männlichen als auch von weiblichen Blüten verhindert haben. Die umschliessenden Deckblätter sind nämlich so hart, dass sie vom Mikrotom nicht zerlegt werden können; sie müssen deshalb vor der Einschmelzung in Paraffin sorgfältig entfernt werden; aber auch dann erfordert es Geschicklichkeit, eine kontinuierliche Schnittserie zu beschaffen.

Die männliche Blüte von *Welwitschia* ist komplizierter gebaut als die im obigen beschriebenen Blüten. Sie ist nämlich aus sieben Blättern zusammengesetzt, die höchste Zahl, die es bei *Gnetales*-Blüten überhaupt gibt; ein Umstand, der den Gedanken an eine Verbindung mit den Angiospermen wachruft.

Es stellt sich indessen heraus, dass die untersten Blätter der männlichen Blüte sich auf dieselbe Weise entwickeln und ebenso gestellt sind wie die entsprechenden Organe in den oben beschriebenen Blüten; und zur Befürwortung der Homologisierung der verschiedenen Organe ist ferner zu betonen, dass die Blattstellung in der männlichen Blüte dieselbe ist wie die der vegetativen Sprosse (Fig. 1).

Die erste Anlage zur Blüte (Fig. 21) ist eine sekundäre Achse (A) in der Achsel des Deckblattes (D). Bald erscheinen die Vorblätter  $\alpha$  u.  $\beta$  (Fig. 22) und stellen sich symmetrisch schräg nach hinten an A. Darauf wird — wie bei den im vorhergehenden beschriebenen Blüten — Blatt 1 median nach hinten (Fig. 23) und Blatt 2 median an der Vorderseite (Fig. 24) angelegt.

Mit Blatt 1 und 2 alternierend erscheinen darauf die Blätter 3 und 4 (Fig. 24), die transversal und folglich ungefähr über den Vorblättern stehen. 3 und 4 werden später die beiden lateralen Staubblätter (Fig. 27).

Es werden indessen noch drei Blätter angelegt, von denen die Blätter 5 u. 6, wie es zu erwarten, war mit dem unterhalbstehenden Blattpaar (3 u. 4) alternieren. Aber — im Gegensatz zu den beiden lateralen Staubblättern — spalten sich die Staubblätter 5 u. 6 im Medianplan (Fig. 25, 26), und jede Hälfte entwickelt an der Spitze Mikrosporangien, wodurch der Anschein erweckt wird, als habe die Blüte sechs Staubblätter (Fig. 26—27).

Das höchste und letztangelegte Blatt (7) in der Blüte wird zu einem Makrosporophyll (= Integument, Fig. 26, 27), das eine sterile Makrospore umschliesst. Von dieser merkwürdigen Samenanlage in der männlichen Blüte bieten z. B. STRASBURGER, PEARSON und GOEBEL gute Beschreibungen.

$\alpha$  u.  $\beta$  werden zu einer »äusseren Blütenhülle« (Kelch), Blatt 1 u. 2 zu einer »inneren« (Krone), was an die Verhältnisse bei den Angiospermen gemahnt.

Rücksichtlich der Zusammengehörigkeit der sechs Antheren gehen die Ansichten auseinander:

Laut STRASBURGER besteht das Androeceum aus einem unteren zweizähligen Quirl + einem oberen vierzähligen diagonal gekreuzten Cyklus. McNAB nimmt an, dass ein einziger transversaler, zweigliedriger Quirl, der durch Doublement in 3 + 3 Stamina zerfällt, vorliegt, eine Deutung, der sich EICHLER und GOEBEL anschliessen.

Diese starke Divergenz der Meinungen über die Staubblätter rührt davon her, dass bislang Querschnitte von den passenden Entwicklungsstadien gefehlt haben. Denn solche

Schnitte (Fig. 24, 25) erweisen mit aller Deutlichkeit, wie es sich damit verhält, und dass STRASBURGER recht hatte: 3 u. 4 werden zuerst und zwar als ein selbständiger Cyklus

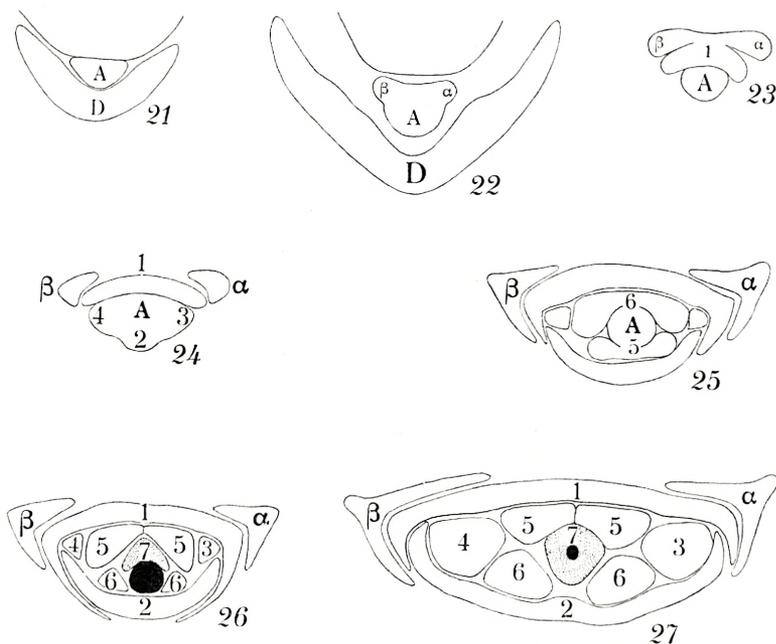


Fig. 21—27. *Welwitschia mirabilis*. Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte. Querschnitte.  $\times 60$ . *D*, Deckblatt; *A*, Blütenachse;  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter; 1 u. 2, Blütenhüllblätter; 3 u. 4, das untere Staubblattpaar; 5 u. 6, das obere Staubblattpaar; 7. Makrosporophyll (= Integument) getüpfelt. Makrosporangium (= Nuzellus) schwarz. Weitere Erklärungen im Text.

von Staubblättern angelegt. Erst später werden die folgenden vier Staubblätter angelegt (Fig. 25), die sämtlich aus nur zwei mediangestellten Blattanlagen, die sich beide bald im Medianplan spalten, entspringen. Jede der so gebildeten Blatthälften entwickelt an der Spitze eine Anthere. Eine entsprechende Spaltung findet übrigens auch bei vielen *Gnetum*- und *Ephedra*-Arten und *Cordaitales* statt.

Deshalb ist auch GOEBEL'S Diagramm der männlichen Blüte (1932, S. 1791) falsch; er hat aber in dieser Blüte die beiden lateralen Vorblätter richtig erkannt.

#### 4. *Gnetum*.

##### A. Die männliche Blüte (*G. Rumphianum* BECC.).

STRASBURGER (1872), KARSTEN (1893), PEARSON (1915), THOMPSON (1916) u. a. boten schon einige Längsschnitte der männlichen Blüte. Eine Beschreibung der Organogenie, die es ermöglichen würde, sich einen Begriff von dem Bau der Blüte zu machen, liegt jedoch nicht vor.

Die männliche Blüte ist aber für das Verständnis der schwierigen weiblichen Blüte von grosser Wichtigkeit. Es ist notwendig, sowohl Längs- als Querschnitte vor sich zu haben, um den Bau der männlichen Blüte verstehen zu können; und diese lassen sich leicht gleichzeitig beschaffen, wenn man eine Längs-Schnittserie durch eine junge männliche Ähre legt. Denn da die Blüten wagerecht von der Achse des Blütenstandes abstehen, vermittelt uns eine derartige Schnittserie sowohl Längs- als Querschnitte; und da akzessorischen Knospen (a, b, c, d in Fig. 32) fortwährend neue Blüten entspriessen, gibt sie uns ferner alle erwünschten Entwicklungsstadien der männlichen Blüte.

Der erstangelegte Teil der Blüte ist eine warzenförmige Achse, A (Fig. 28, 29). An deren Rückseite (in allen Figuren steht das Deckblatt (D) links) entstehen die beiden ersten Blattanlagen, nämlich die Vorblätter  $\alpha$  u.  $\beta$  (Fig. 29, 33). An Querschnitten (Fig. 33) sieht man deutlich, dass es zwei transversale Vorblätter sind; sie verwachsen sehr schnell an den hinteren Rändern.

Sobald die Vorblätter angelegt sind, erscheint noch eine

Blattanlage (Fig. 30) und zwar an der Vorderseite der Blüte. Dies Blatt (1, in den Figuren schraffiert) verwächst mit  $\alpha$  u.  $\beta$  und bildet mit diesen zusammen eine krugförmige, verwachsenblättrige Blütenhülle.

Schliesslich wird das letzte Blatt (2) der Blüte angelegt, dessen Primordium so gross ist, dass es die Spitze von A völlig verdeckt und damit das Längenwachstum von A zum

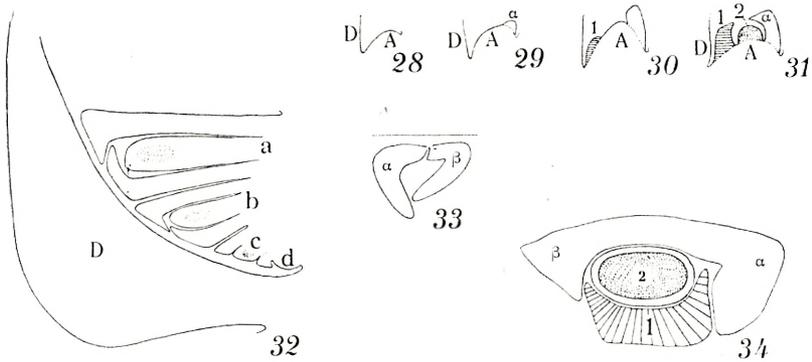


Fig. 28—34. *Gnetum Rumphianum*. Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte. Fig. 28—32, Längsschnitte. Fig. 33—34, Querschnitte,  $\times 60$ . A, Blütenachse.  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter. 1, Blütenblatt. 2, Staubblatt. In der Achsel des Deckblattes, D, werden in absteigender Folge die Blüten  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  angelegt. Fernere Erläuterungen s. Text.

Abschluss bringt. An dem Querschnitt einer älteren Blüte (Fig. 34) kann man nun die Stellung der vier Blätter zu einander beobachten und das Diagramm der Blüte zeichnen (Fig. 46).

#### B. Die weibliche Blüte (*Gnetum gnemon* L.).

Die Entwicklungsgeschichte dieser Blüte ist zum Teil aufgeklärt. So geben z. B. STRASBURGER (1872), BECCARI (1877), KARSTEN (1892, 1893), LOTSY (1899), THODAY (1911—12), BERRIDGE (1911—12), LIGNIER et TISON (1913) und THOMPSON (1916) mancherlei Aufschlüsse.

Die besten Illustrationen findet man bei KARSTEN, LOTSY und THOMPSON; letzterer hat den wichtigen Umstand festgestellt, dass »in the development of the megasporangium the three envelopes arise in acropetal succession« (1916, S. 178). Es fehlt jedoch immer noch an Angaben über die Stellung der verschiedenen Organe unter sich u. a. m.; und da ein hiesiges Exemplar von *G. gnemon* kräftig blüht, nahm ich die Gelegenheit wahr, kontinuierliche Serien von Entwicklungsstadien einzusammeln, von denen die hauptsächlichsten durch die Fig. 35—43 veranschaulicht werden.

Der Achse A der jungen Blüte sitzen sehr früh zwei laterale Vorblätter,  $\alpha$  u.  $\beta$ , auf (Fig. 35—36), — genau wie bei allen anderen *Gnetales*-Blüten. Am besten lassen sich  $\alpha$  u.  $\beta$  an dem Querschnitt einer ganz jungen Blüte erkennen (Fig. 37); später verwachsen diese beiden Blätter gänzlich und bilden eine Hülle, die die Samenanlage in der Mitte der Blüte umgibt.

Die Blütenachse A wächst noch ein Stückchen weiter und entwickelt noch zwei Blätter. Das erstangelegte, untere (1) von diesen ist in den Figuren durch eine wagerechte Schraffierung gekennzeichnet; Blatt 2 ist dagegen getüpfelt. In allen Figuren 38—42 steht das Deckblatt D links, wo also auch die Vorderseite der Blüte zu finden ist.

Die Fig. 38—39 zeigen uns, dass Blatt 1 — im Gegensatz zu den beiden anderen *Gnetales*-Gattungen — an der Vorderseite der Blüte angelegt wird, genau wie Blatt 1 in der männlichen Blüte von *Gnetum*. Die Ränder von Blatt 1 erstrecken sich seitwärts, bis sie auf einander stossen und an der Rückseite von A verwachsen. Im Laufe der Weiterentwicklung der Blüte wird Blatt 1 zu der flaschenförmigen Hülle, die man »das äussere Integument«

nennt. Wegen der Form dieses Blattes trifft der Schnitt sowohl die Vorder- als auch die Rückseite des Blattes.

Das Längenwachstum des Stengels A findet schliesslich nach der Anlage eines letzten Blattes, Blatt 2, seinen Ab-

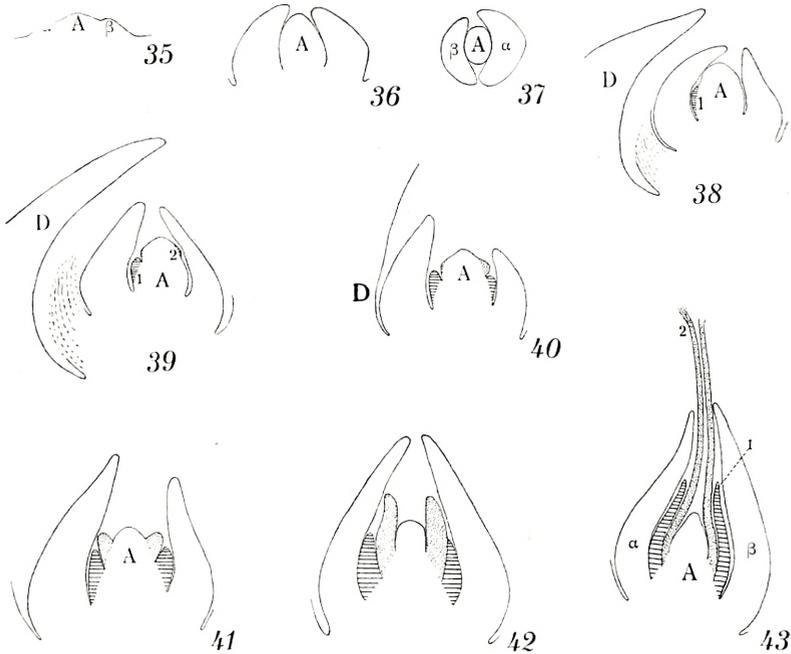


Fig. 35—43. *Gnetum gnemon*. Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte. Fig. 37, Querschnitt. Fig. 35—36 u. 38—43 Längsschnitte. Fig. 35—42,  $\times 60$ ; Fig. 43,  $\times 20$ . A, Blütenachse; D, Deckblatt;  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter; 1, äusseres Integument; 2, inneres Integument (= Makrosporophyll).

schluss; letzteres ist von einem solchen Umfang, dass es bald die Stengelspitze wie ein ringförmiger Wall, in dessen Zentrum ein Makrosporangium (= Nuzellus) angelegt wird, umgibt.

Blatt 2 setzt durch eine interkalare Vegetationszone an seiner Basis sein Wachstum fort und wird zu einem flaschenförmigen Makrosporophyll, das den Nuzellus umschliesst und den Namen »inneres Integument« trägt.

Aus den Figuren 38—40 geht hervor, dass die erst-angelegte Spitze des Integuments an der Rückseite der Blüte steht und gegenständig zu Blatt 1 (dem äusseren Integument) ist. Diese beiden Blätter bilden also einen Zweiwirtel, der mit dem aus den Vorblättern bestehenden Wirtel alterniert. Die Blattstellung ist also die nämliche wie die in der männlichen Blüte und entspricht wiederum ungefähr derjenigen des vegetativen Sprosses (Fig. 1): Zwei alternierende Zweiwirtel.

Vergleicht man die männliche Blüte mit der weiblichen (Fig. 45—46), ist es von Interesse, sich die völlig verschiedenen Funktionen und Formen von Blatt 1 vor Augen zu führen: in der männlichen Blüte (Fig. 46) ist Blatt 1 als Blütenblatt, in der weiblichen (Fig. 45) dagegen als äusseres Integument entwickelt. Blatt 2 kann entweder ein Staubblatt (Fig. 46) oder ein Integument (Fig. 45) sein, welches also wiederum einen Beweis dafür liefert, dass das Integument ein ganzes Blatt (Makrosporophyll) ist.

### 5. Die *Gnetales*-Blüte im allgemeinen.

Ich habe im obigen den Versuch gemacht, so viele organogenetische Tatsachen herbeizubringen, dass ein Verständnis des Baus der *Gnetales*-Blüte ohne Zuhülfenahme von Hilfs-Hypothesen möglich ist. Zwecks Vergleich mit verwandten Koniferen und Angiospermen ist es praktisch und übersichtlich, jetzt Diagramme aufzustellen (vgl. Fig. 44—48).

Die einfachste Blüte (Fig. 44) besitzt nur drei Blätter; nämlich:  $\alpha$ ,  $\beta$  u. 1. Von diesen ist das oberste als Makrosporophyll (= Integument) entwickelt und von den zu einer krugförmigen Hülle verwachsenen  $\alpha$  u.  $\beta$  umgeben. Dieses

Diagramm gilt für die weiblichen Blüten von *Ephedra* und *Welwitschia*.

Die Figuren 45—47 zeigen uns ähnlich gebaute Blüten, die von der dreiblättrigen *Ephedra*-Blüte hauptsächlich nur dadurch verschieden sind, dass sie vier Blätter haben. Von diesen vier Blättern:  $\alpha$ ,  $\beta$ , 1 u. 2 wird entweder das oberste (2 in den Fig. 45—46) oder das zweitoberste (1 in Fig. 47) zum Sporophyll.  $\alpha$  u.  $\beta$  bilden auch hier eine Hülle um die inneren Organe der Blüte.

In der männlichen Blüte von *Gnetum* (Fig. 46) verwächst Blatt 1 mit  $\alpha$  u.  $\beta$  und bildet eine Blütenhülle um das Sporophyll; in der weiblichen Blüte (Fig. 45) wird es dagegen röhrenförmig und erhält die Bezeichnung »äußeres Integument«. Dieses Diagramm gilt sowohl für die männliche (Fig. 46) als auch für die weibliche Blüte (Fig. 45) von *Gnetum* und ferner — in etwas abgeänderter Form — für die männliche Blüte von *Ephedra* (Fig. 47).

Die männliche Blüte von *Welwitschia* (Fig. 48) ist etwas anders gebaut als die übrigen *Gnetales*-Blüten und erinnert mit ihrer vierblättrigen Blütenhülle an die Angiospermen.

Weit grösseres Interesse hat jedoch — vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus gesehen — die weibliche Blüte. Wir können in aller Kürze die weibliche Blüte von *Gnetales* als eine kurze Achse, die eine von zwei oder drei sterilen Blättern umgebene, endständige Sammenanlage trägt, definieren.

Wie wir im obigen schon sahen, erörtern die verschiedenen Forscher sehr lebhaft, wie man diese 2—3 sterilen Blätter in der weiblichen Blüte von *Gnetales* bestimmen soll. Die vorhergehenden Untersuchungen ermöglichen uns aber jetzt eine wohlherwogene Stellungnahme zu den aufgestellten Theorien:

Erstens können  $\alpha$  u.  $\beta$  (Fig. 44) keine Fruchtblätter sein; denn das Integument (1) wird auf keinem dieser Blätter angelegt, sondern an der Blütenachse, sitzt also einem

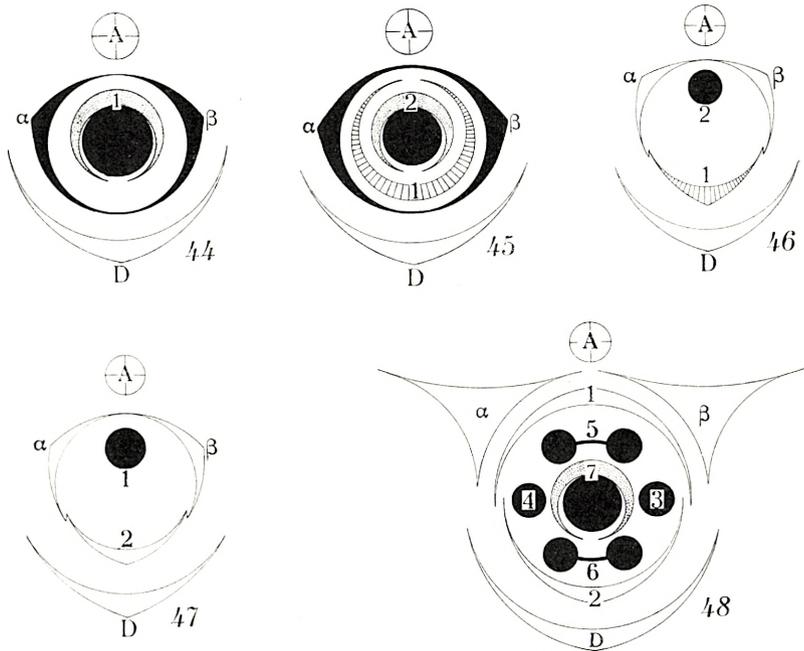


Fig. 44—48. Diagramme der *Gnetales*-Blüten. Fig. 44, weibliche Blüte von *Ephedra* und *Welwitschia*. Fig. 45, weibliche Blüte von *Gnetum*. Fig. 46, männliche Blüte von *Gnetum*. Fig. 47, männliche Blüte von *Ephedra*. Fig. 48, männliche Blüte von *Welwitschia*.

Die Hauptachse, A, trägt das Deckblatt, D, in dessen Achsel die Blüte steht.  $\alpha$  u.  $\beta$ , die Vorblätter; auf diese folgend die übrigen Blätter der Blüte 1, 2 . . . 7. Falsche Fruchtblätter, schwarz. Makrosporophylle, getüpfelt. Makrosporangien, grosse schwarze Kreise. Mikrosporophylle, kleine schwarze Kreise.

Stengel an.  $\alpha$  u.  $\beta$  sind sterile Blätter, deren Bedeutung eine biologische ist: sie beschützen die Samenanlage und helfen später bei der Verbreitung der Früchte mit.  $\alpha$  u.  $\beta$  haben also bei *Gnetum* dieselbe Funktion wie die drei fleischigen Blätter, die bei *Juniperus communis* die Samen

umschliessen. Wir werden deshalb einerlei Bezeichnung für die Blätter verwenden können, die in beiden Fällen — sowohl bei *Gnetum* als bei *Juniperus* — das sterile Involucrum bilden, und nennen sie: »Falsche Fruchtblätter« (oder »Fleischblätter«).

In den männlichen Blüten sind  $\alpha$  u.  $\beta$  nicht fleischig, sondern hautartig und verwachsen mit Blatt 1, indem sie um das Staubblatt eine Hülle bilden, die infolge ihrer Konsistenz und Stellung als Blütenhülle zu bezeichnen ist. Wie man sieht, können homologe Blätter ( $\alpha$ ,  $\beta$  u. 1) verschiedene Funktionen und Bezeichnungen haben, je nachdem, ob sie einer männlichen oder einer weiblichen Blüte angehören.

Man kann  $\alpha + \beta$  (Fig. 44) auch nicht als einen Arillus bezeichnen, denn sie werden nicht am Sporophyll (= Integument) angelegt, wie z. B. der echte Arillus bei *Taxus* (1933, Fig. 120b und 121b).

Wenden wir uns darauf Blatt 1 bei *Gnetum* zu (Fig. 45), so ist es augenfällig, dass es infolge seiner Anlage und Stellung ein ganzes Blatt und kein Arillus ist. Die Mehrzahl der neueren Forscher fassen Blatt 1 als ein äusseres Integument auf. Weiter unten wird ausführlicher dargetan werden, dass *Piper* ein äusseres Integument besitzt, das demjenigen von *Gnetum* homolog ist. Daraus ist aber nicht zwingend zu folgern, dass man mit allen äusseren Integumenten bei vielen der am höchsten entwickelten Angiospermen homologisieren darf; es hat vielmehr den Anschein, dass bei den letzteren das äussere Integument dem inneren Integument aufsitzt. Es ist daher ratsam, die Bezeichnung »äusseres Integument« einstweilen mit einer gewissen Behutsamkeit zu benutzen, bis man die Homologie des äusseren Integuments bei *Lilium* z. B. aufgeklärt hat.

### 6. *Piperaceae*.

Wir versuchten im obigen Paragraphen, den Bau der *Gnetales*-Blüten zu erforschen, zu dem Zwecke, Vergleiche mit eventuell verwandten Pflanzen vorzunehmen.

Es drängt sich uns deshalb nun die Frage auf: gibt es unter den primitivsten Angiospermen womöglich Arten, deren Blütenbau eine nähere Verwandtschaft mit *Gnetales* nahelegt?

In unseren Ermittlungen nach derartigen Verwandten könnten wir die einstweilige Arbeitshypothese aufstellen, dass die »falschen Fruchtblätter« bei *Gnetales* mit den »Fruchtblättern« bei gewissen Angiospermen homolog wären.

*Gnetales* sind durch eingeschlechtige Blüten mit einfächerigem Fruchtknoten und nur einer grundständigen, aufrechten, geradläufigen Samenanlage charakterisiert.

Diese kurze Definition sagt uns sofort, dass wir von *Ranales* als eventuellen Verwandten absehen können, da diese zweigeschlechtige Blüten mit mehreren, die Samenanlagen tragenden Karpellen besitzen.

Ausser *Ranales* zählt man auch *Apetalae* zu den primitivsten Angiospermen, eine Auffassung, die sicher richtig ist, da sie nicht nur von dem Bau der Blüte, sondern auch von palaeontologischen Funden gestützt wird. Ich unternahm daher eine ontogenetische Untersuchung der zu *Apetalae* gehörigen Gattungen, von denen lebendes Material zu meiner Verfügung stand. Bei *Betulaceae*, *Corylaceae* und *Cupuliferae* untersuchte ich den Bau und die Entwicklung des Gynoeceums bei allen allgemein angebauten Arten. Aber bei allen waren die Fächer des Fruchtknotens durch Scheidewände geteilt und enthielten ferner mehr als einen Samen, der nicht geradläufig war.

Die Gynoeceen der *Apetalæ* sind also verhältnismässig kompliziert gebaut und lassen sich anscheinend nicht direkt vom Gynoeceum bei *Gnetales* ableiten. Ich verzichtete deshalb vorläufig auf diese Pflanzen als Vergleichsobjekte und suchte weiter nach einem einfächerigen Fruchtknoten mit nur einer grundständigen, geradläufigen Samenanlage. Innerhalb der primitiven Angiospermen gibt es bekanntlich z. B. bei *Polygonales* und *Juglandales* ein Gynoeceum von so einfacher Art. Ich besorgte mir deshalb Serien von Entwicklungsstadien der mir erreichbaren Arten innerhalb der Familien: *Piperaceae*, *Juglandaceae* und *Myricaceae*, die sämtlich im Botanischen Garten in Kopenhagen gut vertreten waren.

Wir wollen unsere Untersuchung mit *Piperaceae* beginnen und sind in der glücklichen Lage, eine für jene Zeit vorzügliche Arbeit über die Organogenie der Blüte, nämlich die von SCHMITZ (1872) ausbeuten zu können. SCHMITZ hat aber, da ihm keine Mikrotom-Schnittserien zur Verfügung standen, mehrere wichtige Probleme nicht lösen können, z. B. Entwicklungsgeschichte und Deutung des Integuments. Aus diesem Grunde und auch, um mit eigenen Augen die Entwicklungsgeschichte der Blüte verfolgt zu haben, untersuchte ich einige wenige Arten der Gattungen *Peperomia* und *Piper*; ich werde im folgenden die Ergebnisse meiner Untersuchungen kurz referieren.

#### A. *Peperomia*.

(*P. metallica* LINDEN et RODIGAS und *P. peresciifolia* H. B. et K.).

Die Blüte entsteht als eine kurze, kegelförmige Achse (A) in der Achsel des Deckblattes D (Fig. 49, 55). Wie am

vegetativen Spross der Pflanze, so sind auch an A die beiden erstangelegten Blätter die transversal gestellten Vorblätter  $\alpha$  u.  $\beta$  (Fig. 56), die später zu Mikrosporophyllen werden.

Auf  $\alpha$  u.  $\beta$  folgen darauf zwei median gestellte Blätter (1 u. 2), von denen das untere (1) vorne und das obere (2) hinten in der Blüte steht (Fig. 51, 57, 58). Wie es aus den Figuren 51—52 hervorgeht, stehen 1 u. 2 der Spitze von A ganz nahe, ohne sie völlig zu verdecken. A setzt sein

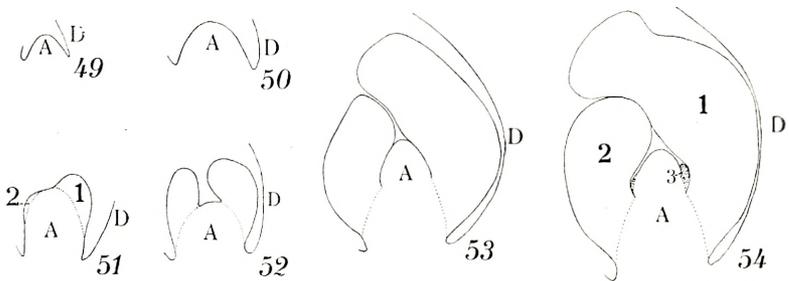


Fig. 49—54. *Peperomia metallica*. Entwicklungsgeschichte der Blüte.  $\times 120$ . Längsschnitte. D, Deckblatt; A, Blütenachse, welche die Blätter 1, 2 u. 3 trägt. 1 u. 2, falsche Fruchtblätter; 3, Makrosporophyll (= Integument).  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter (= Mikrosporophylle). Weitere Erläuterungen s. Text.

Wachstum in Länge und Breite fort (Fig. 53), und 1 u. 2 müssen Folge leisten und werden breit und dick; bald verwachsen sie zu einer krugförmigen Hülle, welche die Spitze von A umgibt und den Namen »Fruchtblätter« führt. Weiter unten werden wir sehen, dass diese »Fruchtblätter« in Wirklichkeit »falsche Fruchtblätter« sind.

Die Spitze der Blütenachse (A) steht frei zwischen den falschen Fruchtblättern (1 u. 2 in Fig. 54), und dass A den Charakter eines Stengels hat, tritt dadurch zu Tage, dass unterhalb ihrer Spitze noch ein Blatt (3) angelegt wird, welches bald ein ähnliches Aussehen wie die falschen Fruchtblätter gewinnt; es wird aber noch breiter

und umschliesst bald die Spitze der Blütenachse in der Gestalt eines ringförmigen Wulstes, in dessen Zentrum ein Makrosporangium (= Nuzellus) angelegt wird. Blatt 3 ist ein Makrosporophyll (= Integument); es steht entweder vorn (Fig. 54) oder hinten (Fig. 59) in der Blüte. Das Integument wird schliesslich krugförmig und schliesst das Makrosporangium ganz ein.

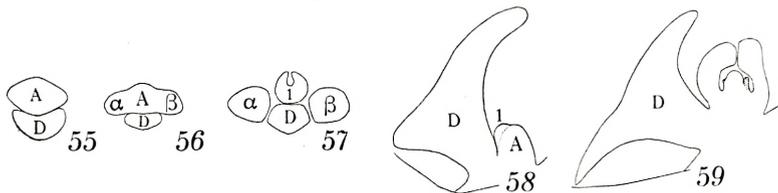


Fig. 55—59. *Peperomia peirescifolia*. Entwicklungsgeschichte der Blüte. Fig. 55, Querschnitt,  $\times 120$ . Fig. 56—57, Querschnitte,  $\times 70$ . Fig. 58—59, mediane Längsschnitte,  $\times 70$ . D, Deckblatt; A, Blütenachse;  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter (= Mikrosporophylle). 1, falsches Fruchtblatt. Fernere Erläuterungen s. Text.

### B. *Piper*.

(*P. unguiculatum* RUIZ et PAV. und *P. obtusilimum* C. DC.).

Auch diese Gattung ist von SCHMITZ so gut untersucht worden, dass ich mich mit umstehenden Figuren begnügen kann, die nur als eine Ergänzung der Beobachtungen von SCHMITZ aufgefasst sein wollen. Während SCHMITZ die ersten Entwicklungsstadien der Blüte erkannt und richtig verstanden hat, so erlaubte ihm die Unzulänglichkeit seiner technischen Hilfsmittel nicht, die Entwicklungsgeschichte des Integuments zu verfolgen.

Der erstangelegte Teil der Blüte ist die Achse (A in Fig. 60); und wie bei *Peperomia* erscheinen bald unterhalb der Spitze von A 2 Vorblätter,  $\alpha$  u.  $\beta$ , die sich zu Staubblättern entwickeln. Darauf folgt ein zwei- oder dreizähliger Wirtel von Blättern, die ebenfalls zu Staubblättern werden.

Und nun nimmt die Entwicklung des Gynoeceums ihren Anfang (Fig. 61), indem unterhalb der Spitze von A 2—3 »falsche Fruchtblätter« (F) angelegt werden, welche zu einer krugförmigen, die Spitze der Blütenachse umgebenden Hülle werden.

Die Spitze von A wächst noch etwas weiter und wird zu einem kegelförmigen Gebilde (Fig. 62), welches zwischen den falschen Fruchtblättern frei emporragt. (Die Fig.

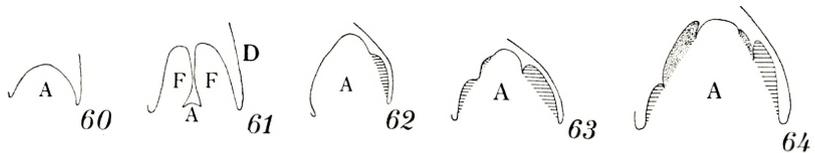


Fig. 60—64. *Piper unguiculatum*. Entwicklungsgeschichte der Samenanlage. Mediane Längsschnitte. A, Blütenachse; F, falsche Fruchtblätter. Das äussere Integument ist wagerecht schraffiert, das innere (= Makrosporophyll) getüpfelt. Vorderseite der Blüte rechts. Fig. 60,  $\times 180$ ; Fig. 61—64,  $\times 120$ . Vgl. im übrigen den Text.

62—64 zeigen uns die Vorderseite der Blüte rechts; ich habe nur den Hohlraum des Fruchtknotens gezeichnet.)

An dieser zwischen den falschen Fruchtblättern sitzenden Stengelspitze entwickeln sich fernerhin noch zwei Blätter: das untere, an der Vorderseite der Blüte stehende von diesen (in den Fig. 62—64 wagerecht schraffiert) wird schnell so breit, dass seine Ränder auf einander stossen und verwachsen; bald wird das Blatt rohrförmig, umschliesst die Stengelspitze und trägt den Namen »äusseres Integument«.

In der Nähe der Spitze von A entsteht schliesslich das höchste und letzte Blatt der Blüte (in den Fig. 63—64 getüpfelt), dessen erstangelegte Spitze der Rückseite der Blüte aufsitzt. Dieses Blatt ist das innere Integument (Fig. 64), das eigentliche Makrosporophyll, indem an dessen Basis

(an der Stengelspitze) eine Makrospore (= Nuzellus) angelegt wird.

Ferner untersuchte ich *P. obtusilimum* C. DC. und *P. nigrum* L. und stellte eine Entwicklungsgeschichte fest, die derjenigen der eben untersuchten *P. unguiculatum* völlig entsprach. Da ferner meine Resultate mit denjenigen von SCHMITZ übereinstimmten, obwohl letzterer andere Arten

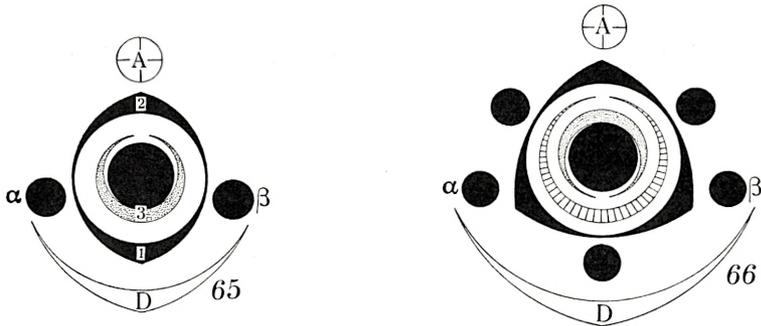


Fig. 65—66. Blütendiagramme von *Peperomia* (Fig. 65) und *Piper* (Fig. 66). *D*, Deckblatt.  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter (Staubblätter). Falsche Fruchtblätter (1 u. 2), schwarz. Äusseres Integument, schraffiert. Inneres Integument (= Makrosporophyll) getüpfelt. Kleine schwarze Kreise = Mikrosporophylle. Grosse schwarze Kreise = Makrosporangien.

untersuchte, lässt sich mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die hier gemachten Beobachtungen allgemeine Gültigkeit für die beiden untersuchten Gattungen beanspruchen dürfen. SCHMITZ untersuchte ausserdem die Mehrzahl der sonstigen zu den Piperaceen gehörigen Gattungen, die sämtlich zwei Integumente hatten.

Der Übersicht halber fassen wir die wichtigsten von den bei *Peperomia* und *Piper* gefundenen Merkmalen in Diagrammen zusammen (Fig. 65, 66 u. 94). Von grösster Bedeutung ist — in diesem Zusammenhang — der Bau des Gynoeceums. Die auffällige Ähnlichkeit einerseits zwischen den Fruchtknoten bei *Ephedra* (und *Welwitschia*, Fig. 44)

und *Peperomia* (Fig. 65), und andererseits zwischen den Gynoeceen von *Gnetum* (Fig. 45) und *Piper* (Fig. 66) liegt auf der Hand.

### 7. *Juglandales*.

Wie die Piperaceen, so hat auch diese Ordnung durch ihre seltsamen cytologischen Verhältnisse die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Jedoch geben die cytologischen Arbeiten auch des öfteren Aufschlüsse über die Entwicklungsgeschichte der Blüte im allgemeinen; so z. B. bei C. DE CANDOLLE (1862), PH. VAN TIEGHEM (1869), M. TREUB (1891), S. NAWASCHIN (1895), G. KARSTEN (1902), TH. NICOLOFF (1904—1905), M. KERSHAW (1909), M. BENSON and E. J. WELSFORD (1909) u. a.

Der Bau und die Entwicklungsgeschichte der Blüte sind demnach also recht eingehend erforscht, — ausgenommen eben die ersten Entwicklungsstadien des Integuments. Wir werden deshalb jetzt aus eigener Anschauung das Integument bei einigen der Arten untersuchen, von denen Entwicklungsstadien in zusammenhängenden Serien sich zuwebringen liessen.

#### A. *Myrica gale* L.

Die Blüte dieser Pflanze ist sehr einfach gebaut und ist vielleicht die primitivste und eine geologisch sehr alte weibliche Blüte bei den Angiospermen; sie ist deshalb für unsere Zwecke von allergrösster Bedeutung.

Sie wird wie bei allen obenbesprochenen Pflanzen angelegt und zwar als ein kurzer Stengel (A), an dessen Basis zwei transversalgestellte Vorblätter,  $\alpha$  u.  $\beta$  (Fig. 67, 74) entstehen. In der Folge werden unterhalb der Spitze von A zwei medianständige falsche Fruchtblätter (F) angelegt; A ragt als kurzes Spitzchen frei und grundständig aus der

Höhlung des Fruchtknotens hervor, die von den falschen Fruchtblättern begrenzt wird.

Die Weiterentwicklung der Spitze von A veranschau-

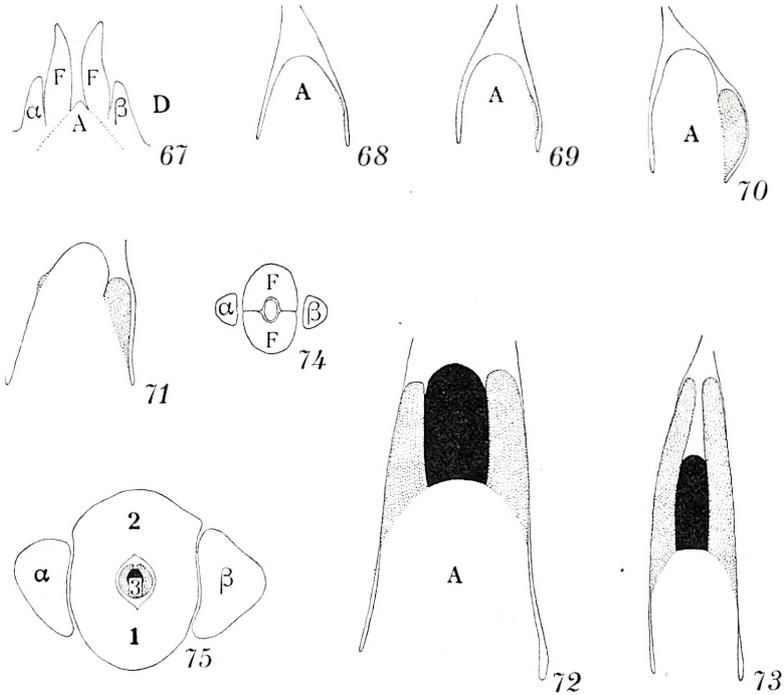


Fig. 67—75. *Myrica gale*. Entwicklungsgeschichte der Samenanlage. Fig. 67—71 u. 72—73, Längsschnitte. Fig. 74—75, Querschnitte. A, Achse der Blüte;  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter; F, falsche Fruchtblätter. Makrosporophyll (= Integument), getüpfelt; Makrosporangium, schwarz. Fig. 67 u. 73—75,  $\times 60$ ; Fig. 68—72,  $\times 120$ . Vgl. Text.

lichen die Figuren 68—71. In sämtlichen vier Figuren befindet sich die Vorderseite der Blüte rechts. An der Stengelspitze wird noch ein Blatt angelegt; die früheste Anlage desselben bildet keinen ringförmigen Wulst um die Stengelspitze. Wie es aus den Figuren (68—71) deutlich hervorgeht, wird das Integument genau wie andere Blätter ange-

legt, und zwar als ein etwa halbmondförmiger Wulst (Fig. 75) unterhalb der Stengelspitze (Fig. 69, 70).

Das Integument dehnt sich indessen bald so stark aus, dass seine Ränder auf einander stossen und verwachsen; und bald ist die ganze Stengelspitze von dem nun scheidenförmigen Blatte umgeben (Fig. 72).

Darauf entwickelt sich an der Stengelspitze das Makrosporangium in üblicher Weise. Im Bestäubungsstadium ist die Mikropyle auffällig gross (Fig. 72), so dass der Pollenschlauch ungehindert zum Nuzellus hinabdringen kann.

### B. *Juglandaceae*.

In dieser Familie besitzt die Blüte mehr Blätter als bei *Myrica*; jedoch ist das Gynoeceum in beiden Familien in den Hauptzügen gleichgebaut. Auch die verschiedenen Gattungen: *Pterocarya*, *Carya* und *Juglans* verhalten sich bezüglich der Entwicklungsgeschichte der Samenanlage gleich; ich werde mich deshalb an dieser Stelle mit der Darstellung der Anlage des Integuments bei *Pterocarya fraxinifolia* LAM. begnügen; von dieser Pflanze verschaffte ich mir gutes Material, indem ich im Frühjahr alle 10 Tage Einsammlungen vornahm.

Die falschen Fruchtblätter (F in Fig. 76) entwickeln sich wie üblich unterhalb der Spitze der Blütenachse (A), die kegelförmig zwischen die falschen Fruchtblätter emporragt.

Die früheste Anlage des Integuments (getüpfelt) zeigen uns die Fig. 77—81; sie sitzt der Rückseite der Blüte auf. (In Fig. 77 sieht man die Rückseite rechts, in Fig. 78 dagegen links.) Es erhellt aus den Figuren, dass die erste Anlage zum Integument — wie bei *Myrica* — kein Ringwulst, sondern eine etwa halbmondförmige, einseitige Blatt-

anlage (Fig. 79 u. 81) ist, die sich späterhin zu einem flaschenförmigen Integument (= Makrosporophyll) entwickelt, dessen Höhlung von dem an der Blütenachse endständigen Makrosporangium ausgefüllt wird (Fig. 82).

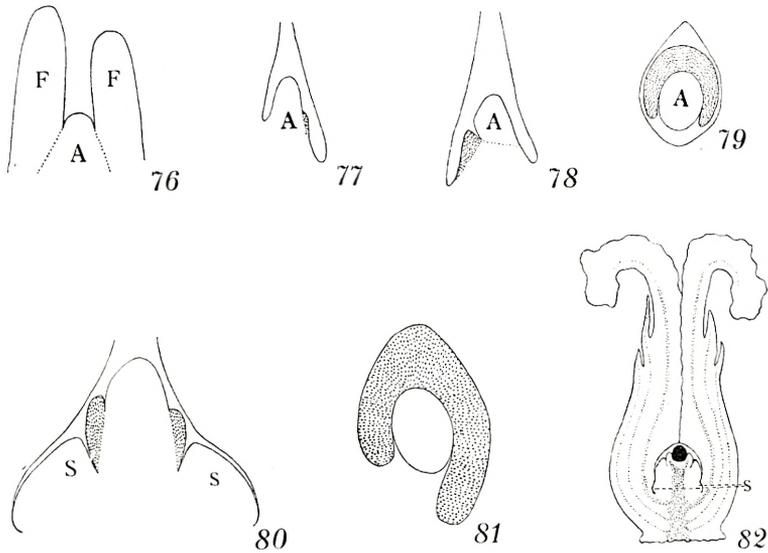


Fig. 76—82. *Juglandaceae*. Längsschnitte (Fig. 76—78, 80, 82) und Querschnitte (Fig. 79, 81) der ersten Entwicklungsstadien der Samenanlage. Fig. 76—80, *Pterocarya fraxinifolia*,  $\times 60$ . Fig. 81, *Carya microcarpa*,  $\times 60$ . Fig. 82, *Juglans cinerea*,  $\times 5$ . Makrosporophyll (= Integument), getüpfelt; Makrosporangium, schwarz. A, Blütenachse. F, falsche Fruchtblätter. S, falsche Scheidewände. Weitere Erläuterungen s. Text.

Die Stellung der Blütenblätter lässt sich leicht bestimmen; sie ist nicht in allen Blüten dieselbe. Da diese Verhältnisse aber schon eingehend von EICHLER beschrieben wurden, geben wir hier nur ein Diagramm von *Pterocarya* wieder, um uns zu vergegenwärtigen, wie das Gynoeceum gebaut ist, da dies für unsere Zwecke von grösster Bedeutung ist.

Betrachtet man die Diagramme in Fig. 83, 84, so sieht

man sofort, dass das Gynoeceum in seinem Bau demjenigen von *Piperaceae* entspricht. Namentlich weist das Diagramm von *Myrica* grosse Ähnlichkeit mit demjenigen von *Peperomia*, besonders aber auch mit denen der *Gnetales*-Blüten auf.

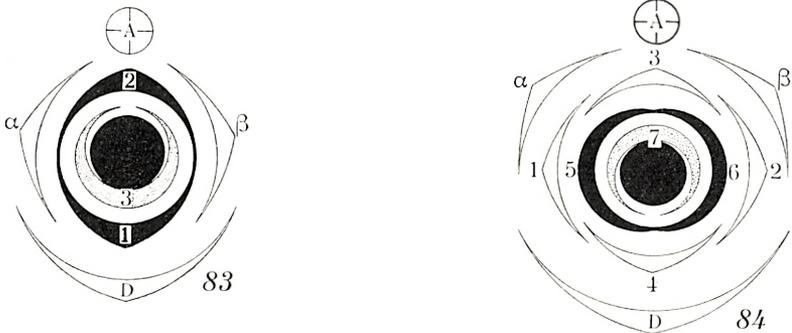


Fig. 83—84. Diagramme von *Juglandales*. Fig. 83, *Myrica gale*. Fig. 84, *Pterocarya fraxinifolia*. A, Achse. D, Deckblatt.  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter. Fal-sche Fruchtblätter, schwarz. Makrosporophyll (= Integument) getüpfelt. Makrosporangium, schwarz.

## 8. Phylogenetische Ergebnisse.

### A. Die Koniferen.

Die vorausgehenden Erörterungen dienten dem Zweck der Beschaffung des wichtigsten Rohmaterials an Aufschlüssen, die uns den Unterbau eines phylogenetischen Vergleichs zwischen *Gnetales* und einigen primitiven Angiospermen liefern sollten. Es ist aber von Bedeutung, auch einige von den Koniferen, die den *Gnetales* am meisten ähneln, zu Vergleichszwecken heranzuziehen.

Zunächst müssen wir deshalb nach Koniferen suchen, wo die Blüte nur einen terminalständigen Samen besitzt. Solche sind: *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxaceae* und einige Arten aus der Gattung *Juniperus*. Von der Mehrzahl dieser Pflanzen sind die Blüten gut beschrieben, indem auch

LANFER (1933) eine umfassende Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Koniferen-Blüten vorgenommen hat. LANFER'S Wahrnehmungen (nicht aber seine Deutungen) sind ungefähr dieselben wie die meinigen (1933).

Als Ausgangspunkt für einen Vergleich wählen wir eine der am wenigsten erforschten Arten innerhalb der Gattung *Juniperus*. Von den einsamigen Arten dieser in phylogenetischer Hinsicht überaus interessanten Gattung beschrieb schon PILGER (1926) eingehend *J. recurva*. Zu meiner Verfügung stand nur von einer einsamigen Art, und zwar von *J. virginiana*, reichliches lebendes Material; die ganz jungen Blüten, die ich einsammelte, liessen sich leicht, ohne Schnitte, bei geringer Vergrösserung untersuchen.

Von den bei *J. virginiana* festgestellten Diagrammen geben die nebenstehenden Fig. 87—92 die wichtigsten wieder. Die Fig. 85—86 zeigen uns ferner — vergleichshalber — zwei Blüten von *J. sabina*, die ich nach Mikrotomschnitten zeichnete.

Obleich alle Blüten von *J. virginiana* von demselben Baume stammen, sind sie doch sehr verschieden unter sich; besonders variiert die Zahl der Blütenblätter sehr. Aber allen Blüten gemeinsam war die terminale, einzelne Samenanlage, die von 1—4 falschen Fruchtblättern umgeben ist, d. h. von dicken, fleischigen, sterilen Blättern, die die Samenanlagen decken. Unter den falschen Fruchtblättern können dann wiederum einige wenige schuppenförmige Blätter sitzen ( $\alpha$  u.  $\beta$  in den Fig. 91—92), deren Anzahl bei anderen *Juniperus*arten (z. B. bei *J. communis*, Fig. 117) eine so grosse (10—20) werden kann, dass man mit Recht die Bezeichnung »Blütenblätter« verwenden kann.

Ebenso wie die Seitensprosse aller übrigen Koniferen

beginnt auch die Blüte von *Juniperus* mit zwei transversalgestellten Vorblättern,  $\alpha$  u.  $\beta$ . Von diesen können entweder eins (Fig. 85, 87) oder beide (Fig. 86) als Integument entwickelt sein. In anderen Blüten sind die Vorblätter steril und sind in dem Falle entweder als falsche Fruchtblätter (Fig. 88—90) oder als schuppenförmige Blütenblätter (Fig. 91—92) ausgebildet.

Eine solche Vergleichung der Blüten zeigt uns ausserdem, dass ein Integument mit einem ganzen Blatt (Makrosporophyll) homolog ist. Von den vorliegenden Blättern sind die Vorblätter ( $\alpha$  u.  $\beta$ ) wegen ihrer charakteristischen transversalen Stellung zu unterst in der Blüte am leichtesten zu identifizieren.

Für phylogenetische Zwecke interessiert jedoch eine Gegenüberstellung der *Juniperus*-Diagramme und der Diagramme anderer Koniferen und derjenigen von *Gnetales* und *Angiospermae* am meisten: denn es stellt sich dann heraus, dass Fig. 89 (*Juniperus*) ein Diagramm aufweist, das den oben (Fig. 44) von uns für *Ephedra* und *Welwitschia* festgestellten genau entspricht.

Ferner ist die in Fig. 90 für *Juniperus* gezeigte Stellung dieselbe wie bei *Araucariaceae* und *Podocarpaceae* (1933, Fig. 124), und sie ist wiederum (in etwas abgeänderter Form) bei *Piper* (Fig. 94) und *Gnetum* (Fig. 45) anzutreffen. In der Blüte der letzteren Pflanze ist nämlich Blatt 1 als äusseres Integument entwickelt, während dasselbe Organ bei *Araucaria* eine falsche »Ligula« war; schliesslich ist es bei *Podocarpaceae* als falsches Fruchtblatt entwickelt und gliedert sich dem »Epimatium« ein. (Nähere Aufschlüsse gibt meine Arbeit 1933, S. 36—47). Bei *Piper* (Fig. 66, 94) ist das Gynoeceum auf eine ähnliche Weise gebaut wie bei *Gnetum* (Fig. 45).

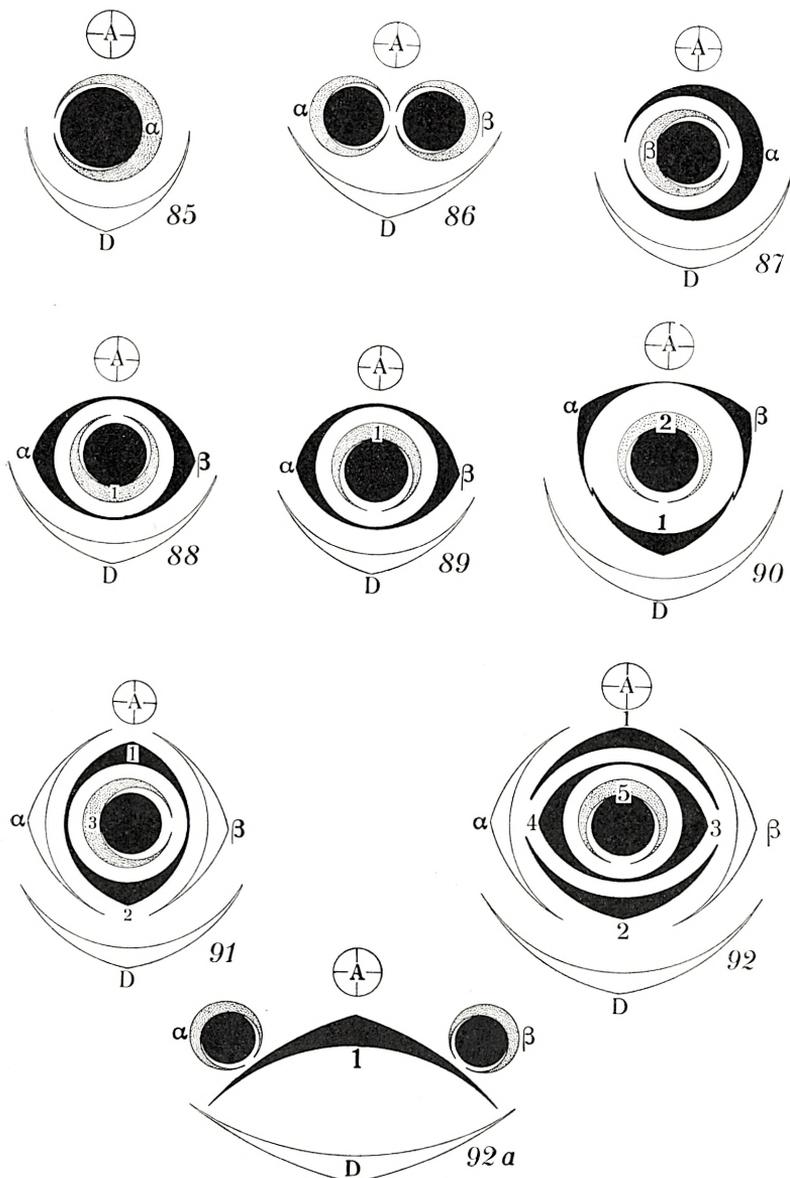


Fig. 85—92. *Juniperus*. Blütendiagramme. Fig. 85—86, *Juniperus sabina*. Fig. 87—92, *Juniperus virginiana*. A, Achse. D, Deckblatt.  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter der Blüte. 1—5, die übrigen Blätter der Blüte. Falsche Fruchtblätter, schwarz. Makrosporophylle (= Integumente), getüpfelt. Die Makrosporangien sind als schwarze, ausgefüllte Kreise gezeichnet. Vgl. im übrigen den Text. Fig. 92 a. Blütendiagramm von *Pinaceae*. Die Vorblätter,  $\alpha$  u.  $\beta$ , sind als Makrosporophylle (= Integumente) entwickelt. 1, Zapfenschuppe (= falsches Fruchtblatt).

Ferner ist das in Fig. 91 dargestellte *Juniperus*-Diagramm beinahe identisch mit demjenigen der weiblichen Blüte von *Myrica* (Fig. 83) und dem des Gynoeceums von *Peperomia* (Fig. 65); und schliesslich zeigt uns Fig. 92 eine *Juniperus*-Blüte, die einen ähnlichen Bau aufzuweisen hat wie die Blüten von *Pterocarya* (Fig. 84) und *Juglans* (EICHLER 1878, Fig. 14).

Das Hauptergebnis eines Vergleiches der in einem Diagramm ausdrückbaren Merkmale ist also dies, dass zwischen gewissen Blüten von Koniferen, *Gnetales* und primitiven Angiospermen eine überaus grosse Ähnlichkeit besteht.

Indessen ist zu betonen, dass Diagramme ja nicht alle Eigenschaften der Blüte, die für die Systematik von entscheidender Bedeutung sind, zum Ausdruck bringen können. Der Wert der Diagramme erleidet also eine gewisse Einschränkung, die besonders, was die Stellung des Integuments betrifft, Gültigkeit hat; und die nunmehr vorliegende Frage lässt sich kurz so ausdrücken:

Wird das Integument 1) an den falschen Fruchtblättern (F) oder 2) am Stengel (der Blütenachse A) angelegt?

Der Beantwortung dieser Frage ist grosse Bedeutung beizumessen, denn wenn der Same einem Blatte aufsitzt, ist er wahrscheinlich homolog mit dem Samen von z. B. *Cycas* oder *Pisum*. Sitzt das Integument aber einem Stengel an, ist es wahrscheinlich homolog mit einem ganzen Blatte.

Was die Koniferen betrifft, habe ich schon früher (1933) zu zeigen versucht, dass das Integument hier immer an einem Stengel angelegt wird und mit dem Sporophyll von *Lycopodiales* homolog ist. Zur fernereren Veranschaulichung

dieser Auffassung sei an dieser Stelle noch auf *Juniperus communis* verwiesen; die Fig. 111—112 zeigen uns mit aller Deutlichkeit, dass die Integumente (I) nicht an den falschen Fruchtblättern (F), sondern lateral an der äussersten Spitze der Blütenachse angelegt werden. Dementsprechend empfängt die Samenanlage ihre Leitbündel aus der Achse (A) und nicht aus den falschen Fruchtblättern. Dass das Organ, dem die Integumente bei *Juniperus* aufsitzen, tatsächlich ein Stengel ist, beweist der Umstand, dass der Stengel oft sein Wachstum fortsetzt und sowohl Blätter als neue Samenanlagen hervorbringen kann (1933, Fig. 111—113).

#### B. *Gnetales*.

Im obigen haben wir schon nachzuweisen versucht, dass auch bei *Gnetales* das Integument der Spitze der Blütenachse aufsitzt, wie es bei einsamigen *Juniperus*-Arten und *Taxus* der Fall war, und von falschen Fruchtblättern umgeben ist, die in Gestalt einer krugförmigen Hülle den Samen umschliessen.

Im allgemeinen kommt man nach einer Vergleichung der respektiven Gynoeceen zu dem Resultat, dass *Gnetales* sich den einsamigen Koniferen sehr eng anschliessen; und von diesen stehen sie wiederum *Juniperus* am nächsten, weil diese Gattung die am stärksten entwickelte Hülle von falschen Fruchtblättern besitzt, die bei den Koniferen überhaupt anzutreffen ist.

Nach beendeter Blütezeit schliesst sich der falsche Fruchtknoten sogar ganz um die Samen — sowohl bei *Gnetales* als auch bei *Juniperus* —, die man also nach Beendigung dieses Stadiums mit Recht als Angiospermen bezeichnen könnte.

Mit *Juniperus* und *Myrica* verglichen sind die *Gnetales* dadurch gekennzeichnet, dass das Integument (Fig. 43) sehr lang ist; seine Spitze ragt als ein feines Rohr, welches den Pollen auffängt, über die enge Mündung des falschen Fruchtknotens hinaus. Die Bildung dieses Integument-Rohres ist indessen ein sekundäres Phänomen, indem es sich aus einer interkalaren Vegetationszone durch die Basis des Integuments entwickelt und bei anderen Pflanzen nicht anzutreffen ist. Wenn man nach *Gnetales*-Verwandten sucht, muss man die Frage deshalb so abfassen: wie würde eine *Gnetum*blüte ohne dieses Integumentrohr aussehen? Die Antwort liegt auf der Hand; denn wenn das Integument von *Gnetum* ebenso lang wie (oder ein wenig länger als) der falsche Fruchtknoten wäre, so hätte die Blüte denselben Bau wie die der einsamigen *Juniperus*. — Wenn das Integument bei *Gnetum* dagegen kürzer wäre, so müsste die Blüte den Pollen mit den falschen Fruchtblättern auffangen, und eine derartige »*Gnetum*« müsste gegebenenfalls zu den Angiospermen gezählt werden und zwar zu derselben Ordnung wie die *Piperaceen* (Fig. 94), wo man oft weibliche Blüten vorfindet, die wie diejenigen von *Gnetum* gebaut sind, — nur dass bei *Piper* die Integumentverlängerung fehlt.

Die Griffel sind bei *Peperomia* und *Gnetum* sehr kurz. Nach der Pollination stirbt das Integumentrohr bei *Gnetales* ab, der Fruchtknoten schliesst sich und ist also von nun an »angiosperm«!

Um die enge Verwandtschaft zwischen *Gnetales* und Angiospermen noch mehr zu verdeutlichen, betonen wir des weiteren folgende Merkmale:

Erstens ist zu bemerken, dass das äussere Integument von *Gnetum* (Fig. 43) nicht die dem inneren eigentümliche

Verlängerung besitzt; letzteres ist offensichtlich der alleinige Grund dazu, dass die Pflanze ihre »Gymnospermie« hat bewahren können.

Das äussere Integument bei *Gnetum* entspricht, was Stellung, Bau und Entwicklungsgeschichte betrifft, völlig demjenigen bei *Piper*; und bei *Peperomia* (Fig. 65) ist das Gynoeceum in den Hauptzügen wie die weibliche Blüte bei *Ephedra*, *Welwitschia* (Fig. 44) und *Myrica* (Fig. 83) gebaut.

Hält man sich in einem indischen Urwald auf, wo *Piper* und *Gnetum* frei wachsen, erstaunt man über die grosse habituelle Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Pflanzen, die im System durch eine tiefe Kluft getrennt sind. Denn steht man nur so weit ab, dass man die Blüten mit blossem Auge nicht deutlich erkennen kann, stellt man sich unwillkürlich die Frage, ob man *Piper* oder *Gnetum* vor sich habe.

Schliesslich soll uns Fig. 93 einen höchst interessanten Umstand veranschaulichen, der übrigens schon längst sowohl bei *Gnetum* (THOMPSON T. II, Fig. 14 u. 15) als bei *Ephedra* (STRASBURGER, T. 16, Fig. 53 u. T. 17, Fig. 16) festgestellt und bildlich dargestellt wurde. Es gibt nämlich an der Spitze der falschen Fruchtblätter (aber nicht an den anderen Teilen derselben) zahlreiche lange Papillen, die aus den haarförmig verlängerten Epidermiszellen gebildet sind (Fig. 93). Diese Papillen sind genau so gebaut wie die Narbenpapillen bei den Angiospermen, sie sitzen der Spitze der falschen Fruchtblätter an entsprechenden Stellen an, und ich deute deshalb die Spitze der falschen Fruchtblätter bei *Gnetum* als eine primitive Narbe.

Auf alle Fälle wäre es von Bedeutung, die verschiedenen *Gnetum*- und *Ephedra*-Arten in der Natur zu beobachten, ob es vielleicht bei irgendeiner Art gelingen möchte nachzuweisen, dass der Pollen von den Papillen des falschen

Fruchtknotens aufgefangen wird und möglicherweise dort keimen kann. Denn in dem Falle gäbe es also innerhalb der *Gnetales* eine Angiosperme.

Vielleicht könnte man den Pollen auch zum Keimen bringen, wenn man ihn auf künstlichem Wege auf die Narbenpapillen bei *Gnetum* oder *Ephedra* überführte. Das wäre

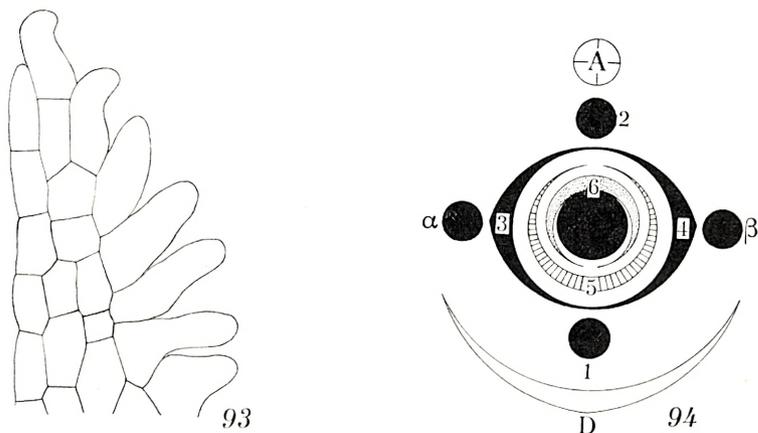


Fig. 93. Narben-Papillen von der Spitze eines falschen Fruchtblattes von *Gnetum gnemon*.  $\times 360$ .

Fig. 94. Diagramm einer zwitterigen Blüte von *Piper obtusilimum*.  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter.  $\alpha$ ,  $\beta$ , 1 u. 2, sind Blätter, die als Mikrosporophylle entwickelt sind. 3 u. 4, falsche Fruchtblätter. 5, äusseres Integument. 6, Makrosporophyll (= Integument).

bei frei in der Natur wachsenden Pflanzen jedenfalls zu untersuchen.

Ein besonderes Interesse darf ferner die männliche Blüte von *Welwitschia* beanspruchen, weil diese in der Mitte eine isolierte Samenanlage aufweist. Sie ist also morphologisch (aber nicht funktionell) zwitterig, lässt sich jedoch nicht unmittelbar mit einer zwitterigen Angiospermenblüte homologisieren, da sie der falschen Fruchtblätter entbehrt.

Welchem Organ sitzt denn diese sonderbare Samenanlage von *Welwitschia* an? Nach der gewöhnlichen (aber falschen) Auffassung werden die Samenanlagen ja von den unmittelbar unter ihnen stehenden Blättern getragen, die nach Analogieschlüssen von *Cycas* als echte Fruchtblätter gedeutet werden müssten. Wendet man jedoch die Auffassung auf die männliche Blüte von *Welwitschia* an, so müsste die Samenanlage dieser Pflanze zu einem Staubblatt gehören und diesem aufsitzen; letzteres müsste also zugleich Mikrosporophyll und Makrosporophyll sein. Auch die Entwicklungsgeschichte beweist indessen, dass diese *Cycas*-Analogie falsch ist.

Übrig bleibt folglich nur die Möglichkeit, dass die besprochene Samenanlage der Blütenachse ansitzt, welches denn auch durch eine direkte Beobachtung bestätigt wird. Mit andern Worten: das Integument sitzt einem Stengel an und ist ein ganzes Blatt — wie bei den Koniferen und den im vorgehenden untersuchten Angiospermen (*Myrica* z. B.).

### C. Angiospermen.

Kehren wir nun wieder zu den hier untersuchten Angiospermen zurück, so müssen wir zunächst die Frage zu beantworten suchen: Sitzt das Integument den sogenannten »falschen Fruchtblättern« oder der Blütenachse auf?

Die Beantwortung dieser Frage bedingt wiederum unsere Stellungnahme zu dem Problem, als was eine Angiospermen-Samenanlage eigentlich zu bestimmen sei: Ein Problem, welches schon im vorigen Jahrhundert von den grossen Morphologen jener Zeit eifrig erörtert wurde, ohne dass es bis auf den heutigen Tag jedoch gelungen wäre, eine befrie-

digende Lösung zu finden. — Die verschiedenen Auffassungen vom morphologischen Wert der Integumente sind schon oft in literarischen Übersichten zusammengestellt worden, z. B. bei EICHLER (1875, S. 43—45) und in neuerer Zeit von DE HAAN (1920) und NEUMAYER (1924). Wir verweisen deshalb auf diese Verfasser und erwähnen nur, dass die Integumente im Laufe der Zeiten auf fast jede irgendwie denkbare Weise erklärt worden sind, und zwar als: ganze Blätter (ČELAKOVSKÝ, STRASBURGER, 1872), Blattabschnitte, Trichome, Diskusbildungen, Farn-Indusia und Organe »sui generis«. In neuester Zeit neigt man gewöhnlich dazu, die Integumente als mit den Indusien bei den Farnen homolog aufzufassen, eine Auffassung, die namentlich auf Analogien nach Cycadeen und *Hydropteridales* beruht.

Jedoch trugen schon mehrere der älteren Forscher (z. B. EICHLER) der Möglichkeit Rechnung, dass die Samenanlagen bei verschiedenen Pflanzen auch verschiedenen Wert haben könnten. Da auch ich mich zu der letzteren Auffassung bekenne, werde ich nicht den Versuch einer Verallgemeinerung wagen, sondern vorerst nur die Integumente bei den drei im obigen untersuchten Angiospermenfamilien betrachten. Und als Ausgangspunkt einer kritischen Erwägung der Anlage und Stellung der falschen Fruchtblätter und des Integuments benutzen wir zunächst die obigen Figuren von *Peperomia* (Fig. 49—59).

Die Figuren 49, 50 u. 55 zeigen uns, dass die Achse (A) der älteste (erstangelegte) Teil der Blüte ist. Wir wenden unsere Aufmerksamkeit besonders der äussersten Spitze von A zu; denn hier entstehen die Blätter. Fig. 58 stellt die sehr junge Anlage zu einem der falschen Fruchtblätter (1) dar; man sieht deutlich, dass Blatt 1 lateral an A steht, welches wiederum besagt, dass die äusserste Spitze von A

von der Anlage des falschen Fruchtblattes nicht verdeckt oder »verbraucht« ist. Etwas Ähnliches trifft für das darauf folgende falsche Fruchtblatt (2 in Fig. 51) zu: weder 1 noch 2 verdecken die Stengelspitze.

In den Figuren bezeichnet die getüpfelte Linie die ungefähre Grenze des Stengels; diese Grenzlinie ist auf Grundlage eines Vergleichs mit der Form des ganz jungen Stengels, bevor dieser noch Blattanlagen trug (Fig. 49, 50), gezeichnet. Zwischen den beiden falschen Fruchtblättern (Fig. 52) sitzt die äusserste Spitze des Stengels A. Und es verhält sich also so, dass dieser (A) die falschen Fruchtblätter trägt, und nicht umgekehrt. Die Spitze von A, wo später die Samenanlage zur Entwicklung gelangt, ist deshalb kein Auswuchs an den »nach innen gebogenen Rändern« der falschen Fruchtblätter (wie man oft behauptet) —, sondern eine Stengelbildung. Diese freie Spitze (»Funiculus«) von A, die in den Fig. 52—53 zwischen den falschen Fruchtblättern sitzt, war vor den letzteren da und kann kein Auswuchs an einem Organ sein, das erst später entsteht.

Dass erwähnter Funiculus ein Stengel ist, erhellt ferner aus dem Verlauf der Leitbündel, den uns der in Fig. 82 dargestellte Längsschnitt durch eine weibliche Blüte von *Juglans* zeigt. Um den schwarz gezeichneten Nuzellus herum sieht man das junge Integument, welches seine Leitbündel nicht aus den falschen Fruchtblättern (die an den Narben erkennbar sind), sondern aus dem unmittelbar unterhalb der Samenanlage stehenden Funiculus empfängt.

Des weiteren zeigt Fig. 82 deutlich, dass die Leitbündel der Samenanlage nicht von den falschen Fruchtblättern her kommen, sondern eine direkte Verlängerung des Leitgewebes in der Blütenachse bilden.

Auch bei *Piperaceae* und *Myrica* ergibt eine Untersuchung, dass die Leitbündel der Samenanlage nicht aus den falschen Fruchtblättern kommen, sondern auch hier eine Fortsetzung der Stele in der Blütenachse bilden.

Wir können hieraus den Schluss ziehen, dass der Funiculus (bei *Juglandales* und *Piperaceæ*) eine direkte Fortsetzung der Blütenachse ist. An diesem Stengel wird das Integument in derselben Weise wie andere Blätter angelegt, und zwar als ein halbmondförmiger Wulst an der einen Seite der äussersten Spitze der Achse, welches sich deutlich an den Fig. 68—71, 75 und 77—79 erkennen lässt.

Da die Samen also nicht den sogenannten »Fruchtblättern« aufsitzen, ist es falsch, diese Bezeichnung zu benutzen, da dieselbe eine Homologisierung mit den echten Fruchtblättern von z. B. *Cycas*, *Caltha* (THOMAS) und *Pisum* nahelegen würde. Ich entscheide mich daher für die Bezeichnung »falsche Fruchtblätter« für derartige sterile Blätter, deren Aufgabe nur die rein biologische ist, die Samen zu decken oder bei der Verbreitung derselben zu dienen.

Die zuverlässigste Weise, sich über den Bau eines Angiospermen-Gynoeceums Gewissheit zu verschaffen, wäre jedoch eine Zerteilung der Blüte in die Blätter, aus denen sie zusammengesetzt ist. Und in dieser Beziehung sind wir nun in der glücklichen Lage, dass eine derartige Zerteilung durch künstliche, operative Eingriffe ganz überflüssig ist. Sie ist nämlich schon besorgt, und zwar von der Natur selbst, die z. B. *Myrica* allen irgendwie erwünschten »Experimenten« unterworfen hat, die auf die schönste Weise uns darüber aufklären, was ein Gynoeceum in Wirklichkeit

ist: man braucht nur die Verteilung der Geschlechter in den Blüten zu untersuchen.

Ich habe ein reiches Material von Serienschnitten durch mehrere Hunderte von Blüten (von *Myrica*) aller Entwicklungsstadien zu meiner Verfügung gehabt. Und die Untersuchung dieser Schnitte ergab rücksichtlich des Geschlechtes der Blüte die in den Fig. 95—100 dargestellten Resultate.

Bei den meisten *Myrica*-Individuen war die Mehrzahl der Blüten entweder rein männlich (und wie in Fig. 100 dargestellt gebaut), oder rein weiblich (Fig. 95). Aber bei einer genaueren Untersuchung wird es sich beinahe immer herausstellen, dass es von dieser Regel zahlreiche Ausnahmen gibt:

So stellen z. B. die Fig. 96—99 Diagramme von männlichen oder zwitterigen Blüten von Pflanzen dar, wo die anderen Blüten sämtlich weiblich waren. Die männlichen Blüten der weiblichen Individuen treten bald in kleinerer, bald in grösserer Zahl auf; sie können entweder besonderen Zweigen aufsitzen, oder verteilt an der Spitze des Kätzchens oder an dessen Basis sitzen; oder auch können sie anscheinend ungeordnet auftreten.

Zuweilen gibt es sogar beiderlei Geschlechtsblätter in derselben Blüte (Fig. 96—97); ein derartiger Fall gibt uns denn zugleich Aufschlüsse über die Entstehung einer zwitterigen Blüte.

Die Blätter in der Blüte sind immer in der Zahl von 4—5 da. Und jedes Blatt lässt sich leicht durch seine höchst charakteristische Stellung identifizieren; denn die Vorblätter ( $\alpha$  u.  $\beta$ ) sind transversalgestellt, und mit ihnen alternieren die folgenden Blätter (1 u. 2); Blatt 1 steht median nach vorn, Blatt 2 median nach hinten. Gibt es noch ein

Blatt (Blatt 3), so steht dieses im Diagramm vorne über Blatt 1.

Beobachten wir nun den »Umschlag« der weiblichen Blüte in eine mehr oder weniger ausgesprochen männliche Blüte, so können wir feststellen, welchen Wert die einzelnen Teile des Gynoeceums besitzen; denn die weibliche Blüte wird dann in andere morphologische Einheiten und zwar Staubblätter (oder sterile Schuppenblätter), deren Blattwert sich kaum bezweifeln lässt, umgewandelt.

Fassen wir nun die Fig. 95—100 näher ins Auge, so ist zunächst darauf aufmerksam zu machen, dass Fig. 95 uns das Diagramm einer typisch weiblichen und Fig. 100 dasjenige einer typisch männlichen Blüte zeigt. Die übrigen Diagramme stellen Übergangsformen dar.

Betrachten wir nun zunächst die Vorblätter ( $\alpha$  u.  $\beta$ ), so ersieht man, dass diese bald sterile Schuppenblätter, bald Staubblätter sind; diese Organe sind folglich homolog.

Blatt 1 und Blatt 2 können 1) als falsche Fruchtblätter (Fig. 95—97), 2) als Staubblätter (Fig. 98, 100) und 3) als sterile Schuppenblätter (2 in Fig. 99) entwickelt sein. Diese drei Organe sind also nur verschiedene Ausgestaltungen desselben Grundorgans (eines Blattes).

Am interessantesten ist jedoch Blatt 3 (in allen Figuren getüpfelt): vergleicht man eine rein weibliche Blüte (Fig. 95) mit einer typisch männlichen (Fig. 100), so ergibt es sich, dass Stellung und Zahl der Blätter die gleichen sind; es ist also ein leichtes, die Blätter in den Blüten zu homologisieren. In der weiblichen Blüte (Fig. 95) ist Blatt 3 als Integument entwickelt und umschliesst den Nuzellus; die Blätter 1 u. 2 sind falsche Fruchtblätter. In der männlichen Blüte dagegen sind Blatt 1 u. 2 als Staubblätter entwickelt; diese Blüte besitzt kein Makrosporangium, aber seltsamerweise

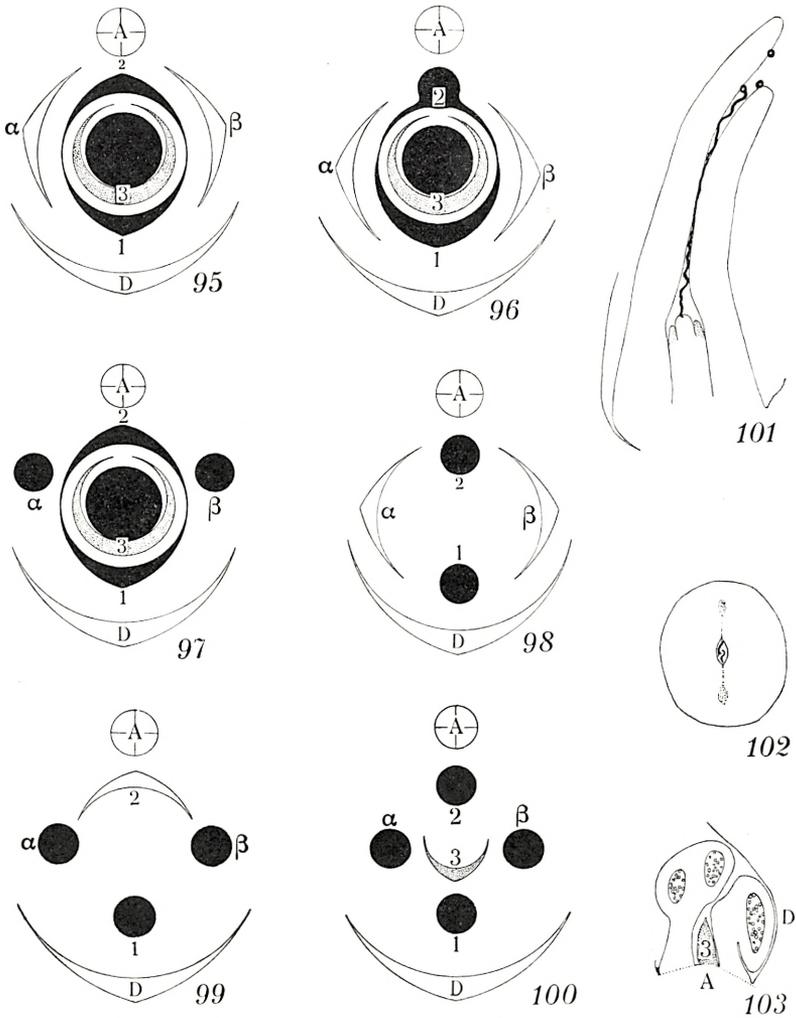


Fig. 95—103. *Myrica gale*. Fig. 95—100, Blüten-Diagramme. Fig. 95, typische weibliche Blüte. Fig. 96, weibliche Blüte, deren Griffel in eine Anthere endigte. Fig. 97, zwittrige Blüte. Fig. 98, männliche Blüte mit zwei Blütenhüllblättern. Fig. 99, männliche Blüte mit einem Blütenblatt. Fig. 100, typische männliche Blüte. Fig. 101, Längsschnitt durch eine weibliche Blüte mit Pollenschläuchen im Griffelkanal,  $\times 50$ . Fig. 102, Querschnitt des Griffels mit Pollenschläuchen,  $\times 60$ . Fig. 103, Längsschnitt durch eine männliche Blüte, zeigt uns das dem Integument homologe Blatt (3),  $\times 60$ . A, Achse; D, Deckblatt;  $\alpha$ ,  $\beta$ , 1, 2 u. 3 Blütenblätter. Mikrosporophylle, kleinere schwarze Kreise. Falsche Fruchtblätter, schwarz; Integumente, getüpfelt. S. im übrigen den Text.

ist Blatt 3 dennoch da. Falls nun das Integument (Blatt 3) in der weiblichen Blüte sich auf einem der »Fruchtblätter« entwickelt hätte, so müsste für Blatt 3 in der männlichen Blüte etwas Ähnliches der Fall sein; man müsste also erwarten, dass das rudimentäre Integument (3) in der männlichen Blüte Blatt 1 oder Blatt 2 aufsässe. Dass es sich indessen keineswegs so verhält, zeigt uns ein Längsschnitt durch eine männliche Blüte (Fig. 103). Ich habe viele Längs- und Querschnittserien von sowohl männlichen als weiblichen Blüten genau untersucht und stellte fest, dass in den meisten Fällen an der Vorderseite der Spitze der Blütenachse ein oft recht grosses Schuppenblatt (3) stand. In einigen Fällen fehlte aber Blatt 3, und die Blütenachse endete als eine nackte Warze zwischen den Staubblättern.

Wir dürfen hieraus den Schluss ziehen, dass das Integument der weiblichen Blüte (3 in Fig. 95) infolge seiner Stellung an der Blütenachse mit dem Schuppenblatt (3) an der Spitze der Achse der männlichen Blüte homolog ist (Fig. 100 u. 103).

Aus dem obigen geht also hervor, dass ein Vergleich zwischen der weiblichen (Fig. 95) und der männlichen Blüte (Fig. 100) uns in anschaulicher Weise erklärt, wie das Gynoeceum von *Myrica* aus Blättern an einem kurzen Stengel aufgebaut ist.

Vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus ist es von besonderem Interesse, dass das Integument ein Blatt ist. Und wir sind dann zu demselben Resultat gekommen wie bei der Betrachtung des Integuments in der männlichen Blüte von *Welwitschia*, das ebenfalls ein Blatt war.

Wir haben nun den Bau des Gynoeceums bei den Koniferen (*Juniperus*) und *Gnetales* untersucht und die dort vorgefundenen Verhältnisse mit dem Gynoeceum bei einigen

als Beispiele gewählten Angiospermen verglichen. Und das Hauptergebnis dieses Vergleichs ist denn dies, dass die angeführten — für die höhere Systematik so bedeutungsvollen — Merkmale im wesentlichen beiden Pflanzengruppen, die doch nur als entfernt verwandt aufgefasst werden, gemeinsam sind.

Es drängt sich uns deshalb die Frage auf, mit welchem Recht denn die höhere Systematik so scharf zwischen Gymnospermen und Angiospermen unterscheidet. Diese Frage können wir praktisch auch so ausdrücken: welche wesentlichen Unterschiede bestehen zwischen Gymnospermen und Angiospermen?

Im folgenden werden wir diese Frage zu beantworten suchen. Um aber nicht zu voreilig zu generalisieren, halten wir uns einstweilen nur an die wenigen Pflanzen, die in der vorliegenden Arbeit und in der Arbeit über die Koniferen (1933) untersucht wurden.

Die nebenstehenden Figuren (104—110) sollen uns veranschaulichen, dass die besprochenen Pflanzengruppen doch in gewissen Punkten von einander abweichen; und wir werden nun den phylogenetischen Wert dieser Merkmale prüfen.

Zunächst besteht ein Unterschied mit Hinblick darauf, welches von den Organen der Blüte den Pollen auffängt:

1. Der Nuzellus (in Fig. 104—106 schwarz) kann so stark verlängert sein, dass er sowohl über das Integument (in den Fig. getüpfelt) als auch über die falschen Fruchtblätter, die in den Fig. 104—106 schwarz gezeichnet sind und ganz zu äusserst sitzen, hinausragt. So verhält es sich bei *Araucaria* und einigen Podocarpaceen (NORÉN, 1908). Der Pollen wird nicht immer vom Nuzellus selber, sondern oft von einem der ihn umgebenden Blätter (z. B. bei *Araucaria*

von der falschen »Ligula«) aufgefangen, von wo aus denn die Pollenschläuche zum Nuzellus hinwachsen.

2. Die Spitze des Integuments funktioniert als Narbe (Fig. 105) und überragt die es umgebenden falschen Fruchtblätter. Dies ist bei *Gnetales* und der Mehrzahl der Koniferen der Fall.

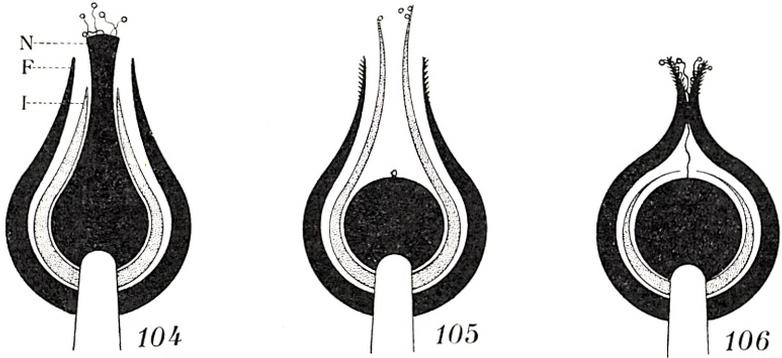


Fig. 104—106. Schematische Längsschnitte durch Blüten, den Weg des Pollens zum Nuzellus zeigend. Bei *Araucaria* (Fig. 104) keimt der Pollen oft ausserhalb der Blüte, er wird von dem verlängerten Nuzellus aufgefangen. Bei den Koniferen und den *Gnetales* (Fig. 105) funktioniert die Spitze des Integuments als Narbe. Bei *Myrica* (Fig. 106) u. a. wird der Pollen von der Spitze der falschen Fruchtblätter aufgefangen, wächst aber nur durch atmosphärische Luft. Nuzellus (N), schwarz; Integument (I) getüpfelt; falsche Fruchtblätter (F), schwarz.

3. Bei den Angiospermen fangen die falschen Fruchtblätter mit ihrer Spitze (Stigma) den Pollen auf (Fig. 106) und sind zu diesem Zwecke mit Papillen ausgerüstet. Die Pollenschläuche bohren sich meistens durch das lebende Gewebe der falschen Fruchtblätter, die oft die luftdicht eingeschlossnen Samenanlagen gänzlich umschliessen.

Von diesen allgemeinen Regeln gibt es jedoch verschiedene Ausnahmen, die auf interessante Weise veranschaulichen, wie die phylogenetische Verbindung zwischen Gymnospermen und Angiospermen aufzufassen ist.

Erstens ist — wie schon oben erwähnt — zu betonen, dass die Spitze der falschen Fruchtblätter bei sowohl *Ephedra* als *Gnetum* wie die Narbe bei den Angiospermen gebaut und mit Narben-Papillen versehen ist (Fig. 93, 105). Man könnte deshalb mit Recht behaupten, dass es bei den *Gnetales* eine Narbe gäbe. Jedoch harrt die Funktion dieses Organs noch einer experimentalen Untersuchung.

Bei keinen Gymnospermen wächst der Pollenschlauch durch lebendes Gewebe, um das Makrosporangium zu erreichen, und er wächst nur durch Räume, die mit atmosphärischer Luft gefüllt sind.

Aber auch für mehrere Angiospermen trifft etwas Ähnliches zu, welches die Figuren 101, 102 u. 106 veranschaulichen, die den Weg des Pollenschlauchs von der Narbe zum Nuzellus bei *Myrica* darstellen.

*Myrica* (Fig. 101) ist ein Beispiel einer Angiosperme, deren Fruchtblätter nicht ganz verwachsen sind (wie bei *Reseda* u. a.); aber in der Achse des Griffels gibt es einen ganz schmalen Zentralkanal, der dem Pollenschlauch, der auf diesem Wege zum Nuzellus hinabdringt, eben Raum genug gewährt. Der Kanal ist mittels Längs- (Fig. 101) und Querschnitte (Fig. 102) durch den Griffel leicht nachzuweisen. Erst wenn der Pollenschlauch hindurchgekommen ist, schliesst sich der Griffelkanal.

Genau genommen ist *Myrica* also erst nach der Bestäubung angiosperm; vorher könnte man sie berechtigterweise als gymnosperm bezeichnen, da der Nuzellus mit der Atmosphäre in direkter Verbindung steht und der Pollenschlauch nur durch die Atmosphäre zu ihm gelangt.

Auch mehrere andere Angiospermen besitzen einen derartigen Griffelkanal (NEUMAYER). Z. B. habe ich *Ericales*

untersucht (HAGERUP, 1928, S. 20) und festgestellt, dass auch bei diesen Pflanzen die Pollenschläuche — ganz wie bei *Myrica* — nur durch den Griffelkanal zu den Samenanlagen gelangen.

Betrachten wir nun die Gymnospermen, so ist es ja wohl bekannt, dass z. B. *Juniperus* bis zur Befruchtung zwar gymnosperm ist; jedoch haben die falschen Fruchtblätter ungefähr dieselbe Länge wie die Integumente und umschliessen diese als eine krugförmige Hülle.

Nach der Befruchtung ist *Juniperus* dagegen angiosperm (Fig. 115), indem die falschen Fruchtblätter verwachsen und die Spitzen der Samen verdecken; genau wie bei den Angiospermen bilden sie eine zusammenhängende luftdichte Hülle um die Samen.

Bei *Gnetales* (Fig. 43) ist die obere Öffnung der falschen Fruchtblätter noch enger als bei *Juniperus* (Fig. 114). Selbst im Stadium der Bestäubung ist der Griffelkanal so eng, dass die äusserst feine Mikropylenröhre nur eben passieren kann; aber der Nuzellus sitzt ganz unten am Boden des falschen Fruchtknotens.

*Gnetales* haben also nur dank eines sekundären Gebildes, wie die Mikropylenröhre es ist, ihre Gymnospermie bewahren können. Gesetzt den Fall, sie verlören ihre Mikropylenröhre und benutzten statt dessen die Narbe, so wäre diese Blüte ebenso gebaut wie eine eingeschlechtige *Piper* oder *Myrica*, und der nur sehr kleine Schritt zu den Angiospermen hinüber wäre getan.

Einer der wichtigsten Unterschiede zwischen Gymnospermen und Angiospermen ist also auf die Frage reduziert, ob sich der falsche Fruchtknoten etwas früher oder später schliesst, und ob das Makrosporophyll etwas kürzer oder etwas

länger als die umgebenden Blätter ist; also auf relative Grössenunterschiede der Art, die man in der höheren Systematik nicht in Erwägung zieht. Warum sollen sie denn in diesem Falle so wichtige Merkmale ausmachen, dass sie eine tiefe Kluft zwischen Gymnospermen und Angiospermen bedingen?

Es bestehen noch ein paar kleine Unterschiede und zwar mit Hinblick darauf, bis zu welchem Grade das Integument um das Makrosporangium geschlossen ist, oder — was auf eins hinauskommt — bezüglich der Grösse und Schiefheit der Mikropyle.

Diese Unterschiede sind mittels der Figuren 107—110 — Schemata, die nach der vorliegenden Arbeit und der von 1933 entnommenen Figuren gezeichnet sind — zum Ausdruck gebracht. In sämtlichen Figuren ist der grösste Durchmesser der Mikropyle als getüpfelte Linie gezeichnet.

Fig. 107 zeigt, dass das Makrosporophyll (= Integument) bei *Selaginella* (vgl. 1933, Fig. 133—137) noch ganz offen ist, oder dass nur dessen Basis das Sporangium (= den Nuzellus) umschliesst. Die Mikropyle erstreckt sich also fast von der Spitze des Integuments bis zu dessen Basis.

Bei *Ephedra* (Fig. 12, 108) ist die Mikropyle immer noch sehr schief, und die Spitze des Sporophylls wird deutlich früher angelegt als der untere Rand der Mikropyle. Die erste Anlage des Integuments ist deshalb von ausgesprochen halbmondförmiger Gestalt ebenso wie bei anderen Blättern (Fig. 11).

Die Schiefheit der Mikropyle (Fig. 109) ist nur gering bei der Mehrzahl der Koniferen (1933, Fig. 50). Leichter lässt sich die Schiefheit bei *Gnetales* feststellen (Fig. 17—19); und auch bei den in dieser Arbeit untersuchten primitiven Angiospermen war noch deutlich zu erkennen, dass der

eine Rand des Integuments früher als der andere zur Anlage kommt und der Stengelspitze lateral als ein Blatt ansitzt (vgl. z. B. die Fig. 62—63, 68—71 u. 77—79).

Bei *Myrica* (Fig. 101) ist die Mikropyle im Befruchtungsstadium so gross, dass das Makrosporangium in seiner ganzen Breite daraus hervorragt. Bei anderen Angiospermen (Fig. 110) ist die Mikropyle meistens sehr eng, aber bisweilen lässt sich doch eine Schiefheit feststellen.

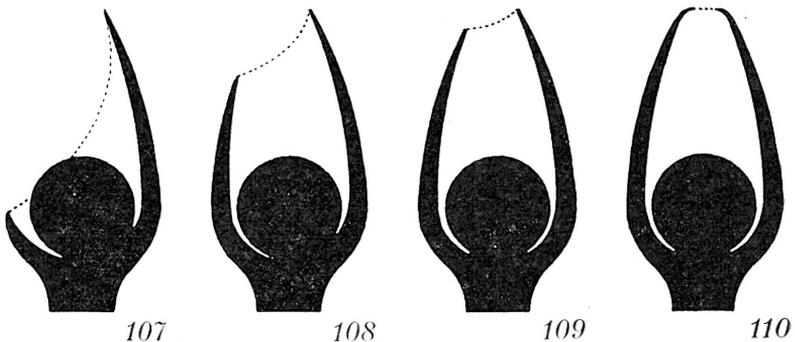


Fig. 107—110. Schematische Längsschnitte durch Makrosporophylle von *Selaginella* (Fig. 107), *Ephedra* (Fig. 108), *Coniferae* (Fig. 109) und gewissen Angiospermen (Fig. 110). Die getüpfelte Linie bezeichnet den grössten Durchmesser der Mikropyle. Fernere Erläuterungen s. Text.

Mit anderen Worten: es gibt alle möglichen Übergangsformen von dem fast ganz offenen Sporophyll von *Selaginella* zum fast geschlossenen, scheidenförmigen Integument der Angiospermen.

Der Nuzellus steht nur bei *Lycopodium* (1933, Fig. 129) ganz draussen am Sporophyll, während er bei gewissen *Selaginella*-arten (1933, Fig. 130, 131) teilweise auf den das Sporophyll tragenden Stengel »hineinverschoben« ist. Bei anderen *Selaginella*-arten (1933, Fig. 132) hat der Nuzellus das Sporophyll fast ganz »verlassen« und ist stengelständig wie bei den Koniferen (Fig. 128) und den im obigen

untersuchten Angiospermen. Bei *Ephedra* jedoch (Fig. 12) sitzt der Nuzellus mit dem einen Rand noch deutlich dem Sporophyll (= Integument) auf.

Der Umstand, dass der Nuzellus einem Stengel aufsitzen kann, schliesst daher eine Homologisierung des Integuments bei *Myrica* z. B. mit dem Sporophyll bei den *Lycopodiales* keineswegs aus; eine Auffassung, die wiederum dadurch gestützt wird, dass dieser stengelständige Nuzellus topographisch auf ganz bestimmte und sehr charakteristische Weise im Verhältnis zum Integument orientiert ist.

### 9. Verwandtschaft mit anderen Angiospermen?

Im vorhergehenden wurde der Versuch gemacht, eine phylogenetische Linie von den Koniferen (*Juniperus*) über *Gnetales* zu gewissen einsamigen Angiospermen nachzuweisen.

Jedoch sind es ja nur wenige Angiospermen, deren Gynoeceum nur einen aufrechten und geradläufigen Samen enthält; und die nächste Frage ist denn die, ob noch andere — und gegebenenfalls welche — Angiospermen zum erwähnten Verwandtschaftskreise gehören.

Eine auch nur annähernd erschöpfende Beantwortung dieser Frage würde aber eine spezielle, umfassende Arbeit mit Untersuchungen aller verschiedenen Gynoeceotypen der Angiospermen erfordern. Eine derartige Untersuchung geht jedoch weit über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinaus. Ich möchte nur zum Schluss, um meine Darlegungen gewissermassen abzurunden, in aller Kürze andeuten, dass wahrscheinlich auch andere Angiospermen sich der von *Juniperus* ausgehenden phylogenetischen Linie (Phylum) angliedern; ich betone aber ener-

gisch, dass die folgenden Bemerkungen in keiner Weise den Anspruch erheben, irgendwie etwas Erschöpfendes über diese Frage zu sagen; es sind nur Fingerzeige, die einer kommenden Untersuchung den Weg angeben möchten.

Zu diesem Zwecke ist es zunächst von Bedeutung festzustellen, welche Gynoeceentypen es in dem von uns als primitiv angesehenen Material — *Coniferae*, *Gnetales*, *Piperaceae* und *Juglandales* — gibt.

Denn bei vielen von den Angiospermen, mit denen Vergleiche angestellt werden sollen, gibt es ja ganz anders gebildete Gynoeceen, die besonders insofern abweichen, dass sie 1) mehr als einen Samen, 2) Scheidewände und 3) im Fruchtknoten zentral- oder parietalständige Samenanlagen enthalten. Gibt es denn solche Merkmale in dem Material, das unseren Ausgangspunkt bildet?

Einige dieser Probleme finden ihre Lösung, wenn wir zu dem phylogenetisch wichtigsten von allen hier untersuchten Typen, nämlich *Juniperus*, zurückkehren. Die nebenstehenden Figuren veranschaulichen einige der wichtigsten Entwicklungsstadien der drei- bis sechssamigen *Juniperus communis*. (In sämtlichen Figuren 111—116 sind die Integumente (I) getüpfelt, die Blütenachse (A) wagrecht schraffiert und die falschen Fruchtblätter weiss.)

Fig. 111 deckt deutlich den wichtigen Umstand auf, dass die Integumente (I) von *Juniperus* nicht den falschen Fruchtblättern (F), sondern als typische Blattanlagen der Blütenachse (A) aufsitzen.

Die Form dieser Achse (A) ändert sich während der weiteren Entwicklung der Blüte in sehr charakteristischer und interessanter Weise, wie es die nebenstehenden Fig. 111—115, in denen A wagrecht schraffiert ist, veranschaulichen.

Ursprünglich ist A (Fig. 111) ein länglicher, kegelförmiger Stengel, dessen Spitze frei zwischen den falschen Fruchtblättern (F) emporragt; da er die Samenanlagen trägt, kann man ihn als eine Plazenta bezeichnen.

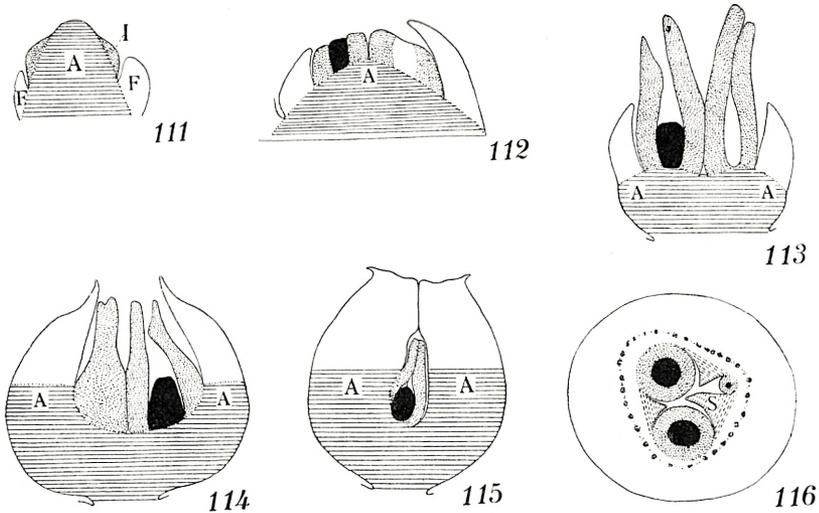


Fig. 111—116. *Juniperus communis*. Längsschnitte (Fig. 111—115) und Querschnitt (Fig. 116) die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte veranschaulichend. Makrosporophylle (= Integumente), getüpfelt. Makrosporangien, schwarz. Falsche Fruchtblätter (F), weiss. Stengel (A), wagerecht schraffiert. Fig. 111—112,  $\times 50$ . Fig. 113—114,  $\times 20$ . Fig. 115—116,  $\times 8$ . Fig. 111 erhellt, dass die Integumente nicht den falschen Fruchtblättern (F), sondern dem Stengel (A) ansitzen. Die Integumente sitzen ursprünglich (Fig. 111) einer mittelständigen Säule auf, welche später (Fig. 114—115) die Gestalt ändert und zum Stengelkrug des Fruchtknotens wird.

Sobald die Integumente (I) angelegt sind, stellt A sein Längenwachstum im axilen Teil des Vegetationspunktes ein; aber das Wachstum in die Breite wird fortgesetzt (Fig. 112), und in der Peripherie wächst die Blüte ferner ein wenig in die Länge.

Das Ergebnis dieses interessanten Wachstumsprozesses

wird, dass die Stengelspitze, die ursprünglich kegelförmig war (Fig. 111), bald ungefähr wagerecht »abgeschnitten« erscheint (Fig. 113), dann aber eine krugförmige Gestalt (Fig. 114, 115) annimmt, in ähnlicher Weise wie der Stengel, der bei *Quercus* die Frucht umschliesst.

Das will also besagen, dass die ältere *Juniperus*-Frucht aus zwei verschiedenen Teilen besteht (Fig. 115): unten sitzt 1) der Stengelkrug, der an seinem Rande 2) die falschen Fruchtblätter trägt. Die Grenze zwischen dem Stengelkrug und den falschen Fruchtblättern kann nicht genau bestimmt werden; man weiss nur, dass sich der Stengel jedenfalls bis zu dem Punkte erstreckt, wo die Integumente ansitzen, vielleicht aber noch höher hinauf.

Das Entstehen dieses sonderbaren Stengelkruges steht vielleicht damit in Verbindung, dass das Längenwachstum der Achse an dem Punkte gehemmt wird, wo die Samenanlagen die zentralen Teile des Vegetationspunktes zu decken, während die Ränder ihr Wachstum ungehindert fortsetzen. Dieser Prozess mag an die Art und Weise erinnern, wie ein toter Astknorren an einem Baumstamm von dem umgebenden lebenden Gewebe überwuchert werden kann. Oder man kann den Stengelkrug in seinem Entstehen und seiner Gestaltung 1) mit dem krugförmigen Stengel, der die Karpellen bei *Rosa* trägt, oder 2) mit dem in den um- oder oberständigen Blüten oder 3) schliesslich mit dem in den Blütenständen von *Ficus* parallelisieren.

Während die Blütenachse von *Juniperus* diese merkwürdigen Änderungen durchgemacht hat, haben selbstredend die Samenanlagen, die diesem Stengel ansitzen, ihre Stellung in entsprechender Weise ändern müssen. Dies erhellt deutlich aus den Figuren. So zeigt uns Fig. 111,

dass die Integumente ursprünglich einer zentralständigen Plazenta (d. h. der Spitze der Blütenachse) aufsitzen; aber in dem Masse, als der Stengelkrug ausgeformt wird, »verschieben sich« die Samenanlagen auf solche Weise, dass sie zuletzt parietal stehen.

Zugleich ersieht man, dass der Same in der vollentwickelten Frucht nicht mehr genau orthotrop ist (Fig. 115), sondern seine Gestalt derart geändert hat, dass er allmählich campylotrop (oder anotrop) geworden ist.

Ferner veranschaulicht Fig. 116 noch etwas bei *Juniperus*, welches den Gedanken auf die höheren Angiospermen lenkt: am Boden des Stengelkruges haben sich kurze, falsche Scheidewände entwickelt, die zwischen die Samen hinein wachsen und also unter dem Medianplan der falschen Fruchtblätter stehen.

Noch auffälliger wird die Ähnlichkeit zwischen den *Juniperus*blüten und gewissen Angiospermen, wenn man den interessanten Fund von zwitterigen Blüten, den RENNER in einem *Juniperus communis*-Bestand machte, in Erinnerung bringt; RENNER konstatierte, dass 2—3 Wirtel der unmittelbar unter dem Gynoeceum stehenden Blätter als Mikrosporophylle entwickelt sein konnten. Nach den Angaben RENNER's und eigenen Beobachtungen habe ich das umstehende Diagramm (Fig. 117) gezeichnet. Man bekommt ganz unmittelbar einen Eindruck davon, bis zu welchem Grade gewisse Diagramme von Angiospermen an das Diagramm von *Juniperus* erinnern; *Juniperus* ist augenscheinlich diejenige von allen jetzt lebenden Koniferen, die *Gnetales* und den Angiospermen am nächsten steht. Und sie steht ihnen sehr nahe.

Das herangezogene Material ist ausserdem sehr gut geeignet, Aufschlüsse darüber zu geben, wie die für die Mehrzahl der höheren Angiospermen so charakteristische zwittrige Blüte entstanden sein kann:

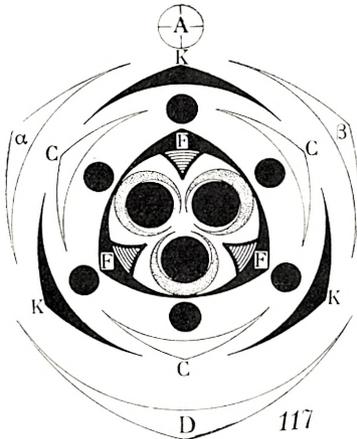


Fig. 117. *Juniperus communis*. Diagramm einer Zwitterblüte. Die Staubblätter (kleine schwarze Kreise) sind nach RENNER'S Angaben gezeichnet. D, Deckblatt; A, Achse;  $\alpha$ ,  $\beta$ , Vorblätter; K, Kelch; C, Krone; F, falsche Fruchtblätter. Makrosporophylle (= Integumente), getüpfelt. Falsche Scheidewände, schraffiert.

Wir untersuchten im obigen einige der primitivsten Blüten, die wir überhaupt kennen. Und sowohl bei Koniferen, *Gnetales* als auch *Juglandales* waren die Blüten typisch eingeschlechtig und entbehrten reduzierter Blätter des anderen Geschlechts.

Wenn aber ausnahmsweise zwittrige Blüten auftreten, so entstanden dieselben nicht dadurch, dass neue Blätter in der Blüte angelegt wurden; sondern sie entstanden dadurch, dass einige der typisch zur Blüte gehörenden Blätter sexuell umdeterminiert wurden. Bei *Juniperus* (Fig. 117) waren es

neutrale Blätter, die männlich wurden; und dasselbe war bei *Myrica* der Fall (Fig. 95—100).

Bei *Piperaceae* bildet Zwitterigkeit nicht mehr die Ausnahme, sondern ist zu einem normalen Phänomen geworden. Ganz unmittelbar verständlich ist die einfach gebaute Blüte bei *Peperomia* (Fig. 65), wo die Vorblätter, die sich wegen ihrer transversalen Stellung leicht identifizieren lassen, schon Staubblätter sind.

In dem vorliegenden Falle ist Zwitterigkeit also eine sekundäre Erscheinung, die nicht in Übereinstimmung mit den »Pseudanthien-Theorien« (von KARSTEN (1918) und WETTSTEIN) auftritt, obwohl diese Forscher eben von abnorm zwitterigen *Gnetales*blütenständen ausgehen.

Damit ist vielleicht jedoch nicht ganz ausgeschlossen, dass in anderen Pflanzengruppen zwitterige Blüten aus dicht an einander gedrängten Blüten entstanden sein können (z. B. bei *Euphorbia*); zwingende Beweise hierfür liegen jedoch noch nicht vor, und einstweilen muss man sich dieser Theorie gegenüber abwartend verhalten. Ich glaube nicht, dass die Pseudanthien-Theorien richtig sind.

Unter welchen Angiospermen ist denn die von den Koniferen ausgehende phylogenetische Linie zu verfolgen?

Wir haben schon auf *Piperaceae* und *Juglandales* hingewiesen. Bei *Juglandaceae* (aber nicht bei *Myrica*) besitzt die Frucht bekanntlich in der Mehrzahl der Fälle vier Scheidewände. Da dieselben — wie in den Fig. 80, 82 dargestellt — nicht an den Fruchtblättern, sondern am Funiculus angelegt werden, sind es falsche Scheidewände und vertreten nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter«. KARSTEN hält dafür, dass einige von den Scheidewänden in Wirklichkeit selbständige Blätter sein könnten; eine Möglichkeit, die näher zu untersuchen ist. Vielleicht könnte es sich herausstellen, dass noch viele andere der falschen Scheidewände bei den höheren Angiospermen bei einer eingehenden Untersuchung sich als selbständige Blätter oder Organe »sui generis« an der Innenseite des Stengelkruges entpuppen. Man kann also sehr wohl den eventuellen Nachkommen der Koniferen unter den mit einem mehrfächerigen Fruchtknoten ausgerüsteten Angiospermen nachforschen, indem vorlie-

gende Scheidenwände nicht ohne weiters als »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter« gedeutet werden können, wenn sie auch unmittelbar unterhalb der Stelle sitzen, wo die Ränder der falschen Fruchtblätter »auf einander stossen«.

Ferner darf man — auf Grund eines Vergleichs mit *Juniperus* (Fig. 111—116) — diese eventuellen Verwandten sowohl unter Pflanzen mit Gynoeceen mit zentralständiger Plazenta (z. B. *Caryophyllaceae* und *Primulaceae*) als auch bei solchen mit parietalständigen Samen (z. B. *Parietales*) suchen. Auch von *Sympetalae* darf man nicht absehen, denn bei *Gnetales* ist die männliche Blüte sympetal.

Es hat den Anschein, dass wir gezwungen werden könnten, unsere Auffassung des Gynoeceums gewisser Angiospermen stark abzuändern, indem wir folgende Möglichkeiten in Rechnung ziehen müssen:

1) Die Basis des Fruchtknotens kann aus einem Stengelkrug bestehen, dessen randständige Blätter die Griffel sind, und der an der Innenseite Sporophylle (= Integumente + Funiculi) trägt; und

2) Die Scheidewände können falsch sein (ev. Organe sui generis), indem sie nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter« vertreten, obwohl sie die Samenanlagen tragen können. Dass sich tatsächlich zuweilen ein Stengelkrug am Boden des Gynoeceums bei gewissen höheren Angiospermen vorfindet, zeigt uns z. B. *Mesembryanthemum*, deren Fruchtknoten eingehend untersucht worden ist (vgl. EICHLER 1878, Fig. 46). Bei einigen Arten dieser Gattung ist die Plazenta 1) anfangs konisch und zentralständig; später ist ihre Spitze 2) ungefähr wagerecht abgeschnit-

ten und nimmt darauf 3) die Gestalt eines Kruges an, der an seiner Innenseite die Samen trägt. Also ein Entwicklungsgang wie bei *Juniperus*.

Man vergleiche ferner den Fruchtknoten bei *Cactales*. Dass dieser in seinem unteren Teil ein Stengel ist, geht aus dem Umstand hervor, dass er bei vielen Arten zahlreiche Blätter mit dazu gehörigen Achselsprossen trägt. In einem hiesigen Gewächshaus hat man mit *Opuntia monacantha* HAW. den altbekannten Versuch nachgemacht, einen Fruchtknoten als Steckling zu benutzen; als Achselspross aus einem der dem Fruchtknoten ansitzenden Blätter entstand eine kräftige Pflanze.

Beispielsweise untersuchte ich die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens bei einer *Phyllocactus* und bei *Epiphyllum* und stellte fest, dass ein Stengelkrug tatsächlich gebildet wird, und zwar bevor die Griffel überhaupt angelegt sind. Die letzteren entstehen am Rand des Kruges und werden nicht an dessen Innenseite entlang verschoben; hier entstehen dagegen die Integumente, die also — wie bei *Mesembryanthemum* — nicht Blättern, sondern einem Stengel ansitzen.

Bei künftigen Untersuchungen muss man also die Tatsache in Erwägung ziehen, dass der Stengelkrug sehr früh angelegt werden kann und sogar früher als die falschen Fruchtblätter und die Samenanlagen. Ferner haben eigene (nicht publizierte) Untersuchungen über die Gynoeceen anderer Pflanzen (*Ericales*) dargetan, dass auch die falschen Scheidenwände sehr früh, ungefähr zu gleicher Zeit wie der Stengelkrug angelegt werden.

Diese wenigen und nur unzulänglich geprüften Stichproben innerhalb der höheren Angiospermen wollen jedoch

nur dem Zwecke dienen, auf die Möglichkeit einer Neuwertung des Baus des Gynoeceums aufmerksam zu machen, so dass es auf diesem Wege hoffentlich gelingen wird, neue Aufschlüsse über den Ursprung der jetzigen Vegetation unseres Erdballs zu erbringen.

Besteht das Gynoeceum aller Angiospermen aus einem (kegel- oder) krugförmigen Stengel, der an seiner Innenseite Makrosporophylle (= Integumente) trägt?

Ich möchte diese Frage verneinend beantworten. Jedoch habe ich nur einige wenige Individuen aus den Verwandtschaftskreisen, wo man freie Karpellen antrifft, nämlich: *Ranales*, *Rosales*, *Leguminales* und *Saxifragales* untersucht und hier feststellen können, dass die Samenanlagen deutlich an den Rändern der noch nicht verwachsenen, nach innen gebogenen Karpellenränder angelegt werden.

Hier sitzen die Samen also echten Fruchtblättern, die vielleicht mit den Fruchtblättern von *Cycas* homolog sind, auf.

Innerhalb der Angiospermen scheint es also zum mindesten noch eine phylogenetische Linie zu geben, nämlich eine, die von den Farnen (*Filicinae*) über die *Pteridospermeae* führt (Vergl. THOMAS, 1931).

Es sind also wahrscheinlich nicht alle Samenanlagen bei den Angiospermen homolog, obwohl sie einander ähneln. Dass ihr Bau und ihr Aussehen so gleich sind, kann dadurch hervorgerufen sein, dass sie denselben Verhältnissen unterworfen sind, indem sie in einen sehr kleinen Raum eingesperrt sind, und die Embryonen bei der Samenverbreitung durch Hüllen, die zwar von verschiedenem morphologischem Werte sind, aber doch die gleiche Funktion ausüben sollen, geschützt sein müssen.

Diese Auffassung befürworten in deutlicher Weise die

paläontologischen Funde, die uns gezeigt haben, dass in wenigstens drei verschiedenen Gruppen von ausgestorbenen Archegoniaten, und zwar: *Lycopodiales* (*Lepidospermae*), *Pteridospermae* und *Caytoniales* (THOMAS, 1931) Samen entstanden sind. Zählt man *Caytoniales* zu den Pteridospermen, sind doch zum mindesten zwei verschiedene Ausgangspunkte für die Angiospermen bekannt. Etwas Ähnliches gilt für die Gymnospermen. Beide Gruppen sind polyphyletischen Ursprungs und enthalten Pflanzen, die sich zwar auf ungefähr gleicher Entwicklungshöhe befinden, aber doch verschiedenen Verwandtschaftskreisen entstammen.

Hierüber schreibt CAMPBELL (1928, S. 494): »Both comparative morphology and the geological record indicate that the existing Angiosperms represent a number of distinct phyla which cannot be traced back to a single ancestral type.«

Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangt auch THOMAS (1931), der des weiteren meint, dass »the view that the single angiospermous carpel was derived from a structure like the *Cycas*-megasporophyll is regarded as entirely without foundation or justification« (S. 670).

Und ferner nimmt THOMAS (1931) an, dass eine Entwicklung auf Angiospermie zu innerhalb mehrerer verschiedener Gruppen von Pteridospermen stattgefunden haben kann.

---

Über diese durchaus vorläufigen Bemerkungen hinaus werden wir die Frage nach der Phylogenie der übrigen Angiospermen an dieser Stelle nicht eingehender erörtern, da es aus älterer und neuerer Zeit schon eine reichhaltige Lite-

ratur über dieses Problem gibt, auf die wir verweisen können.

Aus neuester Zeit seien besonders hervorgehoben die wertvollen Arbeiten von ARBER and PARKIN, HUTCHINSON (1923), ENGLER (1926), THOMAS (1925—1931), CAMPBELL (1928) und ZIMMERMANN (1930), wo die vorliegende Literatur angeführt und kritisch besprochen wurde.

Dazu kommt denn schliesslich das Hauptergebnis der vorliegenden Arbeit: gewisse (nicht alle!) Angiospermen sind hoch entwickelte Typen, die *Lycopodiales* (und nicht *Cycadales*) abschliessen.

### 10. Zusammenfassung.

1. Das Endziel meiner Untersuchungen war nachzuweisen, dass das von den Koniferen (*Juniperus*) ausgehende Phylum über *Gnetales* zu Angiospermen verläuft.
2. In den genannten Pflanzengruppen wurden die Gynoeceen mit Hilfe kontinuierlicher Serien von Entwicklungsstadien untersucht. Sie wurden in Serien von Schnitten zerlegt, von denen ich ca. 25000 untersuchte. Die wichtigsten Ergebnisse bezüglich des Baus der Blüten in den verschiedenen Gruppen wurden in Diagramme gesammelt:
3. Die Gynoeceen von *Juniperus* (Fig. 85—92), *Gnetales* (Fig. 44, 45), *Piperaceae* (Fig. 65, 66, 94) und *Juglandales* (Fig. 83, 84) weisen in den Hauptzügen denselben Bau auf. Bei den genannten Pflanzen besteht das Gynoeceum aus nur einer geradläufigen Samenanlage, die endständig an der Blütenachse sitzt und von 2 (oder 1—3) »falschen Fruchtblättern« umgeben ist.

4. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass die falschen Fruchtblätter die Samenanlage nicht tragen (Fig. 111, 112, 70, 78); sie bilden nur ein schützendes Involucrum von sterilen Blättern um den Samen.
5. Das Integument der hier untersuchten Pflanzen ist nicht mit einem Farn-Indusium, sondern mit einem ganzen *Lycopodiales*-Sporophyll homolog. Dies wird 1) aus den in meiner Arbeit über die Koniferen (1933, S. 24—36) angeführten Argumenten, und 2) aus »Missbildungen« bei *Myrica* (Fig. 95—100) und aus dem Bau der männlichen Blüte bei *Welwitschia* (S. 49), wo das Integument sich als ein ganzes, selbständiges Blatt entwickelt, das keinem anderen Blatt (»Fruchtblatt«), sondern der Blütenachse ansitzt, erhellen. Und 3) empfängt das Integument seine Leitbündel aus der Achse der Blüte und nicht aus den falschen Fruchtblättern (Fig. 82).
6. Ein Stigma ist für die Angiospermen charakteristisch; jedoch gibt es auch bei *Ephedra* und *Gnetum* eine deutliche Narbe mit langen Papillen (Fig. 93).
7. Nach einem Vergleich zwischen den Gynoeceen der respektiven Gruppen kommt man zu dem Resultat, dass *Gnetales* (Fig. 44—48) sich den einsamigen Juniperusarten (Fig. 87—92) sehr eng anschliessen, dass sie aber auch deutlich mit *Piperaceae* (Fig. 65—66) und *Juglandales* (Fig. 83—84) verwandt sind. *Gnetales* lassen sich deshalb mit Recht als ein Zwischenglied zwischen Gymnospermen und Angiospermen bezeichnen.
8. Zwitterigkeit entsteht sowohl bei *Juniperus* (Fig. 117), *Myrica* (Fig. 95—100) als auch *Piperaceae* (Fig. 65—66) nicht gemäss den Pseudanthien-

Theorien, sondern ganz einfach dadurch, dass gewisse Blätter der Blüten sexuell umdeterminiert werden.

9. Bei *Juniperus* besteht das ausgewachsene Gynoecium aus einem krugförmigen Stengel, dessen Rand die falschen Fruchtblätter aufsitzen. Die Entwicklungsgeschichte dieses Stengelkruges ist durch die Figuren 111—115 veranschaulicht: ursprünglich (Fig. 111) standen die Samen 1) zentral und an der Spitze der Blütenachse (= Plazenta); sie werden aber infolge von Formänderungen der Stengelspitze auf eine solche Weise »verschoben«, dass sie 2) zuletzt parietal an der Innenseite des Stengelkruges stehen. Der Fruchtknoten einiger (aber nicht aller) Angiospermen ist ebenfalls ein Stengelkrug, an dessen Rand die Griffel sitzen, und der an seiner Innenseite falsche Scheidewände trägt, die nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter« repräsentieren. Die (inneren) Integumente (+ Funiculi) sind Makrosporophylle, die entweder der Innenseite des Stengelkruges oder einer zentralständigen Stengelspitze (Plazenta) aufsitzen können.
10. Falsche Scheidewände treten schon bei *Juniperus* (Fig. 116, 117) und *Juglandaceae* auf. Sie werden am Stengel angelegt (Fig. 80) und sind also nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter«. Ein gleiches trifft vielleicht auch für viele Scheidewände in den Fruchtknoten der höheren Angiospermen zu.
11. Mehrere Samen gibt es im Fruchtknoten sowohl bei *Juniperus communis* (Fig. 117) wie auch bei vielen Angiospermen.

12. Nach der Befruchtung wird die Frucht von *Juniperus* angiosperm (Fig. 115). Vor der Blüte sind *Myrica*, *Ericales* u. a. Angiospermen »gymnosperm«, indem der Fruchtknoten offen ist (Fig. 101—102), so dass die Pollenschläuche sich nicht durch lebendes Gewebe zu bohren brauchen, sondern ausschliesslich in atmosphärischer Luft wachsen (Fig. 101).
13. Die wichtigsten der für die Gynoeceen einiger (nicht aller) Angiospermen so charakteristischen Merkmale sind also auch bei *Gnetales* und Koniferen (*Juniperus*) vorhanden; man muss deshalb annehmen, dass diese Pflanzengruppen demselben Phylum angehören.
14. Was die genannten Angiospermen betrifft, muss man also die übliche Homologisierung mit dem *Cycas*-Fruchtblatt als falsch aufgeben. Vielleicht sind aber andere Angiospermen mit freien Karpellen (durch *Caytoniales*) mit den Farnpflanzen (*Filicinae*) verwandt (THOMAS 1931).
15. Sowohl Gymnospermen als Angiospermen bilden phyletische Gruppen.
16. *Piperaceae* und *Juglandales* (und andere Angiospermen?) sind relativ hoch entwickelte Typen, die *Lycopodiales* abschliessen.
17. Wir glauben also folgendes Phylum gefunden zu haben:  
*Psilophyta* → *Selaginellaceae* → *Lepidospermae* (→ *Cordaitales?*) → *Coniferæ* → *Gnetales* → einige *Angiospermae*.

### 11. Literatur.

- ARBER, E. A. N. and PARKIN, J. (1907): On the Origin of the Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot., Bd. 38, p. 29—80.
- ARBER, E. A. N. and PARKIN, J. (1908): Studies on the Evolution of the Angiosperms. The Relationship of the Angiosperms to the *Gnetales*. Ann. of Bot., Vol. 22, p. 489.
- BECCARI, O. (1877): Della organogenia dei fiori feminei del *Gnetum gnemon*. Nuov. giorn. bot. ital. Bd. 9, p. 91.
- BENSON, M. (1904): The Origin of Flowering Plants. New Phyt., Vol. 3, p. 49.
- BENSON, M. and WELSFORD, E. J. (1909): The Morphology of the Ovule and Female Flower of *Juglans regia* and of a few allied Genera. Ann. of Bot., Bd. 23, p. 623.
- BERRIDGE, E. M. (1912): The Structure of the Female Strobilus in *Gnetum gnemon*. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 987.
- BURLINGAME, L. L. (1915): The origin and relationships of the Araucarians. Bot. Gaz. LX, 1—26, 89—114.
- CAMPBELL, O. H. (1928): The Phylogeny of the Angiosperms. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 55, p. 479.
- CANDOLLE, C. DE (1862): Mém. sur la famille des Juglandées. Ann. sc. nat. Bot. sér. IV, t. XVIII. 1.
- CANDOLLE, C. DE (1862): Mémoire sur la famille des Jugland. Ann. Sci. Nat., Vol. XVIII, p. 5.
- CHURCH, A. H. (1914): On the floral mechanism of *Welwitschia mirabilis* HOOK. Phil. Trans. R. Soc. London (B.) 205, 115.
- COULTER, JOHN M. and CHAMBERLAIN, CHARLES J. (1928): Morphology of Gymnosperms. Revised Edition. Chicago.
- CRAMER (1868): Ueber die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies etc. Bot. Zeitung, p. 241 ff.
- DE HAAN, H. R. M. (1920): Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Diss. Groningen.
- EAMES, A. J. (1913): The Morphology of *Agathis australis*. Ann. of Bot., Vol. 27, p. 1—38.

- EICHLER, A. W. (1875): Blüthendiagramme, I.
- ENGLER, A. (1926): *Angiospermae*. In ENGLER u. PRANTL: Die natürl. Pflanzenfamilien, Bd. 14 a.
- FISCHER, G. C. (1914): Seed development in the genus *Peperomia*. Bull. Torr. Bot. Cl., B. 41.
- GEORGE, LUCIENNE (1931): Les rapports des Gnétales avec les Dicotylédones et les Gymnospermes. (C. R. Acad. Sc. Paris, 193, No. 26, 1451—53).
- GEORGE, L. (1932): Sur l'origine des *Gnétales*. R. S. Acad. Sc. Paris. Bd. 194, No. 12, p. 1090.
- GOEBEL, K. (1928—1932): Organographie der Pflanzen. Bd. I—III.
- HAGERUP, O. (1928): Morphological and cytological Studies of *Bicornes*. Dansk Botanisk Arkiv. Bd. 6, No. 1.
- HAGERUP, O. (1933): Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Biolog. Medd. X, 7.
- HALLIER, H. (1905): Provisionel scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering Plants. New Phyt., Bd. 4, No. 7.
- HALLIER, H. (1912): L'origine et le système phylogénétique des Angiospermes exposés a l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerland. d. sc. exact. et nat. Ser. 3 B, I.
- HERZFELD, ST. (1922): *Ephedra campylopoda*, MEY. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., Bd. 98, S. 243.
- HOOKE, J. O. (1863): On *Welwitschia*. Trans. Linn. Soc. London. Vol. XXIV, B.
- HUTCHINSON, J. (1923): Phylogenetic Classification of Flowering Plants. I. Kew Bull., S. 65.
- JANCHEN, ERWIN (1932): Entwurf eines Stammbaumes der Blütenpflanzen nach RICHARD WETTSTEIN. Oesterr. Botan. Zeitschrift. Bd. 81, Hf. 3.
- JOHNSON, D. S. (1905): Seed Development in the *Piperales* and its bearing on the Relationship of the Order. JOHNS HOPKINS Univ. Circ., No. 178 (N. S. No. 5), p. 29.
- JOHNSON, D. S. (1914): The Structure and Seed-Development of *Peperomia hispidula*. Am. Journ. of Bot., Vol. I, p. 323.
- KARSTEN, G. (1892): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten. Bot. Ztg., Bd. 50, S. 205.
- KARSTEN, G. (1893): Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflz., Bd. 6, S. 337.
- KARSTEN, G. (1902): Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. Flora, Bd. 90.

- KARSTEN, G. (1918): Zur Phylogenie d. Angiospermen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 10, S. 369.
- KERSHAW, E. M. (1909): The Structure and Development of the ovule of *Myrica gale*. Ann. of Bot., Bd. 23, p. 353.
- KERSHAW, M. (1909): Further Observations on the Structure of the Ovules of *Myricaceae* and Allied Groups. Ann. of Botany, XXIII, p. 692.
- LAND, W. J. G. (1907): Spermatogenesis and Oogenesis in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., Vol. 44, p. 273.
- LANFER, K. F. (1933): Weibl. Blüten der Coniferen etc. Diss., München.
- LIGNIER, O. (1903): La fleur des Gnétacées est-elle intermédiaire entre celle des Gymnospermes et celle des Angiospermes? Bull. Soc. Linn. Norm., sér. 5, T. 7, p. 55.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1911): Les Gnétales sont des Angiospermes apétales. C. R. Paris, T. 152, p. 201.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1911): La fleur femelle de l'*Ephedra* est trimère. Bull. Soc. Bot. France. IV Sér. 11.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1912): Les Gnétales leurs fleurs et leur position systématique. Ann. Sc. Nat. Bot. IX. Sér. 16, p. 55.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1913): L'ovule tritégumenté des *Gnetum* est probablement un axe d'inflorescence. Bull. Soc. Bot. France, T. 60, p. 64.
- LOTSY, J. P. (1899): Life History of *Gnetum* etc. Ann. J. B. Buitenz. Bd. 16, S. 46.
- LOTSY, J. P. (1911): Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III. 1. Jena.
- MACNAB (1875): On the development of the flowers of *Welwitschia mirabilis*. Trans. Linn. Soc. London. XXVIII, p. 507.
- MÄGDEFRAU, K. (1932): Die Stammesgeschichte der *Lycopodiales*. Biolog. Zentralblatt. Bd. 52, Hf. 5.
- MARKGRAF, FR. (1926): *Gnetales*. In A. ENGLER und K. PRANTL: Natürl. Pflanzenfam. II. Aufl., Bd. 13.
- MEULEN, R. G. VAN DER (1917): *Welwitschia mirabilis* Hook. Diss. Groningen.
- NAWASCHIN, S. (1895): Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralbl., Bd. 63, No. 12.
- NEUMAYER, H. (1924): Die Geschichte der Blüte. Abh. Zool.-Bot. Ges. in Wien. Bd. 14, Hf. 1.
- NICOLOFF, TH. (1904—1905): Sur le type flor. et le développ. d. fr. des Jugland. Journ. de Bot. XVIII u. XIX.

- NORÉN, W. O. (1908): Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* LINDL. Sv. Bot. Tidsskr. Bd. 2, S. 101.
- PEARSON, H. H. W. (1906): Some Observations on *Welwitschia mirabilis*. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B. Vol. 198, p. 265.
- PEARSON, H. H. W. (1909): Further Observations on *Welwitschia*. Ibid., Bd. 200, S. 331.
- PEARSON, H. H. W. (1912): On the Microsporangium and Microspore of *Gnetum* with some Notes on the Structure of the Inflorescence. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 603.
- PEARSON, H. H. W. (1915): Notes on the Morphology of Certain Structures Concerned the Reproduction in the Genus *Gnetum*. Trans. Linn. Soc., Vol. 8, S. 311.
- PEARSON, H. H. W. (1915): A Note on the Inflorescence and Flower of *Gnetum*. Ann. Bolus Herb., Vol. 1, p. 152.
- PEARSON, H. H. W. (1917): On the Morphology of Female Flower of *Gnetum*. Trans. R. Soc. S.-Africa, Vol. 6, p. 69.
- PEARSON, H. H. W. (1929): *Gnetales*. Cambridge.
- PILGER, R. (1926): *Coniferae*. A. ENGLER u. K. PRANTL: Die natürl. Pflanzenfam. Bd. 13.
- RENNER, O. (1903): Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. Flora. LXXXXIII.
- SCHMITZ, FR. (1872): Die Blütenentwicklung der Piperaceen. HANSTEIN's bot. Abhandlungen, Bd. II, Hf. 1.
- SIGRIANSKI, A. (1913): Quelques observations sur l'*Ephedra helvetica* MEY. Diss. Genf.
- STRASBURGER, E. (1872): Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena.
- STRASBURGER, E. (1879): Gymnospermen und Angiospermen. Jena.
- TAKEDA, H. (1913): Morphology of the Bracts in *Welwitschia mirabilis*. Ann. of Bot., Vol. 27, p. 547.
- THODAY, M. G. and BERRIDGE, E. M. (1912): The Anatomy and Morphology of the Inflorescences and Flowers of *Ephedra*. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 953.
- THOMAS, H. H. (1925): The *Caytoniales*, a new group of angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire. Phil. Trans. Roy. Soc. B. 213, p. 299—363.
- THOMAS, H. HAMSHAW (1931): The early Evolution of the Angiosperms. Ann. of Bot., Vol. XLV, No. CLXXX, p. 647.
- THOMAS, H. HAMSHAW (1932): The old Morphology and the new. Proc. Linn. Soc. London, Sess. 145, Pt. I, p. 17—32.
- THOMPSON, W. P. (1912): The Anatomy and Relationships of the *Gnetales*. I. The Genus *Ephedra*. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 1077.

- THOMPSON, W. P. (1916): The Morphology and Affinities of *Gnetum*.  
Ann. Journ. of Bot., Vol. 3, p. 135.
- TIEGHEM, PH. VAN (1869): Anatomie de la fleur femelle et du fruit  
du Noyer. Bull. Soc. bot. France, Bd. 16, p. 412.
- TREUB, M. (1891): Sur les Casuarinées. Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg. Bd. X.
- VELENOWSKÝ, J. (1910): Vergleichende Morphologie der Pflanzen III.
- WETTSTEIN, R. v. (1907): Über das Vorkommen zweigeschlechtiger  
Infloreszenzen bei *Ephedra*. Festschr. Naturw. Ver. Univ. Wien,  
Bd. 21 und 1924, S. 19.
- WETTSTEIN, R. VON (1933): Handbuch d. systematischen Botanik.  
IV. Aufl. Wien.
- ZIMMERMANN, WALTER (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.
-

## INHALT.

	Seite
1. Einleitung .....	5
2. <i>Ephedra</i> .....	10
A. Die männliche Blüte .....	10
B. Die weibliche Blüte .....	12
3. <i>Welwitschia</i> .....	16
A. Die weibliche Blüte .....	16
B. Die männliche Blüte .....	18
4. <i>Gnetum</i> .....	22
A. Die männliche Blüte .....	22
B. Die weibliche Blüte .....	23
5. Die <i>Gnetales</i> -Blüte im Allgemeinen .....	26
6. <i>Piperaceae</i> .....	30
A. <i>Peperomia</i> .....	31
B. <i>Piper</i> .....	33
7. <i>Juglandales</i> .....	36
A. <i>Myrica gale</i> L. ....	36
B. <i>Juglandaceae</i> .....	38
8. Phylogenetische Ergebnisse .....	40
A. Die Koniferen .....	40
B. <i>Gnetales</i> .....	45
C. Angiospermen .....	49
9. Verwandtschaft mit anderen Angiospermen? .....	63
10. Zusammenfassung .....	74
11. Literatur .....	78



# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininer og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929.....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.....	2.80
4. ROSENVINDE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929.....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-A og Anti-B. 1929.....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930.....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinæ der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930.....	1.00

### BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930.....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930.....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930.....	5.25

### BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930.....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINDE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931.....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

#### BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. J. E. V. BOAS: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Under Pressen .....	
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser. **XI**, 5.

---

# THE SACRED ANIMAL OF THE GOD SET

BY

AD. S. JENSEN



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD  
1934

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 5.

---

# THE SACRED ANIMAL OF THE GOD SET

BY

AD. S. JENSEN



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1934

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

As will be known, the monuments of ancient Egypt are decorated with inscriptions and images of gods, humans and animals. The gods are frequently represented in human shape. However, the Egyptians entertained the creed that the gods were able to incarnate themselves into various animals. Therefore, they often depicted their gods as animals or gave them a human body with an animal head. Thus HORUS, the sun-god, carries the head of a falcon, the god SOBEK the head of a crocodile, the god ANUBIS the head of a jackal, the goddess BAST the head of a cat, the god THOTH the head of an ibis, the god KNUHM the head of a ram, and so on.

As a rule, it is easy to identify the various animal forms. But Egyptologists are not yet agreed as to the identification of the animal head characterizing SET, one of the most ancient gods of Egypt, son of GEB, the earth god, and NUT, the goddess of the sky. SET was much worshipped in ancient times; he is often depicted in association with the god Horus, the two crowning the king of Egypt with the double crown (fig. 1), subjecting him to the pertinent ceremonies of purification, or teaching him the use of different weapons (fig. 2). But according to the myth, Set was hostile to OSIRIS, his own brother, who bestowed on the Egyptians the blessings of culture; he murdered him, and scattered his dismembered body to the winds. SET also tried to destroy HORUS, Osiris'

son, but helped by his mother Isis, Horus escaped from Set's persecutions and commenced war against his father's murderer. Set was expelled, and Horus became the sole

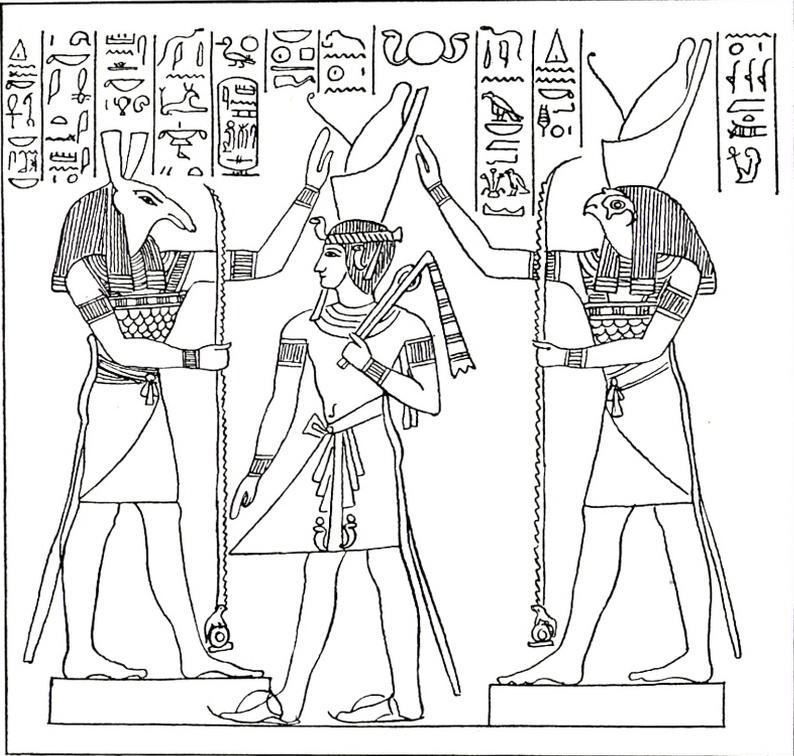


Fig. 1. Set (to the left) and Horus (to the right) in the act of placing the double crown of the South and the North upon the head of Ramses II.  
After Lanzone<sup>1</sup>, Pl. CCCLXXIV.

ruler of the country. Set however was not entirely destroyed, but was driven out into the desert; as god of the desert he still threatens to penetrate into fertile Egypt and devastate it.

However, Set's malicious character did not prevent him

<sup>1</sup> Dizionario di Mythologia Egizia, p. 1139, Torino, 1881—86.

from being worshipped as a deity; sacrifices were made to him out of fear, for he was a powerful and mighty being, who might be extremely dangerous to the other gods and to man. Not until the Asiatic Hyksos had settled down in Egypt, had identified Set with their principal god and honoured him on their monuments, did the antipathy to his evil aspect preponderate over fear. And when the barbarians had been expelled, Set was gradually degraded in the conception of the Egyptians. Set's name eventually came to embody all evil things, whether material or intellectual, and he was persecuted by the deletion of his image from the monuments<sup>1</sup>. Statues and statuettes of Set are therefore extremely rare.

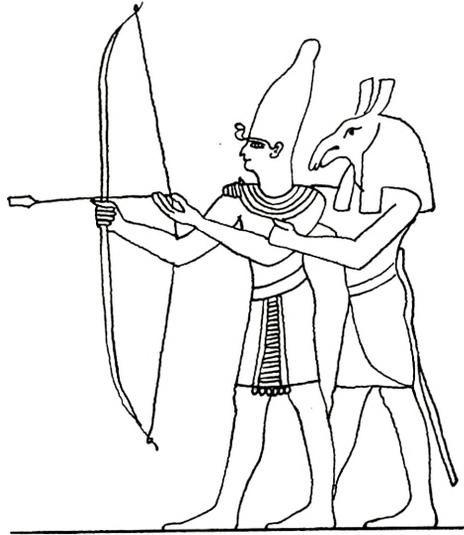


Fig. 2. Set teaching Thotmes III the use of the bow. After Lanzone, Pl. CCCLXXVI.

The uncertainty with which Egyptologists face the problem of the animal head which Set wears is clearly borne out by the summary given in 1928 by Professor PERCY E. NEWBERRY on the question, quoted here<sup>2</sup>: "On the Former Identifications of the Cult-animal of Set".

"The identification of this animal has long been a puzzle

<sup>1</sup> Cf. A. WIEDEMANN: *Die Religion der alten Ägypter*, p. 117, Münster i. W., 1890. — H. O. LANGE: *Ægyptisk Religion*, pp. 52, 60; *Illustreret Religionshistorie*, København, 1924.

<sup>2</sup> *The Journal of Egyptian Archaeology*, Vol. XIV, p. 223, London, 1928.

to Egyptologists. Many scholars have held to the opinion that the creature was a purely imaginary one, that it was, like the Sphinx or the Griffin, a compound animal. This opinion was held by CHAMPOLLION (Not. descr., 360), ROSELLINI (Mon. civ., II, 218), LEPSIUS (D., Text, IV, 778), BORCHARDT (Zeitschr. f. äg. Spr., XLVI, 90), ROEDER ("Set" in Roscher's *Lexicon der griech. und rom. Mythologie*, III, 1165 sq.), and BÉNÉDITE (*Journal*, V, 227). PLEYTE (*La religion des Pré-Israélites*, 1862, 187) thought that it was a degenerate form of an ass, but later (*Quelques monuments relatifs au dieu Set*, Leyden, 1863) he suggested that it might be an oryx and this seems also to have been at one time the opinion of HEINRICH BRUGSCH (*Religion und Mythologie der alten Aegypter*, 1890, 703, 786), although the latter scholar had earlier (Wb. 1422) suggested that it was a greyhound. ERMAN (*Handbook of Egyptian Religion*, 20) remarked that "the animal by which Set is represented, or whose head he wears, was considered in later times to be a donkey, although at least it could only have been a caricature of one. Probably it was intended for some animal with which the Egyptians of historical times were not familiar". MAX MÜLLER (*Egyptian Mythology*, 1918, 102—3) suggested that it may have been derived from "an animal which had, perhaps, become extinct in prehistoric times, or that the figure of it had been drawn from an archaic statue of so crude a type that it defied all zoological knowledge of subsequent artists." BÉNÉDITE (*Journal*, V, 227) seems to have had a suspicion that, although the Set-animal was an imaginary creature, it merely "replaced a real one which very early disappeared from the Egyptian horizon, or else subsisted but was unrecognized". MASPERO (*Dawn of Civilisation*, 1895, 103, 108) thought that it might be the fennec

or the jerboa. WIEDEMANN (Religion, 1897, 117, 221) remarks that the head bears some resemblance to a camel's head, but later (O. L. Z., V, 220, and Umschau, 1902, 1002) he identified the animal with the okapi, and in this identification he has been followed by EDUARD MEYER (Hist. de l'antiquité, II, 1914, 86), BREASTED (History, 1920, 32), and GAILLARD (Bull. de la Soc. d'Anthropologie de Lyon, XXII, 1903). THILENIUS (Rec. trav., XXII, 216) considered that it represented the long-snouted mouse (Macroscelides). LEFEBVRE (Sphinx, II, 63—74) identified it with "un chien, et plus spécialement un lévrier," and LORET (Proc. Soc. Bibl. Arch., XXVIII, 1906, 131; cf. Bull. de l'Inst. franç. du Caire, III, 20) says "un lévrier d'un genre tout spécial." SCHWEINFURTH (Umschau, 1913, 783; Ann. Serv., XIII, 272) thought that it might be the Aard Vark (*Orycteropus aethiopicus*). VON BISSING suggested a giraffe (Rec. trav., XXXIII, 18). In 1912 (Klio, XII, 401) I noted that it certainly belonged to the pig family, and that it was possibly the Wart Hog. In 1917 (Ancient Egypt, 1907, 44) I again stated my belief that it must be a pig of some kind. DARESSY had come to much the same conclusion in 1917 (Bull. Inst. franç. du Caire, XIII, 89 ff.) but he identified the animal with the Wild Boar of Europe (*Sus scrofa*)."

It may further be mentioned that the Set-animal has been considered to be a hare and a jackal or a tapir, although the latter is non-existent in Africa; it has been thought to be a member of the dog family (Canidae), which was very rare and later became extinct; and it has been identified with the long-snouted mormyr of the Nile (*Mormyrus oxyrhynchus*) and with the nḥ-bird of the Egyptians. It has been alleged, too, that the animal is merely a fantastic design to symbolize the evil aspect of the deity.

Newberry in his summary does not mention a paper by the present author, which is understandable as it is written in Danish and appeared in a popular periodical<sup>1</sup>.

This paper was called forth by the claim of ALFRED WIEDEMANN, the Egyptologist<sup>2</sup>, that the strange giraffe form okapi (*Ocapia Johnstoni*) had served as a model for the head of the god Set, an interpretation of which he further explains the motives<sup>3</sup>, and which gained wide publicity and was approved of and included in both scientific and popular papers.

One of my objections to this hypothesis was that the Egyptians could not have been familiar with the okapi. It is true that they knew various animals which became extinct at an early period in the narrow tracts of cultivated land in the valley of the Nile or belonged to more southern districts with which they were in business communication; from the earlier part of the history of Egypt, pictures of ostriches, rhinoceroses and elephants are found. But it is too unlikely that the Egyptians knew the okapi, which lives in the most inaccessible thickets of Central Africa, so well hidden that it was not discovered until the beginning of our century. And there is no evidence that in historic times the primeval forest extended farther towards the valley of the Nile than now.

Furthermore, there is a special feature of the head of the god Set which is not found in the okapi, viz. the square

<sup>1</sup> ADOLF S. JENSEN: Okapi'en og Guden Set. Maanedts-Magasinet, pp. 825—830. København, 1909.

<sup>2</sup> A. WIEDEMANN: Das aegyptische Set-Tier. Orientalistische Litteratur-Zeitung, 5. Jahrg., pp. 220—223, Berlin, 1902.

<sup>3</sup> WIEDEMANN premises the following remark regarding his previous view of the problem: "Ich selbst hatte an ein stylisiertes Kameel oder an eine Beeinflussung des Ideogrammes durch das Bild der Giraffe gedacht" (l. c. p. 220).

ears. As this feature is found in all images of Set, it cannot be considered accidental. And what should make the Egyptian designers and sculptors conventionalize just this animal's ears, as suggested by Professor WIEDEMANN, when otherwise they endeavoured to represent their models as true to life as possible.

Some years later Professor SCHWEINFURTH too maintained<sup>1</sup> that the geographic distribution alone is against the conception that the okapi, living in the distant forests of Congo, should have been the model for the god Set. At the same time Professor Schweinfurth believes that in the African aard-vark (*Orycteropus aethiopicus*), of which, according to the evidence, the Egyptians have had some knowledge, he has found the animal in which the features characterizing the image of Set are combined. At the same time Schweinfurth states that already ISAMBERT and CHAUVET indicated the aard-vark as consecrated to Set. But here too we meet with difficulties preventing the acceptance of this view; among other things the ears of the aard-vark are not — as Professor Schweinfurth writes “am Ende breite”, but pointed.

Professor Wiedemann must be said to be right in his statement that “ein rechtwinkliger, flacher, oberer Ohrabschluss findet sich überhaupt bei keinem uns bekannten Tiere . . .”<sup>2</sup>. None of the animals suggested have such ears; neither the jumping shrew (*Macroscelides*), the hare, the jerboa, the aard-vark, the dog, the jackal, the fennec, the ass, the

<sup>1</sup> G. SCHWEINFURTH: Das Tier des Seth. Annales du Service des Antiquités de l'Égypte, Tome XIII, pp. 272—276. Le Caire, 1914.

<sup>2</sup> Later R. O. FAULKNER expresses the same opinion when he writes: “The greatest obstacles to satisfactory identification are the ears and the tail, which belong to no animal known to science, for the former are square-ended . . .” (The god Setekh in the Pyramid Texts; Ancient Egypt, 1925, p. 5). As regards the tail see the present paper page 14.

tapir, the wild boar, the wart hog, the camel, the giraffe, the okapi nor the oryx. But on the other hand, in all images of the Set-animal the ears are persistently erect, stiff, flatly cut off at the top; this feature together with the long-snouted part of the face, ending in a narrow muzzle with protruding upper lip makes Set easily recognizable. It might be tempting to follow some authors in referring the Set-animal to the world of fable; but opposed to this we have the



Fig. 3. Head of the god Set. After Lanzone, Pl. CCCLXX.

fact, often emphasized, that the other animals into which the gods incarnate themselves are actually existing beings and not imaginative.

In my above mentioned paper I proposed an identification which attacks the problem from a new angle; the passage in question reads as follows:

“One day when I was contemplating a picture of the head of the god Set (fig. 3) the thought suddenly struck me that the so-called “ears” are much more like the two small horns, which the giraffe carries on the crown of its head; these bony processes, covered with short-haired skin, are actually as it were cut off or square at the top (fig. 4)<sup>1</sup>. It is true that the processes are disproportionately large on the Set-head, but the

<sup>1</sup> As mentioned above, not only the isolated occurrence of the okapi prevents its identification with the animal head of Set, but also the fact that the horns of the okapi (which are only found in the male) are not square at top, but conically pointed.

Egyptian artists were apt to exaggerate some characteristic feature or other in their models, for instance they represent the horn of the rhinoceros much larger than it actually is. The place where the horns are situated is correct too. But — it might be objected — the giraffe has also ears behind the horns, these however are not to be seen on the head of Set. They are not, and for the simple reason that the back of the head and the neck are covered with a wig or a head-dress, of the kind usually worn by the Egyptians by way of protection against the scorching rays of the sun. Other Egyptian gods too carry horned animal heads, and on these the horns sometimes appear alone, while the ears are covered with the head-dress (see fig. 5)<sup>1</sup>. There is further a striking



Fig. 4. Head of giraffe.

similarity as to details between the head of the god Set (fig. 3) and that of the giraffe (fig. 4)<sup>2</sup>: the long narrow part of the face bent downward and the prolonged upper lip; the low process in front of the horns, which corresponds to the unpaired osseous process on the forehead of the giraffe; the eyes looking “languidly” down under pro-

<sup>1</sup> On statues and images with human heads the ears are also frequently hidden under a head-dress or a wig.

<sup>2</sup> It is not unnatural that Professor WIEDEMANN found similarity between the head of the okapi and that of the god Set; as a link in the evolutionary series of the giraffe group, the okapi possesses some of the same peculiarities which characterize the most highly developed genus of the group, the giraffe.

jecting brows, just as in the giraffe which carries its head so high that it has grown accustomed to turn its glance downward and has developed a projecting edge above the socket."

And if we agree to consider the giraffe as the model for the god Set, the Set-myth is seen on the proper background. The home of the giraffe is the grassy plains with detached tree-groups, nor does it avoid districts generally designated as "deserts"; there are giraffes living in Kalahari for instance, as well as on the dry plains of Senegambia, Sudan



Fig. 5. Head of the god Khnum. After Lanzzone, Pl. XLVI.

and Kordofan. The giraffe might therefore very well in very early times have ranged farther north than nowadays, when Nubia forms the northern limit of its occurrence. Originally, it might also have occurred in Egypt, but in the long run such a large animal could not subsist in a place to which farming people immigrated. Gradually as the soil was cultivated, it was forced back, first from the fertile tracts towards the boundary of the desert. During the time when the giraffe still subsisted there, and probably fled into the desert on account of persecution, the conception gained ground with the ancient Egyptians that the giraffe was the embodiment of infertility and drought. The god Set with whom the giraffe was associated, gradually in the minds of the people came to mean the Ruler of the Desert, and as such he must be hostile to his brother Osiris, who was the god of fertility and civilisation. The myth of the quarrel between the brothers thus aimed at parabling the eternal strife between the desert and the cultivated land, which has gone on in Egypt from the earliest times.

The sign for the god Set in Egyptian texts is as given in fig. 6 a; it shows a human body with the head of a giraffe, on which the horns only are seen, whereas the ears are hidden by the head-dress as explained above. Other signs for Set show the form of an animal, in the erect position (fig. 6 d), seated on its haunches (fig. 6 b) or lying down (fig. 6 c). In this Set-animal the giraffe head is again recognizable, but here it is rather natural, being an animal head without the head-dress, whereby the ears have been eliminated. Now it might be objected that this Set-animal does not bear any striking similarity to a giraffe; but it must be borne in mind that in the very early times, when the Set-image took shape, the knowledge of the appearance of the giraffe was imperfect. In this respect I refer the reader to a paper by WARREN R. DAWSON: *The Earliest Record of the Giraffe*.<sup>1</sup> In this paper it is recorded that the giraffe occurs on the carved ivory objects of pre-dynastic and proto-dynastic age. I reproduce such a figure (fig. 7)<sup>2</sup>, taken from Dawson's paper. The figure, dating from about 3500 B. C., no doubt represents a giraffe although a very primitive one. If the Set-animal (fig. 6 d) is compared with this ancient picture of a giraffe, the striking

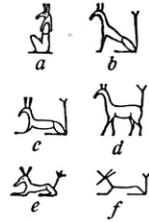


Fig. 6. Signs for the god Set. *a* and *f* after Roeder<sup>3</sup>; *b*, *c* and *d* after Newberry<sup>4</sup>; *e* after Gardiner<sup>5</sup>.

<sup>1</sup> *The Annals and Magazine of Natural History*, Ninth Series, Vol. XIX, pp. 478—485. London, 1927.

<sup>2</sup> The figure was originally found on a plate published by G. BÉNÉDITE (*The Journal of Egyptian Archaeology*, vol. V, 1918) showing in photographic reproduction a pre-historic ivory comb with numerous animal figures in relief.

<sup>3</sup> *Zeitschr. f. Ägypt. Sprache u. Altertumsk.*, 50. Bd., p. 84. Leipzig, 1912.

<sup>4</sup> *Klio*, 12. Bd., p. 397. Leipzig, 1912.

<sup>5</sup> *Egyptian Grammar*, p. 451, E. 21. Oxford, 1927. Cf. also Flinders Petrie, *Ancient Egypt*, 1924, p. 112, 31.

similarity cannot be denied. Finally, a variation of the Set-animal is reproduced in fig. 6 f. Here the head carries three protuberances as in the primitive figure of the giraffe (fig. 7); on comparing this figure with the latter I identify the two anterior processes with the horns, the posterior with the one ear, the other being invisible owing to the profiled view. This figure of the Set-animal (fig. 6 f) appears to me very significant, as it only seems possible to explain

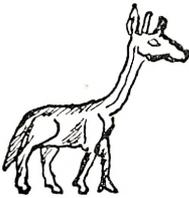


Fig. 7. Carved figure of a giraffe on an ivory comb. About 3500 B. C. After Dawson.

the process "in excess" by a comparison with the horned giraffe.

There is a remarkable feature in the Set-animal, which does not agree with our ideas of the giraffe; its tail ends in a tuft of hair, whereas the tail of the Set-animal is invariably figured as parted at the tip. However, I happened to get hold of a paper by BERTHOLD LAUFER: *The Giraffe in History and Art*.<sup>1</sup> In this paper p. 17 a fragment of a vase from the prehistoric period of Egypt<sup>2</sup> is reproduced, and this vase bears the image of a giraffe, awkwardly depicted, it is true, but undoubtedly a giraffe, and its tail is actually branched at the tip (fig. 8); the fact that it is tripartite, whereas the tail of the Set-animal is generally bifurcate seems to me a rather immaterial detail; besides on perusal of a good deal of Egyptological literature I found some images of the Set-animal, on which its tail is tripartite at the tip (see fig. 6 e). Regarding the reproduction of the tail, conformity also exists between the giraffe-figure of those

<sup>1</sup> Field Museum of Natural History, Department of Anthropology, Leaflet Number 27, Chicago, 1928.

<sup>2</sup> The figure is reproduced from JEAN CAPART: *Primitive Art in Egypt*, fig. 96, London, 1905.

times and the figure of the Set-animal. It is true that the Set-animal carries its tail in an erect position, whereas giraffes in zoological gardens have pendent tails. But from films showing giraffes in the open, it may be seen that their tails swing upwards when they are running. It may also be that the tail is depicted in an erect position from considerations of space.

Regarding the ancient reproductions of the giraffe in fig. 7 and fig. 8 it is conspicuous that both neck and limbs are too short, and the same fault is repeated in fig. 6 in the sign for the Set-animal. This might be explained in the way that the hunters who killed giraffes took with them the cut-off heads as a trophy, while the remaining colossal body had to be left behind, and the reproductions of body and limbs, therefore, have become less true to life than those of the head.

There is another objection which might perhaps be made to the identification given here, viz. that there exist Egyptian representations of the giraffe giving a far better picture of the actual appearance of the giraffe than the above mentioned reproductions. But in respect to this objection I should like to offer the following remarks: The original picture of the Set-animal dates from antiquity, when the knowledge of the giraffe was only slight. Later on the giraffe became far better known;



Fig. 8. Giraffe on a painted vase. After Laufer.

especially when live giraffes were brought by ships' expeditions to Punt (the Somali country) and as tributes from Nubia to the Pharaohs of Egypt (cf. LAUFER pp. 19—24). I reproduce here from DAWSON a beautiful giraffe figure from this period, about 1500 B. C. (fig. 9)<sup>1</sup>. But even in much older figures the giraffe is depicted with a long neck and long legs, cf. DAWSON l. c. fig. 11. Despite the better knowledge of the giraffe the Egyptians did not think of



Fig. 9. Picture of a giraffe, in the tomb of Rekhmere; a baboon is clinging to the under surface of its neck. About 1500 B. C. After Dawson.

“improving” the animal form of Set. As H. O. LANGE writes in his treatise “Ægyptisk Religion”<sup>2</sup>, in their religious conceptions the Egyptians showed an amazing conservatism and adherence to all that bore the sanctity and mark of age; they never discarded the old things, not even when out-of-date or transformed by innovations.

The persistent adherence of the Egyptians to the original type of the god Set may in my opinion be explained by and taken as an example of this veneration for survivals.

It should further be added that in the essential thing, i. e. the identification of the Set-animal with a giraffe, there is at any rate one subscriber to my opinion, viz. Freiherr W. von BISSING<sup>3</sup>, the German Egyptologist; on regarding the above mentioned giraffe image (fig. 8) on an archaic vase reproduced by Capart, von Bissing, without knowing my paper

<sup>1</sup> Cf. also DAWSON'S figures 6, 8 and 9 (l. c.) and LAUFER'S figures 6, 7, 8 and 9 (l. c.).

<sup>2</sup> L. c. p. 42.

<sup>3</sup> Recueil de Travaux relatifs à la Philologie et à l'Archéologie Égyptiennes et Assyriennes, XXXIII, 3. Série, Tome I, Fasc. I—II, p. 18, Paris, 1911.

of 1909, briefly stated in 1911 that it had almost become a certainty to him, that the Set-animal is a conventionalized giraffe. His grounds are in extenso as follows: "Die archaische Kunst stellt dies Thier, z. Th., im Gegensatz zur Wirklichkeit mit 2 langen, nach oben sich verbreiternden Hörnern<sup>1</sup>, einem spitzen Maul, dickem, nicht besonders langem Hals, dünnen Beinen und einem langen Schwanz dar, der sich pfeilartig in drei Teile teilt. Die Ähnlichkeit dieses Girafenbildes mit dem Seththier ist in der That unläugbar und scheint mir grösser als mit irgend einem der sonst vorgeschlagenen Thiere."

GÜNTHER ROEDER agrees to the above view, since he writes: "von Bissings Verweis auf die Zeichnung eines mittelprähistorischen Gefässes rückt in der Tat Giraffe und Settier nahe zusammen." But at the same time ROEDER is of opinion that there are features which militate against a complete identification of the giraffe with the Set-animal<sup>2</sup>.

In concluding my comments on the Set-animal, I submit them to the judgment of the proper experts, the Egyptologists. If in my capacity of zoologist I venture to publish this brief investigation, it is due to encouragement on the part of Dr. H. O. LANGE, who has kindly perused my manuscript, and to whom I am likewise indebted for having called my attention to several papers on the god Set, which I should hardly have been able to trace without assistance.

<sup>1</sup> What is here described as horns are actually the animal's ears, cf. fig. 8 in the present paper.

<sup>2</sup> G. ROEDER: Der Name und das Tier des Gottes Set. Zeitschr. f. Ägyptische Sprache und Altertumskunde, 50. Bd., p. 84, Leipzig, 1912.

## Post Scriptum.

Mr. OTTO KOEFOED-PETERSEN, M. A., Curator, Ny Carlsberg Glyptothek, has kindly called my attention to the following passage in the German Egyptologist H. BRUGSCH's "Reiseberichte aus Aegypten" (Leipzig 1855), p. 176: "Aus den vielen Darstellungen, womit die Umgebung der Cella geschmückt ist, greife die des Gottes Nubi<sup>1</sup> auf dem grossen Gange von Osten nach Westen<sup>2</sup> heraus. Hierin schießt der typhonische Gott<sup>3</sup> der Herr Nubiens mit einer nur selten auf ägyptischen Monumenten anzutreffender Gestalt (Kopf der Giraffe) Pfeile ab, und lehrt dem jungen König Thutmes die Kunst des Treffens"<sup>4</sup>.

This remark of Brugsch seems to have been quite overlooked, cf. for instance the summary given by NEWBERRY in 1928 on the interpretations of the enigmatic Set-animal, reproduced in the present paper p. 6, and in which another opinion is ascribed to Brugsch.

The facts are however as follows:

In his later work "Hieroglyphisch-Demotisches Wörterbuch", 4. Bd., p. 1422 (Leipzig, 1868), BRUGSCH connects the animal of Set with the dog or an animal resembling the dog, and still later in "Religion und Mythologie der alten Ägypter" (Leipzig 1891) p. 703 Set is said to carry the head of an oryx. But later, in the last mentioned book (p. 714) BRUGSCH writes: "Die Darstellungen zeigen den Gott Seth in der Gestalt eines schreitenden Mannes mit dem Kopfe des ihm geweihten Thieres, in welchem ich nicht umhin kann eine Giraffe zu erkennen, obwohl die gewöhn-

<sup>1</sup> Nubi (Nubti) = he from the town Ombos = Set.

<sup>2</sup> In the big Karnak temple.

<sup>3</sup> = Set.

<sup>4</sup> This scene is reproduced in the present paper, fig. 2.

liche Erklärung sich für den fabelhaften Oryx entscheidet." In this place BRUGSCH thus makes reservations with regard to the popular view and reverts to the interpretation set forth by him 36 years ago.

Thus BRUGSCH seems to be the first to connect the giraffe with the Set-animal, although discretionarily, without further argumentation.



# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininer og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdrer. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 .....	2.80
4. ROSENVINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutinin Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracariner der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 .....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 .....	1.00

### BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 .....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

### BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koerneriella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodmelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 .....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 6.

---

SOME MARINE ALGÆ  
FROM THE NORTHERN PART OF THE  
ARABIAN SEA WITH REMARKS ON THEIR  
GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

BY

F. BØRGESSEN

WITH 2 PLATES



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EINAR MUNKSGAARD

1934

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 6.

---

SOME MARINE ALGÆ  
FROM THE NORTHERN PART OF THE  
ARABIAN SEA WITH REMARKS ON THEIR  
GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

BY

F. BØRGESEN

WITH 2 PLATES



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EINAR MUNKSGAARD

1934

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

The most interesting localities with the richest algal vegetation visited by me during my stay in India in the winter 1927—28 were without doubt Dwarka, and Okha Port situated a little further north. Both these places lie by the Arabian Sea (see the map, plate II) on the coast of Okhamandal in the peninsula Kathiawar belonging to the Kingdom of Baroda.

Thus it was quite natural that I should begin working out my collections from these localities. And as the Herbarium of the Royal Botanic Gardens, Kew, proved to be in the possession of rather considerable and very valuable collections from Karachi which the Director Sir ARTHUR HILL and the Keeper of the Herbarium Dr. A. D. COTTON were so kind as to place at my disposal, I have been able to add a contribution to the knowledge of the interesting algal flora from a locality from the northern part of the Arabian Sea.

The most valuable of the collections from the Kew Herbarium was made by the late JAMES A. MURRAY who was curator of the Karachi Municipal Museum. His collections originate from the years 1881—1883 and contain a large number of well prepared specimens. Furthermore the Herbarium was in possession of a large album in folio presented to Kew by Miss L. FRERE; in this is to be found a rather large collection of nicely prepared specimens. A third minor collection presented to Kew by Mr. N. M. PAUL, Curator of the Victoria Museum at Karachi, contained,

too, a number of species of much interest. Finally a few specimens were gathered by Vice-Admiral W. J. S. PULLEN, Karachi 1859.

I must also mention here that the Assistant Director of the New York Botanical Garden, Dr. M. A. HOWE, on learning that I was studying Indian algæ was so kind as to send me for determination a fine and rather large collection of algæ from Karachi. This collection had been made by Mr. A. B. KOTWALL, Karachi.

Finally I wish to mention a collection of algæ from Karachi which Mr. K. G. NAIK, Sind College, was so very kind as to present me with during my stay in Bombay. This collection was preserved in alcohol and consequently of great value.

After having finished the examination of these as well as of my own collections I thought it to be of some interest to draw up a synoptical systematically arranged list of these species mentioned in various smaller treatises<sup>1</sup>. For

<sup>1</sup> The papers are:

“Some Indian Rhodophyceæ especially from the shores of the Presidency of Bombay”, I. Kew Bulletin no 1, 1931. II. ibd. no. 3, 1932. III. ibd. no 3, 1933. IV. ibd. no 1, 1934. In the list of species these papers are referred to as: “K. B.”

“Some Indian green and brown algæ especially from the shores of the Presidency of Bombay”, I. Journal of the Indian Botanical Society, vol. IX. 1930, p. 151. II. ibd. vol. XI, 1932, p. 51. III. ibd. vol. XII, 1933, p. 1. These papers are referred to as: “J. I. B. S.”

“Sur *Platysiphonia* nov. gen. et sur les orgânes mâles et femelles du *Platysiphonia miniata* (Ag.) nov. comb. (*Sarcomenia miniata* (Ag.) J. Ag.” in Recueil de Travaux Cryptogamiques dédiés à Louis Mangin. Paris 1931.

“On a new genus of the *Lophotaliæ* (Fam. *Rhodomelaceæ*)”. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser X, 8. København 1933.

And about the algal vegetation at Dwarka: “On *Rosenvingea stellata*, a new Indian alga and on an interesting littoral algal vegetation in which this species is a characteristic constituent”. Dansk Botanisk Arkiv, Bd. 5, Nr. 6, København 1928.

the sake of completeness I have added a few until now unpublished species from my collections from Dwarka and Okha Port.

I need not mention that of course this list only contains a small part of the species which may be expected to be found after a more thorough investigation in the northern part of the Arabian Sea. But I am of opinion that the discovery of several species so far only known from such far-off regions as Australia, Japan, Cape and even the northern Atlantic Ocean in the northern part of the Arabian Sea is of considerable plant-geographical interest. I shall enter into these plant-geographical conditions at greater length at the end of this paper.

---

SYSTEMATICALLY ARRANGED LIST OF THE  
SPECIES HITHERTO FOUND AT KARACHI,  
OKHA PORT AND DWARKA

CHLOROPHYCEÆ

I. Ulotrichales.

Fam. 1. *Ulvaceæ*.

**Enteromorpha** Link.

1. **Enteromorpha flexuosa** (Wulf.) J. Ag.

J. AGARDH, Till Algernes Systematik. 3die Afd. 1882, p. 126. *Conferva flexuosa* Wulfen in Roth, Catalecta Botanica, fasc. II, 1800, p. 188.

I have collected only a few specimens which I think are referable to this species. At its base the thallus has a tubular cylindrical narrow stipe increasing evenly upwards and becoming inflated and flexuous. When seen from the surface the cells are roundish polygonal about 10—15  $\mu$  broad or a little more. They are somewhat irregularly placed with a marked tendency to get themselves arranged in longitudinal series. In transverse sections the inner walls in the lower part of the thallus are about 7—8  $\mu$  thick, but thinner in the upper part.

This species shows much likeness to *E. intestinalis*, being a southern substitute for it; compare COLLINS in "Rhodora", vol. 5, 1903, p. 21.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Temperate and warm seas.

## Ulva L.

### 1. *Ulva Lactuca* L.

LINNÉ, Spec. plant., vol. 2, 1753, p. 1173. BORNET et THURET, Études Phycol., 1878, p. 5, pl. 2—3. SETCHELL & GARDNER, Chlorophyceæ in Mar. Alg. of the Pacific Coast of N. Am., p. 265.

The specimens are rather deeply split and light green of colour. The thallus is about 40  $\mu$  thick and the cells almost square with round corners. Occasionally a few rather small perforations of variable size are found in the thallus.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Widely distributed.

## Fam. 2. *Chætophoraceæ*.

### *Endoderma* Lagerh.

#### 1. *Endoderma leptochaete* Huber.

HUBER, Contributions à la connaissance des Chætophorées (Annales des Sciences nat. 7. sér., Bot., t. 16, p. 319, pl. XV. figs 1—9).

In the cell-wall of *Chætomorpha Linum* I have found an *Endoderma* which seems to be referable to this species. The diameter of the cells was about 8  $\mu$  (5—11  $\mu$ ) thus a little less than mentioned by HUBER (5—15  $\mu$ ). As a rule two pyrenoids are found in each cell, rarely only one or in some cases three. I have not been able to find any hairs in the Indian specimens. But the hairs seem to be very delicate and may easily have been destroyed. If hairs do not exist in the Indian plant it must be compared with *Endoderma strangulans* Howe, The Marine Algæ of Peru (Memoirs of the Torrey Bot. Club, vol. XV, 1914, p. 25) in which plant hairs have not been observed. But in this species pseudo-

parenchymatous discs are often developed, and these I have not found in the Indian plant.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. France.

## II. Siphonocladiales.

### *Fam. 1. Valoniaceæ.*

#### **Valonia** Ginn.

##### 1. *Valonia ægagropila* C. Ag.

C. AGARDH, Spec. Alg., p. 429. J. AGARDH, Till Algernes Systematik, 5te Afd. VIII, *Siphoneæ*, p. 99. KUCKUCK, Über den Bau und die Fortpflanzung von *Halieystis* Aresch. und *Valonia* Ginn. (Bot. Zeit. 1907).

The Indian specimens resemble very much those I have found at Santa Cruz in the West Indies and on the whole agree quite well, too, with KUCKUCK's description and figures.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. West Indies, Mediterranean Sea, Indian and Pacific Oceans.

#### **Dictyosphæria** Decsne.

##### 1. *Dictyosphæria* spec.

J. I. B. S. vol. IX. 1930, p. 152.

India: Dwarka.

### *Fam. 2. Boodleaceæ.*

#### **Cladophoropsis** Boergs.

##### 1. *Cladophoropsis Sندانensis* Reinbold.

REINBOLD, TH., Einige Chlophyceen aus dem Ind. Ocean in Nuova Notarisia, ser. 16. 1905, p. 147. WEBER VAN BOSSE, Alg. Siboga, p. 77, fig. 18.

To this species, I think, has to be referred a small *Cladophoropsis* of which I have only material in alcohol (no. 5321). It forms small compact clumps 1—2 cm. long most probably epiphytic and grows in company with *Sphaecelaria furcigera*. The breadth of the filaments varies from 60  $\mu$  to 120  $\mu$ , thus a little more than the measures given by REINBOLD. The length of the cells varies very much, often they are several times longer than broad. I have compared my plant with some specimens from the Kei Islands determined by Madame WEBER v. BOSSE, and they seem to agree quite well with these. The basal filaments are fastened to the substratum by means of rhizoids.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Malay Archipelago.

## **Boodlea Murray et De Toni.**

### **1. Boodlea composita** (Harv. et Hook. fil.) Brand.

BRAND, F., Über die Anheftung der Cladophoraceen und über verschiedene polynesische Formen dieser Familie (Beihefte z. Bot. Centralblatt, Bd. 18, Abt. 1, Leipzig 1904).

REINBOLD in WEBER VAN BOSSE, Algues du Siboga, p. 70. *Conferva composita* Harv. MS. in Journ. of Botany, Vol. I, 1834, p. 157. f. *robusta* Boergs.

*Boodlea siamensis* f. *robusta* Boergs in J. I. B. S. vol. IX, 1930, p. 153—5, fig. 2.

When I referred this fine large form to *Boodlea siamensis* I was not quite content with the determination, and having later on been able to see a preparation of the authentic specimen from Mauritius, leg. TELFAIR, (compare REINBOLD, l. c. p. 70) I have come to the conclusion that the Indian plant has to be referred to *Boodlea composita*. With this species it agrees on account of its rather regular ramification, often with opposite branches. According to BRAND'S

description *Struvea*-like parts of the thallus are often met with in *Boodlea composita*, and such are likewise highly developed in the Indian plant. When compared with the plant from Mauritius, in which opposite branches are very prominent, the Indian one differs somewhat, the uppermost (youngest) branch-systems often having a unilateral ramification and the branches therefore being a good deal curved. Compare my figures (l. c.).

India: Dwarka, Okha Port.

Geogr. Distrib. Sandwich Island, Tangatabu, Mauritius, Red Sea.

### Fam. 3. *Anadyomenaceæ*.

#### *Valoniopsis* Boergs. gen. nov.

##### 1. *Valoniopsis pachynema* (Martens) Boergs.

*Valonia confervoides* Harvey, Alg. Ceylon exsicc. no 73 (nomen nudum). J. AGARDH, Till Algernes Systematik, 5te Afdeln. VIII. *Siphonæ*, 1887, p. 100.

*Bryopsis pachynema* Martens, Die Preussische Expedition nach Ostasien, Bot. Theil, Die Tange von G. v. Martens, p. 24, pl. IV, fig. 2. (1866).

The plant I am here going to describe was at first called *Valonia confervoides* by HARVEY and distributed in his Alg. Ceylon exsicc. no. 73, but no description of the plant was given. Further HARVEY has distributed the same alga in his Friendly Isl. Alg. exsicc. no. 101. Of this last mentioned alga I have seen a specimen in Herb. J. AGARDH in Lund, whereas a fine specimen of the Ceylon alga is found in the Botanical Museum, Copenhagen. A description of the plant was first given by J. AGARDH (1887) l. c., p. 100. Then it was mentioned by GRUNOW in "Algæ. Reise Fregatte Novara" p. 35 without any description. But already in 1866 it had been described by MARTENS in "Die Preussische Ex-

pedition nach Ost-Asien". Bot. Theil, Die Tange von G. v. MARTENS, Berlin 1866, p. 24, pl. IV, fig. 2. Without knowing HARVEY's plant MARTENS here called it *Bryopsis pachynema*; besides description a figure of the plant is given. MARTENS says about it: "ist die dickste bis jetzt bekannte *Bryopsis* und hat ziemlich viel Aehnlichkeit mit KÜTZING's *Valonia verticillata* aus Sainte Croix in Westindien".

In *Algues du Siboga*, I, 1913, Madame Dr. A. WEBER like HARVEY refers it to *Valonia* adopting the specific name of MARTENS.

I have been able to examine well preserved material from Karachi and Ceylon; in the following I shall give a description of it based especially upon fine material gathered by myself near Galle on the south western shore of Ceylon.

The thallus forms low dense tufts on rocks about 3 cm. high. These tufts remind one very much of those of *Valonia ægagropila* (unde nomen generis). The thallus (Fig. 1) consists of cylindrical ramified filaments about 600—700  $\mu$  thick; most of the filaments are placed more or less vertically, but many grow out, too, in various directions between the upward directed filaments, and in this way the felted cushions are formed. By means of numerous hapters the cushions are fastened to the rocks.

When a filament is going to be divided its upper end becomes a little thicker, and much cell-content is accumulated in the uppermost part of it (Fig. 1 *a*) forming a dense dark-green half spherical mass which soon becomes separated by a wall, whereupon it begins to grow in length. Soon after the development of the wall two small cupola-like out-growths become visible on both sides of the filament just below the wall (Fig. 1 *b*). In these outgrowths, too,

much cell-content is accumulated, whereafter they are separated in the same way by walls and within a short time begin to grow out. These branches are not exactly opposite, as they seem (always?) to be placed a little nearer together when examined from one side of the filament instead of from the other (compare for instance Fig. 1 *f*). This is the most common way of ramification, but several variations are found. In some cases, as shown in Fig. 2, a new pair of filaments are formed below the formerly developed filaments, or it may also happen that only one filament is developed (Fig. 1 *d*). Another way in which the ramification may take place is that only a single filament is developed (Fig. 1 *e*) and within a short time, under it, another one, and this may be repeated several times (Fig. 1 *d, f*). In that way up to four branches placed in an unilateral series may be formed (Fig. 1 *f*). The branches grow out into filaments like the mother filament and continue their growth for some time, and then become divided in the same way.

While, in the specimens from Ceylon, the branching of the thallus took place as described above, some material from Karachi, presented to me by Mr. K. G. NAIK, then at Sind College, Karachi, showed a somewhat richer ramification. Fig. 2 is drawn from a piece of the Karachi plant. We see here a fragment of an old filament carrying 5 unilaterally placed filaments developed basipetally. The uppermost branch but one (the top one was damaged) has issued 3 pairs of opposite branches and below on one side has even a fourth branch coming into existence.

While in the above described way of branching, which seems to be the normal one, all branches are placed in nearly the same plane, it happens now and then that an adventitious branch is formed obliquely in relation to the

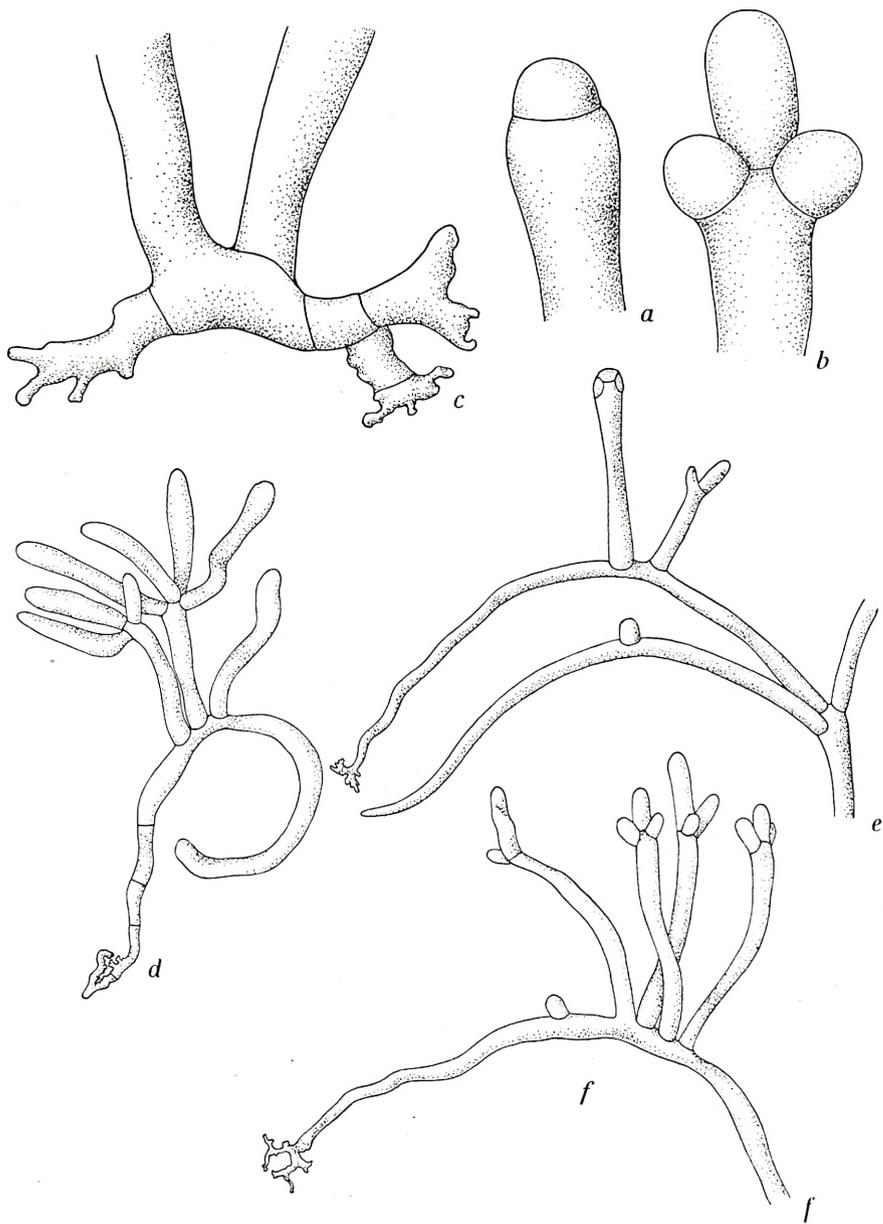


Fig. 1. *Valoniopsis pachynema* (Mart.) Boergs. compare the text.  
(a, b, c, about 20:1; d, e, f, about 5:1).

branches formerly given off and when more such branches are forthcoming the ramification gets an umbellate appearance. This feature was not much developed in the

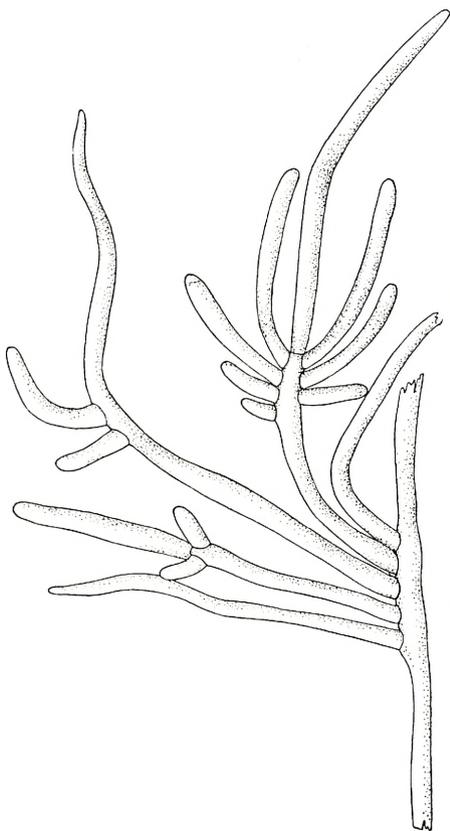


Fig. 2. *Valoniopsis pachynema* (Mart.)  
Boergs. Part of a plant from Karachi.  
(About 5:1).

material I examined from Karachi and Galle nor does it seem to be common in the form distributed by HARVEY in his Ceylon Alg. Exsicc. no. 73. On the other hand it is often present in HARVEY'S Friendly Isl. Alg. exsicc. no. 101.

Near the base the filaments are fastened to the substratum by means of vigorous hapters (Fig. 1 c). These hapters are very much and irregularly ramified and transverse walls are often present, whereas such never, or at any rate more rarely, occur in the filaments except when they are about to be divided. Hapters are

not only developed from the base of the filaments. Several of the branches formed higher up in the thallus bend downwards, become rhizoidlike (Fig. 1 d, e, f) and when they approach a suitable substratum fix themselves to it by means of hapters. In this way the tuft is strengthened and kept together.

Fertile specimens were not observed.

Regarding the cell-contents we find, in the plasma, below the wall a layer of densely placed chromatophores. These are roundish polygonal, generally with elongated corners forming in that way a more or less coherent net. By far most of the chromatophores contain a large pyrenoid, in some even two are present. Under the chromatophores the numerous fairly large roundish nuclei are scattered. The rather thick wall is composed of several layers.

That this plant, hitherto referred to the genus *Valonia*, can not in a natural way be placed in this genus seems quite clear from the description given above. But nevertheless I am willing to admit that some forms of *Valonia* (compare f. inst. KUCKUCK's figures of *Valonia utricularis* and *ægagropila* in his paper on *Valonia* (Bot. Zeitung, 1907) show some likeness to it, but it is only so when considered quite superficially. In his paper KUCKUCK bases his description upon Mediterranean specimens and points out (p. 43) as especially characteristic features of this genus the large vesicle-like assimilating cells ("Blasenzellen") and the large and small wedge-shaped cells occurring on the walls of the large cells. None of these cell forms so characteristic of *Valonia* are found in this plant. Because of its cylindrical filiform thallus and its more regular ramification, to mention only some of the characters, it differs entirely from the latter. MARTENS referred the plant to *Bryopsis*, but in this genus it can not be placed. It must be supposed that it was the more or less featherlike way of branching which induced MARTENS to refer it to *Bryopsis*, but in the development of the branches there is the great difference that in *Bryopsis* the branchlets are acropetally developed, whereas in our plant the branches are basipetally developed, the uppermost

being formed first. It is not necessary to say here that in many other respects *Bryopsis* is very different from the plant treated here.

By its filiform thallus and cæspitose way of growing this plant reminds one much of the genera *Boodlea* and *Cladophoropsis* in the Fam. *Boodleaceæ*, but it differs from these genera by its ramification, by the presence of walls at the base of the branches, and by the want of tenaculæ, and because of this it cannot in a natural way be placed in this family.

Because of the umbellate arrangement of the branches in some specimens it has often been compared with the genus *Ernodesmis* of the Fam. *Siphonocladaceæ*, but in the plant treated here a basal stem-like cell with annular swellings at its base is quite absent, so it can not be placed in that family either.

According to my view it is surely best to refer it to the Fam. *Anadyomenaceæ*, its digitate way of branching with basipetally developed branches being highly reminiscent of the ramification found in *Anadyomene*, *Rhipidiphyllon* and *Willeella*; and in some of the genera belonging to this family, for instance *Microdictyon* and *Anadyomene*, branches can grow out in other directions than the usual one, which is in the plane of the thallus; compare BITTER, G., Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum* (Pringsh. Jahrb., 34, 1899—1900) for instance p. 128 and especially p. 225 and the following pages.

Finally I give a description of the new genus.

### **Valoniopsis** Boergs. nov. gen.

Thallus cæspitosus, rhizoideis ramosis substrato adfixus, e filamentis filiformibus rigidulis, intervallo ramosis, com-

positus. Ramis aut oppositis ad filamenta 1—4 paribus basipetaliter subflabellatim evolutis, aut singulis vel pluribus (ad 4—5) in seriebus secundis, aut interdum magis irregulariter subumbellatim præsentibus.

## Willeella Boergs.

### 1. *Willeella ordinata* Børgs.

J. I. B. S. vol. IX, 1930, 155, figs 3—4, pl. I, fig. 1.

When I examined some more material of this fine plant I found some fertile specimens. The cells in the uppermost parts of the filaments were transformed into zoosporangia (Fig. 3) in a similar way as for instance found by me in *Microdictyon Calodictyon*; compare my fig. 8 in Mar. Alg. from the Canary Island. I. Chlorophyceæ<sup>1</sup>. Near the upper end of the cells two oppositely placed short outgrowths are formed, at the end of which a hole is formed through which the zoospores escape. In cells with branches the outgrowths are formed just below these.

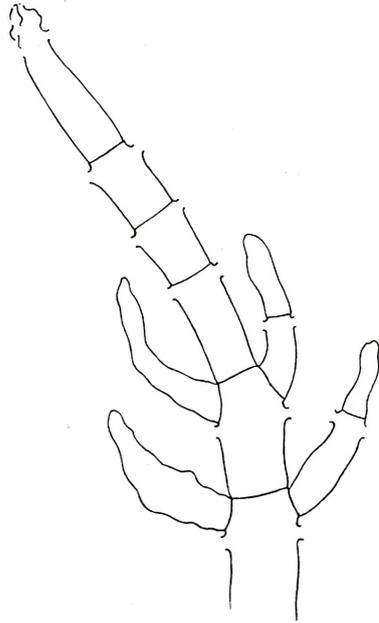


Fig. 3. *Willeella ordinata* Børgs. Summit of a filament with zoosporangia. (About 80:1).

India: Okha Port.

<sup>1</sup> BØRGESEN in Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biologiske Meddelelser, V, 3 Marine Algæ from the Canary Islands, I Chlorophyceæ, p. 36. København, 1925.

**Fam. 4. *Cladophoraceæ*.****Chætomorpha Kütz.****1. Chætomorpha media (Ag.) Kütz.**

J. I. B. S., vol. XI, 1932, p. 51.

India: Manora near Karachi.

**2. Chætomorpha Linum (Muell.) Kütz.**

KÜTZING, Phycol. germanica, p. 204. HAUCK, Meeresalgen p. 439. *Conferva Linum* Muell. in Flora Danica, tab. 771, fig. 2. For more synonyms compare DE TONI, Sylloge Alg. Vol. I, Chlorophyceæ, p. 269.

The Indian specimens are about 150—200  $\mu$  thick, and the length of the cells from about half the breadth up to about 4—5 times as long. The plant forms entangled masses among other algæ.

India: Karachi, K. G. NAIK. Dwarka.

Geogr. Distrib. West Indies. Atlantic coasts of Europe and America, Canary Islands, Red Sea.

**Cladophora Kütz.****1. Cladophora spec.**

A few species were gathered at Dwarka, but they have not yet been determined.

**Fam. 5. *Dasycladiaceæ*.****Subfam. Acetabulariæ.****Acetabularia Lamouroux.****1. Acetabularia caliculus Quoi et Gaimard.**

J. I. B. S., vol. IX, 1930, p. 158.

India: Okha Port.

### III. Siphonales.

#### Fam. 1. *Bryopsidaceæ*.

##### *Bryopsis* Lamouroux.

###### 1. *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag.

AGARDH, Spec. Alg., p. 448. HARVEY, Phycol. Brit., pl. III.  
J. AGARDH, Till Algernes Systematik, VIII, *Siphoneæ*, p. 24.

The Indian specimens form large tufts about 10 cm. high. They agree very well with HARVEY's figure quoted above, a form which J. AGARDH l. c. called *arbuscula*.

India: Dwarka; Okha Port (cast ashore).  
Geogr. Distrib. Atlantic Ocean, Cape, Australia etc.

###### 2. *Bryopsis hypnoides* Lamour.

LAMOUROUX, Mémoire sur trois nouveaux genres de la famille des Algues marines (Journ. de botanique, 1809, p. 135, tab. I, fig. 2 a—b). J. AGARDH, Till Algernes Systematik, VIII, *Siphoneæ* (Lunds Univers. Årsskr., t. 23, 1887, p. 27).

The Indian specimens form soft light green tufts up to about 9 cm. high. They show some likeness to a specimen of LE JOLIS, Algues marines de Cherbourg, no. 61 found in the Botanical Museum, Copenhagen.

India: Dwarka; Okha Port (cast ashore).  
Geogr. Distrib. Warmer Atlantic Ocean, Australia.

#### Fam. 2. *Codiaceæ*.

##### Subfam. 1. *Codieæ*.

##### *Codium* Stackh.

###### 1. *Codium tomentosum* (Huds.) Stackh.

J. I. B. S., vol. IX, 1930. p. 159.  
India: Dwarka.

**2. *Codium elongatum* Ag.**

J. I. B. S., vol. IX, 1930, p. 159.

India: Dwarka, Okha Port.

Subfam. 2. **Udoteæ.****Udotea** Lamouroux.**1. *Udotea indica* A. & E. S. Gepp.**

J. I. B. S., vol. IX, 1930, p. 160, fig. 5, pl. I, figs. 2—3.

India: Dwarka; Karachi, J. A. MURRAY.

**Halimeda** Lamouroux.**1. *Halimeda Tuna* (Ell. et Sol.) Lamx.**

J. I. B. S., vol. IX, 1930, p. 161, fig. 6.

India: Dwarka.

**Fam. 3. *Caulerpaceæ.*****Caulerpa** Lamouroux.**1. *Caulerpa sertularioides* (Gmel.) Howe.**

J. I. B. S. Vol. XI, 1932, p. 59.

India: Dwarka.

**2. *Caulerpa taxifolia* (Vahl) Ag.**

J. I. B. S., vol. XI, 1932, p. 58.

India: Okha Port, Karachi.

**3. *Caulerpa scalpelliformis* (R. Br.) Web. v. B.**

J. I. B. S., vol. XI, 1932, p. 55, fig. 1, pl. I.

India: Dwarka, Karachi.

**4. *Caulerpa racemosa* (Forssk.) Web. v. B.**

J. I. B. S., vol. XI, 1932, p. 59, fig. 2—4.

India: Dwarka.

*Fam. 4. Vaucheriaceæ.*

**Vaucheria** De Candolle.

1. *Vaucheria piloboloides* Thur.

J. I. B. S., vol. XI, 1932, p. 63.

India: Dwarka.

*Fam. 5. Phyllosiphonaceæ.*

**Ostreobium** Born. et Flah.

1. *Ostreobium Reinecke* Bornet.

BORNET in ENGLER'S *Botan. Jahrbücher*, 23, 1896/7 p. 269. SETCHELL, W. A., *Vegetation of Rose Atoll* in Department of Marine Biology of the Carnegie Instit. of Washington, vol. 20, 1924, p. 250, fig. 55.

In a piece of a shell a boring alga was found which seems to agree quite well with the description of this species and the figure of SETCHELL. The thinner filaments are from 3–8  $\mu$  thick but thicker swelled parts are abundantly present. The ends of the filaments were often somewhat dilatate and colourless, perhaps = emptied sporangia. The walls are rather thick and the ends of the filaments are not reticularly united.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Samoa Islands, Malay Archipelago, West Indies.

---

# PHÆOPHYCÆ

## I. Ectocarpales.

### Fam. 1. *Ectocarpaceæ*.

#### *Ectocarpus* Lyngb.

##### 1. *Ectocarpus Mitchellæ* Harv.

J. I. B. S., vol. IX, p. 165, fig. 8.

India: Dwarka.

### Fam. 2. *Mesogloeaceæ*.

#### Subfam. 1. *Myriogloeeæ*.

#### *Myriogloea* Kuck.

##### 1. *Myriogloea Sciurus* (Harv.) Kuck.

J. I. B. S., vol. XI, 1932, p. 63, fig. 6.

India: Dwarka.

### Fam. 3. *Corynophlaeaceæ*.

#### *Gonodia* Nieuwland<sup>1</sup>.

##### 1. *Gonodia arabica* (Kütz.) Boergs. n. comb.

*Myriactis arabica* (Kütz.) Kuck. Fragmente einer Monographie der Phæosporeen. Nach dem Tode des Verfassers herausg. von W. NIENBURG. (Wissensch. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland. 17 Bd. 1929, p. 39). *Phycophila arabica* Kütz., Tab. Phyc., vol. VIII, tab. 1, fig. 2.

Upon some old indeterminable fragments, most probably of a *Cystophyllum*, I have found a small brown alga which

<sup>1</sup> NIEUWLAND, J. A., Critical Notes on new and old genera of plant — IX. The American Naturalist, vol. V, Notre Dame 1917—18, p. 30.

seems referable to this species according to KUCKUCK's figures and somewhat fragmentary description. Whereas KÜTZING's specimen originated from the Arabian Sea, KUCKUCK based his description upon a specimen he had collected himself at Tanger. The plant forms small pea-

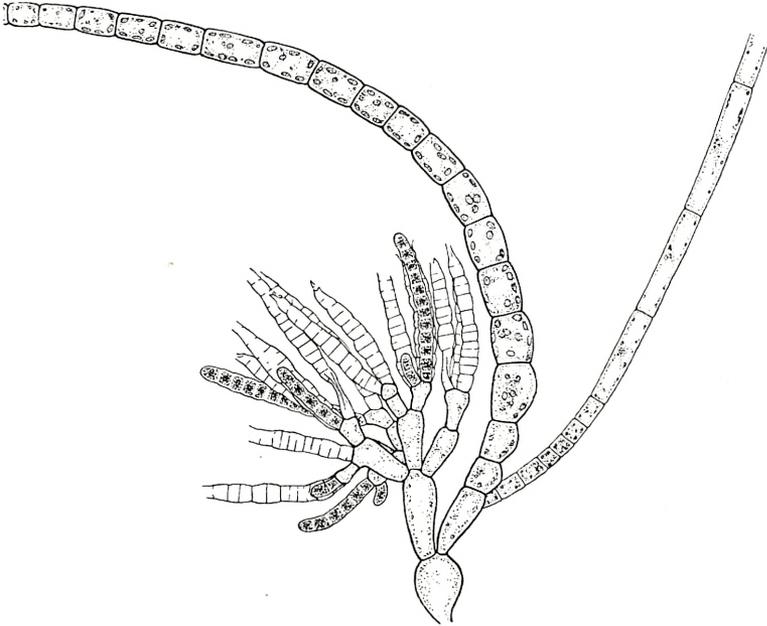


Fig. 4. *Gonodia arabica* (Kütz.) Boergs. Part of the thallus with plurilocular sporangia and an erect filament with a hair at its base.  
(About 260:1).

like dense clumps on the host. As a rule it is developed from the cryptostomata. The basal disc is not much developed, and some of the cells seem too to penetrate into the tissue of the host. From the basal cells erect filaments with limited growth arise. In the basal part these filaments are much ramified. The branches are densely aggregated and form a rather large dense colourless kernel about  $600 \mu$  broad. The cells are larger near the base and more or less

inflated or irregularly shaped; upwards the cells become gradually smaller, lengthen and carry at the periphery numerous almost cylindrical plurilocular sporangia (Fig. 4). These are transversely divided; vertical walls I have not

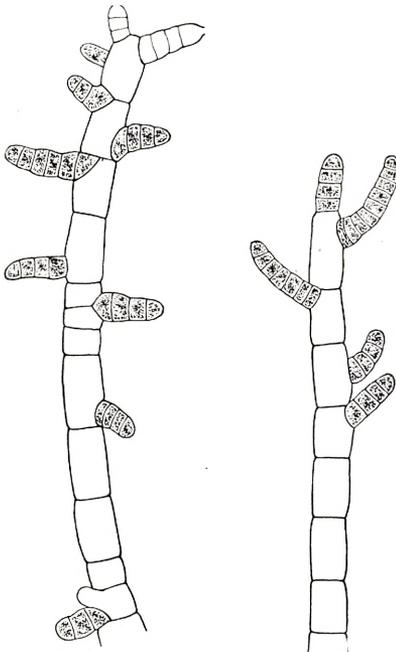


Fig. 5. *Gonodia arabica* (Kütz.) Boergs. Erect assimilating filaments with plurilocular sporangia. (About 400:1).

seen. The sporangia are opened by means of a porus in the upper end. Young sporangia are very often developed from the base of an old emptied one. The sporangia are about  $22 \mu$  broad and  $90 \mu$  long. Above the sporangia the upper ends of the assimilating shoots and the colourless ends of the rather abundantly found hairs protruded (Fig. 4). The cells of the assimilating shoots are divided intercalarily; their height is up to about 1 mm long and their breadth about  $20 \mu$  and the length of the cells

is  $1\frac{1}{2}$ —2 times the breadth. The hairs have trichothallic growth. Moreover in the Indian material I have in a few cases found plurilocular sporangia developed from the upper ends of the assimilating shoots (Fig. 5). These sporangia which are developed either from the ends of cells or from the middle of these are of rather variable length, often quite short or sometimes a little longer. In the plant from TANGER KUCKUCK has too, even though rarely, found sporangia in the

upper ends of the short shoots. When compared with KUCKUCK's figure (Fig. 37) the sporangia in the African plants are shorter<sup>1</sup>.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Tanger, Arabian Sea.

**Fam. 4. *Spermatochneæ.***

**Subfam. 1. Spermatochneæ.**

**Nemacystus** Derb. et Sol.

**1. *Nemacystus decipiens* (Sur.) Kuck.**

J. I. B. S., XI, 1932, p. 65, fig. 7.

India: Dwarka.

**Fam. 5. *Scytosiphonaceæ.***

**Roseningea** Boergs.

**1. *Roseningea intricata* (J. Ag.) Boergs.**

J. I. B. S., vol. IX. p. 167, fig. 9.

India: Dwarka, Okha Port.

**Fam. 6. *Encoeliaceæ.***

**Colpomenia** Derb. et Sol.

**1. *Colpomenia sinuosa* (Roth) Derb. et Sol.**

DERBÈS A., & A. SOLIER, Mém. sur quelques points de la Physiol. des Algues, p. 11. BOERGESEN, Mar. Alg. D. W. I., p. 176, fig. 138. *Ulva sinuosa* Roth, Catalecta Bot., III, p. 327, tab. XII, fig. a. *Asperococcus sinuosus* Bory, Expédition scientif. du Morée, t. III, p. 326 (non vidi). Nouv. Flore du Péloponnèse et des Cyclades, 1835, p. 76. J. AGARDH, Spec. Alg., I, p. 75. *Encoelium sinuosum* Ag.,

<sup>1</sup> The *Elachista* spec. mentioned in my paper on the "Marine Algæ from Easter Island" (SKOTTSBERG, "The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island" vol., II, p. 261, fig. 10) seems to come very near to this species.

Spec. Alg., I, p. 146; Systema, p. 362. KÜTZING, Spec. Alg., 552; Tab. Phycol., vol. IX, pl. 8. *Hydroclathrus sinuosus* Zan., Icon. phyc. adriat., I, p. 109. MITCHELL in MURRAY, Phyc. Mémoires, p. 53, pl. XIV.

Specimens with plurilocular sporangia are found in the littoral zone on exposed shore.

India: Dwarka; Bombay.

Geogr. Distrib. Widely spread in warmer seas.

## 2. *Colpomenia stellata* (Boergs.) Boergs.

J. I. B. S., vol. IX, p. 168.

India: Dwarka.

## Hydroclathrus Bory.

### 1. *Hydroclathrus cancellatus* Bory.

BORY, Dict. class. VIII, p. 419 (non vidi). HARVEY, Phycologia Australica, pl. 98. MITCHELL in MURRAY, Phyc. Memoirs, p. 53, pl. XV, figs. 2—4. VICKERS, Phycologia Barbadosensis, Part II, pl. 23. BØRGESEN, Mar. Alg. D. W. I., vol. I, p. 177, fig. 139. *Asperococcus cancellatus* Endl., Mantissa Botanica altera, Suppl. 3, 1843, p. 26. *Halodictyon cancellatum* Kütz., Phycologia generalis, 1843, p. 336. *Encoelium clathratum* Ag., Spec. Alg., p. 412. *Stilophora clathrata* Ag. in "Flora", 1827, p. 642. *Asperococcus clathratus* J. Ag., Spec. Alg. I, p. 75.

Found in the littoral region on exposed coast.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Seems to occur in most warm seas.

## II. Sphacelariales.

### Fam. 1. *Sphacelariaceæ*.

#### *Sphacelaria* Lyngb.

##### 1. *Sphacelaria tribuloides* Meneghini.

MENEGHINI, Lettere ad CORINALDI p. 2, after DE TONI, Sylloge Alg., vol. III, p. 502. SAUVAGEAU, C., Remarques sur les Sphacelariacées, Journ. de Bot. vol. XV, 1901, p. 123.

The plant forms dense dark-brown tufts about  $1\frac{1}{2}$  cm high; the filaments are about  $45\ \mu$  broad and the joints almost as long as broad or a little longer. The propagula were numerous, sporangia were not observed.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Red Sea, South Africa, South Australia, Malayan Archipelago, West Indies.

## 2. *Sphacelaria fureigera* Kütz.

KÜTZING, Tab. Phycol. vol. V, p. 27, tab. 90. B. ASKENASY, Alg. Exp. Gazelle, p. 21. REINKE, Vergl. Anat. u. Morphol. Sphacelar., p. 14, tab. 4, figs. 5—13. SAUVAGEAU, C., Remarques sur les Sphacéliariacées, p. 145.

Felted together with a tuft of *Cladoporopsis sundanensis* I have found a small tuft of this species. From Bombay I have in my collection large and well developed specimens of this species.

India: Dwarka; Bombay.

Geogr. Distrib. Atlantic Ocean, Indian and Pacific Ocean.

# III. Dictyotales.

## Fam. 1. *Dictyotaceæ*.

### *Spathoglossum* (Kütz.) J. Ag.

#### 1. *Spathoglossum variabile* Fig. et De Not.

FIGARI ET DE NOTARIS, Nuovi materiali per l'Algologia del Mar rosso, Torino 1851, p. 28, pl. 1, fig. 4 (not seen). ZANARDINI, Plant. Mar. Rubr. huc. collect. enumeratio, p. 38. J. AGARDH, Anal. algol., cont. I, p. 36. *Spathoglossum lubricum* Fig. et de Not. ibidem, p. 28, pl. I, fig. 1. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. IX, tab. 48, fig. 1.

A specimen which I have found cast ashore at Okha Port is, I think, referable to this species. It agrees very well with KÜTZING's above quoted figures, but it is a good deal

larger, about 27 cm high. It is several times subdichotomously divided. The lobes are cuneate of shape and separated by incisions with roundish bases. The cells in the young parts of the thallus, when seen from above, are almost quadrangular and placed in rows, but they soon get a more irregular shape and are irregularly placed. Groups of hairs and fructiferous organs are found scattered over the thallus.

I have several other specimens of *Spathoglossum*, but I have not been able to refer them to any of the described species. Several of J. AGARDH's species are, I am sure, based upon very little material. In AGARDH's Herbarium at any rate very little material is present of most of these species.

India: Okha Port (cast ashore).  
Geogr. Distrib. Red Sea.

## **Stoechospermum Kütz.**

### **1. Stoechospermum marginatum (Ag.) Kütz.**

J. I. B. S., vol. XI, 1932, p. 67, fig. 8.  
India: Dwarka.

## **Zonaria J. Ag.**

### **1. Zonaria variegata (Lamx.) Ag.**

J. I. B. S., vol. IX, 1930, p. 169.  
India: Dwarka.

## **Padina Adans.**

### **1. Padina Commersonii Bory.**

J. I. B. S., vol. IX, 1930, p. 170.  
India: Dwarka.

## Dictyopteris Lamx.

### 1. *Dictyopteris australis* Sond.

J. I. B. S., vol. IX, 1930, p. 173.

India: Dwarka, Okha Port, Karachi (Capt. PULLEN, according to HARVEY, Synoptic Catalogue in Phycologia Australica, vol. V, p. X).

## Dictyota Lamx.

### 1. *Dictyota Bartayresiana* Lamour.

LAMOUREUX, Exposition des caractères du genre *Dictyota* in Journ. de Bot., t. II, 1809, p. 43 (not seen). J. AGARDH, Spec. Alg., vol. I, p. 94. Analecta Algol., cont. I, p. 66.

The lobes of the specimens referred to this species have generally acute summits. The fructiferous organs occur scattered over the surface of the thallus. The Indian specimens form loose clumps coming into existence by means of numerous rhizoids breaking out in rows here and there from the edges of the thallus and connecting the lobes of the thallus.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. West Indies, Red Sea, Malayan Archipelago, Australia.

## IV. Fucales.

### Fam. 1. *Fucaceæ*.

#### Subfam. 1. *Cystosiro-Sargasseæ*.

### *Cystophyllum* J. Ag.

#### 1. *Cystophyllum muricatum* (Turn.) J. Ag.

J. AGARDH, Spec. Alg. I, p. 231. DE TONI, Sylloge Algarum, vol. III, Fucoideæ, p. 154, where literature is quoted. *Fucus muricatus* Turner, Hist. Fuc., II, p. 108, tab. 112.

var. *virgata* (Endl. et Dies.) J. Ag., l. c.

To this variety, I think, is referable a specimen from Karachi with a smooth stem. But the specimen is rather young. And the same is the case with a specimen which I have gathered at Dwarka.

India: Karachi, A. B. KOTWALL. Dwarka.

Geogr. Distrib. The Persian Bay. The typical form known from South India, Malayan Archipelago, Australia.

## **Sargassum Ag.**

### **1. Sargassum tenerrimum J. Ag.**

J. I. B. S., vol. XII, 1933, p. 10, fig. 6, pl. II.

India: Dwarka.

---

# RHODOPHYCEÆ

---

## A. Protofloridae.

### I. Bangiales.

#### *Fam. 1. Bangiaceæ.*

#### **Erythrotrichia** Aresch.

##### 1. **Erythrotrichia carnea** J. Ag.

K. B. no. 3. 1932, p. 113.

India: Okha Port.

#### **Goniotrichum** Kütz.

##### 1. **Goniotrichum elegans** (Chauv.) Le Jolis.

K. B. no. 3, 1933, p. 113.

India: Dwarka.

## B. Florideæ.<sup>1</sup>

### I. Nematinales.

#### *Fam. 1. Chantransiaceæ.*

#### **Acrochætium** Nægl.

##### 1. **Acrochætium crassipes** Boergs.

K. B. 1931, no. 1, p. 2, fig. 1.

India: Dwarka.

##### 2. **Acrochætium erectum** Boergs.

K. B. 1932, no. 3, p. 114, fig. 1.

India: Dwarka.

<sup>1</sup> The grouping in the *Florideæ* is based upon KYLIN's "Uebersicht über das System der Florideen" in HARALD KYLIN: Die Florideenordnung Gigartinales (Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 28. Nr. 8, 1932, p. 71).

**3. *Acrochæti* Dwarkense Boergs.**

K. B. 1932, no. 3, p. 114, fig. 2.

India: Dwarka.

***Fam. 2. Helminthocladiaceæ.******Liagora* Lamour.****1. *Liagora ceranoides* Lamx.**

K. B. 1931, no. 1, p. 3.

India: Dwarka.

***Helminthocladia* J. Ag.****1. *Helminthocladia australis* Harv.**

K. B. 1931, no. 1, p. 7.

India: Okha Port.

***Fam. 3. Chetangiaceæ.******Scinaia* Bivona.****1. *Scinaia Hatei* Boergs.**

K. B. 1931, no. 1, p. 5, fig. 3, 4. pl. I, fig. 2.

India: Dwarka, Okha Port, Karachi.

**2. *Scinaia india* Boergs.**

K. B. 1931, no. 1, p. 4, fig. 2, pl. I, fig. 1.

India: Dwarka, Okha Port.

***Gloiophloea* J. Ag.****1. *Gloiophloea fascicularis* Boergs.**

K. B. 1934, no. 1, p. 2, fig. 1, 2, pl. I.

India: Karachi.

***Galaxaura* Lamour.****1. *Galaxaura oblongata* Lamx.**

K. B. 1931, no. 1, p. 3.

India: Dwarka, Karachi.

*Fam. 4. **Bonnemaisoniaceæ.***

**Asparagopsis** Mont.

1. **Asparagopsis Sandfordiana** Harv.

K. B. 1933, no. 3, p. 114.

India: Dwarka, Karachi.

II. **Gelidiales.**

*Fam. 1. **Gelidiaceæ.***

**Gelidium** Lamx.

1. **Gelidium pusillum** (Stackh.) Le Jolis.

LE JOLIS, Liste, p. 139. BORNET, Alg. de Schousboe, p. 268. BØRGESSEN, F., Marine Alg. Canary Islands, Rhodomelaceæ, part 1, p. 83, fig. 44 (Biologiske Meddelelser, VI. 1927. København). *Fucus pusillus* Stackh., Nereis, 1795, p. 17, fig. 6. *Acrocarpus pusillus* Kütz., Tab. Phycol., vol. 18, tab. 37.

This species formed a dense low felted cushion on a stone gathered in the upper littoral zone.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Atlantic coast of Europe, Morocco, Mediterranean Sea, West Indies, Red Sea, Malayan Archipelago, Japan, Easter Island etc.

**Echinocaulon** Kütz.

1. **Echinocaulon acerosum** (Forssk.) Boergs.

K. B. 1933, no. 3, p. 116.

India: Dwarka.

III. **Cryptonemiales.**

*Fam. 1. **Rhizophyllidaceæ.***

**Chondrococcus** Kütz.

1. **Chondrococcus Hornemanni** (Mert.) Schmitz.

K. B. 1933, no. 3, p. 117.

India: Karachi.

**Fam. 2. Squamariaceæ.****Peyssonnelia** Decsne.**1. Peyssonnelia** spec.

A few small sterile specimens fixed to stones are present in my collection from Dwarka. The thallus is about 100  $\mu$  thick. Unicellular rhizoids were numerous. The surface of the thallus was rather smooth and the margin somewhat sinuate and more or less free.

India: Dwarka.

**Fam. 3. Corallinaceæ.****Subfam. 1. Melobesieæ.**

I am sorry to say that my collection of *Lithothamnion* and related genera from Dwarka have not yet been determined.

**Subfam. 2. Corallineæ.****Amphiroa** Lamour.**1. Amphiroa fragilissima** (L.) Lamour.

K. B. 1934, no. 1, p. 7.

A specimen of this species is present in my collection from Dwarka. In this specimen the joints are generally swollen at the top as well as at the base.

India: Dwarka.

**2. Amphiroa anceps** (Lamk.) Decsne.

K. B. 1934, no. 1, p. 7.

India: Karachi, Dwarka.

**Corallina** L.**1. Corallina officinalis** L.

K. B. 1934, no. 1, p. 7.

India: Karachi.

**Jania Lamour.**

**1. *Jania rubens* (L.) Lamx.**

K. B. 1934, no. 1, p. 7.

India: Dwarka.

*Fam. 4. Grateloupiaceæ.*

**Grateloupia C. Ag.**

**1. *Grateloupia indica* Boergs.**

K. B. 1932, no. 3, p. 119, pl. II.

India: Okha Port.

**Halymenia (Ag.) J. Ag.**

**1. *Halymenia porphyroides* Boergs.**

K. B. 1932, no. 3, p. 120, fig. 8, pl. III.

India: Dwarka, Okha Port, Karachi.

**2. *Halymenia venusta* Boergs.**

K. B. 1932, no. 3, p. 124, fig. 11, pl. V.

India: Dwarka.

**3. *Halymenia polydactyla* Boergs.**

K. B. 1932, no. 3, p. 122, fig. 10, pl. IV.

India: Karachi, Okha Port, Dwarka.

**Cryptonemia J. Ag.**

**1. *Cryptonemia undulata* Sonder.**

K. B. 1932, no. 3, p. 125.

India: Karachi, Okha Port, Dwarka.

**2. *Cryptonemia Lomation* (Bertel.) J. Ag.**

K. B. 1934, no. 1, p. 8.

India: Karachi.

## IV. Gigartinales.

*Fam. 1. Solieriaceæ.***Solieria** J. Ag.1. *Solieria robusta* (Grev.) Kylin.

K. B. 1934, no. 1, p. 10.

India: Dwarka, Okha Port, Karachi.

**Sarconema** Zan.1. *Sarconema scinaoides* Boergs.

K. B. 1934, no. 1, p. 12, fig. 9, pl. II.

India: Karachi.

2. *Sarconema furcellatum* Zanard.

K. B. 1932, no. 3, p. 126, fig. 12a, b. K. B., 1934, no. 1. p. 10.

India: Karachi.

3. *Sarconema furcatum* Boergs.

K. B. 1934, no. 1, p. 12, fig. 8, pl. II.

India: Karachi.

4. *Sarconema filiforme* (Sond.) Kylin.

K. B. 1934, no. 1, p. 11, fig. 7.

India: Karachi.

**Meristotheca** J. Ag.1. *Meristotheca papulosa* (Mont.) J. Ag.

K. B. 1934, no. 1, p. 13, figs 10, 11.

India: Karachi.

*Fam. 2. Rhodophyllidaceæ.***Cystoclonium** Kütz.1. *Cystoclonium purpureum* (Huds.) Batt.

K. B. 1934, no. 1, p. 16, fig. 12, pl. IV.

India: Karachi.

## **Calliblepharis Kütz.**

### **1. Calliblepharis fimbriata Kütz.**

K. B. 1932, no. 3, p. 128.

India: Karachi.

## **Fam. 3. Hypneaceæ.**

### **Hypnea Lamour.**

#### **1. Hypnea museiformis (Wulf.) Lamour.**

K. B. 1934, no. 1, p. 17.

India: Karachi.

#### **2. Hypnea Valentiaë (Turn.) Mont.**

K. B. 1934, no. 1, p. 17.

India: Karachi.

#### **3. Hypnea spicifera (Suhr) Harv.**

K. B. 1934, no. 1, p. 18.

India: Karachi.

## **Fam. 4. Plocamiaceæ.**

### **Plocamium Lamour.**

#### **1. Plocamium coccineum (Huds.) Lyngb.**

K. B. 1933, no. 3, p. 123.

India: Karachi.

#### **2. Plocamium Telfairiæ Harv.**

K. B. 1933, no. 3, p. 123.

India: Karachi.

## **Fam. 5. Sarcodiaceæ.**

### **Sarcodia J. Ag.**

#### **1. Sarcodia dichotoma Boergs.**

K. B. 1933, no. 3, p. 122, fig. 8, pl. V.

India: Karachi.

**Fam. 6. Gracilariaceæ.****Gracilaria Grev.****1. Gracilaria confervoides (L.) Grev.**

GREVILLE, Alg. Brit., p. 123. HARVEY, Phycol. Brit., pl. 65. *Fucus confervoides* L., Sp. Plant. II, 1629. For more synonyms compare DE TONI, Syll. Alg. vol. IV, p. 431.

Of this very widely distributed species I have seen a specimen from Karachi.

India: Karachi, A. B. KOTWALL.

Geogr. Distrib. Most warm seas.

**2. Gracilaria foliifera (Forssk.) Boergs.**

K. B. 1933, no. 3, p. 124.

India: Okha Port.

**3. Gracilaria corticata J. Ag.**

K. B. 1933, no. 3, p. 124.

India: Karachi, Dwarka.

**4. Gracilaria arcuata Zan.**

K. B. 1934, no. 1, p. 9, pl. III.

India: Karachi.

**Corallopsis Grev.****1. Corallopsis Cacalia J. Ag.**

K. B. 1934, no. 1, p. 8, fig. 6.

India: Okha Port.

**Fam. 7. Phyllophoraceæ.****Ahnfeltia Fries.****1. Ahnfeltia plicata (Huds.) Fr.**

K. B. 1933, no. 3, p. 117.

India: Karachi.

## V. Rhodymeniales.

### Fam. 1. *Rhodymeniaceæ*.

#### Subfam. 1. Rhodymenieæ.

#### *Botryocladia* Kylin.

##### 1. *Botryocladia leptopoda* (J. Ag.) Kylin.

KYLIN, Die Florideenordnung Rhodymeniales (Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 27, 1931, p. 17, tab. 6, fig. 14). *Chrysymenia uvaria* var. *leptopoda*. J. Ag., Epicrisis p. 324. *Chrysymenia leptopoda* (J. Ag.) Weber, Algues Siboga, p. 467, fig. 200. *Chrysymenia uvaria* Okamura, Icon. Jap. Alg. pl. 184.

forma *luxurians* Børgs.

*Chrysymenia Uvaria* (L.) J. Ag. forma *luxurians* Børgs. in Kew Bulletin, no. 1, 1931, p. 8, fig. 5, pl. II, fig. 1.

In the paper quoted above KYLIN divides the comprehensive genus *Chrysymenia* into several genera, giving the groups into which J. AGARDH divided this genus (l. c.) generic value. In addition KYLIN refers the Indian plant found by me to *Botryocladia leptopoda* = (*Chrysymenia uvaria* var. *leptopoda* J. Ag.) of which a small plant from north-east Australia is found in J. AGARDH's herbarium in Lund. As to AGARDH's description of this variety it must be said that it is not very good, for instance the extremely variable size of the vesicles is not mentioned. Hence, when determining my material I did not pay any attention to this variety. My plant when compared with it is much more richly provided with vesicles and seems on the whole to be much more luxuriantly developed; compare also OKAMURA's above quoted figure (pl. 184, fig. 1) in which the vesicles are placed rather scattered. In the Indian specimens the vesicles are generally present in such great numbers that they cover the branches entirely. It is, too, very characteristic of the Indian plant that the size of the vesicles

varies much. Quite small vesicles and rather big ones up to 4—5 mm in diameter are found mingled together, young ones being developed in between the older ones. The wall of the vesicles is about 60  $\mu$  thick. As pointed out by KYLIN, it consists of two layers of cells. Innermost large cells are found on which now and then a single or, what is rare, a few gland cells are found facing the cavity. Above the large cells near the periphery there is a layer of small cells of somewhat variable size. KYLIN often found it incomplete; in the Indian specimens examined by me it formed a dense cover. Besides the specimen from Australia another specimen from South-Arabia, as mentioned by KYLIN, is found in Herb. J. AGARDH.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Arabian Sea, East Australia, Japan.

## **Coelarthrum** Boergs.

### 1. **Coelarthrum Muelleri** (Sond.) Boergs.

K. B. 1931, no. 1, p. 9, figs. 6, 7.

India: Karachi.

## *Fam. 2. Champiaceæ.*

### **Champia** Desv.

#### 1. **Champia compressa** Harv. var. **seindica** (Harv.) Boergs.

K. B. 1933, no. 3, p. 117, figs. 3, 4; pl. V.

India: Karachi.

#### 2. **Champia somalensis** Hauck.

K. B. 1933, no. 3, p. 119, figs. 5, 6.

India: Dwarka.

#### 3. **Champia indica** Boergs.

K. B. 1933, no. 3, p. 120, fig. 7, pl. VI.

India: Dwarka, Okha Port, Karachi.

**4. *Champia parvula* (Ag.) Harv.**

K. B. 1933, no. 3, p. 122.

India: Okha Port.

***Rhodymenia* Grev.**

**1. *Rhodymenia australis* Sond.**

Sonder in Bot. Zeit. 1845, p. 56. HARVEY, Phycologia Australica, tab. 146. *Acropeltis australis* Kütz., Tab. Phycol., vol. 19. tab. 34.

The specimens from Okha Port are small and sterile and the determination of them therefore not quite certain; from Bombay I have larger but sterile specimens which Mr. S. C. DIXIT has been so kind as to give me.

India: Okha Port, Bombay.

Geogr. Distrib. West Australia.

**VI. Ceramiales.**

**Fam. 1. *Ceramiales*.**

**Subfam. 1. *Ceramiales*.**

***Ceramium* (Roth) Lyngb.**

**1. *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. var. *virgata* Ag.**

K. B. 1934, no. 1, p. 19.

India: Karachi.

**2. *Ceramium miniatum* Suhr.**

K. B. 1934, no. 1, p. 18.

India: Karachi.

***Centroceras* Kütz.**

**1. *Centroceras clavulatum* (Ag.) Mont.**

K. B. 1934, no. 1, p. 18.

India: Karachi, Dwarka.

Subfam 2. **Spyridiæ.****Spyridia** Harv.1. **Spyridia alternans** Boergs.

K. B. 1933, no. 3, p. 125, fig. 9, pl. VII.

India: Karachi.

2. **Spyridia aculeata** (Schimp.) Kütz. var. **inermis** Boergs.

K. B. 1931, no. 1, p. 15.

India: Dwarka.

Subfam. 3. **Spongocloniæ.****Haloplegma** Mont.1. **Haloplegma Duperreyi** Mont.

K. B. 1931, no. 1, p. 14, fig. 9.

India: Okha Port.

Subfam. 4. **Griffithsiæ.****Griffithsia** C. Agardh.1. **Griffithsia tenuis** C. Ag.

K. B. 1931, no. 1, p. 11.

India: Dwarka, Okha Port.

2. **Griffithsia flabelliformis** Harv. (?).

HARVEY in London Journal 1844, p. 540. *Griffithsia tasmanica* Kütz., Tab. Phycol. vol. XII, pl. 19. ASKENASY, Alg. Exp. Gazelle, p. 36, tab. IX, figs 2, 3. *Griffithsia grandis* Kütz., Tab. Phycol., vol. XII, pl. 19.

At Dwarka a large *Griffithsia* was common, but although I have studied very much material all was sterile, and an exact determination is therefore out of the question. Nevertheless I feel sure that the Indian specimens are to be referred to *Gr. flabelliformis* Harv., as the vegetative thallus seems to agree perfectly with HARVEY's description as well as

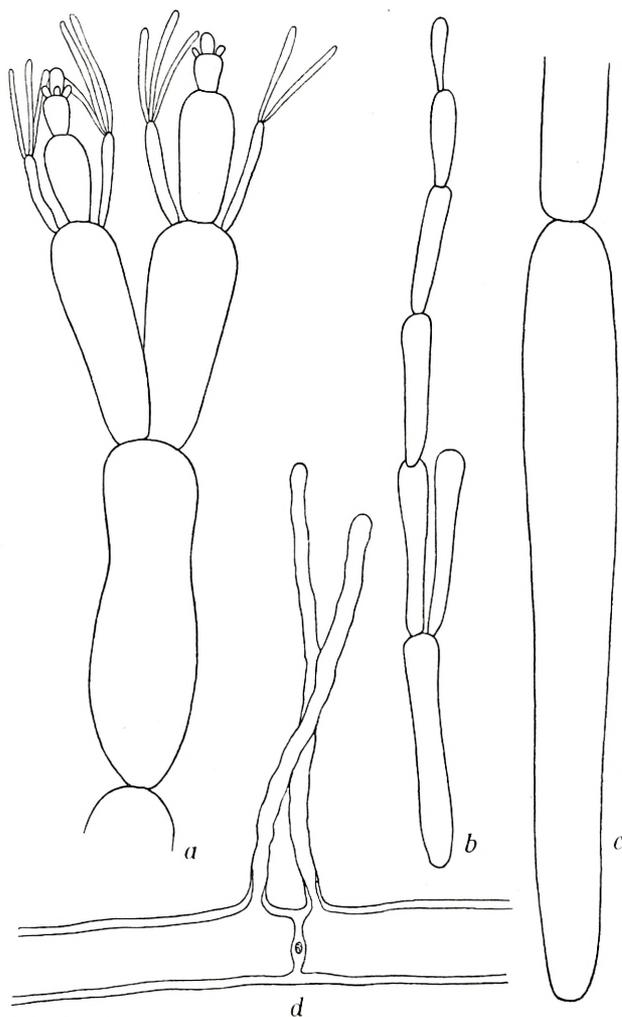


Fig. 6. *Griffithsia* spec. *a, b*, parts of the thallus near the apex; *c*, cell from near the base, *d*, part of thallus with rhizoids (*a*, about 150:1, *b, c, d* about 35:1).

with ASKENASY'S. When compared with KÜTZING'S figures of *Gr. tasmanica* and *Gr. grandis* the Indian specimens seem to have an intermediate position between these, the cells higher up in the thallus, reaching a breadth of about 2 mm,

thus being broader than those found in *Gr. tasmanica* and not quite so large as the cells in *Gr. grandis*.

India: Dwarka, Okha Port.

Geogr. Distrib. Tasmania, New Zealand, St. Paul.

### 3. *Griffithsia* spec.

This fine *Griffithsia* (Plate I) was found cast ashore at Okha Port. As the figure shows, it forms erect tufts, the branches being almost parallel and the filaments as well as the branches being straight and upward directed. The filaments are repeatedly furcated. The cells in the filaments are nearly cylindrical. Near the base the cells are about 250  $\mu$  thick and often very long, 2—3 mm or sometimes more (Fig. 6 c). Upwards the cells become gradually shorter and thinner. In the upper ends of the filaments the cells are almost oval and often a little broader at their upper ends (Fig. 6 a, b). Round the young cells a whorl of very perishable, a few times furcated hairs occur. Dwarf shoots are not present.

This plant is no doubt related to *Griffithsia subcylindra* Okam.<sup>1</sup> but the habit of the two plants seems to be rather different, and hairs are not recorded to be present in the Japanese plant. The Indian plant being sterile I prefer to let it remain unnamed.

India: Okha Port.

## Fam. 2. *Delesseriaceæ*.

### Sufam. 1. *Delesserieæ*.

#### *Hypoglossum* Kütz.

##### 1. *Hypoglossum spathulatum* Kütz.

K. B. 1932, no. 3, p. 128, fig. 13.

India: Okha Port.

<sup>1</sup> OKAMURA, K., On the Algæ from the Island Hatidyo (Records of Oceanographic Works in Japan, Vol. II, no. 2, p. 99, pl. 8, Tokyo 1930).

## Membranoptera Stackh.

### 1. Membranoptera Murrayi Boergs.

K. B. 1933, no. 3, p. 130, figs 13—14, pl. VIII.

India: Karachi.

## Subfam. 2. Nitophylleæ.

### Myriogramme Kylin.

#### 1. Myriogramme okhaensis Boergs.

K. B. 1931, no. 1, p. 22, fig. 14, pl. II, fig. 3.

India: Okha Port, Karachi.

## Nitophyllum Grev.

#### 1. Nitophyllum punctatum (Stackh.) Grev.

K. B. 1934, no 1, p. 19.

India: Karachi.

## Subfam. 3. Sarcomeniæ.

### Platysiphonia Boergs.

#### 1. Platysiphonia miniata (Ag.) Boergs.

BØRGESEN, Sur *Platysiphonia* nov. gen. et sur les organes mâles et femelles du *Platysiphonia miniata* (Ag.) J. Ag. (Recueil de Traavaux Cryptogamiques dédiés à LOUIS MANGIN, Paris 1931). *Sarcomenia miniata* (Ag.) J. Agardh, BØRGESEN in K. B. 1931, no. 1.

When I mentioned this species in the Kew Bulletin (l. c.) I based my description on a tetrasporic specimen, later on I succeeded in finding sexual plants and after having examined these I came to the conclusion that it was most correct to place this species and some related ones as belonging to a special genus: *Platysiphonia*.

India: Okha Port.

### Cottoniella Boergs.

#### 1. Cottoniella fusiformis Boergs.

K. B. 1931, no. 1, p. 20.

India: Karachi.

**Claudea Lamour.****1. Claudea elegans Lamour.**

K. B. 1933, no. 3, p. 132.

India: Karachi.

**Fam. 3. Rhodomelaceæ.****Subfam. 1. Laurenciææ.****Laurencia Lamour.****1. Laurencia cruciata Harv.**

K. B. 1933, no. 3, p. 135.

India: Dwarka.

**2. Laurencia pannosa Zan.**

K. B. 1933, no. 3, p. 135.

India: Dwarka.

**3. Laurencia virgata J. Ag.**

K. B. 1934, no. 1, p. 21.

India: Karachi.

**4. Laurencia hypnoides Børgs.**

K. B. 1934, no. 1, p. 20.

India: Karachi.

**5. Laurencia obtusa (Huds.) Lamx.**var. *divaricata* and var. *majuscula* Harv.

K. B. 1933, no. 3, p. 135 and K. B. 1934, no. 1, p. 20.

India: Dwarka.

**6. Laurencia filiformis (Ag.) Mont.**

K. B. 1934, no. 1, p. 20.

India: Karachi.

**7. Laurencia platyclada Børgs.**

K. B. 1934, no 1, p. 21, fig. 13, pl. III.

India: Karachi.

8. **Laurencia pedicularioides** Boergs.

K. B. 1933, no. 3, p. 136, pl. 9.

India: Dwarka.

Subfam. 2. **Chondrieæ.**

**Chondria** (C. Ag.) Harv.

1. **Chondria tenuissima** (Good. et Woodw.) Ag.

K. B. 1933, no. 3, p. 132.

India: Karachi.

2. **Chondria cornuta** Boergs.

K. B. 1932, no. 3, p. 130, fig. 15.

India: Karachi.

3. **Chondria dasyphylla** Ag.

K. B. 1932, no. 3, p. 132; 1933, no. 3, p. 133.

var. *stellata* Boergs.

K. B. 1933, p. 133, fig. 15, 16, pl. IX.

India: Dwarka.

**Acanthophora** Lamour.

1. **Acanthophora dendroides** Harv.

K. B. 1934, no. 1, p. 22, fig. 14, pl. IV.

India: Dwarka.

2. **Acanthophora Delilei** Lamx.

K. B. 1933, no. 3, p. 134.

Some of the sterile material referred to this species is perhaps *A. muscoides*.

India: Karachi, Okha Port.

Subfam. 3. **Polysiphonieæ.**

**Polysiphonia** Grev.

1. **Polysiphonia ferulacea** Suhr.

K. B. 1931, no. 1, p. 16.

India: Dwarka.

**2. Polysiphonia elongata** (Huds.) Harv.

K. B. 1934, no 1, p. 25.

India: Karachi.

**3. Polysiphonia variegata** (Ag.) Zan.

K. B. 1934, no. 1, p. 26.

India: Karachi, Okha Port.

**Roschera** Sonder.**1. Roschera glomerulata** (C. Ag.) Web. v. B.

K. B. 1931, no. 1, p. 17, fig. 11.

India: Dwarka, Okha Port.

Subfam. 4. **Lophotalieæ.****Lophocladia** Schmitz.**1. Lophocladia Lallemandi** (Mont.) Schmitz.

K. B. 1934, no 1, p. 28.

India: Okha Port.

**Spirocladia** Boergs.**1. Spirocladia barodensis** Boergs.Kgl. Danske Vidensk. Selskabs Biologiske Meddelelser, X, 8.  
København 1933.

India: Okha Port.

Subfam. 5. **Herposiphonieæ.****Herposiphonia** Naegl.**1. Herposiphonia tenella** Nägl.

K. B. 1932, no. 3, p. 130.

India: Dwarka.

## Subfam. 6. Polyzonieæ.

### **Leveillea** Decsne.

#### 1. **Leveillea jungermannioides** (Mart. et Her.) Harv.

HARVEY in Mar. Bot. West Austr., 1855, p. 539. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 392, pl. 6, figs. 1—13; pl. 14, figs. 18—27. *Amansia jungermannioides* Martens et Hering in Flora, 1836, p. 485. For more literature see DE TONI, Syll. Alg. vol. IV, p. 1033.

The specimens found at Dwarka were all large but sterile. At Tuticorin I have found only a few small specimens provided with tetrasporangia. As described by FALKENBERG, l. c., p. 398 the tetrasporangia are developed in the basal part of the young long shoots; the fertile specimens were gathered in March.

India: Dwarka.

Geogr. Distrib. Red Sea, Indian Ocean, Australia.

## Subfam. 7. Pterosiphonieæ.

### **Pterosiphonia** Falkenb.

#### 1. **Pterosiphonia cloiophylla** (Ag.) Falkb.

K. B. 1934, no. 1, p. 29.

India: Karachi.

## Subfam. 8. Dasyeæ.

### **Heterosiphonia** Mont.

#### 1. **Heterosiphonia Muelleri** (Sond.) De Toni.

K. B. 1931, no. 1, p. 18, fig. 12, pl. II, fig. 2.

India: Dwarka, Okha Port.

#### 2. **Heterosiphonia Wurdemanni** (Baill.) Falkb.

forma *laxa* Boergs. K. B. 1934, no. 1, p. 29.

India: Okha Port.

**Dasya C. Ag.****1. *Dasya flagellifera* nov. spec.**

Frons ad 14 cm alta, in exsiccatis violacea-purpurea, mollissima, filiformis et teretiuscula, quoquoversum ramosa et penicillata, articulata et polysiphonia, articulis diametro fere æqualibus e cellulis pericentralibus quinis et cellula una centrali compositis. Frons corticata, in juvenili parte plantæ nuda. Rami irregulariter ordinati, in parte basali thalli longiores, sursum gradatim breviores. Penicilli, in parte adultiori thalli desunt, ramosi, monosiphonii, articulati, e cellulis in parte basali æque longis ca. 70—80  $\mu$  latis, ad apicem gradatim tenuioribus, partibus superioribus penicillorum flagriformibus, 2—3  $\mu$  latis, formatis. Penicilli curvati ad summam thalli vertentes. Stichidia in ramulis formata, ovato-lanceolata, pedicello uniarticulato munita.

Cystocarpia et antheridia ignota.

India: Okha Port, BØRGESEN no. 5549 (type), cast ashore.

The *Dasya* (Plate I) described above is an easily recognizable plant because of the flagella-like ends of the penicilli (Figs. 7, 8). These are curved upwards in such a way that the thin flagella-like upper ends become nearly parallel to the main stem. The largest specimen (I have found only two) reaches a height of nearly 14 cm, the main branches are about 1 mm thick. While the young branches are naked the older ones soon become corticated by means of rhizoids growing out from the pericentral cells and running down along the walls of these. In the young filaments not yet covered with cortex the segments are a little longer than their breadth; for instance one filament was 110  $\mu$  thick and the segments about 140  $\mu$  long; in the older filaments, densely covered with cortex, the segments

become longer in proportion to the increased thickness of the branch.

The plant (Plate I) is much and rather irregularly ramified, some of the penicilli now and then being transformed into branches, and furthermore adventitious branches are often formed from the older branches. While in the old parts of the thallus the branches are naked, the penicilli being shed, the younger and young parts are densely covered by these. The basal segment of each penicillus becomes plurisiphonous and enters as a segment into the sympodium of the main stem; all other segments in the ramified penicillus remain unicellular. The divergence between the ramuli is rather irregular, about  $\frac{1}{3}$ , but up to nearly  $\frac{1}{2}$ . The basal cells in the penicilli are the largest ones, about 70—80  $\mu$  thick, upwards the cells decrease rather quickly in size and all the branchlets of the penicillus end in long flagellate, upward directed filaments.

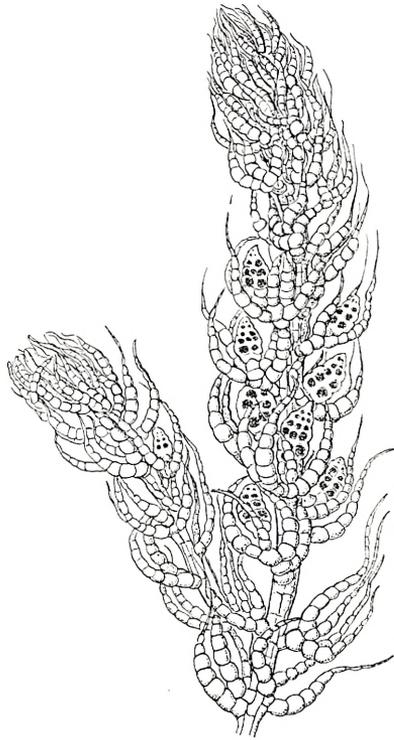


Fig. 7. *Dasya flagellifera* Boergs.  
Part of the thallus with stichidia.  
(About 40:1).

The stichidia (Fig. 7, 8) are formed by one of the branchlets in the penicilli; the basal cell in the branchlet remains unicellular forming a short stipe, while the other cells become plurisiphonous. When young the stichidia

are ovate-oblong of shape, becoming subcylindrical when they get older. The sporangia are about  $130\ \mu$  broad. Only tetrasporic plants were found.

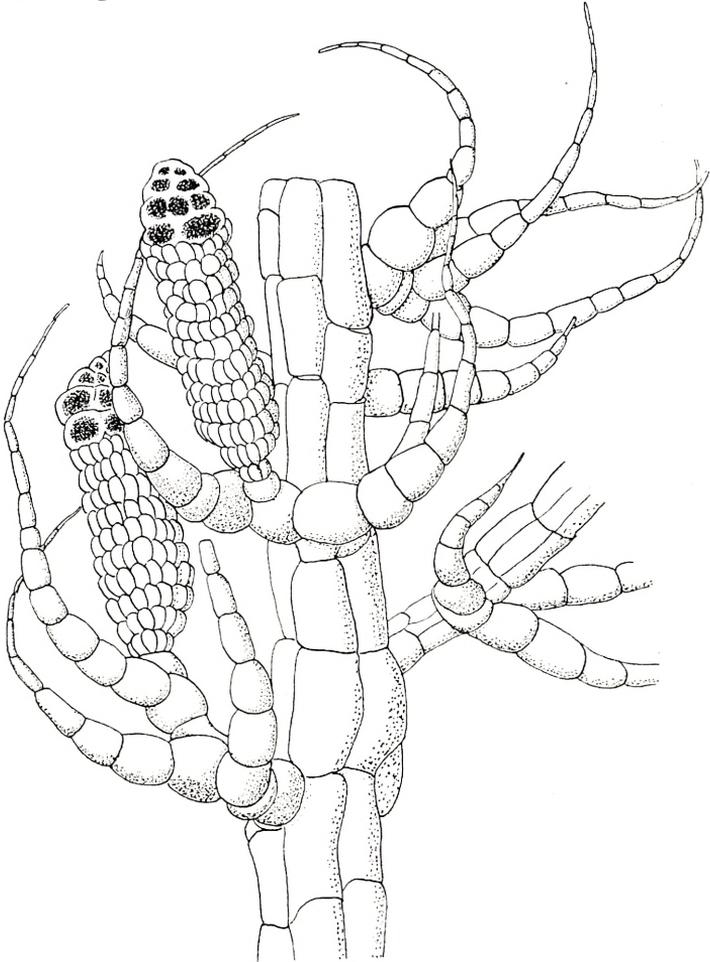


Fig. 8. *Dasya flagellifera* Boergs. Part of the thallus with stichidia.  
(About 150:1).

#### **Dasya spec.**

Besides the above described species a few others are found in my collections from Dwarka and Okha Port, one

of these resembling *D. punicea* very much, but the material is so poor that a determination was not possible.

*Genera incertæ sedis.*

**Falkenbergia** Schmitz.

1. *Falkenbergia rufanulosa* (Harv.) Schmitz.

K. B. 1933, no. 3, p. 132.

India: Dwarka.

TABLE OF SPECIES SHOWING THEIR  
GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

I wish to mention that in order to work out this list the very comprehensive table of distribution of the Malayan Algæ prepared by Madame WEBER v. BOSSE in her most valuable work on the Algæ of the Siboga-Expedition has been of very great help to me.

On account of varying definitions of species, uncertain information about localities etc. mistakes may of course occur.

	Atlantic Ocean			Cape	Indian Ocean				Pacific			
	West India, America	Europe, Africa	Mediterranean		Red Sea	Africa, India, Ceylon	Malayan Archipelago	S. W. Australia	Japan	N. E. Australia	Polynesia	America
<i>Chlorophyceæ.</i>												
<i>Enteromorpha flexuosa</i> (Wulf.) J. Ag...	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+
<i>Ulva Lactuca</i> L.....	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Endoderma leptochæte</i> Huber .....		+										
<i>Valonia ægagropila</i> C. Ag. ....	+	+	+		+	+	+				+	
<i>Cladophoropsis Sundanensis</i> Reinb. ....							+					
<i>Boodlea composita</i> (H. et H.) Brand....		+				+	+		+		+	

	Atlantic Ocean			Cape	Indian Ocean				Pacific			
	West India, America	Europe, Africa	Mediterranean		Red Sea	Africa, India, Ceylon	Malayan Archipelago	S. W. Australia	Japan	N. E. Australia	Polynesia	America
<i>Valoniopsis pachynema</i> (Mart.) Boergs..	+					+	+			+	+	
<i>Willella ordinata</i> Boergs. <sup>1</sup> .....												
<i>Chaetomorpha media</i> (Ag.) Kütz .....	+						+	+		+	+	
— <i>Linum</i> (Muell.) Kütz.....	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	
<i>Acetabularia caliculus</i> Quoi et Gaimard	+					+		+	+			
<i>Codium tomentosum</i> (Huds.) Stackh....	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
— <i>elongatum</i> Ag. ....	+	+	+	+	+	+	+		+		+	
<i>Udotea indica</i> A. & E. S. Gepp.....						+						
<i>Halimeda Tuna</i> (Ell. et Sol.) Lamx....	+	+	+		+	+	+		+		+	+
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) Ag.....	+	+	+	+			+	+	+		+	+
— <i>hypnoides</i> Lamour.....	+	+					+	+	+			
<i>Caulerpa sertularioides</i> (Gmel.) Howe..	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
— <i>taxifolia</i> (Vahl) Ag. ....	+	+			+	+	+		+	+	+	
— <i>scalpelliformis</i> (R. Br.) Web.v.B.		+			+	+	+	+	+	+		
— <i>racemosa</i> (Forssk.) Web. v. B..	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Vaucheria piloboloides</i> Thur. ....		+	+									
<i>Ostreobium Reinecke</i> Born.....	+						+				+	
<i>Phaeophyceae.</i>												
<i>Ectocarpus Mitchellæ</i> Harv.....	+	+										+
<i>Myriogloea Sciurus</i> (Harv.) Kuck. ....				+						+		
<i>Gonodia arabica</i> (Kütz.) Boergs.....		+				+						
<i>Nemacystus decipiens</i> (Sur.) Kuck.....									+			
<i>Rosenvingea intricata</i> (J. Ag.) Boergs....	+	+					+				+	
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derb. et Sol.	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
— <i>stellata</i> (Boergs.) Boergs....												
<i>Hydroclathrus cancellatus</i> Bory. ....	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sphacelaria tribuloides</i> Menegh.....	+	+	+	+	+	+	+	+				
— <i>furcigera</i> Kütz.....	+	+	+	+	+	+	+	+				+
<i>Spathoglossum variabile</i> Fig. et De Not.					+	+						
<i>Stoechospermum marginatum</i> (Ag.) Kütz.					+	+						
<i>Zonaria variegata</i> (Lamx.) Ag. ....	+	+			+	+	+			+	+	
<i>Padina Commersonii</i> Bory .....	+				+	+	+	+	+	+	+	
<i>Dictyopteris australis</i> Sond. ....						+		+		+		
<i>Dictyota Bartayresiana</i> Lamour.....	+	+			+	+	+	+				

<sup>1</sup> Endemic species in italics.

	Atlantic Ocean			Cape	Indian Ocean				Pacific		
	West India, America	Europe, Africa	Mediterranean		Red Sea	Africa, India, Ceylon	Malayan Archipelago	S. W. Australia	Japan	N. E. Australia	Polynesia
<i>Cystophyllum muricatum</i> (Turn.) J. Ag.							+			+	+
<i>Sargassum tenerrimum</i> J. Ag.											
<i>Rhodophyceæ.</i>											
<i>Erythrotrichia carnea</i> J. Ag.	+	+	+								+
<i>Goniotrichum elegans</i> (Chauv.) Le Jolis	+	+	+		+	+	+		+		+
<i>Acrochætium crassipes</i> Boergs.	+										
— <i>erectum</i> Boergs.											
— <i>Dwarkense</i> Boergs.											
<i>Asparagopsis Sandfordiana</i> Harv.								+	+		
<i>Liagora ceranoides</i> Lamx.	+	+			+	+	+	+	+		
<i>Helminthocladia australis</i> Harv.								+	+		
<i>Scinaia Hatei</i> Boergs.											
— <i>indica</i> Boergs.											
<i>Gloiophloea fascicularis</i> Boergs.											
<i>Galaxaura oblongata</i> Lamx.	+	+	+		+	+	+		+		
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackh.) Le Jolis	+	+	+		+		+	+	+		+
<i>Echinocaulon acerosum</i> (Forssk.) Boergs.	+	+	+		+	+	+		+		
<i>Chondrococcus Hornemanni</i> (Mert.) Schmitz					+	+	+	+	+		+
<i>Amphiroa fragilissima</i> (L.) Lamour	+	+	+			+	+	+	+		+
— <i>anceps</i> (Lamk.) Decsne.	+				+	+	+		+		
<i>Corallina officinalis</i> L.	+	+	+			+	+		+		
<i>Jania rubens</i> (L.) Lamx.	+	+	+		+	+	+		+		+
<i>Grateloupia indica</i> Boergs.											
<i>Halymenia porphyroides</i> Boergs.					+						
— <i>venusta</i> Boergs.											
— <i>polydactyla</i> Boergs.											
<i>Cryptonemia undulata</i> Sonder.								+			
— <i>Lomation</i> (Bertel) J. Ag.		+	+								
<i>Solieria robusta</i> (Grev.) Kylin.								+	+		
<i>Sarconema furcellatum</i> Zanard.					+	+					
— <i>scinaoides</i> Boergs.											
— <i>furcatum</i> Boergs.											
— <i>filiforme</i> (Sond.) Kylin.								+			
<i>Meristotheca papulosa</i> (Mont.) J. Ag.					+						





## SOME PLANT GEOGRAPHICAL CONSIDERATIONS

With a map (plate II) showing the distribution of some of the species.

In view of the fact that this investigation can only be based upon the very small number of species till now found in the northern Arabian Sea, in proportion to what more thorough investigations ought to produce the result must of course temporarily be considered rather incomplete, and the figures mentioned must only be taken as quite preliminary; but nevertheless this comparison seems to me to give something of interest.

I have several times before pointed out the striking fact that several characteristic species hitherto only known from West- and South-Australia have now also been found in the northern part of the Arabian Sea. It is therefore of interest first to examine how many of the species found in the northern Arabian Sea are also present in West- and South-Australia. But before starting this comparison I wish to point out that of the 137 species and varieties mentioned in the list, 22 are described as new and must therefore for the present be considered endemic; and to these must further be added *Udotea indica* A. & E. S. Gepp which till now has been found nowhere else. When these 23 species are deducted 114 species are left. Of these 114 species 54 or 47.4 % are also found in West- and South-Australia and if the whole of Australia is considered the common number will rise to 60 species or 52.6 %, i. e. a little more than half. Among the species in common are several characteristic Australian species: *Dictyopteris australis*, *Cryptonemia undulata*, *Sarconema filiforme*, *Claudea elegans*

(a fragment of this species has according to M<sup>me</sup> WEBER VAN BOSSE been found at Ambon), *Laurencia cruciata* and *Laurencia filiformis*, *Heterosiphonia Muelleri* (also found in a few places in the Malayan Archipelago), *Ceramium miniatum* (also known from Peru). While these characteristic species with the exceptions mentioned have so far been known only from Australia, I shall in this connection mention some other Australian species which are also known from Japan and nowhere else until they were now found in the northern part of the Arabian Sea also, namely: *Coelarthrum Muelleri*, *Botryocladia leptopoda*, *Helminthocladia australis*, *Asparagopsis Sandfordiana*, *Plocamium Telfairiæ* (also known from Mauritius), besides *Solieria robusta*, *Falkenbergia rufolanosa* and *Laurencia obtusa majuscula* (the 3 last mentioned also found in the Malayan Archipelago). The occurrence of these species, almost all large and characteristic, so far from their earlier known habitats must be said to be highly interesting. To be sure it must be considered that the climatic conditions under which the algæ live in the above-mentioned areas may be supposed to be somewhat alike since in the Arabian Sea the Tropic of Cancer passes just between the localities I have examined, as Karachi lies at about 25° n. lat. and Dwarka and Okha Port a little north of 22° n. lat., and the Tropic of Capricorn passes about the middle of the West coast of Australia. But even if the climatic conditions seem to be much the same and thus must be supposed to create the conditions requisite for a somewhat similar algal flora, the whole tropical belt comes in between as an obstruction. In this connection I shall only point out that already at Bombay the conditions are very different from those at Dwarka and the algal flora accordingly quite different. And the tropical Malayan algal flora must

be said to be so well known in consequence of M<sup>me</sup> WEBER'S thorough investigations that most likely rather few of the above-mentioned species or none at all will be found here except the few species already mentioned.

With Japan there are 55 species (48 %) in common. Besides the above-mentioned species in common with Australia and now also found in the northern part of the Arabian Sea I shall further mention *Nemacystus decipiens* till now only known from Japan where it is a common species and used for food by the population.

With the Cape there is a somewhat smaller number of the species till now found in the Arabian Sea in common, viz. 28 (24.5 %). But among these 28 species are several characteristic species which till now have only been known from the Cape or have their main distribution there, such as *Calliblepharis fimbriata*, *Hypnea spicifera*, *Halymenia porphyroides*, *Laurencia virgata*, *Pterosiphonia cloiophylla* as well as *Myriogloea Sciurus* (also known from Australia) and *Platysiphonia miniata* (also known from Cadiz).

With the Malayan Archipelago there are 63 species in common or 55 %. By far the most of these species have a large distribution inside the tropical and subtropical belt.

With southern India, Ceylon as well as tropical Africa the number of species in common is 53 or 46.6 %, rather a small number, but it must be considered that most of the areas in question have been comparatively little examined or the collections made there are in most cases not worked out yet.

With the Red Sea there are 44 species or 38.5 % in common; among these I shall just mention *Meristotheca papulosa* which appears to come very near to *Meristotheca japonica*; besides *Laurencia obtusa* var. *divaricata*, *Laurencia hyp-*

*noides* and furthermore *Sarconema furcellatum* (also known from Somali-Land) and *Laurencia pannosa*, also known from the Malayan Archipelago.

If we at last pass on to the Mediterranean and the Atlantic Ocean the number of species in common with them is 68 or 59.6 %. This large number is of course principally due to the fact that these areas of the sea belong to the best known and if the list is examined a little more carefully it will be seen that by far the most of the species common to the localities are tropical or subtropical species with a large distribution. But it cannot be denied that among these species some are found which deserve to be noticed a little more carefully. Thus the presence of *Cystoclonium purpureum* in the Arabian Sea seems strange. *Cystoclonium purpureum* is an alga occurring from the coasts of the Murman and White Sea down to the coasts of France and by JÓNSSON and myself in our paper "On the distribution of the marine Algæ of the Arctic Sea and of the northernmost part of the Atlantic" (Botany of the Færöes, Part III, Copenhagen 1908, Appendix) referred to the cold-boreal group; it is reported from the Adriatic Sea but its presence there is rather uncertain. It is consequently rather remarkable to find it in the northern part of the Arabian Sea. The same is the case with *Ceramium rubrum virgatum* which, according to what Dr. H. E. PETERSEN who has made the study of the genus *Ceramium* a speciality, has most kindly communicated to me about the Indian plant, is quite identical with the form which is found for instance along the coasts of the Færöes. *Ceramium rubrum virgatum* is according to J. AGARDH (Species Alg., vol. II, p. 128) distributed from the Arctic Sea southwards to Spain (Cadiz) and furthermore it is said to be known from Brazil and "in mari australi"; whether the plants

from the last mentioned localities are the same as the northern form is, however, uncertain and can only be proved through examination of original specimens.

Further *Polysiphonia elongata* must be mentioned as very common along the coast of the northern Atlantic Ocean where on the European side it extends as far as till North Africa. In the Arctic Sea it is known from West Greenland and Spitzbergen and accordingly referred by JÓNSSON and myself to the boreal-arctic group; it is reported from Brazil but at all events skips West India and tropical Central America; moreover it has been found in the Mediterranean and the Black Sea. Then there is *Ahnfeltia plicata* which is found in several localities in the Arctic Sea to which in 1933 was added East Greenland where it has been found by mag. sc. SØREN LUND in Hurry Inlet. In JÓNSSON's and my paper it is referred to the boreal-arctic group. In the North Atlantic it extends to the coasts of Spain; it is reported from Brazil and the Kerguelen Islands. Finally *Corallina officinalis* must be mentioned; it is found at the shores of the Murman and White Sea, and round Iceland, passing southwards along the European coasts; furthermore in the Mediterranean and the Black Sea and at Japan. In JÓNSSON's and my paper it is referred to the cold-boreal group.

Concerning *Membranoptera Murrayi* I should like, while I am mentioning these northern species, to point out that, if I, when I described it as a new species, had been aware that several northern species were found in the Arabian Sea I should most certainly not have separated it from *Membranoptera alata* to which the North Indian plant is very related. Regarding the distribution of *Membranoptera alata* it is known from Arctic North America, South West

Iceland and Finmark in the North, passing through the North Atlantic to the coasts of France, and has moreover been found in Kamtschatka. In JÓNSSON'S and my paper it is referred to the cold-boreal group.

Of species with a western distribution I have still to mention *Nitophyllum punctatum* distributed in the Atlantic and the Mediterranean Sea and *Polysiphonia variegata* and *Heterosiphonia Wurdemanni* known from the West Indies and the Mediterranean Sea, the latter found also in the Malayan Archipelago.

In connection with my statement above concerning *Membranoptera Murrayi* I may further point out that, several other of the species described as new must be said to be very closely related to earlier described species. As to these facts I refer the reader to my description of the species in question, only mentioning here that *Scinaia indica*, *Halymenia venusta* and *Champia indica* come very near to *Scinaia moniliformis* J. Ag., *Halymenia Harveyana* J. Ag. and *Champia affinis* (H. et H.) J. Ag. from South Australia and that *Halymenia polydactyla* is nearly related to *Halymenia Agardhii* from the West Indies and Japan. On the other hand, several of the species which I thought I could refer to earlier described species have often shown small divergences, but for want of reliable (type specimens) and sufficient material of these species for comparison with the Indian specimens, and since I have often had in the Indian material only a single or very few specimens for examination, I have preferred to refer these specimens to earlier known species, at the same time pointing out these divergences. To such species must be reckoned for instance: *Agardhiella robusta*, *Botryocladia leptopoda*, *Coelarthrum Muelleri*, *Heterosiphonia Muelleri*, *Platysiphonia miniata* and *Hypnea spicifera*.

On account of the long isolation to which the algal flora in the northern part of the Arabian Sea has been exposed and through which the external conditions have of course been altered more or less it is, however, not to be wondered at that a differentiation has taken place more or less and that the species here show bigger or smaller divergences from the nearly-related forms from the distant localities where they are now met with.

But how are we to explain this strange discontinuous distribution? If it had to be explained by means of the existing conditions it would be difficult or rather, impossible. So much can be said at all events that the present nearly related algal floras now living so far from each other must be supposed to originate from an area which in former times they had in common. Whether an earlier existing Gondwanaland<sup>1</sup> will be taken as a starting point or WEGENER's<sup>2</sup> ingenious hypothesis<sup>3</sup> on the origin of the continents and oceans is to be adopted, will be of minor importance.

Already SVEDELIUS has in his well known work: "On the discontinuous geographical distribution of some tropical and subtropical marine Algae"<sup>4</sup> examined the distribution

<sup>1</sup> On this question compare ARGAND, É., *La Tectonique de l'Asie* (Congrès Géologique International. Comptes rendus de la XIII<sup>e</sup> Session, en Belgique 1922, Liège 1924, pp. 313—221, fig. 6).

<sup>2</sup> WEGENER, ALFRED, *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. 4te umgearbeitete Auflage. Die Wissenschaft, Bd. 66. Braunschweig 1929.

<sup>3</sup> As might be expected, this bold hypothesis brought about a lively discussion among geologists and zoologists as well as botanists, and while several scientists have accepted it, it has of course also met with much criticism among botanists too. See *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, zweite Aufl., 4ter Bd. *Geographie der Pflanzen*, 2. *Genetische Pflanzengeographie (Epiontologie)* von C. SCHRÖTER mit Beiträgen von F. FIRBAS 1934.

<sup>4</sup> In *Arkiv för Botanik*, Bd. 19, Stockholm 1924.

of several groups and species of algæ in the Indian Ocean in connection with their (or nearly related forms') distribution in the Mediterranean Sea and speaks of a former centre in the Indian Ocean common to the species that have now migrated to the Mediterranean.

Regarding the remarkable presence of the north-European species in the Arabian Sea they must be supposed, if really present there, to have come there from the north-west when open connections with the Indian Ocean still existed, in quite the same way as SVEDELIUS, as mentioned above, is of opinion that several forms in the Mediterranean have come there from the southeast. HAMEL<sup>1</sup> and later FELDMANN<sup>2</sup> because of new discoveries of Indo-Pacific algæ in the Mediterranean have expressed their opinion in accordance with SVEDELIUS.

It is of course another question how it has been possible for these northern algæ to live so near the tropical zone.

First it must be pointed out that our knowledge of the oceanographical conditions in the northern part of the Arabian sea seems yet to be rather incomplete. According to the chart of Deutsche Seewarte the temperature of the coldest month, February, is near Karachi about 22° C. and in the warmer months about 3° higher, temperatures which must be said to be very high or rather too high for these northern species. But of course areas with colder water may be found in some localities. As during the north east monsoon the wind in the Arabian Sea blows from the shore and consequently the surface water is carried away from land, it must be supposed that some upwelling of

<sup>1</sup> HAMEL, G., Origine de la Flore de la Méditerranée orientale. *Travaux Cryptogamiques dédiés à Louis Mangin*. Paris 1931, p. 311.

<sup>2</sup> FELDMANN, J., Note sur quelques Algues marines de Tunisie. *Station Océanographiques de Salammbô*. Notes No. 24, Tunis 1931.

cold water from the deep takes place, but nothing more definite seems to be known about this, especially regarding the conditions near Karachi. Nevertheless some observations from other localities in the Arabian Sea seem to indicate that something similar may also take place there.

Quite recently in "Nature", Jan. 20, 1934, pp. 87—88 the leader of "The John Murray Expedition to the Arabian Sea", Lieut.-Col. R. B. SEYMOUR SEWELL has given a preliminary communication of some of the results obtained. He writes: "At three places along the Arabian coast, lines of stations were run in order to detect if possible, any upwelling of cold antarctic bottom-water; but so far as our observations go, there was no sign of any such phenomenon. On two occasions, off Ras Sukra and Ras Madraka, at the two ends respectively of Sukra Bay, there was a definite fall in the temperature of the surface water by as much as  $2.5^{\circ}$ ; this apparently was not due to the upwelling of deep water, but was probably caused by water upwelling from only moderate depths under the influence of the tidal currents". When this takes place off the Arabian coast it may as well take place off the Indian coast near Karachi, where these northern Algæ have been found. Further south they surely do not exist; in any case I have not come across any of them in my material from Dwarka and Okha Port. But here too the temperature of the sea seems to be rather low. Thus HORNELL in his work on the marine zoology of Okhamandal mentions several times the low temperature of the sea, for instance p. 3 where he writes: "The cause of the unsatisfactory diving lay in the chilliness of the December and January winds and the comparatively low temperature of the water".

The algal flora at present found in the northern part of

the Arabian Sea may be said in some measure to form a parallelism to the algal flora of the West Indies, as the algal floras of both these areas show a considerable likeness to areas at present very distant, the West Indian algal flora showing great likeness to that of the Indo-Pacific Ocean.

Already GEORGE MURRAY mentioned this strange resemblance. In "Phycological Memoirs", part. II, 1893, p. 68 he writes: "We have here two tropical marine floras cut off from each other by a permanent continental area, and communicating only via the Cape". Regarding the genus *Caulerpa* SVEDELIUS<sup>1</sup> pointed this out in 1905 in his valuable work on the *Caulerpas* of Ceylon, arriving at the conclusion that this great resemblance is due to former open connections with the Pacific, and OSTENFELD<sup>2</sup> (1915) in his paper on the distribution of the seagrasses and I myself<sup>3</sup> regarding the whole flora in the concluding comments in my West Indian algal flora have come to the same conclusion in accordance with the hypothesis of SVEDELIUS.

In quite the same way as the West-Indian algal flora was completely cut off from any connection with the closely related Indian-Pacific algal flora by the formation of Central America, thus the algal flora at present found in the northern part of the Arabian Sea and which shows relationships to the north-west with that of the Mediterranean Sea and the North-Atlantic and towards the south and east with the Cape, Australia and Japan must have been cut off partly by an altered distribution of land and

<sup>1</sup> SVEDELIUS, N., Ecological and Systematic Studies of the Ceylon Species of *Caulerpa*. Ceylon Marine Biological Reports, no. 4, June 1906.

<sup>2</sup> OSTENFELD, C. H., On the geographical distribution of the Sea-Grasses. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, vol. 27, N. S. Pt. 2, Melbourne 1915.

<sup>3</sup> BØRGESSEN, F., The marine Algæ of the Danish West Indies. Vol. II, *Rhodophyceæ*. Copenhagen 1915—20, pp. 491—495.

sea partly by the intervening broad tropical belt from any connection with related floras at present far-off.

Finally I should like to say that it is to be hoped that more thorough investigations of these localities so very interesting in an algological respect may soon be undertaken. Especially near Karachi it would be of great interest to confirm the presence of the above-mentioned northern species found there in 1883 by JAMES A. MURRAY according to his collections in the Kew Herbarium.

---

## CONTENTS

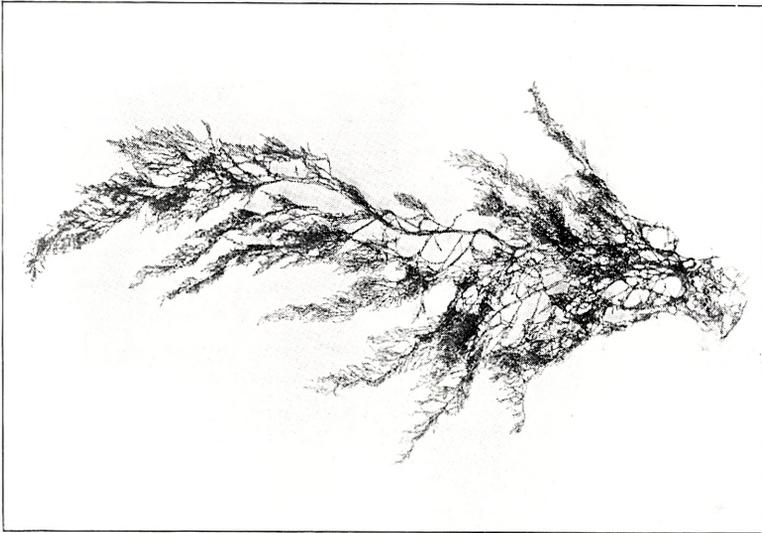
	Page
Introduction .....	3
Systematically arranged list of the species .....	6
Chlorophyceæ .....	6
<i>Acetabularia caliculus</i> Quoi et Gaimard .....	18
<i>Boodlea composita</i> (Harv. et Hook. fil.) Brand .....	9
<i>Bryopsis hypnoides</i> Lamour .....	19
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) Ag. ....	19
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forssk.) Web. v. B. ....	20
<i>Caulerpa scalpelliformis</i> (R. Br.) Web. v. B. ....	20
<i>Caulerpa sertularioides</i> (Gmel.) Howe .....	20
<i>Caulerpa taxifolia</i> (Vahl) Ag. ....	20
<i>Chætomorpha Linum</i> (Muell.) Kütz. ....	18
<i>Chætomorpha media</i> (Ag.) Kütz. ....	18
<i>Cladophora spec.</i> .....	18
<i>Cladophoropsis Sundanensis</i> Reinb. ....	8
<i>Codium elongatum</i> Ag. ....	20
<i>Codium tomentosum</i> (Huds.) Stackh. ....	19
<i>Dictyosphaeria spec.</i> .....	8
<i>Endoderma leptochæte</i> Huber .....	7
<i>Enteromorpha flexuosa</i> (Wulf.) J. Ag. ....	6
<i>Halimeda Tuna</i> (Ell. et Sol.) Lamx. ....	20
<i>Ostreobium Reineckeii</i> Bornet. ....	21
<i>Udotea indica</i> A. & E. S. Gepp .....	20
<i>Ulva Lactuca</i> L. ....	7
<i>Valonia ægagropila</i> C. Ag. ....	8
<i>Valoniopsis pachynema</i> (Mart.) Boergs. ....	10
<i>Vaucheria piloboloides</i> Thur. ....	21
<i>Willeella ordinata</i> Boergs. ....	17
Phæophyceæ .....	22
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth.) Derb. et Sol. ....	25
<i>Colpomenia stellata</i> (Boergs.) Boergs. ....	26
<i>Cystophyllum muricatum</i> (Turn.) J. Ag. ....	29
<i>Dictyopteris australis</i> Sond. ....	29
<i>Dictyota Bartayresiana</i> Lamour. ....	29
<i>Ectocarpus Mitchellæ</i> Harv. ....	22
<i>Gonodia arabica</i> (Kütz.) Boergs. ....	22

	Page
Hydroclathrus cancellatus Bory. ....	26
Myriogloea Sciurus (Harv.) Kuck. ....	22
Nemacystus decipiens (Sur.) Kuck. ....	25
Padina Commersonii Bory. ....	28
Rosenvingea intricata (J. Ag.) Boergs. ....	25
Sargassum tenerrimum J. Ag. ....	30
Sphacelaria furcigera Kütz. ....	27
Sphacelaria tribuloides Mengh. ....	26
Spatoglossum variabile Fig. et De Not. ....	27
Stoechospermum marginatum (Ag.) Kütz. ....	28
Zonaria variegata (Lamx.) Ag. ....	28
Rhodophyceæ .....	31
Acanthophora Delilei Lamx. ....	47
Acanthophora dendroides Harv. ....	47
Acrochætium crassipes Boergs. ....	31
Acrochætium Dwarkense Boergs. ....	32
Acrochætium erectum Boergs. ....	31
Ahnfeltia plicata (Huds.) Fr. ....	38
Amphiroa anceps (Lamk.) Decsne .....	34
Amphiroa fragilissima (L.) Lamour. ....	34
Asparagopsis Sandfordiana Harv. ....	33
Botryocladia leptopoda (J. Ag.) Kylin. ....	39
Calliblepharis fimbriata Kütz. ....	37
Centroceras clavulatum (Ag.) Mont. ....	41
Ceramium miniatum Subr. ....	41
Ceramium rubrum (Huds.) Ag. var. virgata Ag. ....	41
Champia compressa Harv. var. scindica (Harv.) Boergs. ....	40
Champia indica Boergs. ....	40
Champia parvula (Ag.) Harv. ....	41
Champia somalensis Hauck. ....	40
Chondria cornuta Boergs. ....	47
Chondria dasyphylla Ag. ....	47
Chondria tenuissima (Good. et Woodw.) Ag. ....	47
Chondrococcus Hornemanni (Mert.) Schmitz .....	33
Claudea elegans Lamour. ....	46
Coelarthrum Muelleri (Sond.) Boergs. ....	40
Corallina officinalis L. ....	34
Corallopsis Cacalia J. Ag. ....	38
Cottoniella fusiformis Boergs. ....	45
Cryptonemia Lomation (Bertel.) J. Ag. ....	35
Cryptonemia undulata Sond. ....	35
Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt. ....	36
Dasya flagellifera Boergs. ....	50
Echinocaulon acerosum (Forssk.) Boergs. ....	33
Erythrotrichia carnea J. Ag. ....	31

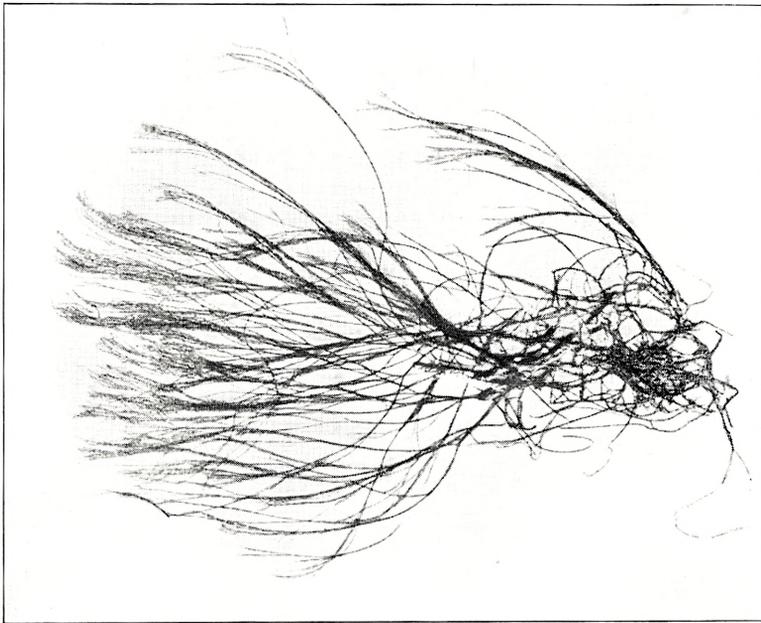
Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea. 71

	Page
Falkenbergia rufanulosa (Harv.) Schmitz. ....	53
Galaxaura oblongata Lamx. ....	32
Gelidium pusillum (Stackh.) Le Jolis. ....	33
Gloiophloea fascicularis Boergs. ....	32
Goniothrichum elegans (Chauv.) Le Jolis. ....	31
Gracilaria arcuata Zan. ....	38
Gracilaria confervoides (L.) Grev. ....	38
Gracilaria corticata J. Ag. ....	38
Gracilaria foliifera (Forssk.) Boergs. ....	38
Grateloupia indica Boergs. ....	35
Griffithsia flabelliformis Harv. ....	42
Griffithsia spec. ....	44
Griffithsia tenuis C. Ag. ....	42
Haloplegma Duperreyi Mont. ....	42
Halymenia polydactyla Boergs. ....	35
Halymenia porphyroides Boergs. ....	35
Halymenia venusta Boergs. ....	35
Helminthocladia australis Harv. ....	32
Herposiphonia tenella Nägl. ....	48
Heterosiphonia Muelleri (Sond.) De Toni. ....	49
Heterosiphonia Wurdemanni (Baill.) Falkb. ....	49
Hypnea musciformis (Wulf.) Lamour. ....	37
Hypnea spicifera (Suhr.) Harv. ....	37
Hypnea Valentiae (Turn.) Mont. ....	37
Hypoglossum spathulatum Kütz. ....	44
Jania rubens (L.) Lamour. ....	35
Laurencia cruciata Harv. ....	46
Laurencia filiformis (Ag.) Mont. ....	46
Laurencia hypnoides Boergs. ....	46
Laurencia obtusa (Huds.) Lamour. ....	46
Laurencia pannosa Zan. ....	46
Laurencia pedicularioides Boergs. ....	47
Laurencia platyclada Boergs. ....	46
Laurencia virgata J. Ag. ....	46
Leveillea jungermannioides (Mart. et Her.) Harv. ....	49
Liagora ceranoides Lamx. ....	32
Lophocladia Lallemandi (Mont.) Schmitz. ....	48
Membranoptera Murrayi Boergs. ....	45
Meristotheca papulosa (Mont.) J. Ag. ....	36
Myriogramme okhaensis Boergs. ....	45
Nitophyllum punctatum (Stackh.) Grev. ....	45
Peyssonnelia spec. ....	34
Platysiphonia miniata (Ag.) Boergs. ....	45
Plocamium coccineum (Huds.) Lyngb. ....	37
Plocamium Telfairiae Harv. ....	37

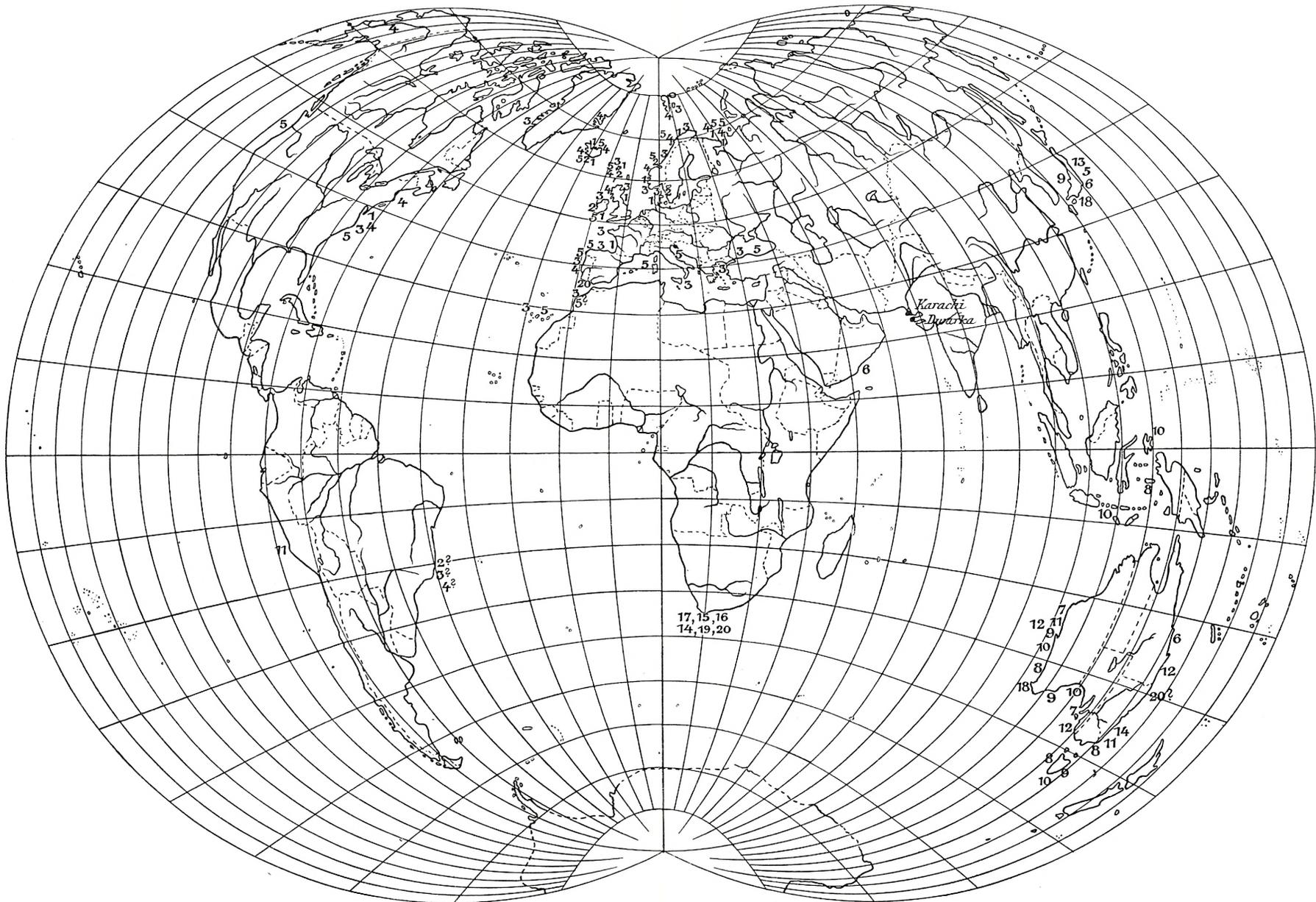
	Page
Polysiphonia elongata (Huds.) Harv.....	48
Polysiphonia ferulacea Sulr.....	47
Polysiphonia variegata (Ag.) Zan.....	48
Pterosiphonia cloiophylla (Ag.) Falkb.....	49
Rhodymenia australis Sond.....	41
Roschera glomerulata (C. Ag.) Web. v. B.....	48
Sarcodia dichotoma Boergs.....	37
Sarconema filiforme (Sond.) Kylin.....	36
Sarconema furcatum Boergs.....	36
Sarconema furcellatum Zanard.....	36
Sarconema scinaoides Boergs.....	36
Scinaia Hatei Boergs.....	32
Scinaia indica Boergs.....	32
Solieria robusta (Grev.) Kylin.....	36
Spirocladia barodensis Boergs.....	48
Spyridia aculeata (Schimp.) Kütz. var. inermis Boergs.....	42
Spyridia alternans Boergs.....	42
Table of species showing their geographical distribution.....	53
Some plant geographical considerations.....	58



*Dasya flagellifera*. (About half natural size).



*Griffithsia* spec. (Natural size).



- |                                     |                                     |                                      |                                       |
|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|
| 1. <i>Cystoclonium purpureum.</i>   | 6. <i>Botryocladia leptopoda.</i>   | 11. <i>Ceramium miniatum.</i>        | 16. <i>Pterosiphonia cloiophylla.</i> |
| 2. <i>Ceramium rubrum virgatum.</i> | 7. <i>Cryptonemia undulata.</i>     | 12. <i>Dictyopteris australis.</i>   | 17. <i>Hypnea spicifera.</i>          |
| 3. <i>Polysiphonia elongata.</i>    | 8. <i>Claudea elegans.</i>          | 13. <i>Nemacystus decipiens.</i>     | 18. <i>Helminthocladia australis.</i> |
| 4. <i>Ahnfellia plicata.</i>        | 9. <i>Coelarthrum Muelleri.</i>     | 14. <i>Myriogloea Sciurus.</i>       | 19. <i>Laurencia virgata.</i>         |
| 5. <i>Corallina officinalis.</i>    | 10. <i>Heterosiphonia Muelleri.</i> | 15. <i>Calliblepharis fimbriata.</i> | 20. <i>Platysiphonia miniata.</i>     |

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.....	2.80
4. ROSENVIINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininere Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinae der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 .....	1.00

### BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

### BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVIINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerii</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodmelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferae</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 ....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 7.

---

SUR UNE ALGUE CYANOPHYCÉE,  
DACTYLOCOCCOPSIS ECHINI N. SP.,  
PARASITE DANS UN OURSIN

PAR

TH. MORTENSEN ET L. KOLDERUP ROSENVINGE



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1934

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 7.

---

SUR UNE ALGUE CYANOPHYCÉE,  
DACTYLOCOCCOPSIS ECHINI N. SP.,  
PARASITE DANS UN OURSIN

PAR

TH. MORTENSEN ET L. KOLDERUP ROSENVINGE



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1934

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

## I. Relation entre le parasite et l'hôte

par

TH. MORTENSEN.

L'année dernière M. le Professeur AUG. BRINKMANN, directeur de la station biologique de Herdla, Bergen, me fit savoir, qu'on avait dragué là un grand exemplaire de l'oursin *Echinus acutus* portant attachées à son test quelques algues assez grandes. Pensant qu'il s'agissait d'un de ces cas si communs parmi les oursins littoraux, où l'oursin se couvre de pièces de végétaux, de coquilles<sup>1</sup>, etc., les retenant par ses pieds ambulacraires, on enleva les algues. Mais il se montra que tel ne fût point le cas. Les algues étaient attachées directement au test, ayant poussé là; et quand on les enleva, le test de l'oursin se brisa, le morceau sur lequel elles avaient poussé demeurant attaché à la base des algues.

Chez les oursins le test est toujours, à l'état vivant, couvert d'un épiderme vibratile, le squelette étant en effet

<sup>1</sup> C'est probablement comme protection contre la lumière que les oursins littoraux se couvrent ainsi, non pas comme protection contre des ennemis — même si une telle protection devient aussi le résultat, les oursins ainsi couverts étant souvent presque indiscernables de leur entourage (par exemple les *Tripneustes* vivant sur les prairies de *Thalassia* ou *Posidonia*). Ces animaux sont d'une organisation si inférieure qu'on ne peut pas bien penser qu'ils auraient une idée du danger d'être dévorés, tandis qu'ils sont très sensibles à la lumière. C'est pour cette raison que beaucoup d'Echinodermes littoraux se cachent sous des rochers pendant le jour, sortant la nuit pour chercher de la nourriture. De même ce sont seulement les oursins littoraux qui se couvrent par des coquilles etc., non pas ceux vivant à des profondeurs plus grandes, où la lumière pas ne peut pas pénétrer.

interne. Des organismes étrangers ne peuvent pas s'attacher à l'épiderme cilié. Seulement où l'épiderme a disparu, comme sur les grands piquants des Cidarides, il est possible pour des organismes étrangers de s'attacher; c'est ainsi qu'on trouve les piquants des Cidarides généralement couverts par divers organismes, des Bryozoaires, des éponges, des Balanides, des Hydraires, ou — chez les formes littorales — des Algues. Mais chez la plupart des oursins, entre eux le genre *Echinus*, le test et les piquants restent couverts de l'épiderme vibratile pendant toute la vie, des organismes étrangers ne pouvant pas s'y attacher. Ce serait donc un cas tout-à-fait anormal que cet oursin avec des algues poussant directement sur le test. J'ai donc prié mon ami, M. le Professeur BRINKMANN de me laisser cet échantillon, afin que je puisse l'étudier de plus près, ce qu'il fit très volontiers. Je prends cette occasion de le remercier bien vivement pour m'avoir laissé cet échantillon remarquable.

L'examen de l'échantillon montre, que la partie du test à laquelle sont attachées les algues, a perdu l'épiderme. Cette partie représente donc un substrat mort, auquel les jeunes algues ont pu s'attacher et pousser, tout-à-fait comme sur des pierres ou quelque autre substrat inorganique. Evidemment, ce ne sont donc pas ces algues — d'après la détermination de M. le Professeur KOLDERUP ROSENVINGE ce sont de jeunes *Laminaria saccharina*, jusqu'à 15 cm. de longueur, et aussi un exemplaire des *Desmarestia aculeata* — qui ont tué la partie du test de l'oursin, où elles ont poussé. Elles se sont attachées là seulement, quand cette partie était déjà morte, se présentant ainsi comme un point d'attache convenable. La présence des algues sur le test est un fait secondaire. Qu'est-ce donc qui a causé la destruction de l'épiderme de partie du test?

En examinant le fragment du test, sur lequel sont attachées les algues, on voit qu'il a une couleur verte tirant sur le bleu, couleur très caractéristique des Algues Cyanophycées. Cette couleur est localisée à la partie du test dépourvue d'épiderme, se perdant graduellement vers les par-

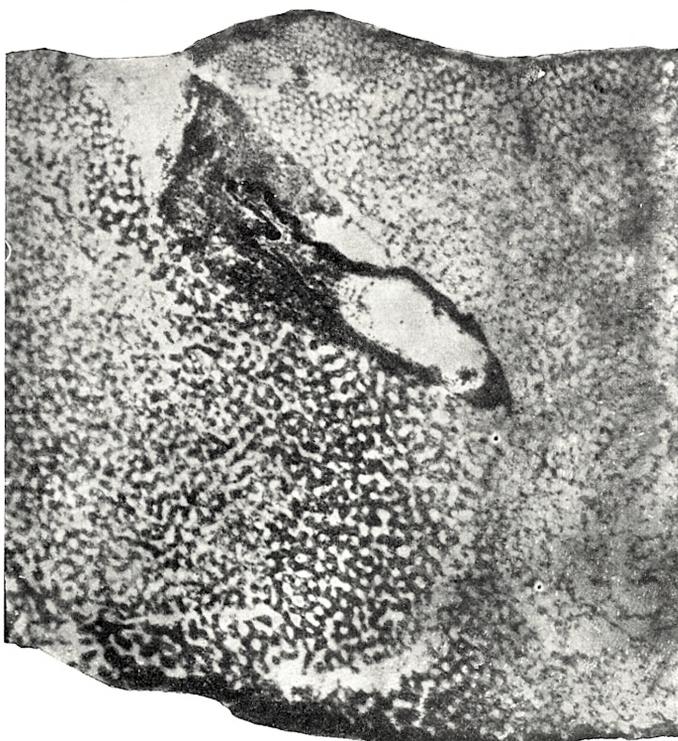


Figure 1. Section d'une partie infectée du test; microphotographie. La partie inférieure gauche montre le tissu renflé; la partie supérieure à droite montre le tissu normal d'une plaque décalcifiée. Le corps foncé pénétrant obliquement dans la section est un pied ambulacraire.

ties saines entourant la partie malade. Il était donc très probable que c'est une Algue Cyanophycée qui a été la cause de la maladie. Pourtant je n'ai pas pu trouver de telles algues dans la partie infectée, seulement une masse de cellules rondes, peu caractéristiques. J'ai donc prié M. le Pro-

fesseur KOLDERUP ROSENVINGE de vouloir bien examiner le morceau malade du test. Il a d'abord aussi trouvé seulement ces masses de cellules — mais enfin il a réussi à trouver dans cette masse des filaments très minces d'une Cyanophycée. Nous avons donc là sans doute la cause de la maladie. — Mais la masse de cellules, quelle est leur signification?

Selon mon opinion il s'agit ici d'une sorte d'inflammation. Les filaments de la Cyanophycée parasite ont pro-

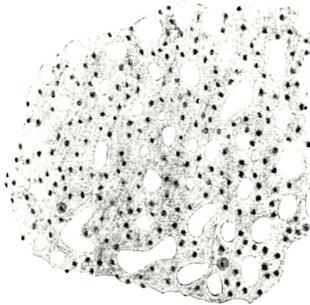


Fig. 2.

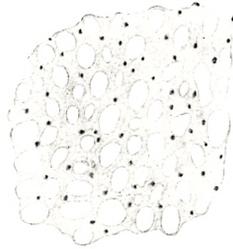


Fig. 3.

Figures 2—3. Dessins d'une partie infectée (2) et d'une partie non-infectée du tissu d'une plaque décalcifiée, montrant la grande différence dans le nombre des noyaux.  $\times 200$ .

duit une irritation, qui a eu l'effet d'un accroissement anormal des cellules du tissu de la partie infectée; probablement aussi un afflux extraordinaire des cellules amiboïdes normalement répandues partout dans le tissu des Echinodermes. En effet on voit sur des sections de la partie malade un accroissement très évident du nombre des noyaux remplissant les mailles dans les plaques calcaires. Voir figures 1—3. (Je n'ai pas pu identifier avec certitude dans les sections des filaments de l'algue parasite).

Malheureusement la conservation (en formaline) ne permet pas une étude histologique très détaillée, d'autant moins que

les cellules et les noyaux du tissu échinodermien sont en général très petits, faisant un objet peu favorable pour des recherches histologiques. On pourrait bien, comme me dit M. KOLDERUP ROSENVINGE, comparer cet accroissement anormal des cellules de l'oursin avec les hypertrophies et formations de galles causées chez quelques plantes par des algues, comme *Phytophysa Treubii* chez *Pilea*, ou *Streblonemopsis irritans* chez *Cystosira*, et surtout avec les tubérosités coralliformes des racines de *Cycas* produites par *Anabaena*, algue Cyanophycée.

Comment l'infection de l'oursin par l'algue parasite s'est produite, il est impossible de le dire avec sûreté — mais bien probablement ce doit être à la suite d'une petite blessure accidentelle. Des recherches expérimentales seulement pourront nous donner une réponse définitive à cette question. Malheureusement il y a peu de chance de faire de tels expérimentations, vu l'extrême rareté de l'algue parasite. Parmi les milliers d'oursins que j'ai pu étudier, vivants ou conservés, je n'ai jamais vu rien de pareil. Il est à espérer pourtant, qu'on trouvera de nouveaux cas à Bergen, où ce premier cas a été observé. Il vaudrait bien certainement la peine d'en faire des expérimentations et des recherches ultérieures.

Ceci est le troisième cas seulement d'algues parasites trouvées dans des Echinodermes, les deux premiers étant: *Coccomyxa Ophiuræ*, parasite dans *Ophiura texturata* dans le Limfjord, et *Coccomyxa astericola*, parasite dans *Hippasteria phrygiana* à Bergen.<sup>1</sup> — Je voudrais pourtant rappeler ici une observation mentionnée dans mon mémoire sur les

<sup>1</sup> TH. MORTENSEN & L. KOLDERUP ROSENVINGE: Sur quelques plantes parasites dans des Echinodermes. Oversigt K. Danske Vid. Selsk. Forhandling. 1910. 4. — TH. MORTENSEN & L. KOLDERUP ROSENVINGE: Sur une nouvelle algue, *Coccomyxa astericola*, parasite dans une Astérie. K. Danske Vid. Selsk. Biologiske Meddelelser. X. 9. 1933.

Echinodermes de St. Helena<sup>1</sup>, savoir l'existence dans le col des pédicellaires trifoliés d'*Echinocardium connectens* de quelques globules très petites de couleur jaune ou brunâtre, très probablement aussi d'algues parasites, ou symbiotiques (*Zooxanthella*?). C'est seulement dans le col des pédicellaires que se trouvent ces organismes, qui ne produisent d'autre transformation du pédicellaire qu'un renflement de son col. De même je voudrais rappeler que j'ai trouvé dans quelques exemplaires d'*Ophiura Sarsi*, provenant du Skagerak, des masses de petits micro-organismes qui sont bien probablement aussi des algues ou peut-être des Flagellés parasites; mais ayant eu seulement du matériel conservé en alcool, je n'ai pas pu arriver à des conclusions définitives au sujet de la nature réelle de ces organismes.<sup>2</sup>

---

## II. Description du parasite

par

L. KOLDERUP ROSENVINGE.

Le fragment du test d'*Echinus acutus* que M. Mortensen a bien voulu remettre à mon examen, portait quelques jeunes exemplaires de *Laminaria saccharina* et un échantillon de *Desmarestia aculeata*. A la face intérieure le test était couvert d'une couche d'une couleur vert sombre, presque noirâtre. Elle consistait d'une masse granuleuse et de cellules rondes contenant des noyaux très distincts, le tout coloré en vert. Dans cette masse se trouvaient des quantités de corpus-

<sup>1</sup> TH. MORTENSEN: The Echinoderms of St. Helena (Other than Crinoids). Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition. LXVI. Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. Bd. 93. 1933. p. 470.

<sup>2</sup> TH. MORTENSEN: The Danish Ingolf Expedition. IV. 8. 1933. Ophiuroidea. p. 75.

cules longs et étroits qui, après être isolés, se mettaient en évidence comme des Algues Cyanophycées appartenant au genre *Dactylococcopsis* Hansgirg. Les cellules sont fusiformes, droites ou un peu courbées, à bouts pointus, minces, larges de  $0.5-1\mu$  ou parfois même plus étroites, longues de  $14-25\mu$ . Ordinairement les deux bouts sont également pointus. Mais on trouve parfois des cellules dont un bout est obtus ou même tronqué (fig. 4. *e, f*). De telles cellules ont probablement été récemment

produites par la division transversale d'une cellule. A la vérité, la division transversale elle-même n'a pas été observée, mais il est à supposer qu'elle s'opère vite et que les deux cellules produites par la division sont bientôt séparées l'une de l'autre. D'autre part, j'ai observé des cel-

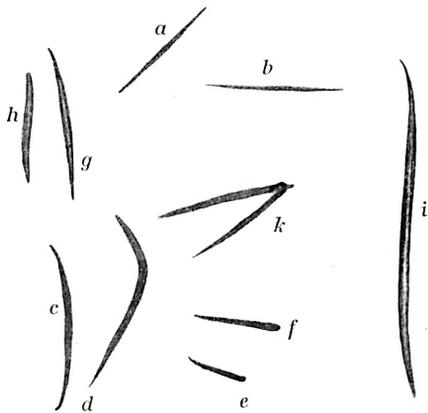


Fig. 4. *Dactylococcopsis Echini* n. sp.  $\times 835$ , fig. *i*  $\times 1500$ .

lules prouvant que la division cellulaire peut aussi s'opérer longitudinalement. Quelques cellules offraient une ligne claire longitudinale divisant le contenu de la cellule sans qu'une division pût être observée dans le pourtour de la cellule (fig. 4. *g*). En fig. *h* la division a été exécutée, les deux cellules filles se trouvant juxtaposées, mais les bouts des deux cellules se montraient bien séparés. Dans les cellules représentées en fig. 4. *k* une cellule est adhérente par le bout crochu à l'extrémité de l'autre.

Le contenu des cellules est homogène, d'un bleu-vert.

Il n'y a pas de concordance des auteurs sur la division

cellulaire du genre *Dactylococcopsis*. L'auteur du genre, HANS-GIRG, dit que la division a lieu »ad unam directionem« (Notarisia An. III, fasc. 12, 1888, p. 590). D'après LEMMERMANN (Kryptogamenflora d. Mark Brandenburg. Algen I, 1910, p. 43) la division s'opère »parallel zur Längsachse«. D'après ELENKIN (Notulae systematicae ex Instituto Cryptogamico Horti Botan. Petropolitani, 1923, p. 65) la multiplication s'opère »divisione obliqua«, tandis que GEITLER (Rabenhorst: Kryptogamenflora XIV. Bd. 1930, p. 279) maintient que »die Zellteilung erfolgt immer quer. Doch kann durch Auswachsen und Aneinandervorbeiwachsen der Tochterzellen eine schiefe Teilung vorgetäuscht werden (vergl. Fig. 139 A)«. Dans notre espèce la division cellulaire s'opère en même temps transversalement et longitudinalement. Il est à rechercher si le même phénomène se trouve chez d'autres espèces.

L'espèce envahissant l'*Echinus* differt des espèces décrites jusqu'ici par ses dimensions petites, surtout son épaisseur exiguë, puis par sa vie parasitaire dans un animal marin. Elle paraît être le plus parente de *Dactylococcopsis raphidioides* Hansg. Voici la diagnose de la nouvelle espèce:

*Dactylococcopsis Echini* nov. sp.

Cellulae fusiformes, rectae vel varie curvatae, utrinque acutae, nonnunquam (post divisionem transversalem) uno apice minus acutae, 0.5—1  $\mu$  latae, 14—25  $\mu$  longae. Divisio cellularum transversalis aut longitudinalis. Contentus cellularum homogeneus.

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.....	2.80
4. ROSENINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininier Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinien der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 .....	1.00

### BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

### BIND X (KR. 23,25) :

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Pod sols. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerii</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>cocomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

#### BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 .....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50
7. MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une Algue Cyanophycée, <i>Dactylococcopsis Echini</i> n. sp., parasite dans un Oursin. 1934 .....	0.70

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **XI**, 8.

---

ÜBER DEN KOHLENSTOFF-  
HAUSHALT DER TERRESTRISCHEN  
HALOPHYTEN

VON

E. K. GABRIELSEN UND POUL LARSEN



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1935

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser. **XI**, 8.

---

ÜBER DEN KOHLENSTOFF-  
HAUSHALT DER TERRESTRISCHEN  
HALOPHYTEN

VON

E. K. GABRIELSEN UND POUL LARSEN



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD  
1935

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

### Einleitung.

Die kausale Pflanzengeographie hat ihren Ursprung in den Versuchen von v. HUMBOLDT und GRISEBACH um einen Zusammenhang zwischen den klimatischen Bedingungen und der Pflanzenverteilung auf der Erde zu finden (1806 und 1872). Sie entwickelte sich weiter durch die Arbeiten von SCHIMPER und WARMING, welche die Form und Anatomie der Pflanzen als Anpassungserscheinungen an ein Leben unter bestimmten äusseren Bedingungen auffassten. In der jüngsten Zeit hat dann eine neue Forschungsrichtung, die experimentelle Ökologie, ihren Einzug in die Pflanzengeographie gehalten.

Die Aufgaben, welche dieser Forschungsrichtung gestellt werden, sind von LUNDEGÅRDH (1930) klar formuliert worden. Sie bestehen erstens in einer Analyse und Messung der ökologischen Faktoren, die an den Standorten der Pflanzen auftreten, und zweitens in einer Untersuchung der physiologischen Wirkung dieser verschiedenen Faktoren auf die Pflanzen. Der Fortschritt dieser Richtung besteht darin, dass man die Abhängigkeit der Lebensfunktionen von den ökologischen Faktoren quantitativ untersucht. Nur auf diese Weise ist es möglich, zu einem kausalen Verständnis des Einflusses der Umwelt auf das Leben der Pflanzen und der

Einwirkung der äusseren Bedingungen auf die Verteilung derselben zu gelangen.

Dass die Einführung der physiologischen Betrachtungsweise in die Pflanzengeographie einen grossen Fortschritt bedeutet, zeigt klar die Entwicklung, welche die Auffassungen über die Ökologie der Halophyten seit der Jahrhundertwende durchgemacht haben.

Nach SCHIMPERS Auffassung waren die Salzbodenpflanzen Xerophyten, d. h. einem Leben an trockenen Standorten angepasst. Als Stütze für diese Auffassung betrachtete er die Sukkulenz, die für viele Halophyten charakteristisch ist. Die Sukkulenz, die in einer Verminderung der Oberfläche im Verhältnis zum Volumen besteht, war nach SCHIMPERS Meinung ein Mittel zur Herabsetzung der Transpiration der Pflanze und damit Ausdruck einer xerischen Anpassung. Um diesen Xerophytencharakter bei Salzbodenpflanzen zu erklären, stellte SCHIMPER kurz nacheinander zwei Hypothesen auf (1891 und 1898). Nach der ersten sollte die Verminderung der Transpiration eine zu starke Salzanhäufung in den Blättern der Pflanze verhindern, weil diese sonst einen schädlichen Einfluss auf ihre Assimilationstätigkeit haben könnte. Nach der anderen Hypothese war der Salzboden »physiologisch trocken«, d. h. infolge des Salzgehaltes wurde das Wasser mit solcher Kraft festgehalten, dass die Wasseraufnahme der Pflanzen erschwert wurde, weshalb eine Transpirationsherabsetzung notwendig war.

SCHIMPERS Theorien von der physiologischen Trockenheit des Bodens und der Xerophytennatur der Halophyten wurden im grossen und ganzen von WARMING angenommen und fanden Aufnahme in seinen grundlegenden ökologischen Arbeiten. Sonderbarerweise hielten sie sich bis in die Mitte des vorigen Jahrzehntes, obwohl viele physiologische Unter-

suchungen, u. a. von ROSENBERG (1897), DELF (1911) und v. FABER (1913), und anatomische Studien von CHERMEZON (1910) in keiner Weise mit denselben in Einklang gebracht werden konnten. Die entscheidende Wendung trat erst 1925 ein, als STOCKER bei Transpirationsversuchen unter möglichst natürlichen Bedingungen zeigte, dass die Strandhalophyten eine Wasserverdunstung haben, die an Intensität nicht hinter jener der Glykyphyten<sup>1</sup> zurücksteht. Damit waren die Halophyten-theorien SCHIMPERS endgültig widerlegt.

Mit der Einführung der physiologischen Arbeitsmethoden ist das Studium der Ökologie der Halophyten in ein neues und fruchtbares Stadium getreten. Es liegt schon jetzt eine umfassende Literatur vor, die eine ausführliche Besprechung in STOCKERS vorzüglicher Monographie über »Das Halophytenproblem« gefunden hat (STOCKER 1928). Begreiflicherweise ist das Hauptinteresse der Untersuchung des Wasserhaushaltes der Salzpflanzen gewidmet. Dagegen ist nur wenig von der Kohlensäureassimilation und Respiration der Halophyten, sowie von der Abhängigkeit dieser Prozesse von den verschiedenen ökologischen Faktoren bekannt, obwohl das Studium des Kohlenstoffhaushaltes vom ökologischen Standpunkt aus von der allergrössten Wichtigkeit ist. STOCKER hat in seiner obenerwähnten Monographie die Vermutung ausgesprochen, dass die Assimilationsleistung der Landhalophyten von jener der Glykyphyten nicht wesentlich abweicht. Diese Vermutung ist ausschliesslich auf Beobachtungen über »die normale Art und Weise des Zuwachses« gegründet. So viel uns bekannt ist, hat nur GRIFFON (1898) experimentelle Untersuchungen über den Luftstoffwechsel der Landhalophyten angestellt. Mit Hilfe der Methode von BONNIER und MANGIN vergleicht GRIFFON die Assimilations-

<sup>1</sup> Glykyphyten = Nicht-Halophyten.

intensität bei Formen gleicher Arten, teils an Standorten nahe der Küste, teils an salzärmeren Standorten weit von der Küste. Unter anderen wurden Formen von *Atriplex hastatum*, *Beta maritima* und *Plantago major* untersucht. Aus seinen Resultaten geht hervor, dass die Assimilationsintensität bei Salzbodenformen immer geringer ist als bei Binnenlandsformen. In der zitierten Arbeit fehlen sowohl eine genaue Beschreibung des gebrauchten Verfahrens als auch experimentelle Daten. Diese sind uns auch sonst nicht zugänglich gewesen. Die Versuchsbedingungen dürften jedoch kaum derartig gewesen sein, dass die Resultate wirklich ein Bild von der Assimilationsleistung der Pflanzen an den Standorten gaben.

Unsere Untersuchungen wurden im Laufe des Monats Juli 1932 in der wissenschaftlichen Station auf der Halbinsel Skallingen ausgeführt. Wegen der verhältnismässig kurzen Zeit, die uns zur Verfügung stand, mussten wir uns im Anfang damit begnügen, die Bedeutung des Lichtfaktors für den Kohlenstoffhaushalt der Halophyten zu untersuchen. Zu diesem Zwecke bestimmten wir die Grösse der Kohlen-säureassimilation bei verschiedenen Lichtintensitäten an Blättern zweier ausgeprägter Halophyten, *Statice limonium* und *Aster tripolium*. Ausserdem stellten wir ähnliche Assimilationsuntersuchungen mit *Aster tripolium* an weniger salzreichen Standorten an. Die auf diese Weise erhaltenen Licht-Assimilationskurven dienten u. a. zum Vergleich mit Beobachtungen über die Licht-Assimilationskurven der Glykyphyten. Ferner bestimmten wir die Respirationsintensität bei den erwähnten Pflanzen, sowohl an oberirdischen wie an unterirdischen Organen. Durch Zusammenstellung der Ergebnisse war es möglich, eine Analyse des Kohlenstoffhaushaltes der Versuchspflanzen durchzuführen.

## I. Methodik.

Der grösste Teil der Methoden, deren wir uns bei unseren Untersuchungen bedienten, ist anderswo ausführlich beschrieben worden; wir können uns daher mit einer kurzen Besprechung begnügen.

1. Lichtmessung. Die Messung der Lichtintensität wurde mittels einem Handinsolator nach BOYSEN-JENSEN (1932, S.21) vorgenommen. Bei der Messung werden nur die Strahlen berücksichtigt, die besondere Bedeutung für die Kohlensäureassimilation haben. Die Lichtstärke wird in »Lux« angegeben: d. h. die Beleuchtung in einem Abstände von 1 m von einer Hefnerkerze, deren Licht durch ein rot-gelbes Filterglas (Schott & Gen., Jena F. 21707 EK 50; 1 mm) filtriert wird.

2. Bestimmung der CO<sub>2</sub>-Assimilation. Unter den zahlreichen Verfahren, die zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation vorgeschlagen wurden, ist die Methode von BOYSEN-JENSEN für unsere Zwecke am besten geeignet. (BOYSEN-JENSEN 1928 und 1932). Diese Methode gestattet nämlich, dass man mit verhältnismässig einfacher Apparatur und Analysengang zahlreiche, unmittelbar aufeinander folgende Bestimmungen mit demselben Blatt ausführen kann.

a. Die Vorbereitung des Versuchsmateriales. Besondere Verhältnisse an den Standorten der Pflanzen (Gezeiten, Mangel an Abkühlungswasser und Schatten), verursachten, dass die Untersuchungen an der wissenschaftlichen Station vorgenommen werden mussten. Der Transport der von den Versuchspflanzen abgeschnittenen Blätter wurde in folgender Weise vorgenommen. Sobald die Blätter am Standort von den Pflanzen abgeschnitten waren, wurden die Blattstiele in kleine mit Süsswasser gefüllte Glaskolben eingetaucht. Dann wurden sie in einen Glasbehälter mit etwas feuchtem Filtrierpapier gelegt und dieser während des Transportes mit einer Hülle von Filtrierpapier umgeben, das beständig feucht gehalten wurde. Zu Hause angelangt, wurde der Behälter ohne Hülle in den Schatten des Laboratoriumgebäudes gestellt. Bei einem solchen Verfahren blieben die Spaltöffnungen mindestens 3–4 Stunden offen. In den meisten Fällen wurden die Blätter aber gleich nach der Heimkehr benutzt.

b. Der Gang der Assimilationsbestimmung. Bei Anwendung atmosphärischer Luft verlangt die Methode von BOYSEN-JENSEN, dass die Kohlensäurespannung während der Dauer einer Versuchsserie konstant ist. Dieses Verfahren ist daher nicht brauchbar, wenn in der Nähe des Apparates Schwankungen in der Kohlensäuremenge auftreten, z. B. infolge stark assimilierender Bewachsungen, kräftiger Bodenatmung u. dgl. Wir hatten jedoch wegen des am Ort dominierenden Meerwindes kein Bedenken die atmosphärische Luft zu verwenden, da zahlreiche Kontrollversuche uns belehrten, dass wir uns auf die Konstanz der Kohlensäurespannung verlassen konnten. Die Einsaugung der Luft geschah, wenn die Lichtverhältnisse die Aufstellung der Apparatur auf der Windschattenseite des Gebäudes erforderten, durch eine lange Zelluloidleitung, deren Mündung 2—3 m über der Erdoberfläche an der Windseite lag.

Ehe die Blätter für Assimilationsbestimmungen gebraucht wurden, wurde der Zustand der Spaltöffnungen (vergl. S. 9) an einem oder mehreren der fraglichen Blätter untersucht, und nur wenn die Spaltenweite zufriedenstellend war, wurden die übrigen in Arbeit genommen. Diese Kontrolle erwies sich jedoch bei *Statiche* nicht immer als effektiv genug, weshalb die Spaltenweite in diesem Falle an der abgeschnittenen Spitze der Versuchsblätter untersucht wurde. Während die Assimilationsbestimmungen waren die Blätter — die Stiele blieben in den kleinen Kolben — in Rezipienten angebracht, deren Grösse je nach dem Blattareal variiert wurde. Die Rezipienten waren so eingerichtet, dass die Temperatur des Luftstromes an einem Thermometer, dessen Quecksilberbehälter gerade unter dem Versuchsblatte lag, kontrolliert werden konnte. Die Bestimmung wurde bei  $20^{\circ}\text{C} \pm \frac{1}{2}^{\circ}$  ausgeführt.

Die Lichtintensität bei den Versuchsserien wurde variiert, indem die Bestimmungen entweder in direktem Sonnenlicht oder im Schatten des Laboratoriums vorgenommen wurden. Die feinere Abstufung der Lichtstärke erreichte man durch Beschattung mit matten oder speziell geschwärzten Glasplatten von verschiedener Lichtabsorptionsfähigkeit (BOYSEN-JENSEN 1932, S. 11). Soweit möglich wurde die Lichtstärke 3mal gemessen, am Anfang, in der Mitte und am Schluss des Versuches, der ca. 10—12 Min. dauerte. Der Mittelwert ergab dann den Ausdruck für die Lichtstärke während der ganzen Periode. Natürlich wurden keine Assimilationsbestimmungen vorgenommen, wenn die Lichtstärke infolge Wolkenverschiebungen grossen und raschen Schwankungen unter-

worfen war. Bei Abschluss des Assimilationsversuches wurden Frischgewicht, Spaltöffnungsweite und Areal der Versuchsblätter in der hier angegebenen Reihenfolge bestimmt.

3. Bestimmung der Atmungsintensität. Es empfiehlt sich, diese über einen längeren Zeitraum als die Assimilationsbestimmungen auszudehnen. Es wurde ein Apparat benutzt, der von BOYSEN-JENSEN (1932, S. 17) konstruiert ist. Der Apparat besteht aus einem Präparatglas ( $40 \times 100$  mm), welches mit einem paraffinierten Kork verschlossen wird. Das Versuchsmaterial wird an einer kleinen Metalldrahtklammer befestigt. Die Kohlensäure wird von 2 ccm n/20 Barytwasser absorbiert. Während der Bestimmung bleibt der Apparat im Dunkeln im Wasserbad bei  $20^\circ \text{C} \pm 1/2^\circ$ . Die Atmungskohlensäure wurde durch Titrierung mit ca. n/100 Salzsäure bestimmt; sie ergibt sich als Differenz der Salzsäuremenge, die verbraucht wird, wenn der Apparat mit und ohne Pflanzenmaterial gestanden hat. Erwies sich das Versuchsmaterial als zu umfangreich für diesen Apparat, so wurden Pulvergläser (Volumen ca. 300 ccm) mit einem dichtschiessenden Glasstopfen benutzt, an welchem eine Metallklammer mit etwas Lack befestigt war. Die Absorption ging hier in 5 ccm Barytwasser vor sich; die Bestimmungen wurden sonst wie oben vorgenommen.

Bei einigen Atmungsversuchen mit Wurzeln unter Wasser wurde die verbrauchte Sauerstoffmenge an Stelle der ausgeschiedenen Kohlensäuremenge bestimmt. Hierzu wurden die obigen Pulvergläser verwendet, die mit frischem Meer- oder Leitungswasser von  $20^\circ \text{C}$  gefüllt wurden. Das Versuchsmaterial wurde in der Metallklammer aufgehängt. Während des Versuchs standen die Gläser unter Wasser, das auf  $20^\circ \text{C} \pm 1/2^\circ$  gehalten wurde. Die Sauerstofftitrierung wurde nach WINKLER (TREADWELL, 1927, S. 667) vorgenommen und die verbrauchte Sauerstoffmenge als Differenz zwischen der Sauerstoffmenge in Gläsern, die mit und ohne Pflanzenmaterial unter gleichen Bedingungen gehalten waren, berechnet.

4. Kontrolle der Spaltöffnungsweite. Beim Einsammeln des Versuchsmaterials wurde die Spaltenweite durch Infiltration mit Xylol kontrolliert. An der Arbeitsstelle benutzten wir BOYSEN-JENSENS Stomatometer (B.-J., 1932, S. 18), mit welchem der Druck, der nötig ist, um Wasser in evakuierte Blätter zu pressen,

gemessen wird. Die Methode ist nur brauchbar, wenn die Blätter zum heterobaren Typ (NEGER 1918) gehören, d. h. dass die Interzellulare in kleine, nicht kommunizierende Räume aufgeteilt sind. Die Blätter unserer Versuchspflanzen gehörten diesem Typ. Die notwendigen Manipulationen mussten sehr schnell vor sich gehen, da die Schliesszellen der Salzbodenpflanzen eine grosse Saugkraft besitzen und der Zustand der Spaltöffnungen sich daher rasch verändert, sobald das Blatt ins Wasser kommt. Die Spaltöffnungsweite ist durch den mit 100 multiplizierten reziproken Wert des nötigen Druckes ausgedrückt. (vergl. MÜLLER 1932 b).

5. Bestimmung des Blattareales. Diese wurde bei den Assimilations- und Respirationsbestimmungen durch Kopierung auf photographischem Papier und darauf folgende Planimetrierung bewerkstelligt. Bei Bestimmung grösserer Blattareale übertrugen wir die Umrisse derselben auf Papier mit bekanntem Arealgewicht und fanden das Areal durch Wägung der ausgeschnittenen Papierblätter. Nur die eine Seite der Blätter ist bei der Arealbestimmung berücksichtigt.

6. Bestimmung der Trockensubstanz. Sobald das Material eingesammelt war, wurde das Gewicht der frischen Blätter bestimmt. Dann wurde das Material in 96% Alkohol gelegt zu weiterer Bearbeitung nach der Heimkehr nach Kopenhagen. Der Inhalt der Gläser wurde dann in Wägegläsern auf Wasserbad eingedampft, und nach Trocknung bei 30° C bis zur gänzlichen Alkoholverdampfung wurde bei 100° C das endgültige Trocknen vorgenommen.

7. Bestimmung des Salzgehaltes geschah durch Chloritrierung nach VOLHARD (TREADWELL, 1927, S. 614). Vor der Chlorbestimmung im Pflanzenmaterial wurde die organische Substanz beseitigt durch wiederholtes, vorsichtiges Glühen nach Durchtränkung mit einer zureichenden Menge von 5% Natriumkarbonatlösung.

8. Die Formationsanalysen wurden nach RAUNKLERS Frequenzmethode mit 25 Einzelaufnahmen von  $\frac{1}{10}$  m<sup>2</sup> in jeder Formation gemacht (RAUNKLER 1918).

## II. Die Versuchspflanzen und ihre Standorte.

Die Halbinsel Skallingen liegt an der Westküste von Jütland, wo sie den nördlichsten Teil des friesischen Gebietes bildet.

Im Südwesten grenzt das Dünenterrain der Halbinsel an die Nordsee, hinter den Dünen liegen nach Nordosten weite Marschen gegen die seichte Ho-Bucht zu. Die Marschwiesen werden durch ein mit *Salicornia* bewachsenes Binnenwatt in eine äussere Marsch nächst der Bucht und in eine innere Marsch nächst den Dünen geteilt. Alle Wiesen werden zeitweise vom Meer überspült. Während dies jedoch für die äussere Marsch in der Regel täglich zur Zeit der Flut geschieht, wird die innere Marsch nur bei besonders grossem Hochwasser, meist im Herbst und im Winter überflutet<sup>1</sup>. Auf diesen Marschwiesen wuchsen unsere Versuchspflanzen.

Wie schon früher erwähnt, fiel die Wahl der Versuchspflanzen auf *Statice limonium* L. und zwei Standortformen von *Aster tripolium* L. Die Untersuchungen umfassten damit

Tabelle 1.

Die Vegetation an den Standorten der Versuchspflanzen.  
Frequenzprozent nach RAUNKIÆR.

	Standort (vergl. Text)		
	S	St	s
<i>Salicornia herbacea</i> L. ....	92	—	—
<i>Aster tripolium</i> L. ....	<b>100</b>	88	96
<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl. ....	<b>100</b>	<b>100</b>	—
<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort. ....	100	76	—
<i>Plantago maritima</i> L. ....	60	100	8
<i>Statice limonium</i> L. ....	0	88	—
<i>Juncus gerardi</i> Lois. ....	—	—	<b>100</b>
<i>Agrostis alba</i> L. ....	—	—	100
<i>Obione pedunculata</i> (L.) Moq.-Tand. ....	72	12	—
<i>Spergularia media</i> (L.) Gareke. ....	44	32	—
<i>Festuca rubra</i> L. (kahle Form) ....	—	16	—
<i>Artemisia maritima</i> L. ....	—	8	—
<i>Obione portulacoites</i> (L.) Moq.-Tand. ....	—	4	—
<i>Glaux maritima</i> L. ....	—	36	36
<i>Triglochin maritima</i> L. ....	—	4	72

<sup>1</sup> Eine Schilderung der Topographie und Flora der Halbinsel findet man bei GABRIELSEN und IVERSEN 1933.

sowohl einen Repräsentanten des salzausscheidenden, wie des salzspeichernden Halophytentypes. Um die Untersuchungen möglichst einheitlich durchführen zu können, arbeiteten wir ausschliesslich mit Pflanzen, die noch keine blühenden Triebe entwickelt hatten.

1. Der *Statice limonium*-Standort, der im folgenden der Einfachheit halber mit St bezeichnet werden soll, lag auf einem relativ hohen Niveau in der Aussenmarsch dicht an der Ho-Bucht. Bei den täglichen Flutperioden wurde nur der Boden zwischen den Pflanzen vom Meerwasser überspült. Die Vegetation ist stark salzgeprägt (vergl. Tab. 1). Im Grundwasser haben wir am 26/VII bei Ebbe 1,45 %  $\text{Cl}^-$  gemessen, was 2,39 % NaCl entspricht, während das Wasser in einer naheliegenden Priele 1,75 %  $\text{Cl}^-$  (2,88 % NaCl) hatte. Es steht uns jedoch nur diese eine Messung zur Verfügung. Im allgemeinen ist wohl kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass der Salzgehalt des Wassers, welches die Pflanzenwurzeln dauernd umgibt, vom Salzgehalt des Meerwassers<sup>1</sup> wesentlich abweichen sollte.

*Statice limonium* ist eine mehrjährige Rosettenpflanze mit einem dicken, kurzen, senkrechten Wurzelstock. Die Blätter sind aufrechtstehend, isolateral (vergl. Abb. 1) und zeigen keinen sukkulenten Charakter. Pro 50 cm<sup>2</sup> Oberfläche wiegen die Blätter im Durchschnitt 2,4 g. Sowohl auf der Ober- wie Unterseite sind zahlreiche salzausscheidende Drüsen vorhanden, deren Funktion sich oft durch einen weissglänzenden Überzug zu erkennen gibt.

In Prozent der Trockensubstanz berechnet, ist der Salzgehalt der Blätter kleiner als derjenige der anderen Versuchspflanzen (vergl. Tabelle 2). Diese Berechnungsmethode

<sup>1</sup> Nach den Untersuchungen der Internationalen Meeresforschung im Durchschnitt 3,2 %.

sagt uns jedoch nichts über die physiologisch weit wichtigere Salzkonzentration in den Zellen der Pflanze. Drückt man den Salzgehalt in Prozenten des Wassergehaltes der Blätter aus, so kommt man zu dem überraschenden Resultat, dass der salzausscheidende, nicht sukkulente Halophyt (*Statice limonium*) mehr Salz in seinem Zellsaft enthält,



Abb. 1. *Statice limonium*.

als der in der Nähe wachsende, salzspeichernde, sukkulente Halophyt (*Aster tripolium*). Dasselbe hat auch FITTING bei *Zygophyllum* und *Reamuria* beobachtet (1911, S. 227). Die Salzkonzentration in dem Zellsaft der Staticeblätter nähert sich (in zwei Einzelbestimmungen 2,61 % und 2,96 % NaCl) stark der Konzentration des Meerwassers, das den Standort zur Flutzeit überspült.

2. Der eine *Aster tripolium*-Standort, der künftig mit grossem S bezeichnet werden soll, lag in der Nähe des

Statice-Standortes auf etwas tieferem Niveau gegen eine tiefe und breite Priele abfallend. Während der Flut wurde auch die Vegetation überspült. Die Zusammensetzung derselben geht aus Tab. 1 hervor. Was den Salzfaktor betrifft, so liegt auch hier kein Grund vor, anzunehmen, dass die Salzkonzentration des Bodenwassers längere Zeit hindurch von der des Meerwassers abweichen sollte.

*Aster tripolium* ist eine zweijährige Pflanze, die im ersten Jahr rosettenständige Blätter entwickelt; im zweiten Jahr wird ein gerader, blütentragender Laubspross gebildet. Die Blätter sind wie bei *Statice* aufrechtstehend und isolateral (vergl. Abb. 2). Bei S-Astern, womit wir der Einfachheit halber die Standortform an der salzigsten Lokalität bezeichnen wollen, sind die Blätter sehr sukkulent. Pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche ist das Gewicht durchschnittlich 4,5 g; die Variationen sind aber, wie aus den Tabellen über Kohlensäureassimilation und Atmung ersichtlich, auch bei Blättern desselben Alters recht gross. Die Salzkonzentration ist 2,5 % des Wassergehaltes (vergl. Tab. 2).

Tabelle 2.

Arealgewicht und Salzgehalt der Blätter der Versuchspflanzen.

Versuchspflanzen	Standort	Blattgewicht pr. 50 cm <sup>2</sup> Oberfläche	Salzgehalt (NaCl) in % von	
			Trocken- substanz	Wasser- gehalt
<i>Statice limonium</i> . . . . .	St	2,4	{ 7,99	2,61
			{ 8,95	2,96
<i>Aster tripolium</i> . . . . .	S	4,5	{ 18,58	2,59
			{ 19,12	2,46
<i>Aster tripolium</i> . . . . .	s	2,4	{ 15,99	1,51
			{ 9,38 <sup>1</sup>	1,05 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Jüngere Blätter.

3. Der andere *Aster tripolium*-Standort, der mit kleinem s bezeichnet wird, liegt auf den inneren Marschwiesen in einer Senkung, ca. 2 km von der Ho-Bucht entfernt. Die Lokalität wird nur selten vom Salzwasser überspült, höchstens ein- oder zweimal im Herbst oder im Winter. Infolgedessen



Abb. 2. *Aster tripolium* (S-Aster) in der Aussenmarsch.

ist der Salzfaktor grossen jährlichen Schwankungen unterworfen. Während der Überschwemmungen ist er am grössten, um dann allmählich abzunehmen, weil das Salz langsam aus dem Boden ausgewaschen wird. Es ist darum unmöglich, sich auf Grund einer einzigen Messung ein Bild von der Grösse und Bedeutung des Salzfaktors zu machen. Die Variation innerhalb eines vollen Jahres müsste untersucht werden. Uns steht hier nur eine Bestimmung zur Verfügung, die gegen Ende der Vegetationsperiode vorgenommen wurde. Die

Salzkonzentration im Bodenwasser war damals nur  $\frac{1}{4}$  derjenigen, die gleichzeitig auf der Lokalität S festgestellt wurde. Auch die Vegetation am Standort s (Tab. 1) zeigt deutlich, dass der Einfluss des Salzfaktors hier weit geringer ist als an den Standorten der beiden zuerst erwähnten Versuchspflanzen.

Die Blätter der s-Asterpflanzen haben dieselbe Stellung wie die Blätter der S-Aster. Die Sukkulenz ist zusehends geringer: das Arealgewicht beträgt pro  $50 \text{ cm}^2$  2,4 gegenüber 4,5 g bei den S-Asterblättern (Tab. 2). Der Salzgehalt im Pflanzensaft schwankt zwischen 1,5 % (ältere Blätter) und 1,1 % (jüngere Blätter) und erreicht somit ungefähr die Hälfte des Gehaltes bei den S-Aster (Tab. 2).

### III. Die Assimilation und Respiration der Blätter.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über die Kohlen säureassimilation der drei Versuchspflanzen sind in den Tabellen I—III im Anhang der Abhandlung zu finden. Aus den angeführten apparenten Assimilationsintensitäten findet man die reellen Werte durch Addition der Atmungsintensitäten der Blätter, die man in den Tabellen IV—VI findet. Ferner sind Kurven ausgearbeitet, welche die Abhängigkeit der apparenten Assimilationsintensität von der Lichtstärke darstellen (Abb. 4 und 5). Endlich sind die Kardinalwerte für sämtliche Kurven in Tabelle 3 angegeben.

Um die Assimilationskurven der Halophyten und der Glykophyten vergleichen zu können, haben wir die Kurven der Glykophyten *Sinapis alba* und *Nasturtium palustris* benutzt. Die *Sinapis*-Kurve ( $20^\circ\text{C}$  und 0,030 Vol. %  $\text{CO}_2$ ) wurde von BOYSEN-JENSEN (1918, S. 238 u. 1932 S. 27) konstruiert und in Abb. 3 in demselben Massstab wie die Halophytenkurven wiedergegeben. Die *Nasturtium*-Kurve ( $18^\circ\text{C}$  und

atmosphärischer Kohlensäurespannung) ist von LUNDEGÅRDH (1921, S. 55; 1930 S. 47) bestimmt worden. Die Sinapis-Kurve und Nasturtium-Kurve sind in ihrem Verlaufe einander sehr ähnlich. Der Fusspunkt liegt etwas unter der Abscissenachse bei  $-0,8$  bzw.  $-0,5$  mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> u. St. Bei steigender Lichtstärke verlaufen die Kurven linear, bis sie bei 900 bzw. 600 »Lux« die Abscissenachse in

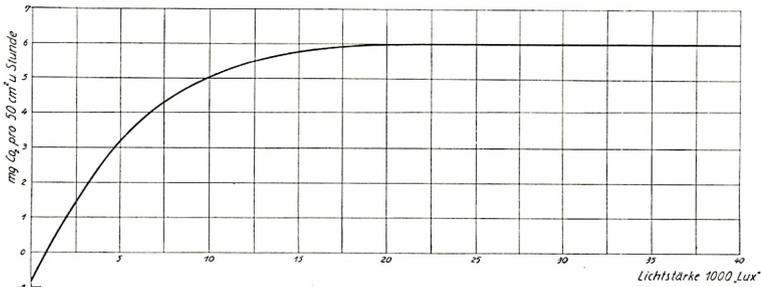


Abb. 3. *Sinapis alba*. Licht-Assimilationskurve nach BOYSEN-JENSEN.

den Kompensationspunkten schneiden. Der weitere Verlauf der Kurven ist dadurch charakterisiert, dass sie nach einer allmählichen Krümmung ungefähr bei 15—20.000 »Lux« mit der Abscissenachse parallel werden. Die maximale Assimilationsintensität ist bei Sinapis 6,0<sup>1</sup>, bei Nasturtium 5,7 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St. In Tabelle 3 sind die Kardinalwerte beider Kurven zum Vergleich mit denen der Halophytenkurven angegeben.

Was die Form des Anfangsverlaufs der Kurven betrifft,

<sup>1</sup> Bei neueren Untersuchungen hat BOYSEN-JENSEN einen etwas höheren Verlauf der Sinapis-Kurve gefunden (Max. Ass. 8,0. 1932 S. 28), und in neuester Zeit hat MÜLLER (1932 a) gezeigt, dass die Licht-Assimilationskurve bei dieser Pflanze die doppelten Maximalwerte erreichen kann, wie die von BOYSEN-JENSEN zuerst gefundenen. Da jedoch MÜLLERS Beobachtungen von reich gedüngten Pflanzen in Wasserkultur stammen, brauchen sie in unserem Fall, wo es sich um Vergleich mit unter natürlichen Bedingungen wachsenden Pflanzen handelt, nicht berücksichtigt zu werden.

so ist kein Unterschied zwischen den untersuchten Pflanzen und den Glykyphyten zu finden. BOYSEN-JENSEN hat als zahlenmässigen Ausdruck für die Steigung der Kurven den reellen Assimilationswert bei 1000 »Lux« benutzt. Aus unseren Kurven geht hervor, dass die Steigung zwischen 1,1 und 1,3 variiert (Tab. 3). Die Steigung der Glykyphytenkurven liegt nach dem genannten Verfasser (1932, S. 28) in den meisten Fällen zwischen 0,9 und 1,1. In einem einzelnen Fall, bei *Avena*, ist sie 1,5. Das heisst, dass die

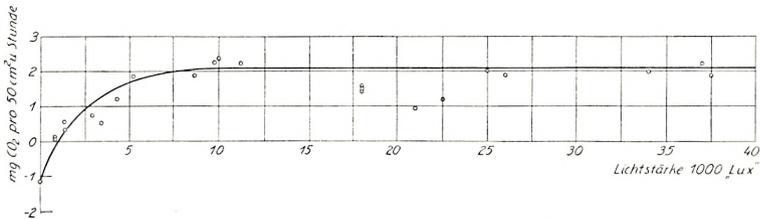


Abb. 4. *Sticte limonium*. Licht-Assimilationskurve.

Assimilationsintensität bei Halophyten und Glykyphyten annähernd dieselbe ist, solange das Licht als begrenzender Faktor wirkt. Anders liegt der Fall im weiteren Verlauf der Kurven.

Die *Sticte*-Kurve (Abb. 4) zeigt die grösste Abweichung von den Glykyphyten-Kurven. Die Respirationsintensität der Blätter ist  $1,14 \text{ mg CO}_2 \text{ pro } 50 \text{ cm}^2 \text{ und St.}$  (vergl. Tab. IV, S. 42). Bei den glykyphytischen Sonnenpflanzen, die sich im Gegensatz zu den Schattenpflanzen durch eine besonders hohe Atmungsintensität der Blätter auszeichnen, erreicht diese niemals so hohe Werte<sup>1</sup>. Die Atmung der *Sinapis*- und *Nasturtium*blätter ist durchschnittlich  $0,8$ — $0,87$  bzw.  $0,5$ . Im allgemeinen liegen die Werte für Sonnenblätter zwischen  $0,5$  und  $0,7$  (vergl. BOYSEN-JENSEN 1932, S. 28).

<sup>1</sup> Eine Ausnahme bilden gewisse arktische Pflanzen (siehe MÜLLER, *Planta* Bd. 6 S. 22, 1928).

Infolge der grossen Atmungsintensität der Blätter liegt der Kompensationspunkt der *Statice*-Kurve relativ hoch, nämlich bei 1000 »Lux«. Die *Sinapis*-Kurve, deren Kompensationspunkt der nächsthöchste der vorliegenden Kurven ist, erreicht diesen bei 900 »Lux«. In ihrem weiteren Verlauf unterscheidet die *Statice*-Kurve sich von der *Sinapis*- und *Nasturtium*-Kurve dadurch, dass sie in einer früh einsetzenden Krümmung schon bei 9—10.000 »Lux« mit der Abscissenachse parallel wird, während dies bei den zwei letzteren erst bei 15—20.000 »Lux« eintritt. Auch mit Rücksicht auf die maximalen Assimilationsintensitäten ist ein deutlich ausgesprochener Unterschied vorhanden. *Statice* erreicht maximal nur eine Intensität von 2,1, d. h. ein Drittel bis ein Viertel der Werte, die bei den erwähnten Glykophyten vorkommen.

Die *S*-Aster (Abb. 5) hat eine Atmungsintensität von 0,92 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St. (vergl. Tab. V, S. 42). Der

Tabelle 3.  
Kardinalwerte der Licht-Assimilationskurven bei  
Halophyten und Glykophyten.

Versuchspflanze	Atmung, mg CO <sub>2</sub> pr. 50 cm <sup>2</sup> u. Stunde	Kompensationspunkt in »Lux«	Maximale apparente Assimilationsintensität	Max. app. Ass. Atmung	Steigung (Der realen Assimilation bei 1000 »Lux«)	Maximale reelle Assimilationsintensität
<i>Statice</i> . . . . .	1,14	1000	2,1	1,8	1,1	3,2
<i>S</i> -Aster . . . . .	0,92	700	4,1	4,5	1,2	5,0
<i>s</i> -Aster . . . . .	0,54	400	5,7	10,6	1,3	6,2
<i>Sinapis</i> . . . . . (BOYSEN-JENSEN 1918 u. 1932)	0,8 u. 0,87	900	6,0 u. 8,0	7,5 u. 9,2	1,0	6,8 u. 8,9
<i>Nasturtium</i> . . . . . (LUNDEGÅRDH 1921)	0,47	600	5,7	12,1	—	6,2

Kompensationspunkt, der bei 700 »Lux« erreicht wird, ist ungefähr derselbe wie bei den Glykyphyten (Tab. 3). Ganz wie bei *Statice* setzt die Krümmung der Kurve sehr früh ein. Ob die Kurve zuletzt mit der Abscissenachse parallel wird, kann jedoch nach den vorliegenden Punkten nicht mit Sicherheit entschieden werden. Die Assimilationsintensität ist maximal 4,1, also bedeutend grösser als bei *Statice*, ohne jedoch die entsprechenden Werte bei *Sinapis* und *Nasturtium* zu erreichen.

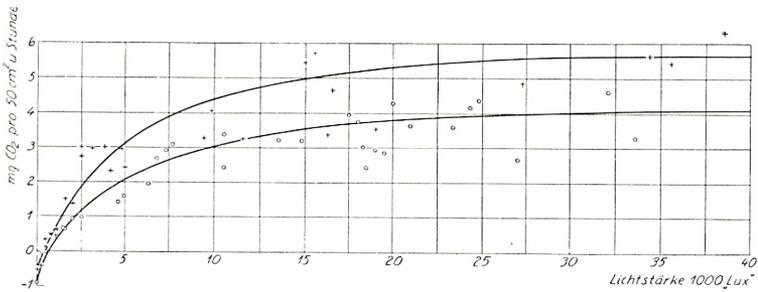


Abb. 5. *Aster tripolium*. Licht-Assimilationskurven von S-Aster (unten) und s-Aster (oben).

Die s-Aster-Kurve (Abb. 5) zeigt in ihrem Verlaufe die grösste Ähnlichkeit mit den Licht-Assimilationskurven der beiden Glykyphyten. Die Atmungsintensität ist 0,54 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St. (vergl. Tab. VI, S. 43). Der Kompensationspunkt liegt verhältnismässig niedrig bei 400 »Lux«. Die Kurve verläuft über dem Kompensationspunkt in ungefähr derselben Weise wie die *Sinapis*- und *Nasturtium*kurven. Bei höherer Lichtstärke wird sie jedoch nicht wie die letzteren mit der Abscissenachse parallel. Die maximale Assimilationsintensität, 5,7 mg CO<sub>2</sub> pro 50 cm<sup>2</sup> und St., ist bedeutend höher als bei den S-Astern.

Hier müssen einige Bemerkungen über den ökologischen Wert unserer Licht-Assimilationskurven eingefügt werden.

Bei den Assimilationsbestimmungen wurden die Blätter so angebracht, dass sie nur auf der Oberseite beleuchtet wurden. In der Natur bekommen die Blätter, die sich wie bei anderen Halophyten durch ihre aufrechte Stellung auszeichnen, Licht auf beiden Seiten (vergl. Abschnitt II). Obwohl also ein Missverhältnis zwischen den Versuchsbedingungen und den natürlichen Bedingungen besteht, so haben wir bei unseren ersten Untersuchungen mit Absicht die angeführte Methode gewählt, um dadurch eine direktere Grundlage für einen Vergleich mit der Kohlensäureassimilation bei den Glykyphyten zu erhalten. Es ist aber einleuchtend, dass die gefundenen Licht-Assimilationskurven nicht den Einfluss des Lichtfaktors auf die Assimilation unter ganz natürlichen Bedingungen darstellen. Die Abweichungen dürften jedoch nicht sehr bedeutend sein. Der maximale Wert der ökologischen Licht-Assimilationskurven wird wahrscheinlich nicht verändert, wenn die Blätter Licht von beiden Seiten empfangen und die Fusspunkte werden selbstverständlich nicht beeinflusst. In wie hohem Masse die Steigung der Kurven durch die aufrechte Stellung der Blätter verändert wird, ist nicht möglich zu sagen.

Betrachtet man die Ökonomie, mit der die Blätter das Licht ausnutzen, so stehen *Statice* und *S-Aster* weit hinter den Glykyphyten zurück. Bei *Statice* ist die Abweichung am grössten. Der hochliegende Kompensationspunkt bewirkt, dass ein Assimilationsüberschuss erst bei verhältnismässig hoher Lichtintensität erreicht wird. Weit grössere ökologische Bedeutung hat aber der Quotient  $\frac{\text{max. app. Assimilation}}{\text{Blattatmung}}$ , der als Ausdruck für die Ökonomie, mit der die Blätter arbeiten, verwendet werden kann. Bei *Statice* ist er 1,8, der weitaus kleinste Wert, der jemals für diesen Quotienten

festgestellt wurde. BOYSEN-JENSEN bestimmt die Werte bei den Sonnenblättern im allgemeinen zwischen 6 und 8 (1932, S. 29). Bei den zwei Sinapis-Kurven ist der Wert des Quotienten 7,5 und 9,2. Bei den Nasturtiumblättern ist der Quotient höher, nämlich 12,1. Untersuchen wir die Quotientengrösse bei den Aster-Kurven, so finden wir, dass sie bei S-Aster 4,5, also mehr als doppelt so gross ist wie bei der Statice-Kurve. Die Abweichung von den Glykyphyten ist kaum so auffallend, wenn sie auch deutlich erkennbar ist. Bei s-Aster ist der Quotient noch grösser, nämlich 10,6, d. h. eben so gross wie die obigen Glykyphytenwerte.

#### IV. Die Respiration der Rhizome und Wurzeln.

Die vollständige Kenntnis des Kohlenstoffhaushaltes der Versuchspflanzen setzt auch eine solche der Respiration der unterirdischen Organe — der Rhizome und Wurzeln — voraus. Im Folgenden wird sie der Einfachheit halber Wurzelrespiration genannt.

Bei unseren ersten Versuchen, eine Bestimmung der Wurzelrespiration vorzunehmen, gingen wir in folgender Weise vor. Nachdem die Pflanzen, in einer grossen Erdscholle festsitzend, nach dem Laboratorium gebracht waren, wurde die Erde sorgfältig in Wasser abgespült. Blätter und Blattstiele wurden entfernt, dann wurden die Rhizome und Wurzeln mit Filtrierpapier abgetrocknet und in den S. 9 oben beschriebenen Gläsern angebracht. Ein ähnliches Verfahren wurde früher von BOYSEN-JENSEN bei Untersuchungen über Stoffproduktion bei Sonnen- und Schattenpflanzen (1918) benutzt. Um den Einfluss, den früh eintretender Wundreiz auf die Resultate haben könnte, zu kontrollieren, zerquetschten wir in jeder Versuchsreihe eins der Rhizome, indem wir es noch ausserdem der Länge nach durchschnitten (in den

Tabellen mit\* bezeichnet). Zu demselben Zweck wurde auch die Versuchsdauer variiert. Unsere Resultate sind in den Tabellen VII, IX und XI (S. 44—45) dargestellt. Ein Einwirken des Wundreizes auf die Resultate ist nicht wahrzunehmen. Für die drei Versuchspflanzen *Statice*, *S-Aster* und *s-Aster* ist die Respiationsintensität pro g Frischgewicht 0,32, 0,25 und 0,25 als Mittelwert aus 3—5 Bestimmungen, deren Variation innerhalb recht enger Grenzen liegt.

Wir hatten jedoch Bedenken, diese Respiationsintensitäten als Ausdruck für die Wurzelrespiration am Standort anzunehmen. Die unterirdischen Organe der Pflanzen befinden sich dort in einem sehr feuchten Boden, wo die Bedingungen für den Luftstoffwechsel vermutlich ganz andere sein müssen als in unseren Versuchsgläsern. Aus HANNÉNS experimentellen Untersuchungen (1892) weiss man, dass die Luftdiffusion im Boden bei zunehmendem Wassergehalt im höchsten Grad gehemmt wird, und ROMELL (1922) hat darauf hingewiesen, dass die Verstopfung der Bodenkapillaren mit Wasser den Durchlüftungsgrad auf ca. 1/10000 des normalen Wertes herabsetzt. Um uns einen Begriff davon machen zu können, wie weit diese ökologischen Bedingungen auf die Wurzelrespiration einwirken, stellten wir einige Versuche über die Sauerstoffaufnahme unter Wasser an. Die

Tabelle 4.  
Die Wurzelrespiration der Versuchspflanzen.

Versuchspflanze	mg CO <sub>2</sub> in feuchter Luft pro Stunde und		mg CO <sub>2</sub> unter Wasser pr. g Frischgewicht u. Stunde $\left(\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1\right)$
	g Frischgewicht	g org. Trocken- substanz	
<i>Statice</i> . . . . .	0,32	1,2	0,066
<i>S-Aster</i> . . . . .	0,25	1,2	0,075
<i>s-Aster</i> . . . . .	0,25	1,5	0,084

Versuche mit *Statice* und *S-Aster* wurden in frisch geschöpftem Meerwasser, die Versuche mit *s-Aster* in Leitungswasser ausgeführt. Zu den letzteren wurden Wurzeln verwendet, deren Respiration in feuchter Luft unmittelbar vorher bestimmt war. Die Resultate sind in Tab. VIII, X und XII (S. 44–45) dargestellt.

Die Respirationsintensitäten sind in diesen Tabellen durch den Sauerstoffverbrauch in mg pro g Frischgewicht und Stunde ausgedrückt. Werden diese Werte in mg CO<sub>2</sub> für dieselben Gewichts- und Zeiteinheiten umgerechnet unter der Voraussetzung, dass der respiratorische Quotient gleich 1 ist, so ergibt sich die Respirationsintensität unter Wasser als nur  $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{5}$  der Werte in feuchter Luft (vergl. Tab. 4). Die Ursache hierfür muss in der verringerten Sauerstoffzufuhr gesucht werden.

Die ökologische Bedeutung dieser letzten Versuche liegt darin, dass sie zeigen, dass die Wurzelrespiration in Fällen, wo die Wurzeln sich in einem sehr wassergesättigten Boden befinden, höchstwahrscheinlich weit geringer ist, als Messungen in feuchter Luft ergeben. Um wieviel geringer, lässt sich auf Grund unserer Bestimmungen unter Wasser nicht mit vollkommener Zuverlässigkeit feststellen, weil sie in sehr hohem Masse von der willkürlich gewählten Versuchsdauer abhängen. Ferner weiss man nicht, ob im Boden nicht eine Wasserbewegung vor sich geht (hervorgerufen z. B. durch Verdunstung an der Bodenoberfläche oder Wasseraufnahme in den Wurzeln), die gross genug ist, dem hemmenden Einfluss bei der Herabsetzung der Diffusionsgeschwindigkeit entgegenzuwirken.

Wenn wir in dem folgenden Abschnitt bei Berechnung der Stoffproduktion der Versuchspflanzen die Intensität der Wurzelrespiration benutzen wollen, so müssen die Messun-

gen im Wasser bevorzugt werden, da sie unserer Meinung nach der Wahrheit am nächsten kommen. Dies geschieht jedoch infolge des Obenerwähnten mit nicht geringem Vorbehalt. Einen vollständigen Einblick in den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen kann man erst erreichen, wenn die Grösse der Wurzelrespiration unter natürlichen Bedingungen befriedigend klargelegt ist.

### V. Die Stoffproduktion.

Wenn man die tägliche Stoffproduktion mit Hilfe der früher mitgeteilten Assimilations- und Respirationsintensitäten berechnen will, so muss man ausserdem noch die Variationen des Lichtfaktors im Laufe des Tages kennen. Die drei Versuchspflanzen dürften an ihrem Standort nicht nennenswert beschattet sein, so dass sie imstande sind, das volle Tageslicht auszunutzen. Es ist also anzunehmen, dass man in allen drei Fällen eine Lichtkurve benutzen kann, welche die durchschnittliche, tägliche Variation in einem Monat der Vegetationsperiode darstellt. BOYSEN-JENSEN hat für seine Stoffproduktionsberechnungen eine Durchschnittskurve für den Monat Juli (1932, S. 36, Lichtmessungen auf offenem Felde bei Sorö 1928) gebraucht. Nun hat aber LUNDEGÅRDH inzwischen darauf hingewiesen, dass eine Kalkulation nach einer solchen Durchschnittskurve nicht die durchschnittliche diurnale Stoffproduktion gibt, sondern einen etwas höheren Wert, weil die  $\text{CO}_2$ -Assimilation nur innerhalb gewisser Grenzen der Lichtstärke proportional ist (1930 S. 55). Dieser Kalkulationsfehler tritt jedoch erst ein, wenn die Lichtstärke unter die Grenze tritt, wo die Licht-Assimilationskurve parallel mit der Abscissenachse verläuft. Da diese Grenze bei den Kurven der drei Versuchspflanzen ausserdem nicht an derselben

Stelle liegt, ist die Durchschnittskurve nicht ausreichend als Grundlage für eine vergleichende Wertung der Stoffproduktion. Wir haben darum versucht, die Grenzwerte der täglichen Stoffproduktion zu bestimmen. Aus dem

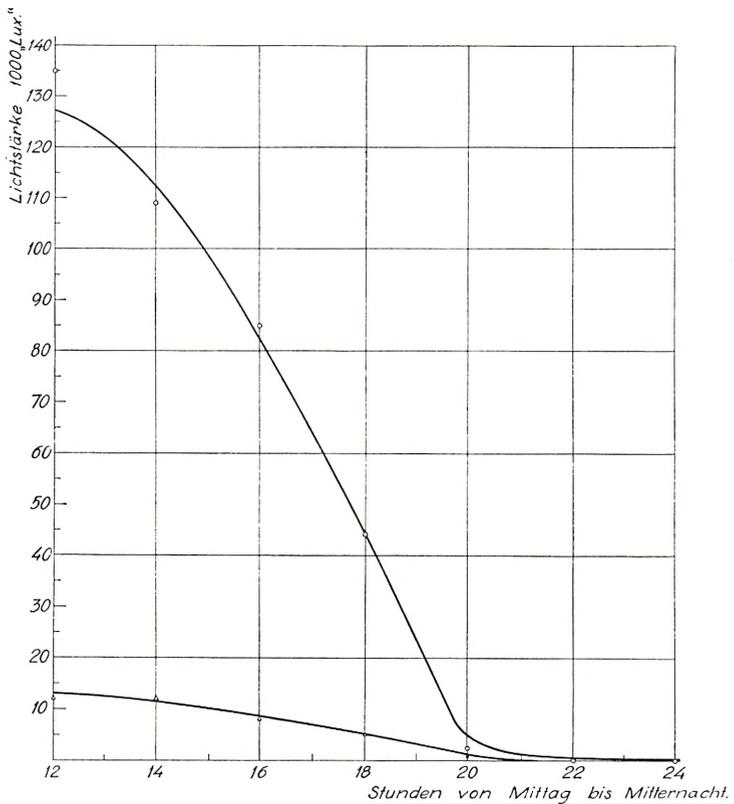


Abb. 6. Der Tagesgang des Lichtes am hellsten und dunkelsten Julitag 1928.

Lichtmessungsmaterial, auf dem die obenerwähnte Durchschnittskurve basiert, und das uns von Professor Dr. BOYSEN-JENSEN gütigst zur Verfügung gestellt wurde, haben wir die höchsten und die niedrigsten Werte für jede Stunde herausgezogen. Mit Hilfe derselben haben wir dann Kurven gezeichnet (Abb. 6), die den Tagesgang des Lichtes am

hellsten und am dunkelsten Tag im Juli zeigen. Berechnet man nun die Stoffproduktion an Hand dieser Kurven, so erhält man Grenzwerte, innerhalb welcher die diurnale Stoffproduktion in dem betreffenden Monat immer liegen muss.

Für die Kalkulationen ist es auch notwendig, das Frischgewicht und den Gehalt der verschiedenen Pflanzenorgane an organischer Trockensubstanz im Verhältnis zu dem Blattareal zu kennen (Tab. 5). Ferner muss der Kohlenstoffgehalt in der organischen Substanz der Pflanzen bekannt sein. Dieses ist bei *Statice* 50,9 % bei *S-Aster* 50,3 % und bei *s-Aster* 49,5 %<sup>1</sup>. Tabelle 6 zeigt, wie die Stoffproduktion am hellsten und am dunkelsten Julitag berechnet wird.

Tabelle 5.

Frischgewicht und organischer Substanzgehalt der Pflanzenorganen im Verhältnis zu dem Blattareal.

Versuchspflanze	Pflanze Nr.	Blattareal in cm <sup>2</sup>	Wurzel + Rhizom pro 50 cm <sup>2</sup> Blattoberfläche		Blattstiele pro 50 cm <sup>2</sup> Blattoberfläche		Blätter (50 cm <sup>2</sup> )		Totalmenge org. Trockensubst. pro 50 cm <sup>2</sup> Blattoberfl. g
			Frischgewicht g	org. Substanz g	Frischgewicht g	org. Substanz g	Frischgewicht g	org. Substanz g	
<i>Statice</i>	1	147	2,6	0,72	0,3	0,06	2,4	0,52	1,21
	2	105	2,4	0,64	0,3	0,05			
	3	101	2,0	0,54	0,4	0,08			
<i>S-Aster</i>	1	73	2,8	0,58	1,5	0,08	4,5	0,35	0,99
	2	91	2,4	0,50	1,2	0,11			
	3	36	2,7	0,57	1,4	0,08			
<i>s-Aster</i>	1	146	0,9	0,13	1,6	0,10	2,4	0,17	0,38
	2	51	0,6	0,09	1,4	0,08			
	3	95	0,8	0,12	1,8	0,11			

<sup>1</sup> Die Kohlenstoffanalysen sind gütigst von Dr. STIG VEIBEL, chemisches Laboratorium der Universität Kopenhagen, ausgeführt.

Tabelle 6.  
Die Stoffproduktion der Versuchspflanzen.

Stunde	Am hellsten Julitag				Am dunkelsten Julitag			
	Licht- stärke in »Lux«	Reelle Assimilation pro 50 cm <sup>2</sup> Blatt- oberfläche und Stunde in mg CO <sub>2</sub>			Licht- stärke in »Lux«	Reelle Assimilation pro 50 cm <sup>2</sup> Blatt- oberfläche und Stunde in mg CO <sub>2</sub>		
		Stafice	S-Aster	s-Aster		Stafice	S-Aster	s-Aster
12—13.....	129000	3,2	5,0	6,2	12000	3,2	4,1	5,2
13—14.....	115000	3,2	5,0	6,2	12000	3,2	4,1	5,2
14—15.....	103000	3,2	5,0	6,2	11000	3,2	4,0	5,1
15—16.....	91000	3,2	5,0	6,2	9000	3,2	3,8	4,8
16—17.....	75000	3,2	5,0	6,2	7300	3,1	3,5	4,4
17—18.....	54000	3,2	5,0	6,2	5800	2,9	3,2	3,9
18—19.....	33500	3,2	5,0	6,2	3900	2,5	2,6	3,2
19—20.....	12500	3,2	4,2	5,3	1700	1,6	1,7	1,8
20—21.....	1700	1,6	1,7	1,8	400	0,5	0,6	0,5
21—22.....	600	0,7	0,8	0,7	0	0	0	0
22—24.....	0	0	0	0	0	0	0	0
Totale Assimilation in 24 Stunden in mg CO <sub>2</sub>		55,8	83,4	102,4		46,8	55,2	68,2
Totale Respiration (von Wurzeln, Rhizomen und Blättern) in 24 Stunden in mg CO <sub>2</sub>		30,0	26,4	13,2		30,0	26,4	13,2
Assimilationsüberschuss in 24 Stunden in mg CO <sub>2</sub>		25,8	57,0	89,2		16,8	28,8	55,0
Nettoproduktion von organischer Substanz in mg		13,8	30,9	49,1		9,0	15,6	30,3
Prozentuale Zunahme von organischer Sub- stanz in 24 Stunden <sup>1</sup>		1,1	3,1	12,9		0,7	1,6	8,0

<sup>1</sup> Vergl. Tab. 5.

Bei den Berechnungen wird keine Rücksicht auf die Einwirkung der Blattstiele auf den Kohlenstoffhaushalt genommen. Man kann vielleicht erwarten, dass sie — infolge ihres Chlorophyllgehaltes — jedenfalls so viel Substanz produzieren, wie sie bei der Atmung verbrauchen. Bei den Aster-Formen, bei denen die Blattstiele einen recht bedeutenden Teil des Frischgewichtes ausmachen (vergl. Tab. 5), ist es möglich, dass ein Überschuss entsteht, der bis zu einem gewissen Grad den absoluten Wert unserer Berechnungen verschieben kann.

Zum Vergleich mit den Ergebnissen der Tab. 6 haben wir in gleicher Weise die Stoffproduktion bei *Sinapis* nach BOYSEN-JENSENS Licht-Assimilationskurve und Respirationmessung (1932, S. 27; 1918, S. 238 und 244) berechnet. Die Stoffproduktion am hellsten Tage ist hier pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche und 24 Stunden 54,5, am dunkelsten 32,8 mg organische Substanz. (Der Kohlenstoffprozentgehalt ist nach BOYSEN-JENSEN dem der Stärke gleich gesetzt).

Eine Betrachtung der Resultate in Tab. 6 ergibt, dass die Stoffproduktion pro 24 Stunden bei *Statice* sehr klein ist, was ja auch nach der tiefliegenden, apparenten Licht-Assimilationskurve zu erwarten war. Die Ausnutzung des Lichtfaktors ist bei den übrigen Versuchspflanzen eine weit bessere. Vergleicht man die beiden Standortformen von *Aster tripolium*, so findet man, dass die Pflanzen am salzreichsten Standort um 35—42 % weniger produzieren als die Pflanzen am salzärmeren Standort. Die Stoffproduktion der s-Aster liegt beinahe so hoch wie jene von *Sinapis*. Betrachtet man die Produktion auf Grund der schon vorhandenen Trockensubstanzmasse (Tab. 6 unterste Kolonne), so tritt der Unterschied zwischen *Statice* und S-Aster einerseits und s-Aster andererseits noch ausgeprägter hervor.

Die Ökonomie, mit welcher die Pflanzen bei ihrer Stoffproduktion auskommen, kann durch den Quotienten  $\frac{\text{Substanzproduktion}}{\text{Atmungsverbrauch}}$  dargestellt werden. Bei *Statice* liegt dieser Quotient zwischen 0,6 und 0,9 für den dunkelsten resp. hellsten Tag. Die *S-Aster* arbeitet mit einer etwas grösseren Produktionsökonomie, indem die Werte bei 1,1 bis 2,2 liegen, bleibt aber damit sehr hinter der *s-Aster* zurück, bei welcher der Quotient zwischen 4,2 und 6,8 schwankt. Zum Vergleich dient, dass der Quotient für *Sinapis* zwischen 2,2 und 3,9 liegt. Von den hier besprochenen Pflanzen ist also die *s-Aster* in ihrem Kohlenstoffhaushalt am ökonomischsten.

## VI. Die Einwirkung des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt.

Aus Abschnitt V geht hervor, dass ein bedeutender Unterschied zwischen dem Kohlenstoffhaushalt der ausgeprägten Halophyten *Statice* und *S-Aster* einerseits und der *s-Aster* und den Glykophyten andererseits besteht, indem die tägliche Stoffproduktion bei den letztgenannten am grössten ist. Es ist anzunehmen, dass der Salzfaktor einen entscheidenden Einfluss auf diese Verhältnisse ausübt, obwohl man nicht ganz davon absehen kann, dass auch andere edaphische Faktoren möglicherweise eine Rolle spielen. Wie weit das letztere zutrifft, kann mit Sicherheit nur durch Kulturversuche entschieden werden.

Will man nun näher untersuchen, in welcher Weise der Salzfaktor seinen Einfluss geltend macht, so kann man sich folgende Möglichkeiten vorstellen: 1) Eine Vergrösserung des Salzfaktors könnte eine Verminderung der Assimilationsintensität bewirken, 2) Das Salz könnte eine stimulierende

Wirkung auf die Respiration ausüben, und 3) Der Salzfaktor könnte auf den Bau der Pflanzen einwirken, so dass das Verhältnis zwischen Gewicht der Pflanze und Blattareal vergrössert wird. In allen drei Fällen würde sich eine Verminderung der Stoffproduktion zeigen.

Was die erste Möglichkeit betrifft, so sieht man aus den Licht-Assimilationskurven, dass besonders bei den Versuchspflanzen, die an den salzreichsten Standorten wachsen, eine frühe Krümmung der Kurve eintritt. Ferner ist der maximale, reelle Assimilationswert verhältnismässig niedrig. Es ist anzunehmen, dass der Salzfaktor auf diese Verhältnisse einen Einfluss ausübt. Der Verlauf der *Statice*-Kurve kann allerdings keine direkte Erklärung für die Art dieses Einflusses geben, da die Grösse der Assimilation der Pflanzen in salzärmeren Lokalitäten nicht untersucht wurde. Dagegen bringen die beiden *Aster*-Kurven ein gutes Material zur Beleuchtung des Einflusses des Salzfaktors auf die Assimilation. Bei der *S-Aster* ist die maximale, reelle Assimilationsintensität 5,0, bei der *s-Aster* ist sie 6,2. Die Blätter der Pflanzen auf salzarmem Boden assimilieren demnach bei optimalen Lichtverhältnissen 24 % mehr als die der auf salzreicherem Boden wachsenden, oder besser ausgedrückt: der erhöhte Salzfaktor (vergl. Abschnitt II) bewirkt eine Verminderung der Assimilationsleistung um etwa 19 %.

Da der Salzfaktor auf die Grösse der Assimilation einen Einfluss ausübt, entsteht die Frage, wie dieser Einfluss zu erklären ist. Man kann sich zwei Möglichkeiten vorstellen. Entweder kann er von der morphologischen Wirkung des Salzes auf die Blätter stammen, oder er kann durch die vom Salz hervorgerufenen Veränderungen im physiologischen Zustand der Blattzellen entstehen. Was die erste Möglichkeit anbelangt, so zeigen die Kulturversuche von

LESAGE (1890), dass eine Zunahme des Salzfaktors sich unter anderm in einer Verdickung der Blätter (Sukkulenz) und einer Verkleinerung der Interzellularräume äussert. Daneben tritt in gewissen Fällen zugleich auch eine Abnahme des Chlorophyllgehaltes ein durch Verminderung der Chlorophyllkörner in den Zellen an Zahl und Grösse. GRIFFON (1898) hat diese Tatsache als Erklärung für die von ihm beobachtete verminderte Assimilationsintensität bei Pflanzen an salzreichen Standorten benutzt (vergl. S. 5). Nun soll nach WILLSTÄTTER und STOLLS Untersuchungen (1918) eine sehr bedeutende Verringerung des Chlorophyllgehaltes notwendig sein, ehe er in der Natur als begrenzender Faktor auftritt, und weiter ist es nicht wahrscheinlich, dass die Chlorophyllmenge wirklich bei der S-Aster am kleinsten ist. Selbst wenn die Blätter vielleicht weniger grün erscheinen, so wird dies vermutlich durch die weit grössere Ausbildung des Palisadengewebes ausgeglichen. Viel wahrscheinlicher ist, dass die Sukkulenz in Verbindung mit den kleineren Interzellularen einen hemmenden Einfluss auf die Kohlensäureaufnahme ausübt. Bei der S-Aster muss die Kohlensäure einen weiteren Weg zurücklegen als bei der s-Aster, ehe sie zur Verbrauchsstelle kommt. Es liegt daher die Vermutung nahe, dass die Kohlensäurespannung infolgedessen bei der ersteren weit früher als begrenzender Faktor auftritt. Durch Untersuchung der Assimilationsintensität bei mehr oder weniger sukkulenten Blättern derselben Pflanze oder von Pflanzen desselben Standortes wäre es möglich, die Richtigkeit dieser Erklärung zu prüfen. Unsere eigenen Untersuchungen über die S-Aster-Assimilation (Tab. II S. 40), bei welcher wir mit Blättern arbeiteten, deren Sukkulenz recht stark variierte, gibt jedoch kein eindeutiges Material. Was die andere Möglichkeit betrifft, dass der

Salzfaktor auf den physiologischen Zustand der Blattzellen einwirkt und damit die Assimilationstätigkeit beeinflusst, so müsste man zuerst die hohen osmotischen Werte in Betracht ziehen, die — infolge ihrer Einwirkung auf den Quellungsgrad, die Viskosität, Permeabilität und Oberflächenspannung — auf sämtliche Lebensprozesse einen Einfluss ausüben (WALTER 1924). Man kann sich jedoch auch denken, dass der Salzgehalt der Zellen, der nicht in einer bestimmten Beziehung zum osmotischen Wert zu stehen braucht, eine spezifische Wirkung ausübt. Es gibt hier eine interessante Parallelität zwischen der reellen Maximalassimilation unserer Versuchspflanzen: *Stalice* 3,2, *S-Aster* 5,0 und *s-Aster* 6,2, und dem Salzgehalt des Blattzellsaftes: 2,8, 2,5 und 1,5 %, die jedoch keine ausreichende Grundlage für sichere Schlüsse gibt.

Der Einfluss des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen könnte, wie gesagt, auch durch eine stimulierende Wirkung auf die Respiration verursacht werden. Was die Atmungsintensität der Blätter anbetrifft, so fanden sich bei *Stalice* und *S-Aster* sehr hohe Werte, während die Blattrespiration bei *s-Aster* nicht die gewöhnlich bei den Glykyphyten vorkommenden Werte überstieg (Tab. 3).

Will man nun näher untersuchen, ob sich ein Einfluss des Salzfaktors hier geltend macht, so muss man zur Berechnung der Atmungsintensitäten noch eine andere Grundlage als die Arealeinheit benutzen. Es ist aber sehr schwierig, eine Berechnungsgrundlage zu finden, die eine zufriedenstellende Vergleichung der Respiration verschiedener Blatttypen zulässt.

Tabelle 7 ist eine Zusammenstellung der Respirationsintensitäten, nach verschiedenen Methoden errechnet, wie aus der Tabelle hervorgeht (vergl. noch Tab. IV, V u. VI S. 42—43).

Tabelle 7.  
Die Blattrespiration der Versuchspflanzen.

Versuchspflanze	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde und pro		
	50 cm <sup>2</sup> Blatt- oberfläche	g Frischgewicht	g organischer Trockensubst.
Statice .....	1,1	0,44	2,2
S-Aster .....	0,9	0,20	2,7
s-Aster .....	0,5	0,21	2,9

Betrachtet man die Werte für die beiden Standortformen von *Aster tripolium*, bei denen die direkte Beobachtung des Einflusses des Salzfaktors möglich ist, so erkennt man, dass der grosse Unterschied in den Respirationsintensitäten sich ausgleicht, wenn die Berechnung auf Grund des Frischgewichtes vorgenommen wird. Dies kann darauf deuten, dass die früher erwähnte hohe Respirationsintensität bei S-Aster nicht auf einer stimulierenden Salzeinwirkung auf die Respirationprozesse, sondern nur auf der Zellenvermehrung und Zellenvergrösserung beruht, die durch die morphogene Wirkung des Salzes auf die Blätter hervorgerufen wird. Diese Vermutung wird noch weiter durch eine Betrachtung der Tabellen V und VI unterstützt, bei denen die Schwankungen des Sukkulenzgrades von entsprechenden Variationen in der Respirationsintensität pro Oberflächeneinheit begleitet werden. Bei Berechnung pro g Trockensubstanz haben wir den Aschengehalt der Blätter eliminiert, so dass der Wert in mg CO<sub>2</sub> pro g organischer Trockensubstanz ausgedrückt ist. Die Respiration der Staticeblätter ist, im Verhältnis zum Areal wie zum Frischgewicht, durch ihre grosse Intensität bemerkenswert. Wird sie jedoch pro g organischer Trockensubstanz berechnet, so weicht sie nicht von der der Asternblätter ab; sie ist eher etwas kleiner. Die Respirationsinten-

sität der Glykyphyten ist von derselben Grössenordnung wie die der Halophyten. Weitere Vergleiche müssen infolge der schwachen Grundlage als zwecklos aufgegeben werden.

Betrachtet man die Respiration der Rhizomen und Wurzeln, so findet man ebenfalls keinen Anhaltspunkt für eine respirationsvergrössernde Wirkung des Salzfaktors (Tab. 4 S. 23). Die zwei Asterformen haben dieselbe Wurzelatmung, sowohl pro g Frischgewicht, wie pro g organischer Trockensubstanz. Ferner sind die Werte von derselben Grössenordnung, wie sie NICOLAS (1909) für die Wurzelrespiration bei Glykyphyten unter ähnlichen Bedingungen angegeben hat.

Bisher ist die dritte Möglichkeit, durch die der Salzfaktor auf den Kohlenstoffhaushalt einwirken könnte, noch offen geblieben. Bei den zwei Aster-Standortformen, bei denen ein direkter Vergleich vorgenommen werden kann, zeigt Tab. 5 S. 27, dass S-Aster mindestens doppelt soviel organische Trockensubstanz pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche besitzt wie s-Aster, sowohl in den Blättern als auch in den Rhizomen. Da die Respirationsintensität pro g org. Trockensubstanz bei den zwei Standortformen nahezu gleich ist, wird der Salzfaktor durch seinen formverändernden Einfluss somit eine Verminderung der Stoffproduktion an den salzreichsten Standorten bewirken, indem die Totalrespiration im Verhältnis zur Assimilation vergrössert wird.

Fasst man die obenstehenden Tatsachen zusammen, so zeigt sich, dass der Einfluss des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen sich in zwei Punkten geltend macht. Erstens in einer Verminderung der Assimilationsintensität und zweitens in einer Veränderung des Verhältnisses zwischen Gewicht und Blattareal der Pflanzen, wodurch die Totalrespiration vergrössert wird, wäh-

rend die Respirationsprozesse an sich nicht beeinflusst werden. Es ist wahrscheinlich, dass der Kohlenstoffhaushalt der anderen sukkulenten Halophyten ebenfalls in den angeführten zwei Punkten beeinflusst wird. Dagegen ist es nicht möglich, zu sagen, ob dieses auch bei den nicht sukkulenten Halophyten, wie *Statice*, der Fall ist, oder ob die geringe Stoffproduktion hier ausschliesslich durch eine Verminderung der Kohlensäureassimilation verursacht wird.

---

### Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Abhandlung beschäftigt sich mit Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt bei *Statice limonium* L. und *Aster tripolium* L. als Repräsentanten des salzausscheidenden, nicht sukkulenten, und des salzspeichernden, sukkulenten Halophytentyps.
2. Bei *Aster tripolium* umfasst die Untersuchung zwei Standortformen und zwar a) S-Aster von einer in der Nähe der Küste und des Staticestandortes gelegenen Lokalität, die wie diese täglich von der Flut überschwemmt wird, und b) s-Aster von einem weniger salzhaltigen Standort, der nur ein- oder zweimal im Winter vom Meere überschwemmt wird. So liefern die Untersuchungen auch gewisse Anhaltspunkte für eine Beurteilung des Einflusses des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen.
3. Der Salzgehalt in den Blättern der drei Versuchspflanzen beträgt bei *Statice*, S-Aster und s-Aster 2,8, 2,5 und 1,5 % ihres Wassergehaltes. Das Frischgewicht der Blätter pro 50 cm<sup>2</sup> Oberfläche beträgt bei S-Aster 4,5 und bei s-Aster 2,4 g.

4. Der Kohlenstoffhaushalt der Versuchspflanzen wird analysiert, teils durch Bestimmung der Kohlensäureassimilation der Blätter bei ganz offenen Spaltöffnungen, 20° C und 0,030 Vol. % Kohlensäure und variierendem Lichtfaktor, teils durch Bestimmung der Atmungsintensität bei Blättern, Rhizomen und Wurzeln bei derselben Temperatur.
5. Die apparenten Licht-Assimilationskurven bei *Statice* und *S-Aster* zeichnen sich infolge der hohen Atmungsintensität dieser Pflanzen durch besonders tiefliegende Fusspunkte aus. Der maximale Assimilationsüberschuss pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche ist 2,1 respektive 4,1 mg CO<sub>2</sub> pro Stunde. Der Quotient  $\frac{\text{max. app. Assimilation}}{\text{Blattatmung}}$  ist sehr klein und zwar 1,8 und 4,5. Dagegen unterscheidet sich *s-Aster* nicht wesentlich von den Glykyphyten in diesen Beziehungen. Die reelle Assimilation der *Aster*-pflanzen wird an dem salzreichsten Standort um 19 % herabgesetzt.
6. Die Blattrespiration pro 50 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche ist bei *Statice* und *S-Aster* sehr hoch mit 1,1 bzw. 0,9 mg CO<sub>2</sub> pro Stunde. Bei *s-Aster* ist dieser Wert 0,5. Der Unterschied in der Respirationsintensität ist bei den beiden *Aster*-formen nicht durch eine Einwirkung des Salzes auf die Atmungsprozesse, sondern durch den Unterschied der Sukkulenz bedingt.
7. Die Respirationsintensität der Rhizome und Wurzeln ist in sehr feuchtem Boden wahrscheinlich weit kleiner als in feuchter Luft (Tab. 4 S. 23).
8. Die Stoffproduktion in 24 Stunden bei 20° C am hellsten und dunkelsten Julitag wurde berechnet (Tab. 6 S. 28). Die obere und untere Grenze für diesen Wert ist bei

einer Pflanze mit einem Blattareal von  $50 \text{ cm}^2$  bei *Statice* 13,8 und 9,0, bei *S-Aster* 30,9 und 15,6 und bei *s-Aster* 49,1 und 30,3 mg organischer Trockensubstanz. Die Verminderung der Stoffproduktion bei *S-Aster* im Vergleich mit *s-Aster* ist teils durch Verminderung der Assimilationsintensität, teils durch eine Vermehrung der Trockensubstanz der Pflanzen im Verhältnis zum Blattareal zu erklären.

9. Die Produktionsökonomie der Pflanzen ist als das Verhältnis zwischen der Nettoproduktion und der Atmungsverbrauch in 24 Stunden berechnet. Dieser Quotient ist bei *s-Aster* immer mehr als dreimal so gross wie bei *Statice* und *S-Aster* und steht dem der *Glykyphythen* nicht nach.
-

## Anhang.

Tabelle I. Die apparente Assimilationsintensität der Blätter von *Statice limonium*.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Anzahl Blätter für den Versuch	Areal der Blätter in cm <sup>2</sup>	Frischgewicht von 50 cm <sup>2</sup> , g	Versuchsdauer in Sek.	Differenz in ccm 0,00898 n HCl	Spaltöffnungsweite (vgl. Text S. 9)	Lichtstärke in »Lux«	mg CO <sub>2</sub> assimiliert pro 50 cm <sup>2</sup> und Stunde
9. Juli	2a	1	35,9	1,97	675	0,91	Vor dem Versuche: 2,6	11200	2,23
	2b	»	»	»	643	0,74		5200	1,85
	2c	»	»	»	660	0,75	Nach dem Versuche: 2,5	8700	1,83
11. Juli	3b	1	25,8	1,90	670	0,20	Vor dem Versuche: 2,5	3400	0,53
	3c	»	»	»	665	0,70		34000	1,97
	3d	»	»	»	710	0,72	Nach dem Versuche: 1,3	26000	1,91
12. Juli	5b	2	66,8	2,26	669	0,62	Vor dem Versuche: 2,5	2900	0,75
	5c	»	»	»	638	0,12		820	0,14
	5d	»	»	»	667	0,13		840	0,15
	5e	»	»	»	650	0,06		840	0,07
	5f	»	»	»	679	0,30		1360	0,34
	5g	»	»	»	680	0,49		1360	0,57
	5i	»	»	»	685	0,98		4300	1,11
	5j	»	»	»	654	1,08		18000	1,42
	5k	»	»	»	654	1,13	Nach dem Versuche: 4,3	18000	1,50
	13. Juli	7b	2	48,2	2,09	746	0,70	Vor dem Versuche: 2,5	21000
7c		»	»	»	746	0,88		22500	1,12
7d		»	»	»	738	1,49		9800	2,26
7e		»	»	»	755	1,57	Nach dem Versuche: 2,8	10000	2,37
15. Juli	8b	2	42,1	2,62	744	0,95	Vor dem Versuche: 5,0	18000	1,59
	8c	»	»	»	734	1,16		25000	2,02
	8d	»	»	»	720	1,07		37500	1,88
	8e	»	»	»	757	1,29	Nach dem Versuche: 2,4	37000	2,22

Tabelle II. Die apparente Assimilationsintensität der Blätter von *Aster tripolium* aus der Lokalität S.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Anzahl Blätter für den Versuch	Areal der Blätter in cm <sup>2</sup>	Frischgewicht von 50 cm <sup>2</sup> , g	Versuchsdauer in Sek.	Differenz in cc m 0,00988 n HCl	Spaltöffnungsweite	Lichtstärke in »Lux«	mg CO <sub>2</sub> assimiliert pro 50 cm <sup>2</sup> und Stunde
14. Juli	3d	5	63,4	3,99	769	— 0,01	Vor dem Versuche: 3,3  Nach dem Versuche: 1,6	440	— 0,01
	3e	»	»	»	748	0,10		440	0,10
	3f	»	»	»	754	0,60		1580	0,64
	3g	»	»	»	743	0,60		1450	0,65
	3h	»	»	»	757	0,88		2500	0,97
	3i	»	»	»	737	0,81		2000	0,91
	3j	»	»	»	739	1,20		4600	1,42
	3k	»	»	»	746	1,57		6300	1,94
	15. Juli	4c	3	42,7	3,76	758		0,98	Vor dem Versuche: 4,0
4d		»	»	»	738	1,38		10500	2,43
4e		»	»	»	715	1,54	Nach dem Versuche: 4,0	19500	2,86
20. Juli	5b	3	33,7	5,05	798	1,66	Vor dem Versuche: 4,3	17500	3,96
	5c	»	»	»	812	1,57		21000	3,64
	5e	»	»	»	795	1,29		7300	2,92
	5f	»	»	»	802	1,21		6800	2,68
	5g	»	»	»	791	1,36	Nach dem Versuche: 3,0	7700	3,12
„	6a	2	22,7	3,56	808	0,55	Vor dem Versuche: 3,0	16300	1,63
	6b	»	»	»	786	0,77		18500	2,42
	6c	»	»	»	812	0,87		27000	2,68
	6d	»	»	»	793	1,36	Nach dem Versuche: 2,0	33000	4,62
23. Juli	7b	2	25,0	3,93	666	1,06	Vor dem Versuche: 6,3	10500	3,39
	7c	»	»	»	666	1,30		20000	4,29
	7d	»	»	»	666	1,12		23300	3,61
	7e	»	»	»	664	1,32	Nach dem Versuche: 3,3	24800	4,39
	„	8b	1	13,9	3,42	710	0,58	Vor dem Versuche: 4,5	19000
8c		»	»	»	819	0,68		18300	3,03
8d		»	»	»	827	0,84		18000	3,78
8e		»	»	»	691	0,78	Nach dem Versuche: 1,3	24300	4,17
„	9a	1	15,9	—	696	0,70	Vor dem Versuche: 10,0	14800	3,21
	9b	»	»	—	692	0,70	Nach dem Versuche: 2,5	13500	3,23
24. Juli	11b	1	10,8	—	716	0,53	{Vor dem Versuche: 4,0} {Nach dem Versuche: 1,9}	33500	3,30

Tabelle III. Die apparente Assimilationsintensität der Blätter von *Aster tripolium* aus der Lokalität s.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Anzahl Blätter für den Versuch	Areal der Blätter in cm <sup>2</sup>	Frischgewicht von 50 cm <sup>2</sup> , g	Versuchsdauer in Sek.	Differenz in cm 0,00988 n cc.	Spaltöffnungsweite	Lichtstärke in »Lux«	mg CO <sub>2</sub> assimiliert pro 50 cm <sup>2</sup> und Stunde
19. Juli	1c	3	60,9	1,97	800	1,25	Vor dem Versuche: 5,0  Nach dem Versuche: 2,6	1600	1,51
	1d	»	»	»	800	1,15		2000	1,37
	1e	»	»	»	797	0,46		720	0,50
	1f	»	»	»	770	0,55		1100	0,62
	1g	»	»	»	809	0,42		1000	0,44
	1h	»	»	»	788	—0,05		250	—0,05
	1i	»	»	»	815	0,34		480	0,35
	1j	»	»	»	800	—0,46		200	—0,44
	1k	»	»	»	810	—0,56		130	—0,52
	1l	»	»	»	790	—0,55		130	—0,53
	21. Juli	2b	2	29,1	2,49	698		1,08	Vor: 6,3, Nach: 4,0
3a		1	15,8	2,69	700	0,71	Vor dem Versuche: 6,3	16300	3,39
3b		»	»	»	711	0,75		19000	3,55
3c		»	»	»	722	1,01		27200	4,89
3d		»	»	»	690	1,22	Nach dem Versuche: 5,6	38500	6,35
4b		2	34,2	2,69	699	1,25	Vor dem Versuche: 4,3	3100	2,98
4c		»	»	»	690	1,25		2500	3,02
22. Juli	4d	»	»	»	715	1,18	Nach dem Versuche: 2,6	2500	2,72
	5b	1	17,5	2,20	690	1,19	Vor dem Versuche: 4,2	15000	5,46
	5c	»	»	»	690	1,04	Nach dem Versuche: 2,9	16500	4,67
	6a	1	11,3	2,41	690	0,85	Vor dem Versuche: 6,3	34300	5,68
	6b	»	»	»	700	0,81		35500	5,46
	6c	»	»	»	690	0,87		15500	5,73
	6d	»	»	»	712	0,47	Nach dem Versuche: 10,0	3800	3,01
	7b	1	13,7	2,03	709	0,47	Vor dem Versuche: 6,3	5000	2,43
	7c	»	»	»	724	0,77		9800	4,06
7e	»	»	»	708	0,54		4100	2,32	
7f	»	»	»	674	0,59		11500	3,26	
7g	»	»	»	694	0,61	Nach dem Versuche: 4,9	9400	3,28	

Tabelle IV. Die Respirationsintensität der Blätter von *Statice limonium*.

Datum 1932	Ver- suchs- Nr.	Areal des Blattes in cm <sup>2</sup>	Frisch- gewicht von 50 cm <sup>2</sup> in g	Ver- suchs- dauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde	
						pro 50 cm <sup>2</sup>	pro 1 g Frisch- gewicht
16. Juli	1	24,1	2,18	212	6,93	0,88	0,41
	2	19,8	2,50	221	7,53	1,12	0,45
	3	18,1	2,68	222	8,47	1,37	0,51
17. Juli	4	26,9	2,90	160	7,70	1,16	0,40
	5	18,7	2,86	160	5,59	1,22	0,43
	6	15,4	2,53	161	4,19	1,10	0,43
Im Durchschnitt . . . . .			2,61			1,14	0,44

Tabelle V. Die Respirationsintensität der Blätter von *Aster tripolium* aus Lokalität S.

Datum 1932	Ver- suchs- Nr.	Areal des Blattes in cm <sup>2</sup>	Frisch- gewicht von 50 cm <sup>2</sup> in g	Ver- suchs- dauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde	
						pro 50 cm <sup>2</sup>	pro 1 g Frisch- gewicht
16. Juli	7	11,9	4,41	223	4,70	1,15	0,26
	8	15,2	4,18	226	5,79	1,10	0,26
17. Juli	9	14,6	4,42	160	3,23	0,90	0,20
	10	14,0	3,72	161	2,69	0,78	0,21
27. Juli	11	10,2	5,05	202	3,19	1,01	0,20
	12	15,9	5,03	198	4,04	0,84	0,17
	13	11,8	4,19	198	2,20	0,61	0,15
	14	11,6	4,31	198	3,60	1,02	0,24
	15	17,0	4,65	199	3,44	0,66	0,14
	16	10,5	5,24	198	3,50	1,10	0,21
Im Durchschnitt . . . . .			4,52			0,92	0,20

Tabelle VI. Die Respirationsintensität der Blätter  
von *Aster tripolium* aus Lokalität s.

Datum 1932	Ver- suchs- Nr.	Areal des Blattes in cm <sup>2</sup>	Frisch- gewicht von 50 cm <sup>2</sup> in g	Ver- suchs- dauer in Min.	Differenz in cem 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro Stunde	
						pro 50 cm <sup>2</sup>	pro 1 g Frisch- gewicht
16. Juli	17	18,1	2,96	177	2,46	0,50	0,17
	18	18,1	2,74	173	2,78	0,58	0,21
	19	23,5	2,62	169	4,30	0,70	0,27
	20	30,9	2,15	168	3,04	0,38	0,18
	21	24,3	2,30	166	2,82	0,46	0,20
	22	27,7	2,38	163	4,54	0,65	0,27
20. Juli	23	21,4	3,41	232	4,82	0,63	0,19
	24	23,1	2,19	248	4,60	0,52	0,24
	25	16,1	2,27	246	2,64	0,43	0,19
Im Durchschnitt . . . . .			2,56			0,54	0,21

Tabelle VII. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Statice limonium* in feuchter Luft.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl (vgl.)	mg CO <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
27. Juli	32	5,75	73	11,74	0,37
	33	3,68	115	9,76	0,30
	34*	4,27	136	14,74	0,34
	35	4,57	137	12,38	0,26

Im Durchschnitt..... 0,32

Tabelle VIII. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Statice limonium* in Meerwasser.

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Rezipientvolumen ÷ Wurzelvolumen in ccm	Sauerstoffgehalt des Rezipientwassers in mg	Sauerstoffaufnahme bei der Respiration in mg	mg O <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
27. Juli	36	7,30	70	300	2,227	0,355	0,041
	37	3,79	70	284	2,108	0,268	0,060
1. Aug.	38*	4,42	120	303	2,249	0,370	0,042

Im Durchschnitt..... 0,048

Tabelle IX. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität S. (in feuchter Luft).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Differenz in ccm 0,00988 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
27. Juli	39	5,45	118	14,06	0,29
	40*	4,13	115	9,92	0,26
	41	3,66	113	6,73	0,21

Im Durchschnitt..... 0,25

\* Zerquetscht.

Tabelle X. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität S. (in Meerwasser).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Rezipientvolumen ÷ Wurzelvolumen in ccm	Sauerstoffgehalt des Rezipientwassers in mg	Sauerstoffaufnahme bei der Respiration in mg	mg O <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
1 Aug.	42*	6,21	124	309	2,294	0,613	0,048
	43	3,51	122	264	1,960	0,387	0,054
	44	2,86	121	262	1,945	0,352	0,061

Im Durchschnitt..... 0,054

Tabelle XI. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität s (in feuchter Luft).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Differenz in ccm 0,00909 n HCl.	mg CO <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
17. Oktober	45	1,97	123	5,41	0,27
	46	1,57	125	4,18	0,26
	47	2,85	125	6,77	0,23
	48	2,21	126	4,78	0,21
	49*	1,33	126	3,82	0,27

Im Durchschnitt..... 0,25

Tabelle XII. Die Respirationsintensität der Wurzeln von *Aster tripolium* aus der Lokalität s (in Leitungswasser).

Datum 1932	Versuchs-Nr.	Frischgewicht in g	Versuchsdauer in Min.	Rezipientvolumen ÷ Wurzelvolumen in ccm	Sauerstoffgehalt des Rezipientwassers in mg	Sauerstoffaufnahme bei der Respiration in mg	mg O <sub>2</sub> pro g Frischgewicht und Stunde
17. Okt.	50	1,97	138	193,6	1,578	0,243	0,054
	51	1,57	167	204,3	1,665	0,349	0,079
	52	2,85	86	167,2	1,363	0,212	0,052
	53	2,21	185	199,2	1,623	0,383	0,056
	54*	1,33	158	201,8	1,645	0,228	0,065

Im Durchschnitt..... 0,061

\* Zerquetscht.

## LITERATURVERZEICHNIS

- BOYSEN-JENSEN, P. 1918. Studies on the Production of Matter in Light- and Shadow-Plants. *Botanisk Tidsskrift* Bd. 36, S. 219, København.
- 1928. Über neue Apparate zur Messung der CO<sub>2</sub>-Assimilation, der Respiration, der Öffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. *Planta* Bd. 6, S. 456.
- 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
- CHERMEZON, H. 1910. Recherches anatomiques sur les plantes littorales. *Ann. sc. nat. 9<sup>e</sup> sér. botan.* Bd. 12, S. 117.
- DELFT, E. M. 1911. Transpiration and Behaviour of Stomata in Halophytes. *Ann. of Bot.* Bd. 25, S. 185.
- FABER, F. C. v. 1913. Über die Transpiration und den osmotischen Druck bei den Mangroven. *Ber. Deutsche Bot. Ges.* Bd. 31, S. 227.
- FITTING, H. 1911. Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 3, S. 209.
- GABRIELSEN, E. K. u. IVERSEN, J. 1933. Die Vegetation der Halbinsel Skallingen. I. Die Flora von Skallingen. *Botanisk Tidsskrift* Bd. 42, S. 355, København.
- GRIFFON, E. 1898. L'assimilation chlorophyllienne et la structure des plantes. *Scientia, Biol.* nr. 10. Paris.
- HANNÉN, F. 1892. Untersuchungen über den Einfluss der physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Diffusion der Kohlensäure. *Wollnys Forsch. a. d. Geb. d. Agrikultur-Physik.* Bd. 15, S. 6.
- LESAGE, P. M. 1890. Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. *Rev. gén. de Botan.* Bd. 2, S. 55.
- LUNDEGÅRDH, H. 1921. Ecological Studies in the Assimilation of Certain Forest Plants and Shore Plants. *Svensk Bot. Tidsskr.* Bd. 15, S. 46.

- 1930. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 2. Aufl. Jena.
- MÜLLER, D. 1932a. Analyse der verminderten Stoffproduktion bei Stickstoffmangel. *Planta*, Bd. 16, S. 1.
- 1932b. Die Assimilation der rollkranken Kartoffelblätter. *Planta*. Bd. 16, S. 10.
- NEGER, F. W. 1918. Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. *Flora*. Bd. 11/12, S. 152.
- NICOLAS, G. 1909. Recherches sur la respiration des organes végétatifs des plantes vasculaires. *Ann. sc. nat. 9<sup>e</sup> sér. botan.* Bd. 10. S. 1.
- RAUNKJER, C. 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* Bd. 1. Heft. 3.
- ROMELL, L. G. 1922. Die Bodenventilation als ökologischer Faktor. *Medd. f. Statens Skogsförsöksanst.* H. 19, S. 125.
- ROSENBERG, O. 1897. Über die Transpiration der Halophyten. *Svenska Vet. Akad. Förhandl.* Bd. 54, Nr. 9.
- SCHIMPER, A. F. W. 1891. Die indo-malaiische Strandflora. Jena.
- STOCKER, O. 1925. Beiträge zum Halophytenproblem II. Standort und Transpiration der Nordseehalophyten. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 17, S. 1.
- 1928. Das Halophytenproblem. *Erg. Biol.* Bd. 3, S. 265.
- TREADWELL, F. P. 1927. *Lehrbuch der analytischen Chemie.* Leipzig u. Wien.
- WALTER, H. 1924. Plasmaquellung und Wachstum. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 16, S. 353.
- WARMING, E. u. GRAEBNER, P. 1918. *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie.* Berlin.
- WILLSTÄTTER, R. u. STOLL, A. 1918. *Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure.* Berlin.
-

## INHALT

	Seite
Einleitung.....	3
I. Methodik.....	7
II. Die Versuchspflanzen und ihre Standorte.....	10
III. Die Assimilation und Respiration der Blätter.....	16
IV. Die Respiration der Rhizome und Wurzeln.....	22
V. Die Stoffproduktion.....	25
VI. Die Einwirkung des Salzfaktors auf den Kohlenstoffhaushalt...	30
Zusammenfassung.....	36
Anhang.....	39
Literaturverzeichnis.....	46

---

---

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

## BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 .....	2.80
4. ROSENINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininier Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinien der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 .....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 .....	1.00

## BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 .....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkjær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

## BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

#### BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 .....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50
7. MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une Algue Cyanophycée, <i>Dactylococcopsis Echini</i> n. sp., parasite dans un Oursin. 1934 .....	0.70
8. GABRIELSEN, E. K. und LARSEN, POUL: Über den Kohlenstoffhaushalt der terrestrischen Halophyten. 1935 .....	2.20

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **XI**, 9.

---

# ZUR PERIODIZITÄT IM LAUBWECHSEL DER MOOSE

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN.  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD

1935

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes  
Selskabs Virksomhed,  
Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser,  
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,  
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-  
gade 6, København.

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **XI**, 9.

---

# ZUR PERIODIZITÄT IM LAUBWECHSEL DER MOOSE

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN  
LEVIN & MUNKSGAARD  
EJNAR MUNKSGAARD

1935

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

## VORWORT

Die hiermit vorliegende Arbeit bezweckt, die Periodizität in der Entwicklung der Triebe bei den Moosen und die Bedingtheit derselben durch Klima und andere äussere Faktoren zu beleuchten.

Die Hauptmenge des für diese Zwecke benutzten Materials wurde von mir selbst in den Jahren 1916—1934 in verschiedenen Klimaten eingesammelt und in lebendem Zustande untersucht, und zwar teils in nördlichen Gegenden mit ausgesprochen periodischem Klima (auf Grönland, Island, den Färöern und in Dänemark), teils in tropischen Gebirgsgegenden, wo die klimatischen Verhältnisse so unperiodisch wie irgendwie möglich sind. Meine eigenen Sammlungen wurden durch die des Botanischen Museums der Kopenhagener Universität ergänzt. Besonders grossen Nutzen habe ich jedoch aus einer grossen und schönen Sammlung von Moosen aus Ostindien (Sumatra, Java) ziehen können, die Herr Schriftleiter Dr. FR. VERDOORN mit bereitwilligster Liebenswürdigkeit mir zur Ausbeutung übersandte. Der »Carlsberg-Fond« schuf durch eine überaus wertvolle Unterstützung die ökonomische Basis für die Durchführung meiner Studien. Die Übersetzung besorgte auch diesmal Herr Adjunkt A. ROSSEN mit üblicher Tüchtigkeit. Die Herren Professor, Dr. L. KOLDERUP ROSENVINGE, Professor, Dr. P. BOYSEN JENSEN und mag. sc. J. IVERSEN

haben meine Arbeit durch kritische Winke und Hilfsleistungen gefördert. Herr Professor, Dr. OVE PAULSEN hat mir vorzügliche Arbeitsverhältnisse gewährt.

Ich bitte die obengenannten Personen und Institutionen, auf diesem Wege die Versicherung meiner grössten Dankbarkeit entgegenzunehmen.

---

### 1. Einleitung. Probleme.

Die Belaubung im Frühling und das wehmütige Absterben der Blätter im Herbst hat man seit alters gekannt und besungen. Dies bezieht sich jedoch nur auf Laubhölzer und einige wenige der andern höheren Blütenpflanzen; wenn es sich dagegen darum handelt, wie die Kryptogamen auf den Wechsel der Jahreszeiten reagieren, so befinden wir uns schon auf viel weniger bekanntem Gebiet.

Über das Verhalten der Moose zur klimatischen Periodizität gibt es eine schöne, die Entwicklung des Sporangiums betreffende Arbeit von ARNELL. Ob aber die vegetativen Organe bei den Moosen sich unperiodisch entwickeln oder möglicherweise periodisch treibende Jahresprossen besitzen, darüber habe ich in der Literatur keine Aufschlüsse finden können. Man ist ja an den Anblick der das ganze Jahr hindurch grünen Moose gewöhnt und mag dadurch wohl zu der Ansicht neigen, dass sie kontinuierlich durch alle Jahreszeiten wachsen. Dass diese naheliegende Auffassung indessen falsch ist, werden wir im folgenden zu begründen suchen: das Wachstum der Moose ist ebenso periodisch wie das unserer Waldbäume.

Dass die Moosrasen nicht zu allen Jahreszeiten die gleiche Farbe besitzen, ist in manchen Fällen nicht schwer festzustellen. Zur Schönheit des Frühlings gehören auch die glänzenden, frischgrünen Polster von *Plagiothecium silvaticum*, die zwischen den Anemonen des Waldbodens hervor-

schimmern. Etwas Ähnliches trifft auch für *Mnium hornum* zu, deren Frühlingstriebe einen scharfen Kontrast zu der welkbraunen Farbe der durchwinterten, älteren Sprosse bilden. Noch augenfälliger ist der Farbenunterschied zwischen Neuem und Altem bei den rotblättrigen *Bryum*-Arten z. B., von welchen *B. alpinum* zur Frühlingszeit eine schillernde Farbenpracht aufweist, die hinter derjenigen der farbigsten Tropenblüten nicht zurückbleibt.

Und betrachten wir die allgemein bekannte *Hylocomium proliferum*, so verraten nicht nur die Farben, sondern auch die regelmässige Verzweigung deutlich, dass die Pflanze wie die Stengel vieler Phanerogamen aus sympodial verketteten Jahrestrieben aufgebaut ist.

Die Jahrestriebe sind auch unschwer nachzuweisen, wenn man z. B. die Unterschiede in Gestalt, Grösse oder Stellung der Blätter, und die Stellung der Früchte und der Rhizoiden ins Auge fasst. Auch zahlreiche sonstige Merkmale lassen sich bei dem Nachweis der Jahrestriebe verwerten; doch lassen sich alle diese Dinge am besten mittels Beispiele veranschaulichen, wie es im folgenden eingehender geschehen wird.

Gegenstand meiner Untersuchungen waren vor allem solche Arten, die überall in der Welt verbreitet sind und so allgemein auftreten, dass sie ohne Schwierigkeiten in lebendem Zustande und zu allen Jahreszeiten zu beobachten sind. Ich werde in den folgenden Beschreibungen ferner darüber Aufschlüsse geben, ob die Pflanzen auf trockenem oder feuchtem Boden wachsen, in welchem Klima sie auftreten, und über sonstige biologische Umstände, die zur Beleuchtung des Verhältnisses der betreffenden Art zu den jeweiligen Aussenbedingungen dienen mögen. Das auf diese Weise herbeigezogene Material an Auf-

schlüssen wird dann schliesslich zur Erhellung des Hauptproblems der vorliegenden Arbeit verwertet:

Ist die Periodizität des Laubwechsels autogen oder durch äussere Faktoren induziert?

## 2. Nachweis und Biologie des Jahrestriebes.

### *Philonotis fontana* (L).

Fig. 1—10.

Dieser grosse und schöne Hygrophyt ist von der Arktis bis Nordafrika allgemein verbreitet. Auf den Färöern hatte ich täglich ausgiebige Gelegenheit, der Entwicklung seiner Jahrestriebe zu folgen, indem es überall an den Ufern der Bäche und an anderen feuchten Orten grosse, dichte Bestände dieser Pflanze gab. Die jungen Schübe sind leicht wahrzunehmen, da sie eine lebhaftere, hellgelbe Farbe besitzen, die sich kräftig von den älteren, braunen und matten Teilen der Pflanze abhebt.

Die Entwicklung des Sprosses wird durch die Fig. 1—6 vor Augen geführt. Fig. 1 zeigt uns das Aussehen der Sprossspitzen der Pflanze (Winterknospen) während des ganzen Herbstes und der ersten Hälfte des Winters: die Stengelspitze und die jüngsten Blattanlagen sind während der kalten Jahreszeit von grossen langspitzigen Laubblättern verhüllt, die kaum weder der Form noch der Farbe nach so stark von den gewöhnlichen Laubblättern abweichen, dass sie als Knospenschuppen bezeichnet werden könnten.

Das Treiben beginnt schon in der letzten Hälfte des Winters, sonderbarerweise also in der rauhesten Periode des arktischen Klimas, die man als die für die jungen, zarten Triebe ungünstigste aufzufassen geneigt sein möchte. Trotz Sturm, Finsternis und Kälte fängt die Stengel-

spitze indessen an zu wachsen und bildet neue Blätter, und wie die Schneeglöckchen (*Galanthus*) südlicherer Breiten stehen oft nun die treibenden Moospflanzen unter der Schneedecke.

Die ersten Blätter des Frühlingstrieb sind relativ kurz und breit (Fig. 8) und heben sich sowohl was Form als

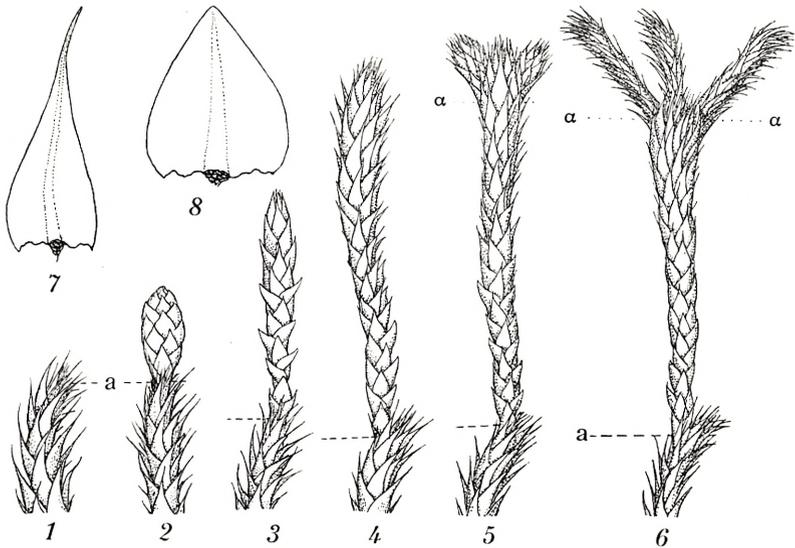


Fig. 1—8. *Philonotis fontana* (Färöer). Entwicklung des Jahrestriebs. Grenze zwischen den Jahrestrieben, kräftig getüpfelte Linie (a). Die fein getüpfelte Linie ( $\alpha$ ) bezeichnet die Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Fig. 1. Winterknospe von der Spitze des Sommertriebs (12. November). Fig. 2. Lauberneuerung (17. Februar). Fig. 3. Junger Frühlingstrieb im April. Fig. 4. Der ausgewachsene Frühlingstrieb (30. Mai). Fig. 5. Der Sommertrieb beginnt sein Wachstum (10. Juni). Fig. 6. Der vollentwickelte Sommertrieb (25. August). Fig. 7. Blatt eines Sommertriebs. Fig. 8. Blatt eines Frühlingstrieb. Fig. 1—6,  $\times 4$ . Fig. 7—8,  $\times 25$ . Vgl. im übrigen den Text.

Farbe betrifft sehr augenfällig von den unmittelbar darunter stehenden bräunlichen Blättern (Fig. 7) an den älteren Teilen der Pflanze ab.

Der junge knospenförmige Frühlingstrieb (Fig. 2) setzt

in der Zeit vom Februar bis zum Mai sein Wachstum fort (Fig. 3—4) und gewinnt im allgemeinen eine Länge von mehreren (4—5) Zentimetern. Zugleich ändert die Blattspitze ihre Gestalt und wird lang und schmal (Fig. 4). Der Trieb stellt dann sein Wachstum ein, und an der Spitze einiger Sprosse werden nun die Geschlechtsorgane angelegt, die von Perichaetial-Blättern umgeben werden (Fig. 4 u. 9).

Obwohl nun (April—Mai) die günstigste Jahreszeit eintritt, stockt merkwürdigerweise das Wachstum für die Zeit etwa eines Monats. Diese eigentümliche Ruheperiode werden wir im folgenden als Sommerruhe<sup>1</sup> bezeichnen.

Die Periodizität wird dadurch noch verwickelter und unverständlicher, dass schon im Juni eine neue Periode des Treibens anfängt (Fig. 5), worauf die Pflanze ungefähr drei Monate hindurch (Juni—August) ihr Wachstum fortsetzt und mit einer Winterknospe, wie sie etwa auf Fig. 1 dargestellt ist, abschliesst. Damit ist das Wachstum eines Jahres beendet, und es beginnt die Winterruhe, die bei *Philonotis* ungefähr vom August bis zum Januar dauert.

Den in der letzten der beiden Wachstumsperioden des Jahres entwickelten Teil des Jahrestriebs wollen wir im Gegensatz zum Frühlingstrieb der ersten Wachstumsperiode als Sommertrieb bezeichnen. Fig. 6 zeigt uns, dass die Sommertriebe leicht erkennbar sind; bei *Philonotis* gibt es mehrere, schirmförmig gestellte Sommertriebe, die an der Basis des Perichaetiums entspringen. Bei den sterilen Trieben (Fig. 10) kann die Verzweigung des Jahressprosses sowohl

<sup>1</sup> Wenn nicht ausdrücklich etwas anderes betont wird, bedeutet das Wort »Ruhe« in dieser Arbeit nur, dass das Längenwachstum der Triebe in Ruhe ist, welches nicht ausschliesst, dass z. B. die Kohlensäureassimilation und andere physiologische Prozesse in lebhafter Tätigkeit sein können.

monopodial als sympodial sein. Der Sommertrieb ist immer steril und ist daran zu erkennen, dass er meistens kürzer ist und eine andere Richtung hat als der Frühlingstrieb; auch haben seine Blätter eine andere Gestalt und Grösse.

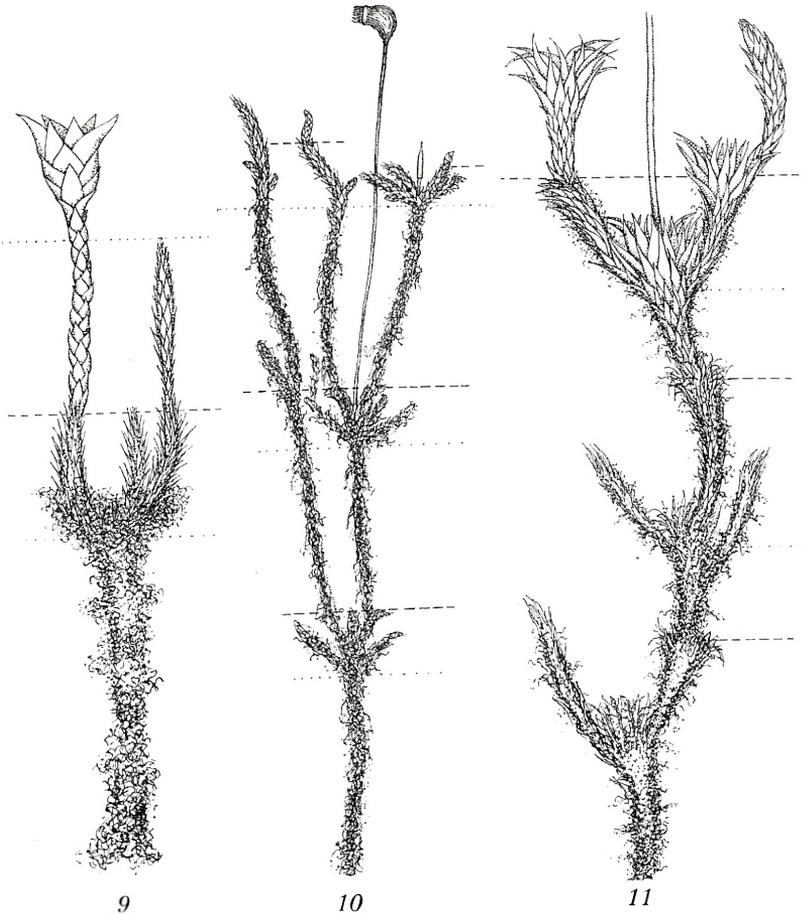


Fig. 9. *Philonotis fontana*. (Färöer); männliche Pflanze, deren einer Frühlingstrieb mit einem Androeceum endigt (30. Mai),  $\times 4$ . Fig. 10. *Philonotis fontana* (Färöer); weibliche Pflanze zur Zeit der Lauberneuerung (21. März),  $\times 2$ . Fig. 11. *Aulacomnium palustre* (Färöer) mit fertigem Frühlingstrieb (30. Mai),  $\times 3$ . Die Grenzen zwischen den Jahrestrieben sind kräftig getüpfelt. Fein getüpfelt sind die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben. Vgl. im übrigen den Text.

Die männliche Pflanze (Fig. 9) weist eine ähnliche Periodizität auf wie die weibliche, und auch hier wird unterhalb des Androeceums ein Kreis von Sommertrieben angelegt, die den Frühlingstrieb abschliessen.

Obwohl die älteren Teile der Pflanzen von Rhizoiden überwachsen werden, lassen sich dennoch die Triebgenerationen tief in den Moosrasen hinein nachweisen (Fig. 10).

Das Archegonium wird im Mai befruchtet, und das Sporogonium beansprucht für seine Entwicklung bis zur Reife etwa ein Jahr.

Fig. 11 zeigt, dass *Aulacomnium palustre* SCHWAEGR. eine ähnliche Periodizität wie *Philonotis* besitzt, es werden aber nur 1—2 Sommertriebe unter jedem Gynoeceum entwickelt. Das Treiben beginnt in Dänemark gegen Ende des Winters (Februar).

### **Ceratodon purpureus** BRID.

Fig. 12—15.

Diese Art ist massenhaft fast in allen Gegenden der Erde von der Arktis bis zum Äquator verbreitet und findet sich auf fast jedem Substrat. Sie gedeiht nicht an feuchten Orten und muss wohl als Xerophyt-Mesophyt bezeichnet werden, indem sie als solcher ihre reichste Entwicklung erlangt.

*Ceratodon* ist als Objekt für Laubwechselstudien besonders gut geeignet, weil sie eine der gewöhnlichsten Moosarten der Welt ist; ich habe sie deshalb täglich und in mehreren verschiedenen Klimaten beobachten können, und auch liess sich Herbarmaterial aus fernerer Gegenden leicht beschaffen.

Fig. 12 zeigt uns eine Pflanze im Winterstadium. An dem oberen Teile der Pflanze sieht man Sprossspitzen, die den Winterknospen unserer Laubbäume nicht ähnlich sind, indem sie von grünen Laubblättern üblicher Gestalt zu-

gehüllt sind. So waren auch bei allen sonstigen Moosen, die ich habe untersuchen können, die Winterknospen gebaut und geschützt.

Sowohl in Dänemark als auf den Färöern beginnt das Treiben schon im Winter (Januar—Februar), auch bei Pflanzen, die an Orten wachsen, die am kräftigsten der Beeinflussung durch die rauhe Jahreszeit ausgesetzt sind.

Die Winterknospe öffnet sich ungefähr gleichzeitig an allen Trieben desselben Rasens; und auch Pflanzen verschiedener Substrate und verschiedener Örtlichkeiten weichen nur unerheblich von einander ab.

Der treibende Frühlingschub fällt nicht sehr in die Augen; am deutlichsten sticht er durch eine hellere Farbe ab. An den Figuren 13 u. 15 ist zu erkennen, dass der Frühlingstrieb unten kleinere, schuppenförmige Blätter und verhältnismässig lange Internodien aufweisen kann. In niedrigen und offenen Rasen dagegen ist der Frühlingstrieb nur ganz kurz, und seinen Abschluss bildet eine Rosette grosser Blätter (Fig. 14). Schon im April hat der Frühlingstrieb seine Entwicklung beendet; werden Geschlechtsorgane gebildet, so decken diese die Spitze des Stengels.

Wenn das Längenwachstum des Frühlingstriebs im April seinen Abschluss gefunden hat, sind die Geschlechtszellen reif, und die Archegonien werden befruchtet. Anfänglich wächst das Sporogonium jedoch nur langsam und erreicht erst im folgenden Winter eine solche Länge, dass es über das Perichaetium hinausragt (Fig. 12). Im folgenden Frühling wird das Wachstum der Frucht beschleunigt (Fig. 13, 14); und etwa ein Jahr nach der Befruchtung der Eizelle sind die Sporen reif; gleichzeitig sind die Archegonien der kürzlich hervorgedrungenen Frühlingstriebe vollentwickelt und werden befruchtet.

Sonderbarerweise stellen nun sowohl die vegetativen als auch die fertilen Frühlingstriebe ihr Längenwachstum ein, obwohl die Jahreszeit einem fortgesetzten Wachstum äusserst günstig scheinen sollte. Diese interessante Sommer-

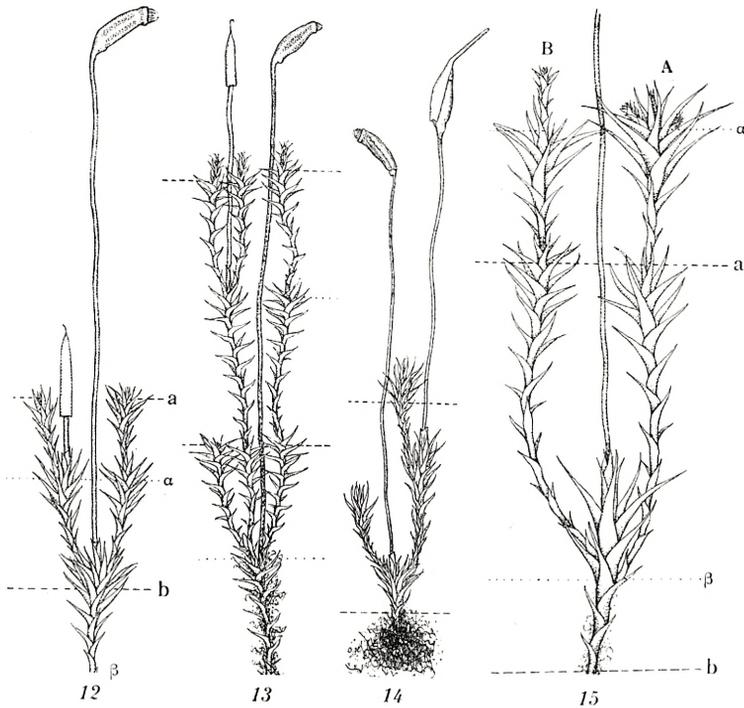


Fig. 12—15. *Ceratodon purpureus*. Fig. 12. Winterstadium (1. Januar, Färöer),  $\times 5$ . Fig. 13. Lauberneuerung (Dänemark, 17. Februar),  $\times 5$ . Fig. 14. Der fertig entwickelte Frühlingstrieb (Färöer, 1. Mai),  $\times 5$ . Fig. 15. Das Sommertreiben hat angefangen (Dänemark, 25. Juli),  $\times 12$ . Kräftige Tüpfelung (a u. b) bezeichnet die Jahrestriebgrenzen, feinere Tüpfelung ( $\alpha$  u.  $\beta$ ) die Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Der Trieb A schliesst mit einem Gynoeceum ab; B ist ein vegetativer Spross. Vgl. im übrigen den Text.

ruhe dauert ein Vierteljahr und wird nicht unterbrochen, wenn die günstigsten Klimaperioden mit Feuchtigkeit und hohen (oder niedrigen) Temperaturen eintreten.

Die Moosrasen büßen allmählich ihre frischgrüne Farbe ein und sehen bald aus, als wären sie abgestorben.

Der staunende Beobachter braucht indessen seine Spannung nicht bis zum nächsten Frühling zu zügeln, denn die jährliche Vegetationsperiode ist nicht bereits im April beendet. Das *Ceratodon*-Polster hebt nämlich im selben Jahre wieder zu wachsen an, und zwar beginnt diese zweite Wachstumsperiode des Jahres schon mitten im Sommer (im Juli), wo die klimatischen Verhältnisse ja ganz andere sind als zu Beginn der Entwicklung des Frühlingstriebes.

Die zweite Vegetationsperiode des Jahres dauert auch etwa  $\frac{1}{4}$  Jahr; und der entwickelte Sommertrieb (a— $\alpha$  auf Fig. 12) gleicht einigermaßen dem Frühlingtrieb, er ist jedoch häufig etwas länger und fast immer vegetativ. Die volle Entwicklung des Sommertriebs beansprucht 2—3 Monate, und das Längenwachstum setzt dann für das laufende Jahr aus (und zwar im September), obwohl die klimatischen Bedingungen zu Beginn des Herbstes immer noch vorteilhaft scheinen und die Rasen von Feuchtigkeit strotzen.

Wenn der Sommertrieb fertiggebildet ist, ist damit der Jahrestrieb voll entwickelt, und die Ruheperiode der kalten Jahreszeit (die Winterruhe) beginnt nun und dauert bis zum Januar an, wo der folgende Jahresschub sein Wachstum anfängt.

Diese höchst interessante, bicyklische Periodizität in der Triebentwicklung hat sich morphologisch so ausgedrückt, dass es — wenn auch oft schwierig — möglich wird, das Alter der verschiedenen Pflanzenteile zu bestimmen. Dies wird durch die Fig. 12—15 des näheren veranschaulicht; hier sind die Grenzen zwischen den verschiedenen Jahrestrieben

durch eine grobe Punktierung gekennzeichnet, während eine feinere Punktierung die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben angibt.

Man beginnt eine Orientierung in einem Moospolster am besten mit einer Untersuchung der fertilen Triebe. Denn eine Frucht (= Sporogonium) steht fast immer an der Spitze eines Frühlingstriebs, unmittelbar darüber sitzt der im Laufe desselben Jahres entwickelte Sommertrieb, zusammen machen diese beiden Abschnitte einen Jahrestrieb, den jährlichen Zuwachs der Pflanze, aus.

Fig. 15 zeigt uns die Spitze einer Pflanze während der Sommerbelaubung. Das Stück  $b-a$  ist der Jahresspross des vorigen Jahres; der Frühlingstrieb desselben ( $b-\beta$ ) trägt an seiner Spitze eine Frucht. Unterhalb der Spitze des Frühlingstriebs sitzen zwei laterale Sommertriebe ( $\beta-a$ ), die monopodial im Frühlingstrieb ( $a-a$ ) des laufenden Jahres fortgesetzt werden. Von den zwei gezeichneten Frühlingstrieben ( $a-a$ ) ist einer (B) vegetativ und wird monopodial in einem eben jetzt hervorsprossenden kurzen Sommertrieb fortgesetzt. A trägt dagegen an seiner Spitze ein Gynoeceum, und deshalb kann die Scheitelzelle nicht das Längenwachstum des Schubs monopodial fortsetzen; die verjüngenden Sommertriebe stehen lateral im Perichaetium (bei  $a$ ).

Wir haben nun — sowohl bei einem Hygrophyten (*Phlo-notis*) als bei einem Xerophyten (*Ceratodon*) — die Sprossentwicklung gründlich untersucht, und das Ergebnis wurde denn dies, dass diese beiden ökologisch so verschiedenen Moose sich bezüglich der Periodizität in der Schubentwicklung gleich verhalten und zwar in so interessanter Weise, dass wir im folgenden noch eine Reihe weiterer, unter sich höchst verschiedener Moose untersuchen werden, um festzustellen, ob die vorgefundenen Verhältnisse möglicherweise

allgemeine Gültigkeit beanspruchen dürfen. Wir wenden uns einem anderen Hygrophyten zu, und zwar dem

**Mniobryum albicans** (WAHLB.) var. **glaciale** (SCHLEICH.)

Fig. 16.

Auf den Färöern bildet diese stattliche und schöne Art mit *Philonotis* zusammen oft charakteristische Vegetationen an Quellen und an den Ufern der Flösschen direkt im Wasser, das, wenn seine Tiefe 10—20 cm nicht überschreitet, gänzlich mit einer Schicht von diesen beiden ökologisch und habituell einander ähnelnden Arten überzogen sein kann.

In der Regel ist die Pflanze rein vegetativ und besitzt kräftige Jahrestriebe von 1—5 cm Länge. Während alle älteren Sprossgenerationen matt schmutziggelblich sind, ist den jüngsten Trieben eine lebhaft strohgelbe oder blaugrüne Farbe eigen, die sie sehr augenfällig und deshalb zu Untersuchungen des Laubwechsels sehr geeignet macht. Nur selten trägt die Pflanze Geschlechtsorgane und dann meistens Gynoceen, deren Perichaetien indessen nicht besonders auffallen. Die noch selteneren männlichen Pflanzen sind dagegen unschwer an den grossen scheibenförmigen, glänzend rotbraunen Androecien erkennbar; am charakteristischsten für die geschlechtigen Pflanzen ist jedoch die schirmförmige, an *Philonotis* erinnernde Verzweigung.

Auf den Färöern beginnen die Sommertriebe schon im Juni hervorzubrechen; sie stechen durch ihre helle Farbe ab und stehen unmittelbar unterhalb der Geschlechtsorgane. An den sterilen Trieben (B auf Fig. 16) sind die Grenzen ( $\alpha$ ) zwischen Frühlings- und Sommertrieben schwer nachzuweisen, da die Verzweigung hier monopodial ist. Die Farbe ist hier aber ebenso abstechend wie an den Geschlechts-

trieben, und ferner sind die Sommertriebe daran erkennbar, dass sie meistens ein bisschen zur Seite gebogen sind und eine von den Frühlingstrieben ( $a-a$  auf Fig. 16) abweichende Gestalt und Länge besitzen. Aber nur selten gibt es an der Basis des Sommertriebs gestreckte Internodien oder kleinere Blätter, die morphologisch die Sommerruhe zum Ausdruck bringen.

Der Frühlingstrieb ( $a-a$ ) dagegen ist unten (bei  $a$ ) scharf vom Sommertrieb des vorigen Jahres abgegrenzt, u. a. dadurch, dass diese beiden Triebgenerationen häufig sympodial verkettet sind, indem der Vegetationspunkt des Sommertriebs oft im Laufe des Sommers zu Grunde gegangen ist. Des weiteren sind die ersten Blätter des Frühlingstriebes relativ klein, und dieselben — samt ihren Internodien — können mit einem dichten, rotbraunen Filz von Rhizoiden belegt sein.

Der Stengel des Sommertriebs bricht leicht ab, namentlich wenn die Pflanzen an den Ufern der Flüsschen dem Druck von schmelzendem Schnee, treibenden Eisstücken oder wechselnden Strudeln ausgesetzt werden, die von den zahlreichen klimatischen Schwankungen hervorgerufen werden. Besonders im Frühling sieht man deshalb die Flüsschen Mengen von abgebrochenen Triebspitzen, die hier die wichtigsten Fortpflanzungsorgane dieser wenig fruchtbaren Art sind, fortschwemmen und ans Land spülen. Aus den Färöern kennt man so nur die einzige, in Fig. 16 gezeichnete Frucht, obwohl die Art eine der gewöhnlichsten Moose an den Flussufern ist.

Die abgebrochenen Triebspitzen sind dadurch für die eben erwähnte Verbreitung auf dem Wasserwege geeignet, dass sie sehr wasserdicht sind, da die Blätter mit einer blaugrünen, die Durchfeuchtung der Oberfläche verhindernden

Substanz überzogen sind. Daher lassen sich die losgerissenen Sommertriebe leicht an der Oberfläche des Wassers fortführen, bis sie ans Land treiben oder nahe dem Ufer sich festsetzen, wo sie neue Moosrasen gründen können.

Wenn am Ende des Sommers die Sommertriebe ganz ausgewachsen sind, setzt die Winterruhe ein, die wohl bis Ende des Winters andauert.

Laut ARNELL öffnen sich in Schweden die Archegonien im Juni; etwa gleichzeitig öffnen sich auch die Früchte (= Sporogonien), deren Entwicklung ein Jahr beansprucht.

Herbarienmaterial zeigt, dass auch in anderen Gegenden der Welt: Montana, Turkestan, den Mittelmeerländern usw. Individuen derselben Art eine in den Hauptzügen ähnliche Entwicklung durchmachen.

### **Mniobryum carneum (L.).**

Fig. 17.

Eine weit verbreitete, in Dänemark namentlich auf feuchtem Lehm Boden auftretende Art, deren Treiben hier gegen Ende des Winters oder zu Beginn des Frühlings (Februar—März) einsetzt; der Frühlingstrieb hebt sich dann durch eine helle, an die der vorigen Art erinnernde Farbe ab. Fig. 17 zeigt uns (durch eine grob getüpfelte Linie gekennzeichnet) eine deutliche Grenze zwischen den Jahrestrieben, indem der Frühlingstrieb an seiner Basis gestreckte Internodien und relativ kleine Blätter besitzt. Die älteren Teile der Pflanze sind häufig mehr oder weniger von dem Lehm, in welchem sie wächst, zugedeckt und von einer schmutzig braunen Farbe; die genannten Farbenunterschiede zeigen uns, dass auch diese Art eine ausgesprochen periodische Sprossentwicklung besitzt.

**Anomobryum filiforme (Dicks.)**

Fig. 18.

Diese schöne alpine Art wächst in dichten, silberglänzenden Rasen entlang der Flösschen auf den Färöern; sie ist

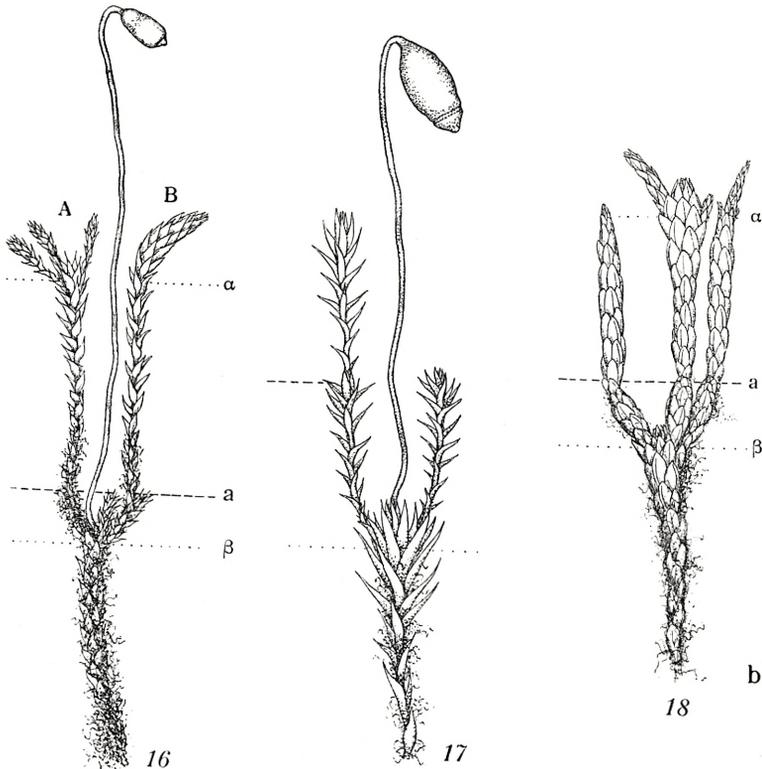


Fig. 16. *Mniobryum albicans f. glaciale*. Färöer, 24. Juni,  $\times 3$ . Anfangendes Sommertrieben. A, weiblicher Trieb. B, vegetativer Trieb.

Fig. 17. *Mniobryum carneum*. Dänemark, 10. April,  $\times 8$ . Voll entwickelter Frühlingstrieb.

Fig. 18. *Anomobryum filiforme*. Färöer, 5. September,  $\times 8$ . Weibliche Pflanze mit jungen Sommertrieben. Jahrestriebgrenzen durch kräftige Tüpfelung gekennzeichnet (a), die zwischen Frühlings- und Sommertrieben durch feinere ( $\alpha$  u.  $\beta$ ).

ebenfalls anderswo weit verbreitet, auch südlich vom Äquator.

Sowohl morphologisch als auch ökologisch erinnert sie

an die ebenbesprochene *Mniobryum albicans*. Auf den Färöern ist sie immer steril und pflanzt sich durch die Sommertriebe fort, deren Achse sehr spröde ist und unter dem Druck von Schnee und fließendem Wasser leicht bricht. Diese leichten, kleinen Triebe können von Wind und Wasser fortgeführt werden, da sie mit Luft gefüllt sind, die unter die gewölbten, gegen den Stengel und gegen einander gepressten Blätter eingesperrt ist.

Solche interessanten, luftangefüllten und daher silberglänzenden Triebe, die der Wind- und Wasserverbreitung angepasst sind, finden sich ferner bei *Plagiobryum* und *Bryum* sp. (*B. argenteum*), *Myurella* und mehreren anderen Moosen.

Die Rasen, die eine Höhe von mehreren Zentimetern erlangen können, sind in ihrem Wachstum entschieden periodisch, so dass ein senkrechter Schnitt deutliche Zuwachszonen blosslegt, die an die Jahresringe der Baumstämme gemahnen.

Die einzelnen Pflanzen (Fig. 18) zeigen einen ähnlichen Triebbau wie *Philonotis*: der Frühlingstrieb (b— $\beta$  u. a— $\alpha$ ) ist relativ lang und findet an weiblichen Trieben durch ein Gynoceum seinen Abschluss. Zu Beginn des Sommers wird ein Kreis von Sommertrieben ( $\beta$ — $\alpha$ ) vom Perichaetium aus entwickelt; falls diese nicht abbrechen, können sie im folgenden Winter und Frühling das Wachstum der Pflanze monopodial fortsetzen.

### **Andreaea petrophila** EHRH.

Fig. 19 u. 21.

Dieser arktische und subarktische Xerophyt deckt oft mit ganzen Schichten die nicht allzu trockenen Teile der Felsen zu, oder er wächst auch in kleineren und verein-

zelten Polstern von charakteristischer, tief dunkelbrauner, ins Schwarze spielender Farbe, die die Pflanze leicht kenntlich macht.

Die Verzweigung ist sowohl an fertilen als sterilen Trieben meistens sympodial. An stark wachsenden sterilen Trieben

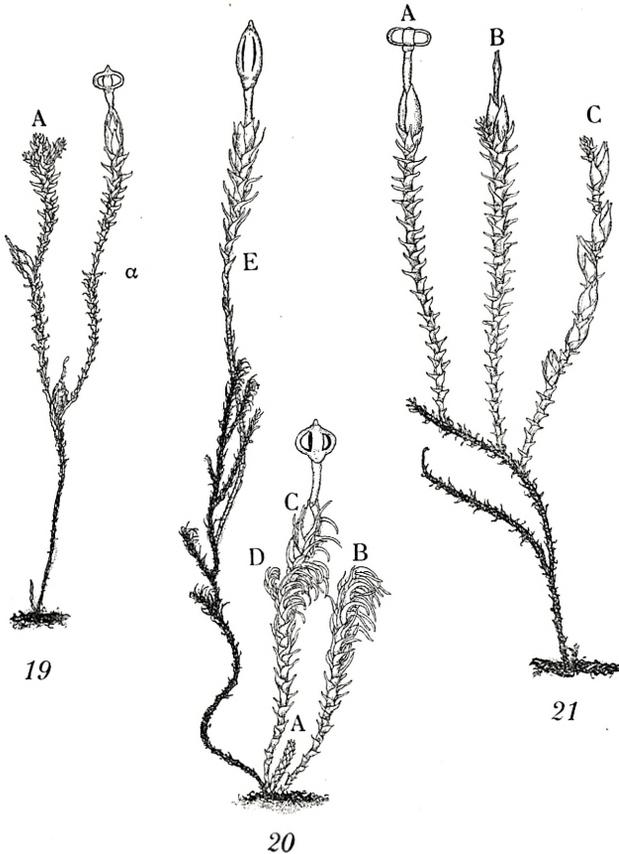


Fig. 19. *Andreaea petrophila*. Weibliche Pflanze. A, ein an der Spitze vegetativer Trieb. α, Grenze zwischen zwei Jahrestrieben. Färöer, 24. März;  $\times 9$ .

Fig. 20. *Andreaea Rothii*. A, B, C, D, E, Pflanzen verschiedenen Alters, Färöer, 1. Mai;  $\times 10$ .

Fig. 21. *Andreaea petrophila*. Pflanze mit weiblichen (A, B) und männlichen Trieben (C). Färöer. 15. Mai;  $\times 10$ . Vgl. den Text.

kann das Wachstum jedoch auch monopodial fortgesetzt werden, und in dem Falle ist es oft unmöglich, — sogar bei Material aus dem nördlichen Grönland —, die Grenzlinien zwischen den Jahrestrieben nachzuweisen. Nur in einzelnen Fällen war eine morphologisch deutliche Grenze zwischen zwei Jahrestrieben festzustellen (bei *a* in Fig. 19); es bestanden dann Unterschiede in Grösse und Richtung der Blätter und in der Länge der Internodien, wie Fig. 19 es veranschaulicht. Die jüngsten Frühlingstriebe sind nicht sehr deutlich wahrzunehmen. Am deutlichsten unterscheiden sie sich durch eine hellere, braune Farbe, die einigermassen von der fast schwarzen Farbe der älteren Teile absticht.

Die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben treten am leichtesten erkennbar bei den fertilen Pflanzen hervor (Fig. 19), da dieselben sympodial verkettet sind. Die Triebe (Fig. 19) haben eine Länge von 1—5 mm; an den Grenzen sind bedeutende Unterschiede in der Grösse der Blätter wahrnehmbar, denn wenn die Frühlingstriebe durch ein Gynoeceum mit grossen, breiten Blättern abgeschlossen werden, so befindet sich unmittelbar darüber die Basis des Sommertriebs mit nur kleinen, schuppenförmigen Blättern (Fig. 19).

Auch der männliche Trieb (Fig. 21 C) wird oft sympodial verjüngt, obwohl die Androeceen lateral stehen.

Schon im letzten Teile des Winters und zu Beginn des Frühlings beginnt auf den Färöern die Entwicklung der Frühlingstriebe; vor Ablauf des Sommers ist sie beendet, und die Triebe tragen reife Geschlechtsorgane.

Im Dezember ist die Kapsel ausgewachsen; gegen Ende des Winters streckt sich das Pseudopodium, so dass im März die Frucht aus dem Perichaetium heraustritt und sich öffnet.

Eine entsprechende periodische Triebentwicklung war auch bei Pflanzen anderer Klimate festzustellen, wovon getrocknetes Material zu meiner Verfügung stand.

**Andreaea Rothii** WEB. et MOHR.

Fig. 20.

Die gezeichneten Triebe wuchsen am Rande eines Polsters und zeigen, dass dasselbe sich durch Anlegung neuer Triebe (A) an der Basis der älteren seitwärts ausbreitet, und zwar dorthin, wo es Licht und neuen »Boden« gab.

Der Trieb A (Fig. 20) ist in diesem Jahre, B im vorigen Jahre entwickelt; letzterer hat ein Verstärkungsjahr durchgemacht und ist dadurch wahrscheinlich kräftig genug geworden, wie C eine Frucht hervorbringen zu können. Der Frühlingstrieb D verjüngt C, und schliesslich stellt E einen Trieb aus dem vorigen Jahre dar, der einen der älteren Triebe des Polsters verjüngt hat. Die jüngsten Triebe sind bräunlich, fallen aber übrigens nicht ins Auge.

**Plagiobryum Zierii** (DICKS.) LINDB.

Fig. 22—27.

Diese arktische, circumpolare Art habe ich auf den Färöern, Island und Grönland studiert, wo sie zwischen feuchten Felsen, besonders in der Nähe von Wasserfällen grosse, weiche Polster bildet. Ihre fadenförmigen Triebe sind silberglänzend, weil in und unter den Blättern sich eingesperrte Luft befindet, wie bei *Anomobryum*, an die sie denn auch sowohl habituell als ökologisch erinnert.

Dass die Sprossentwicklung ausgesprochen periodisch ist, kommt deutlich durch die Verschiedenheiten in Gestalt und Grösse der Blätter zum Ausdruck, wie sie aus den Fig. 22—27 erhellen.

Die sterilen Triebe werden oft zwischen den unteren Blättern des Perichaetiums angelegt. Sie sind fadenförmig und tragen unten Schuppenblätter, die schnell absterben und von Rhizoiden überwachsen werden. Die eigentlichen Laubblätter sind stark gewölbt und anliegend.

Der Frühlingstrieb ist etwa kätzchenförmig, 3—5 mm lang und  $\frac{1}{2}$  mm dick. Seine Blätter (Fig. 26) sind eiförmig, zugespitzt, 1 mm lang,  $\frac{1}{2}$  mm breit und flachrändig. Die Zellen dieser Blätter sind etwa  $75 \mu$  lang und  $18 \mu$  breit.

Der Frühlingstrieb kann durch ein Gynoeceum abgeschlossen werden und ist dann nur kurz. Die Blätter des Perichaetiums sind auffallend lang (Fig. 22 und 24), ihre Ränder umgebogen und die Zellen länger (etwa  $125 \mu$ ).

Wenn der Frühlingstrieb sein Längenwachstum einstellt, weil ein Gynoeceum gebildet worden ist, dann wird das Wachstum sympodial fortgesetzt, indem im Perichaetium 1—3 Sommertriebe (Fig. 22) angelegt werden. Ist der Frühlingstrieb dagegen vegetativ (Fig. 22 A), so wird das Wachstum monopodial fortgesetzt, und es bildet sich ein dünner Sommertrieb, dessen Achse leicht zerbricht, und der Trieb kann dann als vegetatives Fortpflanzungsorgan dienen. Wie in Fig. 25 dargestellt sind die Blätter des Sommertriebs verhältnismässig kurz ( $\frac{1}{2}$  mm) und breit ( $\frac{2}{5}$  mm); ihre Ränder sind flach, die Rippen sowie die Zellen der Lamina kurz ( $40 \mu$ ).

An der Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieben stehen einige kurze und breite Blätter (Fig. 27), die Knospenschuppen ähnlich sind; sie haben flache Ränder, kurze Nerven und kurze Zellen (ca.  $40 \mu$ ).

Das Treiben nimmt zu Beginn des Frühlings oder schon im Winter seinen Anfang. Im März haben die Frühlingstriebe an Pflanzen aus Ostgrönland ( $70^\circ$  n. Br.) eine ansehn-

liche Länge erreicht. Dieselbe Örtlichkeit wies schon im Mai ausgewachsene Frühlingstriebe auf. Wahrscheinlich ist die Pflanze imstande, mit dem Wachstum so frühzeitig einzusetzen, dass die Sonne eine ganz kurze Zeitspanne täglich die Oberfläche der Rasen auftauen kann.

Auch Pflanzen von den Färöern besaßen schon im Mai

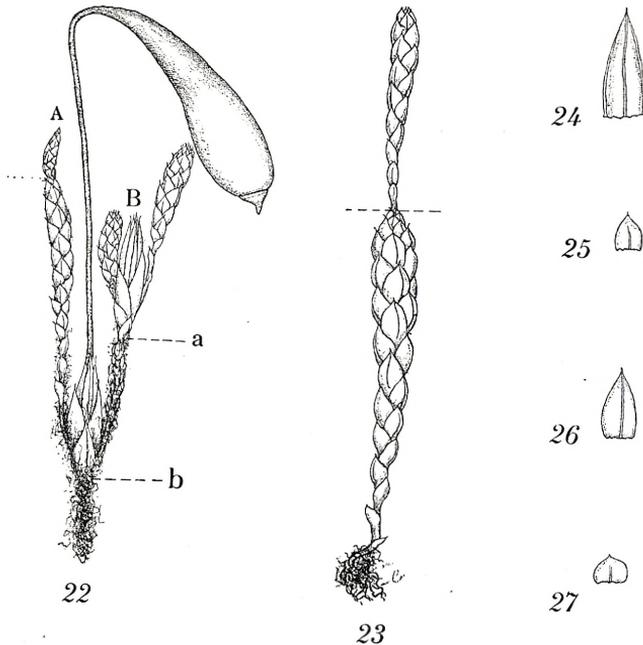


Fig. 22—27. *Plagiobryum Zierii*. Fig. 22; weibliche Pflanze. A, steriler Trieb mit abfallendem Sommertrieb an der Spitze, B, fertiler Trieb; a, b Jahrestriebgrenzen. Färöer, 25. Oktober,  $\times 10$ . Fig. 23. Stengel mit deutlicher Jahrestriebgrenze; Grönland ( $70^\circ$  n. Br.); Mai,  $\times 15$ . Fig. 24. Blatt von Perichaetium,  $\times 30$ . Fig. 25. Blatt eines Sommertriebs,  $\times 30$ . Fig. 26. Blatt eines Frühlingstrieb,  $\times 30$ . Fig. 27. Knospenschuppe,  $\times 30$ . Vgl. im übrigen den Text.

vollentwickelte Frühlingstriebe. Diese hoben sich wegen ihrer schönen, weisslich-grünen Farbe deutlich vom Hintergrund der weinroten vorjährigen Triebe ab.

Die Sommertriebe gelangen schon um die Mitte des Sommers zur Entwicklung und lassen sich besonders deutlich an den nichtbefruchteten Gynoeceen nachweisen. Ich fand sie auch an Pflanzen aus anderen Klimaten (Nord-Amerika, den Mittelmeerländern) vor. Die Grenzen zwischen den verschiedenen Trieben waren an sämtlichen Pflanzen, die den morphologischen Ausdruck der Periodizität betreffend äusserst gleichgeartet waren, leicht zu erkennen: die Sprossentwicklung war stets ausgesprochen bicyklisch.

Im Herbst wird die Frucht reif, und ihre ganze Entwicklung beansprucht also etwa  $1\frac{1}{4}$  Jahr. Die Art entwickelt jedoch nur selten Früchte, sondern vermehrt sich mittels abfallender Sommertriebe, die vom Winde oder dem strömenden Wasser fortgeführt werden.

### **Bartramia ityphylla** BRID.

Fig. 28.

Diese Art gedeiht auf mittelfeuchtem Boden und findet auf der nördlichen Halbkugel weite Verbreitung. In Dänemark und auf den Färöern hatte ich Gelegenheit, lebende Exemplare zu studieren.

Die Sprossentwicklung ist deutlich periodisch; aber einer unmittelbaren Betrachtung mögen die Grenzen der einzelnen Triebe schwierig wahrnehmbar sein, weil die Internodien sehr kurz sind. Am besten sieht man sie an den fertilen Trieben.

Die Frühlingstriebe haben gestreckte Internodien und kleine, kurzellige Blättchen mit ganz kurzer Lamina und einem grossen, scheidenförmigen Basalteil. An der Spitze des Frühlingstriebes sind die Internodien dagegen so kurz, dass die grossen Blätter rosettenförmig zusammen stehen. Im Frühling lässt sich die Periodizität besonders leicht fest-

stellen; da ist der sonst bräunliche Rasen von einer hellen, blaugrünen Schicht hervorbrechender Frühlingstriebe überzogen.

Wie gewöhnlich bei den acrocarpen Moosen findet das Wachstum des Frühlingstrieb durch die Bildung von Geschlechtsorganen seinen Abschluss. Wird das Wachstum nach der Sommerruhe wieder aufgenommen, so geschieht dies in der Weise, dass 1—3 Sommertriebe aus dem Perichaetium hervorbrechen. Die beiden Abschnitte des Jahres- trieb sind etwa gleich gross und haben zusammen eine Länge von 2—7 mm.

Fig. 28 zeigt uns eine Pflanze von den Färöern im Winterstadium (Dezember). Der vorjährige Frühlingstrieb trägt an seiner Spitze die Frucht (A); und ganz unten an der Pflanze sieht man die Reste der Seta (D) des vorigen Jahres. Der vorjährige Sommertrieb trägt ausnahmsweise auch eine Frucht (B). Das Stück von der Basis von D bis zu der Basis von A gibt also das Wachstum der Pflanze im Laufe eines Jahres an. C und C<sub>1</sub> sind zwei junge, den diesjährigen Frühlingstrieb abschliessende Früchte.

Auf den Färöern sind schon Februar—März die Frühlingstriebe zu erkennen. Wenn sowohl der Frühlings- als der Sommertrieb eine Frucht entwickelt (Fig. 28), so ist die eine derselben etwa um  $\frac{1}{3}$  Jahr älter als die andere. Merkwürdigerweise reifen diese beiden Früchte jedoch gleichzeitig (und zwar im Juni); die ältere zeichnet sich nur durch die grössere Länge der Seta vor der jüngeren aus.

Bezüglich der Periodizität waren prinzipielle Abweichungen bei Pflanzen aus Nordgrönland, Island, den Färöern und Nordamerika nicht festzustellen.

**Distichium montanum (LAM.) HAG.**

Fig. 29.

Dieser charakteristische Mesophyt wächst auf kalkhaltigem Boden in Gebirgsgegenden aller Breiten vom nördlichsten Grönland bis zu den Tropen. Die Blätter stehen in zwei senkrechten Reihen, und diese einfache Blattstellung macht die Pflanze zum Studium der ausgeprägt periodischen Sprossentwicklung besonders geeignet.

An fertilen Pflanzen befindet sich der Sommertrieb in der Regel nicht ganz zu oberst im Perichaetium, sondern entspringt aus den älteren Teilen der Pflanze im Innern des Rasens. Diejenigen Triebspitzen, die eine Frucht getragen haben, sterben oft ab; oder aber es vergeht eine Spanne Zeit, bis sie sich verjüngen.

Die ersten (untersten) Blätter an den Sprossen sind oft winzig klein, indem die Lamina entweder gar nicht entwickelt wird oder ganz kurz bleibt. Derartige schuppenförmige Blätter (bei *a* in Fig. 29) bestehen nur aus einem scheidenförmigen Häutchen, das dem Schutze des Vegetationspunktes des Triebes dienen kann.

Die sterilen Sprosse werden normalerweise monopodial verjüngt, indem die Scheitelzelle nach Beendigung der Ruheperiode ihr Wachstum wieder aufnimmt; es können aber ausserdem an den vegetativen Trieben neue Seitensprosse entstehen.

Selbst wenn die Verzweigung monopodial ist, erhält eine Ruheperiode teils durch die Länge der Internodien, teils durch Grösse und Gestalt der Blätter ihren morphologischen Ausdruck. Der Stärkegrad dieser morphologischen Reaktionen ist aber bei den einzelnen Trieben des Rasens individuell verschieden; einige weisen deutliche Jahrestriebgrenzen auf, während diese bei anderen Sprossen kaum

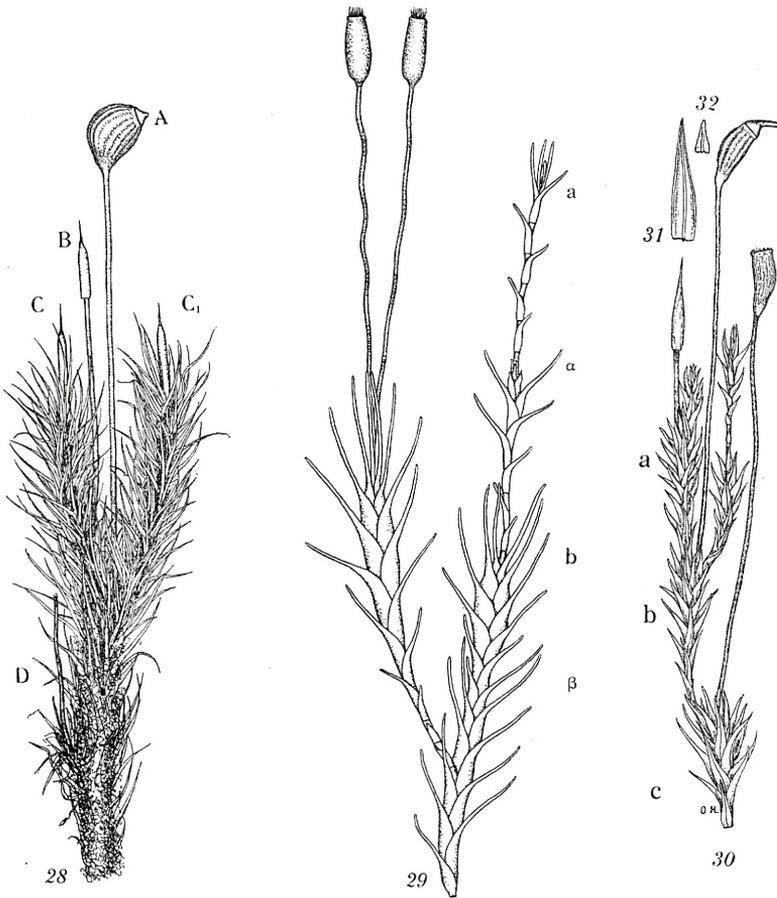


Fig. 28. *Bartramia ityphylla*. A, die in diesem Jahre gereifte Frucht, an der Spitze des vorjährigen Frühlingstriebes stehend; darunter die Frucht, D, vom vorigen Jahre. B schliesst den vorjährigen Sommertrieb ab, C u. C<sub>1</sub> schliessen die diesjährigen Frühlingstriebe ab. Färöer, 11. Dez.,  $\times 5$ .

Fig. 29. *Distichium montanum*. a—b, jüngster Jahrestrieb. Der Frühlingstrieb, b— $\alpha$ , schliesst mit einem kleinen knospenförmigen Androeceum ab.  $\alpha$ — $\alpha$ , diesjähriger Sommertrieb,  $\beta$ , Grenze zwischen Frühling- und Sommertrieb des vorigen Jahres. Nordisland ( $66^{\circ}$  n. Br.). 23. September.  $\times 8$ .

Fig. 30—32. *Cynodontium tenellum*. Fig. 30. a, b, c, Jahrestriebgrenzen;  $\times 7$ . Fig. 31. Laubblatt,  $\times 20$ . Fig. 32. Schuppenförmiges Blatt von der Jahrestriebgrenze,  $\times 20$ . Grönland ( $70^{\circ}$  n. Br.). August. Vgl. den Text.

erkennbar sind. Die helle Farbe, die einen Kontrast zu den älteren, braunen Trieben bildet, ist das beste Merkmal der jüngsten Triebgeneration.

Fig. 29 stellt eine Pflanze dar, deren Jahrestrieb (a—b) eben seine Entwicklung beendet hat. Unterhalb von b sieht man die Spitze des vorjährigen Jahrestribs. Bei *a* und *β* befinden sich die Grenzen zwischen Sommer- und Frühlingstrieben.

An dem zu meiner Verfügung stehenden Material habe ich den Zeitpunkt des Laubwechsels nicht feststellen können. An allen Pflanzen aus Turkestan, Abyssinien, Grönland, Island, den Färöern, Dänemark usw., die ich untersuchte, gab es deutliche Jahrestriebgrenzen.

### ***Cynodontium tenellum* (Br. eur.) LIMPR.**

Fig. 30.

Diesen kleinen Xerophyt-Mesophyten habe ich in Nordost-Grönland beobachten können, wo er in Felsenspalten wächst; er kommt aber auch in Zentraleuropa, im Kaukasus und in Nordamerika vor.

Dass die Triebentwicklung entschieden periodisch ist, wird durch die Farbenunterschiede verdeutlicht, indem die jüngsten Triebe ein lebhaftes Grün aufweisen und sich dadurch stark von den älteren, braunen Schichten des Polsters abheben. Die Jahrestriebe sind meistens so kurz, dass die Blätter rosettenartig angeordnet sind; die Grenzen zwischen den Jahrestrieben werden erst bei Präparierung sichtbar.

An den fertilen Pflanzen entspringen die Sommertriebe der Basis des Perichaetiums, zunächst als einige schuppenförmige Blättchen (Fig. 30). Auch bei den vegetativen Trieben bestehen an den Jahrestriebgrenzen deutliche Grös-

senunterschiede zwischen den Blättern der verschiedenen Wachstumsperioden. Am leichtesten stellt man dies in dichten Polstern fest, wo die Triebe sich nach dem Lichte haben strecken müssen und deshalb an ihrer Basis lange Internodien entwickelt haben (bei a auf Fig. 30).

Fig. 31 zeigt uns ein normales Laubblatt, Fig. 32 zum Vergleiche eine Knospenschuppe von abweichender Gestalt und Grösse; ihre Spitze ist abgestumpft, der Nerv kurz und die Ränder sind nicht — wie bei den Laubblättern — umgebogen. Was die Grösse der Zellen betrifft, gibt es zwischen den erwähnten Blättern jedoch keine nennenswerten Unterschiede.

Die Entwicklung der Frucht beansprucht etwa  $1\frac{1}{4}$  Jahr, und ein und dieselbe Pflanze kann, wie Fig. 30 es veranschaulicht, Früchte drei verschiedener Jahre zugleich aufweisen.

### **Conostomum boreale Sw.**

Fig. 33—37.

Dieser arktische, circumpolare Mesophyt ist unmittelbar daran zu erkennen, dass seine blaugrünen Blätter in fünf senkrechten Reihen angeordnet sind.

In Grönland (bei  $70^{\circ}$  n. Br.) ist er auf kiesigem Boden häufig vorkommend, wo er im Gegensatz zu der Mehrzahl der sonstigen Erdmoose in fast halbkugelförmigen Polstern wie *Leucobryum glaucum* wächst, eine Art des Wachstums, die ja sonst am häufigsten bei Steinmoosen vorkommt.

Die regelmässige Blattstellung macht diese Art für das Studium der Triebentwicklung besonders gut geeignet. Auch Farbenunterschiede bekunden, dass das Wachstum deutlich periodisch ist; denn alle diesjährigen Triebe weisen eine lebhaftere, blaugrüne Farbe auf, während die vorjährigen graulich sind; die darunter befindliche Zone im Polster ist

von rotbraunen Rhizoiden durchwebt, und schliesslich zeigt der farbenschillernde Längsschnitt durch das Polster, dass die ältesten Jahrestriebe desselben von dunkelkastanienbrauner Färbung sind.

In Grönland ist die Durchschnittslänge der Jahrestriebe nur 1—2 mm; aber dennoch können die Polster eine Höhe von mehreren cm erlangen, da die Stengel erst nach vielen Jahren verfaulen.

An südlicher gelegenen Vegetationsorten, z. B. in den mitteleuropäischen Bergen, ist er in der Regel steril und entwickelt nur vegetative Triebe, die Jahr für Jahr ihr Wachstum monopodial fortsetzen. Einen derartigen Trieb veranschaulicht uns Fig. 33 B; wie man sieht, lassen sich die Grenzen zwischen den in verschiedenen Vegetationsperioden entwickelten Trieben an Unterschieden in der Gestalt der Blätter und in der Länge der Internodien feststellen.  $a$  u.  $b$  sind Jahrestriebgrenzen,  $\alpha$  u.  $\beta$  Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben. Fig. 34 zeigt uns die Form eines normalen Laubblattes; vergleichshalber stellt Fig. 35 eins der kürzeren Blätter (Knospenschuppen) von der Basis eines Triebes dar. Fig. 37 veranschaulicht ein Blatt des Perichaetiums, und Fig. 36 ein Blatt aus einem Androecium. Es besteht ferner ein Unterschied in der Grösse der respektiven Blattzellen, indem die der Knospenschuppen verhältnismässig klein sind, wogegen die Zellen in den die Geschlechtsorgane umgebenden Blättern länger als die der Laubblätter sind.

In der Arktis werden nicht selten an der Spitze des Frühlingstriebs Geschlechtsorgane entwickelt; bisweilen waren aber auch die Sommertriebe fertil (bei A in Fig. 33). Die Verfasser der gebräuchlichen floristischen Handbücher sind sich darin einig, dass die Pflanze diözisch ist. Aber die Mehrzahl der

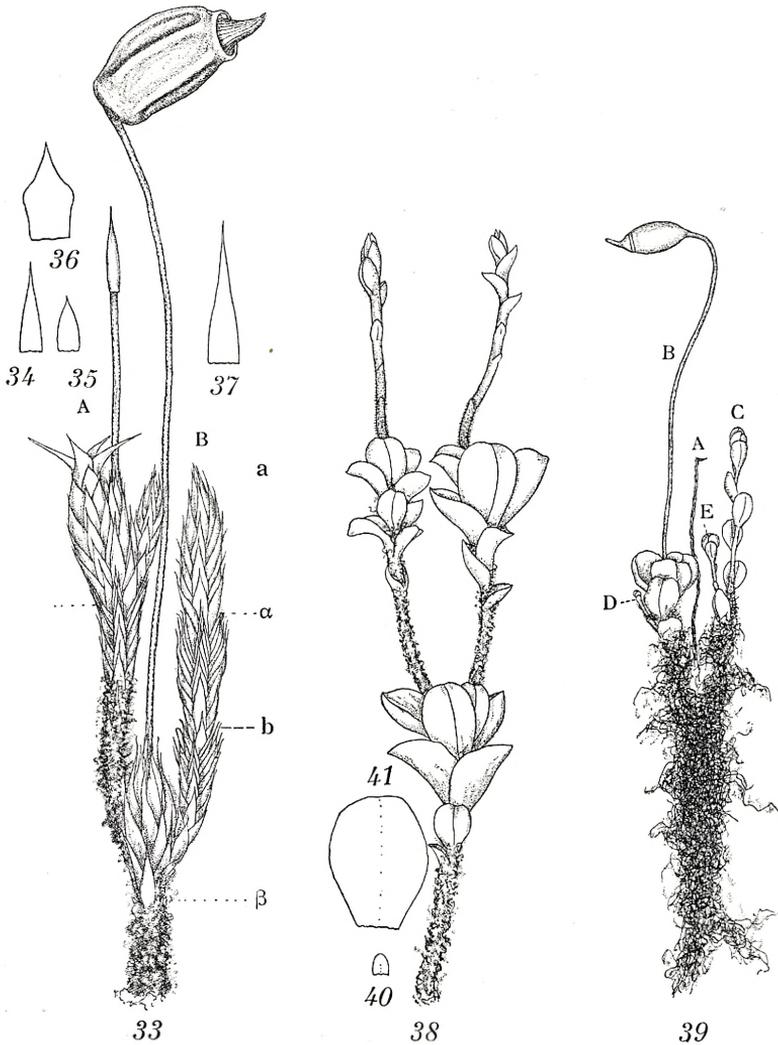


Fig. 33—37. *Conostomum boreale*. Fig. 33. Eine ganze Pflanze; a u. b, Jahrestriebgrenzen.  $\alpha$ ,  $\beta$ , Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieb. A, Androecium. B, vegetativer Trieb.  $\times 7$ . Fig. 34. Laubblatt. Fig. 35. Knospenschuppe. Fig. 36. Blatt vom Androecium. Fig. 37. Blatt vom Perichaetium.  $\times 20$ . Nord-Island ( $66^\circ$  n. Br.). 23. September.

Fig. 38—41. *Mnium punctatum*. Fig. 38. Geschlechtliche Pflanze (aus dichtem Polster) mit deutlichen Jahrestrieben; Belaubung. Grönland ( $61^\circ$ ), 21. Juni,  $\times 2$ . Fig. 39. Die Frucht B schliesst den vorjährigen Frühlingstrieb ab, der durch den Neutrieb D verjüngt wird. C, steriler Trieb, von der Basis aus durch E verjüngt. A. Reste der Frucht aus dem wiederum vorhergehenden Jahre. Färöer, 2. Mai,  $\times 1\frac{1}{2}$ . Vgl. im übrigen den Text.

von mir in der Natur (Island, Grönland) untersuchten Pflanzen waren autözisch, wie Fig. 33 es zeigt, wo neben der jungen Seta ein Sommertrieb steht, der mit einem Androecium abschliesst. Die männlichen Triebe sind jedoch oft lang, und ihre Basis ist mit Rhizoiden bedeckt; ihre Verbindung mit den weiblichen Pflanzen mag daher schwer ersichtlich sein.

Schon im Juni sind die Geschlechtsorgane reif, und das Wachstum des Frühlingstriebes ist demnach beendet; mitten im Sommer findet man die ersten jungen Sommertriebe verdeckt zwischen den Blättern des Perichaetiums vor.

In der Arktis fand ich oft zahlreiche abgebrochene Triebe auf den Polstern liegen. Das waren die Sommertriebe, deren Stengel so zerbrechlich sind, dass sie bei ganz geringfügigem Druck abbrechen und als vegetative Fortpflanzungsorgane dienen können, in entsprechender Weise wie oben bei *Plagiobryum*, *Mniobryum*, *Anomobryum* u. a. beschrieben. Der blaugrüne Überzug der Blätter ist unbenetzbar, was bei Verbreitung auf dem Wasserwege von Nutzen sein kann.

Bei den Frühlingstrieben findet die Befruchtung zu Beginn des Sommers statt; die meisten Früchte reifen in Grönland im Anfang des Herbstes. Die ganze Entwicklung des Sporogoniums beansprucht also etwa  $1\frac{1}{4}$  Jahr. Aber ferner gelangen auch oft bei den Sommertrieben Früchte zur Entwicklung; diese reifen jedoch zu anderen Jahreszeiten (z. B. im Frühling) und oft nicht alle zu gleicher Zeit; in einigen Polstern kann man deshalb Früchte verschiedener Entwicklungsstadien nebeneinander finden.

Des Vergleichs wegen untersuchte ich die nahestehende Art *Conostomum australe* Sw., die auf der südlichen Halbkugel (im westlichen New-Zealand) eingesammelt wurde. Auch diese Art wies deutliche Jahrestriebgrenzen auf, die

in die Augen fallen, weil die unmittelbar unter der Grenze stehenden Blätter lange, weisse Haarspitzen tragen. Am 12. Februar besaßen die Pflanzen vollentwickelte Frühlingstriebe mit Gynoeceen an den Spitzen. Die Art befand sich zu dem Zeitpunkt im selben Stadium der Jahresperiode, in dem sich ihre Verwandte in Grönland (*C. boreale*) ein halbes Jahr später befindet.

### **Mnium punctatum (L.).**

Fig. 38—41.

Dieser leicht erkennbare Hygrophyt tritt auf dem grössten Teil der nördlichen Halbkugel von der Arktis bis zu den Mittelmeerländern auf. Ich habe ihn oft in der Natur sowohl in Dänemark als auf den Färöern untersucht, wo er an Bächen und auch in stagnierenden Gewässern üppige Polster bildet.

Das Treiben beginnt Januar—Februar und ist sehr auffällig, da die jungen Frühlingstriebe (Fig. 38) zart hellgrün sind und gestreckte Internodien mit winzigen, schuppenförmigen Blättchen (Fig. 40) an der Basis besitzen. Diese Triebe kommen zwischen grossen, dunkel-olivengrünen Blättern vom vorigen Jahre zum Vorschein, welches deutlich zeigt, dass die Triebentwicklung periodisch ist.

Wenn die Polster dicht sind, brechen die Frühlingstriebe aus den Spitzen der vorjährigen Triebe hervor (Fig. 38), wogegen in offenen Polstern (E auf Fig. 39) die neuen Triebe an der Basis der älteren entstehen.

Die Grenzen zwischen den Jahrestrieben sind so leicht feststellbar, dass ein senkrechter Schnitt durch hohe Polster eine deutliche Einteilung in Zonen blosslegt, die — wie die Jahresringe eines Baumes — den Zuwachs der verschiedenen Vegetationsperioden angeben. Diese Zuwachszonen werden

dadurch hervorgerufen, dass der untere, blattarme Teil des Stengels mit einem dichten Filz von Rhizoiden ganz bedeckt ist (Fig. 38). Auf eine derartige Schicht folgt dann eine Zone von Triebspitzen mit Rosetten von grossen Blättern, die blassrötlich sind und zwischen den Rhizoiden hervorragen, die schon ein paar Monate nach beendigtem Wachstum der Stengel gebildet werden.

Die Knospenschuppen (Fig. 40) sind etwa  $\frac{2}{3}$  mm lang,  $\frac{1}{3}$  mm breit, besitzen einen kurzen Nerv, Ränder ohne Saum und relativ kleine Zellen ( $20 \mu \times 60 \mu$ ). Die eigentlichen Laubblätter sind dagegen 4 mm lang, 3 mm breit, haben einen langen Nerv, dicke braune Randsäume und grosse ( $50 \mu \times 85 \mu$ ) Zellen in der Lamina. Bei den geschlechtlichen Trieben (Fig. 38) besteht ferner ein solcher Unterschied in der Länge der Internodien, dass die Knospenschuppen an der Basis der Triebe relativ weit von einander abstehen, während die Blätter des Perichaetiums wie bei *Rhodobryum* in einer Rosette an der Triebspitze gesammelt sind.

Es werden nur wenige und kleine Sommertriebe entwickelt (meistens aus sterilen Trieben), und dieselben spielen bei dieser Art kaum eine bedeutende Rolle.

Im April ist der Frühlingstrieb fertig, und die Geschlechtsorgane sind reif. Zugleich reifen die Früchte heran, deren Entwicklung also etwa 1 Jahr in Anspruch nimmt.

Die Jahrestriebgrenzen waren auch bei Individuen aus Mitteleuropa und Nordamerika deutlich erkennbar.

### ***Eucalyx obovatus* (NEES) BRIEDL.**

Fig. 42—45.

Dieses alpine Lebermoos ist von Grönland bis zu den Pyrenäen anzutreffen. Das von mir untersuchte lebende

Material stammt von den Färöern, wo dieser Hygrophyt oft in 3—4 cm hohen Rasen auf feuchten Felsen in der Nähe von Gewässern sich vorfindet.

Die Art gehört zu den nicht sehr zahlreichen *Hepaticae*, bei denen das Treiben leicht zu beobachten ist. Die jungen Frühlingstriebe (Fig. 44) sind nämlich von lebhafter, hellgelber Farbe, welches sie von dem Hintergrunde der mattbraun-grünen älteren Triebe deutlich abhebt.

Die Blätter sind in zwei Reihen geordnet, und wegen dieser einfachen Blattstellung lassen sich Unterschiede in Gestalt und Stellung der Blätter und in der Verzweigung leicht wahrnehmen; daraus erhellt, dass die Triebentwicklung eine ausgesprochen periodische ist.

Wie bei den akrokarpn Laubmoosen werden die vegetativen Triebe monopodial verjüngt (Fig. 44 A, 45) und die fertilen sympodial (Fig. 44 B). Fig. 45 zeigt uns eine Jahrestriebgrenze (bei a); unterhalb dieser Grenze sieht man ein Stück des vorjährigen Jahrestriebs, dessen Blätter sowohl nach oben als nach unten zu am Triebe an Grösse abnehmen. Oberhalb von a sieht man den in diesem Jahre entwickelten Trieb; er besitzt unten gestreckte Internodien und kleine kurze Blättchen (Fig. 43), die auch in Gestalt von den gewöhnlichen Laubblättern (Fig. 42) abweichen. Dagegen ist die Grösse der Zellen bei allen Blättern ungefähr die gleiche.

Den zahlenmässigen Ausdruck für Schwankungen der genannten Grössenunterschiede um eine Jahrestriebgrenze herum (in  $\mu$  gemessen) zeigt uns die folgende Tabelle:

Nummer des Blattes . . . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Länge „ „ . . . . .	1200	1050	960	750	600	390	660	960	1260
Breite „ „ . . . . .	1110	1020	900	720	540	510	900	1170	1470
Länge „ Internodiums	1200	1050	1020	810	600	600	450	660	570

Die Nummern 1—9 bezeichnen 9 auf einander folgende Blätter einer ähnlichen Pflanze wie auf Fig. 45 dargestellt. Von diesen ist Nr. 1 das unterste, Nr. 9 das oberste. 1—5

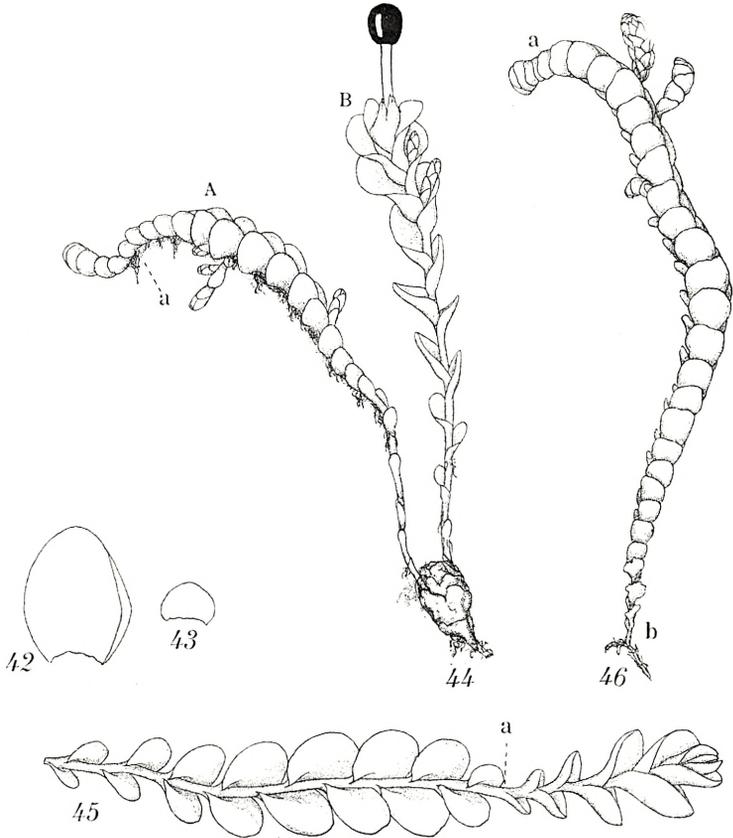


Fig. 42—45. *Eucalyx obovatus*. Fig. 42, normales Laubblatt;  $\times 15$ . Fig. 43, »Knospenschuppe« von der Jahrestriebgrenze (a);  $\times 15$ . Fig. 44. A, vegetativer Trieb mit jungen Frühlingstrieben von der Spitze und den Seiten. B, fertiler, treibender Spross. Unter a vorjährige Jahrestriebe. Färöer; 16. März;  $\times 5$ . Fig. 45, steriler Trieb mit deutlicher Jahrestriebgrenze. Färöer; 5. Juni;  $\times 7$ .

Fig. 46. *Pleurozia purpurea*. Treiben. Der Jahrestrieb, a—b, wird sowohl von der Spitze als von den Seiten verjüngt. Färöer; 30. Mai;  $\times 3$ . Vgl. im übrigen den Text.

stehen an der Spitze des vorjährigen Jahrestriebs, 6—9 an der Basis des diesjährigen. Die Jahrestriebgrenze befindet sich zwischen 5 und 6. Aus den Zahlen ergibt sich, dass Länge und Breite der Blätter um die Grenze zwischen den Jahrestrieben ihre Minima aufweisen.

Fig. 44A zeigt uns die Seitenansicht eines entsprechenden sterilen Triebs; bei a wird das Wachstum monopodial fortgesetzt; aber unterhalb dieser Grenze stehen ausserdem mehrere junge Seitentriebe am vorjährigen Jahrestrieb (A). B ist ein fertiler, vorjähriger Jahrestrieb. In der Achsel der unterhalb der Frucht stehenden Blätter haben Antheridien gegessen; ferner sieht man hier aber noch zwei junge Frühlingstriebe. Die Jahrestriebe sind  $\frac{1}{2}$ —2 cm lang. Das Treiben setzt auf den Färöern am Ende des Winters ein. Die Entwicklung der Frucht dauert etwa  $\frac{3}{4}$  Jahr.

### **Pleurozia purpurea (LIGHTF.) LINDBERG.**

Fig. 46.

Die Figur zeigt, dass dieser nordisch-atlantische Hygrophyt, den ich auf den Färöern häufig vorfand, was die Periodizität betrifft, sich in den Hauptzügen wie *Eucalyx* verhält: a—b ist der vorjährige Jahrestrieb, der sympodial mit dem Trieb des vorigen Jahres verkettet ist. a—b wird teils monopodial von seiner Spitze (a) aus, teils durch Seitentriebe verjüngt. Das Treiben beginnt schon im Frühjahr.

### **Grimmia.**

Fig. 47—49.

Diese Gattung mag als Vertreterin eines besonderen, ökologischen Typus von Xerophyten gelten, die auf Steinen, an Baumrinden und Holz dichte, stark gewölbte Polster bilden. Die Verdunstung wird dadurch gemindert, dass die

Stengel dicht an einander gedrängt sind und sich nur ganz wenig in die austrocknende Luft hinausstrecken. Sowohl Internodien als Jahrestriebe sind ganz kurz; und die Blätter sitzen so nahe an einander, dass sie sowohl einander als auch die Stengel verhüllen; diese sind daher ohne Präparierung nicht zu sehen. Aus diesen Gründen eignet sich dieser ökologisch so interessante Typus nicht zu Studien über den Laubwechsel. Dass die Triebentwicklung indessen entschieden periodisch ist, zeigen die hellen Farben der neuen Triebe, die im Frühling die dunklen Polster decken. Auch zeigen die Früchte, wo die Frühlingstriebe enden.

Von Vertretern dieses Typs untersuchten wir schon im obigen *Andreea*; ferner gehören aber hierher viele gewöhnliche Moose, von denen die wichtigsten zu *Grimmiaceae* und *Orthotrichaceae* gehören. Die nebenstehenden Figuren 47—51 bieten uns eine Auswahl aus den zu diesem ökologischen Typus gehörigen Gattungen. Von diesen zeigen besonders Fig. 49—50, wie scheinbar unperiodisch sich die Pflanzen entwickeln.

Eine eingehendere Untersuchung ergibt indessen, dass sich auch bei diesen Xerophyten die Triebe in bestimmten Wachstumsperioden wie z. B. bei *Ceratodon* entwickeln. Als Gegenstand einer näheren diesbezüglichen Untersuchung wählen wir die auf Fig. 47 dargestellte *Grimmia funalis* (SCHWAEGR.) SCHIMP., ein arktisch-alpines Felsenmoos, das ich auf den Färöern in der Natur untersuchte.

Wegen einer höchst eigentümlichen Blattstellung eignet sich diese Art besonders gut für Studien über die Triebentwicklung; wenn die Pflanze trocken ist, legen sich nämlich die Blätter in solcher Weise über einander, dass die Triebe kleinen Tauen ähnlich sehen (Fig. 47). Sie decken einander in bestimmten, steil aufsteigenden Spirallinien, die an einigen

Trieben rechtsgängig, an anderen linksgängig sind. Gewöhnlich hat eine Pflanze nur eine Gewinderichtung. Nicht selten sind aber verschiedene Richtungen an ein und demselben Spross festzustellen; und zwar findet der Wechsel von der Rechtsrichtung zur Linksrichtung nach einer Ruheperiode statt und tritt also bei Jahrestriebgrenzen in die Erscheinung. Hier sind ausserdem die Triebe etwas dünner, weil an den Grenzlinien die Blätter relativ klein sind; des weiteren haben die Knospenschuppen an der Spitze kürzere Haare als die normalen Laubblätter (Fig. 47).

Die Frühlingstriebe erscheinen schon am Ende des Winters. Die Pflanze ist fast immer steril.

**Grimmia (Schistidium) maritima** TURN.

Fig. 48.

Eine atlantische Art, die von Norwegen bis Frankreich anzutreffen ist. Sie wächst in dichten Schichten auf Küstenfelsen, wo die Salzwassergischt sie erreichen kann.

Dass die Triebentwicklung periodisch ist, erweisen in deutlicher Weise die jungen Triebe, die aus den tieferen Schichten des Polsters hervorbrechen. Die Jahrestriebe beginnen mit kleinen, schuppenförmigen Blättern. Die Frühlingstriebe finden mit relativ grösseren, dicht gedrängten Blättern (Perichae-

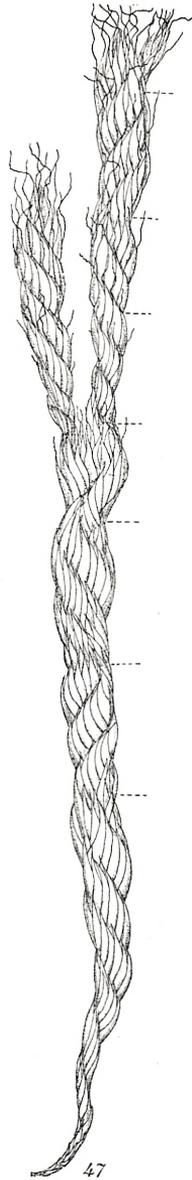


Fig. 47. *Grimmia funalis* (trocken). Die Blätter stehen in Spirallinien, deren Umlaufsrichtung an den Jahrestrieben eine verschiedene ist. Grenzen zwischen den Trieben sind durch getüpfelte Linien angegeben. Färöer; 13. April;  $\times 15$ .

tium), zwischen die die Sommertriebe hervorspriessen, ihren Abschluss. Der ganze Jahrestrieb hat eine Länge von 2—10 mm, obwohl der Sommertrieb oft nur ganz kurz ist (1—2 mm).

Das Treiben fängt auf den Färöern am Ende des Winters an; und im März heben sich die jungen, hellgelb-grünen Frühlingstriebe recht deutlich von der Oberfläche der dunkelbraunen Polster ab. Im Mai sind die Polster mit einer hellen Schicht von Frühlingstrieben bedeckt, die nun vollentwickelt sind. Zu gleicher Zeit sind auch Geschlechtsorgane und Früchte reif, deren Entwicklung also 1 Jahr beansprucht.

#### ***Ulota phyllantha* BRID.**

Fig. 51.

Diese Art erinnert sowohl ökologisch als geographisch an *Grimmia maritima*. Mein Material sammelte ich in Dänemark und auf den Färöern, wo es auf Küstenfelsen massenhaft zu finden ist.

Das Treiben setzt am Ende des Winters ein; der junge Frühlingstrieb ist daran zu erkennen, dass seine Blätter an den Spitzen dunkle, kugelförmige Klumpen von Brutkörpern tragen, die an den älteren Blättern fehlen.

Fig. 51 stellt eine Pflanze dar, die eine wagerechte Stellung eingenommen hat und die an jeder Jahrestriebgrenze einen jungen, lateralen Frühlingstrieb entwickelt hat.

#### ***Pohlia (Webera) nutans* (SCHREB.) LINDB.**

Fig. 52.

Die heissesten Teile der Erde ausgenommen, findet man diesen Mesophyt-Hygrophyten fast überall vor. Von der Arktis bis Dänemark gehört er zu den gewöhnlichsten Moosen und bildet oft Massenvegetationen.

Er ist stark polymorph; und auch in ökologischer Beziehung gibt es viele verschiedene Typen, von denen einige an trockenen Stellen wachsen, während andere Hygrophyten sind.

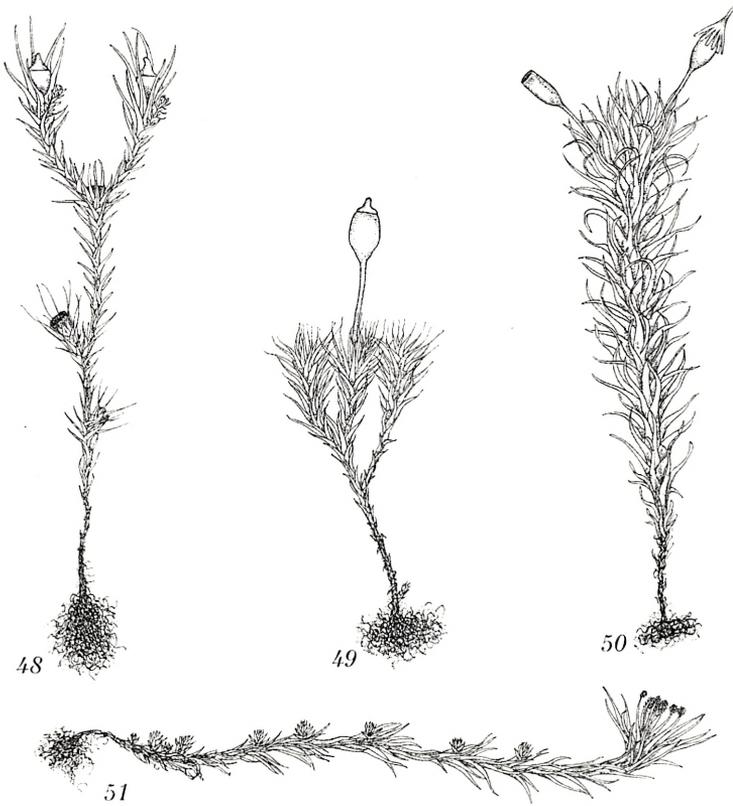


Fig. 48. *Grimmia maritima*. Ganze Pflanze. Die Früchte stehen an der Spitze des Frühlingstrieb. Färöer; 20. März;  $\times 4$ .

Fig. 49. *Grimmia commutata* Hüb. Treibende Pflanze. Jahrestriebgrenzen nicht unmittelbar ersichtlich. Färöer; 8. April;  $\times 6$ .

Fig. 50. *Ptychomitrium polyphyllum* (Dicks.). Jahrestriebgrenzen nicht unmittelbar zu sehen. Färöer; 24. März;  $\times 4$ .

Fig. 51. *Ulota phyllantha*. Wagrecht liegender Trieb, der an den Jahrestriebgrenzen neue Triebe gebildet hat. Färöer; 24. März;  $\times 4$ . Vgl. im übrigen den Text.

In Grönland ist er oft torfbildend und wächst dann in grossen, dichten Polstern, die fortwährend durch Triebe verjüngt werden, die dann neue Schichten bilden.

In Dänemark ist die Pflanze oft nur niedrig; die Triebe stehen nicht so dicht an einander und leben meistens nur 1—2 Jahre, indem sie absterben, wenn sie ihre Früchte getragen haben. Es brechen aber aus den unterirdischen Teilen der Pflanzen fortwährend neue Triebe hervor (A auf Fig. 52). Diese neuen Triebe vegetieren einige Wachstumsperioden hindurch (C), bis sie kräftig genug geworden sind, Früchte (B) zu entwickeln. Die vegetativen Triebe (C) werden monopodial verjüngt, und es besteht dann eine deutliche Grenze (Mitte von C, Fig. 52) zwischen Frühlings- und Sommertrieb.

Das Treiben beginnt in Dänemark schon im Dezember — oder einen Monat früher, indem die neuen Triebe zu Anfang des Winters schon eine recht ansehnliche Länge haben können (Fig. 52).  $\frac{1}{4}$  Jahr später sind die Frühlingstriebe ausgewachsen und haben Geschlechtsorgane gebildet, und zwar schon im Anfang des Frühlings. Mit der Befruchtung (April) zugleich beginnt die Sommerruhe, und am Ende des Frühlings reifen die Früchte.

### ***Pohlia cruda* (L.) LINDB.**

Fig. 53.

Dieser Mesophyt ist ebenso verbreitet, aber nicht so zahlreich wie *P. nutans*. Bezüglich der Verjüngung gleichen diese beiden Arten einander sehr. *P. cruda* untersuchte ich sowohl auf den Färöern als in Dänemark; er wächst in lockeren Polstern; die einzelnen Individuen leben nur wenige Jahre, indem sie absterben, nachdem sie Früchte getragen haben. Die Verjüngung geschieht dadurch, dass neue Triebe (A auf Fig. 53) aus den unterirdischen Stengelteilen oder von der

Basis der überirdischen Triebe hervorspriessen. C (auf Fig. 53) zeigt uns einen vorjährigen, noch im vegetativen

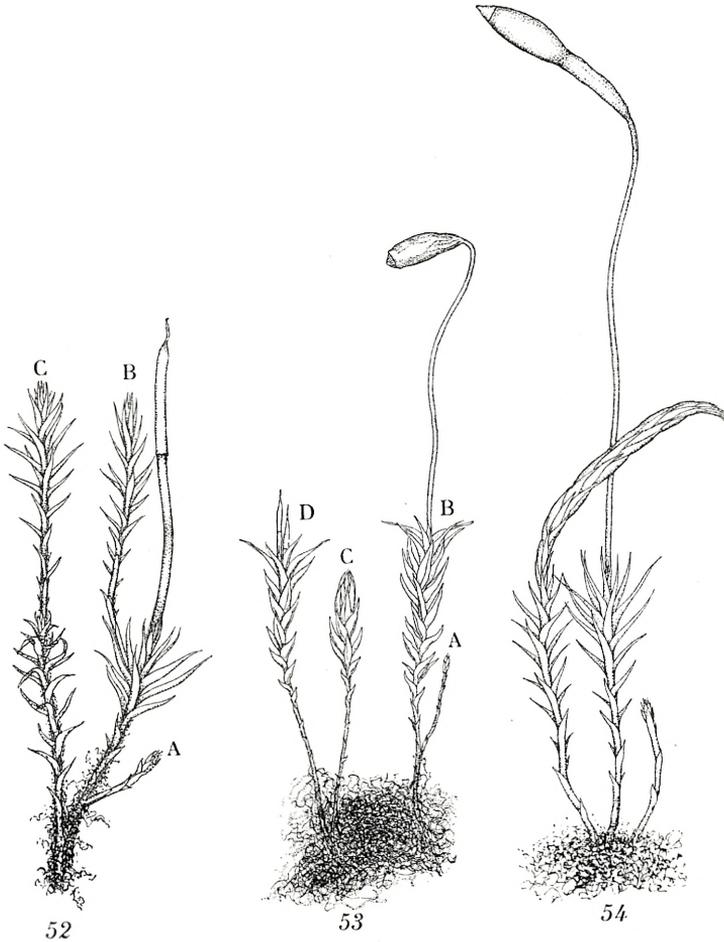


Fig. 52. *Pohlia nutans*. Treiben. A, diesjähriger Frühlingstrieb. B, fertiler vorjähriger Frühlingstrieb mit einem Sommertrieb. C, vegetativer vorjähriger Jahrestrieb mit deutlicher Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Dänemark; 25. Dezember;  $\times 6$ . Vergl. Text.

Fig. 53. *Pohlia cruda*. A, diesjähriger Frühlingstrieb. C, vorjähriger vegetativer Trieb. D, vorjähriger fertiler Trieb. B, abgestorbener Trieb aus dem abermals vorhergehenden Jahre. Färöer; 20. April;  $\times 3$ . Vergl. Text.

Fig. 54. *Pohlia elongata*. An dem linksstehenden Trieb ist der Sommertrieb als vegetatives Vermehrungsorgan entwickelt. Färöer; 24. Oktober;  $\times 4$ . Vergl. den Text.

Stadium befindlichen Trieb. Der Trieb D schliesst mit einem Gynoeceum, in welchem zwei Archegonien im vorigen Jahre befruchtet wurden, ab. Die von diesen entwickelten Früchte reifen  $1\frac{1}{4}$  Jahr später, darauf stirbt der Trieb ab, wie B; aber die fertilen Triebe können an der Basis verjüngt werden. Die Frühlingstriebe erscheinen am Schluss des Winters.

### ***Pohlia elongata* (HEDW.)**

Fig. 54.

Dieser Mesophyt hat eine ähnliche Ausbreitung wie die beiden obigen *Pohlia*-Arten, auch ist die Triebentwicklung ungefähr dieselbe. Für diese Art eigentümlich sind jedoch die Sommertriebe (Fig. 54); diese können fadenförmig, seitwärts gebogen und mit einer etwas nach unten gebogenen Spitze versehen sein. Sie brechen bei schwachem Druck (z. B. von Schnee) leicht ab und können dann vom Wasser oder vom Wind fortgeführt werden, da die etwas hohlen Blätter dieser interessanten Fortpflanzungsorgane dem Stengel dicht angepresst sind, weshalb sich unter den Blättern eingeschlossene Luft befindet, welches wiederum bewirkt, dass die Triebe relativ leicht sind und auf dem Wasser treiben können.

Die Sommertriebe können jedoch auch in gewöhnlicher Weise entwickelt sein und im folgenden Jahre ihr Wachstum fortsetzen und an der Spitze ein Gynoeceum bilden.

### **Polytrichaceae.**

Fig. 55—59, 75, 76, 78, 83.

Die meisten der zu dieser Familie gehörigen Pflanzen sind wegen ihrer Grösse gute Untersuchungsobjekte. Dies gilt namentlich für die männlichen Pflanzen, deren lebhaft gefärbte, schalenförmige Androeceen den Frühlingstrieb abschliessen. Diese werden nach beendigter Sommerruhe von

dem Sommertrieb durchbohrt; derselbe durchbricht die Mitte des Bodens des Androeciums und setzt das Wachstum monopodial fort (Fig. 83). So kann es durch mehrere Vegetationsperioden weitergehen, bis die Pflanze vor Alter stirbt. Fig. 59 zeigt uns eine etwa 10 Jahre alte männliche Pflanze

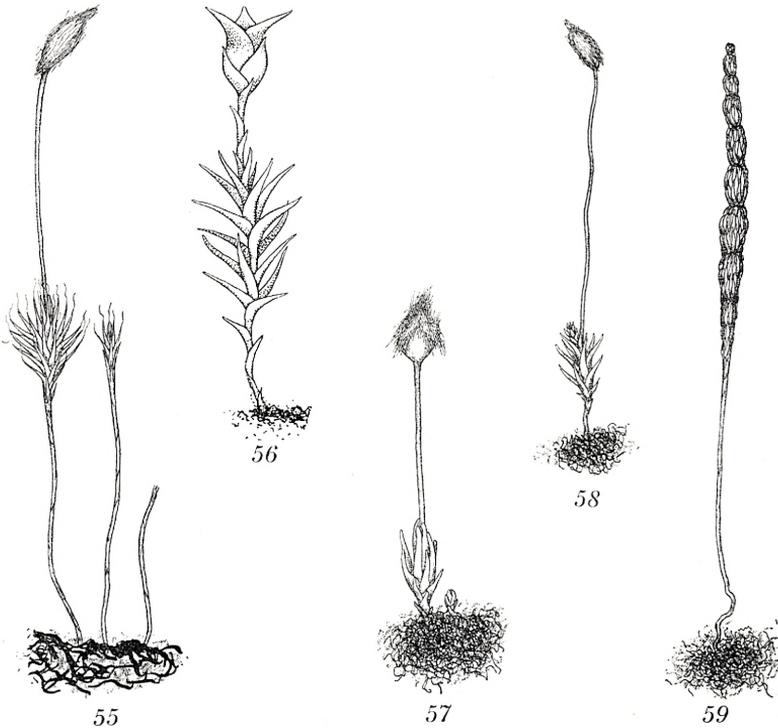


Fig. 55. *Polytrichum piliferum* SCHREB. 3 junge Triebe verschiedenen Alters. Färöer; 30. März;  $\times 2$ . Vergl. Text.

Fig. 56. *Catharinaea angustata* BRID. Zweijährige männliche Pflanze, deren Jahrestrieb mit der Entwicklung eines Androeciums abschliesst. Dänemark; 30. April;  $\times 4$ .

Fig. 57. *Pogonatum polytrichoides* (L.). Vorjährige fertile Pflanze; rechts eine junge diesjährige Pflanze, Färöer; 23. März;  $\times 4$ .

Fig. 58. *Pogonatum nanum* (WEIS.). Vorjährige Pflanze mit einem Sommertrieb. Färöer; 5. April;  $\times 1\frac{1}{2}$ .

Fig. 59. *Polytrichum piliferum*. 10 Jahre alte männliche Pflanze (trocken) mit stockwerkähnlichen Androecien (und Jahrestrieben). Färöer; 11. April;  $\times 2$ .

(in trockenem Zustande), deren Androeceen Stockwerke mit dazwischen befindlichen Jahrestriebgrenzen bilden.

Bei den grösseren Formen (*Polytrichum*) durchlaufen sowohl die männlichen als die weiblichen Pflanzen mehrere Verstärkungsjahre, bevor sie kräftig genug sind, Geschlechtsorgane zu bilden (Fig. 56, 76, 78). In besonderem Masse gilt dies für *Polytrichum*; bei dieser Gattung kann man unten an der vegetativen Basis sowohl der weiblichen als der männlichen Triebe meistens Jahrestriebgrenzen vorfinden.

Die kleineren Formen (*Pogonatum*) bilden ihre Geschlechtsorgane meistens schon im ersten Jahre, im folgenden Jahre reifen dann die Früchte. Nur selten aber werden aus dem Gynoeceum der fertilen Pflanzen Sommertriebe entwickelt (Fig. 58); dies ist jedoch bei *Pogonatum urnigerum*, einer der wenigen normal verzweigten Arten, gewöhnlich der Fall.

Für die grosse Mehrzahl der Mitglieder dieser Familie gilt, dass sie nicht verzweigt sind und nur einmal Früchte tragen. Die fertilen Triebe werden nicht verjüngt, sondern sterben ab, wenn sie ihre Frucht getragen haben (wie *Agave*).

Die abgestorbenen Triebe werden durch neue Pflanzen ersetzt, die entweder auf dem Protonema (*Pogonatum*, Fig. 57) oder auf den Rhizomen (*Polytrichum*, Fig. 55 und *Catharinaea*, Fig. 76) entstehen.

*Pogonatum* besitzt ein stark entwickeltes, überirdisches Protonema, das als ein grüner, filziger Überzug sich seitwärts kräftig ausdehnt. Etwas Ähnliches trifft für das reiche Netz von unterirdischen Triebteilen zu, das für sowohl *Polytrichum* als *Catharinaea* so charakteristisch ist und wodurch vom Rande des Polsters aus neuer Boden gewonnen wird.

Zu jeder Jahreszeit können neue Triebe aus dem Erd-

boden hervorbrechen, und deshalb kann man in einem lebenskräftigen Polster Triebe aller möglichen Entwicklungsstufen antreffen. Dieser Umstand verhindert aber sonderbarerweise nicht die Tatsache, dass alle Triebe gleichzeitig mit dem Frühlingstreiben einsetzen, und zwar mitten im Winter oder zu Beginn des Frühlings. Der junge Frühlingstrieb verjüngt die Pflanze monopodial und mag sich entweder zu einem vegetativen, mit Laubblättern versehenen Stengel entwickeln, oder aber er bildet, wenn ein Gynoeceum angelegt wird, den Abschluss des Wachstums des ganzen Triebs.

### *Hypnaceae.*

Fig. 60—64, 74.

Im obigen betrachteten wir nur acrocarpe Moose, weil diese wegen ihrer relativ einfachen Verzweigung gute Untersuchungsobjekte sind. Die pleurocarpen Arten sind weit schwieriger zu untersuchen, da ihre Verzweigung relativ kompliziert ist, und auch weil ihre Früchte lateral gestellt sind und daher nicht wie bei den acrocarpen Arten die Grenzlinie zwischen Frühlings- und Sommertrieben angeben können. Uns fehlen deshalb einige der Merkmale, die sich im vorhergehenden als die wichtigsten zur Bestimmung der Triebgrenzen erwiesen. Es erübrigt jedoch, Gestalt, Grösse und Stellung der Blätter und die Verzweigung zu untersuchen; aber namentlich sind Unterschiede in der Farbe der Blätter von Bedeutung. Denn — besonders in dichten Polstern — sind die Blätter älterer Triebe abgestorben und braun, die Stengel eventuell mit Rhizoiden bedeckt usw. In der Praxis versagen jedoch meistens eins oder mehrere dieser Merkmale. Und in einigen Fällen lassen sich die Grenzen zwischen den Jahrestrieben nicht unmittelbar erkennen, z. B. bei den unregelmässig verzweigten *Hypna-*

*ceae*. Zu den schwierigsten Objekten gehören die Gattungen: *Hylocomium*, *Brachythecium*, *Eurhynchium*, *Amblystegium* u. a.

Vorläufig werden wir uns damit begnügen, die Jahrestriebgrenzen bei einigen wenigen Arten nachzuweisen und treffen unsre Wahl unter denjenigen, die eine einfache oder regelmässige Verzweigung besitzen, wo Änderungen leicht festzustellen sind.

Fig. 61 zeigt uns eine Sprossspitze von *Drepanocladus revolvens* (Sw.) WARNST., die in Wasser dichte Vegetationen bildet. Auf Grund von Abweichungen in der Grösse der Blätter sind die Jahrestriebgrenzen hier leicht feststellbar; und ferner krümmen sich — in diesem speziellen Falle — die Blätter des jüngsten (a—b) und die des zweitjüngsten, dunklen Triebes (b—c) in entgegengesetzter Richtung. Unterhalb von c sieht man ein Stückchen des folgenden älteren Triebes, dessen Blätter zum Teil verfault sind.

Fig. 60 stellt ein *Ptilium crista-castrensis* DE NOT. dar, wo wegen regelmässiger Verzweigung die Triebentwicklung ebenfalls leicht zu verfolgen ist. Wir sehen 3 Jahrestriebgrenzen: a, b und c. In der Natur lässt sich das Treiben leicht wahrnehmen, weil der neue Trieb eine schöne, gelbgrüne Farbe besitzt; diese setzt plötzlich bei der Jahrestriebgrenze ein, worunter man den bräunlichen, vorjährigen Trieb mit seinen dünnen, ausgewachsenen Zweigspitzen sieht, die ganz anders aussehen als die noch im Wachsen begriffenen Zweige des neuen Triebes, deren Spitzen dick sind und grosse, gekrümmte Blätter tragen.

Die noch älteren Jahrestriebe sind daran zu erkennen, dass die Seitenzweige im Absterben begriffen sind.

Bei *Stereodon cupressiformis* (L.) ist die Verzweigung weniger regelmässig, und hier sind deshalb die Jahrestrieb-

grenzen (a auf Fig. 62) weit schwieriger festzustellen. Aber die mehr als ein Jahr alten Zweige haben eine dunklere Farbe und liegen dem Substrat fester an, weil sie dem Druck des Schnees ausgesetzt gewesen sind. Die jüngsten

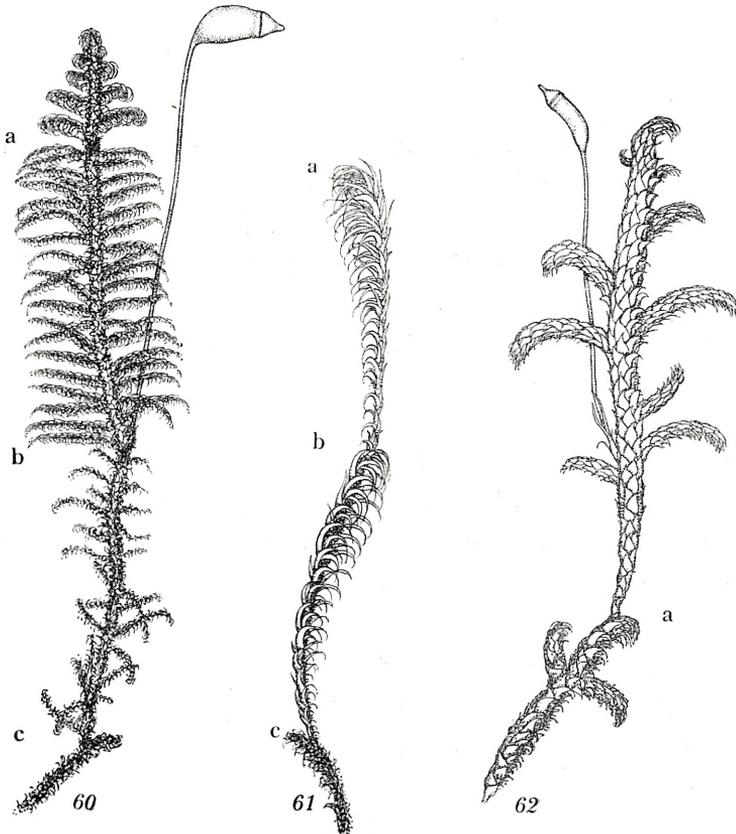


Fig. 60. *Ptilium crista castrensis*. Treibende Pflanze mit 3 Jahrestriebgrenzen: a, b, c. Dänemark; Juli;  $\times 2$ .

Fig. 61. *Drepanocladus revolvens* (Sw.). Spitze einer Pflanze (in der Winterruheperiode) mit 3 Jahrestriebgrenzen: a, b, c. Färöer; 21. Oktober;  $\times 5$ .

Fig. 62. *Stereodon cupressiformis*. Pflanze (in der Winterruhe) mit voll entwickeltem Jahrestrieb. a, Jahrestriebgrenze. Dänemark; 18. November;  $\times 3$ . S. Text.

Triebe erstrecken sich dagegen schräg nach oben und weisen eine frischgrüne Farbe auf.

Es ist die gewöhnlichste Moosart in Dänemark, und sie ist ausserdem über den grössten Teil der Erde verbreitet.

Unter allen Moosarten Dänemarks gibt es kaum eine, wo das Treiben leichter zu beobachten wäre als bei *Hylocomium proliferum* LINDB. Die Verzweigung ist indessen so oft beschrieben, dass eine Wiederholung überflüssig ist. Statt dessen zeigen uns die Figuren 63—64 zwei andere Moose mit einer Verzweigung, die in den Hauptzügen die nämliche ist wie bei *Hylocomium proliferum*: der Jahrestrieb ist gekrümmt und so gestellt, dass seine untere Hälfte (Frühlingstrieb) senkrecht, während seine Spitze (Sommertrieb) ungefähr wagerecht ist. Im Gegensatz zu den meisten anderen *Hypnaceae* ist die Verzweigung hier sympodial; und der verjüngende Trieb steht an der Oberseite des im Alter vorhergehenden Triebs, ungefähr an der Stelle, wo sich die Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb befindet. Dies alles veranschaulichen die Fig. 63—64, wo die einzelnen Jahrestriebe durch grosse Buchstaben bezeichnet sind.

Bei *Pterigynandrum filiforme* var. *decipiens* (WEB. et MOHR) ist die Spitze des Sommertriebs fadenförmig (Fig. 64), sie bricht leicht ab und kann als vegetatives Vermehrungsorgan dienen.

Wie oben schon erwähnt, kann man bei vielen gewöhnlichen Hypnaceen die Jahrestriebgrenzen nicht unmittelbar wahrnehmen. Bei einigen dieser Moose versuchte ich eine direkte Messung der stark wachsenden langen Triebe, die über die ebene Fläche eines Baumstumpfes hinkrochen. Aus verschiedenen Gründen waren die gefundenen Werte nicht hinreichend sicher. Denn erstens ist es schwierig, genau fest-

zustellen, wo die Spitze des Stengels anfängt, da er mit zahlreichen, feinen Blättern bedeckt ist, deren äusserste Spitzen mit dem blossen Auge nicht zu sehen sind. Ferner handelt es sich nur um ganz kleine Zahlenwerte, indem die Langtriebe der untersuchten Arten von *Brachythecium*, *Eurhynchium*, *Stereodon* und *Homalothecium* meistens nur 1—3 mm im Monat wachsen.

Ich teile daher die gefundenen, ziemlich ungenauen

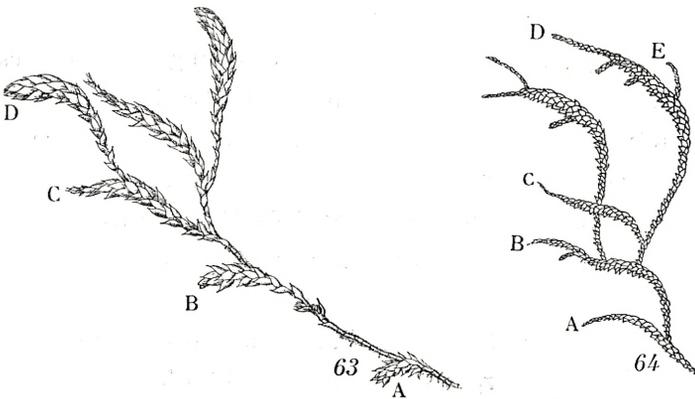


Fig. 63. *Plagiothecium Roeseanum* Br. eur. A, B, C, D sind 4 auf einander folgende Jahrestriebe. Färöer; 6. Mai;  $\times 2$ .

Fig. 64. *Pterygynandrum filiforme* var. *decepiens* WEB. et MOHR. A—E 5 auf einander folgende Jahrestriebe. Sympodiale Verkettung. Färöer; 18. März;  $\times 3$ . Vgl. Text.

Werte nicht mit, sondern begnüge mich damit, anzuführen, dass die Messungen ein Jahr hindurch einmal monatlich an 20 verschiedenen Langtrieben vorgenommen wurden. Trotz der Unsicherheit der festgestellten Zahlen stellte es sich dennoch heraus, dass das Wachstum im Winter (Januar—Februar) beschleunigt ist. Im Frühling wird es fortgesetzt, bis die umgebenden Phanerogamen einen erheblichen Teil des Lichtes rauben. Etwa Anfang Juli setzt die

Sommerruhe ein, und die meisten Triebe wachsen nicht oder nur wenig in die Länge, bis die Bäume entlaubt sind und die schattenspendenden Kräuter an Bedeutung einbüßen.

Im Herbst war wieder ein Zuwachs zu verzeichnen. Jedoch bedürfen diese Studien über die Hypnaceen in hohem Masse einer Vertiefung.

### *Bryum*<sup>1</sup>.

Fig. 65—72.

Nicht nur in systematischer Beziehung gehört diese grosse Gattung zu den merkwürdigsten der Laubmoose. Auch mit Hinblick auf die Periodizität waren die Verhältnisse bei *Bryum* verwickelter als bei anderen Moosen; denn der Laubwechsel ist in auffallendem Masse von klimatischen Schwankungen der Jahreszeiten unabhängig.

Diese interessante Periodizität habe ich 15 Jahre hindurch bei all den *Bryum*-Arten untersucht, die ich in Dänemark, auf Island und den Färöern in der Natur habe finden können. Im ganzen handelt es sich um ca. 35 Arten, die alle ungefähr dieselbe unregelmässige Periodizität aufwiesen; und die wenigen ausgewählten Exemplare, die auf nebenstehenden Figuren wiedergegeben werden, können als allgemeingültige Vertreter der ganzen Gattung aufgefasst werden.

Alle Arten weisen sowohl an den sterilen als an den fertilen Trieben deutliche Jahrestriebgrenzen auf. Die neuen Triebe sind oft wegen einer lebhaften Färbung (hellgrün,

<sup>1</sup> Die schwierigen Artsbestimmungen sind in den meisten Fällen von Herrn Apotheker C. JENSEN revidiert worden, dem ich an dieser Stelle für wertvolle Hilfe meinen herzlichsten Dank bringe.

gelb, rot u. a.) leicht zu erkennen. Im Laufe des Sommers verschwinden indessen diese hellen Farben, und die zart weinroten Triebe z. B., die die Lauberneuerung mehrerer Arten so augenfällig machen, werden allmählich dunkelgrün oder braun und können dann im folgenden Frühling den

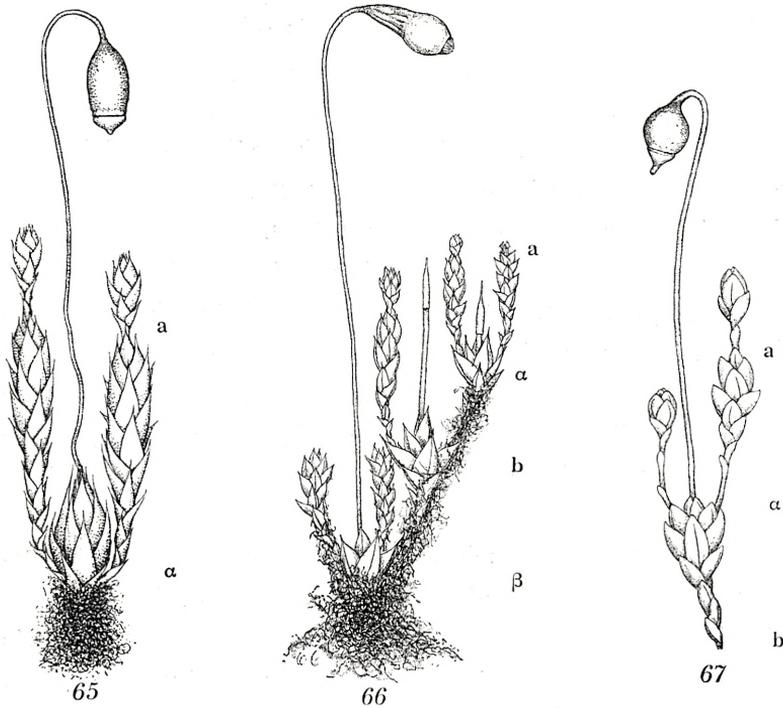


Fig. 65—67. *Bryum* im Treiben. a—α, vorjähriger Sommertrieb; das Stück oberhalb von a ist der junge diesjährige Frühlingstrieb. Fig. 65. *Bryum bicolor* DICKS. Dänemark; 22. März;  $\times 12$ . Fig. 66. *B. versisporum* BOM. Färöer; 8. April;  $\times 5$ . Fig. 67. *B. Marratii* WILS. Dänemark; 25. Juli;  $\times 5$ . Vgl. Text.

dunklen Hintergrund für die neue Farbenpracht bilden.

Am sichersten lassen sich die interessanten Laubwechselphänomene verfolgen, wenn man sich ganz bestimmte Polster aussucht und diese ein ganzes Jahr hindurch so oft

wie möglich inspiziert. So untersuchte ich z. B. *B. pendulum*, *B. inclinatum*, *B. salinum* (Fig. 71) u. a. m. und auf den Färöern besonders *B. versisporum* (Fig. 66, 68), deren fleischfarbige Neutriebe und reichliche Fruchtansetzung sie für Untersuchungen besonders gut geeignet machten.

Die meisten Sprosse beginnen die Lauberneuerung (Fig. 65—66) am Schluss des Winters oder mit dem beginnenden Frühjahr. Der junge Frühlingstrieb (Fig. 67) besitzt unten kleine, schuppenförmige Blätter und relativ lange Internodien. Wenn der später entwickelte Sommertrieb vegetativ ist (und dies ist meistens der Fall), so setzt der Frühlingstrieb diesen monopodial fort (Fig. 65—67).

Etwa im Laufe eines Vierteljahres ist der Frühlingstrieb ausgewachsen (Fig. 67); sein Längenwachstum ist dann eingestellt, und an einigen Trieben wird die Stengelspitze mit Geschlechtsorganen bedeckt, die von einer Rosette von grossen, breiten Blättern umgeben sind (Perichaetium). In der Regel sind die fertilen Triebe so kurz, dass sie kleinen Zwiebeln ähnlich sehen.

Naht der Frühling seinem Ende, so sind die Geschlechtsorgane reif, und etwa einen Monat später (Juni—Juli) reift die am vorjährigen Frühlingstriebe entwickelte Frucht. Die Entwicklung der Frucht beansprucht also (bei der Mehrzahl der Arten) reichlich ein Jahr.

Wenn im April—Mai der Frühlingstrieb fertig entwickelt ist, tritt die Sommerruhe ein, die gewöhnlich 1—2 Monate dauert. Aber im Laufe des Sommers fangen viele Triebe wieder an zu wachsen (Fig. 68—69), und es kann dann ein in der Regel recht langer, vegetativer Sommertrieb entwickelt werden, der an floralen Frühlingstrieben vom Perichaetium kommt oder an vegetativen Trieben das Wachstum monopodial fortsetzt.

Der Sommertrieb braucht 2—3 Monate für seine Entwicklung, dann kann die Winterruhe eintreten.

Aber diese allgemeinen Bemerkungen über *Bryum* beschreiben nur in groben Hauptzügen den Laubwechsel und



Fig. 68—70. *Bryum*. Fig. 68. *B. versisporum* Bom. im Sommertrieben begriffen; am Sprosse links sieht man junge Sommertriebe.  $\alpha$ — $a$ , dies-jähriger Frühlingstrieb.  $a$ — $\beta$ , vorjähriger Sommertrieb. Färöer; 2. Juli;  $\times 6$ . Fig. 69. *B. alpinum* Huds. im Sommertrieben begriffen. Färöer; 17. August;  $\times 5$ .

Fig. 70. *B. argenteum* L. mit entwickelten Sommertrieben oben an der Pflanze. Dänemark; 12. Dezember;  $\times 8$ . Vgl. Text.

wollen nur ausdrücken, dass die Entwicklung des Jahrestriebs bei den meisten Pflanzen eines Polsters in der Regel einen derartigen Verlauf hat.

Die aufgestellten Regeln erleiden jedoch so viele Ausnahmen, dass eine Untersuchung eines grösseren Polsters einer unserer gewöhnlichen Arten (z. B. *B. inclinatum* oder *B. pendulum*) einen verwirrenden Eindruck macht.

Die einzige Jahreszeit, wo das *Bryum*-Polster eine erwartungsgemässe Entwicklung durchmacht, ist der Frühling; da findet eine generelle Lauberneuerung statt, indem fast überall (an allen Sprossen) ein Frühlingstrieb auftritt. Aber selbst dann gibt es immer einige Triebe, die der Periodizität der anderen nicht Folge leisten.

Die Zeitpunkte für Beginn, Aufhören und Dauer der Sommerruhe sind gleichfalls sehr individuell. Einige Triebe setzen ihr Wachstum gleich nach Fertigentwicklung des Frühlingstriebes fort, so dass es nach den Triebgrenzen zu urteilen keine Sommerruhe gibt. Andere Triebe haben eine lange Ruheperiode, die z. B.  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$  oder ein ganzes Jahr dauern kann. Und wenn das Wachstum dann endlich wieder einsetzt, entwickelt sich ein dünner Trieb mit gestreckten Internodien, der die Blätter zur Oberfläche des Polsters ins Licht emporhebt (Fig. 69 A).

Die Dauer der Wachstumsperiode ist ziemlich konstant (2—3 Monate), bis die neugebildeten Triebe eine für die betreffende Art charakteristische, geringe Länge erreicht haben. Die Ruheperioden dagegen weisen bei *Bryum* nicht nur was Länge, sondern auch was Zahl und Zeitpunkte betrifft, grosse Unterschiede auf.

Wie im vorhergehenden schon des öfteren erwähnt, besitzen die meisten der untersuchten Moose eine ziemlich regelmässige bizyklische Jahresperiodizität. Das ist aber bei

*Bryum* nicht immer der Fall; denn einige Pflanzen eines Polsters entwickeln jährlich nur einen Trieb (und zwar meistens im Frühling); andere bilden jährlich zwei Triebe. Es finden sich aber nicht selten Individuen, deren Jahrestriebe im Laufe von 3 oder sogar 4 verschiedenen Wachstumsperioden entwickelt sind.

Die verwickelteste Periodizität fand ich z. B. bei *B. salinum* (Fig. 71); jedoch auch bei *B. inclinatum* und *B. pendulum* haben die verschiedenen Triebe eines Polsters eine unter sich stark abweichende Periodizität, so dass man zu jeder Jahreszeit treibende Sprosse finden kann, während gleichzeitig andere Triebe desselben Polsters ruhen und andere wiederum reife Geschlechtsorgane oder junge Früchte verschiedener Entwicklungsstufen tragen.

Z. B. bei *B. inclinatum*, *B. pendulum* und vielen anderen Arten bewirkt das anbrechende Frühjahr, dass an der Spitze der Seta bald eine Kapsel gebildet wird. Wenn auch das Alter der Seta bei den verschiedenen Individuen verschieden ist (Fig. 66), reifen doch (Fig. 70, 72) meistens alle im nämlichen Jahre angelegten Früchte zu gleicher Zeit (in Dänemark: Juni—Juli).

Diesem Umstande muss bei der Altersbestimmung der verschiedenen Jahrestriebe grosse Bedeutung beigemessen werden. Denn wenn an einem Spross im Laufe eines Jahres vielleicht auch 1—4 fertile Triebe entwickelt sind, so weiss man doch, dass sie demselben Jahrestrieb angehören, wenn sich ihre Kapseln auf derselben Entwicklungsstufe befinden.

Das Alter der verschiedenen Jahrestriebe eines Polsters z. B. von *B. inclinatum*, den man zur Sommerzeit untersucht, kann dann folgendermassen bestimmt werden: die vorjährigen Jahrestriebe tragen reife Kapseln, während an

dem im Alter unmittelbar vorausgehenden faulende Früchte sitzen. An den fertilen, diesjährigen Trieben findet man ganz junge Früchte, deren Seta verschiedenes Alter hat, je nach dem Alter des die betreffende Frucht tragenden Triebs.

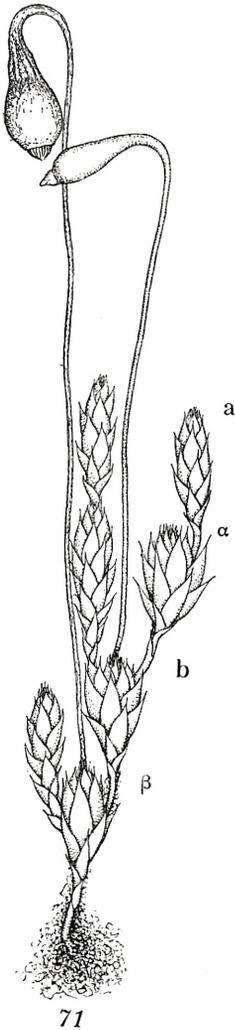
Bei einer kleineren Anzahl von *Bryum*-Arten verläuft indessen die Entwicklung der Frucht in abweichender Weise. Am besten konnte ich dies bei dem auf Fig. 71 gezeigten *B. salinum* HAG. verfolgen. Vier Jahre hindurch habe ich in zahlreichen lebenden Vegetationen auf einer Strandwiese in Dänemark die Triebentwicklung bei dieser Art beobachten und zu wiederholten Malen folgendes feststellen können:

Die meisten Individuen von *B. salinum* erfahren im Frühling eine ungefähr gleichzeitige Lauberneuerung. Die Frühlingstriebe (unmittelbar unter  $\beta$  auf Fig. 71) sind fertil, und ihre Früchte reifen zu ungefähr derselben Zeit im folgenden Sommer (Juli).

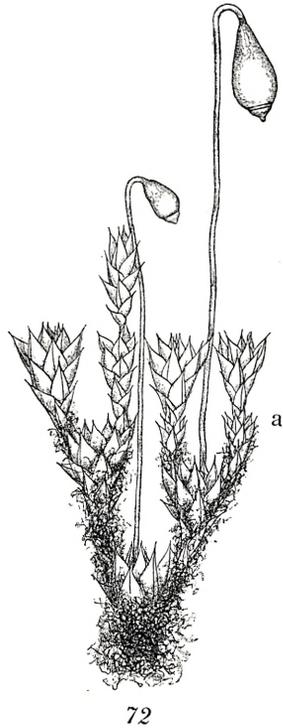
Nach kürzerer oder längerer Sommerruhe beginnt die Entwicklung von Sommertrieben ( $\beta$ —b). Auch diese entwickeln oft Früchte; sie reifen jedoch (im Gegensatz zu *B. inclinatum*, *B. retusum* (Fig. 72) und *B. pendulum*) nicht gleichzeitig mit den Früchten des Frühlingstriebes im folgenden Sommer, sondern erst im nächsten Herbst (September—Oktober).

Fig. 71 zeigt uns eine Pflanze von *B. salinum*, die im September eingesammelt wurde: der vorjährige Frühlingstrieb (unter  $\beta$ ) trägt eine relativ grosse, hängende Frucht, die schon im Juli reif war; dann fiel der Deckel ab, und die Sporen wurden ausgestreut.

Der vorjährige Sommertrieb ( $\beta$ —b) trägt ebenfalls eine Frucht; diese hat aber den Deckel noch nicht abgeworfen, weil sie erst in einigen Wochen reif sein wird. Diese Herbst-



71



72

Fig. 71—72. *Bryum*. Fig. 71, *B. salinum* HAG. mit entwickelten diesjährigen Sommertrieben (a— $\alpha$ ), einer reifen Frucht am vorjährigen Frühlingstrieb (unter  $\beta$ ) und einer noch nicht reifen Frucht am vorjährigen Sommertrieb ( $\beta$ —b).  $\alpha$ —b diesjähriger Frühlingstrieb. Dänemark; 13. September;  $\times 8$ .

Fig. 72. *B. retusum* HAG. in der Sommerruhe befindlich. Oberhalb der Jahrestriebgrenze, a, sieht man diesjährige Frühlingstriebe; einer derselben hat schon einen Sommertrieb gebildet. Die beiden Früchte werden von Trieben verschiedenen Alters hervorgebracht, reifen jedoch zu gleicher Zeit. Färöer; 3. Juli;  $\times 5$ .

frucht (Fig. 71) ist, wie man sieht, was Grösse, Gestalt und Stellung betrifft, von der Frucht des Frühlingstriebes so verschieden, dass man die Pflanze als eine selbständige Art auffassen könnte, wenn die anderen Früchte nicht daneben sässen. Bezüglich des Peristoms oder der Grösse der Sporen bestand jedoch kein Unterschied.

In einigen Polstern sind diese interessanten Herbstfrüchte in erheblicher Zahl vorhanden, während andere nur wenige oder gar keine aufweisen. Gewöhnlich werden jedoch im Herbst weniger Früchte entwickelt als im Sommer.

Auch von diesen Hauptzügen in der Fruchtentwicklung gibt es viele Ausnahmen, die dadurch bedingt sind, dass man zu jeder Jahreszeit treibende Pflanzen finden kann. Und einige der jungen Triebe entwickeln Früchte; da diese aber bei *B. salinum* z. B. (im Gegensatz zu den meisten anderen Arten) alle fast dieselbe Zeitspanne für die Entwicklung erfordern, ist die Folge die, dass man (besonders im Herbst) immer reife Früchte und in einem bestimmten Zeitpunkt Früchte fast aller Entwicklungsstadien antreffen kann.

Solch ein Polster mag dann sehr bunt und verwirrend aussehen; und die Schwierigkeiten werden noch grösser, wenn man die einzelnen Pflanzen untersucht, um das Alter der einzelnen Triebe zu bestimmen. Es wird sich sogar in einigen Fällen als unmöglich erweisen, die Entscheidung zu treffen, welchen Jahrestrieben die betreffenden Rosetten angehören; denn die Triebentwicklung wird das ganze Jahr hindurch ununterbrochen fortgesetzt und die Reifezeit der Früchte weicht dementsprechend von einander ab.

Betrachtet man das Polster als Ganzes, so gibt es keine Winterruhe; dagegen ist die Entwicklung der einzelnen Pflanzen entschieden periodisch, auf so sonderbare Weise

aber, dass die verschiedenen Triebe sich nicht gleichzeitig auf derselben Entwicklungsstufe befinden. Denn einige Individuen »fassen« eine gegebene Jahreszeit als »Frühling« auf (d. h. sie treiben); zu gleicher Zeit finden sich an anderen Sprossen reife Geschlechtsorgane oder junge wachsende Triebe (Sommerstadium), während wiederum andere Triebe gleichzeitig im Herbst- oder Winterstadium sich befinden können (sie ruhen). Am besten halten noch die einzelnen Triebe im Frühling mit einander Schritt, wo man mit einiger Berechtigung von einer Lauberneuerung des ganzen Polsters reden könnte.

*B. salinum* bildet bezüglich der Triebentwicklung keinen isolierten Fall innerhalb der Gattung. Denn bei *B. purpurascens* (BROWN) und *B. lacustre* BLAND. ist die Periodizität eine ähnliche. Diese Arten habe ich in Dänemark in der Natur beobachten können und fand im Herbst sowohl Früchte als Triebe in allen möglichen Stadien.

Ferner erwähnt LIMPRICHT, dass bei *Bryum warneum* BLAND. und *B. calophyllum* R. BR. zweimal jährlich Früchte reifen. Ob bei anderen *Bryum*-Arten oder vielleicht bei ganz anderen Gattungen etwa ähnliche Verhältnisse bestehen, muss noch untersucht werden. Auf Island stellte ich bei *Conostomum boreale* etwas Ähnliches fest.

### 3. Beziehungen der Lauberneuerung zum Wechsel der Jahreszeiten.

Im obigen verfolgten wir die Triebentwicklung bei einzelnen Moosen. Im folgenden werden wir den Versuch machen, auf Grundlage dieser Aufschlüsse uns über die Reaktion der Moose auf den Wechsel der Jahreszeiten einen gesammelten Überblick zu bilden:

Der Winter ist, was das Längenwachstum der vegetativen Triebe betrifft, meistens keine absolute Ruhezeit. Denn vom Anfang bis zum Schluss des Winters kann man feststellen, dass viele Moose ihr Längenwachstum begonnen haben (Fig. 73—82). Schon im Dezember, bevor die Schnee-

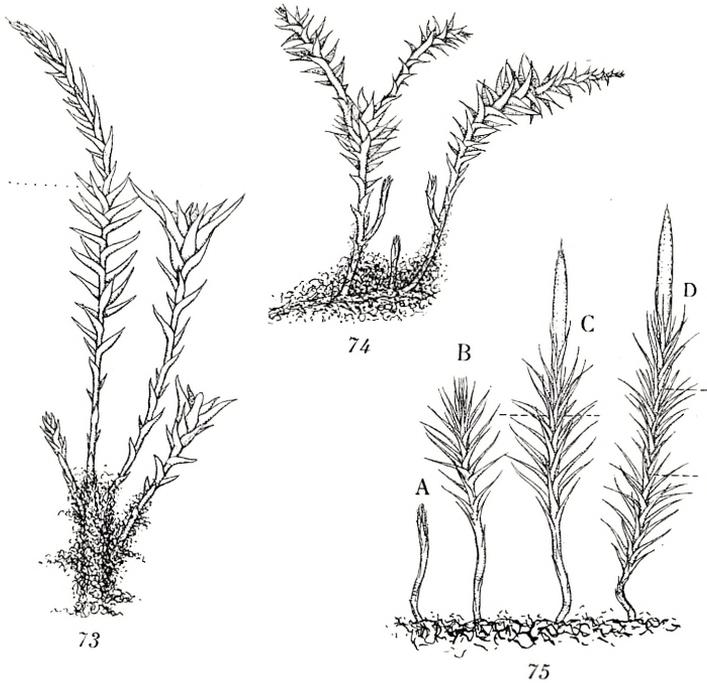


Fig. 73—75. Winter-Stadien. Neutriebe an der Basis der älteren Triebe. Fig. 73. *Mnium hornum*; männliche Pflanze. Grenze zwischen vorjährigem Frühlings- und Sommertrieb durch Tüpfelung gekennzeichnet, Dänemark; 25. Dezember;  $\times$  4.

Fig. 74. *Plagiothecium silvaticum*. Dänemark; 24. Januar;  $\times$  2. Fig. 75. *Polytrichum juniperinum*. A, junger diesjähriger Trieb. B, vorjähriger vegetativer Trieb. C, zweijähriger fertiler Trieb. D, dreijähriger Trieb mit junger Frucht. Jahrestriebgrenzen getüpfelt. Dänemark; 1. Januar;  $\times$  3.

glöckchen (*Galanthus*) noch hervorgebrochen sind, findet man in den Moospolstern die jungen Frühlingstriebe von

*Plagiothecium* (Fig. 74), *Mnium hornum* (Fig. 73), *Polytrichum* (Fig. 75), *Georgia* (Fig. 77), *Catharinaea* (Fig. 76), *Mnium androgynum* (Fig. 80) und vielen anderen, die sonderbarerweise in der dunkelsten und kältesten Jahreszeit, die für die Vegetationspunkte der feinen Stengel die denkbar ungünstigste scheinen möchte, mit dem Wachstum einsetzen.

Die rauhe Jahreszeit bietet jedoch kein Hindernis für das fortgesetzte Wachstum der jungen Frühlingstriebe; und die meisten Arten haben vor der Belaubung der Bäume und auch, bevor der Schatten der niedrigeren Phanerogamen zu kräftig wird, ihre Blätter fertig entwickelt.

Der genaue Zeitpunkt für den Beginn des Wachstums des Frühlingstriebes ist in der Regel nicht anzugeben, teils weil die einzelnen Individuen sich etwas verschieden verhalten können, und teils weil die Neutriebe ohne Präparierung erst zu sehen sind, wenn sie so lange gewachsen haben, dass sie über die Blätter, die sie bisher verdeckten, hinausragen.

Aus diesen Gründen habe ich im obigen nur recht ungefähre Zeitangaben machen können. Und die folgenden Zeitpunkte sind durchgehends etwas zu spät angesetzt, weil man erst nach Verlaufe einiger Zeit die Neutriebe gewahr werden kann.

#### *In Dänemark*

habe ich 15 Jahre hindurch die Lauberneuerung der Moose beobachtet; und im folgenden teile ich die Zeitpunkte für den Beginn des Treibens bei einigen der Arten mit, die ich am häufigsten in der Natur untersuchen konnte. Meine Beobachtungen bedürfen jedoch in hohem Masse der Ergänzung; man muss dahin streben, dass die

Lauberneuerung der Moose ebenso aufgeklärt ist wie die unserer Waldbäume.

Bei folgenden dänischen Moosen begann das Treiben in folgenden Zeitpunkten:

#### Dezember:

*Polytrichum juniperinum* und andere Arten, *Pogonatum subrotundum*, *Mnium hornum*, *Pohlia nutans*, *Georgia pellucida*, *Mnium androgynum*.

#### Januar:

*Catharinaea undulata*, *Plagiothecium silvaticum*, *Lophocolea heterophylla*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum montanum*, *Diphyscium sessile*.

#### Februar:

*Gymnocybe palustris*, *Dicranum scoparium*, *Brachythecium rutabulum*, *B. velutinum*, *Isothecium viviparum*, *Lepidozia reptans*, *Mnium punctatum*, *M. cuspidatum*, *M. undulatum*, *Eurhynchium striatum*, *Hylocomium squarrosum*, *H. triquetrum*, *Anomodon viticulosus*, *Bryum bicolor*, *B. pseudotriquetrum*, *Funaria hygrometrica*, *Hymenostomum microstomum*, *Pleuridium alternifolium*, *Pottia intermedia*, *Phascum acaulon*, *Climacium dendroides*, *Dicranella varia*, *Diplophyllum albicans*, *Leucobryum glaucum*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. repens*, *P. elegans*, *P. undulatum*, *Encalypta contorta*, *Barbula unguiculata*, *B. convoluta*, *Thuidium tamariscifolium*.

#### März:

*Hylocomium proliferum*, *H. parietinum*, *H. loreum*, *Pohlia carnea*, *Scleropodium purum*, *Fissidens bryoides*, *F. taxifolius*.

Zu Anfang des Frühlings (März) hatte bei allen unter-

suchten Moosen das Frühlingstreiben angefangen; und bei allen acrocarpen Arten ist in der Mitte des Frühlings (April) oder spätestens im Mai der Frühlingstrieb ausgewachsen. Am Ende des Frühlings sind die Geschlechtsorgane reif, und dann erfolgt die Befruchtung.

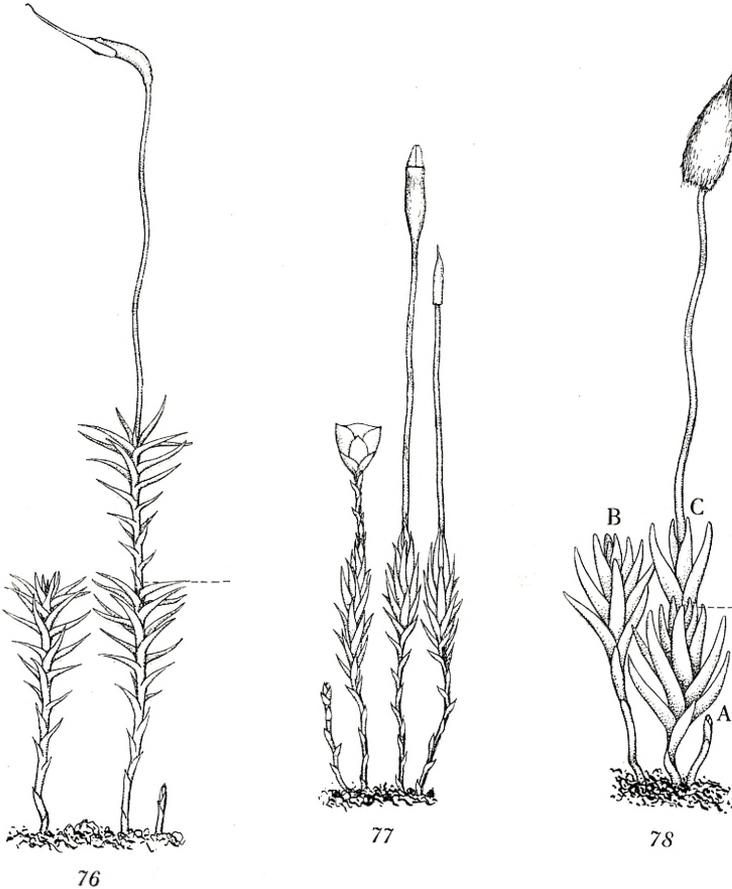


Fig. 76—78. Winter-Stadien. Neue Triebe brechen aus den im Erdboden befindlichen Rhizomen hervor. Jahrestriebgrenzen getüpfelt. Fig. 76. *Catharina undulata*. Dänemark; 24. Januar;  $\times 1\frac{1}{2}$ . Fig. 77. *Georgia pellucida*. Dänemark; 25. Dezember;  $\times 5$ . Fig. 78. *Pogonatum polytrichoides*. A, diesjähriger Frühlingstrieb. B, vorjähriger vegetativer Trieb. C, zweijähriger fertiler Trieb. Dänemark; 1. Januar;  $\times 8$ .

*Die Färöer.*

Auf dieser interessanten Lokalität ist der Winter sehr dunkel und stürmisch, aber feucht und nicht sehr kalt, da die Inseln bei ca. 62° n. Br. im Golfstrom liegen. Ich stellte hier (1922—23) bei einigen der gewöhnlichsten Moose folgende Zeitpunkte für das Frühlingstreiben fest:

Januar bis Februar:

*Bryum ventricosum*, *B. alpinum*, *Philonotis fontana*, *Diphygium sessile* (Fig. 81), *Pogonatum nanum*, *Mnium hornum*, *Polytrichum piliferum*, *P. commune*, *P. alpinum*, *Eucalyx obovatus*, *Anisothecium squarrosum* f. *fontana*, *Pterigynandrum filiforme* var. *decipiens*, *Chiloscyphus pallescens*, *Orthotrichum rupestre*, *Scapania purpurascens*, *Amblystegium filicinum*, *A. rivulare*, *Bryum versisporum*, *Grimmia maritima*, *G. apocarpa*, *G. elliptica*, *G. acicularis*, *G. fascicularis*, *G. ovata*, *G. funalis*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Acrocladium cuspidatum*, *Mnium undulatum*, *M. punctatum*, *Andreaea petrophila*, *Glyphomitrium Daviesii*, *Ptychomitrium polyphyllum*, *Ulota maritima*, *Bartramia ityphylla*, *Ditrichum homomallum*, *Marsupella emarginata*, *Blindia acuta*, *Plagiochila asplenioides*, *Alicularia scalaris*, *Catharinea undulata*, *Diplophyllum albicans*, *Tortella rutilans*, *Breutelia chrysocoma*, *Pogonatum polytrichoides*, *Oligotrichum incurvum*, *Tortula muralis*, *T. subulata*, *Anomobryum filiforme*, *Plagio-bryum Zierii*, *Webera (Pohlia) nutans*, *W. cruda*, *Anoectangium lapponicum*, *Plagiothecium silvaticum*, *P. Roeseanum*, *Hookeria lucens*, *Hylocomium loreum*, *Kantia trichomanis*, *Conostomum boreale*.

März:

*Hylocomium splendens*, *Thuidium tamariscinum*, *Andreaea Rothii*, *Fissidens adianthoides*, *F. osmundioides*.

April:

*Sphagnum* sp., *Pleurozia purpurea*, *Dicranella heteromalla*,  
*Webera elongata*.

Aus den obigen ungefähren Angaben erhellt, dass die

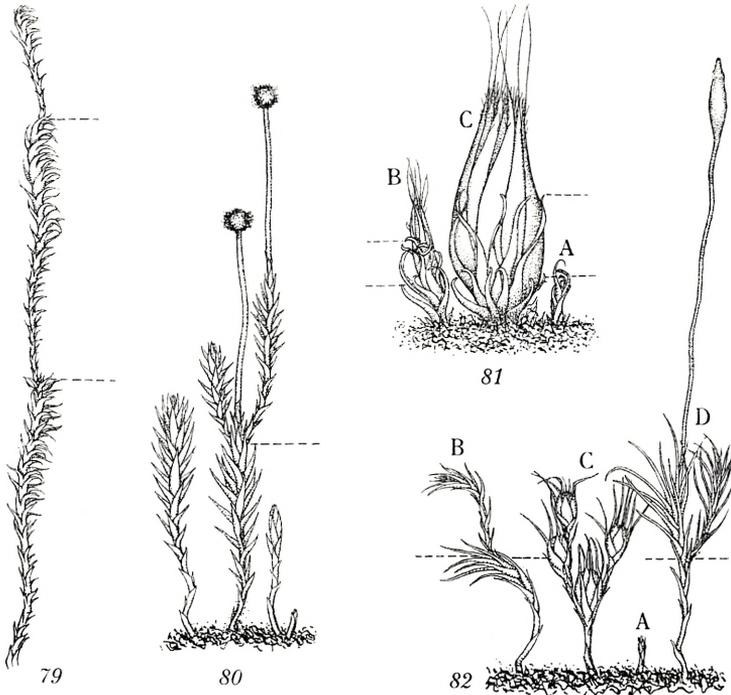


Fig. 79—82 Winter-Stadien. Jahrestriebgrenzen getüpfelt. Neue Triebe an der Basis der älteren Triebe. Fig. 79. *Schisma adunca*. Färöer; 5. Dezember;  $\times 6$ . Fig. 80. *Mniun androgynum*. Vegetative Triebe verschiedenen Alters. Dänemark; 1. Januar;  $\times 8$ . Fig. 81. *Diphyscium sessile*. A, einjährige Pflanze. B, zweijährige Pflanze mit Perichaetium. C, dreijährige Pflanze mit Frucht. Färöer; 16. Januar;  $\times 7$ .

Fig. 82. *Ditrichum homomallum*. A, diesjähriger Trieb. B, zweijähriger vegetativer Trieb. C, männliche Pflanze (2 Jahre alt). D, zweijährige Pflanze mit Frucht. Dänemark; 24. Januar;  $\times 7$ .

Lauberneuerung bei einigen Moosen auf den Färöern etwas später als in Dänemark eintritt. Wenn einmal im Laufe des Frühlings der Frühlingstrieb fertig ist (Fig. 85), stockt das

Längenwachstum der Triebe vorübergehend, und es beginnt die Sommerruhe. Diese wegen des Zeitpunktes so interessante Einstellung des Wachstums wird nicht unterbrochen, wenn auch die denkbar vorteilhaftesten klimatischen Verhältnisse, wie etwa Regen, erhöhte Temperatur usw. eintreten.

Untersucht man eine Art wie z. B. *Ceratodon*, die auf höchst verschiedenen Substraten — Erde, Steinen, Bäumen, Holz, Dächern u. a. — mit sehr verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen anzutreffen ist, so beginnen in allen Polstern die verschiedenen Phasen in der Triebentwicklung zu ungefähr derselben Zeit; und selbst die günstigsten Aussenbedingungen heben die Periodizität nicht auf; sie können nur — innerhalb gewisser Grenzen — die Zeitpunkte verrücken.

Die Dauer der Sommerruhe ist bei den verschiedenen Arten etwas verschieden; bei *Ceratodon* betrug sie etwa 3 Monate. Am kürzesten ist sie bei den Arten, die die längsten Jahrestriebe entwickeln; und vielleicht wird es sich herausstellen, dass sie bei einigen der grössten Hypnaceen gänzlich fehlt(?) Hierfür fehlen mir jedoch noch eingehendere Untersuchungen, denn die Dauer der Sommerruhe ist schwer zu bestimmen, weil man nicht leicht unmittelbar feststellen kann, ob ein Trieb das Wachstum eingestellt hat oder nicht. Nur wenn an der Stengelspitze Geschlechtsorgane gebildet sind, weiss man bestimmt, dass das Längenwachstum aufgehört hat.

Sonderbarerweise findet das Aufhören der Sommerruhe und der Wiederbeginn des Wachstums zu einer hierfür anscheinend ungünstigen Zeit statt, und zwar in den Monaten Juni—Juli, obwohl die Dürre gerade dann besonders intensiv ist, und obwohl die Temperaturverhältnisse ganz

andere sind als im Winter, wo der Frühlingstrieb zu wachsen anfing. Obgleich die schattenspendenden Phanerogamen gerade im Hochsommer drohend über die Moose niederhängen, beginnen diese dennoch eine ganz neue Triebgeneration, die meistens vegetativen Sommertriebe, zu entwickeln.

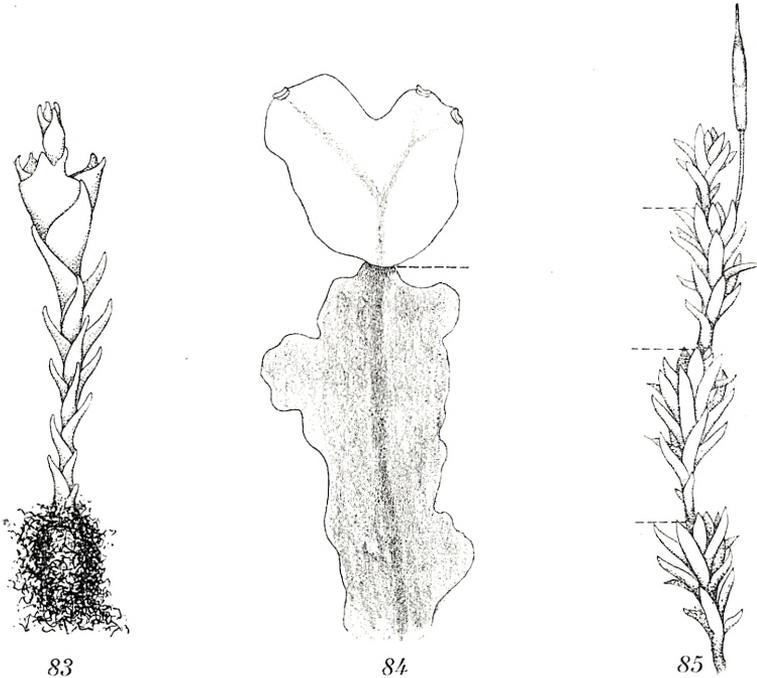


Fig. 83. Winterruhe. *Oligotrichum incurvum*. Der Sommertrieb ragt über das schalenförmige Androeceum empor, das den Frühlingstrieb abschliesst. Färöer; 25. Oktober;  $\times 8$ .

Fig. 84. Belaubung. *Fegatella conica*. Dänemark; 10. Mai;  $\times 1\frac{1}{2}$ .

Fig. 85. *Encalypta contorta*. Frühlingsbelaubung beinahe beendet. Zuoberst an der Pflanze Frühlingstrieb. Dänemark; 10. Mai;  $\times 8$ . Jahrestriebgrenzen getüpfelt.

Im Laufe von 2—3 Monaten sind die Sommertriebe ausgewachsen (Fig. 86—87). Aber zu dieser Zeit (September) fallen die toten Blätter der Phanerogamen auf die Moospolster nieder, die besonders in Wäldern stark darunter zu

leiden haben und oft absterben; die Herbststürme tragen das fallende Laub zu dichten, beschattenden Schichten auf die nun frischgrünen Moose hin.

Während des grössten Teils des Herbstes (Oktober—November) ist bei vielen Arten das Längenwachstum der Sprosse eingestellt. Aber besonders die langen Triebe der pleurocarpen Moose bringen doch auch jetzt neue Blätter hervor.

Keins unserer Moose besitzt die Fähigkeit, die toten Blätter abzuwerfen, wie die Waldbäume es können. Sie bleiben verwelkt an den Stengeln sitzen (wie z. B. bei Gramineen), bis diese verfault sind. Die Blätter leben so lange, bis sie von jüngeren Blättern beschattet werden, die über den älteren entwickelt werden. Dies dauert in der Regel nicht mehr als ein halbes Jahr und in dichten Polstern bei weitem nicht so lange. Die Moose sind immergrün.

Die normale Lebensdauer der einzelnen Moospflanzen ist je nach den Arten sehr verschieden. Die kleinsten Arten leben nur  $\frac{1}{2}$ —1 Jahr; dies gilt z. B. für Arten von *Ephemerum*, *Phascum*, *Acaulon*, *Pottia* u. v. a.

Unsere kräftigsten *Polytrichum*-Arten machen mehrere Verstärkungsjahre durch, bevor sie Früchte entwickeln; darauf stirbt die Pflanze ab (wie *Agave*).

Die Individuen der meisten anderen Arten können dagegen mehrere Male Früchte entwickeln. Es verhält sich aber bei vielen acrocarpen Arten so, dass ein Trieb, nachdem er eine Frucht entwickelt hat, anscheinend durch die grosse Stoffproduktion geschwächt ist. Er wird so z. B. erst nach einiger Zeit (1—2 Vegetationsperioden) verjüngt und bildet dann gern einen dünnen, langen Trieb, der die neugebildeten Blätter zur Oberfläche des Polsters emporhebt. Die fertilen Individuen sind doch oft derart ge-

schwächt, dass sie absterben, nachdem sie Früchte getragen haben.

Die toten Triebe werden durch neue ersetzt, die an der Basis der älteren und meistens am Rande des Polsters entwickelt werden, das sich auf diese Weise seitwärts ausdehnt.

Die neuen Pflanzen werden merkwürdigerweise zu allen

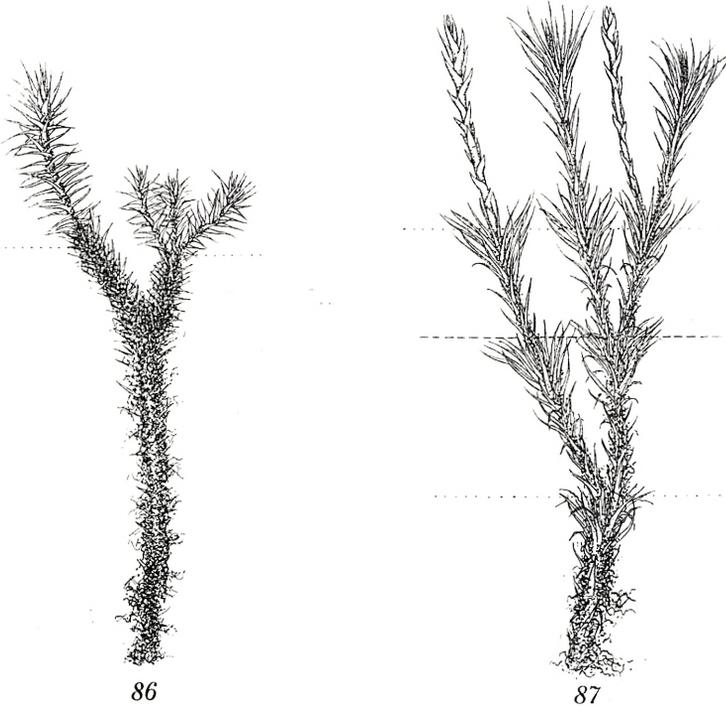


Fig. 86—87. Winterruhe. Grobe Tüpfelung bezeichnet die Jahrestriebgrenzen; feinere die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Fig. 86. *Breutelia chrysocoma*. Färöer; 10. Oktober;  $\times 1\frac{1}{2}$ . Fig. 87. *Dicranum flagellare*. 2 fadenförmige Sommertriebe sind vegetative Fortpflanzungsorgane. Dänemark; 25. Dezember;  $\times 5$ .

Jahreszeiten angelegt, und sie sind in diesem Zusammenhang dadurch besonders interessant, dass sie eine auffallend selbständige Periodizität besitzen, die, so lange diese Pflanzen ganz jung sind, oft nicht dieselbe ist wie im Mutterpolster.

Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man z. B. eine nicht zu dichte Vegetation einer der grossen *Polytrichum*-Arten untersucht. Man wird dann zu jeder Jahreszeit junge, im Wachsen begriffene Pflanzen finden können, — auch wenn die übrigen Individuen des Polsters in Ruhe sind (z. B. im Winter).

Wenn man von einem ökologischen Standpunkt aus die Frage stellen würde, ob die eigentümliche Periodizität der Moose dieselben mit den klimatischen Schwankungen in Harmonie bringt, so muss diese Frage dahin beantwortet werden, dass dies, was die Assimilationsperioden betrifft, der Fall zu sein scheint.

Die geringe Grösse der Moose macht sie noch abhängiger vom Sonnenlicht als die Phanerogamen, mit denen sie wetteifern müssen. Besonders deutlich sieht man dies bei Moosen, die im Schatten unserer Wälder leben; es gibt nämlich fast gar keine Moosvegetationen in dichten Nadelwäldern, weil dort zu jeder Jahreszeit nur wenig Licht auf den Waldboden hinunterdringt. Auf Lichtungen dagegen findet man sogar ausserordentlich üppige Moosvegetationen.

In unseren laubwechselnden Wäldern ist die Moosvegetation nur an Bäumen und sonstigen hochgelegenen Orten üppig, die nicht vom abfallenden Laub zugedeckt werden oder sonstwie tiefem Schatten ausgesetzt sind. Hier können die Moose Licht genug bekommen, wenn sie nur imstande sind, die hellsten Perioden des Jahres auszunützen; und dazu befähigt sie eben ihre sonderbare Periodizität, wie wir im folgenden näher feststellen werden. Von vornherein muss aber wieder betont werden, dass das Wort »Ruhe« nur besagen will, dass das Längenwachstum der Triebe ruht; die übrigen physiologischen Prozesse brauchen aus dem

Grunde nicht eingestellt zu sein. Vielleicht ist die Moospflanze zu keiner Jahreszeit in absoluter Ruhe, wenn die Aussenbedingungen bloss nicht so ungünstig sind, dass sie Ruhe induzieren. Auf eine Periode lebhaften Wachstums folgt eine Periode, die für diesen Prozess zwar eine Ruhe bedeutet; aber zu gleicher Zeit sind die Pflanzen bezüglich der Kohlensäureassimilation entschieden aktiv.

Der Frühling ist hell, schon lange bevor die Waldbäume ausschlagen. Sogar bevor die Buschwindröschen (*Anemone*) und die übrigen Schattenspendler des Waldbodens die bescheidenen Lichtansprüche der Moose bedrohen, ist das Treiben der Moose beendet, und die Sommerruhe beginnt. Die neuentwickelten Frühlingstriebe, die ja zu der ersten Prachtentfaltung des Frühlings gehören, befähigen eben die Moose, den Anfang der Ruhezeit als eine Assimilationsperiode zu benutzen.

Wenn die Waldbäume sich belaubt haben, ist der Waldboden tief beschattet; und da es zu gleicher Zeit sehr trocken sein kann, ist namentlich der erste Hochsommer für die Moose eine schlechte Zeit, und die Kohlensäureassimilation wird periodisch gewiss eingestellt.

Fällt das Laub zu Anfang des Herbstes, wird es für diejenigen Moose, die nicht so niedrig wachsen, dass sie vom abfallenden Laub zugedeckt werden, wieder relativ hell. Zugleich sind die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse günstig, und diese Bedingungen werden von den Sommertrieben ausgenutzt, die gerade jetzt ihr Längenwachstum beendet haben. Es setzt nun die zweite jährliche Ruheperiode ein, aber während des ganzen Herbstes prangen die Blätter der Moospolster in frischer, grüner Schönheit, die den Beobachter vermuten lässt, dass die Kohlensäureassimilation nun ein neues Maximum erreicht hat.

Gegen Ende der Ruheperiode im Herbst gibt es wieder relativ wenig Licht; an Wasser ist zwar kein Mangel, aber periodisch kann der Frost bewirken, dass die Blätter eintrocknen und sich kräuseln, wodurch die Assimilation auch behindert wird.

Insofern die Frage ohne Experimente zu entscheiden ist, muss man also annehmen, dass die Periodizität der Moose dieselben mit den durch die klimatischen Schwankungen unseres Landes bedingten Aussenbedingungen in Harmonie bringt.

#### 4. Ursachen der Wachstumsperiodizität.

Bekanntlich kann die Periodizität der Pflanzen entweder 1) autogen oder 2) induziert sein. Im folgenden werden wir die Frage erörtern, ob das Wachstum der Moose ausschliesslich durch günstige Aussenbedingungen induziert ist und eingestellt wird, bloss weil äussere Verhältnisse die Moospflanzen zur Ruhe zwingen.

Was zunächst die Wachstumsperioden betrifft, so findet eine derartige Induktion jedenfalls bei der Mehrzahl der untersuchten Moose nicht statt; denn die Frühlingstriebe beginnen oft ihr Wachstum gerade in der Periode des Jahres (Winter), die für die zarten Triebspitzen in der periodisch gefrorenen Erde, wo sie oft von Eis umgeben sind, so ungünstig wie möglich scheinen; zu gleicher Zeit kräuseln sich die Blätter und vermögen kein Wasser aufzunehmen.

Dass es nicht die winterlichen Aussenbedingungen sind, die die Moostriebe zum Wachsen bringen, erhellt ferner aus dem Umstande, dass auch eine Wachstumsperiode im Sommer einsetzt, wo sowohl Licht-, Wärme- als Feuchtigkeitsverhältnisse von denen des Winters grundverschieden sind.

Wenn im Juni der Sommertrieb sein Wachstum beginnt, kann die Dürre relativ intensiv sein; nur die Temperatur scheint günstig.

Wenn es die klimatischen Verhältnisse wären, die die Moose zum Wachsen induzierten, so würden diese also ausgerechnet die schlechtesten Perioden des Jahres benutzen, wo die zarten Vegetationspunkte der Triebe von der Ungunst des Klimas am stärksten bedroht werden.

Im Gegensatz zu den Wachstumsperioden scheinen die Ruheperioden sonderbarerweise zu einer Jahreszeit einzutreten, die eben dem Wachstum günstig ist:

Die eine Ruheperiode fällt nämlich in den letzten Teil des Herbstes (Oktober—November), wo sowohl die Temperatur- als auch die Feuchtigkeitsverhältnisse meistens günstig sind. Aber trotzdem ist das Längenwachstum der meisten Arten selbst auf den günstigsten Lokalitäten eingestellt. Etwas Ähnliches gilt auch für die Sommerruhe.

Es wird aus dem Gesagten hervorgehen, dass die Periodizität des Wachstums in erster Linie autogenen Ursachen zuzuschreiben ist. Aber selbstverständlich können »Gunst« und »Ungunst« die Zeitpunkte der Perioden etwas verrücken. So können Kälte und Dürre z. B. vorübergehend das Längenwachstum eines Triebs zum Stocken bringen; sobald aber der hindernde Einfluss aufhört, wird das Wachstum fortgesetzt. Bekanntlich kann ja auch viele Jahre altes Herbarienmaterial von Moosen das durch Trockenheit unterbrochene Wachstum bei passenden Bedingungen wieder aufnehmen.

Andererseits können Moose aber nur periodisch wachsen. Das beruht aber auf der inneren Konstitution der Pflanze, nicht auf äusseren Verhältnissen. Aussenbedingungen vermögen nicht die Periodizität auf-

zuheben, sondern können nur die Zeitpunkte ihrer Rhythmik beeinflussen.

Wenn man trotz diesen Betrachtungen an dem Gedanken festhalten wollte, dass die Periodizität des Wachstums durch klimatische Schwankungen induziert sein könnte, und dass z. B. die Winterruhe der Kälte und die Sommerruhe der Dürre zu verdanken sei, so müsste man zugleich erwarten, dass ein unperiodisches Klima die Moose zu einem kontinuierlichen Wachstum induzieren würde.

Durch einen Zufall wurde es mir ermöglicht, diese Eventualität zu untersuchen. In liebenswürdiger Weise überliess mir Schriftleiter Dr. FR. VERDOORN eine grössere Sammlung von Moosen aus den Gebirgen des tropischen Ost-Indien, wo die klimatischen Verhältnisse so unperiodisch, wie es auf der Erde überhaupt möglich ist, und zugleich den Moosen so günstig sind, dass diese in den sogenannten Mooswäldern den Bäumen in dichten Schichten ansitzen (s. Tafel I—II).

Es würde nun höchst interessant sein zu erfahren, ob Moose unseres heimischen periodischen Klimas in einem solchen Schlaraffenland, wo sie keinem Zwang seitens ungünstiger Klimaperioden ausgesetzt sind, kontinuierlich wachsen würden.

Es gibt in tropischen Gebirgen tatsächlich mehrere mit unseren heimischen nahe verwandte Moose. Einige derselben gehören sogar denselben Arten oder jedenfalls denselben Gattungen an, die in unserem periodischen Klima gut gedeihen. Besonders interessant war es, *Ceratodon purpureus* aus indischen Gebirgsgegenden zu untersuchen; Fig. 90 zeigt uns, dass an einer solchen tropischen Pflanze sowohl Frühlings- als Sommertriebe durch ganz ähnliche Grenzen geschieden waren, wie an Individuen aus Dänemark und

der Arktis (Fig. 12—15). Tropische Formen von *Philonotis* (Fig. 88), *Fissidens* (Fig. 89), *Bryum argenteum* (Fig. 91) oder *Rhodobryum* (Fig. 92) wichen ebenfalls mit Hinblick auf

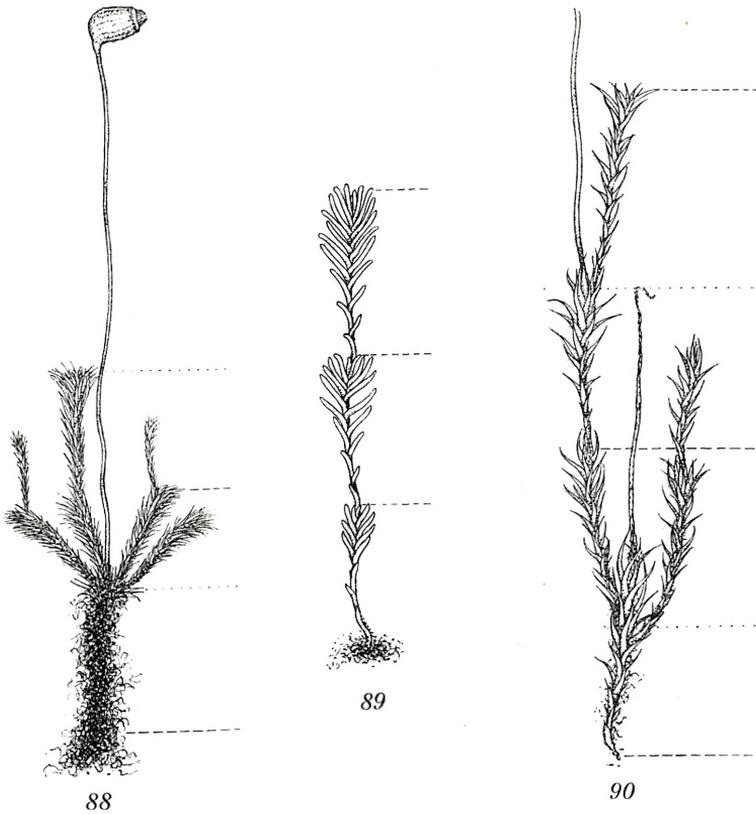


Fig. 88—90. Arten relativ unperiodischer, warmer Klimata mit deutlichen (durch grobe Tüpfelung angegebenen) Jahrestriebgrenzen. Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieb fein getüpfelt.

Fig. 88. *Philonotis Turneriana* (SCHWÆGR.) f. *falcata*. Java; 13. Mai;  $\times 4$ .

Fig. 89. *Fissidens asplenioides* (Sw.) New-Zealand; Oktober;  $\times 8$ .

Fig. 90. *Ceratodon purpureus*. Celebes; Juni;  $\times 5$ .

die Triebentwicklung von den entsprechenden, am nächsten verwandten heimischen Formen prinzipiell nicht ab. Bei allen gab es an den tropischen Pflanzen ebenso deut-

liche Jahrestriebgrenzen wie an dem entsprechenden nordeuropäischen Material. Dies ist bei einer Vergleichung obiger Figuren leicht ersichtlich. In umstehenden Figuren von tropischen Moosen (Fig. 88—94) sind die Jahrestriebgrenzen durch eine grobe und die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben durch eine feine Tüpfelung gekennzeichnet.

Ferner zeigen die Fig. 93—94, dass auch bei tropischen *Hepaticae* Jahrestriebgrenzen vorhanden sind. Die dargestellten Arten gehören Gattungen an, die ebenfalls in Europa auftreten. Aber auch bei speziell tropischen Gattungen kann es Jahrestriebgrenzen geben, wenn auch diese morphologische Periodizität in den Tropen bei weitem nicht so deutlich ist wie bei europäischen Moosen.

Wenn man den oben genannten Verhältnissen zum Trotz dennoch annehmen möchte, dass der Wechsel der Jahreszeiten die Triebentwicklung der Moose periodisch mache, so müssen wir auf die Gattung *Bryum* hinweisen, die zu jeder — sowohl »günstiger« als »ungünstiger« — Jahreszeit im Treiben begriffen sein kann, während gleichzeitig andere Triebe desselben Polsters in Ruhe sind. Die einzelnen Pflanzen reagieren demnach ganz verschieden, wenn sie auch im selben Polster wachsen und dem Einfluss derselben Aussenbedingungen ausgesetzt sind. Dies ist nur dadurch zu erklären, dass die Periodizität in der Triebentwicklung jedenfalls teilweise durch innere, unbekanntere (autonome) Ursachen hervorgerufen ist, d. h. durch etwas in der Natur der Pflanze Liegendes, welches zum Ausdruck bringt, dass sie lebend und im Besitze einer gewissen individuellen Selbständigkeit ist.

Zu einer ähnlichen Auffassung gelangt man auch, wenn

man die oben (S. 73—74) beschriebenen jungen Pflanzen betrachtet, die bei den meisten Moosen am Rande der Polster hervorstechen und zur Ausdehnung derselben wirken. Diese jungen Individuen können zu allen Jahreszeiten erscheinen; sobald sie das Licht erreicht haben, bilden sie Laubblätter und setzen ihr Wachstum fort, bis

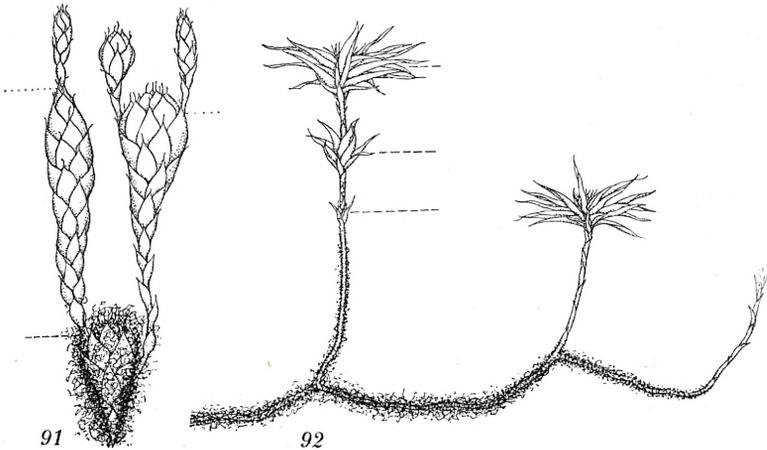


Fig. 91—92. Tropische Moose mit periodischer Triebentwicklung.

Fig. 91. *Bryum argenteum*. Java;  $\times 16$ .

Fig. 92. *Rhodobryum giganteum*. Sumatra; Mai;  $\times 1$ . Grobe Tüpfelung Jahrestriebgrenzen; feine, Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb.

der assimilierende Teil des jungen Triebes eine ähnliche Länge wie die Jahrestriebe der älteren Pflanzen erreicht hat.

Diesen neuen Pflanzen ist indessen eine eigentümliche selbständige Periodizität eigen, die nicht an diejenige des Mutterpolsters gebunden ist. Sie ist auch nicht durch die Jahreszeit induziert. Diese »selbständigen Jungen« können sowohl im Winter, im Sommer als auch zu jeder sonstigen Jahreszeit im Wachstum begriffen sein, ohne Rücksicht darauf, ob die älteren Individuen des Polsters wachsen oder in Ruhe sind. Erst wenn sie ein gewisses Alter erreicht

haben, richtet sich ihre früher so selbständige Periodizität in einer solchen Weise ein, dass sie auf vorteilhafte Weise den klimatischen Schwankungen der Jahreszeiten folgt.

Dass die Moose zweimal jährlich treiben, entbehrt nicht gänzlich des Seitenstückes in unserer heimischen Natur. Denn die Entwicklung von Johannis-Trieben (= Sommertrieben) bei vielen unserer Waldbäume (z. B. bei *Quercus*) ist prinzipiell dasselbe, wenngleich nicht alle Zweige der Bäume Sommertriebe entwickeln. Bei vielen tropischen Bäumen treiben alle Zweige zweimal im Jahre in ähnlicher Weise wie die Moose in unserem periodischen Klima (KLEBS, VOLKENS).

In den Tropen zeigt die Periodizität auch eine ähnliche Selbständigkeit wie bei *Bryum* und bei jungen Individuen anderer Moose. Dies wird durch Tafel III veranschaulicht, die 1200 m über dem Meeresspiegel in den Bergen Zentral-Sumatras, nur 2° nördlich des Äquators, wo das Klima beinahe unperiodisch ist, aufgenommen wurde. Unten sieht man zwei Individuen derselben Baumart (*Ficus toxicaria* L.); von diesen ist eins (in der Mitte des Bildes) nackt (»Winter-Stadium«), während das zweite (links) sich im »Sommerstadium« befindet und mit Blättern bedeckt ist. Obwohl die beiden Bäume neben einander wachsen und denselben fast unperiodischen Aussenbedingungen unterworfen sind, ist ihre Laubentwicklung dennoch periodisch; aber jedes Individuum hat seine eigene selbständige Periodizität, die nicht einmal jedes Jahr die gleiche ist. In der Regel ist der Baum immergrün, auf der Aufnahme sieht man jedoch ein Exemplar, das alles Laub abgeworfen hat.

In einem periodischen, tropischen Wüstenklima müsste man ferner erwarten, dass der schwere Kampf ums Dasein die Pflanzen zwingen würde, in der Regenzeit zu

vegetieren und in der Zeit der Dürre zu ruhen. Ich hatte selbst Gelegenheit, in der südlichen Sahara, wo die Dürre sowohl sehr langwierig (ca. 10—11 Monate) als auch äußerst intensiv ist, Beobachtungen über den Laubwechsel anzustellen. In diesem furchtbaren Klima gibt es mehrere laub-

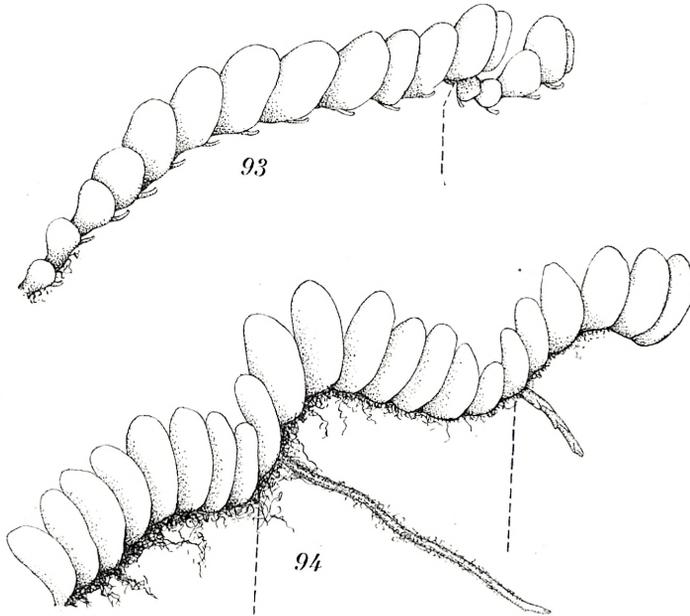


Fig. 93—94. Tropische *Hepaticae* mit (getüpfelten) Jahrestriebgrenzen.  
Fig. 93. *Alicularia notoscypoides* (SCHFFN). Sumatra, 1650 m über dem Meeresspiegel; Oktober;  $\times 16$ .

Fig. 94. *Jamesoniella ovifolia* SCHFFN. Java occid., 2700 m über dem Meeresspiegel; August;  $\times 10$ .

werfende Bäume, die die günstigste Jahreszeit, die Regenzeit, nicht zum Treiben ausnützen. Tafel IV zeigt so z. B. ein Exemplar von *Acacia albida* DELILE, die gerade in der Regenzeit blattlos ist, während die meisten anderen daneben stehenden Pflanzen grün sind. Erst wenn die günstige Jahreszeit vorbei ist, beginnt das Treiben,

und die zarten, jungen *Acacia*-Blätter werden wagerecht ausgebreitet und zeit ihres Daseins einer Dürre ausgesetzt, die kaum sonstwo auf der Erde intensiver ist und selbst *Opuntia* zum Welken bringt. Diese *Acacia* besitzt also eine Periodizität, die so selbständig ist, dass sie sogar dem furchtbaren Klima der Sahara Trotz bietet.

Bei anderen Bäumen (z. B. *Balanites aegyptiaca* DELILE) in der Sahara kann man — gleichzeitig und am selben Baum — feststellen, dass einige Zweige in Ruhe sind, andere treiben und wiederum andere blühen oder Früchte tragen. Jeder einzelne Zweig hat so eine höchst selbständige »Auffassung« von der Jahreszeit, wie ausgeprägt dieselbe auch sei.

Wie man sieht, ist also die Periodizität im Laubwechsel autogen und kann so fest sein, dass sie einerseits in den unperiodischsten und günstigsten Klimaten der Erde nicht aufgehoben wird, und andererseits auch nicht immer von den extremsten und periodischsten Klimaten zeitgemäss gezwungen werden kann.

Der Laubwechsel der tropischen Bäume ist gut untersucht worden von KLEBS (1911), VOLKENS (1912) z. B. und vielen anderen. In der vorliegenden Arbeit haben wir festgestellt, dass der Laubwechsel der Moose in verschiedenen Klimaten stark an denjenigen tropischer Bäume erinnert. Und für beide — unter sich so verschiedene — Organismustypen gilt der Satz von VOLKENS (1912, S. 142):

»Die Rhythmik ist da, sie ist das Primäre, die Umwelt lenkt sie nur in bestimmte Bahnen.«

Botanischer Garten der Universität, Kopenhagen, Januar 1935.

### 5. Zusammenfassung.

1. Die Triebentwicklung bei den Moosen ist ausgesprochen periodisch.
2. Die Moose haben jährlich zwei Wachstumsperioden mit 2 eingeschobenen Ruheperioden, der Sommerruhe und der Winterruhe.
3. Der Frühlingstrieb beginnt sein Wachstum im Winter oder im Anfang des Frühlings (Dezember—März) und beansprucht etwa 3 Monate für seine Entwicklung.
4. Die Sommerruhe dauert 1—3 Monate (Mai—Juni).
5. Der Sommertrieb wächst ungefähr 3 Monate lang von Juni—Juli bis August—September.
6. Die Winterruhe dauert etwa  $\frac{1}{4}$  Jahr und fällt meistens in den letzten Teil des Herbstes oder den Anfang des Winters.
7. Der Jahrestrieb ist zusammengesetzt aus 1) einem Frühlingstrieb, der fertil sein kann, und 2) einem Sommertrieb, der meistens vegetativ, seltener fertil (*Bryum*) ist.
8. Zwischen den Jahrestrieben gibt es Jahrestriebgrenzen mit kleineren Blättern (»Knospenschuppen«) und oft relativ langen Internodien.
9. Die Moose nützen mit Hilfe ihres Frühlingstriebes den hellen beginnenden Frühling und mit Hilfe ihres Sommertriebes auch den Herbst aus, wenn die Phanerogamen ihre schattengebenden Blätter verloren haben.
10. Gegen Ende beider Ruheperioden gibt es relativ wenig Licht. Während der Sommerruhe werden die niedrigen Moose stark von Phanerogamen beschattet, und zugleich ist die Jahreszeit relativ trocken. Die Periodizität des Laubwechsels scheint also die Moose mit den durch den Wechsel der Jahreszeiten bedingten Aussenbedingungen in Harmonie zu bringen.

11. Die Periodizität in der Triebentwicklung wird durch ein unperiodisches, tropisches Klima nicht aufgehoben (Fig. 88—94). Und sogar in einem ausgesprochen periodischen Klima können gewisse Moose (*Bryum*) eine Periodizität behaupten, die so selbständig ist, dass sie den ungünstigsten Jahreszeiten zu trotzen vermag.
  12. Die Periodizität ist also nicht induziert, sondern autogen. (Hierüber des näheren S. 76—84).
-

### 6. Literatur.

- ARNELL, H. W. (1875): De Skandinaviska Löfmossornas Kalendarium.  
Dissert. Upsala.
- KLEBS (1911): Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen.  
Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss.
- LIMPRICHT, K. G. (1890—1904): Die Laubmoose etc. I—III. In RABEN-  
HORST's Kryptogamen-Flora, Bd. IV. Leipzig.
- VOLKENS, G. (1912): Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen.  
Berlin.
-

## INHALT

	Seite
1. Einleitung. Probleme .....	5
2. Nachweis und Biologie des Jahrestriebes .....	7
3. Beziehungen der Lauberneuerung zum Wechsel der Jahreszeiten .	63
4. Ursachen der Wachstumsperiodizität.....	76
5. Zusammenfassung .....	85
6. Literatur .....	87

---

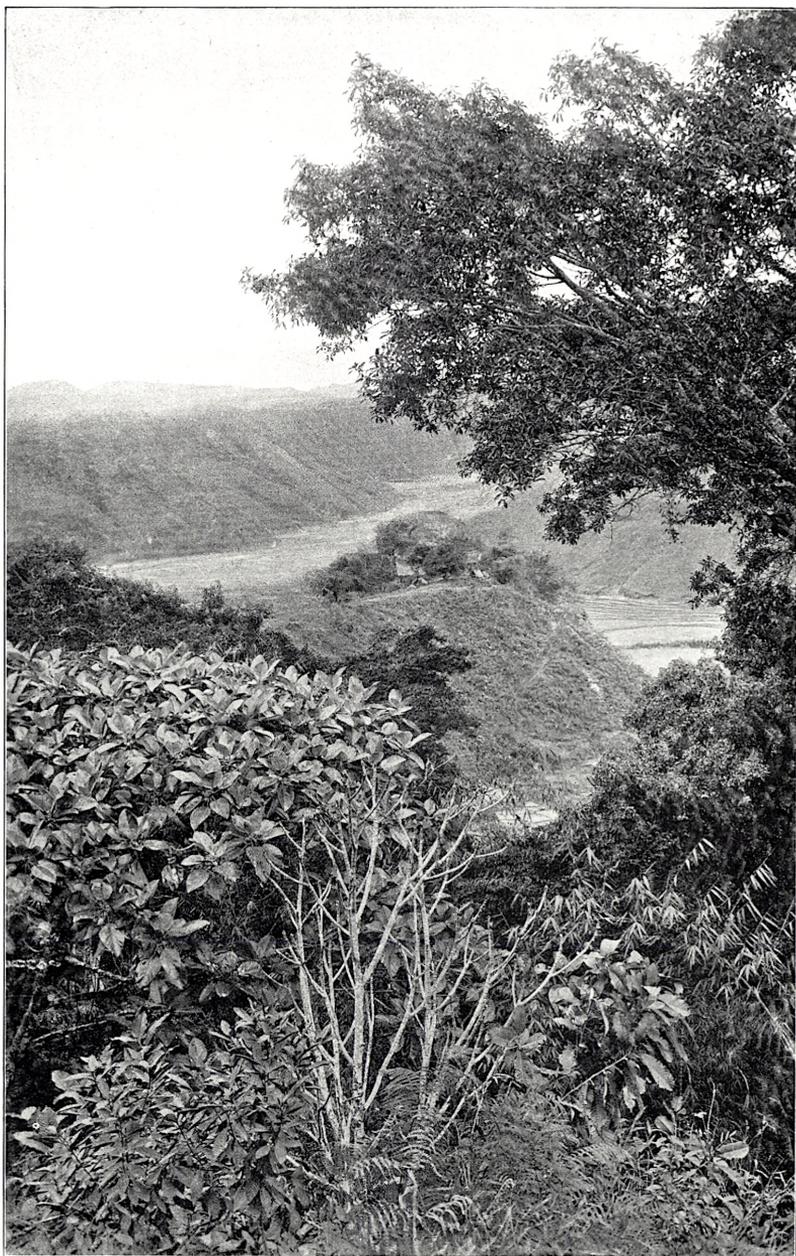
---



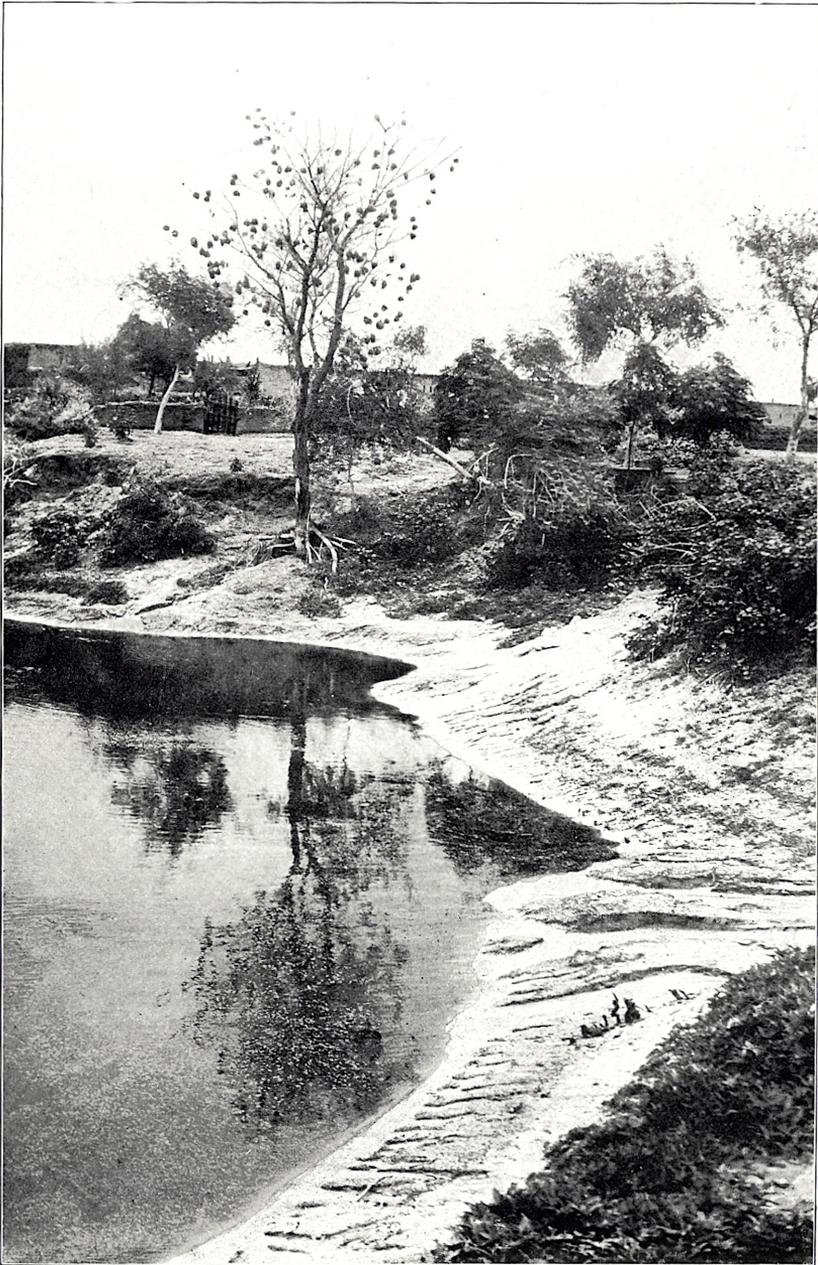
Wald auf tropischen Bergen, die meistens in Wolken gehüllt sind. Die Baumstämme sind mit dicken Schichten von *Hepaticae* (*Frullania ternatensis* GORTSCHKE, *Trichocolea tomentella* (EHRH.) u. a.), *Hymenophyllum australe* WILLD., *Trichomanes pallidum* BL. u. a.) und vereinzelt Laubmoosen bedeckt. Am Toba-Meere in Zentral-Sumatra, 2° n. Br., 2200 m über dem Meeresspiegel. Vom Verfasser aufgenommen, 1916.



Von derselben Lokalität wie Tafel I, aber die *Hepaticae*-Schicht ist so dicht, dass sie die Baumstämme verbindet.  
Am Waldboden wachsen u. a. *Sphagnum*-Arten und *Hymenophyllaceae* (*Trichomanes meifolium* Br.).



2 Exemplare von *Ficus toxicaria* L., von denen eines (unten links) Blätter trägt (Sommerstadium) während das zweite (mitten im Vordergrunde der Aufnahme) während (Winterstadium), obwohl das örtliche Klima das ganze Jahr hindurch sehr gleichmässig ist. Am Tobameere in Zentral-Sumatra; 2° n. Br., 1000 m über dem Meeresspiegel. Vom Verfasser aufgenommen. 1916.



Bäume in der Regenperiode in der südlichen Sahara. Im Hintergrund in der Mitte ein Exemplar von *Acacia albida* DELILE (mit Vogelnestern), das trotz der kurzdauernden günstigen Aussenbedingungen nackt ist (Winterstadium), während die umstehenden Bäume (*Balanites aegyptiaca* DELILE, *Acacia tortilis* HAYNE u. a. m.) im Treiben begriffen sind (Frühlingsstadium). Timbuktu, August, 1927. Vom Verfasser aufgenommen.

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M <sup>me</sup> Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 .....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.....	2.80
4. ROSENVINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 .....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininier Anti-A og Anti-B. 1929 .....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 .....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinien der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930.....	1.00

### BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 .....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 .....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 .....	5.25

### BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 .....	1.75

3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

BIND XI (KR. 23,50):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten. 1933 ....	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 ....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50
7. MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENINGE, L.: Sur une Algue Cyanophycée, <i>Dactylococcopsis Echini</i> n. sp., parasite dans un Oursin. 1934 .....	0.70
8. GABRIELSEN, E. K. and LARSEN, POUL: Über den Kohlenstoffhaushalt der terrestrischen Halophyten. 1935 .....	2.20
9. HAGERUP, O.: Zur Periodizität im Laubwechsel der Moose. Mit 4 Tafeln. 1935 .....	4.50